

Rod Lycopersicon Mill. : biosistematičeskoe i genetičeskoe issledovanie / Raiņa Georgieva.

Contributors

Georgieva, Raiņa.
Bŭlgarska akademija na naukite. Institut po genetika i selektsija na rastenija.

Publication/Creation

Sofija : Izd-vo Bolgarskoj akademii nauk, 1976.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/tebthpck>

License and attribution

You have permission to make copies of this work under a Creative Commons, Attribution, Non-commercial license.

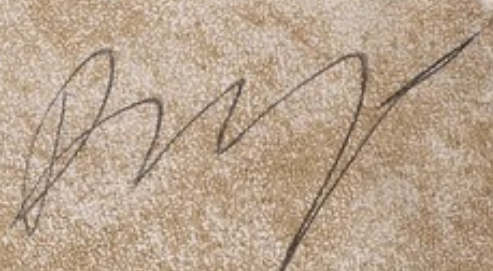
Non-commercial use includes private study, academic research, teaching, and other activities that are not primarily intended for, or directed towards, commercial advantage or private monetary compensation. See the Legal Code for further information.

Image source should be attributed as specified in the full catalogue record. If no source is given the image should be attributed to Wellcome Collection.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

Раїна Георгієва



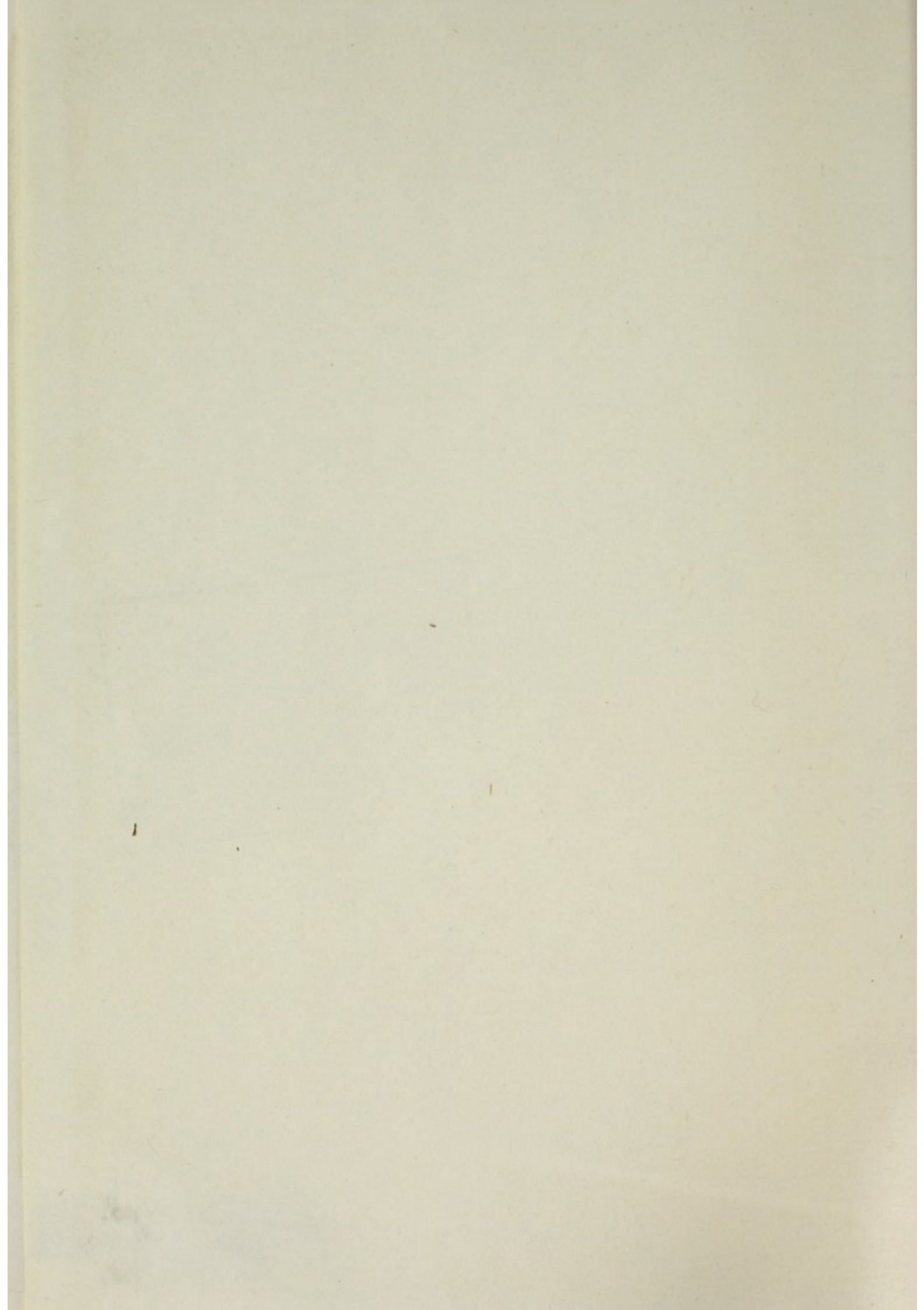
Род *Lycopersicon* Mill.





22500289005

B.L.L.D.
DUPLICATE



ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Акад. Райна Георгиева

Род *Lycopersicon* Mill.

Биосистематическое и генетическое
исследование

GENETICS AND PLANT BREEDING

Handwritten signature

Rayna Georgieva

The Genus *Lycopersicon* Mill.

A Biogenetic and Genetic Study



57X1 - 2200

1975

INSTITUTE OF GENETICS AND PLANT BREEDING, BULGARIAN ACADEMY OF SCIENCES, SOFIA

INSTITUTE OF GENETICS AND PLANT BREEDING

Academician Raina Georgieva

The Genus *Lycopersicon* Mill.

A Biosystematic and Genetic Study

Sofia · 1976

PUBLISHING HOUSE OF THE BULGARIAN ACADEMY OF SCIENCES

ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ

Акад. Райна Георгиева

Перевод Виктории Доровской и Юрия Тарана

Род Гусбергерского М.И.

ВНОСИТЕЛЬСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ

6677 595

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
II.	
III.	
o.	OK

София - 1978

НАЦИОНАЛНО-БОГАТЕНСКО АКАДЕМИЧЕСКО

Введение

В процессе эволюционного развития дикорастущие растения различных родов приобрели огромный генетический потенциал признаков и свойств, способствующих улучшению питания и здоровья человечества. В некоторых случаях они содержат неподозреваемые генетические источники, которые не проявляются, но, будучи перенесены в генетические системы культурных видов, создают условия, в результате которых происходят изменения, связанные с синтезом ценных для человека веществ. Таким образом в гибридах культурных и дикорастущих видов создаются возможности для новой изменчивости, обогащающей генетический потенциал культурных видов.

Известно, что в мировой коллекции дикорастущих растений сосредоточены виды и разновидности, устойчивые к болезням и вредителям. Еще Н. И. Вавилов и другие авторы обращали внимание на то обстоятельство, что эти виды могут находиться в первичных ареалах, там, где их возникновение сопровождалось борьбой с рядом неблагоприятных условий, в том числе и с возбудителями болезней. Поэтому наиболее надежный материал для селекции иммунитета следует искать в центре происхождения дикорастущих растительных видов.

Все это дает нам основание считать, что в настоящее время одной из наиболее важных задач науки является собирание мирового богатства дикорастущих и культурных растений, изучение его генетического потенциала и использование этих знаний при селекции растений.

Но в дикорастущих видах и при взаимоотношении их с культурными видами существуют генетические, физиологические и другие барьеры, например, самонесовместимость, несовместимость между видами, стерильность гибридов и др. Эти барьеры играли важную роль в эволюции дикорастущих видов, поскольку они обуславливали их жизнестойкость и приспособляемость к неблагоприятным условиям и сохранили их относительно неизменными. Наряду с этим, однако, указанные барьеры затрудняют использование дикорастущих видов в селекции, ввиду чего необходимо искать методы их преодоления.

В предлагаемой работе показаны климатические особенности ареалов, в которых распространены дикорастущие виды рода *Lycopersicon* и с которыми связаны многие морфологические признаки и биологические проявления видов. Изложены результаты исследования этих видов в наших условиях, а также диагностические признаки, характерные для видов рода.

На основании проведенной межвидовой гибридизации в роде и генетических и цитогенетических исследований гибридов установлено генетическое родство между видами подродов *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *Eriopersicon*. Представлены данные исследований по наследованию некоторых важных для селекции культуры томатов признаков и свойств. Подробно изучены

пигментные системы дикорастущих видов обоих подродов, а также их гибридов с культивируемым видом *L. esculentum*.

В связи с систематикой рода *Lycopersicon* изучено систематическое положение некоторых видов и разновидностей. Предложены определенные дополнения и уточнения существующих систем. При поисках связывающего звена между родами *Lycopersicon* и *Solanum* исследованы взаимоотношения между представителями двух подродов рода *Lycopersicon* и дикорастущего вида *Solanum pennellii* Cogell. Исследованы также некоторые признаки *S. pennellii*, важные для селекции томатов.

В результате исследования создан значительный генетический фонд линий с различными признаками и свойствами, видов с цитоплазмой других видов и др., который будет использован как исходный материал при решении селекционных задач, а также при разработке генетических, иммуногенетических и таксономических вопросов, касающихся системы рода *Lycopersicon* и наиболее близких к этому роду секций рода *Solanum-Neolycopersicon* и *Tuberarium*.

Некоторые из полученных результатов настоящих исследований необходимо считать основой, на которой будут развиты новые, более подробные исследования эволюционных барьеров, ограничивающих межвидовые отношения в роде *Lycopersicon*, — самонесовместимости и межвидовой несовместимости, и, кроме того, разработаны методы повышения эффективности гибридизации, которые при существующей полиморфности видов могут создать широкие возможности для получения разнообразного потомства.

I. Климатические особенности Южной Америки — центра происхождения видов рода *Lycopersicon* Mill.

Южная Америка расположена главным образом в Южном полушарии, и большая ее часть находится на экваториальных субэкваториальных и тропических широтах. Обширные водные пространства Атлантического, Тихого и Южного океанов изолируют ее от других континентов. Только Панамский перешеек связывает ее с Центральной и Северной Америкой. Эта изолированность Южной Америки оказала сильное влияние на развитие ее флоры и фауны, которые характеризуются большим числом эндемичных видов и разновидностей.

По геологическому строению, географическим зонам, растительному и животному миру Южная Америка похожа больше на Африку и отчасти на Австралию, чем на Северную Америку. Южная Америка и Африка сходны и по слабо расчлененной береговой линии обоих континентов, а также по большому количеству родственных растительных и животных видов, свидетельствующих об общих прошлых этапах эволюции живой природы. Предполагается, что Южная Америка и Африка в далеком прошлом составляли единый континент (Гондвана).

Вдоль Северной и Южной Америки простирается самая длинная горная цепь в мире — Кордильеры, которая, как известно, в Южной Америке носит название Анд. Последние значительно длиннее и выше Кордильер Северной Америки. Многие вершины в Андах превышают 6000 м, а гора Аконкагуа достигает высоты 6960 м. В Андах расположено много действующих и потухших вулканов, дающих представление о сильной вулканической активности гор.

Снеговая граница находится на 34—35° ю. ш. и опускается до высоты 3500 м. К северу от Магелланова пролива расположено обширное пространство вечных льдов, и ледники обрываются прямо в океан. Севернее они уменьшаются, а вблизи экватора сохраняются только на высоких горных вершинах. Самые высокие ледники расположены на 20—30° ю. ш.

Южная Америка прорезана глубокими долинами, образованными реками Ориноко, Амазонка, Ла-Плата, Парагвай, Парана и пр. Южные районы страны характеризуются уменьшенной солнечной радиацией, что связано с увеличением облачности. По этой причине, а также из-за влияния океана, почти везде среднемесячные температуры выше 0°C, за исключением ледниковых вершин.

Высота Анд обуславливает различия в климате и растительности на западных и восточных склонах. Высокие хребты не позволяют влажному

воздуху, который идет от Атлантического океана, перевалить с восточных на западные склоны. По этой причине восточные склоны Анд покрыты пышной растительностью, а на западной стороне простирается огромный пустынный пояс, характеризующийся продолжительными засушливыми периодами и прохладным климатом. Вообще, вся западная сторона между 30° ю. ш. и экватором сильно обезвожена и ненормально охлаждена.

Кроме высоты Анд, другой основной причиной этих типичных для западного побережья условий является наличие в океане вблизи от берега холодного Перуанского течения¹. Известно, что у западных берегов всех континентов проходят к экватору холодные течения, отличающиеся вблизи берега особенно низкими температурами. Ни в какой части света, однако, эти явления не достигают такого большого развития, как у берегов Перу и Северного Чили (James, 1946).

Перуанское течение, идущее из Антарктики, состоит из двух ясно различающихся частей. Первая часть проходит на непостоянном расстоянии от берега. Вода здесь холодная, бедна живыми организмами и отличается темносиним цветом, подобным цвету индиго. Эта часть течения под влиянием вращения земли отклоняется на запад, отдаляясь от берега, и вблизи Галапагосских островов исчезает в глубине океана. Вторая часть прибрежных вод относится к Перуанскому течению, которое имеет ширину от 80 до 160 км. Оно движется на север быстрее первого, вода в нем холоднее и имеет практически постоянную температуру (15—18°C) на всем протяжении от Чили до Северного Перу. Вода его богата морскими организмами и имеет зеленоватый цвет. В результате этих холодных течений температура воздуха на всем протяжении Северного Перу почти до самого экватора ниже, чем средняя температура на соответствующих широтах. Например, средняя температура в Лиме (Перу) составляет 19,3°C, в то время как в Сан-Сальвадоре (Бразилия), расположенном на восточном побережье на той же широте, — 24,8°C.

На Перуанском побережье выпадает очень мало дождей. Среднегодовое количество осадков в Лиме согласно James (1946) — 45,7 мм, но иногда много лет подряд дожди вовсе не выпадают. То же самое можно сказать и о всей прибрежной пустынной зоне, называемой Cuesta. Однако там в течение определенного периода года (с мая по октябрь — ноябрь) плотные многослойные туманы (garua) покрывают иссушенную землю и увлажняют ее. Последние образуются при следующих обстоятельствах: над океанскими течениями, где испарения намного меньше, чем в теплых водах, проходят южные и юго-западные ветры, и воздух набирает определенное количество влаги. Поскольку температура воздуха непрерывно понижается, достигается точка росы, и упомянутые районы поются влагой garua. Этот единственный источник влаги настолько характерен для прибрежных пустынь, что климат их называют климатом garua. Последний вызывает к жизни своеобразную временную формацию прибрежной растительности: эфемерные, эпифитные, клубневые, луковичные и другие растения. Протекает быстрый процесс вегетации, и в продолжение 4—5 месяцев земля покрывается растительностью, называемой loma. В районе Лимы зона, покрытая loma, начинается с 800 м над уровнем океана и простирается до высоты 1400 м. Выше расположена Siegga, харак-

¹ Перуанское течение раньше называлось Гумбольдтовым, поскольку немецкий географ Александр Гумбольдт первым измерил его температуру. В последние десятилетия оно называется Перуанским.

терная обширными плато, на которых произрастают кактусы, кусты и пр.

Из изложенного видно, что высокие горные цепи, разнообразие рельефа, наличие большого числа действующих вулканов, ледников, холодных океанских течений способствовали созданию разнообразных климатических и микроклиматических условий на территории Южной Америки (James, 1946; Гаврилова, 1967, Александровская и др., 1963).

В ареалах с особенно неблагоприятным климатом, отличающимся продолжительными засушливыми периодами, создались дикорастущие виды рода *Lycopersicon*, произрастающие главным образом на западных склонах Анд в Чили, Перу, Эквадоре и на Галапагосских островах.

Западная часть Тихоокеанского побережья Перу отличается холмистыми равнинами и пустынным климатом. Растительность возможна только в глубоких орошаемых речных долинах и на высоких склонах, периодически увлажняемых *agua*.

Чили (северная часть) находится под воздействием сухих южных и юго-восточных ветров. Годовое количество осадков не превышает 30 мм. Отмечены периоды, когда дожди не выпадали в течение 10—12 лет. Эти условия превратили северную часть Чили в тропическую приморскую горную пустыню. Растительность, так же как и на западном побережье Перу, возможна в орошаемых речных долинах и на высоких склонах, периодически увлажняемых *agua*.

Эквадор характеризуется экваториальным климатом, а на юго-западе — субэкваториальным и сезонно-влажным. В западной части Эквадора сухой период продолжается от 9 до 10 месяцев. Средняя температура котловин, находящихся на высоте 2800 м, в январе и в июле составляет 12,5°C. На высоте 3500 м средняя температура в январе составляет +6°C, а в августе — +3°C.

Согласно Luckwill (1943) область Cuesta между Quayaquil (Эквадор) на севере и Valparaíso (Чили) на юге представляет собой горную приморскую пустыню со скудной ксероморфной растительностью, состоящей из мелких колючих акаций, *Cereus peruvianum*, *mesquites* и др. В пустыне Атакама из-за минерализации почвы растительность еще более бедна и ограничена узкой полосой побережья.

Галапагосские острова, называемые также Черепашьими, принадлежат республике Эквадор и находятся в Тихом океане. Своим именем они обязаны гигантским черепахам (*Testudo elephantopus porteri* — galapágo — исп.), которые повсеместно распространены на островах. Яйца этих черепах используются местным населением в пищу.

Климат островов жаркий и сухой. Средняя годовая температура +23°C. Тропическая жара, однако, смягчается холодным Перуанским течением, которое проходит мимо островов и затем, как уже было отмечено, уходит в глубины океана.

Виды подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — *L. esculentum* Mill. и *L. pimpinellifolium* Mill. — распространены во всех частях Северной и Южной Америки. В результате культивирования они перешли в тропические и субтропические части Старого Света, а оттуда и в другие районы. В Южной Америке они распространены по побережью Тихого океана и достигают 2000 м на западных склонах Анд в Чили, Перу, Боливии, Эквадоре и на Галапагосских островах. Произрастают главным образом в речных долинах.

Другие виды того же подрода — *L. cheesmanii typicum* Riley, *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) C. H. Mull., так же как и галапагосская форма *L.*

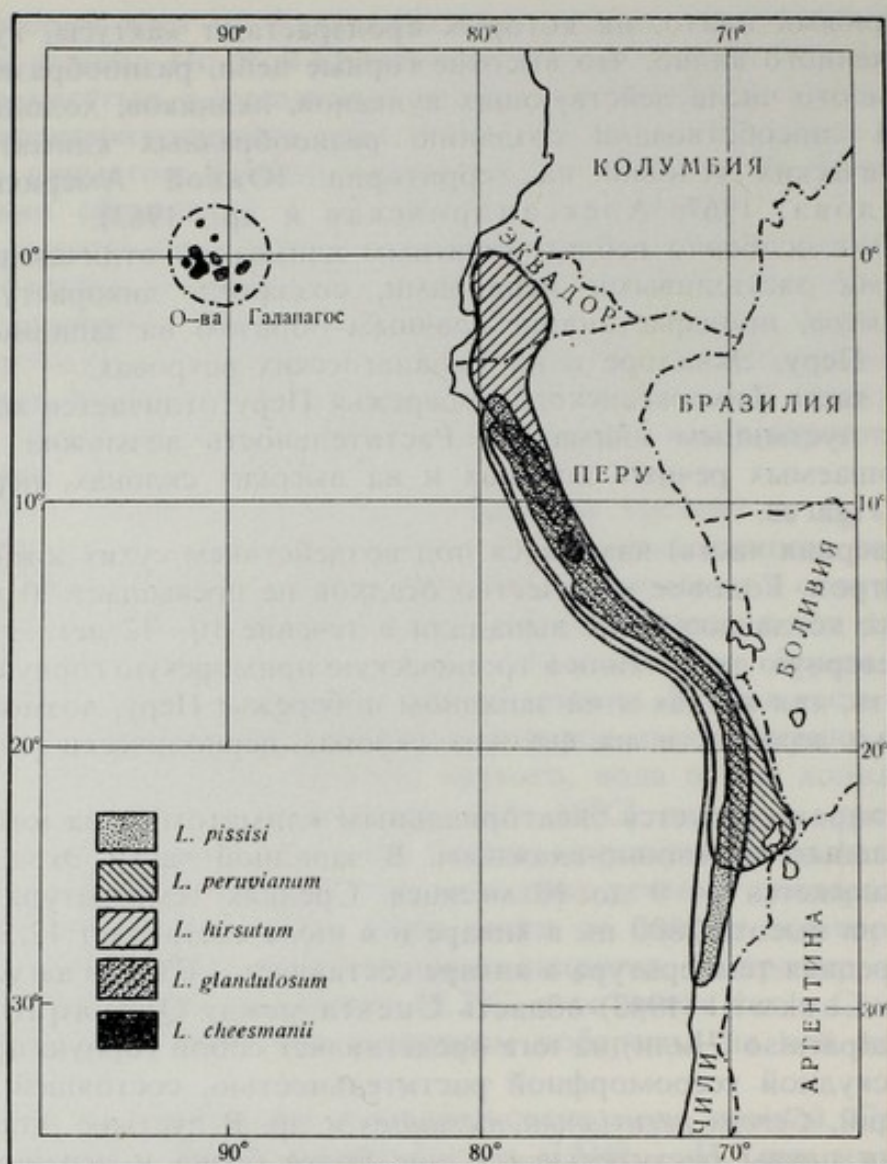


Рис. 1. Ареалы распространения дикорастущих видов рода *Lycopersicon* (по Luckwill, 1943)

pimpinellifolium, являются эндемичными представителями флоры Галапагосских островов. Виды подрода *Eriopersicon* на островах не найдены. Единственный дикорастущий вид подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), распространенный на восточных склонах Анд, — *L. minutum* Chmielevski et Rick.

Виды подродовой категории *Eriopersicon* — *L. peruvianum* (L.) Mill., *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun., *L. peruvianum* var. *humifusum* Mill., *L. peruvianum* var. *glandulosum* C. H. Mull., *L. chilense* Dun., *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb et Bonpl. — распространены также на западных склонах Анд в указанных странах и доходят до максимальной высоты 3000 м над уровнем океана (рис. 1). В ареалах до 2000 м высоты (Cuesta) распространены главным образом виды комплекса *peruvianum*, за исключением *L. peruvianum* var. *glandulosum*, который вместе с *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* распространен до высоты 3000 м над уровнем океана. Горная область Sierra доходит до высоты 4200 м, но

там не найдены дикорастущие виды подрода. В этих горных ареалах распространены дикорастущие виды картофеля.

Специфические климатические условия ареалов, в которых распространены дикорастущие виды рода *Lycopersicon*, наложили особенности на ритм развития, характерные для них и отличающие их от близких к ним систематических категорий.

Одной из самых характерных особенностей является наличие тесной связи между туманами *garua* и существованием этих видов. Их семена прорастают, и растения развиваются под влиянием теплого и сравнительно влажного климата, обусловленного *garua* (май — октябрь), начинают цвести в июле, и их цветение продолжается до ноября и даже до декабря. После этого в летние месяцы (декабрь — апрель, май) наступает новый период засухи, в течение которого однолетние виды рода *Lycopersicon* — полукультурные формы *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* — погибают, семена их остаются на почве и прорастают в начале следующей зимы. В районах оросительных каналов и в речных долинах эти виды проявляют себя как многолетние. То же самое наблюдается и в условиях теплицы. Это показывает, что потенциально они многолетние, но их поведение как однолетних видов вызвано регулярно наступающими сухими периодами в ареалах их распространения. Можно допустить также, что *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*, которые были культивированы (первый очень широко, а второй — ограниченно) и распространились в более теплые места Южной и Северной Америки еще до открытия континента, под влиянием культивирования потеряли многолетний характер, но это случилось благодаря определенным неблагоприятным условиям — низким температурам при культивировании в холодных районах и продолжительным засухам в центре происхождения.

Виды подродовой категории *Eriopersicon* в силу ксероморфной структуры вегетативных органов и особенно в силу одревеснения самых нижних частей стеблей, выдерживающих продолжительные засухи, проявляют себя как многолетние растения. Кроме того, они отличаются некоторыми особенностями, характерными для пустынных растений, — железистыми ароматическими волосками.

Климат зоны Cuesta характеризуется небольшими круглосуточными амплитудами. Здесь отсутствуют ночные холода, отличающие высокогорные ареалы (*Sierra*). Это обстоятельство считается важным ограничивающим фактором распространения видов рода *Lycopersicon*, главным образом подрода *Eriopersicon*, на большей высоте и в глубине страны. Как известно, дикорастущие виды томатов не переносят низких температур точно так же, как и дикорастущие виды картофеля, занимающего более высокие ареалы.

В наших условиях все виды рода *Lycopersicon* в полевых условиях проявляют себя как однолетние, а в условиях теплицы — как многолетние. Причиной этому является их чувствительность к низким температурам. За исключением галапагосских разновидностей — *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (*ppn*) и *L. cheesmanii* var. *minor*, — остальные виды и разновидности очень хорошо переносят высокие летние температуры, которые бывают у нас в июле и августе.

II. Эволюция видов рода *Lycopersicon* Mill.

Известно, что как культурные, так и дикорастущие виды растений эволюционируют, занимая новые ареалы, отдаленные от первичного центра их происхождения. Поэтому центры происхождения и центры дивергенции должны считаться основными звеньями в происхождении и эволюции видов. На этой основе Harlan и de Wet (1963) предложили понятие *compositespecies*, которое показывает диффузионный характер происхождения и эволюции видов. Расширяя свое географическое распространение, виды принимают генетический материал от родственных им видов и таким образом изменяются и совершенствуются. Некоторые виды имеют большую способность абсорбировать наследственные особенности своих родственников. Эта своеобразная генетическая агрессия может стать причиной вымирания ряда видов, которые оказываются слабыми, неконкурентоспособными по сравнению с теми, которые обогатили свою наследственность генетическим материалом других видов. Известно, что таким образом исчез первичный вид картофеля, перешедший в дикорастущий, сорняковый и культурный комплекс, обитающий в настоящее время на высоких плато западных склонов Анд в Южной Америке.

Раньше считалось, что сорняки представляют собой первичные виды культурных видов. При более подробных исследованиях выяснилось, однако, что культурные и сорняковые виды следует рассматривать как происшедшие от одного и того же первичного вида. В некоторых случаях большие размеры морфологической дивергенции между культурными, сорняковыми и дикорастущими видами являются существенной причиной их репродуктивной несовместимости. В других случаях, однако, размеры морфологической дивергенции не препятствуют совместимости указанных видов. В роде *Lycopersicon* многие разновидности культурного вида растут как сорняки и свободно скрещиваются с ним.

Многие авторы отмечали, что филогенетически род *Lycopersicon* молод. В качестве доказательства этого утверждения указывают на его небольшой объем, одинаковое число хромосом во всех видах, сходство в их структуре и ограниченное распространение рода. Действительно, ареал распространения видов рода *Lycopersicon* сильно ограничен естественными препятствиями — высокими горными хребтами западных склонов Анд, высота которых более 6000 м (зона вечных снегов), с одной стороны, и Тихим океаном — с другой.

Ограниченность распространения, однако, не относится к культивируемому виду *L. esculentum* во всем его разнообразии разновидностей, форм и сортов,

созданных в различных климатических и других условиях в разных частях земного шара. Это широкое распространение, однако, является результатом человеческой деятельности.

Самым близким к роду *Lycopersicon* является род *Solanum* — секция *Tuberarium* (Dun.) Bitt. Различия между ними выражены главным образом в продольном растрескивании тычинок у видов рода *Lycopersicon* и высыпании пыльцы с верхушек тычинок у представителей рода *Solanum*. Сходство между двумя родами подчеркивается и морфологическими особенностями листьев, и устройством соцветий. Кроме того, соматические хромосомы видов подрода *Eriopersicon* схожи с соматическими хромосомами диплоидных видов картофеля, причем хромосома *B* установлена в обеих группах. Независимо от этого сходства хромосом, до сих пор не получены гибриды между видами рода *Lycopersicon* и картофелем.

Одним из путей растительной эволюции является полиплоидия. Она обеспечила возможность создания многих полиплоидных видов в тех родах, в которых сосредоточены одни из самых важных для человека культурных растений. В роде *Triticum* создан полиплоидный комплекс разной степени ploидности. К нему принадлежат тетраплоидная и гексаплоидная пшеницы, на основе которых построено мировое производство пшеницы. Аллополиплоидные виды хлопка обеспечивают большую часть производства хлопка. В других родах (*Arachis*) единственный культурный вид *A. hypogaea* — тетраплоидный, а в остальных 15 однолетних и многолетних видах преобладают диплоидные виды. Одновременно с этим, в некоторых видах эволюция протекала на диплоидном уровне, например, в зернобобовых культурах, в роде *Oryza* и др.

Виды рода *Lycopersicon*, которые известны к настоящему времени, диплоидны. Это дает основание предполагать, что во время эволюции рода не были созданы полиплоидные формы или, если они были созданы, не оказались достаточно жизненными и конкурентоспособными по сравнению с диплоидными видами и по этой причине погибли. То обстоятельство, что в подобных экологических условиях в наиболее близкой генетически к роду *Lycopersicon* секции (*Tuberarium* рода *Solanum*) обособлено значительное число видов с различной ploидностью, не исключает предположения о создании в течение эволюции видов рода *Lycopersicon* полиплоидных форм, которые исчезли. С другой стороны, известно, что к этой секции принадлежат два культурных вида картофеля — *S. tuberosum* и *S. andigenum*, которые тетраплоидны и распространены на всех континентах. К ней принадлежат и диплоидные, триплоидные, пентаплоидные и гексаплоидные виды, но большую их часть представляют диплоидные — 70% всех видов секции *Tuberarium*. Диплоидные виды не вышли за пределы своей родины и используются в пищу только индейцами, живущими на склонах Анд. Все это свидетельствует о том, что в ареалах видов секции *Tuberarium* существуют условия, которые способствовали не только развитию диплоидных видов, но и видов с более высокой ploидностью.

В роде *Lycopersicon* к настоящему времени известны тетраплоидные формы некоторых видов, амфидиплоидные, сесквидиплоидные и другие полиплоидные формы, полученные экспериментальным путем. Наряду с этим необходимо отметить, что в наших исследованиях видов этого рода на материалах, полученных из различных стран, мы находили тетраплоидные растения. Например, из семян *L. hirsutum typicum*, доставленных из North central re-

gional plant introduction station Ames Iowa — Beltsville под коллекционным номером 127826, одно растение оказалось тетраплоидным ($2n=48$) и самосовместимым. Это растение отличалось более крупными листьями, более широкой и более короткой тычиночной колонкой, более толстым столбиком и давало большое количество плодов с семенами при самоопылении цветков.

Подобное растение получено нами в опытах по вызыванию полиплоидности продолжительной засухой и действием пониженной температуры (-3 , -4°C). И в этом случае получилось одно тетраплоидное самосовместимое растение с высокой фертильностью. Тетраплоидные растения, тоже самосовместимые, но с более слабой фертильностью, из *L. hirsutum typicum* были получены и путем колхицинирования. Эти данные показывают, что сравнительно легкое получение тетраплоидных форм от *L. hirsutum typicum* при изменении условий существования не исключает возможности полиплоидизации вида и в ареалах его распространения. Высокая фертильность упомянутых тетраплоидных растений дает нам основание допустить существование даже тетраплоидных самосовместимых популяций в некоторых из ареалов вида. Вследствие своей пониженной жизнеспособности они, однако, не оказались конкурентоспособными с исходными диплоидными самонесовместимыми видами, которые отличаются высокой жизнеспособностью и приспособляемостью к неблагоприятным условиям.

Другим фактором эволюции является апомиксис. В целом ряде растительных видов, в основном перекрестноопыляющихся, созданы апомиктные и псевдогамные виды. Первые, или типичные апомикты, как известно, представляют собой бесполо размножающиеся виды, а вторые занимают промежуточное положение между видами с нормальным половым размножением и типичными апомиктами. Как апомиктные, так и псевдогамные виды обладают значительными преимуществами по сравнению с половыми типами, так как сохраняют гетерозиготный характер и вместе с тем высокую жизнеспособность вида, в то время как половые типы с характерным для них генетическим распадом содержат большее или меньшее число растений с низкой жизнеспособностью, по причине чего они не могут конкурировать с высокожизненными выравненными потомствами апомиктов. Последние занимают очень широкие ареалы, часто за счет родственных им половых форм.

В пределах рода *Lycopersicon*, который состоит как из самосовместимых, так и из самонесовместимых видов, не установлены апомикты. И это вполне естественно, если знать, что апомиксис и самоопыление проявляют себя как взаимно исключаящиеся генетические системы. Но так как в роде *Lycopersicon* существуют виды, которые проявляют себя как перекрестноопыляющиеся, некоторые авторы с основанием пытались найти проявление апомиксиса в них.

Известно, однако, что апомикты имеют преимущество перед половыми формами до тех пор, пока условия среды, в которой они распространены, не меняются; что они, в общем, не обладают генетической пластичностью, характерной для половых видов, и любое более существенное изменение среды может привести к их вымиранию. В таком случае можно допустить, что продолжительные засухи в ареалах распространения видов рода *Lycopersicon*, характерные для западных склонов Анд, являются препятствием для существования апомиктных типов, и, если они были созданы, то не были конкурентоспособными с половыми видами. Очевидно, при этих условиях

могут развиваться и процветать половые виды, какими являются виды рода *Lycopersicon*.

Псевдогамные виды с частичным апомиксисом, которые характеризуются и потомствами, созданными половым путем, имеют преимущества перед полным апомиксисом, так как они не потеряли способности к приспособлению, благодаря возможностям, которые они имеют для рекомбинации. В роде *Lycopersicon* не отмечены псевдогамные виды, что показывает, что псевдогамия также не участвовала в эволюции рода.

Одновременно с этим необходимо отметить, что апомиксис наблюдается как более редкое явление и в некоторых половых, самоопыляющихся видах, таких, как картофель, табак и др. Отмечены единичные случаи и для *L. esculentum*. На сотни диплоидных семян в этих видах встречаются единичные апомиктные гаплоидные семена, которые используются для создания сравнительно чистолинейного генетического материала для селекции.

Особое значение для эволюции видов рода *Lycopersicon* имеют мутации, в результате которых создан ряд полезных для селекции томатов признаков.

Другим фактором в растительной эволюции являются фасциации. Известно, что первые плоды вида *L. esculentum*, описанные в XVI в., были мелкие, гладкие, двухкамерные. Под влиянием созданных человеком благоприятных условий в отношении питания и др. проявляется радиальная фасциация, выраженная в формировании 3-, 4-, 5-, 6- и более камерных плодов. В начале этого процесса, как показывают сохранившиеся рисунки, плоды были мелкими, приплюснутыми, ребристыми, многокамерными, после чего, под влиянием ухода, создались и крупные многокамерные плоды ребристой или гладкой формы. Отбор постепенно способствовал элиминированию ребристых форм и созданию сортов с гладкими плодами. Согласно Даниловой (1951, 1952) увеличение камерности томатных плодов началось первоначально путем увеличения числа плодолистиков и общего усложнения цветка, после чего наступила полная или частичная фасциация плодолистиков и в конце появились перегородки в плоде, т.е. создалась многокамерность.

Согласно Брежневу (1964) ребристые формы томатов следует считать исходным материалом, из которого созданы первые сорта, появившиеся в Европе, — Палермо, Фикараци, Ивановский огонек и др. Подтверждением этого взгляда является форма *succenturiatum*, которая сходна по морфологическим признакам с первоначально введенными в Европу томатами. Сведения Брежнева относятся, по-видимому, к *L. esculentum* Mill. var. *succenturiatum* Rasq., который, как показано Вавиловым (1935), является разновидностью, происходящей из Южноамериканского (Перуанско-Эквадорско-Боливийского) центра. Брежнев (1964) считает, что после двух-, трехкратного отбора в рамках указанной разновидности могут выделяться формы, сходные с перечисленными сортами. Подчеркивается также то, что при выращивании этих сортов в примитивных условиях или в случае самозасеивания без последующего ухода во время роста получают сильно ребристые мелкие плоды, подобные плодам *L. esculentum* var. *succenturiatum*.

Отдаленная гибридизация играла значительную роль в эволюции растений. Одновременно следует отметить, что ее значение при образовании видов не надо переоценивать, а еще меньше отождествлять с гибридогенезом, как это было сделано К. Линнеем в конце его жизни и много позднее Лотси (1916). Как абсолютизирование, так и отрицание роли гибридизации при видообразовании являются двумя крайними взглядами, не отвечающими объективным закономерностям развития живой природы.

Процесс видообразования движется по различным путям, одним из которых служит гибридизация. Особенно богатый процесс формообразования развивается в потомстве родителей, принадлежащих к различным видам. Некоторые представители этих потомств являются промежуточными формами, другие ориентированы к родительским видам, а третьи представляют собой растительные формы с новыми признаками и свойствами. Эти новые формы в результате последовательного эволюционного развития под влиянием условий среды и естественного отбора могут превратиться в новые виды.

В результате экспериментальной межвидовой гибридизации могут образоваться диплоидные межвидовые гибриды, сесквидиплоиды или амфидиплоиды. Как те, так и другие в некоторых случаях представляют собой промежуточные формы, а иногда характеризуются новыми признаками и свойствами. Особенно большой интерес представляют амфидиплоиды. Они могут быть полуфертильными, полустерильными или полностью фертильными с нормальной конъюгацией хромосом, жизнеспособными, стабильными, репродуктивно изолированными от родительских видов. Последние, т.е. фертильные стабильные жизнеспособные амфидиплоиды с репродуктивной изоляцией от исходных видов, представляются рядом авторов в качестве новых видов (Карпеченко, 1927; Карпеченко, Щавинская, 1930; Цицин, 1963 и др.). Другие авторы находят, что в подобных случаях правильнее говорить о „новых видовых формах“, так как содержание понятия вид тесно связано с наличием определенного географического ареала произрастания вида, приспособляемости, конкурентоспособности, стабильности потомства и наличия внутренней генетической структуры, характерной для вида. Полученная синтетически в результате межвидовой гибридизации новая форма может превратиться в новый вид, когда приобретет приспособляемость, конкурентоспособность, начнет давать стабилизированное потомство и займет определенный ареал, получив таким образом географическую определенность (Завадский, 1961). Эта точка зрения поддерживается и другими исследователями (Розанова, 1946; Мичурин, 1948 и др.).

В тех случаях, однако, когда новая растительная форма — амфидиплоид, полученный экспериментальным путем, — жизнеспособная, фертильная, репродуктивно изолированная от исходных видов, дает стабильное потомство с определенными морфологическими и физическими качествами и определенным кариотипом, мы считаем, что правильно говорить о растительной категории с видовой определенностью или о синтетическом виде.

В роде *Lycopersicon* отмечен ряд случаев, когда экспериментальным путем получены амфидиплоиды. Lindstrom и Humphry (1932, 1933) получили амфидиплоиды от *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* в процессе регенерации диплоидных гибридов, а Bohn (1947, 1951) и Quadt (1955) — посредством колхицинирования их же. Bohn (1947, 1951) и McArthur и Chiasson (1947) получили амфидиплоид путем колхицинирования межвидового гибрида *L. esculentum* × *L. hirsutum* ($2n=24$). Те же авторы установили пониженную фертильность и ненормальности в протекании мейоза в полученном амфидиплоиде. Георгиева и Молхова (1964) получили амфидиплоиды *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=48$) путем колхицинирования соответствующего диплоидного гибрида. Амфидиплоиды были стерильны, полустерильны и полуфертильны. Гибридизацией последних получено потомство с фертильными и полуфертильными формами. После осуществления искусственного отбора в пределах этих форм за несколько лет создан высокожизненный,

фертильный, полиморфный амфидиплоид, репродуктивно изолированный от исходных видов. Георгиева, Славов и Ачкова (1972) получили сесквидиплоиды *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) благодаря склонности вида (*L. hirsutum typicum*) образовывать нередуцированные гаметы.

В роде *Lycopersicon*, в особенности в подродовой категории *Eriopersicon*, производит впечатление существенно различный полиморфный характер видов и разновидностей. Известно, что изолирующими механизмами, вызывающими дифференциацию популяций, являются географическое разделение, различие во времени цветения, апомиксис, неясные структурные различия в хромосомах гомологов и др. Любой из указанных механизмов ведет к разделению популяций и обособлению генетических различий между популяциями. Нередки случаи, когда действует комбинация нескольких механизмов. Иногда дифференциация и гибридизация комбинируются, но в подобных случаях снова существует возможность собирания разделенных уже популяций. Часто в цикле дифференциация — гибридизация участвуют не только дикорастущие, но и культурные и сорняковые растения. Подобные примеры известны для ряда культурных видов, в том числе и томатов. На родине рода *Lycopersicon*, *L. pimpinellifolium* и ряд разновидностей культурного вида, растущие в качестве сорняков, нередко скрещиваются с различными сортами томатов, после чего появившаяся дифференциация в гибридном материале открывает возможности для создания новых разновидностей.

Филогенетические схемы для рода *Lycopersicon*

Почти все исследователи, которые занимались родом *Lycopersicon*, искали родство между теми или другими видами и высказывали предположения относительно филогении рода. Если не учитывать самых ранних исследований по этому вопросу, первая подробная схема филогении рода *Lycopersicon* предложена Luckwill (1943) (рис. 2). Он подчеркивает близость рода к секции *Tuberarium* рода *Solanum*, что выражается в морфологическом сходстве листьев, положении и форме соцветия, хромосом и пр., и на основании этого находит, что время, прошедшее после отдаления исходной формы рода *Lycopersicon*, не очень длительное и род молод. При составлении филогенетической схемы автор использовал установленное им и другими авторами родство между некоторыми видами. Он допускает, что прародительская исходная форма имела простые листья с 5—7 основными листовыми сегментами, вероятно, без псевдоприлистников и простое неразветвленное соцветие. Исходя из этой схемы, автор предполагает, что создались две различные филогенетические линии, которые дали начало двум подродам — *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *Eriopersicon*. В первом подроде виды однолетние, а плоды — пигментированные каротиноидами. Второй подрод характеризуется многолетними видами, а плоды пигментированы хлорофиллом и антоцианом. Оба подрода отличаются также по своей фотопериодической реакции и по другим признакам и свойствам.

Luckwill (1943) допускает, что первым представителем подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) был *L. pimpinellifolium*, а подрода *Eriopersicon* — *L. pissisi*. В качестве доказательства, что *L. pimpinellifolium* и *L. pissisi* возникли из прародительской формы, Luckwill указывает на то обстоятельство,

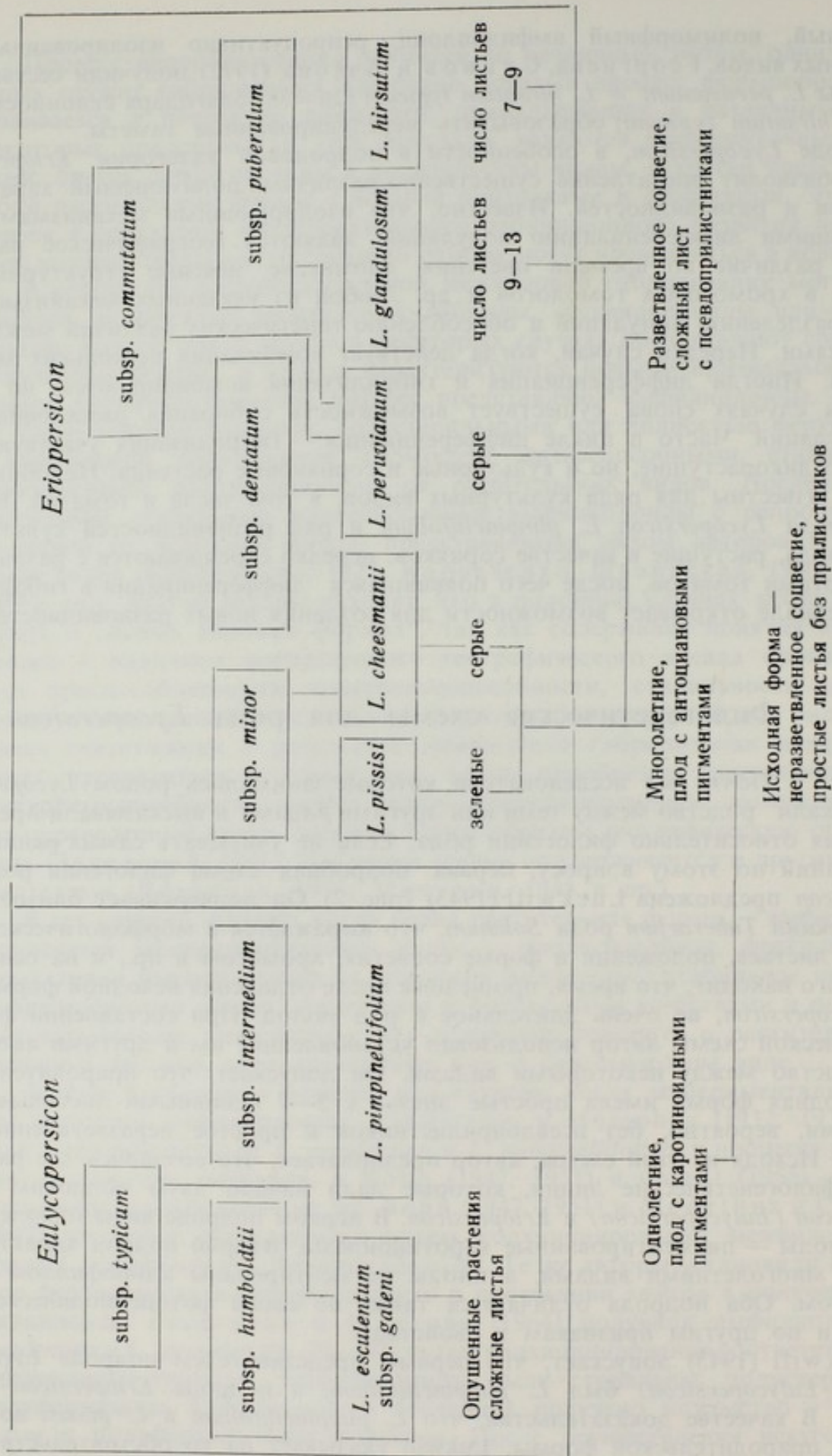


Рис. 2. Филогенетическая схема рода *Lycopersicon* (по Luckwill, 1943)

что естественный ареал, в котором они распространены, намного шире ареалов, в которых распространены другие представители рода *Lycopersicon*. Показаны и некоторые сходные признаки между двумя видами, представителями двух подродов, которые, как автор считает, не могут быть объяснены другим образом, кроме как прямым происхождением из общей родительской исходной формы.

Тот же автор допускает, что от *L. pimpinellifolium* получен целый комплекс *L. esculentum*, составленный из подвидов *L. esculentum* subsp. *galeni*, *L. esculentum* subsp. *humboldtii* и *L. esculentum* subsp. *intermedium*. Культурный подвид *L. esculentum* subsp. *typicum* создан гораздо позднее в результате деятельности человека. В процессе генетической дифференциации самоопыление (нормальное явление в подроде), по мнению автора, является более важным изолирующим фактором по сравнению с географической изоляцией.

Отмечено также, что эндемичный галапагосский вид *L. cheesmanii* и особенно *L. cheesmanii* subsp. *minor* схож с *L. pissisi*, и его дифференциация является результатом географической изоляции. Из *L. pissisi* развиваются формы со сложными листьями и прилистниками и сложными соцветиями с прицветниками. Эволюционное развитие по этому пути приводит к линии, составленной из *L. cheesmanii* (вероятно, *L. cheesmanii typicum*) и *L. cheesmanii* subsp. *minor* (*L. cheesmanii* var. *minor*), ко второй линии, составленной из *L. peruvianum* с *L. peruvianum* susp. *dentatum*, *L. peruvianum* subsp. *puberulum* и *L. peruvianum* subsp. *commutatum*, и к третьей линии, составленной из *L. hirsutum* (вероятно, *L. hirsutum typicum*) и *L. glandulosum* (вероятно, *L. peruvianum* var. *glandulosum*).

Распространение *L. hirsutum* и *L. glandulosum* в более высоких ареалах Анд дает основание Luckwill (1943) допустить существование близкой генетической связи между ними. Имея в виду слабое распространение *L. glandulosum*, этот автор предполагает, что последний представляет собой более позднее образование в эволюции рода по сравнению с *L. hirsutum*. Одновременно с этим допускается генетическое родство между *L. glandulosum* и *L. peruvianum*, независимо от того обстоятельства, что более широкое распространение *L. peruvianum* и его более далекая связь с *L. hirsutum* показывают его более раннее происхождение по сравнению с *L. glandulosum* и *L. hirsutum*.

В предложенной Luckwill (1943) филогенетической схеме рода *Lycopersicon* производят впечатление следующие несколько моментов:

1. Если принять настоящее таксономическое определение *L. pissisi* как синоним *L. cheesmanii* var. *minor*, то включение его в подрод *Eriopersicon* неправильно. *L. cheesmanii* var. *minor* содержит каротиноиды, проявляет определенную совместимость с видами и разновидностями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и с полным основанием включен в его систему.

Одновременно с этим необходимо отметить, что *L. cheesmanii* var. *minor* является эндемичным представителем флоры Галапагосских островов. На основании некоторых сходных признаков между ним и *L. hirsutum typicum* (особенно волоски) высказано предположение, что *L. cheesmanii* var. *minor*, по-видимому, происходит от какой-то угасшей формы *L. hirsutum typicum* или определенные его признаки возникли путем интрогрессии (Rick, 1956). Это обстоятельство, однако, не дает нам основания считать *L. cheesmanii* var. *minor* представителем подрода *Eriopersicon*. Таким образом, с большей вероятностью можно допустить, что из первоначальной прародительской формы, кроме линии однолетних видов, возникли две формы, которые рас-

пространились в различных по высоте ареалах, и за время эволюционного процесса под влиянием климатических условий оформились как две линии с многолетними видами. К первой принадлежит *L. peruvianum* вместе с разновидностями, включая *L. peruvianum* var. *glandulosum* (*L. glandulosum* по Luckwill, 1943) и *L. chilense*, а ко второй — *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*. Что же касается предполагаемого генетического родства между *L. hirsutum typicum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum*, то в нашей экспериментальной работе установлено, что последний гораздо ближе к *L. peruvianum*. Гибридизация между ними осуществляется очень легко, в результате чего получают высокофертильные гибриды. Наши опыты по скрещиванию *L. peruvianum* var. *glandulosum* с *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* обычными методами до сих пор не дали результатов.

2. В предложенной филогенетической схеме рода не видно места для *L. minutum* Chmielewski et Rick, который открыт в более позднее время. Отсутствуют также виды *L. chilense* Dun. *L. peruvianum* var. *humifusum* C. H. Mull. и *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl.

3. Отсутствуют конкретные данные о репродуктивных отношениях между видами двух подродов и между представителями отдельных подродов. Эти отношения имеют основное значение при разработке целостного представления о генетическом родстве между видами рода.

На основании структуры хромосом *L. esculentum*, *L. peruvianum* и *L. hirsutum*, Gottschalk и Peters (1956) делают вывод, что эти три вида происходят от одной общей прародительской формы. Их точка зрения поддерживается и Брежневым (1964), который дополняет ее предположением, что от общего прародителя обособились две филогенетические линии. Одна линия представлена видами, разновидностями и формами, чьи плоды содержат каротин и ликопин и используются в пищу, а другая линия состоит из видов, плоды которых несъедобны. К первой линии Брежнев (1964) относит культивируемый вид с его разновидностями и формами, а ко второй филогенетической линии — *L. peruvianum* и *L. hirsutum* с их разновидностями. Тот же исследователь отмечает различия между видами двух филогенетических линий по отношению к их морфологическим признакам, стадийному развитию и другим биологическим и биохимическим особенностям.

III. Происхождение и распространение культурного вида *Lycopersicon esculentum* Mill. и некоторых эндемичных представителей Галапагосских островов рода *Lycopersicon*

Lycopersicon esculentum Mill.

Вопрос о происхождении и эволюции культурных растений является одним из наиболее важных, поскольку он непосредственно связан с поисками новых источников питания для человечества. Для выяснения этого вопроса проведен ряд исследований, однако наши знания о дикорастущих родственниках культурных растений пока недостаточны. Если взять, например, основное культурное растение — пшеницу — то, несмотря на многочисленные генетические и цитогенетические исследования, данные о дикорастущих видах, принимавших участие в эволюции вида, крайне скудны. К настоящему времени лишь известно, что происхождение тетраплоидной пшеницы связано с участием генетического материала от *Aegilops squarrosa*. О кукурузе известно, что в нее периодически вливался генетический материал от *Tripsacum*. Мы все еще очень мало знаем о дикорастущих родственниках сахарного тростника, независимо от того обстоятельства, что использование аллельной зародышевой плазмы дикорастущих видов *Saccharum spontaneum* и *Saccharum robustum* при улучшении сахарного тростника представляет собой классический случай в селекции растений, способствовавший увеличению в несколько раз производства сахара в тропических странах.

О происхождении культурного вида *Lycopersicon esculentum* нет надежных археологических данных. Известны лишь некоторые сомнительные данные о найденных окаменелых частях томатов в пещере Сехкатлан, отнесенные к 800 г. до н.э. Можно рассчитывать только на сведения об использовании томатов до прихода испанцев в Южную Америку, обнаруженные в кодексах и хрониках победителей, где они названы *tomatl*.

L. esculentum перенесен в Европу в середине XVI в., и в сущности с этого времени начинается ботаническое изучение рода *Lycopersicon*, которое вначале было сосредоточено исключительно на *L. esculentum*.

Первые ботанические данные о виде получены итальянским ботаником Р. Matthioli, который впервые описывает томаты в „Commentarii“ в 1554 г. как „плоды, похожие на круглые яблоки, разделенные на сегменты, как арбуз, имеющие сначала зеленый цвет, а потом, по наступлении зрелости, золоти-

стые плоды у некоторых, у других же красные, из-за чего называют их „Pomi d'oro“ или „Mala aurea“ — золотые яблоки. Используются в пищу“.

Культигенный вид, известный под названием *Mala peruviana* и *Pomi del Peru*, в XVI и XVII вв. был распространен в Перу. Это используется как доказательство, что родиной *L. esculentum* является Перу. Одновременно допускается, что испанские путешественники перенесли вид после захвата Перу в 1535 г.

Другие исследователи считают, что Тихоокеанское побережье Перу, Чили до Эквадора и Галапагосские острова являются родиной *L. esculentum*, так как *L. pimpinellifolium* и другие близкие к нему формы распространены в этом районе.

Гумбольдт считал центром происхождения культурных томатов Мексику. В пользу этого предположения указывает название „томат от Темиститана“ (г. Мехико), а также широкое распространение *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* в Мексике, о котором допускается, что он является предполагаемой прародительской формой *L. esculentum*. В качестве доказательства этого же предположения указывают и на существование большого разнообразия форм *L. esculentum* с самыми различными наименованиями. A de Candolle (1896) также считал, что *L. esculentum* var. *cerasiforme*, наблюдавшийся им в Перу, Мексике и Тарапото, является родоначальником культурного томата. Одновременно он отмечал, что ни в одном современном азиатском или индийском языке не встречается названия томатов, из чего заключил, что последние привезены в эти страны в более позднее время. Предполагается, однако, что томаты доставлены в Европу Колумбом в 1493 г. через Западную Индию. Это вполне вероятно, поскольку известно, что испанцы завезли многие растения из Южной Америки через Тихий океан на Филиппины, а оттуда в различные части Индии. Вавилов (1935) указал на Южноамериканский (Перуанско-Эквадору-Боливийский) район как на центр происхождения примитивной формы *L. esculentum* Mill. var. *succenturiatum* Pasq. и *L. peruvianum* Mill. Обобщая сделанные предположения, другие авторы приходят к заключению, что не Перу, а Мексика — наиболее вероятный, а может быть, и единственный центр происхождения культурных томатов, главным образом района Веракруз и Пуэбло, где найден *L. esculentum* var. *cerasiforme*. Можно назвать и авторов, которые считают, что исходная форма *L. esculentum*, не *L. esculentum* var. *cerasiforme*, а *L. pimpinellifolium* (Schiemann, 1932).

Относительно введения томатов в культуру нет конкретных данных. Допускается, что это произошло в различных местах.

Культурные томаты описаны под различными названиями: *Lycopersicon de Galeno*, *Pomi d'oro* (золотое яблоко), *Malum aureum*, *Pomum aureum* (золотое яблоко), *Solani pomiferi genus aliud* (приносящий яблоки *Solanum nigrum*) и др.

Заслуживает быть отмеченным, что при введении томатов в культуру они считались ядовитыми или лекарственными растениями. Согласно Dunal (1813) они сравнивались с *Solanum furiosum* — древнее название *Atropa belladonna* и с *Solanum manicum* — древнее название *Mandragora*. Немецкий ботаник R. Dodonaeus в 1588 г. писал, что вегетативные части томатов имеют способность охлаждать воспаленные части человеческого тела. Плоды можно есть, но они имеют малую питательность и, кроме того, вредны для здоровья человека. Французский ботаник J. Delechamps в конце XVI в. описал томаты с желтыми и красными ребристыми плодами, которые выращивали во Фран-

ции для пищи и в качестве лекарственных растений, но по сравнению с *Mandragora* они обладали меньшими лечебными свойствами.

Термин „томат“ происходит от названия, данного томатам туземным южноамериканским населением. В Европе это название в самом начале в 1572 г. звучало как „Tumatle“. В конце XVI в. в Германии томаты называли „Goldt apffel“ (золотое яблоко), в Бельгии — „Gulden appelen“ (золотые яблоки), во Франции — „Pommes dorées“ (золотые яблоки), в Англии — „Gold Appel“ (золотое яблоко) и т. п. В то же время А. Cesalpini описал томаты с золотистыми и красными плодами, отметив, что последние ввозятся в Италию из других стран и выращиваются главным образом как декоративные растения. В начале XVII в. В. Besler также описал томаты с красными и желтыми плодами под названием „Poma amoris fructu rubro“ и „Poma amoris fructu luteo“. Он отмечал также, что имеются томаты с белыми плодами.

Из изложенного видно, что во второй половине XVI и в начале XVII в. томаты были уже известны в Южной и Юго-Западной Европе. В остальные части Европы сведения о культуре начали проникать только в начале XVII в. В Польше они описывались как „Jablko milovei (albo zlote)“. В тот период гораздо более широко были распространены желтые томаты, которые К. Bauhin описал под названием „*Solanum pomiferum fructu rotundo striato molli*“ (приносящий яблоки *Solanum*). Они имели круглые ребристые мелкие плоды, чаще всего желтые или золотисто-желтые, редко красные и еще реже белые. Этот же автор впервые сообщил о „вишневых“ томатах (*L. esculentum cerasiforme*) с двумя формами — гладкой и ребристой. Первая дана им под названием „*Cerasorum forma*“, а вторую позднее Ph. Muller отнес к *Lycopersicon esculentum*.

Таким образом видно, что относительно центра происхождения томатов высказаны различные предположения, но большинство исследователей склонны считать родиной томатов Мексику. Нельзя, однако, исключить Перу, в пользу которого также имеется немало данных.

Из сделанного обзора видно также, что в Европу первоначально были ввезены желтые ребристые томаты, а позднее — красные, гладкие. Появление последних отмечено в начале XVII в. Следует также подчеркнуть, что томаты долгое время выращивались в качестве декоративных или лекарственных растений. Известная французская фирма по производству семян „Вилморен“ в каталоге за 1760 г. предлагает томаты как декоративные растения. Только в 1778 г. в этом же каталоге томаты представлялись как овощная культура, но во Франции они начали использоваться в пищу только в четвертом десятилетии XIX в. В то же время в Германии томаты занимали незначительные площади, а в Англии выращивание их в пищу началось еще позднее. То же относится и к другим странам Западной Европы, таким, как Дания, Швеция, Бельгия и Голландия. Плоды томатов вначале употреблялись в пищу зелеными, а позднее начали использоваться в зрелом состоянии. Заслуживает быть отмеченным тот факт, что до 1840 г. томаты считались ядовитыми растениями.

Согласно Брежневу (1964) томаты выращивались в России еще в XVIII в. В словаре К. Кондратиевича (1780) они названы „любовными яблоками“, *Lycopersicum*, *Poma amoris autalkakengi*. В каталоге, сделанном П. С. Палласом (1871), говорится о *Solanum lycopersicum*, выращенном на грядках. То же можно сказать и о сведениях И. Г. Георгия (1797) и А. Т. Болотова

(1784), из которых можно судить, что томаты использовались в России в пищу и как декоративные растения в комнатных и огородных условиях к 80-м годам XVIII в. В последующие несколько десятилетий томаты быстро распространились, главным образом в Крым, Молдавию, окрестности Одессы, Николаева, Херсона, так что в середине XIX в. они выращивались в этих районах не только как потребительский, но и как товарный продукт.

Во второй половине XIX в. томаты распространились далеко на север в Новгородскую и Псковскую губернии. Имеются данные о выращивании томатов в 80-е годы вблизи Петербурга (Ленинград). В конце XIX в. проводятся опыты по выращиванию томатов в Костромской, Вятской, Вологодской губерниях (59° с. ш.). Ставился вопрос и о предзимнем засевании томатов в целях увеличения их устойчивости к низким температурам, что показывает значительно более высокие требования к культуре томатов в России по сравнению с положением в других европейских странах в то время.

Особенно широкое распространение получила томатная культура в СССР после Великой Октябрьской революции, главным образом после организации совхозов и колхозов. В настоящее время в европейской части СССР томаты выращивают до 65° с. ш., в Сибири — до 61° с. ш. и даже еще севернее.

У нас в стране томаты начали использовать в пищу сравнительно поздно. Согласно Ц. Гинчеву (1887) в 1880 г. в некоторых селах Ломского и Белолатинского районов они употреблялись только в зеленом состоянии. Позднее в некоторых районах страны культура заняла значительные площади и томаты стали одним из важнейших продуктов овощного рынка. Особое место в этом отношении занимает село Куртово Конаре Пловдивского округа, в котором еще в 1880—1895 гг. производство томатов оформилось в качестве отрасли овощного производства. В то же время в значительных размерах производство томатов развивается в с. Пырвенец Пловдивского округа и в с. Джулюница Горнооряховского округа. Это тесно связано с поисками источников витаминов и с экспортом свежих и консервированных томатов. По этой причине созданы районы, в которых было организовано промышленное производство томатов: Пловдив, Кричим, Раковски, Джулюница, Стара-Загора, Плевен и др. После 1930 г. стало развиваться и производство томатов в теплицах.

Особенно сильно увеличилась площадь, занятая томатами, после 9 сентября 1944 г., что обусловилось возросшими нуждами внутреннего рынка, быстро развивающейся консервной индустрией и увеличением экспорта.

Некоторые эндемичные представители рода *Lycopersicon* Галапагосских островов

Проблема происхождения галапагосских представителей рода *Lycopersicon* привлекала внимание Дарвина и других исследователей после него. Более подробно она изучалась Vinton (1951), который обратил внимание на обстоятельство, что флора Галапагосских островов наиболее близка к флоре Южной Америки и Мексиканско-Карибской области. Кроме того, было установлено, что 40% растительных видов островов эндемичны. Наблюдалось как общие виды для нескольких островов, так и специфичные виды, принадлежащие одному острову. На основании этого допускается, что в гео-

логическом прошлом острова были соединены и образовывали обширную земную поверхность, на которой произошло расселение растительных видов. В дальнейшем море наступило и разделило массу земли на современные архипелаги.

До сих пор нет единого взгляда относительно происхождения растительности Галапагосских островов. Были предложены две основные гипотезы. Согласно первой острова всегда были изолированы от материка, и, по-видимому, океанские течения приносили семена и другие материалы. Вторая гипотеза допускает, что в течение некоторого периода острова были связаны с материком перешейком, который и позволил миграцию видов. Против первой гипотезы имеются возражения, которые могут быть сведены к тому, что маловероятно преодоление видами таких больших расстояний. Vinton (1951) допускает, что полуостров Миосене включал остров Сосос и простирался от Коста-Рики до места, отстоящего на 100 миль к северу от Галапагосского архипелага, но Shumway (1954) считает, что гигантской лестницей между Эквадором и Галапагосскими островами служил водораздел Carnegie.

При изучении представителей рода *Lycopersicon* особое внимание уделялось *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) C. H. Mull. и *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) Rick, которые изучались Rick (1956). Этот автор устанавливает их стабильность и высокую степень самоопыления. Относительно филогении этих форм этот же автор считает, что их экзотический характер не дает основания считать, что между ними и видами материка существует надежная связь. Одновременно с этим он обращает внимание на то обстоятельство, что генетический фактор *B*, найденный в *L. hirsutum*, установлен и в *L. cheesmanii* var. *minor*. Кроме того, волоски и длинные чашечки *L. cheesmanii* var. *minor* сходны с теми же признаками у *L. hirsutum typicum*. Последний распространен на западных склонах Анд от Центрального до Северного Перу, а *L. hirsutum* var. *glabratum* — на западных склонах Анд и на побережье Эквадора. То обстоятельство, что *L. hirsutum* var. *glabratum* переносит условия низин Эквадора и обладает самосовместимостью, послужило основой для допущения, что, возможно, он, как и *L. hirsutum typicum*, имеет общего прародителя с *L. cheesmanii* var. *minor*, причем последний произошел от какой-то угасшей формы или унаследовал определенные качества от *L. hirsutum typicum* путем интрогрессии. В этом случае Rick (1956) с полным основанием допускает, что побережье Эквадора является источником галапагосских форм рода *Lycopersicon*, что одновременно подкрепляет гипотезу Shumway (1954) о перенесении их через водораздел Carnegie. Наблюдения Svenson (1946) о сходстве экологических условий Галапагосских островов, берегов Эквадора и северной части Перу подтверждают заключения Shumway (1954).

В наших исследованиях было установлено, что плодоносящие растения *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, как и *L. cheesmanii* var. *minor*, очень схожи по составу волосков. Они покрыты волосками подтипов a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2 в близких количественных соотношениях. *L. cheesmanii typicum* по количеству волосков типов a , b и c сходен с *L. esculentum*, а по волоскам типов b и c — с *L. cheesmanii* var. *minor*. Эти данные дают нам основание сделать вывод, что на основе качественного и количественного состава волосков можно считать *L. cheesmanii typicum* связующим звеном между *L. hirsutum typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, с одной стороны, и между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* — с другой (Георгиева, Ачкова, 1970). Скрещи-

ваемость между *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, так же как и последних с *L. esculentum*, с одной стороны, и с *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. hirsutum typicum*—с другой, дает дополнительные данные о генетическом родстве между ними, а также о том, что *L. esculentum*, а может быть, и *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. hirsutum typicum* участвовали в происхождении *L. cheesmanii* var. *minor*. Можно также допустить, что последний появился в результате межвидовой гибридизации между некоторыми формами *L. esculentum*, которыми изобилует побережье западных склонов Анд в Перу и Эквадоре, и *L. hirsutum* var. *glabratum*, а длинные волоски получены в гибриде благодаря интрогрессии под влиянием особенностей климата. Необходимо принять во внимание то обстоятельство, что как Rick (1956), так и Жуковский (1964) считают, что *L. cheesmanii* var. *minor* занимает промежуточное положение между двумя под родами — *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *Eriopersicon*. К тому же Rick (1956) предлагает рассматривать *L. cheesmanii* var. *minor* как *L. esculentum* var. *minor*, то есть, согласно классификации Hooker (1851). Однако на основании более подробного анализа, проведенного при изучении скрещиваемости между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, более конкретно — мейоза в F_1 и F_2 , жизнеспособности пыльцы, наследования типов листьев, чашечек, окраски плодов и др. — мы считаем, что генетическое сходство между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* не настолько близко, чтобы принять разновидность за *L. esculentum* var. *minor*. Более правильным будет оставить *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull. Наличие генетического фактора *B*, найденного во многих видах подродовой категории *Eriopersicon* и в *L. cheesmanii* var. *minor*, также отделяет последний от *L. esculentum*.

IV. Систематика рода *Lycopersicon*

Первые описания растений сделаны в Древнем Египте около 3000 лет до н. э., а в Китае — около 2200 лет до н. э.; в них представлены культурные растения, выращиваемые в этих странах. Позднее древнегреческие и римские философы описали значительное число растений и их практическое применение. Особый интерес в этом отношении представляют частично сохранившиеся описания Аристотеля (384—322 гг. до н. э.). В „Естественной истории растений“ (в 10-и томах) Теофраст (372—287 гг. до н. э.) описал лекарственные, масличные, овощные, медоносные и другие растения, которым даны соответствующие названия. Он составил и классификацию растений на основе описания отдельных органов, способов выращивания и их использования. Согласно Dunal (1813) Теофраст говорил об одном *spruxov*, употребляемом в пищу, а M. Sprengel допускает, что речь идет о *Solanum melongena* L. В другом месте Теофраст указывает на два растения с тем же самым родовым наименованием. Относительно первого допускается, что оно принадлежит к *Solanum* L., а второе — к *Physalis* L. Греческий врач Диоскорид (I в. н. э.) описал около 600 растений, которые систематизировал на основе некоторых морфологических признаков. Он говорил о четырех видах *spruxos*. Dunal (1813) допускает, что два из них принадлежат к *Physalis*, а другие два — к *Solanum*. Названия, данные ряду растений им, а также римским ученым Плинием Старшим (I в. н. э.), используются до сих пор. Согласно Dunal (1813) Celse является первым из древних авторов, который употребил название *Solanum*, чтобы отметить растение, используемое как наружное лекарство.

В сохранившихся описаниях названных древнегреческих философов и других авторов не найдены сведения о томатном растении. Первые сведения о нем датируют началом XVI в. Это обязано тому обстоятельству, что родину томатов — Южную Америку — открыли только в конце XV в. Следует также отметить, что история рода *Lycopersicon* началась с истории культивируемого вида *L. esculentum*.

В последующий период до Линнея классификация растений создавалась под влиянием систем Теофраста и Диоскорида. Самой характерной особенностью систем XVI и XVII вв. является то, что они основаны главным образом на устройстве одного растительного органа. Например, итальянский ботаник и врач А. Cesalpini (1519—1603) написал 16 сочинений, в которых систематизировал все известные к тому времени растения на основе строения и окраски плодов. Он описал две формы томатов с золотистыми и красными плодами и сделал первое оригинальное описание томатного растения. Во второй половине XVI в. немецкий ботаник R. Dodonaeus в своей систематике, опубликованной в 1575 г., отнес томаты к группе вредных и даже ядовитых растений.

К концу XVI в. (1597) английски ботаник J. Gerarde также сделал описание томатов, похожее на описание R. Dodonaeus.

J. Ray (1627—1705), английский естествоиспытатель, описал все известные к тому времени растительные виды. Его классификация построена на изучении устройства соцветия, цветков и плодов растений. Он отнес томаты к плодоягодным растениям и описал, как и некоторые свои предшественники, томаты с красными плодами, крупнее вишни, и с желтыми ребристыми плодами.

J. P. Tournefort (1656—1708), французский ботаник и путешественник, внес существенные изменения в понятия систематических категорий и при разработке растительных систем обращал внимание главным образом на строение венчика. Он предложил классификацию Solanaceae и в 1694 г. отделил томаты, которые до этого были включены в род *Solanum*, в самостоятельный род — *Lycopersicon*.

В своей систематике рода *Lycopersicon* Dunal (1813) пишет, что Tournefort составил классификацию растений намного более точно по сравнению со своими предшественниками и что все ботаники — его современники до самой его смерти были его последователями.

Согласно Luckwill (1943) название *Lycopersicon* (вольчьи персики) или *λυχολεροίχον* дано Галеном для растений с неизвестным происхождением. Происходит от *λύκος* — волк, и *περοίχον* — персик. Однако высказано сомнение относительно растения, к которому относится определение Галена, поскольку в то время в Старом Свете не были известны представители рода *Lycopersicon*.

Согласно Muller (1940) родовое название *Lycopersicon* дано Ph. Miller в 1754 г. Если, однако, судить по имеющимся хронологическим данным, приоритет в этом отношении принадлежит Tournefort. Это же мнение поддерживают Luckwill (1943) и Брежнев (1964). Большая часть исследователей, однако, и до сих пор считает, что необходимо признать авторство Miller (Willis, 1966; Tutin et al., 1972). В поддержку точки зрения на отделение *Lycopersicon* от рода *Solanum* писал и Knaut в начале XVIII в., в 1716 году, основываясь главным образом на различии в строении плодов в двух родах, которые в видах рода *Solanum* представляют одногнездные ягоды, а рода *Lycopersicon* — многогнездные. К. Линней (C. Linnaeus, 1707—1778) в 1753 г. в „Species Plantarum“, однако, снова включил род *Lycopersicon* в систему рода *Solanum* и под названием *Solanum lycopersicum* L. объединил все формы, которые в системе Tournefort были описаны как отдельные виды. Линней включил и *L. peruvianum* как вид рода *Solanum*.

Известно, что система Линнея составлена на основе особенностей строения цветка — постоянстве числовых отношений части цветка, главным образом тычинок — их длине, степени срастания и др. „В своей большой реформе классификации этот знаменитый Линней включил три рода — *Solanum*, *Melongena* (теперь вид в роде *Solanum*) и *Lycopersicon* (Tournefort) — в один под старым именем *Solanum*, для которого согласно ему (Линнею) главной характерной особенностью являются тычинки, открывающиеся через две концевые поры“ (Dunal, 1813). Сейчас известно, что это относится только к видам рода *Solanum*.

Линней понимал искусственный характер созданной им систематики, но ограниченность знаний того периода не позволила создать естественную систему, определяющую родственные отношения между растениями. По этой причине в одну систематическую единицу (класс) были включены роды,

генетически далекие друг от друга. По той же причине род *Lycopersicon*, который генетически отдален от рода *Solanum*, был включен в последний. В это время один естествоиспытатель, менее знаменитый, но не менее известный, чем Линней — Adanson, — предлагает собрать роды *Solanum* и *Meloen-gena* в один род и сохранить самостоятельность рода *Lycopersicon*, который он характеризует открытыми тычинками и семенами, покрытыми волосками. Adanson, как и Линней, верил, что тычинки видов рода *Lycopersicon* открываются через две концевые поры, так же, как в роде *Solanum*. Немецкий исследователь Moench в 1794 г., однако, обращает внимание на то обстоятельство, что тычинки видов рода *Lycopersicon* открываются по своей длине, но вопреки этому включает этот род в систему рода *Solanum*.

Первый опыт создания естественной системы на основе многих признаков сделал французский исследователь Jussieu (1748—1836), но и он определяет род *Lycopersicon* как вид в роде *Solanum*.

Miller в 1754 г. в „Gardener's Dictionary“ присоединяется к точке зрения Tournefort об отделении рода *Lycopersicon* от рода *Solanum*. В восьмом издании „Gardener's Dictionary“ (1768) Miller отмечает *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium* и *L. peruvianum* как виды в роде *Lycopersicon*. В этот же род он, однако, включает и *L. aethiopicum* и *L. procumbens*, принадлежащие к роду *Solanum*. Позднее, вероятно из-за существующей путаницы в таксономических определениях и из-за авторитета Линнея, Miller воспринимает точку зрения Линнея на присоединение рода *Lycopersicon* к роду *Solanum*.

Hill в 1773 г. принимает латинскую форму наименования *Lycopersicon* — *Lycopersicum*, с которой соглашается и Dunal (1813) и которая до сих пор используется некоторыми авторами. Даже в большой работе Chadeaud и Emberger (1960) по систематике в разделе о сем. Solanaceae отмечено: „*Lycopersicum* Mill.“ (*Solanum lycopersicum* L.). Большая часть исследователей, однако, еще в XVIII в. принимает наименование *Lycopersicon*.

Dunal (1813) отделяет род *Lycopersicon* от рода *Solanum* и, называя его *Lycopersicum*, включает в него семь видов — *L. pimpinellifolium*, *L. peruvianum*, *L. pyriforme*, *L. humboldtii*, *L. cerasiforme*, *L. esculentum* и *L. procumbens*, из которых четыре являются разновидностями *L. esculentum*, а последний не принадлежит к роду *Lycopersicon*. Эта систематика рода *Lycopersicon* сопровождается изящными рисунками листьев, цветков, плодов и семян *Lycopersicum cerasiforme* и *Lycopersicum Pomum amoris* (*L. esculentum*) (рис. 3). Вторая классификация Dunal (1816) рода *Lycopersicon*, кроме видов, указанных в первой классификации, включает еще *L. dentatum*, *L. hirsutum*, *L. regulare*, а *L. procumbens* исключен из рода. Приведено также короткое описание листьев, цветков, плодов и др.

Используя сходство в анатомическом устройстве некоторых растительных групп, швейцарский ботаник А. De Candolle (1778—1841) рассматривает вид как естественное научное понятие, отражающее относительно определенное явление в органической природе, разрабатывает естественную систему рода *Solanum*, в которой останавливается на происхождении томатов, а в „Prodromus“, т. XIII (De Candolle, 1852) включена система рода *Lycopersicon* с десятью видами, составленная Dunal, где находим уже и *L. chilense*.

R. Braun (1786—1858) использовал эмбриологический метод при классификации, который открывает принципиально новые пути для разработки естественной систематики растений.

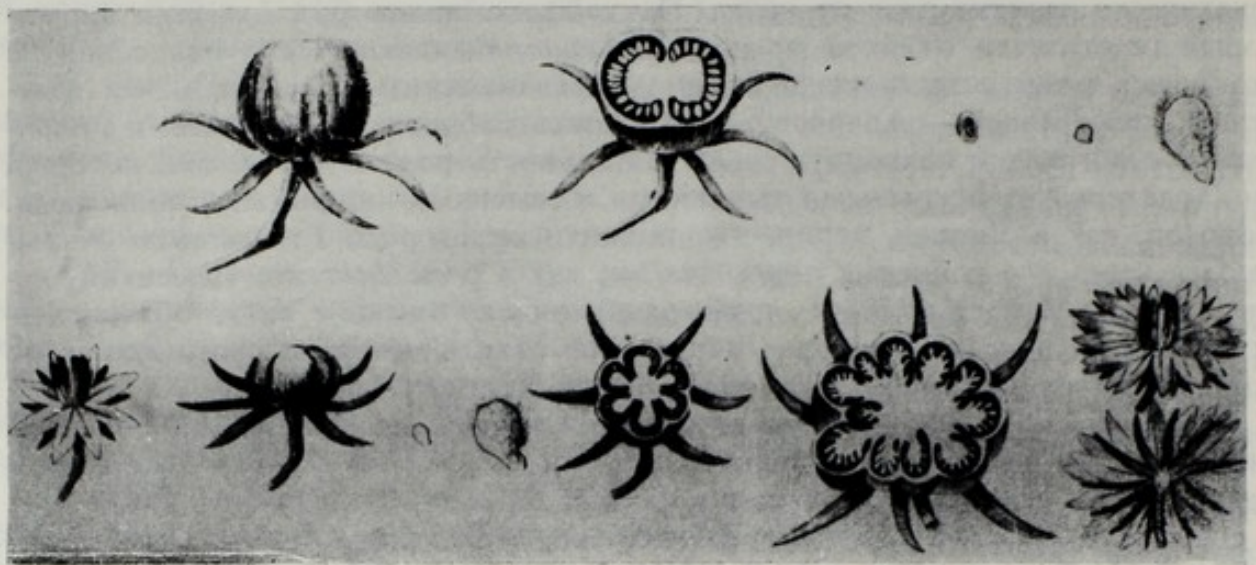


Рис. 3. *L. cerasiforme* и *L. esculentum*. Рисунок из диссертации Dunal (1813)

После него уже создается более надежная основа для составления растительной систематики, и в результате интенсивных исследований сем. *Solanaceae* устанавливаются характерные признаки видов рода *Lycopersicon*, которые отличают их от видов рода *Solanum*. Таким образом, был сделан вывод, что виды рода *Lycopersicon* по общему виду растений схожи с некоторыми видами рода *Solanum*, особенно из секции *Tuberarium*, но по строению цветка, изрезанной чашечке, венчику, тычинкам, плодам, семенам — различаются. Тычинки видов рода *Lycopersicon* раскрываются по длине внутренней стороны, и пыльца высыпается, в то время как у видов рода *Solanum* это происходит на верхушке. Плоды видов рода *Lycopersicon* имеют более сложное строение по сравнению с плодами видов рода *Solanum*. Семена первых, за исключением некоторых видов, опушенные, а вторых — почти голые.

Вопреки установленным основным различиям видов обоих родов, в конце XIX в. австрийский ботаник, морфолог и систематик Wettstein (1895) предложил включить род *Lycopersicon* снова в род *Solanum*.

Непрерывное изменение систематического положения рода *Lycopersicon* все чаще приводит к включению представителей рода *Solanum* в его систему. Philipii (1860, 1865) изучал флору Чили и описал четыре новых вида, которые по его мнению принадлежат к роду *Lycopersicon* — *L. atacamense* Phil., *L. pissisi* Phil., *L. puberulum* Phil. и *L. bippinatifidum* Phil. Имея в виду то обстоятельство, что *L. pissisi*, согласно современным таксономическим определениям, является синонимом *L. cheesmanii* var. *minor*, то, по-видимому, только он принадлежит к роду *Lycopersicon*. Для остальных видов, отнесенных Philipii к местным растениям провинции Атакамензе в Чили, Reiche в 1910 г. сохраняет наименования и их принадлежность к роду *Solanum*. В 1923 г. Bailey разделяет род *Lycopersicon* на два вида — *L. pimpinellifolium* и *L. esculentum*. В последний были включены пять разновидностей. По сравнению с классификациями Dunal (1813, 1816, 1852), особенно с последней, предложения Bailey (1923) далеко не отвечают развитию систематики рода в то время. В 1925 г. Riley описал эндемичный вид флоры Галапагосских островов — *L. cheesmanii* Riley.

Интерес к дикорастущим видам рода *Lycopersicon* усилился, когда болезни культурных томатов вызвали необходимость создания устойчивых сортов. Вскоре, однако, началась большая путаница в таксономических определениях и в данных о филогении рода. Эти причины потребовали сбора и изучения видового разнообразия в роде *Lycopersicon*. Если исключить отмеченные достижения отдельных исследователей, принявших участие в сборе и таксономическом определении некоторых видов рода, то первыми экспедициями, отправленными к западным берегам и во внутренние области Южной Америки, стали советские, организованные ВИР — Ленинград — под руководством Н. И. Вавилова с 1925 по 1932 г. В 1937—1939 гг. по тому же маршруту направляется американская экспедиция под руководством Н. L. Blood и L. Tremelling.

Собранные экспедициями материалы по видам рода *Lycopersicon* дали возможность провести широкую экспериментальную работу сначала в СССР и США, а затем и в других странах. Согласно Muller (1940), в коллекции, собранной экспедицией США, не доставало только *L. cheesmanii* Riley, который, как мы уже отметили, был найден ранее на Галапагосских островах, а на континенте не встречается.

При изучении собранных материалов, особенно при таксономических определениях, возникли большие затруднения, которые для некоторых видов существуют и теперь. Эти затруднения вызваны, в основном, сильно выраженным полиморфным характером многих дикорастущих видов, что послужило причиной в ряде случаев для определения различных биотипов одного и того же вида как отдельных видов.

Muller (1940) является первым исследователем, разделившим род *Lycopersicon* на два подрода — *Lycopersicon (Eulycopersicon)* и *Eriopersicon* на основании ряда морфологических и других различий — окраски плодов, наличия прилистников и прицветников, наличия волосков на вегетативных и репродуктивных органах, структуры хромосом, ареалов распространения и др. В первый подрод включено два вида — *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*, а во второй — *L. peruvianum*, *L. cheesmanii*, *L. hirsutum* и *L. glandulosum*.¹ Подобная классификация составлена Luckwill (1943). Даскалов и Попов (1941) обращают внимание в основном на систему культигенного вида. Lehman (1953, 1959) принимает классификацию Muller (1940) и разрабатывает более подробно систему *L. esculentum*. Брежнев (1954, 1955, 1958, 1964) принимает три вида в роде *Lycopersicon* — *L. peruvianum*, *L. hirsutum* и *L. esculentum*. Наряду с этим он останавливается более подробно на системе *L. esculentum*. Becker-Dillingen (1956) указывает семь видов в роде, между которыми находятся *L. humboldtii* и *L. glandulosum*, которые, согласно современным таксономическим определениям, являются разновидностями. В систему *L. esculentum* включено десять разновидностей. Колев (1963) принимает классификацию Брежнева (1964) и предлагает систему культигенного вида на основе габитуса томатного растения. Жуковский (1964) принимает системы Muller (1940) и Luckwill (1943) на основе разделения рода *Lycopersicon* на два подрода, но в подрод *Lycopersicon (Eulycopersicon)*, кроме *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*, включает *L. esculentum* var. *minor* (*L. chees-*

¹ Имея в виду описание, сделанное Muller (1940), мы заключаем, что, очевидно, речь идет о *L. peruvianum* var. *glandulosum*.

manii var. *minor*) и *L. minutum*, а подрод *Eriopersicon* представляет видами *L. peruvianum*, *L. hirsutum* и *L. chilense*.

Подробный обзор современной классификации рода *Lycopersicon* и предложения по ее улучшению сделаны Огняновой и Шукаровым (1967).

Классификации рода *Lycopersicon* Mill. (Gard. Dict., 1754)

J. Tournefort (1694)

- L. galeni* (круглые, ребристые плоды)
- L. g. fructu rubro non striato* (красные гладкие плоды)
- L. g. fructu luteo* (желтые плоды)
- L. g. fructu albo* (белые плоды)
- L. g. fructu rubro palescente* (розовые плоды)
- L. g. fructu cerasi rubro* (вишневидные красные плоды)
- L. g. fructu cerasi luteo* (вишневидные желтые плоды)
- L. g. fructu striato duro* (ребристые твердые плоды)
- L. arborescens amplissimis foliis* (древовидные с очень широкими листьями)

Ph. Miller (1754)

- L. galeni*
- L. esculentum*
- L. pimpinellifolium*
- L. peruvianum*
- L. aetiopicum*
- L. procumbens*
- L. tuberosum*¹

M. F. Dunal (1813)²

Синонимы: *Lycopersicum*
Lycopersicon Tourn.
Lycopersicum et *Psolanum*

1. *L. pimpinellifolium* L.
Solanum pimpinellifolium Lin.
Lycopersicon pimpinellifolium Mill.
Lycopersicon inodorum Juss.
(Hab. in Peruviâ, in Brasiliâ)
2. *L. peruvianum* Lin.
Lycopersicon peruvianum Mill.
Lycopersicon pimpinellae sanguisorbae folio Feuill.

¹ Три последние вида принадлежат к роду *Solanum* и очень скоро были отделены от рода *Lycopersicon* и возвращены обратно в род *Solanum*.

² Системы М. Ф. Дунал представлены, как в оригинале.

- Tomatte cimarron id est pomum aureum silvestre*
(Hab. in Peruviae)
3. *L. pyriforme* L.
Solanum pomiferum
 4. *L. humboldtii* L.
Solanum humboldtii Wild.
 5. *L. cerasiforme* L.
Solanum lycopersicum Lin.
Solanum pseudo-lycopersicum Murr.
Solanum spurium Gmel.
Lycopersicum galeni Mill.
Solanum pomiferum fructo rotundo, parvo, molli, nunc luteo, nunc rubro, Moris,
H. R. Bles
Solanum racemosum, cerasorum forma C. B. Pin.
Tomatta Bontal. Malaicé Rumph.
Tomate redondo (Vernaculé in Peruvîâ)
Lycopersicum fructu cerasi rubro Tourn.
Lycopersicum fructu cerasi luteo Tourn.
Solanum racemosum, cerasorum forma fructu luteo H. R. P. apud Tourn.
 6. *L. esculentum* L.
Lycopersicon esculentum Mill.
Lycopersicon pomum amoris Moench, Meth.
Solanum lycopersicum Lin.
Lycopersicum galeni Tourn.
Pomum amoris Blackw., Rumph.
Solanum pomiferum seu Poma amoris fructu striato et sulcato aureo Moris,
H. R. Bles
Malum insanum depressius et latius Coesalp.
Mala aurea Chab.
Solanum pomiferum fructu rotundo striato molli C. B. Pin.
Mala aurea, odore foetido quibusdam Lycopersicon J. B.
Aurea mala Dod. Pempt.
Poma amoris et Pomum aureum Lycopersicon quorumdam
Poma amoris sive aurea Dalech. Lugd.
La pomme d'amour Regnault
La pomme d'amour; la Tomatte Gallice
Lycopersicon fructu e rubro palescente Tourn.
Solanum pomiferum fructu rotundo striato molli, rubro pallescente H. R. P.
Lycopersicon fructu luteo Tourn.
Lycopersicon fructu albo Tourn.
Solanum pomiferum fructu rotundo striato molli v. fructu albo C. B.
Species non satis nota.
 7. *L. Procumbens* L.

M. F. Dunal (1816)

Синонимы: *Lycopersicum*
Lycopersicum Dun.
Lycopersicon Tourn.
Lycopersicon et Psolanum Neck.

1. *L. pimpinellifolium* L.
(Hab. in Peruviâ, in Brasiliâ)
2. *L. regulare* L.
3. *L. peruvianum* L.
S. peruvianum L.
(Hab. in Peruviae aridis locis)
4. *L. dentatum* L.
(Hab. . . .)
5. *L. hirsutum* L.
(Hab. in agris Peruvianis prope Loxa)
6. *L. humboldtii* L.
(Hab. in America meridionali ad fluvium Rio negro)
7. *L. pyriforme* L.
S. pomiferum
(Hab. . . .)
8. *L. cerasiforme* L.
S. lycopersicum
S. pseudo-lycopersicum
(Hab. in locis maritimis Peruviae)
9. *L. esculentum* L.
(Hab. in America calidiore) Species non satis nota.
L. procumbens L.
(Hab. . .)

A. Voss (1896)

Все томаты включены в род *Solanum* — вида *Solanum Lycopersicon*, который состоит из следующих разновидностей:

- S. lyc.* var. *esculentum* Voss (крупноплодные томаты)
- S. lyc.* var. *pruniforme* Voss (сливовидные томаты)
- S. lyc.* var. *pyriforme* Voss (грушевидные томаты)
- S. lyc.* var. *oviforme* Voss (яйцевидные томаты)
- S. lyc.* var. *cerasiforme* (вишневидные томаты)
- S. lyc.* var. *ribesoides* Voss (гроздевидные томаты)

L. Bailey (1923)

- I. *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill.
- II. *Lycopersicon esculentum* Mill.
 - var. *cerasiforme* Alef.
 - var. *pyriforme* Alef.
 - var. *commune* Bailey — обыкновенный томат
 - var. *grandifolium* Bailey — с картофельным типом листьев
 - var. *validum* Bailey — с прямостоячим стеблем

C. H. Muller (1940)

Subgenus I — *Eulycopersicon* Mull. (растения с блестящими красными или желтыми неопушенными плодами)

1. *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanum lycopersicum* L., *Lycopersicon galeni*

- Mill., *Lycopersicon lycopersicum* Karst., *Lycopersicon esculentum* Bailey, var. *grandifolium* Bailey, var. *validum* Bailey, var. *vulgare* Bailey и др.)
- 1а. *Lycopersicon esculentum* f. *pyriforme* (Dun.) C. H. Mull. (*Solanum pomiferum* Cav., *Lycopersicon esculentum* var. *pyriforme* Bailey и др.)
 - 1б. *Lycopersicon esculentum* f. *cerasiforme* (Dun.) A. Grey (*Solanum humboldtii*, *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* L. и др.)
 2. *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. (*Solanum pimpinellifolium*, *Lycopersicon racemigerum* Lange, *Lycopersicon racemiforme* Lange, и др.)
Subgenus II — *Eriopersicon* C.H. Mull. (растения с опушенными зелеными или белесоватыми плодами без фиолетовых или темно-зеленых полос или с ними)
 3. *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. (*Solanum peruvianum* L., *Solanum commutatum* Spreng., *Lycopersicon peruvianum* var. *commutatum* Link, и др.)
 - 3а. *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun. (*Lycopersicon chilense* Dun., *Lycopersicon pissisi* Phil., *Lycopersicon bipinnatifidum* Phil., и др.)
 - 3б. *L. peruvianum* var. *humifusum* C. H. Mull.
 4. *Lycopersicon cheesmanii* Riley (*Lycopersicon peruvianum* Mill.)
 - 4а. *L. cheesmanii* f. *minor* C. H. Mull. (*Lycopersicon esculentum* var. *minor* Hook. *Lycopersicon peruvianum* var. *parviflorum* Hook. (Mull.), и др.)
 5. *Lycopersicon hirsutum* Humb. et Bonpl. (*Lycopersicon hirsutum* H. B. K., *Lycopersicon agrimoniaefolium* Dun., *Solanum agrimoniaefolium* Pav., и др.)
 - 5а. *L. hirsutum* f. *glabratum* C. H. Mull.
 6. *Lycopersicon glandulosum* C. H. Mull.

Хр. Даскалов и П. Попов (1941)

- I. *Lycopersicon racemigerum* — дикорастущий вид
- II. *Lycopersicon esculentum* Mill. — культурные томаты
 1. *Lycopersicon esculentum* subsp. *microcarpa* — мелкоплодные томаты
 - а) var. *cerasiforme* — вишневидные
 - б) var. *pruniforme* — сливовидные
 - в) var. *pyriforme* — грушевидные
 2. *Lycopersicon esculentum* subsp. *commune* — обыкновенные крупноплодные томаты
 - а) крупноплодные ребристые томаты
 - б) крупноплодные гладкие томаты

L. C. Luckwill (1943)

- Subgenus I — *Eulycopersicon* Mull.
1. *Lycopersicon esculentum* Mill.
 - L. esculentum* subsp. *typicum* Mill.
 - var. *commune* Bailey (обыкновенный томат)
 - var. *grandifolium* Bailey (с картофельным типом листьев)
 - var. *validum* Bailey (с прямостоячим стеблем)
 - var. *pyriforme* Alef. (с грушевидными плодами)
 - L. esculentum* subsp. *galeni* (Mill.) Luck. (вишневидные плоды)
 - L. esculentum* subsp. *humboldtii* (Dun.) Luck. (томат Гумбольдта)
 - L. esculentum* subsp. *intermedium* Luck.

2. *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.
Subgenus II — *Eriopersicon* C. H. Mull.
3. *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill.
L. peruvianum subsp. *typicum* Mill. var. *regulare* (Dun.) Luck.
L. peruvianum subsp. *commutatum* Walp.
L. peruvianum subsp. *puberulum* (Phil.) Luck.
L. peruvianum subsp. *dentatum* (Dun.) Luck. (*Lycopersicon chilense* Dun.)
4. *Lycopersicon pissisi* Phil.
5. *Lycopersicon cheesmanii* Riley
L. cheesmanii subsp. *typicum* Riley
L. cheesmanii subsp. *minor* (Hook.) Mull.
6. *Lycopersicon hirsutum* Humb. et Bonpl.
L. hirsutum var. *agrimoniaefolium* (Dun.) Luck.
L. hirsutum var. *glabratum* Mull.
7. *Lycopersicon glandulosum* Mull.

Chr. Lehman (1953, 1959)

Принимает классификацию Muller, но подробно разрабатывает состав *L. esculentum* Mill.:

- convar. *parvibaccatum* Lehm.
var. *cerasiforme* Alef. — вишневидные
var. *pyriforme* Alef. — грушевидные
var. *columbianum* Mazk.
- convar. *esculentum* Mill.
var. *esculentum* Mill.
var. *violaceum* Lehm.
- convar. *infiniens* Lehm.
convar. *fruticosum* Lehm.
convar. *scopigerum* Lehm.

Lehman (1955) дает наименование *Lycopersicon* подроковой категории *Eulycopersicon*, принятое сейчас. Одновременно обращает внимание на синонимы *L. pimpinellifolium* — *L. racemigerum* и *L. racemiforme*.

Д. Д. Брежнев (1955, 1958, 1964)

Lycopersicon Tourn.

- I — *L. peruvianum* Mill. (перуанский томат)
II — *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. (волосистый томат)
III — *L. esculentum* Mill. (обыкновенный томат)
1. Subsp. *spontaneum* Brezh. (дикорастущий подвид)¹
var. *pimpinellifolium* (Mill.) Brezh.
var. *racemigerum* (Lange) Brezh.
 2. Subsp. *subspontaneum* Brezh. (полукультурный томат)
var. *cerasiforme* (A. Grey) Brezh. — вишневидный

¹ В „Томаты“, 1955 и „Культурная флора СССР“, 1958 — subsp. *pimpinellifolium* Brezh., а в „Томаты“, 1964 — subsp. *spontaneus* Brezh.

- var. *pyriforme* (C. Mull.) Brezh. — грушевидный
- var. *pruniforme* Brezh. — сливовидный
- var. *elongatum* Brezh. — удлиненный
- var. *succenturiatum* Brezh. — многогнездный
- 3. Subsp. *cultum* Brezh. (культурный томат)
 - var. *vulgare* Brezh. — (индетерминантный)
 - var. *validum* (Bailey) Brezh. (детерминантный)
 - var. *grandifolium* (Bailey) Brezh. (крупнолистный)

Becker-Dillingen (1956)

- Lycopersicon peruvianum* L. (Dun.)
- Lycopersicon hirsutum* Humb. et Bonpl.
- Lycopersicon glandulosum* Mull.
- Lycopersicon humboldtii* Dun.
- Lycopersicon cheesmanii* Riley
- Lycopersicon pimpinellifolium* Mill.
- Lycopersicon esculentum* Mill.
 - var. *pruniforme* A. Voss — сливовидные
 - var. *pyriforme* A. Voss — грушевидные
 - var. *oviforme* A. Voss — яйцевидные
 - var. *cerasiforme* A. Voss — вишневидные
 - var. *ribesiforme* A. Voss — кистевидные
 - var. *vulgare* Alef. — ребристые
 - var. *commune* Bailey — обыкновенные
 - var. *finiens* Lehm. — детерминантные
 - var. *umbertianum* Mazk. — удлиненные плоды как Сан Марцано
 - var. *grandifolium* Bailey — крупнолистные

Н. Колев (1963)

Принимает классификацию Брежнева (1955, 1958), предлагая дополнения к классификации культурного томата:

L. esculentum subsp. *cultus* Brezh.

1. *Forma indeterminata* — индетерминантная форма
 - a. *Habitu communi* — обыкновенный габитус
 - Habitu fruticoso* — штамбовый габитус
2. *Forma determinata* — детерминантная форма
 - a. *Habitu communi* — обыкновенный габитус
 - Habitu fruticoso* — штамбовый габитус

П. М. Жуковский (1964)

Lycopersicon Mill.

I — *Eulycopersicon* Mull.

1. *L. pimpinellifolium* (Juslen) Mill.
 - f. *galapagos* Rick.
2. *L. esculentum* Mill.
 - var. *cerasiforme* (Dun.) Alef.
 - var. *minor* Hook. (*L. cheesmanii* Hook.)
 - convar. *esculentum* (совокупность культурных форм — var. *pyriforme* и др.)

3. *L. minutum* Rick
II — *Eriopersicon* Mull.
4. *L. peruvianum* (L.) Mill.
5. *L. hirsutum* Humb. et Bonpl.
L. hirsutum f. *glabratum* Mull.
6. *L. chilense* Dun.

Из обзора развития систематики рода *Lycopersicon* видно, что первые системы в долиннеевский период находятся на уровне знаний Древней Греции и составлены на основании морфологических описаний и практического использования видов. Это — искусственные системы, и относятся они исключительно к культивному виду *L. esculentum* (A. Cesalpini, R. Dodonaeus, J. Ray, P. de Tournefort и др.). В некоторых из них, таких, как система Tournefort (1694), под названием *L. galeni* описаны томаты с весьма разнообразным пигментным составом (белые, розовые, желтые, красные), которые теперь получаются при гибридизации между *L. esculentum* и дикорастущими видами *L. minutum*, *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. peruvianum* и др. Этот факт весьма интересен и, по-видимому, связан с происхождением и эволюцией *L. esculentum*. Его объяснение, однако, нуждается в более подробном исследовании. В той же системе уделяется внимание формам с ребристыми твердыми плодами (*L. g. fructu striato duro*) и красными гладкими плодами (*L. g. fructu rubro non striato*). Это показывает, что некоторые важные хозяйственные признаки, какими являются твердость и гладкая форма плодов, в конце XVII в. были использованы при классификации *L. esculentum*. Высказано, однако, предположение, что *L. g. fructu striato duro* Tournefort относится к *Physalis*, а *L. arborescens amplissimis foliis* — к *Cyphomandra betacea*. Последнее вполне вероятно, но трудно допустимо по отношению к *L. galeni fructu striato duro*. Не подлежит также сомнению, что Tournefort использовал многокамерность плодов в качестве критерия отличия видов рода *Lycopersicon* от видов рода *Solanum*.

В XVIII в. в классификацию рода *Lycopersicon* начинают включаться дикорастущие виды того же рода, а также рода *Solanum* (Miller, 1754).

Из классификаций, предложенных в XIX в., самый большой интерес представляет система Dunal (1813), которую он дополняет и уточняет в течение примерно 40 лет и последовательно включает дикорастущие виды. Критериями, на основе которых разработаны отдельные варианты систематики рода, однако, остаются морфологические признаки и практическое использование видов.

Вопреки существованию классификаций, таких, как классификации Dunal, в которых находят место основные дикорастущие виды рода *Lycopersicon*, могут быть указаны системы, которые в конце XIX в. предлагают включение томатов снова в род *Solanum* и разрабатывают систему только для *L. esculentum*, представляя его в качестве *Solanum lycopersicum* (Voss, 1896).

Если сравнить системы рода *Lycopersicon*, предложенные в XVII, XVIII и XIX вв., с современным состоянием систематики рода, то видно, что они страдают некоторыми общими слабостями. Прежде всего необходимо отметить отсутствие исследований, позволяющих группировать виды рода в подроды. Во многих случаях классификации исчерпываются только системой культивного вида *L. esculentum*, в котором разновидности определены

как виды. Многие из видов рода, которые мы сейчас знаем, не были известны. Вместо этого в систему рода *Lycopersicon* включаются представители рода *Solanum* или весь род включается как вид в род *Solanum*. Отсутствуют полностью исследования по определению генетического родства между видами, так как системы этого периода полностью искусственны.

В начале нашего века еще отсутствует дифференциация рода, и некоторые классификации охватывают только *L. esculentum* и принадлежащие ему разновидности.

Классификации Muller (1940) и Luckwill (1943) необходимо считать переломным моментом в развитии систематики рода *Lycopersicon*. Независимо от определенных различий, существующих между ними, оба исследователя принимают *Lycopersicon* за отдельный род в сем. Solanaceae. В обеих классификациях подчеркивается, что род естественно разделен на два подрода вследствие различий, существующих в видах, включенных в них, но не по одному или двум, а по большему числу признаков и ареалов распространения. Впервые было обращено внимание и на структуру хромосом.

В обеих системах, однако, отсутствуют виды *L. minutum* Chmielewski et Rick и *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* Rick. Не выяснено и систематическое положение *L. cheesmanii* var. *minor*. В системе вида *L. peruvianum* принадлежащие ему разновидности в обеих классификациях поставлены в различных систематических категориях — разновидностях или подвидах, что не дает возможности составить более ясное представление о генетическом родстве между ними. Вопрос усложняется, если принять во внимание то обстоятельство, что вид *L. peruvianum* сильно полиморфен, а разновидности, так же, как и вид *L. chilense*, — сравнительно более устойчивые систематические единицы.

В обеих классификациях *L. glandulosum* представлен как вид, при этом не показано его близкое родство с *L. peruvianum* посредством соответствующего таксономического определения, что дает основание определить его как *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Отмеченное для *L. glandulosum* действительно для всех предложенных классификаций, в которые он включен.

Кроме *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. pimpinellifolium* Jusl. f. *galapagos* Rick, *L. esculentum* var. *minor* Hook.— *L. cheesmanii* var. *minor* Hook. (Mull.), Жуковский (1964) включает в состав подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *L. minutum* Chmielewski et Rick. Подродовую категорию *Eriopersicon* он, однако, представил только видами *L. peruvianum*, *L. hirsutum* и *L. chilense*, а также *L. hirsutum* f. *glabratum*. Разновидности *L. peruvianum* не отмечены.

Rick и Butler (1956) принимают классификации Muller (1940) и Luckwill (1943) и на основании своих исследований предлагают уточнения и дополнения. Например, относительно *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun. (Muller) или *L. peruvianum* subsp. *dentatum* (Luckwill) с синонимом *L. chilense* Dun. в обеих классификациях принимают обособление *L. chilense* в качестве отдельного вида — *L. chilense* Dun. Эта точка зрения разделяется также Rick и Lamm (1963). Последняя установилась на основании экспериментальных данных по репродуктивным отношениям между *L. chilense* и другими видами рода *Lycopersicon*. В классификации Жуковского *L. chilense* также представлен как вид.

При изучении материалов, собранных на Галапагосских островах, Rick (1961) находит одну форму с более мелкими листьями, чем у *L. pimpinelli-*

folium, мелкими оранжевыми плодами с трудно прорастающими семенами. Более подробное описание указанной формы, как и другие материалы, отнесенные к *L. esculentum* и *L. cheesmanii*, имеются у Rick (1956) и Rick и Butler (1956).

Материалы с Галапагосских островов, особенно *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) и *L. cheesmanii* var. *minor*, представляют значительный интерес с точки зрения наличия у них генетического фактора *B*, который связан с синтезом β -каротина. Кроме того, некоторые из них обладают и другими признаками, такими, как, например, бессуставный характер плодоножек у галапагосского представителя *L. pimpinellifolium*, который также представляет интерес для селекции томатов.

Только в последние десятилетия обращается внимание на вопрос о связующем звене между родами *Lycopersicon* и *Solanum*. Исследования выяснения систематического положения дикорастущего вида *Solanum pennellii* Corell положили начало в этом направлении.

Из обзора развития систематики рода *Lycopersicon* видно, что особенности видов рода и их таксономические определения уже почти три века привлекают внимание исследователей. Не умаляя вклада, сделанного в XVIII, XIX вв., следует подчеркнуть, что в нашем веке проведен ряд морфологических, генетических, цитогенетических, биосистематических, биохимических и других исследований, которые дают возможности поставить работу по систематике рода *Lycopersicon* на научную основу. Но чтобы создать естественную филогенетическую биосистематику, в которой бы отразилась общность происхождения отдельных систематических категорий в роде, необходимо получить максимальную биологическую и небиологическую информацию об экологических условиях ареалов распространения отдельных видов, их морфологических, анатомических, генетических, биохимических и других особенностях. Особое значение, однако, для филогенетической систематики приобретают данные по изучению репродуктивных отношений между видами и разновидностями рода — скрещиваемости, поведения хромосом в процессе мейотического деления в F_1 , а во многих случаях и в F_2 , биохимической основы генетического родства, фертильности, стабильности гибридов и др.

V. Диагностические признаки видов рода *Lycopersicon*

Современная естественная филогенетическая биосистематика, как мы уже отметили, обязана отразить общность в происхождении отдельных систематических категорий данного рода, для чего необходимо, чтобы она основывалась на максимальной биологической информации о всех категориях в роде. Для этой цели используются данные и методы ряда биологических наук, таких, как морфология, анатомия, генетика, эмбриология, физиология, биохимия, цитология, экология и др.

Сравнительно-морфологический метод является основным в систематике, так как он показывает сходства и различия между отдельными органами и признаками растений. Последнее чрезвычайно необходимо при изучении происхождения видов и генетического родства между ними.

Волоски

Одним из важнейших диагностических признаков видов рода *Lycopersicon* являются волоски. Их особенности в качестве эпидермальных образований тесно связаны с климатом ареалов распространения видов в Южной Америке, где сконцентрировано разнообразие дикорастущих видов и полукультурных форм рода. Это обстоятельство не случайно, так как эта часть земного шара характерна своими климатическими контрастами в различные времена года (особенно это относится к водному режиму), что весьма благоприятствует развитию формообразовательных и видообразовательных процессов.

Волоски видов рода *Lycopersicon* изучались Muller (1940) и Luckwill (1943), а отдельных видов — и другими авторами (Chmielewski, 1968). В этих исследованиях использовались материалы плодоносящих растений. Кроме того, данные первых авторов, которые изучили почти все виды рода, относятся только к волоскам на стеблях. В наших исследованиях (Георгиева, Ачкова, 1970) внимание было уделено волоскам, покрывающим все вегетативные и репродуктивные органы. Критерий, принятый Luckwill (1943) при систематизации волосков, затрагивает только число эпидермальных клеток, образующих основу волосков; мы же учитывали и другие их особенности.

В наших предварительных исследованиях установлены определенные различия в волосках в различные фазы индивидуального развития видов. Это обстоятельство дало нам основание предпринять более подробное исследова-

ние сходства и различий между волосками в различные фазы онтогенетического развития с целью выяснения генетической дифференциации признака в видах рода.

Исследования проводились на молодых и плодоносящих растениях. В первом варианте изучался состав волосков, находящихся на поверхности подсемядольного колена, стебля между семядолями и десятым листом и листьев, расположенных на нем. Во втором варианте исследования были сосредоточены на волосках, расположенных в остальной части стебля, листьях, находящихся на нем, листовом следе, чашелистиках, лепестках и плодах. Для исследования волосков у каждого вида или разновидности использовались 5—6 растений. Определение типа и числа волосков проводилось на временных препаратах с водяной каплей (увеличение 120).

Для качественной характеристики волосков они были разделены на три основных типа — *a*, *b* и *c* — на основе различия формы верхней клетки. Это разделение было сделано для более ясного дифференцирования отдельных типов волосков, так как во взрослых растениях между ними отсутствуют переходные формы, и признак имеет строго качественную определенность.

Каждый вид со своей стороны был разделен на подтипы в зависимости от длины волосков, числа составляющих их клеток и числа эпидермальных клеток, образующих основу волосков. Таким образом, к типу *a* были отнесены три подтипа: a_1 , a_2 и a_3 , к типу *b* — три подтипа: b_1 , b_2 и b_3 , а к типу *c* — два подтипа: c_1 и c_2 .

Для количественной определенности волосков в одном препарате подсчитывалось шесть последовательных полос с длиной 1960 μ для каждого подтипа. В тех случаях, когда на всем препарате были найдены единичные волоски, принимали, что имеются следы от данного подтипа. Если на каждой полосе было установлено от 1 до 3 волосков данного подтипа, принимали, что он представлен весьма слабо, от 3 до 10 — слабо, от 10 до 20 — средне, от 20 до 30 — сильно, выше 30 — очень сильно. По количеству и соотношениям между характерными для данного вида подтипами возможны небольшие отклонения в опушении одинаковых органов одного растения и сравнительно большие у одинаковых по возрасту органов различных растений. Измерение размеров волосков проводилось у 20 волосков на препарат. Фотографии сделаны при увеличении 63.

В исследования были включены следующие виды и разновидности рода *Lycopersicon*: *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn), *L. cheesmanii* *typicum*, *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. minutum*, *L. hirsutum* *typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. peruvianum* var. *glandulosum* и *L. chilense*.

Особенности типов и подтипов волосков

Волоски типа *a*, как правило, характеризуются сферообразно расширенной верхней клеткой, заполненной обычно мелкими пластидами. Иногда эта клетка слегка удлинена и имеет каплеобразную форму. Волоски подтипа a_1 (рис. 4) имеют многоклеточную основу, составленную из 2—8 и более клеток, расположенных на уровне эпидермиса или над ним в виде луковицы. Волоски этого подтипа состоят из 5—12 клеток и имеют длину от 500 до 3000 μ . Волоски подтипа a_2 всегда имеют хорошо оформленное сферообразное расширение верхней клетки, основа их всегда одноклеточна, а

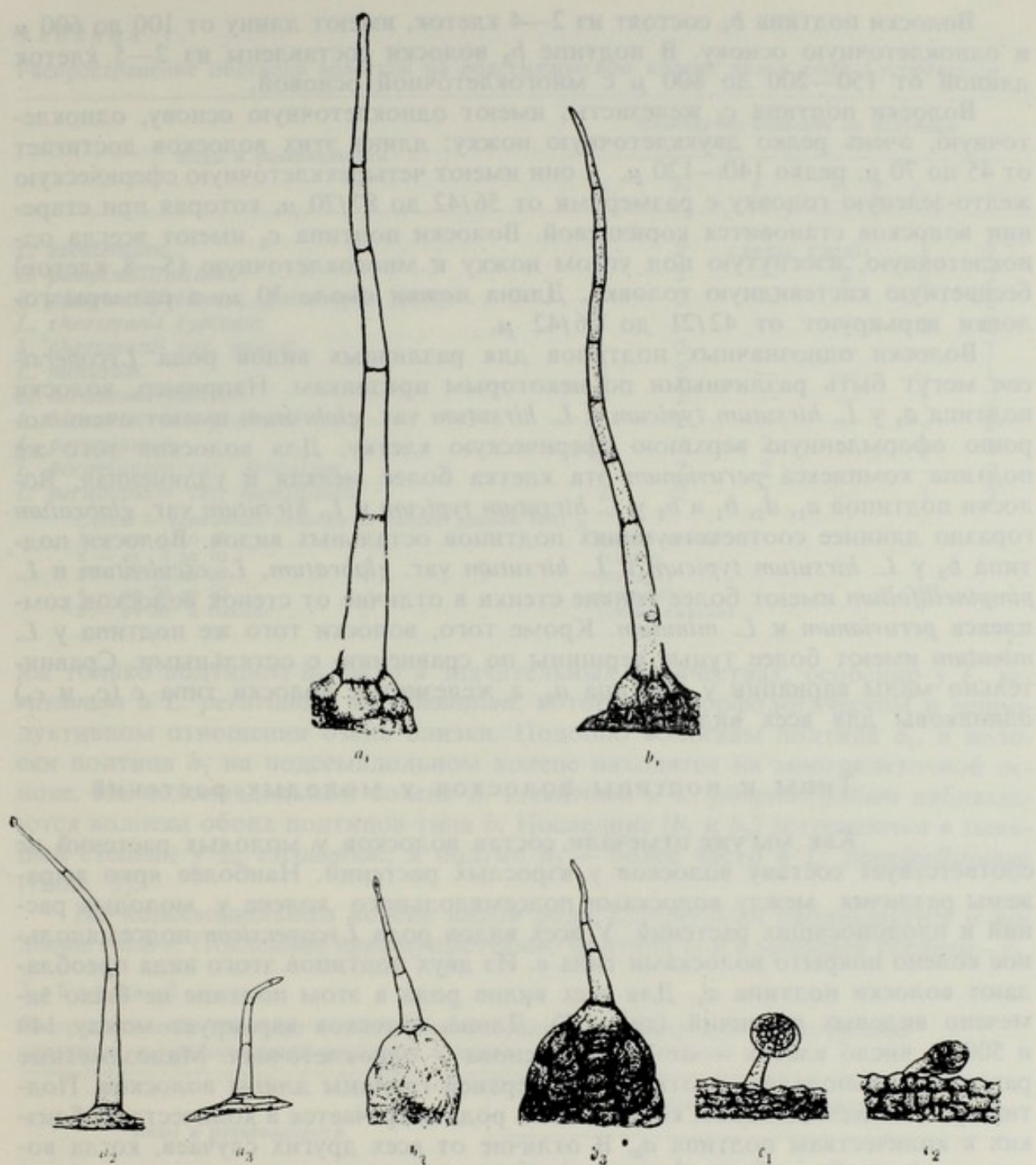


Рис. 4. Подтипы волосков у видов рода *Lycopersicon*

сами они составлены из 2—4 клеток: длина варьирует от 150 до 500 μ . Волоски подтипа a_3 состоят из 3—6 клеток. Длина варьирует от 200 до 800 μ . Основа многоклеточная. Этот подтип можно считать нехарактерным, переходным, поскольку он встречается только на поверхности сегментов листьев между первым и восьмым листом.

Все волоски типа b завершаются конусообразной верхней клеткой. В подтипе b_1 они состоят из 4—10 клеток, имеют длину от 500 до 2500 μ , их многоклеточная основа подобна волоскам подтипа a_1 .

Волоски подтипа b_2 состоят из 2—4 клеток, имеют длину от 100 до 600 μ и одноклеточную основу. В подтипе b_3 волоски составлены из 2—5 клеток длиной от 150—200 до 800 μ с многоклеточной основой.

Волоски подтипа c_1 железисты, имеют одноклеточную основу, одноклеточную, очень редко двухклеточную ножку; длина этих волосков достигает от 45 до 70 μ , редко 140—120 μ , и они имеют четырехклеточную сферическую желто-зеленую головку с размерами от 56/42 до 87/70 μ , которая при старении волосков становится коричневой. Волоски подтипа c_2 имеют всегда одноклеточную, изогнутую под углом ножку и многоклеточную (5—8 клеток) бесцветную кистевидную головку. Длина ножки около 30 μ , а размеры головки варьируют от 42/21 до 56/42 μ .

Волоски однозначных подтипов для различных видов рода *Lycopersicon* могут быть различными по некоторым признакам. Например, волоски подтипа a_1 у *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* имеют очень хорошо оформленную верхнюю сферическую клетку. Для волосков того же подтипа комплекса *peruvianum* эта клетка более мелкая и удлинённая. Волоски подтипов a_1 , a_2 , b_1 и b_2 у *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* гораздо длиннее соответствующих подтипов остальных видов. Волоски подтипа b_2 у *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* имеют более тонкие стенки в отличие от стенок волосков комплекса *peruvianum* и *L. minutum*. Кроме того, волоски того же подтипа у *L. minutum* имеют более тупые вершины по сравнению с остальными. Сравнительно малы вариации у подтипа a_2 , а железистые волоски типа c (c_1 и c_2) одинаковы для всех видов.

Типы и подтипы волосков у молодых растений

Как мы уже отмечали, состав волосков у молодых растений не соответствует составу волосков у взрослых растений. Наиболее ярко выражены различия между волосками подсемядольного колена у молодых растений и плодоносящих растений. У всех видов рода *Lycopersicon* подсемядольное колено покрыто волосками типа a . Из двух подтипов этого вида преобладают волоски подтипа a_2 . Для всех видов рода в этом подтипе не было замечено видовых различий (табл. 1). Длина волосков варьирует между 140 и 500 μ , число клеток — от 2 до 4, основа — одноклеточная. Малозаметные различия наблюдались в отношении верхней границы длины волосков. Подтип a_1 на подсемядольном колене видов рода встречается в количествах, близких к количествам подтипа a_2 . В отличие от всех других случаев, когда волоски подтипа a_1 находятся на многоклеточной основе, те же самые волоски на подсемядольном колене находятся на одноклеточной основе. В этом подтипе замечаются некоторые видовые различия формы и величины верхней клетки, которые в общих чертах сохраняются до конца вегетации во всех органах растений. В то время как волоски этого подтипа у *L. hirsutum typicum* имеют большие и хорошо оформленные сферообразные расширения верхних клеток, у *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum* этих клеток меньше, и они имеют форму от удлинённых до каплеобразных.

На подсемядольном колене *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum* и *L. peruvianum* var. *humifusum* находятся и волоски типа b^1 . Они представле-

¹ *L. peruvianum* var. *glandulosum* и *L. chilense* не включены в исследование молодых растений, так как в период исследований мы не располагали семенами и растения размножались вегетативным способом (укоренением или прививкой).

Таблица 1

Распространение подтипов волосков на подсемядольном колене видов рода *Lycopersicon*

Виды и разновидности	Количество волосков по подтипам					
	a_1	a_2	b_1	b_2	c_1	c_2
<i>L. esculentum</i>	1	2	следы	следы	1	2
<i>L. pimpinellifolium</i>	1	2	—	2	2	2
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	—	2	—	—	—	2
<i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i>	2	2	—	—	2	2
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	1	2	—	—	—	1
<i>L. minutum</i>	2	2	—	—	—	1
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	2	2	—	—	1	2
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	2	2	—	—	—	2
<i>L. peruvianum</i>	1	2	2	—	—	2
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	2	2	2	—	—	2
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	2	2	1	—	1	2

Следы — единичные волоски на полосе длиной 1900 μ

1 — от 1 до 3	"	"	(очень слабо)
2 — от 3 до 10	"	"	(слабо)
3 — от 10 до 20	"	"	(средне)
4 — от 20 до 30	"	"	(сильно)
5 — от 30 и больше	"	"	(очень сильно)

ны только подтипом b_1 , зато в значительных количествах, особенно у *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum*, которые в морфологическом и репродуктивном отношении очень близки. Подобно волоскам подтипа a_1 , и волоски подтипа b_1 на подсемядольном колене находятся на многоклеточной основе. На подсемядольном колене *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* наблюдаются волоски обоих подтипов типа b . Последние (b_1 и b_2) встречаются в меньшей степени у *L. esculentum*, а подтип b_2 — более часто в *L. pimpinellifolium* (табл. 2).

На подсемядольном колене видов рода *Lycopersicon* наблюдаются и волоски типа c . Последние преимущественно подтипа c_2 и в меньшей степени — c_1 .

Таблица 2

Распространение подтипов волосков на вегетативных и репродуктивных органах цветущих и плодоносящих растений в видах рода *Lycopersicon*

Виды и разновидности	Количество волосков по подтипам						
	a_1	a_2	b_1	b_2	b_3	c_1	c_2
<i>L. esculentum</i>	1	1	3	4	—	4	1
<i>L. pimpinellifolium</i>	1	1	—	4	2	4	—
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	—	—	1	1	—	1	1
<i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i>	1	1	1	4	—	3	1
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	4	4	1	4	—	3	1
<i>L. minutum</i>	—	—	—	4	2	3	1
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	3	4	1	3	—	4	1
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	3	4	2	3	—	3	1
<i>L. peruvianum</i>	—	—	—	5	—	2	1
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	—	—	—	5	—	2	1
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	—	—	—	4	2	3	1
<i>L. chilense</i>	—	—	—	5	—	1	1
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i>	1	2	1	3	1	2	1

Переход комплекса волосков от подсемядольного колена к постоянному составу волосков в плодоносящих растениях

Между семядолями и десятым листом происходит формирование постоянного комплекса волосков, характерного для цветущих и плодоносящих растений. Для различных типов волосков у отдельных видов и органов этот переход первого временного состава во второй постоянный состав происходит различными темпами. Подтипы a_1 и a_2 сравнительно быстро выпадают у видов, для которых они не характерны в период плодоношения или встречаются редко. У *L. peruvianum* волоски подтипа a_1 исчезают между вторым и третьим листом, а a_2 — между третьим и четвертым листом. На стеблях и листьях *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium* и *L. cheesmanii typicum* эти подтипы встречаются и выше десятого листа.

Подтипы b_1 и b_2 очень характерны для взрослых растений большей части видов рода. Первый из них появляется в большом количестве между семядолями и первым листом, а второй — в ограниченном количестве между вторым и третьим листом. Подтип b_3 , который встречается на стеблях *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. peruvianum* var. *glandulosum*, *L. pimpinellifolium* и *L. minutum*, появляется между шестым и восьмым листом, но в ограниченном количестве как нетипичные волоски.

Вместе с изменениями, которые наступают в качественном составе волосков, меняется и количественное соотношение между подтипами, что особенно ярко выражено для подтипов c_1 и c_2 в пользу c_1 .

Листовые волоски, независимо от того, находятся ли они на молодых или плодоносящих растениях, имеют некоторые характерные особенности. В общем, они короче и массивнее, чем на стеблях, и отличаются в известной степени от последних по своему качественному составу. Например, в составе листовых волосков молодых растений видов рода *Lycopersicon*, кроме характерных для стеблей подтипов a_1 , a_2 , b_1 и b_2 , встречаются и a_3 и b_3 .

Как правило, для всех исследованных видов рода можно отметить, что смена состава волосков листьев происходит с некоторым опозданием по сравнению с тем же процессом на стеблях.

Типы и подтипы волосков в цветущих и плодоносящих растениях

При исследовании цветущих и плодоносящих растений были рассмотрены как вегетативные, так и репродуктивные органы для того, чтобы получить более полное представление об их опушении. Различия в качественном составе волосков в исследованных вегетативных органах — стеблях и листьях — не были установлены в большинстве видов, за исключением *L. cheesmanii* var. *minor*, на листьях которого отсутствуют волоски подтипа b_1 , в то время как на стеблях этот подтип встречается в ограниченном количестве, *L. hirsutum* var. *glabratum*, у которого волоски типа a отсутствуют на листьях и проводящих пучках, а на стеблях встречаются в ограниченном количестве, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (*ppn*), у которого волоски подтипов b_1 , b_2 , c_1 и c_2 встречаются только на стеблях и чашелистиках. Во всех остальных случаях различия в составе волосков, покрывающих вегетативные органы, количественные.

Различия между составом волосков на репродуктивных органах также слабо выражены.

Весьма тесная связь была установлена между количеством волосков и возрастом органов. Например, волоски подтипа c_1 очень сильно распространены на совсем молодых органах растений и почти отсутствуют на старых. Волоски подтипов a_1 и b_1 находятся в больших количествах также на молодых органах. Эти волоски быстро старятся и крошатся. Волоски подтипов a_2 и b_2 значительно более долгоживущие и покрывают как молодые, так и старые органы растений.

Что касается роли волосков при разделении рода *Lycopersicon* на две подродовые категории, то следует определенно отметить, что этот признак не может служить критерием такого деления. Виды подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor* — имеют волоски типов a , b и c , а *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* и *L. minutum* — только типов b и c (см. табл. 2). Виды подрода *Eriopersicon* различаются в зависимости от комплекса волосков. Например, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* очень богаты как волосками типа a (a_1 и a_2), так и подтипами b_2 и c_1 , а в меньшем количестве — подтипами b_1 и c_2 . Виды комплекса *peruvianum* — *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum* и *L. chilense* — имеют волоски только типов b и c , в особенности b_2 . Исключением является *L. peruvianum* var. *glandulosum*, который характеризуется незначительным количеством волосков типов a , b и c , и несколько большим количеством подтипа b_2 .

Согласно Luckwill (1943) среди некоторых популяций *L. peruvianum* были найдены растения с волосками, которые по описанию отвечают типу a (подтип a_1). В репродукциях ВИР (СССР) и Beltsville (США), которые мы изучали, подобные волоски не были обнаружены.

Подтиповыми волосками, характерными для *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, являются a_1 , a_2 , b_2 , c_1 и в меньших количествах — b_1 и c_2 (см. табл. 2). Вследствие большой длины волосков подтипа a_1 и отчасти b_1 (2000 — 3000 μ) эти виды по сравнению с остальными видами рода выглядят наиболее волосистыми. У растений *L. peruvianum* var. *glandulosum*, хотя и в меньших количествах, имеются волоски подтипов a_1 , a_2 и b_1 , в результате чего они также в значительной степени опушены и по этому признаку сходны с *L. hirsutum*.

Заслуживает внимания тот факт, что для различных исследованных репродукций *L. hirsutum* var. *glabratum* установились некоторые количественные различия. Репродукция Голландии была близка по составу волосков к *L. hirsutum typicum*. В репродукциях ВИР — СССР и США (происхождение Banos, Эквадор) волоски типа a встречались реже по сравнению с типом b . Эти различия являются выражением возможностей разновидности количественно варьировать состав волосков при различных климатических условиях.

Некоторые из видов подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — *L. cheesmanii typicum*, *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* — характеризуются медленным исчезновением волосков типа a , которые встречаются на цветущих и плодоносящих растениях. В процессе развития их число постепенно уменьшается, а к концу вегетации они вообще исчезают или находятся в очень незначительных количествах, главным образом, на репродуктивных органах. *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, пока они молоды и находятся в начале плодоношения, слабо различаются по составу волосков. Как вид, так и разно-

видность характеризуются волосками подтипов a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2 . Вопреки сходству качественного состава волосков с составом волосков у *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor* легко отличаются от вышеуказанных по меньшей длине волосков подтипов a_1 и b_1 . *L. cheesmanii* var. *minor* сохраняет состав волосков до конца вегетации, *L. cheesmanii typicum* теряет волоски подтипа a_2 до восьмого или десятого листа, а волоски подтипа a_1 выпадают медленно, и к концу вегетации на вегетативных органах растений остаются только волоски типа b . Волоски типа a встречаются в ограниченном количестве только на репродуктивных органах.

Из проведенного описания волосков *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor* видно, что по этому признаку наблюдается близкое родство между ними. Вероятно, это обстоятельство представляло собой одно из соображений Muller (1940), из-за которых *L. cheesmanii typicum* был определен как вид с формой *L. cheesmanii* var. *minor*, и Luckwill (1943), который указывает на *L. cheesmanii* как на вид с двумя подвидами — *L. cheesmanii* subsp. *typicum* и *L. cheesmanii* subsp. *minor*. Однако оба эти исследователя присоединяют их к подродовой категории *Eriopersicon*, в то время как на основе одного из важнейших диагностических признаков — окраски плодов и их скрещиваемости с *L. esculentum* — Rick (1956) более обоснованно относит их к подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*). То же самое проделал еще в 1851 г. Hooker, но он определил *L. cheesmanii* var. *minor* как форму *L. esculentum*. Подчеркивая скрещиваемость между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, Жуковский (1964) также относит последний к подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*).

Особо следует отметить опушенность чашелистиков у *L. cheesmanii* var. *minor*. Для всех других видов и разновидностей преобладание волосков подтипов a_1 и b_1 связано с наличием или преобладанием, соответственно, волосков подтипов a_2 и b_2 . Чашелистики *L. cheesmanii* var. *minor* представляют исключение в этом отношении. Они покрыты в основном волосками подтипов a_1 и b_2 .

Растения культивируемого вида *S. esculentum* покрыты волосками подтипов a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2 . Постепенно волоски подтипов a_1 и a_2 выпадают, и к концу вегетации растения покрыты главным образом волосками подтипов b_1 , b_2 и c_1 и в меньшем количестве — подтипа c_2 . Только на репродуктивных органах остаются волоски подтипа a_2 .

Для растений *L. pimpinellifolium* в начале и конце плодоношения также установлены различия. По стеблю и листьям второго соцветия расположены волоски подтипов a_2 , b_2 , b_3 , c_1 и c_2 , но первый и последний — в ограниченном количестве. К концу вегетации подтипы a_2 и c_2 уже отсутствуют как на вегетативных, так и на репродуктивных органах. В отличие от *L. pimpinellifolium* галапагосская форма *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) очень слабо опушена. Листья, лепестки и плоды голые, а стебли и чашелистики покрыты незначительными количествами волосков подтипов b_1 , b_2 , c_1 и c_2 .

L. minutum, в отличие от других представителей подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), освобождается от подтипов a_1 и a_2 до образования цветковых почек. Цветущие и плодоносящие растения покрыты только волосками подтипов b_2 , b_3 , c_1 и c_2 (см. табл. 2).

Виды и разновидности комплекса *peruvianum* очень рано теряют волоски типа a . До образования четвертого листа они покрыты волосками, характер-

ными для растений к концу вегетации. Типичные *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum* не различаются по типу покрова волосков. Весьма сходен с ними и *L. chilense*. Оба вида и разновидность очень густо опушены волосками подтипа b_2 и небольшими количествами волосков типа c — c_1 и c_2 .

L. peruvianum var. *humifusum* отличается от других представителей комплекса *peruvianum* в основном наличием волосков подтипа b_3 и значительно меньшей длиной волосков подтипа b_2 — от 100 до 200 μ по сравнению с длиной от 200 до 400 μ для других представителей комплекса.

Из проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

По составу волосков, находящихся на подсемядольном колене, за небольшими исключениями, виды рода *Lycopersicon* не различаются между собой, так как все они покрыты волосками типов a и c . Некоторые количественные различия наблюдаются только для подтипов.

В качестве исключения из этого правила можно назвать культивируемый вид *L. esculentum* и представителей комплекса *peruvianum*, которые, кроме волосков типа a и c , на подсемядольном колене имеют волоски типа b .

От семядолей до появления восьмого или десятого листа, когда начинается плодообразование, протекает процесс замещения этого первоначального состава волосков новым комплексом волосков, характерным для отдельных видов или группы видов и отличным по некоторым признакам от состава волосков остальных видов. При завершении этого процесса более ясно подчеркиваются сходство и различия между отдельными видами.

Плодоносящие растения *L. hirsutum typicum*, так же, как и *L. hirsutum* var. *glabratum*, очень сходны по своим волоскам с *L. cheesmanii* var. *minor*, так как они покрыты волосками подтипов a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2 в близких количественных соотношениях. *L. cheesmanii typicum* по волоскам типов a , b и c схож с *L. esculentum*, а по волоскам типов b и c — с *L. cheesmanii* var. *minor*. Это обстоятельство дает основание по составу волосков принять *L. cheesmanii typicum* за связующее звено между *L. hirsutum typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, с одной стороны, и *L. esculentum* — с другой. И поскольку *L. cheesmanii typicum*, *L. cheesmanii* var. *minor* и *L. esculentum* принадлежат к подроду *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), а *L. hirsutum typicum* — к подроду *Eriopersicon*, в сущности по составу волосков можно принять, что *L. cheesmanii typicum* связывает обе подродовые категории.

L. minutum подобно *L. cheesmanii typicum* связывает указанные выше виды подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) с представителями комплекса *peruvianum*. Последние рано теряют волоски типа a (подтипов a_1 и a_2), а также b_1 . *L. minutum* покрыт волосками подтипов b_2 , b_3 , c_1 и c_2 , *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum* и *L. chilense* имеют волоски подтипов b_2 , c_1 и c_2 , а *L. peruvianum* var. *humifusum* подобно *L. minutum* — b_2 , b_3 , c_1 и c_2 . Отличается от него малыми размерами волосков подтипа b_2 .

Анатомическое устройство листьев

Исследования анатомического строения листьев видов рода *Lycopersicon* проводились на следующих видах и разновидностях: *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*, *L. minutum*, *L. cheesmanii typicum*, *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*,

L. peruvianum var. *humifusum*, *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*. Исследование включало следующие показатели: число рядов губчатой и палисадной паренхимы и размеры их клеток, число дыхательных устьиц на единицу площади верхнего и нижнего эпидермиса, величину дыхательных устьиц нижнего эпидермиса и число пластидов в закрывающемся устьице.

Из каждого вида готовилось по три препарата паренхимных клеток и дыхательных устьиц. При исследовании устьиц использовался луговой раствор для окрашивания пластид. Число дыхательных устьиц определялось на зрительном поле — по 20 зрительных полей на препарат. Наблюдение дыхательных устьиц проходило при 600-кратном увеличении, а паренхимы листьев — при 120-кратном. Для определения средних размеров устьиц (ширина, длина) были измерены по 20 устьиц на препарат. Одновременно перечислялись пластиды. Изучение паренхимы листьев производилось на поперечном разрезе листа, на водяной капле.

Листовая паренхима. По поперечным разрезам видно, что все исследованные виды и разновидности имеют один ряд палисадной и несколько рядов губчатой паренхимы (от 2 до 4) (табл. 3). Различие в толщине листовых сегментов в отдельных видах рода зависит от числа этих рядов, а также от длины клетки палисадной паренхимы, поскольку в размерах клеток губчатой паренхимы не наблюдается большого разнообразия. Из данных табл. 3 видно, что наибольшую толщину имеют сегменты листьев *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum* и *L. chilense*, которые и на ощупь имеют наибольшую плотность.

Таблица 3
Анатомическое строение листьев

Виды и разновидности	Палисадная паренхима		Губчатая паренхима	
	ряды	размеры клеток (μ)	ряды	размеры клеток (μ)
<i>L. esculentum</i>	1	43,54/12,18	2—3	16,42/13,62
<i>L. pimpinellifolium</i>	1	42,84/11,90	2—3	17,50/14,70
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	1	42,26/13,72	2	18,34/13,72
<i>L. minutum</i>	1	34,94/13,16	2—3	16,80/13,30
<i>L. cheesmanii typicum</i>	1	40,60/12,54	2—3	16,18/14,15
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	1	33,30/13,65	3	17,08/13,16
<i>L. peruvianum</i>	1	46,20/11,02	3	16,58/13,26
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	1	45,50/10,71	2—3	18,40/14,00
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	1	46,00/11,90	3—4	18,06/15,12
<i>L. chilense</i>	1	45,92/14,98	3—4	17,78/15,12
<i>L. hirsutum typicum</i>	1	42,30/12,62	2—3	18,20/14,68
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	1	40,88/11,75	2—3	19,00/15,18

Дыхательные устьица. Разница между числами дыхательных устьиц на верхнем и нижнем эпидермисе очень велика у всех исследованных видов и разновидностей. На верхнем эпидермисе среднее число устьиц варьирует от 0,05 до 1,00 на зрительное поле. Исключение составляет *L. peruvianum* var. *humifusum*, который имеет большее число дыхательных устьиц — до 2,35 на зрительное поле (табл. 4). Средние значения числа дыхательных устьиц на нижнем эпидермисе гораздо выше: в различных видах варьируют от 5,65

Таблица 4

Дыхательные устьица

Виды и разновидности	Верхний эпидермис — среднее число на одно зрительное поле	Нижний эпидермис		
		среднее число на одно зрительное поле	размеры (μ)	среднее число пластид на одно закрытое устьице
<i>L. esculentum</i>	0,35	6,10	21,42	15,00
<i>L. pimpinellifolium</i>	0,05	6,38	21,42	15,45
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	0,55	7,15	20,30	12,55
<i>L. minutum</i>	0,90	6,60	19,42	15,16
<i>L. cheesmanii</i> typicum	0,45	8,48	19,86	12,48
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	1,00	7,95	19,53	13,05
<i>L. peruvianum</i>	0,55	6,46	22,59	11,55
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	0,30	6,65	23,53	12,80
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	2,35	7,10	19,11	15,45
<i>L. chilense</i>	0,90	5,65	24,08	17,20
<i>L. hirsutum</i> typicum	0,33	11,27	25,51	13,55
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	0,13	8,75	23,54	13,55

(*L. chilense*) до 11,27 (*L. hirsutum* typicum) на одно зрительное поле. Это, однако, крайние варианты. У других видов изменение составляет от 6,10 до 8,75.

Наибольший размер дыхательных устьиц нижнего эпидермиса различных видов установлен у *L. hirsutum* typicum (25,51 μ), а наименьший — у *L. peruvianum* var. *humifusum* (19,11 μ). В общем, дыхательные устьица видов подродовой категории *Eriopersicon* больших размеров, чем видов подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) (см. табл. 4). В рамках каждого вида, однако, размеры дыхательных устьиц варьируют в значительной степени.

Число пластид также изменяется в широких границах в пределах большей части видов. Например, у *L. minutum* в обеих клетках дыхательных устьиц насчитывается от 13 до 20 пластид (в среднем 15,16), у *L. chilense* — от 14 до 20 пластид (в среднем 17,20), у *L. peruvianum* var. *dentatum* — от 11 до 17 (в среднем 12,80) и т. д. Кроме того, наблюдалось сходство в числе пластид в отдельных видах. В этом случае очевидно, что этот показатель не может быть использован в качестве диагностического признака разграничения видов. То же самое относится и к анатомическому строению листьев, для которых отсутствуют существенные различия между отдельными видами, которые могут быть использованы как таксономические показатели.

Пыльцевые зерна и столбики

Морфологические особенности пыльцы, вместе с другими морфологическими признаками, используются в систематике и генетике при установлении родственных отношений между видами.

Известно, что основные морфологические признаки пыльцы определяются строением экзины, которое связано главным образом с ее расчленением. Последнее зависит от числа и расположения бугорков, находящихся на поверхности пыльцы. Они играют существенную роль при регулировании объема зерен пыльцы при поглощении или выделении воды. В середине каждого бу-

горка находится сложно устроенная пора. Во время прорастания пыльцы из одной из пор выходит пыльцевая трубка.

Исследования пыльцевых зерен проводились на следующих видах и разновидностях: *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn), *L. minutum*, *L. cheesmanii typicum*, *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*. Была использована полностью созревшая пыльца свежих цветков. Из каждого вида было приготовлено по пять препаратов с пыльцой различных цветков. Наблюдения проводились на временных препаратах (увеличение 600). Жизненность пыльцы определяли на 500 зернах пыльцы, а размеры — по измерению 50 зерен.

Зерна пыльцы видов рода *Lycopersicon* отличаются тремя бугорками экзины, расположенными меридианально на одинаковых расстояниях друг от друга. В окрашенных фуксином зернах пыльцы они выглядят более светлыми. В середине каждого из них находится по одной поре, так что каждому зерну принадлежат по три поры.

Этот тип устройства зерен пыльцы в роде *Lycopersicon* характерен и для видов других родов сем. Solanaceae и вообще очень широко распространен у цветковых растений. Подобные данные о структуре зерен пыльцы большинства видов картофеля, принадлежащих к секции *Tuberarium* рода *Solanum*, приведены в статье Романова (1965).

Размеры (средние значения) обоих диаметров и жизненности зерен пыльцы видов рода *Lycopersicon* представлены в табл. 5. Видно, что зерна пыльцы у различных видов варьируют от 22,26 до 25,85 μ , за исключением *L. peruvianum* var. *humifusum*, для которого они имеют меньшие размеры (20,72 μ).

Таблица 5

Пыльцевые зерна у видов рода *Lycopersicon* — размеры и жизненность

Виды и разновидности	$\frac{D+d}{2}$ (μ)	Жизненность (%)
<i>L. esculentum</i>	24,55	97
<i>L. pimpinellifolium</i>	24,85	98
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	23,65	96
<i>L. minutum</i>	23,87	96
<i>L. cheesmanii typicum</i>	22,50	95
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	22,68	96
<i>L. peruvianum</i>	22,68	98
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	22,26	99
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	20,72	100
<i>L. chilense</i>	25,85	72
<i>L. hirsutum typicum</i>	23,85	95
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	23,06	81

Если сравнить данные для видов обеих подроковых категорий, видно, что представители подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), за небольшим исключением, имеют более высокие средние значения диаметра зерен пыльцы по сравнению с видами подрода *Eriopersicon*. Отличия, однако, невелики, и они обязаны различным соотношениям между отдельными фракциями зерен

пыльцы с различными размерами. Жизненность пыльцевых зерен для всех видов рода высока (см. табл. 5).

Известно, что размеры пыльцевых зерен тесно связаны с расстояниями, которые пыльцевые трубки должны пройти от рыльца до зародышевого мешка, т. е. чем длиннее столбик, тем больше пыльцевые зерна. Допускается, что это приспособление служит для обеспечения пыльцевой трубки большим количеством пищевых веществ, для того, чтобы она могла достигнуть зародышевого мешка (Стебинс, 1968). Одновременно с этим установлено, что отношение между размерами пыльцевых зерен и длиной столбика постоянно для различных видов одного рода, а в некоторых случаях и для родов одного семейства. Также установлено, что в более примитивных семействах это отношение достигает более высоких значений. Эти семейства обычно имеют большие пыльцевые зерна, в то время как для более передовых в эволюционном отношении семейств наблюдается тенденция к меньшим размерам. Covas и Schnack (1945) допускают, что эта редукция относительных размеров пыльцевых зерен является филогенетической тенденцией, связанной с более эффективными процессами обмена у более высокоорганизованных семейств, что обеспечивает энергию роста пыльцевой трубки и при относительно меньших количествах резервных веществ.

Гипотеза вышеуказанных авторов исключительно интересна с точки зрения эволюционной физиологии и биохимии, но, к сожалению, мы все еще не располагаем достаточным доказательным материалом. При морфологических исследованиях в ряде случаев была установлена некоторая тенденция в поддержку этой гипотезы, но часто такая тенденция отсутствует.

При исследовании видов рода *Lycopersicon* было установлено, что дикорастущие виды подродовой категории *Eriopersicon* — *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* — имеют более длинные столбики по сравнению со столбиками культивируемого вида *L. esculentum* и других видов, принадлежащих к подроду *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — *L. pimpinellifolium*, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) и *L. minutum* и находящихся в близком родстве с *L. esculentum* (табл. 6). Кроме того, все дикорастущие виды рода *Lycopersicon*, за исключением *L. chilense*, имеют редуцированные пыльцевые зерна по сравнению с пыльцевыми зернами культивируемого вида и *L. pimpinellifolium* (см. табл. 5). Сравнение обеих таблиц показывает, что те виды рода, которые имеют самые длинные столбики, обладают пыльцевыми зернами наибольшего размера (*L. chilense*, *L. hirsutum typicum*). В то же самое время и виды с короткими столбиками имеют более крупные пыльцевые зерна (*L. esculentum*, *L. pimpinellifolium*). За исключением, однако, *L. chilense*, *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*, ppn и *L. minutum*, другие дикорастущие виды рода имеют редуцированные пыльцевые зерна и длинные столбики. На основе гипотезы Covas и Schnack (1945) необходимо допустить, что редуцированные пыльцевые зерна в дикорастущих видах рода *Lycopersicon* отличаются возможностями, которые могут обеспечить энергию для роста пыльцевых трубок и при меньшем количестве резервных веществ. В таком случае, однако, упомянутая этими авторами тенденция должна относиться и к более примитивным видам некоторых родов, а не только к высокоорганизованным.

Данные, представленные в табл. 5 и 6, дают нам возможность объяснить некоторые явления, наблюдающиеся при межвидовой гибридизации в роде

Таблица 6

Длина столбика у видов рода *Lycopersicon* (см)

Виды и разновидности	В цветках — от раскрытия до изгибания лепестков под прямым углом			В почках, подходящих для кастрирования и опыления		
	границы варьирования	наиболее часто встречающиеся величины	средние величины	границы варьирования	наиболее часто встречающиеся величины	средние величины
<i>L. esculentum</i>	0,47—0,75	0,60—0,70	0,62	0,40—0,70	0,55—0,61	0,55
<i>L. minutum</i>	0,41—0,60	0,50—0,53	0,51	0,39—0,51	0,45—0,50	0,45
<i>L. pimpinellifolium</i>	0,60—0,91	0,68—0,75	0,73	0,51—0,74	0,65—0,70	0,68
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	0,63—0,75	0,65—0,69	0,68	0,59—0,71	0,60—0,70	0,66
<i>L. peruvianum</i>	0,80—1,30	1,00—1,10	1,02	0,52—1,10	0,80—0,90	0,83
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	0,84—1,45	1,10—1,30	1,12	0,60—1,10	0,80—0,87	0,83
<i>L. peruvianaum</i> var. <i>humifusum</i>	0,69—1,00	0,80—0,90	0,86	0,50—0,87	0,70—0,80	0,73
<i>L. chilense</i>	1,12—1,60	1,25—1,40	1,34	0,84—1,12	0,90—0,94	0,93
<i>L. hirsutum typicum</i>	1,17—1,49	1,20—1,30	1,25	0,52—0,99	0,65—0,73	0,77
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	0,90—1,15	0,98—1,02	1,01	0,70—0,90	0,80—0,90	0,83

Lycopersicon. Все исследователи, которые проводили гибридизацию между *L. esculentum* и дикорастущими видами, отмечали ее односторонний характер в том случае, когда *L. esculentum* использован в качестве материнского родителя. В противоположном направлении гибриды не получены, что подтверждается и нашими исследованиями. Одной из причин этого следует, очевидно, считать и корреляцию между размерами пыльцевых зерен и длиной столбика, отмеченную Стебинсом (1968). Из обеих таблиц видно также, что размеры пыльцевых зерен *L. esculentum* обеспечивают развитие пыльцевых трубок, подходящих для сравнительно коротких столбиков того же вида, но не и для очень длинных столбиков дикорастущих видов. И наоборот, дикорастущие виды, независимо от сравнительно мелких размеров пыльцевых зерен, могут развивать более длинные пыльцевые трубки. Вопреки этому дикорастущие виды подрода *Eriopersicon*, за исключением *L. hirsutum* var. *glabratum*, самонесовместимы, но это обязано другой причине. Двусторонняя гибридизация может осуществляться между *L. esculentum* и другими видами подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), но они имеют близкие размеры пыльцевых зерен и столбиков. Одновременно с этим они самосовместимы и, может быть, это обстоятельство является наиболее важной причиной их двусторонней совместимости.

Независимо от того, что длина столбика считается постоянным признаком, последний варьирует как в полиморфных, так и в относительно стабилизированных видах. Например, длина столбика у *L. hirsutum typicum*, являющегося одним из сравнительно стабилизированных видов в роде, при раскрывании цветков варьирует от 1,17 до 1,49 см, а в почках, подходящих для кастрации и гибридизации — от 0,52 до 0,99 см. В полиморфном виде *L. peruvianum* длина столбика при раскрывании цветка изменяется от 0,80 до 1,30 см, а в почках перед кастрацией — от 0,52 до 1,10 см; у *L. peruvianum* var. *dentatum* соответственно от 0,84 до 1,45 см и от 0,60 до 1,10 см, у *L. chilense* — от 1,12 до 1,60 см и от 0,84 до 1,12 см и т.д. (см. табл. 6). Эти вари-

ции в длинах столбика для различных видов рода *Lycopersicon* нужно иметь в виду при работе по межвидовой гибридизации. В Болгарии наследование длины столбика изучено Огняновой (1973).

Фотопериодическая реакция видов рода *Lycopersicon*

Фотопериодическая реакция некоторых видов рода *Lycopersicon* исследована у нас в Институте генетики и селекции растений (Daskaloff, Ognjanova, 1962, 1965; Даскалов, Огнянова, 1967, 1968). В этих исследованиях продемонстрирована благоприятная реакция *L. racemigerum*¹, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn), *L. hirsutum*² и *L. peruvianum* на непрерывное освещение. Показано также, что *L. hirsutum* в начале своего развития отличается фотопериодической хлорозой, которая позже исчезает, а *L. racemigerum* проявляет активно выраженную фотопериодическую хлорозу. Благоприятная фотопериодическая реакция *L. racemigerum* обязана фактору *Pch* и наследуется доминантно. Одновременно с этим авторы предполагают, что у рода *Lycopersicon* существуют полимерные аллели, которые определяют специфическое поведение различных видов при непрерывном освещении. Эти авторы также устанавливают, что гетерозисный эффект в гибридах между *L. esculentum* и *L. racemigerum* имеет наибольшее значение при непрерывном освещении. В этих же условиях самый низкий эффект наблюдается у *L. esculentum* × *L. hirsutum*. Позже Огнянова (1970) на основе своих исследований *L. hirsutum typicum*, *L. minutum* и *L. pennellii* и их гибридов с *L. esculentum* снова подтверждает вывод, что реакция видов рода *Lycopersicon* на непрерывное освещение обуславливается серией полимерных факторов, соответственно обозначенных в зависимости от вида.

Самонесовместимость видов подродовой категории *Eriopersicon*

Самонесовместимость является одним из главных механизмов при размножении высших растений. Характеризуется неспособностью гермафродитных семенных растений с фертильной пылью образовывать зиготы после самоопыления. Устанавливается при самоопылении.

Явление широко распространено в растительном мире. Открыто Киолройтером в 1764 г. Дарвин в „Происхождении видов“ в 1859 г. отмечал, что некоторые виды, такие, как *Lobelia*, *Verbascum* и *Pasiflora*, легко оплодотворяются пылью других видов, но не собственной пылью, несмотря на то, что последняя вполне нормальна. Причину этого явления Дарвин определил как „таинственную“. Самонесовместимость подробно изучена Sears (1937), Stout (1938), Lewis (1949a) и др. Согласно East и Mangelsdorf (1925) более 3000 видов, принадлежащих к 20 семействам, отличаются самонесовместимостью,

¹ *L. racemigerum* считается синонимом *L. pimpinellifolium*.

² Вероятно *L. hirsutum typicum*.

а Brewbaker (1957) и Linskens и Kroh (1967) находят, что самонесовместимость встречается более чем в 3000 видах 250 родов, принадлежащих к 70 семействам. Согласно Stowe (1955) в видах 66 различных семейств цветковых найден только гомоморфный тип самонесовместимости, а Pandey (1960) открыл самонесовместимость в 78 семействах покрытосеменных.

В культурных видах искусственный отбор направлен к повышению самосовместимости. Во многих случаях этим можно объяснить возникновение самосовместимости в культурных видах, дикорастущие родственники которых самонесовместимы. В некоторых родах, таких, как, например *Lycopersicon*, самонесовместимость дикорастущих видов является благоприятным качеством для поддержания их жизнеспособности и продуктивности в неблагоприятных условиях ареалов распространения. Но одновременно некоторые культурные виды также являются самонесовместимыми: рожь, свекла, капуста, табак, люцерна, клевер, гречиха, яблоня, вишня и др. Самонесовместимость в них выражена различно — слабее или сильнее, а в последнем случае очень сильно затрагивает их продуктивность.

В понятие самонесовместимости не следует включать случаи, в которых барьеры, затрудняющие или исключаящие полностью возможность самооплодотворения, обусловлены механическими причинами — например, наличием мембраны на поверхности рыльца, которая не позволяет прорасти собственной пыльце (Bubar, 1957). В других случаях, как, например, для *Vicia faba*, посещение цветков пчелами, согласно некоторым авторам, доводит до такой степени изменений в рыльце, которая обеспечивает стимуляцию прорастания как собственной, так и чужой пыльцы. В последнем случае на основании некоторых наших исследований с большей вероятностью можно допустить не изменение рыльца под влиянием посещения пчел, а стимулирующее влияние чужой пыльцы, нанесенной на рыльце. Не следует также считать явлениями, связанными с самонесовместимостью, случаи нарушения споро- и гаметогенеза, которые приводят к самостерильности, тогда, когда самонесовместимость не связана с этими нарушениями.

Известно, что все системы самонесовместимости обязаны идентичности между пыльцой, пыльцевой трубкой и женскими органами цветка, что ведет к систематической самонесовместимости и поддержанию генетического полиморфизма в естественных популяциях. В этом случае, очевидно, самонесовместимость в корне различается от мужской и женской стерильности, которые ограничивают самооплодотворение, но не приводят к систематической самонесовместимости и не содействуют поддержанию генетического полиморфизма.

Из систем самонесовместимости особый интерес для генетики высших растений представляет гаметофитно-монофакторная система самонесовместимости. Эта система открыта East и Mangelsdorf (1925) для видов рода *Nicotiana* и известна как самонесовместимость типа *Nicotiana*. Генетический механизм системы прост, и он показывает, что каждое пыльцевое зерно может развиваться и совершить оплодотворение только в том случае, если аллель *S*, которую он несет, не находится в диплоидной ткани материнских органов (рыльце или столбике).

Относительно места реакции самонесовместимости высказаны различные предположения. Pandey (1970) считает, что субстанции самонесовместимости сконцентрированы в первичных пластах рыльца, а также в интине пыльцевого зерна, где содержатся аналогичные субстанции, и ее контакт посред-

ством пыльцевой поры с поверхностью рыльца достаточен для осуществления самонесовместимости.

В большей части растений, однако, принадлежащих к гаметофитной монофакторной системе самонесовместимости, место реакции ограничено столбиком или стиларным каналом в зависимости от типа растений. Механизм состоит в прерывании роста пыльцевой трубки, что осуществляется на различных расстояниях от завязи в зависимости от вида. То обстоятельство, что самонесовместимые и совместимые пыльцевые трубки в одном и том же стиларном канале не влияют друг на друга, дало основание Linskens (1965), Linskens и Kroh (1970) считать, что субстанция самонесовместимости проявляется на поверхности пыльцевой трубки, а не вне ее, в стиларном канале. Devreux согласно Nettancourt (1971) считает, что вегетативные ядра пыльцы осуществляют генетическую информацию для создания компоненты самонесовместимости в пыльцевых трубках.

Реакция самонесовместимости завязи наблюдалась в основном в растительных видах с пустым столбиком, где недостаточный контакт между пыльцевой трубкой и тканями столбика может предотвратить ингибирование на очень ранней стадии (Brewbaker, 1957; Arasu, 1967, 1968). Cope (1940, 1958) сообщает о самонесовместимости в *Theobroma cacao* при сливании гамет.

Гаметофитная монофакторная система установлена для видов следующих родов: *Nicotiana*, *Lycopersicon*, *Solanum*, *Trifolium*, *Petunia*. При полиплоидизации видов этих родов две различные аллели фактора *S* в пыльцевом зерне ведут к конкурентному взаимодействию и дегенерации системы (Lewis, 1949; Brewbaker, 1958; Pandey, 1968; De Nettancourt, 1971).

В роде *Lycopersicon* самонесовместимые виды сосредоточены в подроде *Eriopersicon*. В последнем все виды и разновидности, за исключением *L. hirsutum* var. *glabratum*, самонесовместимы. В другом подроде — *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — все виды и разновидности самосовместимы.

Некоторые из видов подрода *Eriopersicon*, такие, как *L. peruvianum*, изучались еще в начале нашего столетия (Grane, 1915), а другие виды того же подрода — после 1940 г., но до исследований Lamm (1950), который установил, что *L. peruvianum* самонесовместим, с наследственными особенностями по схеме *Nicotiana*, самонесовместимость видов подрода *Eriopersicon* не была исследована. McGuire и Rick (1954) на основе большого экспериментального материала по *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *dentatum*, *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. hirsutum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. glandulosum*¹ установили самонесовместимость перечисленных видов, за исключением *L. hirsutum* var. *glabratum*, который самосовместим. Особенно подробно изучена самонесовместимость *L. peruvianum*, для которого установлена гаметофитность, управляемость аллелями *S* и соответствие схеме *Nicotiana*. Одновременно с этим McGuire и Rick (1954) обратили внимание на некоторые очень интересные проявления *L. peruvianum* в обстановке родины вида — образование плодов в течение сухого периода у изолированных единичных растений в отсутствие насекомых — переносчиков пыльцы. Авторы сравнивают поведение этих растений с растениями того же вида, выращенными в горшках. Последние по морфологическим признакам оказались сходными с растениями, выращенными в природной обстановке. В условиях обедненных почв и слабого роста они образовали единичные плоды при самоопылении. Обсуждая

¹ Вероятно речь идет о *L. peruvianum* var. *glandulosum*.

эти факты, McGuire и Rick приходят к заключению, что физиологический баланс *L. peruvianum* строго установлен, и при его нарушении растения могут быстро перейти из вегетативной фазы развития, при которой цветение ограничено и цветки осыпаются, в фазу изобильного цветения и плодообразования. В наших исследованиях в условиях теплицы многократно наблюдалось, что растения *L. peruvianum* и принадлежащие к нему разновидности, выращенные в богато удобренной почве с регулярным поливом, начинают цвести более чем на два месяца позднее по сравнению с выращенными в горшках. Последние при самоопылении очень часто образуют плоды с числом семян от 5—5 до 10 (под изолятором). Те же самые проявления мы наблюдали и для *L. chilense* и *L. hirsutum typicum*. Эти факты показывают, что условия, в которых протекала эволюция видов подродовой категории *Eriopersicon* и которые характеризуются весьма специфичным водным режимом почвы, вызывающим в определенный момент полное высыхание всей вегетативной массы, создали приспособления у растений, направленные на сохранение вида при неблагоприятных условиях. Эти приспособления оказывают влияние на генетические структуры, связанные с самонесовместимостью видов. В определенный период эти структуры теряют контроль над самонесовместимостью, и растения проявляют самосовместимость в большей или меньшей мере. Возможность подобных изменений самонесовместимости необходимо иметь в виду не только при ее изучении, но и при решении других задач.

Связь между самонесовместимостью и односторонней несовместимостью

Самонесовместимость видов при гибридизации их с самосовместимыми видами проявляется как односторонняя несовместимость. Последняя тесно связана с самонесовместимостью и управляется тем же физиологическим механизмом — ингибированием роста пылевой трубки (Lewis, Crowe, 1958, Martin, 1967). Согласно Martin (1964), используя термин „односторонняя несовместимость“, необходимо иметь в виду, что в этот термин не включены случаи, при которых несовместимость обусловлена различными уровнями плоидности, ядерно-цитоплазмными отношениями, половостью и механическими препятствиями.

Впервые односторонняя несовместимость была описана при гибридизации самосовместимого вида *Nicotiana langsdorfii* с самонесовместимым *Nicotiana alata* (Anderson, De Winton, 1931). Гибридизация оказывалась успешной, только когда *N. langsdorfii* был использован в качестве материнского родителя. Авторы находят, что этот неуспех обусловлен специфическим, связанным с самонесовместимостью, фактором S.

Pushkarnath (1953) установил одностороннюю несовместимость при гибридизации некоторых видов картофеля (род *Solanum*) — между видами серии *Commersoniana* и *Solanum aracc-papa*. При скрещивании самонесовместимых видов *Solanum subtilius* и *S. aracc-papa* полученный в F₁ гибрид оказался самонесовместимым. Кроме того, он проявлял несовместимость в обоих направлениях между отдельными гибридными растениями как к отцовскому родителю, так и одностороннюю несовместимость — к материнскому. В качестве причины этих результатов авторы допускают существование одного

фактора (R) от материнского родителя, ингибирующего пыльцевую трубку, образованную пылью с аллелью S . Gardé (1959) на основании опытов по скрещиванию в роде *Solanum* принимает гипотезу Pushkarnath (1953) о наличии серии аллелей R и S . Dionne (1961) установил в основном три различных механизма, являющихся причиной несовместимости между видами рода *Solanum*. Первый относится к ингибированию пыльцевой трубки, второй — к прекращению развития зародыша и третий — к выбросу зародыша.

Независимо от обстоятельства, что односторонняя совместимость наиболее часто встречается между видами, она, хотя и редко, установлена и в пределах вида (Martin, 1961).

При гибридизации самонесовместимых видов подрода *Eriopersicon* с самосовместимыми видами подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), как правило, в F_1 получаются самонесовместимые гибриды, обусловленные доминантным характером реакции самонесовместимости. Однако при скрещивании гибридов в F_1 наблюдаются как совместимые, так и несовместимые пары. Последнее обязано тому обстоятельству, что гибридные растения в F_1 представляют собой различные комбинации относительно аллелей S — S_1Sf , S_2Sf , S_3Sf и т. п. При скрещивании растений с одним и тем же генотипом наблюдается несовместимость, а с различным генотипом — совместимость (образование плодов с семенами).

Относительно взаимоотношений гибридов *L. esculentum* \times *L. peruvianum* с исходными видами установлено, что они в качестве материнских родителей скрещиваются с *L. peruvianum*, а в качестве отцовских — с *L. esculentum*. Подобные взаимоотношения в связи с самонесовместимостью и односторонней совместимостью отмечены и для F_2 — *L. esculentum* \times *L. peruvianum* и родительских видов. Эти проявления объясняются предположением, что аллелеморфизм фактора S действует и в гибридах F_1 и F_2 таким же образом, что и в *L. peruvianum*, но, кроме того, здесь участвует и фактор Se — рецессивная аллель от *L. esculentum* (McGuire и Rick, 1954). Martin (1961a) в гибридах *L. esculentum* \times *L. chilense* установил сходные явления в F_1 , но в F_2 наблюдал ограниченную самосовместимость. При скрещивании гибрида с двумя родительскими видами самонесовместимость и односторонняя совместимость всегда были связаны.

Относительно возможности прерывания связи между самонесовместимостью и односторонней несовместимостью высказаны некоторые предположения. Harrison и Darby (1955) допускают, что мутационный процесс может прервать эту связь. В качестве доказательства этого предположения приводится случай с *Antirrhinum majus*, который, как они считают, недавно приобрел самофертильность, но односторонне скрещивается с примитивными самофертильными видами. Эти же авторы считают, что *A. majus* сохранил некоторые качества самонесовместимых видов, от которых произошел. Martin (1964) считает, что объяснение односторонней несовместимости и ее связи с самонесовместимостью требует исследований в двух направлениях — изучения физиологии ингибирования пыльцевых трубок и генетического контроля односторонней несовместимости. Исследования того же автора в связи с последним вопросом на видах подрода *Eriopersicon* — *L. hirsutum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. esculentum* (сорт Tiny Tim) дали ему возможность сделать заключение, что главной причиной самонесовместимости и односторонней несовместимости является подавление роста пыльцевой трубки.

Поскольку самонесовместимость гибридов, в которых участвуют самонесовместимые виды, наследуется, немало исследований было направлено на поиски самосовместимых форм в пределах самонесовместимых популяций. Подобного рода исследования проведены с видом *L. peruvianum*, который самонесовместим и проявляет одностороннюю совместимость с *L. esculentum* (McGuire, Rick, 1954; Rick, Butler, 1956; Lewis, Crowe, 1958). Эти две причины затрудняют получение гибридов между двумя видами и оказывают отрицательное влияние на фертильность гибридов в F_1 и F_2 . Hagenboom (1968) изучал шесть линий от *L. peruvianum*, из которых одна оказалась самосовместимой. Автор объясняет эти результаты особым устройством столбика, который не выходит из тычиночной колонки, а волнообразно извивается из-за препятствий, встречаемых им в этой колонке. В потомстве этой линии получены также самосовместимые самоопыляющиеся растения со столбиками на уровне тычиночной колонки. Тот же автор открыл в другой линии *L. peruvianum* самосовместимые растения с характерными для этого вида столбиками, выступающими над тычиночной колонкой. Günther (1961) исследовал 30 линий *L. peruvianum* и в одной из них обнаружил, что около половины самоопыленных цветков образовали плоды с малым числом семян (до 10 в одном плоде). Исследования самонесовместимости *L. peruvianum* проведены также и Günther, Herrmann, Hoffman (1968), Lundquist (1965) и др.

Эти случаи показывают, что в сложной внутривидовой системе *L. peruvianum* могут быть обнаружены самосовместимые формы, которые представляют интерес с точки зрения его гибридизации с культурным видом *L. esculentum*, а отсюда — и для селекции томатов.

Экспериментальное преодоление самонесовместимости видов подрода *Eriopersicon*

Несмотря на отмеченные отдельные случаи, открывающие возможности нахождения самосовместимых форм в пределах самонесовместимых популяций, из проведенных до сих пор исследований установлено, что генетическая основа гаметофитной монофакторной системы самонесовместимости отличается значительной эволюционной устойчивостью в процессе дивергенции видов. То же самое можно сказать и об устойчивости системы в неблагоприятных условиях.

Несмотря на эту устойчивость самонесовместимости, в литературе отмечены методы временного прерывания системы и создания постоянно действующей системы самосовместимости.

Временная самосовместимость в самонесовместимых популяциях может быть достигнута посредством опыления почек. Благодаря длине столбика, последний опыляется насекомыми до раскрытия цветка. Именно поэтому этот метод можно применять только под изолятором, к тому же при раннем изолировании.

Метод применялся Yasuda (1934), Lewis (1951), Pandey (1959), Shivanna и Rangaswamy (1969) для различных видов. Высказано предположение, что незрелый столбик еще не получил необходимой информации об ингибировании собственной пыльцы. Получены результаты только для некоторых случаев.

Kakizaki (1930) и Ascher и Poloquin (1966) нашли, что замедленное самоопыление является успешным в случае *Brassica* и *Lilium*. Другие авторы не получили подобного эффекта для других родов.

В качестве методов временного прерывания самонесовместимости указаны также использование CO_2 (Makanishii и др., 1969), температурные воздействия от 32 до 60°C (Hecht, 1964; Tounsend, 1968; Kendall, Taylor, 1969; De Nettancourt, 1969), использование ингибиторов — гормонов и протеинов (De Nettancourt и др., 1971), периодическое облучение в период цветения (De Nettancourt и Ecochard, 1968), интенсивное облучение столбика (Linskens и др., 1960), интенсивное облучение РМК (Lewis, 1949; Lewis и Crowe, 1958; Pandey, 1956; Davies и Wall, 1961), тетраплоидизация и др. Последним методом показано, что тетраплоидные сорта груш отличаются повышенной самофертильностью по сравнению с диплоидными формами. Подобные данные отмечены и для *Trifolium hybridum*, *Petunia* и др.

В наших исследованиях созданные тетраплоидные формы *L. hirsutum typicum* и *L. peruvianum* образуют семена при самоопылении. Особенно обильно плодоносит и образует семена *L. hirsutum typicum*.

Lewis и Modibowska (1942, по Сурикову, 1972) и Lewis (1949) предложили гипотезу, согласно которой диплоидное пыльцевое зерно содержит по две различных *S*-аллели, и между ними возникает отношение конкуренции, ведущее к взаимному ослаблению их активности и разрушению системы самонесовместимости.

Методы создания постоянно действующей системы самосовместимости у самонесовместимых популяций очень ограничены по сравнению с методами создания временной самосовместимости. К ним относятся спонтанные мутации фактора *S*, ведущие к образованию самосовместимых форм (но они встречаются очень редко), а также мутации, вызванные высокой температурой, облучением γ -лучами и др.

Экспериментальное преодоление самонесовместимости *L. peruvianum*

Из видов, включенных в подрод *Eriopersicon*, более подробно изучена самонесовместимость *L. peruvianum* (Lamm, 1950; McGuire и Rick, 1954; Martin, 1961, 1968; Günter и др., 1968; Hogenboom, 1968). Согласно последнему автору самосовместимость *L. peruvianum* может иметь различное происхождение: она может быть получена при высокой температуре (около 40°C) и контролируется рецессивным фактором; создана мутацией в пыльце и столбике или только в пыльце; в результате конкурентного взаимодействия между различными *S*-аллелями или же связана с генетическими факторами, ослабляющими действие реакции самонесовместимости.

De Nettancourt и Ecochard (1968) и De Nettancourt и др. (1971) установили, что после облучения семян *L. peruvianum* γ -лучами могут получаться растения с пониженной самонесовместимостью (от 1 до 4,35 семян на плод). Другие авторы указывают на роль высокой температуры для создания самосовместимых мутантов *L. peruvianum*.

В наших исследованиях самонесовместимости видов подрода *Eriopersicon* мы поставили себе следующие задачи:

1. Разработать эффективные методы преодоления самонесовместимости *L. peruvianum* и других видов подрода *Eriopersicon*.

2. Установить особенности инцухтированных линий по отношению к жизненности, морфологическим особенностям, выравненности, выживаемости.

3. Установить наследование самосовместимости инцухтированных линий и изменения взаимоотношений между растениями инцухтированных генераций и далеких видов рода *Lycopersicon* и дикорастущего вида *Solanum pennellii* Correll.

Если принять во внимание то обстоятельство, что при полиплоидизации самонесовместимых видов подрода *Eriopersicon* они превращаются в самосовместимые и обильно плодоносят при самоопылении, можно допустить, что использование смешанной пыльцы от диплоидного самонесовместимого вида и тетраплоидного самосовместимого может способствовать преодолению самонесовместимости вида, использованного в качестве материнского родителя, и несовместимости между естественно несовместимыми видами.

Для исследований мы использовали два систематически наиболее отдаленных и наиболее трудно скрещивающихся самонесовместимых вида из подрода *Eriopersicon* — *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum*. Морфологические и другие особенности обоих видов описаны в разделе IV.

Экспериментальная работа проведена в следующей последовательности (Георгиева, Ачкова, 1972):

I. Опыление цветков *L. peruvianum* ($2n=24$) собственной пыльцой, а через час нанесение пыльцы *L. hirsutum typicum* ($2n=48$).

II. Опыление цветков *L. peruvianum* ($2n=24$) пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n=48$).

III. Опыление цветков *L. peruvianum* ($2n=24$) пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n=24$).

IV. Опыление цветков *L. peruvianum* ($2n=24$) пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n=24$) и сразу после этого нанесение пыльцы *L. hirsutum typicum* ($2n=48$).

V. Опыление цветков *L. peruvianum* ($2n=24$) пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n=48$) и сразу после этого нанесение пыльцы *L. hirsutum typicum* ($2n=24$).

Для контроля использовались результаты, полученные с помощью самоопыления и перекрестного опыления *L. peruvianum* без нанесения пыльцы *L. hirsutum typicum*.

Каждый вариант был выполнен с кастрированными и некастрированными цветками *L. peruvianum*, за исключением контрольного и первого вариантов, которые были выполнены только с некастрированными цветками.

Результаты отражены в табл. 7 и 8.

Из табл. 7 видно, что первый вариант, выполненный в начале февраля, дал 100% плодов с семенами. В этом же варианте, но в конце ноября, получено 16,2% плодов с семенами. Общее число семян в первом случае составило 833, а во втором — 310. В обоих случаях из высеванных семян развилось 100% растений, типичных *L. peruvianum*.

Эти данные показывают, что пыльца *L. hirsutum typicum* ($2n=48$), нанесенная после самоопыления *L. peruvianum*, стимулирует развитие пыльцевых зерен и трубок и, следовательно, способствует преодолению барьера самонесовместимости у *L. peruvianum*. Из этих же данных следует, что условия в теплице в начале февраля и в конце ноября, которые отличаются по продол-

Таблица 7

Опыление некастрированных цветков

Виды, разновидности и варианты	Дата опыления	Опыленные цветки (шт.)	Полученные плоды (%)	Семена		
				общее число	амплитуда варьирования в одном плоде	среднее число в одном плоде
К — самоопыление цветков <i>L. peruvianum</i>	4. II. 1972	30	—	—	—	—
	28. XI. 1971	78	—	—	—	—
К — перекрестное опыление цветков <i>L. peruvianum</i>						
I	16. II. 1972	20	17	861	19—76	50,60
I	4. II. 1972	57	100	833	3—55	14,61
I	28. XI. 1971	136	16,20	310	9—30	14,09
II	от 7. X до 3. XII. 1971	104	96,16	864	2—55	9,00
III	от 7. X до 3. XII. 1971	87	14,71	49	1—22	3,70
IV	от 7. X до 3. XII. 1971	69	10,14	24	1—8	9,40
IV	от 7. X до 3. XII. 1971	99	37,37	382	1—32	10,30

Таблица 8

Тип растений, полученных в различных вариантах

Варианты	Дата опыления	Общее число семян	Проросшие семена (шт.)	Непроросшие семена (шт.)	Тип растений	
					самоопыленные <i>L. peruvianum</i> (%)	гибриды <i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> (2n=36) (%)
I	4. II. 1972	833	833	—	100	—
I	28. XI. 1971	310	310	—	100	—
II	от 7. X до 3. XII. 1971	864	489	375	1,2	98,8
III	от 7. X до 3. XII. 1971	49	23	26	78,3	21,7
IV	от 7. X до 3. XII. 1971	24	24	—	29,2	70,8
V	от 7. X до 3. XII. 1971	382	91	291	35,1	64,9

жительности дня, солнечному прогреванию и др., оказали сильное влияние на процент успешного опыления, но не и на среднее число семян в одном плоде (14,61 и 14,09).

Во втором варианте, когда некастрированные цветки *L. peruvianum* опылены пылью *L. hirsutum typicum* (2n=48), получен наиболее высокий процент плодов — 96,16. Из семян развилось 98,8% гибридных сесквидиплоидных растений *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) и только 1,2% типичных *L. peruvianum*. Эти результаты могут быть объяснены тем, что пыльца *L. peruvianum* не наносилась на рыльца того же вида. На них, очевидно, попало мало пыльцевых зерен. В этом случае пыльца *L. hirsutum typicum* имела значительное преимущество.

В третьем варианте, когда некастрированные цветки *L. peruvianum* были опылены пылью *L. hirsutum typicum* (2n=24), получено 14,71% плодов (см.

табл. 7 и 8). Низкий процент образования плодов и минимальное количество семян в них (в среднем 3,7 на плод) показывает, что активность гаплоидной пыльцы *L. hirsutum typicum* во много раз ниже диплоидной. Из семян развились преимущественно типичные *L. peruvianum* (18 штук) и 5 гибридных сесквидиплоидных растений *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$). Получение сесквидиплоидов в этом случае можно объяснить сильно выраженной склонностью *L. hirsutum typicum* образовывать нередуцированные гаметы. Очевидно также, что пыльца *L. hirsutum typicum* ($2n=24$) стимулировала и самоопыление *L. peruvianum*.

В четвертом варианте, в котором участвует пыльца как диплоидного, так и тетраплоидного *L. hirsutum typicum*, получено только 10,14% плодов. Из семян выросло 29,2% растений, типичных *L. peruvianum*, и 70,8% гибридных сесквидиплоидных растений (см. табл. 7 и 8).

Сравнение процентов полученных плодов и соотношений полученных гибридов и типичных *L. peruvianum* для вариантов II и IV показывает, что IV вариант имеет более низкую эффективность. В этом варианте процент успешных оплодотворений резко уменьшается, а соотношение между гибридами и типичными *L. peruvianum* меняется в пользу последних. Вероятно гаплоидная пыльца *L. hirsutum typicum*, нанесенная перед диплоидной, уменьшает оплодотворяющую способность последней. В пятом варианте, отличающемся от четвертого тем, что некастрированные цветки *L. peruvianum* сначала опылялись пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n=48$), а затем — *L. hirsutum typicum* ($2n=24$), получено 37,37% плодов. Из семян выросло 35,1% растений, типичных *L. peruvianum*, и 64,9% — гибридных, сесквидиплоидных.

Во втором, третьем, четвертом и пятом вариантах с участием 318 кастрированных цветков не образовалось никаких плодов.

Опыление некастрированных цветков *L. peruvianum* после их самоопыления пыльцой представителей других родов приводит к подобным же результатам: из 160 самоопыленных цветков *L. peruvianum*, дополнительно опыленных пыльцой *Solanum sissimbrifolium*, получено 15% осемененных плодов со средним числом семян в плоде 56,55. Тем же методом с дополнительным добавлением пыльцы *Solanum aviculare* получено 18% плодов с семенами, со средним числом семян в плоде 37,7, а пыльцы *Cyphomandra batatea* — 12% плодов с семенами со средним числом семян в плоде 22,7. Из семян, полученных в последних трех случаях, развились также типичные *L. peruvianum*.

Из представленных результатов видно, что самонесовместимость *L. peruvianum*, созданную в процессе эволюции вида в засушливых условиях в ареалах его распространения для поддержания его жизнеспособности и конкурентоспособности, можно преодолеть с помощью нанесения пыльцы тетраплоидного *L. hirsutum typicum* на некастрированные цветки *L. peruvianum* в течение примерно одного часа после самоопыления. Подобные же результаты получаются и при использовании пыльцы видов рода *Solanum* и *Cyphomandra batatea*.

Другие варианты метода также позволяют получить высокий процент сесквидиплоидов *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) и таким образом преодолеть барьер совместимости между двумя наиболее трудно скрещиваемыми видами подрода *Eriopersicon*.

До сих пор проведен ряд биохимических, физиологических и серологических исследований в целях выяснения характера самонесовместимости, связанного главным образом с протеинами, являющимися специфическими для

аллели *S*, которая контролирует действие комплекса самонесовместимости после самоопыления и которая, как мы ранее отметили, одинакова в пыльце и столбике. Исследована также идентификация метаболических реакций, протекающих в пыльце и рыльце, с одной стороны, и в пыльцевых трубках и столбике — с другой: Linskens (1961, 1965, 1967), Linskens и Тупу (1966), Linskens и Kroh (1970), Lewis (1952, 1964), Martin (1961, 1968) и др. В результате этих исследований накопился интересный фактический материал, однако вопрос о биохимии самонесовместимости все еще не выяснен.

Особенности инцухт-линий

Инцухт-линии в I_1 — *L. peruvianum* сохраняют полиморфный характер исходного вида с некоторым увеличением разнообразия, которым отличается внутривидовая система. Этот процесс в I_2 усиливается. Некоторые растения развиваются медленно, проявляют более слабую жизненность и не достигают размеров исходного вида; другие не цветут и остаются в вегетативной фазе развития. Некоторая часть растений погибает. Система самонесовместимости сохраняется примерно в половине растений в I_2 .

В одной инцухт-линии из I_2 — *L. peruvianum*, составленной из 111 растений, 52% были самонесовместимыми, 26,02% образовали плоды при экспериментальном самоопылении, 7,20% остались в вегетативной фазе развития, у 5,78% установили хлорофильную недостаточность и 9% погибли.

Эти результаты не могут дать нам основание для окончательного вывода о характере инцухт-линий в I_2 — *L. peruvianum*. Подобные выводы как для I_2 , так и для более поздних поколений могут быть сделаны после завершения запланированных исследований.

Использование инцухт-линий I_1 — *L. peruvianum* для преодоления барьеров совместимости с *Solanum pennellii* Correll

В известной нам литературе нет данных об успешной гибридизации между *L. peruvianum* и *S. pennellii*. В наших исследованиях также была установлена репродуктивная изоляция между этими двумя видами. Если принять во внимание то обстоятельство, что *S. pennellii* проявляет генетическое родство с видами подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), двустороннюю совместимость с некоторыми видами подрода *Eriopersicon* (*L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*), что последние, вместе с видами комплекса *peruvianum*, происходят от одной прародительской формы, можно предположить, что на минувших этапах эволюции имелась возможность для существования генетической связи между *S. pennellii* и *L. peruvianum*. Мы предполагаем также, что использование инцухт-линий от *L. peruvianum*, имеющих увеличенную внутривидовую генетическую систему, создаст возможность для более точного определения дивергенции между *L. peruvianum* и *S. pennellii*.

В гибридизации обоих видов использовались две инцухт-линии из *I*₁ — *L. peruvianum*, одна самосовместимая и две самонесовместимые формы из *S. pennellii* (№ 883 и № 955), подробно описанные в другом месте труда. Гибридизация проведена в период, когда самонесовместимые формы проявляли самосовместимость. Полученные результаты отражены в табл. 9. Видно, что после опыления 224 некастрированных цветков *I*₁—*L. peruvianum* пыльцой самосовместимой формы *S. pennellii* получено только 12 плодов с семенами. Из этих последних развились два гибридных растения *F*₁ — *I*₁—*L. peruvianum* × *S. pennellii* и 35 растений, типичных для *L. peruvianum*. Сходные результаты получены и при опылении некастрированных цветков растений из этой же инцухт-линии пыльцой самонесовместимых форм *S. pennellii* — № 883 и 955. Подобные результаты получены и при опылении некастрированных цветков из второй инцухт-линии — *I*₁ — *L. peruvianum*/₂ пыльцой тех же представителей *S. pennellii* (см. табл. 9). Из полученных семян от всех гибридных комбинаций выросло от 1,96 до 13,33% гибридных растений и от 86,67 до 98,04% растений, типичных для *L. peruvianum*. Получение типичных *L. peruvianum* вместе с гибридами, по-видимому, обусловлено пыльцой *S. pennellii*, которая, вероятно, стимулировала и самооплодотворение *L. peruvianum*.

Таблица 9

Скрещиваемость между инцухт-линиями *I*₁ — *L. peruvianum* и самосовместимыми и самонесовместимыми формами *S. pennellii*

Гибридные комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Полученные семена (шт.)	Проросшие семена (%)	Непроросшие семена и погибшие растения (%)	Тип полученных растений (%)	
					гибридные (%)	типичные <i>L. peruvianum</i> (%)
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₁ × <i>S. pennellii</i> (самосовместимый)	224	47	78,73	21,27	5,40	94,60
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₁ × <i>S. pennellii</i> (самонесовместимый № 883)	196	40	80,00	20,00	6,25	93,75
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₁ × <i>S. pennellii</i> (самонесовместимый № 955)	223	27	55,56	44,44	13,33	86,67
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₂ × <i>S. pennellii</i> (самосовместимый)	180	64	79,69	20,31	1,96	98,04
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₂ × <i>S. pennellii</i> (самосовместимый № 883)	67	25	68	32	11,76	88,24
<i>I</i> ₁ — <i>L. peruvianum</i> / ₂ × <i>S. pennellii</i> (самонесовместимый № 955)	111	65	90,77	9,23	6,78	93,22

Морфологические и другие особенности гибридов *F*₁ — *I*₁ — *L. peruvianum* × *S. pennellii*

Гибриды в *F*₁ — *I*₁ — *L. peruvianum* × *S. pennellii* (самосовместимый) представляют собой мощные, высокие растения. Листья — промежуточные по форме. Листовые сегменты по форме подобны листовым сег-



Рис. 5. $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самосовместимая форма)



Рис. 6. $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самонесовместимая форма № 883)



Рис. 7. $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самонесовместимая форма № 955). — Разнообразие морфологических особенностей листьев

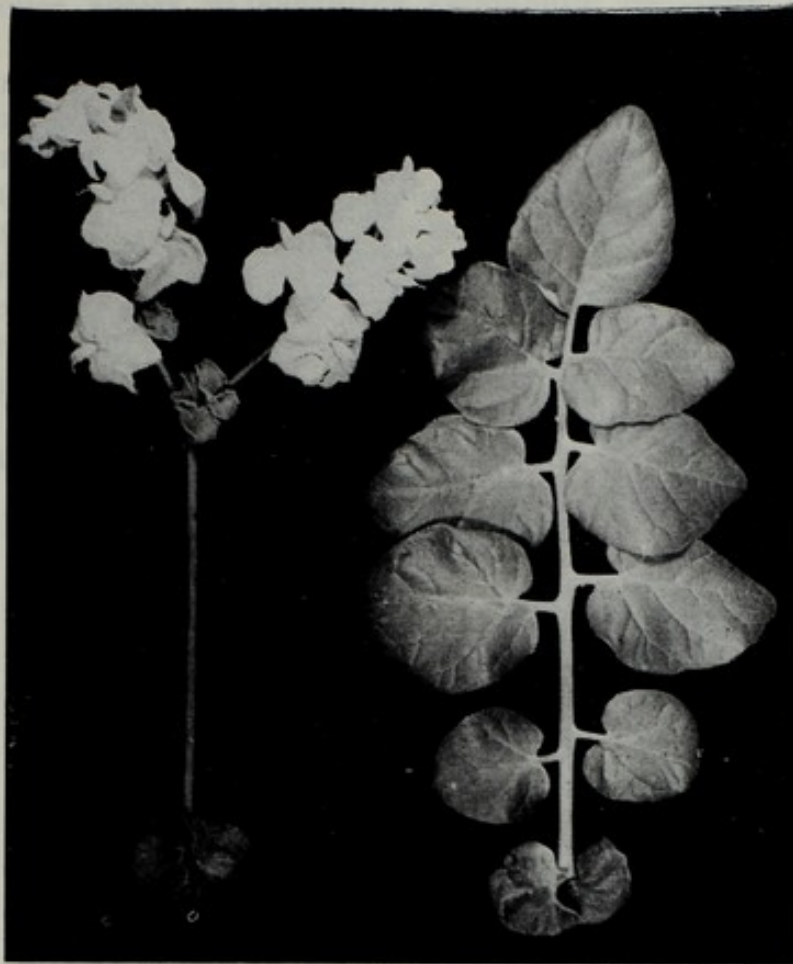


Рис. 8. $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самонесовместимая форма № 955). Растение с крупными цветками и крупными широкими листовыми сегментами без вторичных листовых сегментов

ментам *L. peruvianum*, имеют серо-зеленую окраску, покрыты железистыми волосками и клейкие, как у *S. pennellii*. Вторичные листовые сегменты ясно выражены. Соцветия простые и сложные, цветки крупные, асимметричные, тычиночная колонка почти прямая, как у *L. peruvianum*, а столбик закручен, как у *S. pennellii*. Плоды округлые, подобно плодам *L. peruvianum*, со слабо выраженной вогнутой линией в середине плода, которая у *S. pennellii* выражена гораздо яснее (рис. 5).

Гибридные растения самосовместимы, с хорошей жизненностью пыльцы и почти нормально протекающим мейотическим делением. Образуют плоды с семенами при самоопылении и опылении пыльцой самосовместимых и самонесовместимых форм *S. pennellii*.

Из $I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (№ 883) в F_1 получено два растения. По величине листьев и форме листовых сегментов, так же как и по малым листовым сегментам, они сходны с *L. peruvianum*. По антоциановой пигментации листьев в конце вегетационного периода они также подобны *L. peruvianum*. Одновременно листовые сегменты обладают клейкостью, как и листья *S. pennellii*. Соцветия простые и сложные, но преобладают сложные. Цветки сходны с цветками № 883, а плоды округлые, со слабо выраженной зеленой

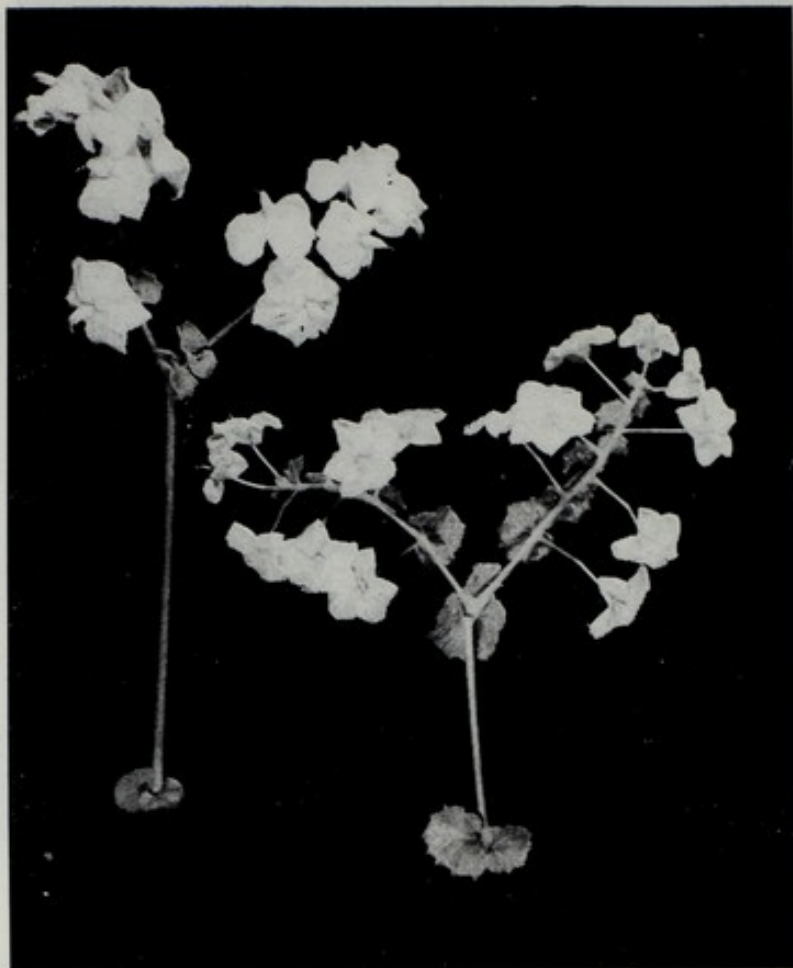


Рис. 9. $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самонесовместимая форма № 955), слева — соцветие с высокожизненной пылью, справа — соцветие с цветками, обладающими мужской стерильностью

линей, как у *L. peruvianum* (рис. 6). Гибридные растения до начала марта самонесовместимы, после чего образуют плоды при самоопылении и при скрещивании с № 883 и 955, которые в этот период также самосовместимы. Эти результаты показывают, что гибридные растения унаследовали лабильность самонесовместимости, характерную для *S. pennellii* — № 883.

Из $I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (№ 955) получено четыре гибридных растения. Они различаются по форме листовых сегментов, длине черешков листовых сегментов (рис. 7 и 8). Это разнообразие листьев гибридных растений объясняется главным образом полиморфным характером *L. peruvianum*. По форме и размерам цветков эти три гибридных растения оказались сходными с *S. pennellii* № 955, а четвертое растение отличалось более мелкими цветками, обладающими мужской стерильностью (рис. 9). Жизненность пыльцы у фертильных растений — около 80%, а у растения с мужской стерильностью — 1,17%. Первые растения образуют плоды с семенами при самоопылении, опылении пылью *S. pennellii* № 955 и *L. esculentum*. Растение с мужской стерильностью также образует плоды с семенами при опылении пылью *S. pennellii* № 955 и пылью фертильного растения из той же гибридной комбинации.

В настоящее время развиваются гибридные растения из $F_2 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ (самосовместимый), которые еще не исследованы, но по разнообразию форм и фертильности можно предположить, что получатся определенные данные о геномном обмене между исследованными видами.

Полученные к настоящему моменту данные по успешной гибридизации между инцухт-линиями *L. peruvianum* и самосовместимыми и самонесовместимыми формами *S. pennellii* и данные о фертильном потомстве в F_1 дают нам основание считать, что использование этого метода позволяет преодолеть барьеры, препятствующие совместимости между обоими видами, и более точно определить дивергенцию между ними.

Мы предполагаем также, что в результате гибридизации $F_1 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ с представителями культивируемого вида должны получиться полигеномные гибриды, интересные с точки зрения селекции томатов.

VI. Морфологические и другие особенности видов, подвидов и разновидностей рода *Lycopersicon* Mill.

A. Подрод *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) (Mill.) Lehm.

Lycopersicon esculentum Mill.

Синонимы: *Solanum lycopersicum* L.
Lycopersicon galeni Mill.
Lycopersicon solanum - *lycopersicon*
Lycopersicon solanum
Lycopersicon pomum amoris Moench
Solanum foliosum Link in Buch
Solanum lycopersicon blanco Fl. Filip.
Lycopersicum philippinarum Dun in DC.

Описан в Gard. Dict, 8 ed., 1768.

Культурный вид *L. esculentum* отличается толстым крепким стеблем, покрытым волосками, обыкновенно лежащим, за исключением детерминантных сортов (однако и они в большинстве случаев лежат). Листья крупные, сложные, длиной 30 см и больше, без прилистников. Листовые сегменты сильно рассечены, заострены, со специфическим ароматом. Как большие, так и малые листовые сегменты варьируют по размерам и форме.

Соцветие простое или разветвленное с 3—4 до 12 цветков без прицветников. Цветки диаметром от 2 до 2,5 см составлены из 5—6 лепестков, 5—6 чашелистиков до 1 см длины, которые увеличиваются у плодов до 2,5 см. Плоды окрашены в красный или желтый цвет, имеют диаметр от 3—4 до 10 см, двухкамерные или многокамерные. Семена плоские, светло- или темно-желтые, опушенные, вес в среднем от 2,5 до 3 мг. Число их в одном плоде варьирует от 20—30 до 250.

Гаплоидное число хромосом 12. Характерна для вида хромосома A_1 , имеющая два плеча, на более длинном плече находится сателлит.

К типичному *L. esculentum* принадлежат разновидности, которые представляют собой результат одной или нескольких рецессивных мутаций (Luckwill, 1943).

Lycopersicon esculentum var. *commune* Bailey

Отличается от типичного *L. esculentum* плодами, многокамерными, но гладкими. Современные торговые сорта принадлежат к этой разновидности.

Lycopersicon esculentum var. *grandifolium* Bailey

Отличается листьями, которые похожи на картофельные. Развитые листья состоят из 3—5 сегментов, цельнокрайних, с черешком или без него. Верхний сегмент листа очень велик — его длина варьирует от 12 до 16 см, а ширина — от 5 до 7 см. Боковые листовые сегменты намного меньше. Разновидность создана в результате двух мутаций (*c* или *e*). В гомозиготной форме как первая, так и вторая приводят к модификации листовых сегментов.

Lycopersicon esculentum var. *validum* Bailey

Растения отличаются прямым стеблем, из-за чего не нуждаются в подпорках. В некоторых случаях, однако, и они полегают. Междузлия сильно укорочены, длина и ширина листьев уменьшена по сравнению с типичными *L. esculentum*. Поверхность листьев неровная и блестящая. Разновидность создана в результате мутаций, которые уменьшают и замедляют процессы роста (d_1 или d_2).

Lycopersicon esculentum subsp. *galeni* Mill.

Синонимы:

Solanum lycopersicum L.

Solanum pseudolycopersicum Yaeq.

Lycopersicum cerasiforme Dun.

Lycopersicum esculentum var. *cerasiforme* Alef.

Квалифицируется как подвид, поскольку отличается от типичного *L. esculentum* по некоторым качественным и количественным признакам. Распространен по западным склонам Анд в Южной Америке. Культивировался в Перу, Боливии и Эквадоре до открытия Южной Америки. Miller описывает его под названием *L. galeni*.

Растения похожи на *L. esculentum*, но мельче. Стебель покрыт волосками, листья расположены через 5—6 см, имеют длину от 20 до 25 см и ширину от 10 до 12 см. Большие листовые сегменты длинные — от 6 до 8 см, широкие — от 2,5 до 3,5 см и слабо надрезаны. Малые листовые сегменты различны по размерам и форме — мелкие, закругленные, длиной 0,3—0,4 см, и покрупнее, заостренные, длинные, от 1 до 2,5 см (рис. 10).

Соцветия простые, длиной 9—10 см, с 8—10 цветками. Венчик пятилистный, окрашенный в ярко-желтый цвет. Диаметр от 2,3 до 2,5 см. Чашечка пятилистная, длиной 0,7—0,8 см отдельных чашелистиков. В некоторых растениях соцветие, включая чашелистики, опушенное, а в других — голое. Длина тычиночной колонки около 0,8 см. Столбик не выступает над тычиночной колонкой. Плоды красные, округлые, диаметром около 2 см. Семена светло-желтые, покрытые волосками, весом в среднем 1,8 мг на одно семя.



Рис. 10. *Lycopersicon esculentum* subsp. *galeni* Mill.

Lycopersicon esculentum subsp. *intermedium* Luck.

Растения многолетние, вначале прямостоячие, а потом полегающие. Стебель покрыт редкими, длинными волосками, похожими на длинные волоски *L. esculentum* Mill. Листья расположены как на расстоянии 12—13 см друг от друга, так и супротивно. Устройством похожи на листья *L. esculentum*, но листовые сегменты мельче и заостреннее (рис. 11). Длина их варьирует от 22 до 25 см, а ширина — от 12 до 15 см. Листовые сегменты длиной от 5 до 7 см, шириной — 2,5—3 см глубоко или слабо изрезаны, заострены, имеют аромат *L. esculentum*. Малые листовые сегменты имеют различную форму и размеры: закругленные, мелкие, длиной от 0,3, 0,5 до 1 см и заостренные. Соцветие простое, реже разветвленное, покрытое волосками, с 10—15 цветками, снабженными длинными черешками (около 2,5 см). Венчик состоит из 5—6 лепестков, ярко-желто окрашенных. Диаметр его варьирует от 2,3 до 2,5 см. Чашелистиков также 5—6, длиной 0,6—0,7 см. Черешок и чашелистики густо опушенные. Длина тычиночной колонки 0,8—0,9 см. Столбик не выступает над ней. Плоды имеют сферическую форму диаметром 2,5 см. При созревании приобретают темно-красный цвет. Покрыты редко расположенными волосками. Семена мелкие (около 2 мг), опушенные



Рис. 11. *Lycopersicon esculentum* subsp. *intermedium* Luck.

Соматические хромосомы *L. esculentum* subsp. *intermedium* не отличаются от хромосом *L. esculentum*. Обладает устойчивостью к *Cladosporium fulvum*.

Lycopersicon esculentum var. *cerasiforme* (Dun.)
A. Gray

Синонимы: *Solanum pseudo-lycopersicum* Willd.
Solanum spirium Gmel.
Solanum humboldtii Willd.
Lycopersicum humboldtii Dun.
Lycopersicum regulare Dun.
Lycopersicum spirium Link

Разновидность найдена в Чили, Перу, Венесуэле, Коста-Рика, Гватемале, Мексике, Гаити, на Ямайке, США (Техас, Флорида, Массачусетс), Китае (провинция Квантунг), на Суматре, на Филиппинских о-вах, Гавайских о-вах и др.

Muller (1940) нашел, что *L. esculentum* var. *cerasiforme*, названный вишневым томатом, является разновидностью, из которой произошел культурный томат. То обстоятельство, что последний в полевых условиях, без ухода, положенного при его выращивании, мельчает и становится похожим на *L. esculentum* var. *cerasiforme*, считается весьма показательным для родства *L. esculentum* var. *cerasiforme* с культивируемым видом. Даже широкое распространение этой разновидности объясняется как результат возвращения *L. esculentum* к примитивному исходному типу *L. esculentum* var. *cerasiforme*.

Эта разновидность отличается высоким стеблем, достигающим в условиях теплицы более 2 м. Листья длинные, от 13 до 18 см, и широкие — от 8 до 13 см. Листовые сегменты заостренные, сильно рассеченные, длиной от 5 до 7 см и шириной от 2,5 до 3,5 см. Снабжены черешками от 1 до 1,5 см. Все большие листовые сегменты асимметричны (рис. 12). Малые листовые сегменты варьируют по числу и размерам. Расположены попарно, супротивно или поодиночке. Длина и ширина варьируют от 0,5 до 2 см. Некоторые из них снабжены короткими черешками (от 1 до 7 мм), а другие, обычно самые мелкие, не имеют черешков.

Соцветия сравнительно короткие — 8—9 см, с 5—8 мелкими цветками. Диаметр венчика 1,6—1,8 см. Лепестки срослись с основанием и имеют бледно-желтый цвет. Тычиночная колонка длиной около 6 мм. Столбик короче ее. Чашелистики мелкие, 4—5 мм, но значительно удлиняются при появлении плодов и достигают 1—1,2 см. Плоды двух- или трехкамерные, округлые, желтые или красные, диаметром 1,7—1,8 см. Семена светло-желтые, весом в среднем 1,7 мг. Число их в одном плоде варьирует от 50 до 70. Разновидность устойчива к фитофторозу.

Lycopersicon esculentum var. *pyriforme* Alef.

Синонимы: *Lycopersicon esculentum* f. *pyriforme* (Dun.) C. H. Mull.
Solanum lycopersicum L.
Lycopersicum pyriforme Dun.
Solanum pomiferum Cav.

В *L. esculentum* var. *pyriforme* сгруппированы все культурные томаты, которые имеют грушевидные плоды. Согласно Luckwill (1943), разновидность представляет собой мутацию, и грушевидная форма обязана действию двух рецессивных факторов — *O*, от которого зависит удлинение плода, и *pr*, который способствовал модифицированию грушевидной формы. Допускается, что разновидность произошла от дикорастущего прародителя культивируемого вида *L. esculentum*, но не и от самого культивируемого вида. По своим морфологическим признакам, однако, она больше похожа на последний.

Растения характеризуются высоким нежным стеблем. Листья подобны листьям *L. esculentum*, но имеют меньшие размеры. Их длина варьирует от 23 до 28 см, а ширина — от 12 до 18 см. Листовые сегменты асимметричны, неправильно изрезаны и снабжены длинными черешками (от 1 до 2,5 см). Малые листовые сегменты имеют заостренную форму и снабжены короткими черешками (3—4 мм). Длина этих сегментов варьирует от 0,8 до



Рис. 12. *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* (Dun.)
A. Gray

2,5 см, а ширина — от 0,7 до 1,8 см. Соцветие сильно разветвленное, покрытое волосками, длина его — от 20 до 30 см, несет большое количество цветков (от 30 до 120) (рис. 13). Цветки нежные, диаметром до 2 см. Лепестки — сросшиеся на $\frac{1}{3}$ длины. Тычиночная колонка длиной около 0,7 см. Столбик имеет ту же длину и не выступает над ней. Чашечка пятилистная. Чашелистики нежные, светло-зеленые, длиной 0,7 — 0,8 мм и шириной около 1 мм. В спелых плодах чашелистики удлиняются до 1,5 см, ширина их — 3 мм. Плоды желтые или красные, двухкамерные, средней длиной около 2,7 см и диаметром 1,7 см. Форма грушевидная. В одном плоде насчитывается в среднем 55 семян. Средний вес семени составляет 2,3 мг.

Lycopersicon esculentum var. *succenturiatum* Pasq.

Разновидность отнесена Вавиловым (1935) к примитивной форме *L. esculentum* Mill. Происходит из Перуанско-Эквадору-Боливийского центра. Растения подобны другим разновидностям *L. esculentum*.



Рис. 13. *Lycopersicon esculentum* var. *pyriforme* Alef.

Плоды, однако, многокамерные, красные или желто-красные, ребристые (рис. 14).

Lycopersicon pimpinellifolium Mill. (Brezh.)

Синонимы: *Solanum pimpinellifolium* Jusl.
Lycopersicum inodorum Jusl.
Lycopersicum racemigerum Lange
Lycopersicum racemiforme Lange

Вид впервые описан в Gard. Dict. 8 ed., 1768.

Распространен в Перу — в окрестностях Лимы, Pacasmayo недалеко от Trujillo, San Pedro, Guadalupe, между Zaña и Chiclayo, Tambayeque, Quillabanba, Santa Ana и др. Высоты ареалов обитания варьируют от 23 до 1270 m над уровнем океана. Средние температуры указанных ареалов самого теплого месяца года изменяются от 23 до 25,7⁰С, а самого холодного — от 15,8 до 21,2⁰С. В Эквадоре вид распространен в Provincia de Guayas, между Guayaquil и Salinas, Quinta и др., на высоте 12—20 m над уровнем океана, где средняя температура самого теплого месяца года 26,9⁰С (Guayaquil), а самого холодного — 24,1⁰С. Dunal (1813) сообщает, что *L. pimpinellifolium* найден также и в Бразилии.



Рис. 14. *Lycopersicon esculentum* var. *succenturiatum* Pasq

Согласно Muller (1940) этот вид распространен и на Галапагосских островах — Albemarle, Hood, Indefatigable, Santa Cruz и др. Luckwill (1943), однако, высказывает сомнение относительно распространения *L. pimpinellifolium* на Галапагосских островах. Одновременно он сообщает, что в Британском музее находится гербаризированный вид рода *Lycopersicon*, происхождением с Галапагосского острова Santa Cruz, близкий к *L. pimpinellifolium*, но отличающийся от него тонким стеблем и более мелкими листьями. Этот вид был неправильно назван *L. peruvianum* var. *parviflorum* Hook. Riley (1925) считает его синонимом *L. cheesmanii* Riley. Очевидно, сообщение Luckwill (1943) о виде, сохраненном в Британском музее, относится к Галапагосской разновидности *L. pimpinellifolium* — *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*.

Согласно Luckwill (1943) этот вид был впервые привезен в Европу Joseph de Jussieu под названием *Lycopersicum inodorum*.

Растения отличаются нежными разветвленными стеблями, достигающими 2 м высоты, а часто и более. Листья без прилистников, длиной от 15 до 22 см, шириной от 10 до 12 см, обладают специфическим ароматом. Листовые сегменты асимметричны, сильно рассечены и снабжены длинными черешками (рис. 15). Длина их варьирует от 5 до 7 см, ширина — от 3,5 до 4,5 см. Расположены попарно, за исключением верхнего сегмента. Длина черешков листовых сегментов варьирует от 0,8 до 2,5 см. Малые листовые сегменты расположены между большими, а также на их черешках. Длина малых листовых сегментов — от 0,7 до 2,3 см, ширина — от 0,8 до 2 см. Обычно они цельнокрайны.



Рис. 15. *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill. (Brezh.)

Соцветия простые, без прицветников, иногда наверху раздвоенные. Число цветков в соцветии варьирует от 12 до 50, нередко цветков бывает намного больше. В условиях теплицы соцветия достигают 80—100 см длины и имеют по 100—150 цветков. Цветок состоит из пятичленного сросшегося венчика диаметром 1,8—2,2 см ярко-желтого цвета. Лепестки заострены. Чашелистики нежного светло-зеленого цвета, длиной 3—4 мм и шириной около 1 мм. Длина тычиночной колонки от 0,8 до 0,9 см. Столбик редко выступает над ней, не более, чем на 1 мм. Плоды красные, сферические, почти голые, блестящие, диаметром около 1 см. Семена желтые, гладкие, весом в среднем около 1 мг. В одном плоде около 20—30 семян.

Плоды *L. pimpinellifolium* имеют вкус, похожий на вкус *L. esculentum*. Используются местным населением в пищу. Благодаря своей сокороспелости и устойчивости к *Cladosporium fulvum* и *Bacterium michiganense*, вид используется для селекции томатов. В некоторых линиях *L. pimpinellifolium* обнаружен доминантный фактор *Ve*, контролирующий устойчивость к вертициллезу.

Lycopersicon pimpinellifolium f. *galapagos* (ppn)
Rick

Этот вид является эндемичным представителем флоры Галапагосских островов. Найден норвежским естествоиспытателем А. Kastedalen жившим на островах, и R. Bowman. Описан Rick (1956) как *L. pimpinellifo-*

lium LA166. Согласно тому же автору форма найдена на отвесной скале на острове Indefatigable, напротив залива Academy, среди кактусов и других ксероморфных растений.

Форма стабилизирована. По морфологическим признакам близка к *L. pimpinellifolium* Mill., но вегетативные и репродуктивные органы имеют намного меньшие размеры (рис. 16). Отличается тонким нежным стеблем, в полевых условиях достигающим высоты 1—1,2 м. Листья нежного светло-зеленого цвета, по отсутствию прилистников, по устройству листа в целом и листовых сегментов похожи на листья *L. pimpinellifolium*, но мельче: средняя длина и ширина соответственно 12,3 и 6,8 см. У *L. pimpinellifolium* те же параметры составляют 22,3 и 12,9 см. Узлы стеблей, чашелистики и части плодов *ppn*, — обращенные к солнцу, отличаются антоциановой окраской. Листья, лепестки и плоды голые, а стебель, плодоножки и чашелистики покрыты незначительным количеством волосков. Соцветия *ppn* имеют длину от 5 до 8 см. Составлены из 4—7 светло-желтых цветков, диаметр венчика 1,3—1,6 см. Тычиночная колонка имеет длину 0,8 см. Столбик короче ее. Плоды светло-оранжевые, твердые, диаметром от 1,1 до 1,3 см и весом в среднем 0,9 г. Семена светло-желтые, очень мелкие, весом в среднем 0,4 мг, трудно прорастающие. Этот недостаток легко преодолевается путем отрезания верхней части семени.

В естественных условиях родины *ppn* прорастание семян облегчается тем обстоятельством, что гигантские земляные черепахи (*Testudo elephantopus portery*) питаются плодами *ppn*. Согласно эксперименту, проведенному Rick (Rick, Brownman, 1961), семена *ppn* остаются в пищеварительном аппарате этих животных 12—18 дней, после чего имеют 100% всхожести. В эксперимент был включен вариант с выдержкой семян в 2%-ном растворе гипохлорита натрия в течение 1 часа. При этом проросло 52% семян.

Одной из самых интересных особенностей *ppn* является отсутствие суставов на плодоножках. В некоторых случаях последние отсутствуют вообще, и плодоножки гладкие, а в других, главным образом во время роста и окончательного оформления плодов, наблюдаются небольшие вздутия, но они не обладают характерным для суставов отделяющим слоем; *ppn* — единственный представитель рода *Lycopersicon*, у которого отсутствуют суставы на плодоножках. Используется в селекции томатов для создания сортов с бессуставными плодоножками. Последние отрываются с большим трудом, что представляет значительный интерес при механизированной уборке томатов.

ppn содержит и генетический фактор *B*, связанный с биосинтезом β -каротина, и может использоваться в селекции томатов для повышения содержания β -каротина в плодах.

В наших условиях *ppn* развивается хорошо как в теплице, так и в поле, и обильно плодоносит. В самые теплые месяцы в полевых условиях, однако, появляются признаки угнетенности, листья начинают засыхать, что показывает, что *ppn* не выносит высоких температур и засухи. На Галапагосских островах во время интенсивного роста *ppn* погода облачна и температуры умеренны.

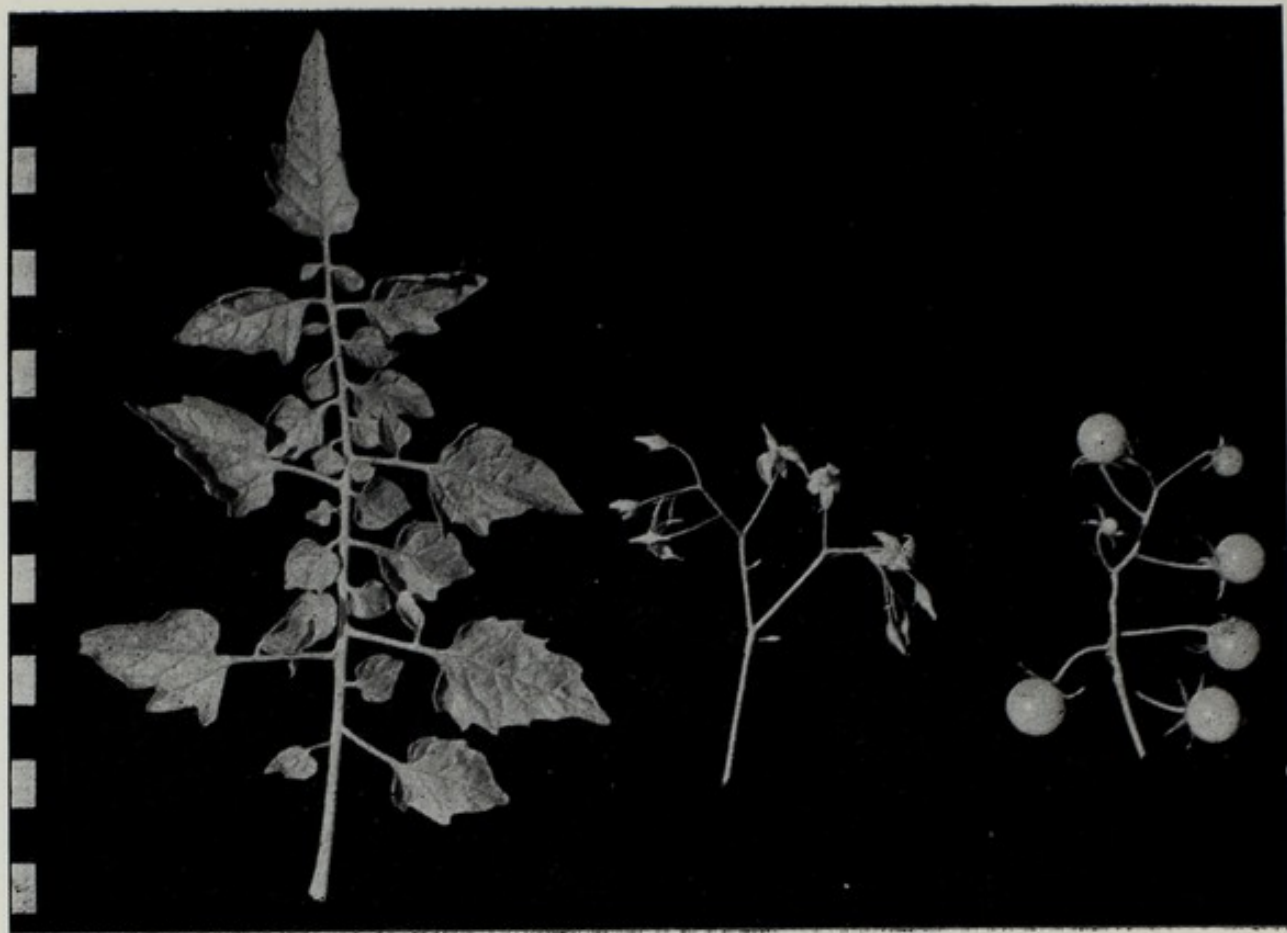


Рис. 16. *Lycopersicon pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) Rick

Lycopersicon cheesmanii typicum Riley

Вид является эндемичным представителем флоры Галапагосских островов. Согласно классификации Muller (1940) *L. cheesmanii typicum* является самостоятельным видом и принадлежит к подроду *Eriopersicon*. К нему, как отдельная форма, отнесен *L. cheesmanii* f. *minor* (Hook.) Mull. По классификации Luckwill (1943) к *L. cheesmanii* Riley относятся два подвида — *L. cheesmanii* subsp. *typicum* Riley и *L. cheesmanii* subsp. *minor* (Hook.) Mull. Оба они принадлежат к подродовой категории *Eriopersicon*. Согласно Becker-Dillingen (1956) *L. cheesmanii* Riley является отдельным видом в роде *Lycopersicon*. То обстоятельство, что *L. cheesmanii typicum* имеет красные плоды, дало основание Rick (1956) и Жуковскому (1964) считать, что он занимает промежуточное положение по отношению к двум подродам. Rick (1956) считает даже, что *L. cheesmanii* необходимо обособить как подвид *L. esculentum* с двумя разновидностями — *typicum* и *minor*. На основании наших исследований, изложенных в другом месте труда, мы считаем, что необходимо оставить *L. cheesmanii typicum* с разновидностью *L. cheesmanii* var. *minor*.

L. cheesmanii typicum является многолетним видом, на ранних стадиях прямостоячим, а позднее — полегающим. Стебель цилиндрический, достигает высоты около 80 см. Листья без прилистников, перистые, покрытые

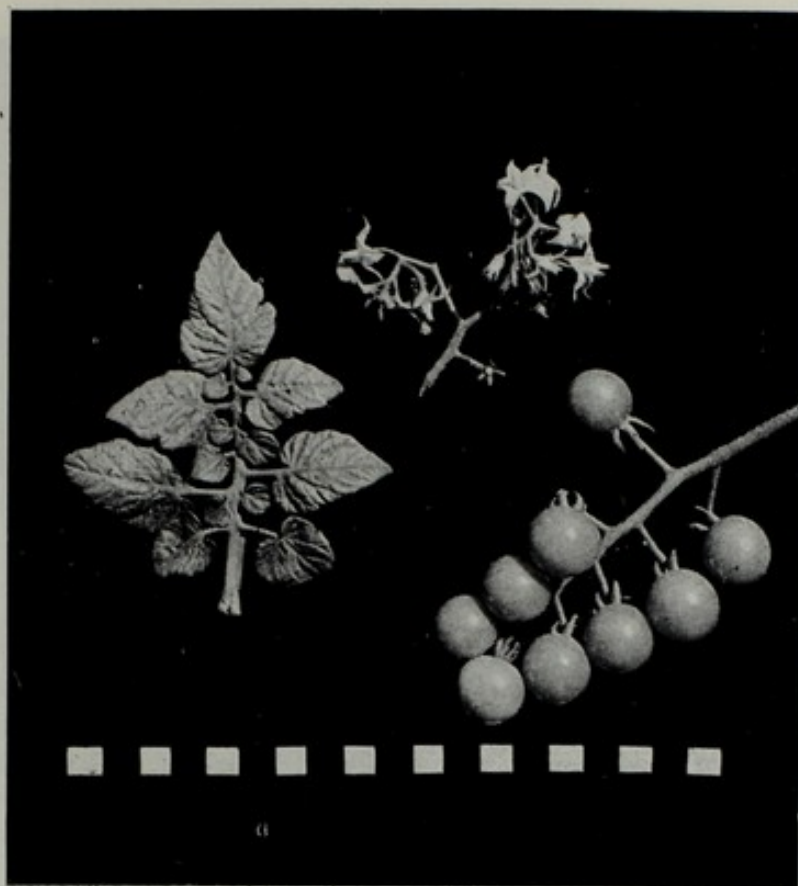


Рис. 17. *Lycopersicon cheesmanii typicum* Riley

волосками. Длина листьев 9—14 см, ширина 7—9 см. Листовые сегменты образуют 3—4 пары, асимметричны заострены, длиной 3—4,5 см, шириной 1,5—2 см. Снабжены черешками длиной 0,6—0,9 см. Малые листовые сегменты имеют различную форму и размеры. Некоторые из них очень мелкие — 0,3—0,4 см, сидячие, другие имеют длину до 1,4 см и снабжены черешками 1—2 мм (рис. 17).

Соцветие простое, длиной 6—10 см, без прицветников, с 8—10 цветками. Венчик ярко-желтый, со сросшимися на 1/3 лепестками, диаметром 1,6—2 см. Лепестки гладкие внутри, но опушенные на внешней стороне. Тычинки полу-сидячие или прикрепленные нитями длиной около 1 мм. Тычиночная колонка длиной 6—7 мм. Столбик не выступает над ней. Чашечка состоит из 5 чашелистиков длиной 6 мм и шириной 1 мм. Все соцветие, за исключением внутренней стороны лепестков, покрыто волосками. Незрелые плоды также покрыты волосками. При созревании становятся красными, по форме и величине похожими на плоды *L. esculentum* var. *cerasiforme*, имеют диаметр около 1,8 см и незначительное опушение. В некоторых соплодиях плоды расположены густо по оси цветка, в других более редко. Имеются и разветвленные соплодия. В зрелых плодах чашелистики длиннее, до 1 см, и шире, до 3 мм. Число семян в плоде варьирует от 25 до 45. Семена светло-желтые, опушенные, весом в среднем 3,5 мг.

Lycopersicon cheesmanii var. *minor* (Hook.) Mull.

Синонимы: *Lycopersicon esculentum* Mill. var. *minor* (Hook.)
Lycopersicon peruvianum Mill. var. *parviflorum* Hook.
Lycopersicon pissisi

L. cheesmanii var. *minor* является эндемичным представителем флоры Галапагосских островов. Распространен в большом количестве на островах Chatham, Abingdon, James, Narborough, Albemarle, на острове Бартоломея, на острове Gardner, в заливе Суливан и др.

Дарвин — первый исследователь, коллекционировавший разновидность в 1835 г. при посещении Галапагосских островов. Позднее Hooker (1851) определил его как разновидность *L. esculentum*. В 1924 г. на основе собранного во время тихоокеанской экспедиции материала Riley предложил эту разновидность в качестве нового вида. Muller (1940) считает, что она является формой вида *L. cheesmanii* Riley. Согласно Luckwill (1943) *L. cheesmanii* Riley является видом с двумя подвидами — *L. cheesmanii* subsp. *typicum* Riley и *L. cheesmanii* subsp. *minor* (Hook.) Mull. Оба исследователя, независимо от разногласий в таксономических определениях, относят как *L. cheesmanii typicum*, так и *L. cheesmanii* var. *minor* к подродовой категории *Eriopersicon*.

Относительно генетического родства *L. cheesmanii* var. *minor* Luckwill (1943) считает, что он находится в близком родстве с *Lycopersicon pissisi*, а Muller (1940) предлагает *Lycopersicon peruvianum*. Сейчас, однако, выяснено, что *L. cheesmanii* var. *minor* и *L. pissisi* — синонимы.

Разновидность изучалась Rick (1956), который установил ее стабилизируемость и самосовместимость.

Растения многолетние, индетерминантные, высокие, около 60—70 см, сильно разветвленные. Листья без прилистников, длиной 15—20 см и шириной 7—8 см в условиях теплицы. В полевых условиях они мельче. Листовые сегменты сложного строения. Состоят из мелких сильно изрезанных сегментов, так что каждый основной листовый сегмент представляет собой отдельный лист (рис. 18). Листья отличаются специфическим приятным ароматом. Соцветия простые, густо опушенные, длиной 5—7 см. Число цветков варьирует от 5 до 9. Венчик бледно-желтый, диаметром 2 см. Чашечка густо опушенная длинными волосками и состоит из 5 чашелистиков, которые в цветке имеют среднюю длину 0,5 см. После оплодотворения чашелистики сильно вырастают и достигают длины около 1—1,2 см, так что в некоторых случаях даже превышают длину зрелого плода. Плоды мелкие, оранжевые, покрытые волосками, диаметром около 0,8 см. Прицветники единичные, похожие на листья. Семена также очень мелкие (в среднем 0,5 мг), покрытые волосками, трудно прорастающие. Последнее обстоятельство можно преодолеть таким же образом, как и у галапагосского представителя *L. pimpinellifolium*, — путем отрезания верхней части семени.

Из изложенного видно, что по отношению к главным диагностическим признакам — окраске плодов, наличию или отсутствию прилистников и наличию волосков на семенах, — послужившим в качестве основы для разделения рода *Lycopersicon* на два подрода, *L. cheesmanii* var. *minor* принадлежит к подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*).



Рис. 18. *Lycopersicon cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull.

L. cheesmanii var. *minor* обладает генетическим фактором *B*, связанным с биосинтезом β -каротина, и может поэтому использоваться при селекции томатов для повышения содержания β -каротина.

В наших полевых условиях при повышении температуры листья *L. cheesmanii* var. *minor* засыхают рано и плоды не могут созревать нормально. Это отражается на их химическом составе, особенно на содержании β -каротина. В ареалах распространения разновидности в период вегетации погода прохладная.

Lycopersicon minutum Chmielewski et Rick

Lycopersicon minutum является эндемичным представителем флоры Перу. Это единственный дикорастущий вид рода *Lycopersicon*, который встречается на восточных склонах Анд, в то время как остальные распространены только на западных склонах Анд и на Галапагосских островах (Rick, Butler, 1956; Жуковский, 1964).

L. minutum представляет значительный интерес по отношению к его систематическому положению и некоторым генетическим особенностям. В нем объединены морфологические признаки двух подродов — *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *Eriopersicon*, но особенности последнего более ярко выражены.

Систематическое положение *L. minutum* еще не достаточно исследовано. Это связано с тем, что он открыт недавно, и ареалы его распространения известны только отчасти.

Первые исследования *L. minutum* проведены Chmielewski и Rick (1962), которые относят его к подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*). В этом же году на основании морфологических особенностей *L. minutum*, скрещиваемости его с видами рода *Lycopersicon*, фертильности гибридов *L. esculentum* × *L. minutum* в F_1 и F_2 , распада в F_2 , мейоза и пр. Chmielewski (1962) считает, что *L. minutum* тесно связан с *L. esculentum* и предлагает принять его в качестве подвида *L. esculentum* — *L. esculentum* subsp. *minutum*. Жуковский (1964), однако, определяет *L. minutum* как вид в системе подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*). Георгиева, Андреева, Христова (1968) на основании морфологических особенностей *L. minutum*, репродуктивных отношений между ним и другими видами рода *Lycopersicon*, наследования некоторых признаков и др. также считают, что *L. minutum* необходимо принять за отдельный вид в системе той же подродовой категории. В этом же году Chmielewski (1968) опубликовал обширную статью, в которой сделал заключение, что более правильно считать *L. minutum* видом в указанной подродовой категории. В качестве одного из наиболее важных аргументов в пользу этой точки зрения автор указал наличие летальных факторов в F_2 и в последующих генерациях гибрида *L. minutum* × *L. esculentum*¹. Одновременно он обнаружил, что эти факторы являются нормальными для *L. minutum*, но становятся летальными при перемещении в геномы *L. esculentum*, поскольку они не способны гармонично взаимодействовать. Подчеркивая, что подобное взаимодействие является необходимым условием для создания из двух видов одного, приспособленного к условиям общего организма, Chmielewski (1968) заключает, что *L. minutum* и *L. esculentum* представляют собой два вида с различными генетическими системами.

В качестве второго важного обстоятельства для признания *L. minutum* отдельным видом тот же автор представляет факты, что две из исследованных линий *L. minutum*, происхождением из S-t Raphael и Curahuasi, отличаются наличием механизмов репродуктивной изоляции, которые выражаются в односторонней совместимости *L. minutum* с *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*.

Признание *L. minutum* отдельным видом в подроде *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) правильно. Он имеет плоды зеленого цвета и прицветники, и на основании этих признаков может быть отнесен к подроду *Eriopersicon*. Если, однако, принять во внимание устройство цветков, отсутствие прилистников и сравнительно легкую скрещиваемость с представителями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), он обоснованно включен в последний. Мы не можем все же согласиться с утверждением, что летальные факторы существуют только в F_2 — *L. minutum* × *L. esculentum* и последующих генерациях, а для *L. minutum* те же факторы нормальны и становятся летальными, когда переходят в геномы *L. esculentum*. В наших исследованиях с *L. minutum* L. А. 735 (проис-

¹ Статья Chmielewski (1968) поступила в редакцию журнала „Genetica Polonica“ в феврале 1968 г., но точная дата не указана. Статья Георгиевой, Андреевой, Христовой (1968) поступила в редакцию журнала „Генетика и селекция“ 12 февраля 1968 г.



Рис. 19. *Lycopersicon minutum* Chmielewski et Rick

хождение Huanuco Dept. Huanoco — Перу, получен из Калифорнийского университета) как вид, так и гибриды с *L. esculentum* в F_1 и F_2 отличаются летальными проявлениями, сильно ограниченными в BC_1 , а в более поздних потомствах (F_4 , F_5 из BC_1) исчезающими полностью. В этом случае трудно принять тезис, что летальный эффект относится только к гибридам в F_2 благодаря неспособности гибридного генома осуществлять гармоничное взаимодействие между геномами обоих видов.

L. minutum отличается тонким нежным стеблем, длинными междоузлиями и разветвлениями, выходящими из пазух листьев, быстро растущими и в свою очередь ветвящимися (рис. 19). Листья перистые, без прилистников, длина варьирует от 12 до 16 см, ширина 8—13 см. Листовые сегменты асимметричны, заострены, слабо изрезаны. Верхний сегмент симметричен и больше боковых. Длина боковых листовых сегментов меняется от 5 до 6,5 см, ширина — от 2,5 до 3,5 см. Снабжены черешками длиной 0,5—1,2 см. Малые листики чаще всего расположены по одному между двумя большими, иногда отсутствуют. Длина их 0,5—1 см. Они полусидячие или снабжены короткими черешками.

Соцветия простые, с прицветниками, длиной от 8 до 16 см. Число цветков в соцветии от 7 до 20 и больше. Венчик светло-желтый, диаметром 1,4—1,7 см. Тычиночная колонка имеет длину 6—7 мм. Столбик редко выступает над ней на 1—2 мм. Плоды светло-зеленые, двухкамерные, часто с антоциановой окраской возле плодоножек или на большей их части. Диаметр плодов 0,8—0,9 см. Семена мелкие, длиной 1,5—2 мм, шириной — 1 мм, ланцетовидные, опушенные. Средний вес одного семени 0,6—0,7 мг.

Вид самосовместим и продуктивен. Представляет интерес в селекции, поскольку имеет генетический фактор *B*, связанный с синтезом β -каротина. Этот фактор, однако, не проявляет своей активности в *L. minutum*, и по этой причине содержание β -каротина в нем незначительно (от 0,506 до 0,830 мг%). В гибридах с *L. esculentum* содержание β -каротина повышается в несколько раз. Плоды *L. minutum* отличаются высоким содержанием витамина С. Согласно нашим исследованиям (Георгиева, Андреева, Христова, 1968) он содержит 98 мг% витамина С, 4,56% сахаров, таких, как инвертаза, 0,97% лимонной кислоты и 0,6% восстанавливающих сахаров.

В полевых условиях и в условиях теплицы *L. minutum* развивается хорошо, но в значительной части растения появляются некрозы, от которых оно погибает.

Б. Подрод *Eriopersicon* С. Н. Mull.

Состоит из следующих видов и разновидностей: *Lycopersicon peruvianum* L. (Mill.), *Lycopersicon peruvianum* var. *dentatum* Dun., *Lycopersicon peruvianum* var. *humifusum* С. Н. Mull., *Lycopersicon peruvianum* var. *glandulosum* С. Н. Mull., *Lycopersicon chilense* Dun., *Lycopersicon hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *Lycopersicon hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl.

Lycopersicon peruvianum L. (Mill.)

Синонимы: *Solanum peruvianum* L.
Solanum peruvianum Jacq.
Solanum commutatum Spreng.
Lycopersicum commutatum Roem. et Schult.
Lycopersicum peruvianum var. *commutatum* Link. ex Klotzsch et Otto.
Solanum chrysobotrys Hort. Berol. ex Walp.
Lycopersicum peruvianum parvifolium Walp. (Mull.)

Вид предложен в 1753 г. Линнеем, а описан в 1768 г. в Gard. Dict., 8 ed.

Распространен по западным склонам Анд и северной части Чили — главным образом в долине Азага вблизи Агиса, где средняя температура самого теплого месяца года — $21,3^{\circ}\text{C}$, а наиболее холодного — $+15^{\circ}\text{C}$. Часто ссадков не бывает в течение одного или несколько лет. Встречается также в южной части Перу, в окрестностях Лимы между Miraflores и Barranca, где средняя температура самого теплого месяца 23°C , а самого холодного — $+15,9^{\circ}\text{C}$, и засуха продолжается несколько лет; в Pacasmayo, Chancay, Culebra, вблизи Trujillo, где средняя температура самого теплого месяца $25,1^{\circ}\text{C}$, самого холодного — $+17,2^{\circ}\text{C}$, а засуха продолжается год или более; в Molendo — со средней температурой самого теплого месяца $21,5^{\circ}\text{C}$, самого холодного — $+15,2^{\circ}\text{C}$, с засухой в течение года или нескольких лет; в Tambo-Arequira со средней температурой самого теплого и самого холодного месяцев соответственно 14 и $13,2^{\circ}\text{C}$ и периодом засухи до 321 дня и др. Ареалы, в которых обитает вид, находятся на высоте от 300 до 2000 м над уровнем океана.

Растения многолетние, вначале прямостоячие, позднее полегающие. В основании стебли одревеснены, и это предохраняет их от гибели в период продолжительной засухи. В полевых условиях растения достигают высоты до 1,5 м.

Вид самонесовместим и сильно полиморфен. Это показывает, что он находится на низкой ступени таксономического равновесия. По этой причине некоторые исследователи считают его сложным комплексом разновидностей и даже некоторых видов. Стебли нежные. Листья различны по размерам, форме и окраске листовых сегментов, структуре соцветий, величине и окраске плодов и пр. (рис. 20). Длина листьев варьирует от 10 до 18 см, а ширина — от 6 до 10 см. Независимо от существующих отличий, все листья имеют псевдоприлистники. Листовые сегменты, 5—9 на каждый лист, несимметричны, цельнокрайны или более или менее изрезаны, закруглены или заострены. окрашены в светло-зеленый, темно-зеленый или антоцианово-зеленый цвет. Длина их варьирует от 4 до 6 см, ширина — от 2 до 3 см. Верхний листовой сегмент, как правило, больше боковых и почти симметричен. Малых листовых сегментов от 3 до 5. Они закругленные или заостренные, изрезанные или гладкие, сидячие или полусидячие. Нередко отсутствуют.

Соцветия простые или раздвоенные, с прицветниками. Длина их варьирует от 7 до 15 см. В одном соцветии имеется от 15 до 20 и более цветков. Венчик светло-желтый, диаметром от 2,8 до 3,5 см. Отдельные лепестки сростаются почти до половины. Тычиночная колонка имеет длину от 0,9 до 1 см с заостренным стерильным верхом. Столбик выходит над ней на 0,2 см, и эта часть наклонена. Чашечка составлена из 5 листиков, имеющих длину 0,5 и ширину 0,2 см. Длина листьев чашечки в плоде увеличивается примерно в два раза по сравнению с размерами в цветке.



Рис. 20. *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill.

Плоды округлые, светло-зеленые, темно-зеленые или сине-фиолетовые. Освещенная солнцем сторона зеленых плодов окрашивается также более или менее интенсивно антоцианом. Диаметр плодов варьирует от 1,5 до 1,8 см. Вкус очень сладок, средне сладок или пресен. Используется в пищу местным индейским населением. Семена коричневые, гладкие, весом в среднем от 0,6 до 0,8 mg.

L. peruvianum не переносит большой влажности почвы, но страдает и в засуху: листья становятся очень мелкими, и различия между отдельными формами популяции не так ясно выражены. Последнее наблюдается и при выращивании *L. peruvianum* на очень бедной почве.

Согласно Rick и Lamm (1955) *L. peruvianum*, так же, как и другие представители комплекса *peruvianum*, устойчив к ВТМ (вирус табачной мозаики), *Fusarium oxysporium* f. *lycopersici*, *Verticillium albo-atrum*, *phytophthora* и др. По-видимому, устойчивость упомянутых заболеваний варьирует в весьма широких пределах в рамках сложной внутривидовой системы, какой является *L. peruvianum*, и зависит в большой степени от расы возбудителя, степени инфекции и условий среды.

В наших условиях, в 1967 г., когда томаты везде в районе Софии были поражены *phytophthora*, *L. peruvianum* также проявил типичные признаки болезни. Не все растения, однако, были одинаково поражены. Из 45 наблюдаемых растений в 43 было установлено поражение стебля, листьев и плодов, и только в двух растениях — слабое поражение по поверхности стебля, в то время как листья и плоды были полностью сохранены.

L. peruvianum, как было отмечено, устойчив к ВТМ. При прививке больных ВТМ растений другого вида рода *Lycopersicon* растениям *L. peruvianum* в одном растении последнего были установлены характерные признаки того же заболевания.

Наблюдаемые нами случаи дают основание считать, что полиморфный характер *L. peruvianum* проявляется и по отношению к иммунитету вида к болезням, ввиду чего, прежде чем использовать последний в селекционных целях, требуется обстоятельная предварительная проверка его устойчивости к указанным болезням.

За последние годы открыты формы *L. peruvianum*, которые обладают генетическими факторами *Tm*, *Tm2*, *Tm2²* и которые использовались для создания линий и сортов, устойчивых к различным штаммам ВТМ (Alexander, Cakes, 1970). От *L. peruvianum* получен и доминантный фактор *Mi*, контролирующий устойчивость к нематоду (*Meloidogyne incognita*).

Lycopersicon peruvianum var. *dentatum* Dun.

Синонимы: *Lycopersicum dentatum* Dun.
Lycopersicum chilense Dun.
Lycopersicon atacamense Phil.
Lycopersicon bipinnatifidum Phil.

L. peruvianum var. *dentatum* выделен из популяции типичного *L. peruvianum* M. F. Dunal в 1813 г. и представлен отдельным видом в классификации того же автора от 1816 г. Позднее определен как разновидность *L. peruvianum*.

Распространен в Чили — долина Azaga вблизи Agica на высоте от 35 до 70 m над уровнем океана, где средняя температура самого теплого месяца года $21,3^{\circ}\text{C}$, а самого холодного — $+15^{\circ}\text{C}$, Chacasilla к юго-востоку от Agica; долина Leuta, между Leuta и Agica; Тосорипа, Таспа (средняя температура самого теплого месяца $23,3^{\circ}\text{C}$, а самого холодного — $+15,2^{\circ}\text{C}$); провинция de Antofagosta (средние температуры соответственно 21 и $13,7^{\circ}\text{C}$). В этих ареалах *L. peruvianum* var. *dentatum* найден Blood и Tremelling в 1938 г., а другими исследователями — ранее.

В Боливии он найден Gaudichaud в Cobija, а в Перу — между La Merced и Tarma, Pacasmayo melling в 1937 г. в окрестностях Pacasmayo, вблизи Trujillo, Mollendo (средняя температура самого теплого месяца $21,5^{\circ}\text{C}$, а самого холодного — $+12,2^{\circ}\text{C}$), в Arequipa (средние температуры соответственно 24 и $13,2^{\circ}\text{C}$) и др. Blood и Tremelling в 1937 и 1938 г. на высоте от 300 до 2000 m над уровнем океана.

В Эквадоре разновидность найдена к западу от Guayaquil в 1938 г. Blood и Tremelling. Ареалы, в которых она распространена, отличаются весьма постоянными температурами. Средняя температура самого теплого месяца $26,9^{\circ}\text{C}$, а самого холодного — $24,1^{\circ}\text{C}$. Наибольшая высота, до которой доходят ареалы обитания разновидности в Эквадоре, также не превышает 2000 m над уровнем океана.

В классификации Muller (1940) *L. peruvianum* var. *dentatum* и *L. chilense* рассматриваются как синонимы, а в классификации Luckwill (1943) *L. peruvianum* var. *dentatum* принимается как подвид *L. peruvianum* и как синоним *L. chilense*.

Изученные нами материалы *L. peruvianum* var. *dentatum* были получены из North central regional plant introduction station Ames Iowa — Beltsville, № 127830, происхождением из Перу, и № 128650 и 128651, происхождением из Чили.

Разновидность самонесовместима, является многолетней и полиморфной. Растения по морфологическим признакам похожи на типичные *L. peruvianum*. Стебли ветвятся и без подпоры полегают. Листья имеют длину от 12 до 15 см и ширину от 5 до 7 см. Листовые сегменты образуют обычно 5 пар, в некоторых листьях один из самых нижних сегментов отсутствует. Имеют длину 2—3 см и ширину 1,5 до 2 см. По форме закруглены или заострены, асимметричны, изрезаны, с согнутой периферией, снабжены короткими черешками. В некоторых растениях листовые сегменты плотные, серо-зеленые, матовые, в других — зеленые и более тонкие. Кроме того, наблюдаются различия и в периферии листовых сегментов. В некоторых растениях последние изрезаны, но периферия не согнута, а в других, как отмечалось, наблюдаются оба признака. Верхний листовой сегмент значительно большего размера. В некоторых листьях имеются малые листовые сегменты, а в других они отсутствуют.

Соцветия, как правило, раздвоены и покрыты мелкими листиками, похожими на прицветники, но значительно мельче. Цветки сходны с цветками типичных *L. peruvianum* (рис. 21). Диаметр венчика варьирует от 2,5 до 3 см. Тычиночная колонка слабо наклонена, длиной около 1,2 см. Столбик длиной около 1,4 см, выступает примерно на 2 mm над тычиночной колонкой.

Плоды двухкамерные, диаметром 1—1,5 см. Семена светло-коричневые, весом в среднем 0,8—0,9 mg.



Рис. 21. *Lycopersicon peruvianum* var. *dentatum* Dun

Lycopersicon peruvianum var. *humifusum* Mull.

В монографии Luckwill (1943) было отмечено сходство между *L. peruvianum* var. *humifusum* и *L. pissisi* Phil. и сделано заключение, что они являются синонимами. Однако согласно более поздним таксономическим определениям *L. pissisi* считается синонимом *L. cheesmanii* var. *minor*.

L. peruvianum var. *humifusum* распространен по побережью Чили в Arica, где средняя температура самого теплого месяца составляет $21,3^{\circ}\text{C}$, а самого холодного — $+15^{\circ}\text{C}$. Сухой период продолжается год или несколько лет. Найден в 1926 г. Jaffnel. В Перу открыт между San Juan и Magdalena в 1937 г. Blood и Tremelling, а также вблизи Piscosucho теми же исследователями. Занимает наиболее низкие ареалы в районах, в которых распространены *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum*.

Растения многолетние, стебли тонкие, нежные (рис. 22), окрашены антоцианом. В поперечном разрезе видно, что одна сторона стебля ровная, а другая закругленная. В полевых условиях растения достигают высоты 1,5 м. Листья перистые, длиной от 8 до 12 см и шириной от 5 до 7 см. Псевдоприлистники очень малы или вообще отсутствуют. Основных листовых сегментов имеется от 5 до 7, но главным образом 5, ланцетовидных, твердых, темно-зеленых, со слабым блеском, асимметричных, с короткими черешками или



Рис. 22. *Lycopersicon peruvianum* var. *humifusum* Mull.

полусидячих, слегка надрезанных. Имеют специфический очень приятный аромат. Длина их варьирует от 2,5 до 3 см, ширина — от 1,3 до 1,5 см. Верхний листовый сегмент значительно большего размера и почти симметричен. Длина его варьирует от 4 до 5,5 см, а ширина — от 2 до 2,5 см. Малые листовые сегменты имеют длину 3—4 мм и ширину 2—3 мм. Часто отсутствуют.

Соцветия простые, иногда раздвоенные, с небольшими прицветниками. При цветении их длина варьирует от 7 до 9 см, а в соплодии — от 14 до 22 см. Число цветков в одном соцветии — от 5 до 12. Цветки ярко-желтые, диаметром от 2 до 2,5 см. Лепестки венчика — их 5 — сросшиеся наполовину. Тычинки образуют тычиночную колонку, длина которой в среднем около 8 мм и в которой помещается столбик. В некоторых цветках столбик выступает на 1—2 мм, но в большинстве случаев рыльце находится на уровне тычинок.

Плоды полусферические, диаметром 1,2 см, двухкамерные, редко трехкамерные. Покрываются редко расположенными волосками. При созревании твердые, бледно-зеленые, с фиолетовыми или красно-коричневыми вертикальными полосами. Чашечка составлена из 5 чашелистиков длиной 10—12 мм. Семена многочисленные, светло-коричневые, голые, за исключением верхушки, которая покрыта волосками. Средний вес одного семени — 0,7—0,8 мг.

L. peruvianum var. *humifusum* — самонесовместимая, уравновешенная стабилизируемая разновидность, достигнувшая высокой степени таксономического равновесия. Полиморфный ее характер выражается главным образом в числе и изрезанности листовых сегментов.

Lycopersicon peruvianum var. *glandulosum* Mull.

В монографии Muller (1940) *L. peruvianum* var. *glandulosum* представлен как вид — *Lycopersicon glandulosum*. То же сделано и в монографии Luckwill (1943).

Найден в Перу между Jangos и Cantas в долине Cantas вблизи Лимы на высоте 1880—2550 m в 1937 г. Blood и Tremelling. Теми же исследователями открыта разновидность и в Rio—окрестности Matucano, недалеко от Лимы, на высоте 1050—2190 m, а также западнее San Mateo, недалеко от Лимы, на высоте 2850 m в этом же году (Muller, 1940). Описан впервые Muller (1940).

Таблица 10

L. peruvianum var. *glandulosum* № 366

№ растений	Подтипы волосков							
	a_1	a_2	a_3	b_1	b_2	b_3	c_1	c_2
1	2	3	—	—	2	—	2	1
2	1	3	—	1	—	—	2	2
3	—	—	—	—	3	—	2	1
4	2	3	—	2	3	—	2	1
5	2	2	—	2	3	—	2	1
6	1	—	—	2	3	2	2	1
7	1	3	—	—	2	—	2	1
8	2	2	—	—	3	—	2	1
9	1	3	—	2	3	2	1	1
10	1	2	—	1	3	1	2	1
11	1	3	2	1	2	—	2	1
12	2	3	1	—	2	2	2	1
13	—	—	—	2	3	—	2	1
<i>L. peruvianum</i>	—	—	—	—	4	—	2	1
<i>L. hirsutum typicum</i>	3	4	—	1	3	—	4	1

Согласно тому же автору, который принимает его за эндемичного представителя флоры Перу, он стабилизирован и слабо реагирует на изменения условий выращивания. Мюллер культивировал растения в Glem Dale. Они цвели все лето, но не образовали плодов. Подобное же явление он наблюдал и для *L. hirsutum typicum*, в связи с чем Muller (1940) допускает, что такое поведение *L. peruvianum* var. *glandulosum* и *L. hirsutum typicum* обязано различиям в высоте над уровнем океана между Glem Dale и ареалами распространения указанных видов.

Luckwill (1943) подчеркнул, что *L. glandulosum* имеет очень ограниченное распространение и вместе с *L. hirsutum* встречается вблизи верхней границы распространения рода — от 1070 до 2900 m над уровнем океана.

В описаниях цитированных авторов *L. peruvianum* var. *glandulosum* указывается в качестве стабилизированного вида. Однако материалы, изученные нами, происхождением из ВИР (Ленинград) и North central regional plant introduction station Ames Iowa — Beltsville, США, производят впечатление своим разнообразием: наблюдаются растения, чьи стебли, особенно верхушки, покрыты редко расположенными длинными волосками и имеют очень при-

ятный специфический аромат, другие покрыты только мелкими волосками, образующими белый слой на поверхности стебля. По отношению к листьям также установлено разнообразие. Например, в коллекционном № 236768, происхождением из Перу (репродукция ВИР — СССР), наблюдается разнообразие в листьях, их изрезанности и окраске, величине и форме листовых сегментов. В некоторых растениях имеется подчеркнутая разница между верхними и боковыми листовыми сегментами, что наблюдается и у некоторых форм *L. peruvianum*, а в других имеется меньше различий, что не характерно для видов рода. Большая часть растений имеет серо-зеленые листовые сегменты, остальная часть — темно-зеленые. Соцветия длинные, раздвоенные, а цветки различных размеров. Плоды светло-зеленые, темно-зеленые, с темно-зеленой полоской в середине плода или без таковой.

Подобное разнообразие наблюдалось и в растениях из коллекции № 126443, полученной из Белтсвилла, США, которые впервые засеяны в наших условиях. Большая часть растений имела листья, промежуточные по морфологии между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Некоторые из них обладали специфическим приятным ароматом последнего, а другие не отличались от *L. peruvianum*.

Еще более сильно было выражено разнообразие среди отдельных растений коллекционного № 126444, полученного также из Белтсвилла. Некоторые из них были очень похожи на *L. peruvianum*, но другие имели сильно изрезанные листовые сегменты, светло-зеленые, с приятным ароматом. Плоды имели светло-зеленый цвет с прерывистой зеленой линией.

Подобное разнообразие наблюдалось и в других материалах. Однако в коллекционном № 251302, происхождением из Перу, репродукция Белтсвилла, были установлены единообразные растения. То же самое можно сказать и о материале, полученном из Калифорнийского университета под номером 366, в значительной степени отвечающем описаниям, приведенным в монографиях Muller (1940) и Luckwill (1943).

Поскольку полиморфные формы *L. peruvianum* var. *glandulosum* обильно плодоносят, мы допускаем, что они являются результатом спонтанной гибридизации между *L. peruvianum* var. *glandulosum* и *L. peruvianum*, что подтверждается результатами, полученными при экспериментальной гибридизации между видом и разновидностью.

L. peruvianum var. *glandulosum* является многолетним, самонесовместимым. Сильно разветвлен у основания. Вырастая, растения полегают, а при установке подпорок в условиях теплицы достигают высоты более 3 м. Стебли нежные, тонкие, с различным покровом волосков, цилиндрические. У основания одревесняются, что предохраняет растения от гибели в период продолжительной засухи. Листья овально-ланцетовидные и ланцетовидные, длиной от 12 до 15 см и шириной от 7 до 8 см. Листовые сегменты попарно и глубоко изрезаны. Верхние листовые сегменты, включая вершинный, прикреплены к листьям короткими черешками, а нижние — более длинными. Длина листовых сегментов варьирует от 2 до 3,5 см, ширина — от 1 до 1,5 см. Обычно на один лист приходится от 9 до 11 листовых сегментов, расположенных альтернативно (рис. 23). Малые листовые сегменты различны по величине, расположены по 3—4 между большими листовыми сегментами. Длина и ширина их варьируют от 3 до 10 мм.

Соцветия простые, иногда раздвоенные, длиной 13—14 см. На них имеются длинные, редко расположенные волоски. Черешок цветка имеет длину



Рис. 23. *Lycopersicon peruvianum* var. *glandulosum* Mull. (№ 251, 302 — Beltsville)

5—8 см. Цветки ярко-желтые, с длинными черешками (до 1,5 см). Венчик пятичленный, со сросшимися на $\frac{1}{3}$ лепестками. Диаметр венчика варьирует от 2,5 до 3 см. Тычиночная колонка, длиной 0,7 см, оканчивается изогнутым стерильным верхом. Столбик длиной около 1 см выступает над ней примерно на 3 мм, наружная его часть также изогнута. Соцветия имеют прицветники, которые по форме и размерам похожи на малые листовые сегменты. Подобные им находятся и в основании некоторых цветков. Плоды светло-зеленые с прерывистой темно-зеленой линией. Диаметр плодов варьирует от 1 до 1,5 см. Чашечка охватывает плоды плотно, до середины. Семена коричневые, покрытые волосками, весом в среднем 0,8 мг. Плоды имеют сладкий вкус с некоторой горечью, который обязан восстанавливающим сахарам и соланину.

Некоторые растения имеют сильный, очень приятный аромат, другие — более слабый, а у третьих аромат почти отсутствует. Результаты исследования 13 цветущих растений № 366 по типам волосков приведены в табл. 10.

Если сравнить разнообразие волосков в пределах *L. peruvianum* var. *glandulosum* с последним у *L. peruvianum* и *L. hirsutum* *typicum*, с которыми, как допускается, имеется генетическое родство, то видно, что по отношению к типам и подтипам волосков № 3 *L. peruvianum* var. *glandulosum* сходен с типичными *L. peruvianum*, а № 4 и № 5 — с *L. hirsutum* *typicum*. Остальные занимают промежуточное положение. Из этих данных видно, что по волоскам, которые считаются диагностическим признаком видов в роде *Lycopersicon*, растения

L. peruvianum var. *glandulosum* варьируют в широких пределах, причем предельные варианты сходны, с одной стороны, с *L. peruvianum*, а с другой — с *L. hirsutum typicum*. Одновременно специфический аромат, который не встречается у других видов, а также особенно глубокая изрезанность листовых сегментов, отличают *L. peruvianum* var. *glandulosum* от обоих видов.

Взяв за основу опушение, Muller (1940) считает, что *L. peruvianum* var. *glandulosum* имеет генетическое родство с *L. hirsutum typicum*, и, если в будущем будут открыты другие подобные виды или разновидности, может быть сформирована секция в подроде *Eriopersicon*. В наших исследованиях, однако, было установлено, что *L. peruvianum* var. *glandulosum* очень близок к *L. peruvianum*¹.

В наших условиях, в теплице и в поле, *L. peruvianum* var. *glandulosum* развивается очень хорошо, но слабо и поздно плодоносит по сравнению с другими видами и разновидностями комплекса *peruvianum*. Очевидно, это связано с большими различиями между климатическими особенностями ареалов, в которых он распространен в Южной Америке, и в нашей стране.

Lycopersicon chilense Dun.

L. chilense Dun. найден Gaudichaud в 1841 г. в Чили недалеко от Cobija, а предложен и описан как вид Dunal в 1852 г.

В монографии Muller (1940) *L. chilense* представлен как синоним *L. peruvianum* var. *dentatum*, а в систематике Luckwill (1943) — как синоним *L. peruvianum* subsp. *dentatum*. Однако различия между *L. chilense* и *L. peruvianum* var. *dentatum* существенны, ареалы распространения их различны, так что более правильно поставить их в различные систематические категории. Кроме того, *L. chilense* по сравнению с *L. peruvianum* var. *dentatum* является стабилизированным видом, достигшим высокой степени таксономического равновесия, в то время как *L. peruvianum* var. *dentatum* является полиморфной разновидностью. Rick и Lamm (1955) также считают, что *L. chilense* и *L. peruvianum* var. *dentatum* являются отдельными систематическими единицами.

L. chilense имеет более ограниченное распространение в самой южной части ареала распространения комплекса *peruvianum* — западных, сильно засушливых склонах Анд по Тихоокеанскому побережью в северной части Чили и южной части Перу (рис. 24). Существенно отличается от других представителей комплекса *peruvianum* по своим морфологическим признакам и биологическим особенностям, созданным в процессе эволюции.

L. chilense является многолетним видом. Характеризуется тонким прямым стеблем, позднее полегающим (рис. 25). В условиях теплицы, поставленный на подпорки, достигает высоты 1 м. Стебель покрыт короткими, густыми волосками, благодаря чему Dunal пишет о нем как о покрытом белым пухом.

Листья перистые, с псевдоприлистниками, длиной от 13 до 20 см и шириной от 8 до 10 см. Листовые сегменты сильно рассечены, серо-зеленые, длиной от 5 до 7 см и шириной от 1,8 до 3 см. Они расположены обычно альтернативно, иногда противоположно. Имеют короткие черешки, но наблюдаются и сидячие листовые сегменты. Листовые сегменты малы,

¹ Эти исследования отражены в разделе „Межвидовая гибридизация в системе подродовой категории *Eriopersicon*“.



Рис. 24. Географическая карта распространения *Lycopersicon chilense*— двойная штриховка — и *Lycopersicon peruvianum* — пунктирная зона (по Ch. M. Rick, R. Lamm, 1955)

* Вероятно это относится к *L. peruvianum* var. *glandulosum*.

длиной 1—1,2 см, шириной — 0,5—0,6 см. Как стебли, так и листья очень хрупкие и легко ломаются.

Соцветия с прицветниками или без них и расположены на длинном, раздвоенном на конце черешке. Несут 15—16 цветков, крупных, ярко-желтых. Диаметр венчика варьирует от 3 до 3,5 см. Лепестки заостренные и сросшиеся до половины. Тычиночная колонка длиной около 1,2 см, со стерильной верхушкой, которая наклонена. Столбик длиной около 1,4 см. Часть его, длиной от 2 до 3 мм, выступает над тычиночной колонкой.

Вид самонесовместим. При экспериментальном опылении пыльцой других линий образует плоды, имеющие серо-зеленый цвет и диаметр около

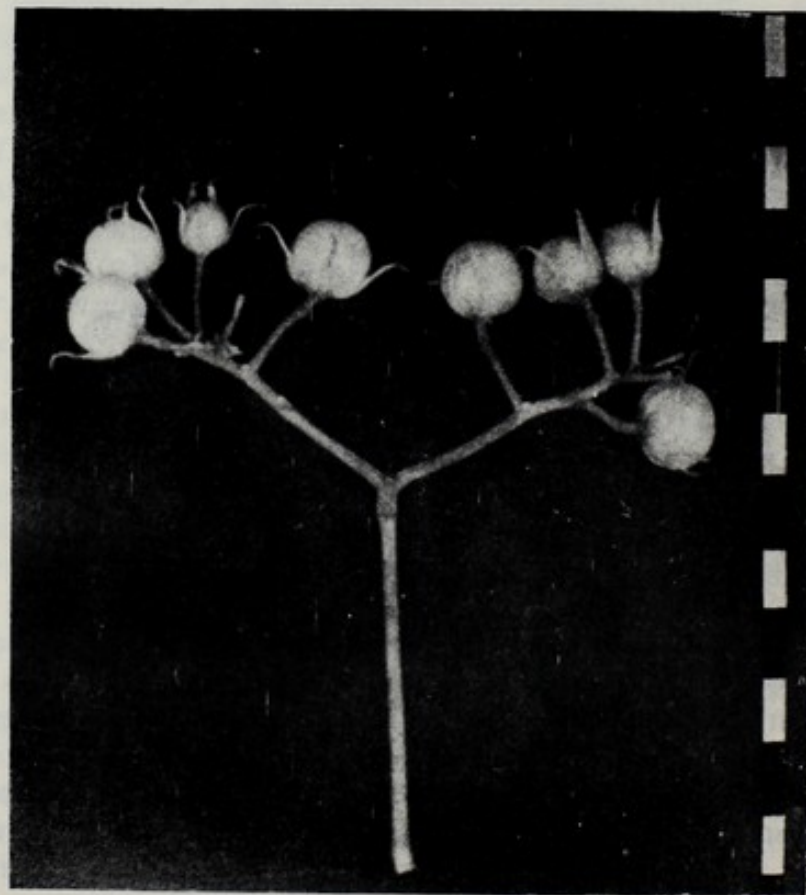


Рис. 25. *Lycopersicon chilense* Dun.

1,2—1,4 см. Чашечка почти охватывает плод (см. рис. 25). Семена коричневые, весом в среднем 1 мг.

Характерна для вида изогнутая книзу разветвленная часть соплодия. *L. chilense* обладает устойчивостью к табачной мозаике, закручиванию листьев, *Fusarium oxysporium* f. *lycopersici*, *Verticillium albo-atrum* и др., а также генетическим фактором В, связанным с биосинтезом β-каротина.

Lycopersicon hirsutum typicum Humb. et Bonpl.

Синонимы: *Lycopersicum hirsutum* Н. В. К.
Lycopersicum agrimoniaefolium (Pav.) Dun.
Solanum agrimoniaefolium (Pav.) Dun.

Вид найден Humboldt в Перу в начале прошлого века. Согласно Luckwill (1943) первое сообщение о нем появилось в „Synopsis of the Solanaceae“ в 1816 г. Позднее описан Dunal в „Prodromus“ De Candolle в 1852 г., но как *L. agrimoniaefolium*, незначительно отличающийся от типичной формы вида.

Распространен в большом количестве на юг от экватора до Лимы в центральной части Перу (12° ю. ш.), в Чили, Южном Эквадоре. В последнем он представляет собой единственный эндогенный вид подродовой категории *Eriopersicon*. В отличие от других видов рода *Lycopersicon*, *L. hirsutum typicum* обитает на более высоких плато на западных склонах Анд; в Эквадоре достигает 2745 м, в то время как другие виды, за исключением *L. peruvianum* var. *glandulosum*, редко поднимаются до высоты выше 2000 м над уровнем океана. Найден Blood и Tremelling в 1937 г. на восток от Саямагса, где средняя температура самого теплого месяца 15,9°С, а самого холодного — +11,9°С. Температуры около 15°С начинаются 27 октября и продолжаются до 28 апреля, то есть продолжительность периода с температурой 15°С составляет 184 дня. Вообще, весь год температура не опускается ниже 10°С.

Те же исследователи нашли вид и западнее Rio Santa, недалеко от Лимы также в 1937 г. на высоте 2040 м и вблизи Huamachuco на высоте 2550 м. В Эквадоре обнаружен ранее в окрестностях Huigra, Provincia de Chamboago в 1923 г., а в Hitchcock вблизи Guayaquil в 1932 г., выше 2000 м над уровнем океана.

На своей родине *L. hirsutum typicum* представляет собой многолетний самонесовместимый и стабилизированный вид. Назван волосистым томатом благодаря длинным железистым волоскам, покрывавшим стебли, листья и другие органы (рис. 26). Стабильность *L. hirsutum typicum* отмечена различными авторами. Porte,¹Doolittle и Wellman (1939) отмечают, что из привезенных ими в 1938 г. семян *L. hirsutum typicum* развились единообразные растения. Наши исследования на материалах, полученных репродукцией, выращенных в различных странах, главным образом в ВИР — Ленинград, Калифорнийском университете (США) и в Центре научных исследований в Белтсвилле (США), также показывают значительное постоянство и, по видимому, высокую степень таксономического равновесия.

Стебель *L. hirsutum typicum* толстый, цилиндрический. В основании диаметр достигает 4—5 см. В полевых условиях высота его варьирует от 1,8 до 2,5 м. Вначале прямостоячий, позднее полегающий. Одревесневшая нижняя часть стебля в условиях родины предохраняет растение от гибели в засушливый

период и создает возможность для новой вегетации в период влажных туманов (garua). Таким образом, одревесненная часть в основании стебля является причиной многолетнего характера *L. hirsutum typicum* в ареалах его распространения.

Листья *L. hirsutum typicum* темно-зеленые, перистые (рис. 27). Длина их 20—35 см, ширина 12—15 см. Черешок листа массивен, с шириной у основания 0,5—1 см. Псевдоприлистники крупные, часто с сильно выраженной асимметрией, длина их 2—3 см и ширина 1,5—2,5 см. Листовые сегменты продолговатые, заостренные, асимметричные, сильно и попарно изрезанные, длиной от 8 до 11 см и шириной от 3,5 до 4,5 см. Верхний листовый сегмент шире, но менее асимметричен. Листовые сегменты прикреплены к оси листа короткими черешками, длина которых варьирует от 0,5 до 0,8 см, но эти данные относятся к более короткой половине сегментов. Черешок листовых сегментов у более длинной половины варьирует от 1 до 4 мм. Нередко листовые сегменты сидячие. Малые листовые сегменты имеют различную форму и величину. Некоторые из них длиной 2—3 мм и округлые, другие длиной до 2—3 мм и заостренные. Обычно сидячие, но несросшиеся с осью листа. Асимметрия слабо выражена.

Соцветия состоят из длинного раздвоенного черешка, покрытого мелкими прицветниками, и 8—15 цветков, снабженных черешками длиной около 2 см. Прицветники в основании черешка цветка очень крупные. Длина их варьирует от 2 до 4,5 см, а ширина — от 2 до 4 см. Асимметрия выражена слабо.

Рис. 26. *Lycopersicon hirsutum typicum* Humb. et Bonpl. (волоски подтипов a_1 , a_2 , b_1 и b_2 на верхушках стеблей)





Рис. 27. *Lycopersicon hirsutum typicum* Humb. et Bonpl.

Лепестки (5 штук) ярко-желтые, заостренные, сросшиеся почти до половины. Диаметр венчика варьирует от 3 до 4 см. Чашечка состоит из 5 чашелистиков длиной около 1 см. Тычиночная колонка состоит из 5 тычинок длиной около 1 см. Верхушка ее сужена и слегка наклонена. Суженная часть стерильна, длиной около 5 мм. Столбик имеет длину около 1,3 см, и часть его (около 3 мм) выступает над тычиночной колонкой. Плоды полусферические, диаметром от 1,3 до 1,5 см (индекс — 1,6—1,7 см), имеют светло-зеленый до желто-зеленого цвета при созревании и темно-зеленую широкую неровную линию в центральной части. Покрываются более или менее густо расположенными железистыми, грубыми волосками (рис. 28). Семена светло-коричневые. Среднее число в одном плоде из отдельных соплодий различных растений, выращенных в условиях теплицы, варьирует от 36,6 до 126,6. Средний вес семени 0,6 мг.

Гаплоидный хромосомный комплекс *L. hirsutum typicum*, согласно нашим исследованиям, отличается одной длинной хромосомой со средним индексом 0,78 μ . Подобные результаты ранее были получены и Upadhyа и Majid (1964).

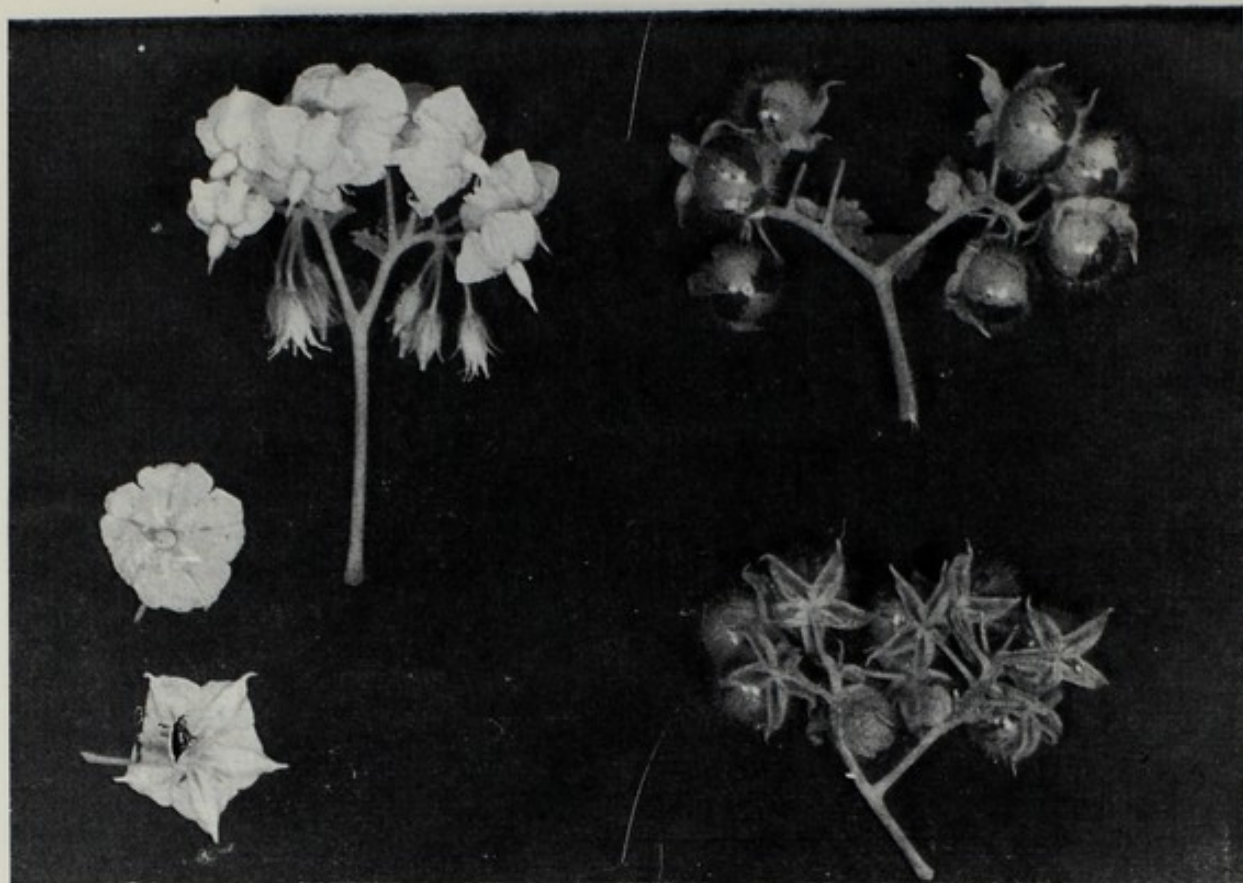


Рис. 28. *Lycopersicon hirsutum typicum* Humb. et Bonpl.

Плоды *L. hirsutum typicum* имеют вначале сладковатый вкус, но после ощущается горечь, обязанная своим появлением соланину. Содержат β -каротин (0,200 mg%).

Вид устойчив к ВТМ, что обусловлено наличием факторов *Tm*, *Tm2*, *Tm2²*, фитофторозу (*Ph*), септориозу и др. В наших условиях проявляет большую устойчивость к фитофторозу по сравнению с *L. hirsutum* var. *glabratum*. Выдерживает пониженные температуры (до -2°C). Цветение и плодообразование начинается во второй половине июля и продолжается до заморозков (конец сентября). В этот период получается много плодов. На своей родине период плодообразования продолжается до декабря.

Полиморфный характер *L. hirsutum typicum*, вообще говоря, выражается в наличии или отсутствии антоциановой окраски стебля, особенно его верхушки, различной длине волосков и густоте опушения на плодах.

В одном из материалов, которыми мы располагали (№ 127826 — Beltsville), наблюдались, однако, значительные отличия в листьях отдельных растений. В группе из 25 растений, выращенных в полевых условиях, два растения выделялись своими более узкими и не столь сильно изрезанными листовыми сегментами, как у типичных *L. hirsutum*. Кроме того, цвет листовых сегментов был светло-зеленым и жилкование не настолько глубоко поставлено, как у типичных *L. hirsutum*. Наблюдаемая нами форма обладала и намного более приятным ароматом. Она будет предметом наших дальнейших исследований.

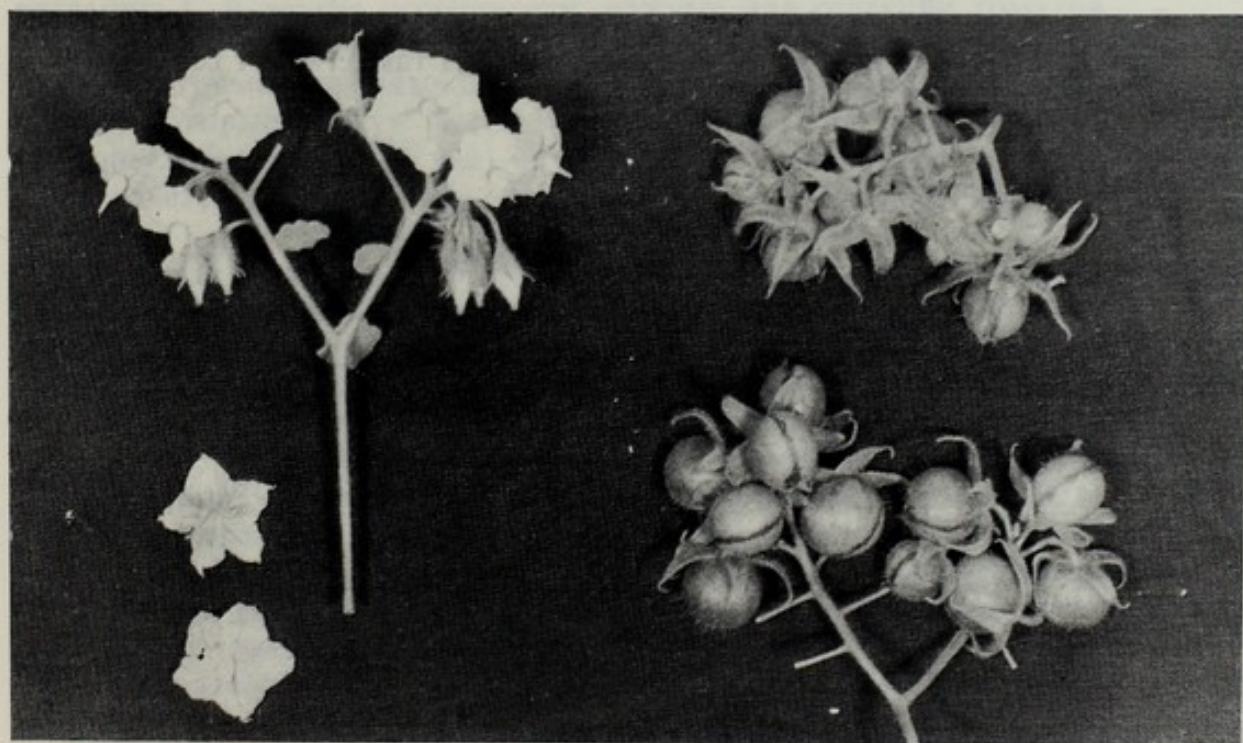


Рис. 29. *Lycopersicon hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl.

Lycopersicon hirsutum var. *glabratum* Humb.
et Bonpl.

L. hirsutum var. *glabratum* найден в 1938 г. Blood и Tremelling в Эквадоре в 4 km к западу от Sibambe на высоте 1640 m и в 2 km к западу от Banos на берегу реки на высоте 1800 m.

В монографии Muller (1940) он указан как *L. hirsutum* f. *glabratum* C. H. Mull. По своим морфологическим признакам похож на *L. hirsutum* *typicum*, но имеет более нежный разветвленный стебель, более мелкие листья, а его цветки не так густо покрыты волосками, как у типичного *L. hirsutum*. Растение имеет высоту 1,5 m и вначале прямостоячее, а позднее полегает (рис. 29). Листья перистые, с псевдоприлистниками, асимметричные или почти симметричные, длиной от 15 до 20 см, шириной от 9 до 13 см. Длина междоузлий варьирует от 2 до 2,5 см. Листовые сегменты ланцетовидные, заостренные и изрезанные. Они снабжены черешками, окрашенными у оснований антоцианом, длиной от 3 до 5 mm. Длина листовых сегментов варьирует от 4 до 5 см, а ширина — от 1,5 до 2,5 см. Малые листовые сегменты также имеют ланцетовидную форму и различную величину, но в общем мелкие. Длина их варьирует от 0,3 до 1 см, а ширина — от 0,2 до 0,7—0,8 см. Листовые сегменты имеют травянисто-зеленый цвет, блеск и специфический аромат.

Соцветия раздвоенные, длиной 12—15 см, и состоят из 10—15 цветков светло-желтой окраски (см. рис. 29), которые мельче цветков типичного *L. hirsutum*. Диаметр венчика около 2,5 см. Лепестки сросшиеся наполовину. Лонгистилия выражена слабее или сильнее. Тычиночная колонка прямая, длиной около 0,8 см, а длина столбика — около 1 см.

Плоды светло-зеленые, с длинными чашелистиками и темно-зеленой линией посередине плода.

L. hirsutum var. *glabratum* является единственным представителем подродовой категории *Eriopersicon*, который самосовместим. Обладает устойчивостью к ВТМ, фитофторозу, септориозу и др., а также имеет генетический фактор *B*, связанный с синтезом β -каротина.

VII. Межвидовая гибридизация в роде *Lycopersicon*

Генетический потенциал дикорастущих видов рода *Lycopersicon* обоснованно вызывает значительный интерес в течение последних нескольких десятилетий. Этот интерес обязан открытию ряда полезных для человека признаков и свойств дикорастущих видов рода и возможности перенесения этих признаков и свойств на фон культурного вида *L. esculentum*. Особый интерес в этом отношении представляет устойчивость дикорастущих видов к табачной мозаике (BTM), *Septoria lycopersici* (Se), *Fusarium oxysporum* f. *lycopersici*, *Verticillium albo-atrum* (Ve), *Stemphylium solani* (Sm), пятнистому увяданию (Sw_1^a , Sw_1^b , Sw_2 , Sw_3 , Sw_4), *Alternaria solani* (ad), *Cladosporium fulvum* (Cf₁), *Phytophthora infestans* (Ph₁), *Meloidogyne incognita* (Mi) и др.

Кроме устойчивости к болезням, некоторые из дикорастущих видов обладают генетическими факторами, которые обуславливают бесстержневый характер плодоножек, облегчающий механизированную уборку томатов, круглые плоды, интенсивность окрашивания плодов, возможности перехода биосинтеза ликопина в биосинтез β -каротина, повышенный синтез сахаров, витамина С и другие особенности, важные для селекции томатов.

Вместе с тем, гибриды между *L. esculentum* и дикорастущими видами обладают огромными потенциальными возможностями для новой изменчивости, которые могут быть использованы для улучшения культурных растений. Несмотря на эти возможности, межвидовая гибридизация все еще является недостаточно использованным методом при селекции томатов.

Из исследований по созданию устойчивости к болезням и вредителям особенно показательным является случай с нематодой (*Meloidogyne incognita*). Bailey (1941) установил к ней высокую устойчивость *L. peruvianum*, Smith (1944) осуществил успешное скрещивание между *L. esculentum* и *L. peruvianum*, Watts (1946) получил BC₁, а первые перспективные гибриды созданы Gilbert и McGuire (1956). Таким образом, генетический потенциал культурного вида *L. esculentum* уже обогащен фактором устойчивости к нематоды (Mi). Подобным является и случай создания устойчивости к BTM. Согласно Ross (1966) 70% немецких сортов картофеля содержат генетические факторы дикорастущего вида *Solanum demissum*, которые обуславливают устойчивость к *perenospora*, закручиванию листьев, вирусу ипсилон, улучшенный габитус и высокий выход. Устойчивость к *perenospora* (*Erysiphe cichoracearum*) переброшена с *Cucurbita lundelliana* на *Cucurbita maxima* Rhodes (1959).

Жученко (1973), Жученко и др. (1973а, 1974) обобщили накопленные за последние 40—50 лет факты, полученные при исследовании генетики то-

матной культуры, а также по ряду вопросов представили результаты собственных исследований и исследований, проведенных под его руководством. В трудах сообщаются результаты исследований как мутантного генофонда томатов, так и его использования в генетических и селекционных целях. Кроме того, уделено внимание вопросам наследования хозяйственно-ценных признаков, возможности ускорения селекционного процесса и пр.

Однако при использовании межвидовой гибридизации необходимо учитывать, что генетический потенциал дикорастущих видов открывается в более поздних гибридных поколениях, когда получается много данных по фенотипному разнообразию, фертильности гибридов и хромосомным отношениям. Чтобы получить эти данные, нужно работать продолжительное время с большим количеством материала.

Относительно дикорастущих видов рода *Lycopersicon* нужно принять во внимание то обстоятельство, что в большинстве случаев они оказываются гетерогенными, что является результатом их самонесовместимости и других механизмов. Это положение очень часто затрудняет точную оценку дикорастущих видов в связи с их потенциальным значением при селекции томатов. Некоторые из них, как, например, популяции *L. peruvianum*, настолько полиморфны, что требуется изучение большего количества образцов. Иногда даже одно подобное исследование не в состоянии обнаружить присутствие рецессивных факторов, находящихся в популяции с низкой частотой.

Очень часто изучение плазматического взаимодействия в межвидовых гибридах рода *Lycopersicon* затрудняется односторонней несовместимостью. Исследования Andersen (1963) показывают, что обратное скрещивание гибридов между *L. esculentum* и *S. pennellii* с цитоплазмой от *L. esculentum* приводит к мужской стерильности. Подобные выводы сделаны и в результате наших исследований гибридов между *L. esculentum* и *S. pennellii*.

В потомствах межвидовых гибридов рода *Lycopersicon* наблюдается хлорофильная недостаточность, часто неполная.

Типичный пример факториального взаимодействия представляет собой изменение пигментных систем гибридов между *L. esculentum* и дикорастущими видами *L. hirsutum typicum*, *L. chilense*, *L. peruvianum*, *L. minutum* и др., которые обладают генетическим фактором *B*, связанным с синтезом β -каротина. В дикорастущих видах, имеющих зеленые плоды, фактор *B* не проявляет своей активности, но включение пигментной системы *L. esculentum* в гибридизацию способствует изменению ликопинового биосинтеза, характерного для *L. esculentum*, и β -каротинового, которым особенно отличаются гибриды с плодами оранжевого цвета.

Исследования, представленные в этом разделе, направлены на установление генетического родства между видами и разновидностями рода *Lycopersicon* на основе скрещиваемости между ними, мейоза и фертильности гибридов. Изучено систематическое положение некоторых видов рода *Lycopersicon*. При поисках связующего звена между родами *Lycopersicon* и *Solanum* исследовалось систематическое положение дикорастущего вида *Solanum pennellii* Correll. Изучалось также наследование некоторых признаков и свойств дикорастущих видов, важных для селекции томатов.

А. Гибридизация между видами
и разновидностями двух подродов
Lycopersicon (*Eulycopersicon*) и *Eriopersicon*

L. pimpinellifolium Mill. (Brez h.) с другими видами
рода *Lycopersicon*

L. pimpinellifolium проявляет взаимоотношения с видами рода, подобные взаимоотношениям между культурным видом *L. esculentum* и другими видами рода *Lycopersicon*. Он скрещивается с *L. esculentum*, *L. cheesmanii typicum*, *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn), *L. minutum*, *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. chilense*. Репродуктивная изоляция существует между *L. pimpinellifolium* и видами и разновидностями комплекса *peruvianum*, за исключением *L. chilense*. Но и эта изоляция не абсолютна. *L. pimpinellifolium* скрещивается и с *Solanum pennellii*, и гибриды проявляют те же особенности, что и гибриды между *L. esculentum* и *S. pennellii*. Благодаря устойчивости к некоторым болезням, которой обладает *L. pimpinellifolium*, гибриды между последним и *L. esculentum* изучены наиболее подробно (Afify, 1933, 1936; Lindstrom, Humphrey, 1932, 1933; Powers, 1939, 1939a, 1941; Powers, Lyon, 1941 и др.). Все авторы в этой связи отмечают, что нет барьеров, препятствующих гибридизации между *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*; гибриды фертильны, а это указывает на наличие обмена между наследственными факторами обоих видов. Отмечено лишь незначительное уменьшение жизнеспособности пыльцы (85—90%) и числа хиазм. Как мы уже отмечали, эти результаты дали основание многим авторам считать, что *L. pimpinellifolium* более правильно рассматривать как разновидность *L. esculentum*.

Некоторые особенности *L. pimpinellifolium* были изучены в цитогенетическом аспекте. McArthur (1931) установил, что отсутствие длинных волосков на надземных частях *L. pimpinellifolium* обусловлено одним неполностью доминантным фактором (*H*), который может легко перебрасываться на фон *L. esculentum*. Установлено также, что устойчивость *L. pimpinellifolium* к фузариозному увяданию обязана одному доминантному фактору (Bohn, Tucker, 1940). Последний переброшен на *L. esculentum* Porte, Wellman (1941). *L. pimpinellifolium* обладает и другими генетическими факторами, такими, как *cg*, который контролирует устойчивость плодов к радиальному растрескиванию (Clayberg et al., 1960), *Sm* — устойчивость к *Stemphyllium* (Barton et al., 1955), *Sw* — устойчивость к пятнистости листьев, к расе ТВ₃ (Clayberg et al., 1960), устойчивость к расам 1 и 3 *Cladosporium fulvum* (Butler, 1952) и др.

L. cheesmanii typicum Riley с другими видами
рода *Lycopersicon*

Галапагосский вид *L. cheesmanii typicum* представляет интерес для селекции томатов, поскольку он обладает генетическими факторами скороспелости, имеющими доминантный характер. Corbeil и Butler (1964)

считают, что последние локализованы во второй хромосоме. Кроме того, *L. cheesmanii typicum* отличается овальными плодами, и признак имеет доминантный характер. Плоды красные и содержат от 1,380 до 1,820 мг% β -каротина.

Наши исследования связаны с установлением совместимости *L. cheesmanii typicum* с другими видами рода *Lycopersicon* и наследованием овальной формы плодов, скороспелости и содержания β -каротина в гибридах *L. esculentum* \times *L. cheesmanii typicum*.

В качестве представителя *L. esculentum* в гибридизации использовался сорт Пловдивска консерва, а из других видов — LA 735 (*L. minutum* Chmielewski et Rick), происхождением из Huanuco, Dept. Huanoco — Перу, полученный из Калифорнийского университета; № 127, 826 (*L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl.), происхождением из Перу, репродукция Центральной станции Белтсвилла (США); № 739 (*L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl.), происхождением из Banos — Эквадор, репродукция Калифорнийского университета; № 236, 846 (*L. peruvianum* (L.) Mill.), происхождением из Чили, репродукция ВИР СССР; LA 458 (*L. chilense* Dun.), происхождением из Тасна, Перу, репродукция Калифорнийского университета; № 236, 955 (*L. cheesmanii typicum* Riley), репродукция ВИР СССР; № 231, 251 (*L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull.), происхождением из Galapagos, репродукция Центральной станции Белтсвилла, США. Для получения BC_1 были использованы детерминантная линия № 49 и сорт Рома, который имеет продолговатые плоды.

Данные по скрещиванию *L. cheesmanii typicum* с перечисленными видами и некоторыми разновидностями представлены в табл. 11. Из таблицы видно, что *L. cheesmanii typicum* легко скрещивается с *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* в обоих направлениях, с *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*, *L. minutum* и *L. chilense* — только в тех случаях, когда *L. cheesmanii typicum* использовался в качестве материнского родителя, но репродуктивно

Таблица 11

Скрещиваемость *L. cheesmanii typicum* с другими видами рода *Lycopersicon*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Безуспешные скрещивания (%)	Плоды с семенами (%)	Число семян в одном плоде (варьирование)
<i>L. esculentum</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	56	23,50	76,50	15—28
<i>L. minutum</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	45	100	—	—
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	40	58,25	41,75	8—19
<i>L. hirsutum typicum</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	52	100	—	—
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	50	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	42	100	—	—
<i>L. chilense</i> \times <i>L. cheesmanii typicum</i>	42	100	—	—
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. esculentum</i>	56	32,80	67,20	18—30
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. minutum</i>	42	46,42	53,58	9—15
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. cheesmanii minor</i>	50	72,08	27,92	11—19
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. hirsutum typicum</i>	62	93,10	6,90	1—5
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	48	88,80	11,20	3—8
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. peruvianum</i>	48	100	—	—
<i>L. cheesmanii typicum</i> \times <i>L. chilense</i>	45	96,20	3,80	1—5

изолирован от *L. peruvianum*. Эти результаты показывают, что *L. cheesmanii typicum* по своим взаимоотношениям с другими видами рода *Lycopersicon* схож с культурным видом *L. esculentum*. Особенно хорошо выражено генетическое родство между *L. esculentum* и *L. cheesmanii typicum*, показывающее, что между ними нет барьеров, которые бы затрудняли гибридизацию. Гибриды фертильны, из чего можно судить об обмене между наследственными факторами обоих видов.

При исследовании гибридов в F_1 — *L. esculentum* × *L. cheesmanii typicum* установлено, что они исключительно продуктивны, а их плоды имеют правильную овальную форму. Кроме того, все гибридные растения в F_1 созревают раньше на 20—25 дней, чем использованный представитель *L. esculentum*.

В BC_1 , независимо от того, что были использованы представители *L. esculentum* с продолговатыми плодами, гибриды отличаются круглыми плодами и высокой продуктивностью. В последующих поколениях после проведенного отбора создались скороспелые высокопродуктивные линии с округлой формой плодов. Селекционная работа с ними продолжается.

При исследовании плодов в BC_1 — Рома × (Пловдивска консерва × *L. cheesmanii typicum*) установлено изменение в содержании β -каротина от 2,100 до 2,340 мг%, а в BC_1 — № 49 × (Пловдивска консерва × *L. cheesmanii typicum*) — от 1,340 до 2,360 мг%.

Из этих данных можно заключить, что *L. cheesmanii typicum* представляет определенный интерес для создания скороспелых высокопродуктивных гибридов с круглыми красными плодами и слабо повышенным содержанием β -каротина по сравнению с *L. cheesmanii typicum* (1,380—1,820 мг%) и более высоким по сравнению с представителями культурного вида, у которых содержание β -каротина варьирует от 0,422 мг% у сорта Рома и 0,614 мг% у № 49 до 1,272 мг% у сорта Пловдивска консерва.

L. pimpinellifolium f. *galapagos* (ppn) Rick с другими видами рода *Lycopersicon*

Ранее мы отмечали, что одной из самых интересных особенностей галапагосской разновидности *L. pimpinellifolium* является отсутствие суставов в плодоножках. Другие виды и разновидности рода *Lycopersicon* имеют суставы, благодаря которым происходит отрывание плодов. При селекции томатов в расчете на механизированную уборку плодов одним из селекционных направлений является создание сортов томатов без суставов в плодоножках. Кроме того, плоды *ppn* имеют высокое содержание β -каротина.

Наши исследования (Георгиева, Ачкова, 1972) были направлены на изучение наследования бессуставного характера плодоножек в гибридах *L. esculentum* × *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* и возможности его стабилизации. Одновременно изучались взаимоотношения *ppn* с другими видами рода *Lycopersicon* и *Solanum pennellii* Correll.

До сих пор взаимоотношения *ppn* с другими видами рода *Lycopersicon* изучались ограниченно, а с *S. pennellii* подобные исследования неизвестны.

Кроме *ppn*, в исследования были включены следующие виды и разновидности: *L. pimpinellifolium* Mill. (Brezh.), *L. minutum* Chmielewski et Rick, *L. cheesmanii typicum* Riley, *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull., *L. hir-*

sutum typicum Humb. et Bonpl., *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl., *L. peruvianum* (L.) Mill., *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun., *L. peruvianum* var. *humifusum* Mull., *L. chilense* Dun. и *S. pennellii* Correll.

Культурный вид был представлен в исследовании сортами Рома и Пловдивска консерва и линиями № 49 и 23.

Из-за самосовместимости *ppn* гибридизация была проведена при кастрации и изоляции.

Наследование бессуставного характера плодоножек в гибридах *L. esculentum* × *ppn* было исследовано на материалах F₁, F₂, BC₁, F₂—BC₁ и F₃—BC₁.

Скрещиваемость

Результаты, полученные при изучении скрещиваемости *ppn* с другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*, отражены в табл. 12. Видно, что *ppn* скрещивается с представителями культурного вида *L. esculentum* в обоих направлениях, причем образуется столько семян, сколько обычно бывает у плодов материнского родителя при самоопылении. То же самое можно сказать и о скрещиваемости *ppn* с *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, а в известной степени и о взаимоотношениях между *ppn* и

Таблица 12

Скрещиваемость *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (*ppn*) с другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Безуспешные скрещивания (%)	Плоды с семенами (%)	Число семян в одном плоде (варьирование)
Рома × <i>ppn</i>	30	16,66	83,33	23—38
Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	33	12,05	87,95	18—29
№ 49 × <i>ppn</i>	32	31,25	68,75	15—35
№ 23 × <i>ppn</i>	45	40,00	60,00	12—34
<i>L. pimpinellifolium</i> × <i>ppn</i>	33	9,09	90,91	19—41
<i>L. minutum</i> × <i>ppn</i>	35	68,00	32,00	3—7
<i>L. cheesmanii typicum</i> × <i>ppn</i>	38	60,53	39,47	11—25
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>ppn</i>	35	91,43	8,57	9—18
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>ppn</i>	35	100	—	—
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>ppn</i>	58	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × <i>ppn</i>	56	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> × <i>ppn</i>	50	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> × <i>ppn</i>	40	100	—	—
<i>L. pennellii</i> × <i>ppn</i>	45	100	—	—
<i>ppn</i> × Рома	50	78,80	21,20	7—17
<i>ppn</i> × Пловдивска консерва	40	87,50	12,50	5—19
<i>ppn</i> × № 49	35	81,60	18,40	9—21
<i>ppn</i> × № 23	50	84,00	16,00	9—18
<i>ppn</i> × <i>L. pimpinellifolium</i>	50	79,50	20,50	3—8
<i>ppn</i> × <i>L. minutum</i>	38	57,90	36,84	2—9
<i>ppn</i> × <i>L. cheesmanii typicum</i>	50	72,00	28,00	9—13
<i>ppn</i> × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	50	76,00	24,00	5—11
<i>ppn</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	56	96,00	4	2—7
<i>ppn</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	50	76	24	3—8
<i>ppn</i> × <i>L. peruvianum</i>	72	100	—	—
<i>ppn</i> × <i>L. chilense</i>	40	95,00	5,00	1—3
<i>ppn</i> × <i>S. pennellii</i>	40	70,00	30,00	2—7

L. minutum. Односторонняя совместимость установлена между *ppn* и *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *S. pennellii* в тех случаях, когда *ppn* использовался в качестве материнского родителя, а двусторонняя несовместимость — между *ppn* и видами и разновидностями комплекса *peruvianum*.

Из этих данных можно заключить, что по своим взаимоотношениям с видами и разновидностями рода *Lycopersicon ppn* приближается к видам подродовой категории *Lycopersicon (Eulycopersicon)*. Подобно этим видам *ppn* репродуктивно изолирован от видов и разновидностей подрода *Eriopersicon*, если исключить ограниченную совместимость с *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. chilense*, что характерно и для других представителей подрода *Lycopersicon (Eulycopersicon)*. Поэтому совершенно справедливо отнести галапагосскую разновидность *L. pimpinellifolium* к последней подродовой категории.

Морфологические особенности гибридных потомств

Гибридные растения в F_1 — *L. esculentum* \times *ppn* во всех комбинациях по морфологическим признакам схожи с *ppn*: листья — светло-зеленые, нежные, без прилистников, соцветия — подобны соцветиям *ppn*, но с более крупными цветками и с большим их числом. Часть гибридных растений имеет антоциановое окрашивание узлов стебля и чашелистиков. Плоды всех гибридных комбинаций оранжевые, что указывает на доминантный характер признака.

Наследование бессуставного характера плодоножек

Бессуставный характер плодоножек согласно Rick (1956) определяется одним неполностью рецессивным фактором, для которого предложен символ j_2 и который не считается аллельным известному, предложенному ранее Butler (1936) как j_1 (j). Основанием для предложения нового символа бессуставности является то, что в потомстве *L. esculentum* \times *ppn* наблюдаются растения нового бессуставного типа — они имеют утолщения на плодоножках, но без ампутирующего слоя клеток.

В наших исследованиях установлено, что все гибридные растения в F_1 от всех гибридных комбинаций обладают суставами в плодоножках, что указывает на доминантный характер признака.

В F_2 отношение числа растений без суставов к числу растений с суставами в плодоножках в отдельных потомствах варьирует от 1:2,17 до 1:4,40. Однако необходимо отметить, что к группе растений с плодоножкой бессуставного типа отнесены растения и с утолщением плодоножки, подобным суставу, но без ампутирующего слоя клеток, затрудняющему отрывание плодов. Обратное скрещивание гибридов из F_1 с сортами и линиями культурного вида (BC_1) давало потомство, целиком представленное растениями с суставами. В F_2 — BC_1 установились линии, в которых все растения обладали суставами, и другие, распадающиеся в отношении 1:4. Потомства бессуставных растений (F_3 — BC_1) были целиком бессуставными, а потомство растений с суставами распалось или было представлено только растениями с суставами (табл. 13).

Характерной особенностью суставов плодоножек сорта Рома является хорошо развитый ампутирующий слой клеток, благодаря которому плоды отрываются очень легко вместе с частью плодоножки (рис. 30). Плоды бессус-

Таблица 13

Соотношение между растениями без и с суставами на плодоножках в гибридах между *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (*ppn*) и представителями культурного вида *L. esculentum* в F_2 , BC_1 , F_2-BC_1 , F_3-BC_1

Гибриды	Исследованные растения (шт.)	Из них		Соотношение растений без суставов к растениям с суставами
		без суставов	с суставами	
F_2 — Рома × <i>ppn</i>	38	12	26	1 : 2,17
F_2 — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	90	25	65	1 : 3,80
F_2 — Линия 23 × <i>ppn</i>	80	21	59	1 : 3,80
F_2 — <i>ppn</i> × Линия 23	57	14	43	1 : 4,07
F_2 — Ачи × <i>ppn</i>	119	27	92	1 : 4,40
BC_1 — Рома × (Рома × <i>ppn</i>)	29	—	29	
BC_1 — Линия 23 × (Линия 23 × <i>ppn</i>)	29	—	29	
BC_1 — (<i>ppn</i> × № 23) × № 23	29	—	29	
F_2-BC_1 — Рома × (Рома × <i>ppn</i>)	30	—	30	
F_2-BC_1 — Рома × (Рома × <i>ppn</i>)	30	6	24	1 : 4,00
F_3-BC_1 — (Рома × Рома × <i>ppn</i>)	198*	198	—	
F_3-BC_1 — (Рома × Рома × <i>ppn</i>)	58**	11	47	1 : 4,27
F_3-BC_1 — (Рома × Рома × <i>ppn</i>)	30**	—	30	

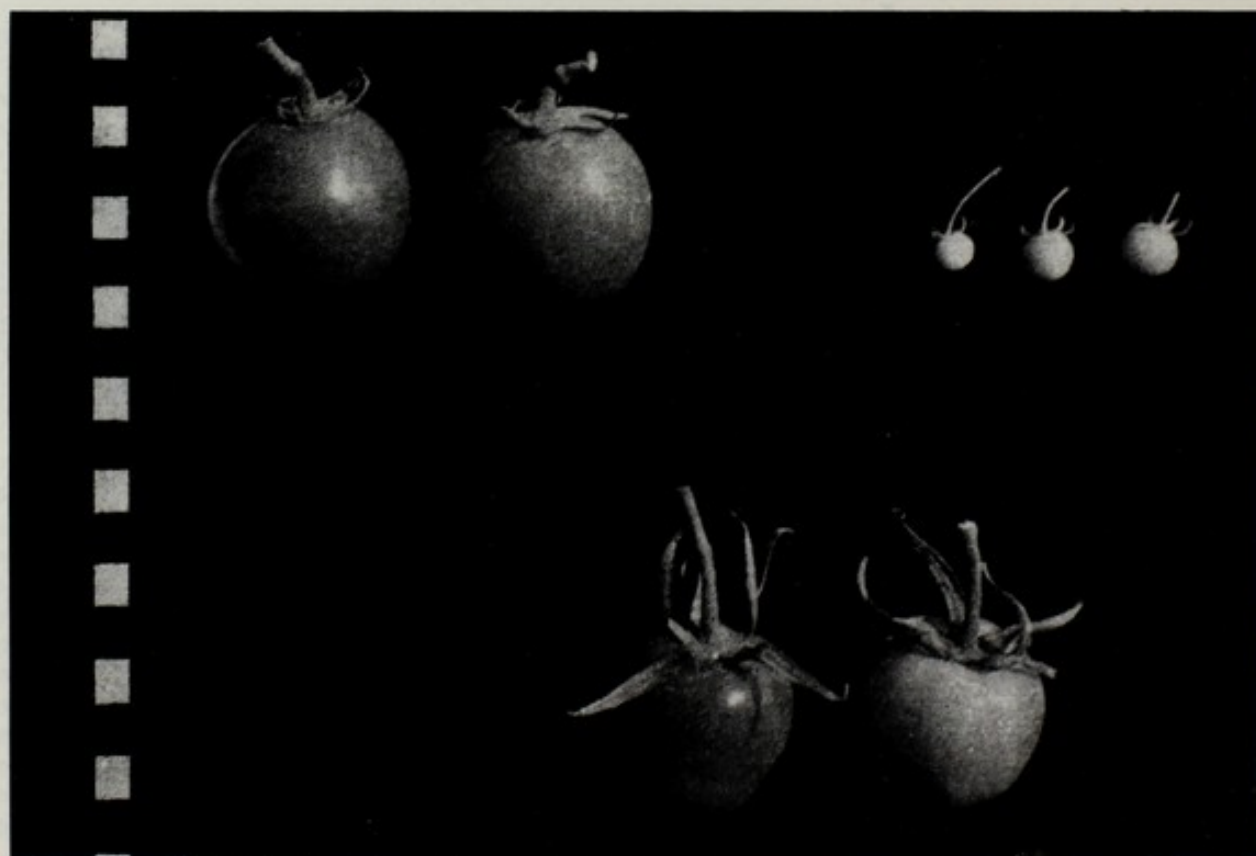
* Потомство растения без суставов на плодоножке.

** Потомство растения с суставами на плодоножке.

тавной линии в F_3-BC_1 отрываются гораздо труднее и только с большим усилием отделяются от чашечки. Они красного цвета, по размерам немного

Рис. 30

Справа: плоды *L. esculentum* (Рома); слева: плоды *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*; внизу: F_3-BC_1 —Рома × (Рома × *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*) — без суставов на плодоножках



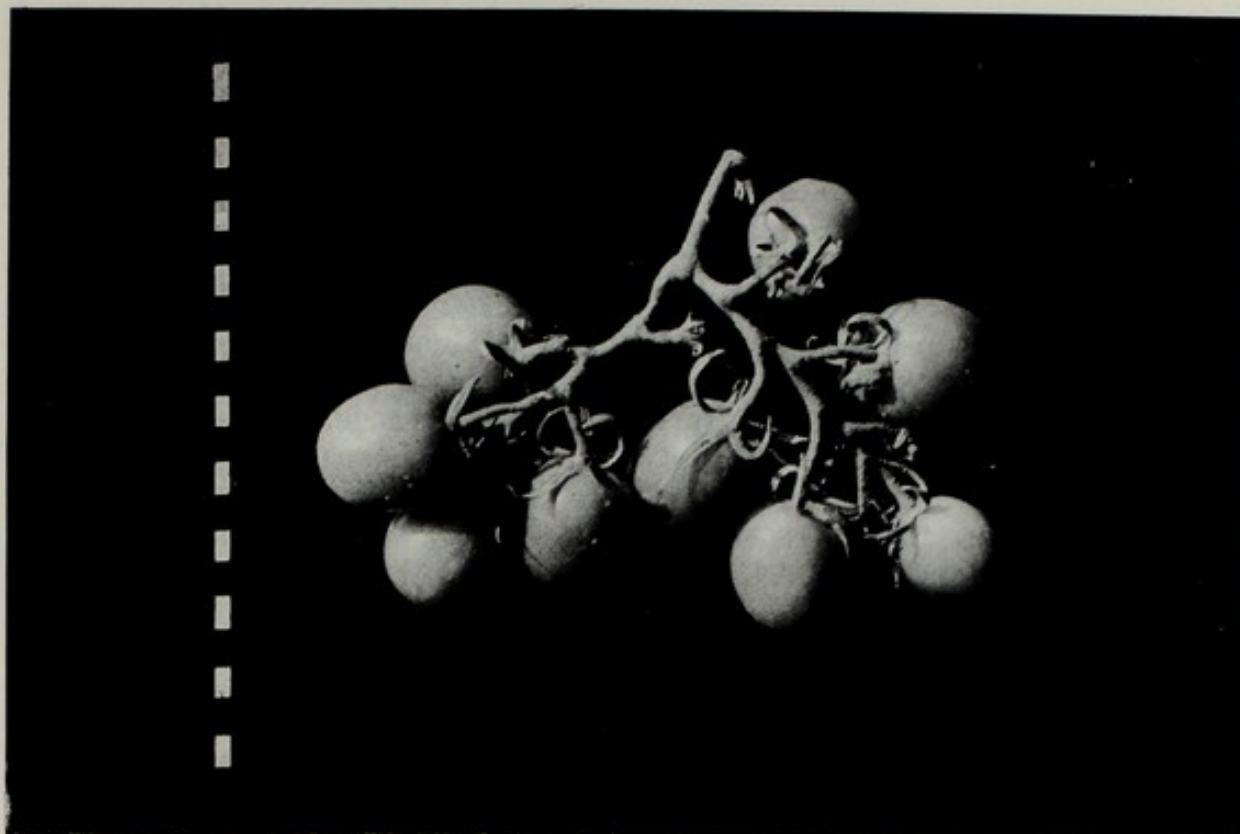


Рис. 31. Соплодие стабилизированной красноплодной линии в F_3 — BC_1 — Рома × (Рома × *L. pimpinellifolium* f. *galapágos*) — без суставов на плодоножках

меньше плодов сорта Рома, имеют сферическую или несколько удлиненную форму (рис. 31). Линия представляет хорошую основу для дальнейшей селекционной работы.

Из изложенных результатов можно сделать следующие выводы:

1. *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (*ppn*) находится в близком генетическом родстве с представителями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), благодаря чему совершенно правильно отнесен к тому же подроду.

2. Полученная в F_3 — BC_1 красноплодная стабилизированная линия с бессуставными плодоножками представляет собой хорошую основу для дальнейшей селекционной работы.

L. cheesmanii var. *minor* (Hook.) Mull. с другими видами рода *Lycopersicon*. Систематическое положение разновидности

Взаимоотношения между *L. cheesmanii* var. *minor* и видами рода *Lycopersicon* частично изучены Rick (1956). То обстоятельство, что разновидность проявляет определенную совместимость с представителями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), а несовместимость с представителями подрода *Eriopersicon*, дало основание Rick (1956) определить его согласно классификации Hooker (1851) как *L. esculentum* var. *minor*. Но разновидность отличается по морфологическим признакам от *L. esculentum*, а по некоторым важным

диагностическим признакам, таким, как волоски, близок как к *L. esculentum*, так и к *L. hirsutum typicum*. При обсуждении вопроса о происхождении представителей рода *Lycopersicon* на Галапагосских островах Rick (1956) допускает даже, что *L. cheesmanii* var. *minor* и *L. hirsutum* имеют общего прародителя, поскольку первый (*L. cheesmanii* var. *minor*) произошел от некоей исчезнувшей формы или наследовал качества *L. hirsutum* путем интрогрессии.

В таком случае вполне естественно возникает вопрос об уточнении систематического положения *L. cheesmanii* var. *minor* на основе максимальной биологической информации. Вот почему необходимо изучить скрещиваемость *L. cheesmanii* var. *minor* с другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*, мейоз и фертильность гибридов *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* в F_1 , F_2 и BC_1 . Кроме того, мы изучали наследование некоторых морфологических признаков, характерных для дикорастущей разновидности, таких, как окраска плодов, тип листьев и чашечки (Георгиева, Сотирова, 1971).

Гибридизация дикорастущей разновидности с другими видами и разновидностями рода была проделана в двух направлениях. В качестве представителя культивируемого вида был использован сорт Рома и стабилизированные линии № 23, 49, 540/12. Последние два — детерминантны, а сорт и линия № 23 — индетерминантны. Семена *L. cheesmanii* var. *minor* (№ 231 и 251, происхождением с Галапагосских островов) были получены из Белтсвилла, США. Из представителей подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) в гибридизацию были включены *L. cheesmanii typicum* Riley (№ 236, 955 — ВИР СССР) и *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (*ppn*), а из подрода *Eriopersicon* — *L. peruvianum* (L.) Mill. (№ 236846, происхождением из Чили, репродукция ВИР СССР), *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun. (№ 236,901), происхождением из Чили, репродукция ВИР СССР), *L. peruvianum* var. *humifusum* Mull. (№ 236,846 происхождением из Перу, репродукция ВИР СССР), *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl. (№ 127,826, происхождением из Перу, репродукция Центра в Белтсвилле, США) и *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl. (№ 739, происхождением Banos, Эквадор, репродукция Калифорнийского университета).

Исследования мейоза были сосредоточены на гибридах *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* в F_1 и F_2 . Чтобы получить точное представление о мейозе в F_2 , были исследованы гибридные растения с различной жизненностью пыльцы. Использовались squash-препараты, окрашенные ацетокармином после обработки железом-аммониевыми квасцами (по Broun — Geitler).

При изучении морфологических особенностей *L. cheesmanii* var. *minor* особое впечатление производят волоски, которые покрывают все вегетативные и репродуктивные органы и относятся к типам *a*, *b* и *c*, к подтипам a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2 . По составу волосков, особенно в цветущих и плодоносящих растениях, как уже было отмечено ранее, *L. cheesmanii* var. *minor* сходен с *L. esculentum* и *L. cheesmanii typicum*. Исключение представляют волоски подтипов a_1 и a_2 , которых в *L. cheesmanii* var. *minor* значительно больше. Еще ближе состав волосков в качественном и количественном отношении у *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*.

Скрещиваемость

Из табл. 14 видно, что между *L. cheesmanii* var. *minor* и представителями культивируемого вида *L. esculentum* существует двусторонняя совместимость, в результате которой получается высокий процент фертиль-

Таблица 14

Скрещиваемость *L. cheesmanii* var. *minor* с другими видами рода *Lycopersicon*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Успешные скрещивания (%)	Безуспешные скрещивания (%)	Среднее число семян в одном плоде (%)	Проросшие семена (%)
Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	38	50,00	50,00	55,20	96,00
Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	38	18,42	81,58	25,20	93,33
Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	37	19,70	80,30	15,70	50,00
Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	44	27,27	72,63	40,80	84,00
<i>L. cheesmanii</i> typicum × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	28	60,70	39,30	34,60	95,00
ppn × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	25	24	76	18,10	27,50
<i>L. peruvianum</i> × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	82	—	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	68	—	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	42	—	100	—	—
<i>L. hirsutum</i> typicum × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	50	—	100	—	—
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	48	—	100	—	—
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Рома	50	6	94	11,00	52,00
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	30	30	70	14,40	66,66
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 49	30	20	80	31,60	62,30
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	40	35	65	15,30	83,33
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. cheesmanii</i> typicum	25	8	92	27,50	95,00
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × ppn	35	8,57	91,43	14,00	30,00
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. hirsutum</i> typicum	45	18,88	81,12	13,00	24,50
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	42	9,52	90,48	35,00	52,50
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. peruvianum</i>	54	—	100	—	—
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	52	—	100	—	—
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>L. chilense</i>	58	—	100	—	—

ных семян. То же самое можно сказать и о других представителях подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — *L. cheesmanii* typicum и ppn.

По отношению к видам и разновидностям подродовой категории *Eriopersicon* *L. cheesmanii* var. *minor* проявляет двустороннюю репродуктивную изоляцию, за исключением *L. hirsutum* typicum и *L. hirsutum* var. *glabratum*, с которыми односторонне совместим в тех случаях, когда *L. cheesmanii* var. *minor* использован в качестве материнского родителя.

Мейоз гибридов *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* исследован Rick (1956), который считает, что отклонений от нормального поведения хромосом не имеется. Однако не приведены конкретные данные об исследованном материале, в том числе и о потомстве, на котором проводилось исследование.

Результаты наших исследований жизнеспособности пыльцы и мейоза отражены в табл. 15—16. Из табл. 15 видно, что жизнеспособность пыльцы высока в F₁ и сравнима с жизнеспособностью пыльцы в исходных видах. Однако в F₂ этот показатель варьирует в широких пределах. Известно, что для более точного определения генетического родства недостаточно данных о мейозе в F₁, необходимо также и изучение в F₂.

Таблица 15

Жизнеспособность пыльцы у исходных видов и гибридов

Исходные виды и гибриды	Число исследованных растений (шт.)	Число исследованных пылевых зерен	Растения с жизнеспособной пыльцой				
			до 50%	от 50 до 70%	от 70 до 80%	от 80 до 95%	более 95%
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	15	819	—	1	3	8	3
Линия 49	15	577	—	—	—	11	4
Линия 23	15	656	—	—	1	9	5
Рома	15	766	—	—	—	12	3
Линия 540/12	15	691	—	—	—	8	7
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	9	716	—	—	—	3	6
F ₁ — Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	721	—	1	—	7	2
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	37	623	1	1	7	24	4
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	41	735	12	11	11	6	1
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	41	865	—	2	8	21	10
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	42	905	1	4	6	18	13

Из данных по мейозу (табл. 16) видно, что процент ненормальных ПМК в исходном материале низок. То же относится и к F₁, где процент нарушений в ПМК не превышает последнего в исходном материале.

В F₂ от различных гибридных комбинаций было исследовано по четыре растения с различной жизнеспособностью пыльцы. Установлено, что гибридам с жизнеспособностью пыльцы выше 95% присущи слабые отклонения от протекания мейотического деления, не отличающиеся от отклонений в исходных видах. В гибридах с жизнеспособностью пыльцы 70—80% при мейозе наблюдается немного более высокий процент отклонения, а в гибридах с 50—70% жизнеспособности пыльцы отклонения еще больше и равномерно распределены в отдельных фазах. Здесь встречается и некоторое число полиад (см. табл. 16). Растения с жизнеспособностью пыльцы от 20 до 50% отличаются еще более нарушенным мейозом: в диакинезе хромосомные ассоциации бивалентны, но также унивалентны и поливалентны. В I метафазе в различных гибридных комбинациях нарушения достигают 18,37%, во II метафазе — 12,77% ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры, а в I и II анафазе — соответственно до 14,38 и 11,45% ПМК с отстающими по делительному веретену хромосомами. В тетрадной стадии нарушения достигают 5,39% ПМК с полиадами (пентады и гексады) и неправильным распределением хромосом.

Указанные нарушения могут быть частично объяснены неполной гомологичностью хромосом.

Из результатов, полученных при исследовании мейоза и жизнеспособности пыльцы в гибридах F₂ — *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor*, видно, что последние варьируют в широких пределах, и существует четко выраженная зависимость между процентом нарушений в мейозе и процентом жизнеспособности пыльцы. Наличие гибридных растений в F₂ с низкой жизнеспособностью пыльцы (20,43, 34,97, 37,02%), так же как и отмеченные нарушения при протекании мейотического деления, не дают нам оснований согласиться с утверж-

дением, что между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* генетическое родство настолько близко, что позволяет принять последний за разновидность *L. esculentum*.

Наследование габитуса, типа листьев, чашечки и окраски плодов

Данные исследований по наследованию габитуса, типа листьев и чашечки, а также окраски плодов в гибридах *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* в F_1 , F_2 и BC_1 представлены в табл. 17. Видно, что в F_1 доминирует габитус *L. esculentum*, и в зависимости от габитуса использованного представителя сорта или линии гибриды детерминантны или индетерминантны, независимо от направления скрещивания. В F_2 также преобладает тип габитуса использованного представителя *L. esculentum*, за исключением гибрида F_2 — *L. cheesmanii* var. *minor* × *L. esculentum* (№ 23), в котором число детерминантных и индетерминантных растений приблизительно одинаково, и гибрида F_2 — Рома × *L. cheesmanii* var. *minor*, в котором преобладают растения с детерминантным габитусом независимо от ожиданий.

Что касается типа листьев, то в F_1 , независимо от гибридной комбинации и направления скрещивания, доминирует тип листьев *L. cheesmanii* var. *minor*. Гибридные растения с незначительными отклонениями, отмеченные в табл. 18, имеют листья типа галапагосской разновидности, но большего размера, и плоды крупнее. В F_2 также преобладают растения с листьями, как у галапагосской разновидности. Отношение числа растений с типом листьев *L. cheesmanii* var. *minor* к числу растений с типом листьев *L. esculentum* в различных гибридных комбинациях близко к 3:1. Незначительная часть гибридных растений имеет промежуточную форму листьев.

Тип чашечки у *L. cheesmanii* var. *minor*, как уже отмечалось, сильно различается по размерам при созревании плодов по сравнению с состоянием ее во время цветения. В F_1 и F_2 — *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* доминирует тип чашечки *L. esculentum*, независимо от направления скрещивания (см. табл. 17).

В F_1 все растения отдельных гибридных комбинаций имеют оранжевые плоды, независимо от направления скрещивания. В F_2 также преобладают растения с оранжевыми плодами, и отношения числа последних к числу растений с красными плодами в различных гибридных комбинациях составляют 3:1, 5:1, 4:1, 3:1, 4:1, что показывает доминантный характер оранжевого цвета. В BC_1 число растений с оранжевыми и красными плодами примерно одинаково (см. табл. 17).

Фертильность гибридов в F_1 и F_2 по сравнению с фертильностью исходных форм очень высока даже у гибридов с низкой жизненностью пыльцы (см. табл. 18).

Изложенные результаты дают нам основание сделать заключение, что галапагосская разновидность *L. cheesmanii* var. *minor* по морфологическим признакам представляет собой обособленную стабилизированную растительную форму. По сложности устройства листьев и листовых сегментов эта разновидность — единственная в роде *Lycopersicon*.

L. cheesmanii var. *minor* обладает двумя доминантными признаками: оранжевым цветом плодов и типом листьев. По другим диагностическим признакам, таким, как волоски, эта разновидность схожа с *L. esculentum* и

Таблица 16

Мейоз в ПМК у исходных видов и гибридов

Исходные виды и гибриды	Диакинез			I метафаза		
	исследованные ПМК (шт.)	ПМК с унивалентами (шт.)	ненормальные ПМК (%)	исследованные ПМК (шт.)	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	132	1	0,75	198	5	2,52
Линия 49	140	1	0,71	211	5	2,36
Линия 23	272	2	0,73	267	9	3,37
Рома	152	—	—	208	3	1,44
Линия 540/12	236	1	0,42	283	2	0,70
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	127	1	0,78	208	4	1,92
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	138	—	—	243	3	1,23
F ₁ — Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	227	2	0,88	231	4	1,73
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	193	2	1,03	336	12	3,57
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	186	11	5,91	351	53	15,09
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	216	2	0,92	332	9	2,71
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	201	—	—	342	7	2,04
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	144	—	—	457	7	1,53
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	165	3	1,81	243	10	4,11
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	304	25	8,22	249	39	15,66
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	147	15	10,20	370	68	18,37
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	204	1	0,49	349	10	2,86
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	166	5	3,01	195	9	4,61
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	222	4	1,80	294	10	3,40
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	217	—	—	637	14	2,19
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	151	1	0,66	253	7	2,76
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	133	5	3,75	371	31	8,35
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	293	17	5,80	309	35	11,32
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	241	2	0,82	261	6	2,29

L. cheesmanii typicum. Еще ближе состав волосков в качественном и количественном отношении у *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*.

Галапагосская разновидность обладает генетическим фактором *B*, который был открыт в *L. hirsutum typicum* Lincoln и Porter (1950) и который контролирует биосинтез β -каротина, благодаря чему разновидность представляет интерес для селекции томатов.

Из данных по совместимости между разновидностью и видами рода *Lycopersicon* видно, что разновидность ведет себя как представитель подродовой категории *Lycopersicon (Eulycopersicon)* и правильно включена в последнюю, что согласуется с выводами, сделанными Rick (1956).

I анафаза			II метафаза			II анафаза			Тетрады			Всего ненормальных ПМК (%)	Жизнеспособная пыльца (%)
исследованные ПМК (шт.)	ПМК с отстающими хромосомами (шт.)	ненормальные ПМК (%)	исследованные ПМК (шт.)	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)	исследованные ПМК (шт.)	ПМК с отстающими хромосомами	ненормальные ПМК (%)	исследованные ПМК (шт.)	ПМК с полиадами (шт.)	ненормальные ПМК (%)		
182	7	3,84	165	6	3,63	212	2	0,94	255	1	0,39	2,01	96,22
290	3	1,03	238	2	0,84	256	2	0,78	278	—	—	1,14	95,27
259	2	0,77	186	3	1,61	204	—	—	203	1	0,49	1,39	87,08
245	4	1,63	240	2	0,83	181	1	0,55	252	1	0,39	0,96	97,85
226	1	0,44	180	—	—	250	1	0,40	208	—	—	0,49	97,06
227	5	2,20	232	3	1,29	240	2	0,83	318	—	—	1,40	89,13
261	4	1,53	276	2	0,72	269	4	1,48	289	—	—	1,24	97,88
228	3	1,31	245	2	0,81	231	2	0,86	364	1	0,27	0,97	94,38
260	11	4,23	281	8	2,84	277	6	2,16	307	4	1,30	2,52	70,65
307	34	1,10	321	6	1,86	262	30	11,45	296	9	3,04	6,40	46,36
327	11	3,36	250	6	2,40	296	3	1,01	262	1	0,38	1,79	96,77
305	6	1,96	254	4	1,57	403	3	0,74	270	1	0,37	1,33	98,13
285	9	3,15	338	7	2,07	254	2	0,78	316	2	0,63	1,63	98,09
202	13	6,43	243	10	4,11	266	5	1,87	373	4	1,07	3,23	93,50
282	38	13,47	333	20	6,00	358	25	6,98	300	9	3,00	8,88	31,97
292	42	14,38	255	27	10,58	270	25	9,25	267	10	3,74	11,08	20,43
734	18	2,45	187	5	2,67	256	3	1,17	258	2	0,77	1,73	97,25
297	15	5,05	142	7	4,92	346	11	3,17	298	3	1,00	3,62	67,67
354	15	4,23	292	9	3,08	254	7	2,75	315	4	1,26	2,75	61,04
400	10	2,50	333	7	2,10	300	3	1,00	187	1	0,53	1,66	97,55
205	5	2,43	195	6	3,07	206	2	0,97	179	1	0,55	1,74	97,59
306	28	9,15	270	17	6,29	325	16	4,92	190	4	2,10	5,76	65,30
274	33	12,04	274	35	12,77	172	13	7,55	463	25	5,39	9,14	37,02
217	5	2,30	257	5	1,94	145	2	0,81	240	2	0,83	1,49	97,97

Исследования мейоза и жизнеспособности пыльцы в F_1 и F_2 — *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* показывает, что в F_2 последние варьируют в широких пределах в различных гибридах, и существует ясно выраженная зависимость между процентом нарушений при мейотическом делении (от 1,33 до 11,08%) и жизнеспособностью пыльцы (от 20,43 до 98,13%). Эти результаты не дают основания считать, что генетическое родство между *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* настолько близко, чтобы принять разновидность за *L. esculentum* var. *minor*.

На основании изложенных экспериментальных данных и соображений мы считаем более правильным оставить систематическое положение разновидности как *L. cheesmanii* var. *minor*.

Таблица 17
Наследование габитуса, типа листьев, типа чашечки и окраски плодов

Гибриды	Исследованные растения (шт.)		Габитус		Тип листьев		Тип чашечки при созревании плодов		Окраска плодов	
	индетерминантные	детерминантные	<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	<i>L. esculentum</i>	М	<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	<i>L. esculentum</i>	оранжевые	красные	
										индетерминантные
F ₁ — Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	10	9	1	—	1	9	10	—	
F ₁ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	10	10	—	—	—	10	10	—	
F ₁ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	—	—	1	—	1	10	10	—	
F ₁ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	12	—	12	—	—	1	11	12	—	
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	9	—	9	2	—	—	9	9	—	
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 49	11	—	11	1	—	1	10	11	—	
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	10	—	—	2	—	—	10	10	—	
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Рома	10	10	10	—	—	1	9	10	—	
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	38	8	30	9	3	1	37	28	10	
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	33	29	4	9	2	5	28	28	5	
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	43	4	39	14	5	10	33	35	8	
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 49	37	9	28	9	3	6	31	28	9	
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	30	13	17	8	2	4	26	24	6	
BC ₁ — Рома × (Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>)	156	121	35	132	24	—	156	67	89	

Таблица 18

Фертильность исходных видов и гибридов

Исходные виды и гибриды	Исследованные плоды (шт.)	Среднее число семян в плоде	Ненормальные ПМК (%)	Жизненная пыльца
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	44,00	2,01	96,22
Линия 49	10	28,36	1,14	95,27
Линия 23	10	12,21	1,39	87,08
Рома	10	16,38	0,96	97,85
Линия 540/12	10	22,18	0,49	97,06
F ₁ — Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	35,07	0,97	94,38
F ₁ — Линия 540/12 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	26,13	3,53	58,79
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	10	30,11	1,40	89,13
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	10	32,02	1,24	97,88
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	24	38,70	2,52	70,65
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	27	30,06	6,40	46,36
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	30	25,70	11,08	20,43
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	33	40,68	1,63	98,09
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	38	38,16	1,73	97,25
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	35	42,61	1,66	97,55
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	39	31,06	9,14	37,02
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	42	42,75	1,49	97,97

L. minutum Chmielewski et Rick с другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*.
Некоторые особенности гибридов *L. esculentum* × *L. minutum*

Исследования взаимоотношений между дикорастущим видом *L. minutum* и видами и разновидностями рода *Lycopersicon* проводились мало по причине уже отмеченного обстоятельства, а именно, что *L. minutum* открыт всего лет десять назад. Было изучено систематическое положение *L. minutum*, наследование некоторых полезных для селекции томатов качеств, например, содержание β-каротина и витамина С. Изучались также летальные явления, которые наблюдаются в виде и его потомствах с *L. esculentum* (Chmielewski, 1962, 1964, 1965, 1966, 1968, 1968a; Chmielewski, Rick, 1962; Chmielewski, Berger, 1962; Chmielewski, Gronowska, Pronczuk, 1964; Георгиева, Андреева, Христова, 1968).

Наши исследования направлены на установление репродуктивных отношений *L. minutum* с *L. esculentum* и другими видами рода *Lycopersicon* с целью выяснения его генетического родства с последними и систематического положения. Одновременно мы изучали характер некротической реакции *L. minutum* и гибридов *L. esculentum* × *L. minutum* в иммунологическом и биохимическом отношении с целью преодоления летального эффекта и установления возможности использования *L. minutum* для селекции томатов.

Исследования проведены с семенами *L. minutum* — LA 735, происхождением из Huancayo, Dept. Huancayo — Перу, репродукция Калифорнийского университета.

В гибридизацию был включен сорт Пловдивска консерва, а при создании BC₁ — и другие представители *L. esculentum*, *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (ppn) Rick, *L. cheesmanii typicum* Riley, *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl., *L. peruvianum* (L.) Mill., *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun., *L. peruvianum* var. *humifusum* Mull. и *L. chilense* Dun.

Исследования мейоза проводились на squash-препаратах, окрашенных ацетокармином с последующей обработкой железо-аммонийными квасцами (метод Broun—Geitler).

Жизненность пыльцы была установлена путем окрашивания ацетокармином, причем перечислялось от 600 до 1000 зерен пыльцы.

Для преодоления летальных явлений в гибридах *L. esculentum* × *L. minutum* они были скрещены с *L. hirsutum* var. *glabratum*, устойчивым к ВТМ, а реакция полученных сложных гибридов (*L. esculentum* × *L. minutum*) × *L. hirsutum* var. *glabratum* на ВТМ была установлена путем заражения. Простые и сложные гибриды были заражены по известной методике: натиранием второго и третьего листьев молодых гибридных растений карборундом и нанесением сока, полученного от зараженных ВТМ табачных растений (сорт Трапезонд) — табачным и томатным штаммами, — на поверхность израненного листа. Зараженные растения ставились во влажную камеру, температура которой поддерживалась от 25 до 30°C.

Для выяснения изменений, наступивших в *L. minutum* и его гибридах с *L. esculentum*, затронутых наблюдаемыми некротическими явлениями с летальным исходом, были проведены биохимические исследования. Исследовались листья, черешки листьев и зеленые плоды толерантных растений с частичными и массовыми некрозами, и определялись следующие показатели: сухое вещество после высушивания в термостате при 105°C, сахара (методом Бертрана) и свободные аминокислоты (методом бумажной хроматографии). Для сравнения результатов хроматографического разделения наносились такие количества соответствующих вытяжек, которые отвечают 5 mg абсолютно сухого вещества.

Репродуктивные отношения

Результаты исследований репродуктивных отношений, выраженных через скрещиваемость между *L. minutum* и другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*, представлены в табл. 19. Видно, что между *L. esculentum* и *L. minutum* существует хорошо выраженная односторонняя совместимость в тех случаях, когда *L. esculentum* использован в качестве материнского родителя. Односторонняя совместимость установлена и между *L. cheesmanii typicum* и *L. minutum*, а двусторонняя — между *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (ppn) и *L. minutum*. Всхожесть полученных семян хорошая или очень хорошая.

Отношение *L. minutum* к видам и разновидностям подрода *Eriopersicon* характеризуется двусторонней несовместимостью, за исключением односторонней совместимости между *L. minutum*, использованного в качестве материнского родителя, и *L. hirsutum* var. *glabratum*. Тот факт, что при опылении *L. minutum* пыльцой *L. chilense* получены семена (правда, в незначительном количестве, и они не проросли), представляет интерес для последующих исследований. Возможно, что поведение этих семян окажется ана-

Таблица 19

Скрещиваемость *L. minutum* (LA 735) с видами и разновидностями рода *Lycopersicon*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Плоды с семенами (%)	Число се- мян в одном плоде (ва- рьирующие)	Проросшие семена (%)
Пловдивска консерва × <i>L. minutum</i>	43	50,00	9—45	70
<i>L. pimpinellifolium</i> × <i>L. minutum</i>	30	40	9—41	75
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> × <i>L. minutum</i>	38	36,74	3—11	29
<i>L. cheesmanii typicum</i> × <i>L. minutum</i>	37	21,65	3—9	29
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>L. minutum</i>	70	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>L. minutum</i>	42	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> × <i>L. minutum</i>	120	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> × <i>L. minutum</i>	100	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> × <i>L. minutum</i>	100	—	—	—
<i>L. chilense</i> × <i>L. minutum</i>	100	—	—	—
<i>L. minutum</i> × Пловдивска консерва	56	—	—	—
<i>L. minutum</i> × Рома	56	—	—	—
<i>L. minutum</i> × <i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i>	50	5,70	1—3	25
<i>L. minutum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	50	—	—	—
<i>L. minutum</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	63	3,30	2—9	33
<i>L. minutum</i> × <i>L. peruvianum</i>	51	—	—	—
<i>L. minutum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	50	—	—	—
<i>L. minutum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	44	—	—	—
<i>L. minutum</i> × <i>L. chilense</i>	51	3,23	0—2	—

логичным поведению нескрещиваемых семян, полученных при гибридизации *L. esculentum* с *L. chilense* (Rick, Lamm, 1955; Георгиева, Цигова, 1968).

Если принять во внимание тот факт, что до сих пор не были получены результаты опытов по скрещиванию *L. minutum* и *L. peruvianum*, а между *L. minutum* и *L. chilense* установлена некоторая совместимость, можно предположить, что в эволюционном процессе между последними имелось какое-то связующее звено.

Несовместимость между *L. minutum* и *L. hirsutum typicum* также очень хорошо выражена по сравнению с совместимостью между *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum*, когда без особых затруднений получают всхожие семена.

Chmielewski (1968) работал с тремя линиями *L. minutum*, происхождением из San Raphael, Cuzahuasi и Chavanillo. Одностороннюю совместимость с *L. esculentum* он установил для первых двух линий, а двустороннюю — с последней. Это показывает, что отдельные образцы *L. minutum*, различающиеся по происхождению, различаются и по своим репродуктивным отношениям с *L. esculentum*, независимо от его морфологической выравненности, значительной по сравнению с другими видами.

Тот же автор изучал и совместимость *L. minutum* с некоторыми представителями рода *Solanum* и установил одностороннюю совместимость только с *Solanum pennellii* Correll из секции *Neolycopersicon* Correll в тех случаях, когда *L. minutum* использован в качестве материнского родителя. Эти результаты соответствуют нашим данным, полученным при скрещивании *L. esculentum* и *S. pennellii* (Георгиева, Цигова, 1968).

Морфологические и другие особенности гибридов
L. esculentum × *L. minutum* — F₁, F₂ и F₃

В гибридах F₁ — *L. esculentum* × *L. minutum* доминирует тип дикорастущего вида, но некоторые признаки имеют хорошо выраженный промежуточный характер. Стебли тонкие, с длинными междоузлиями, подобно стеблям *L. minutum*. Листовые сегменты более широкие, сильнее рассеченные, чем у дикорастущего вида. Соцветия простые, без прицветников или с ними, а цветки — промежуточного размера. Плоды значительно крупнее плодов *L. minutum* (диаметр 12—15 mm) и при созревании приобретают цвет от светло- до темно-желтого. Chmielewski (1962) нашел у некоторых растений того же гибрида в F₁ даже розовые плоды.

Гибридные растения в F₁ фертильны и исключительно продуктивны. Мейоз правильный. В диакинезе установлено 12 бивалентов. В других фазах также не наблюдается отклонений в протекании мейотического деления. Это показывает, что нет больших структурных различий между хромосомами обоих видов. Жизненность пыльцы варьирует от 70 до 95%, а число семян — от 9 до 45 в одном плоде.

Из 12 растений в F₁ 11 погибло от текущих и локальных некрозов, а одно растение, несмотря на частичные некрозы, развилось высокопродуктивным.

F₂ — *L. esculentum* × *L. minutum*

Выращено 334 растения. Из них 11 (3,3%) остановились в развитии и оформились в виде мелких карликовых стерильных и полустерильных форм. Несмотря на стерильность, они отличались правильным мейозом, что свидетельствует о генетической обусловленности последней. Другие 148 (44,4%) погибли от текущих и локальных некрозов, а остальные 175 (52,2%) развивались нормально и плодоносили. Плоды получились мелкие, круглые или слабо удлинённые. Средний вес плода менялся в пределах от 2,12 до 8,5 g, окраска же — светло-зеленая, молочно-белая, желто-зеленая, светло-желтая, темно-желтая, оранжевая и розовая. Наследование пигментов и содержания β-каротина в плодах рассмотрено в разделе о гибридах между культивированным видом *L. esculentum* и дикорастущими видами, обладающими генетическим фактором *B*.

В F₃ — *L. esculentum* × *L. minutum* наблюдались морфологические особенности гибридов, характерные для F₂. Из 323 растений в F₃ 152 (47,06%) погибло от упомянутых некротических явлений, а 171 (52,94%) развилось нормально. Разнообразие окраски плодов было таким же, как и в F₂.

В BC₁ получались также высокопродуктивные, разнообразные по окраске плодов гибридные растения, в которых преобладали гибриды с желтыми и оранжевыми плодами. Как правило, средний вес плодов в различных растениях варьирует от 12 до 32 g. Некоторые из них имеют вкус и аромат, похожие на сливу или другие плоды.

Некротические явления в *L. minutum* и гибридных популяциях — *L. esculentum* × *L. minutum*
в F₁, F₂, F₃ и BC₁

Некротические явления в *L. minutum* и его гибридах с *L. esculentum* изучались Chmielewski (1968) и Георгиевой, Андреевой и Христовой (1968).

В наших условиях (в поле и теплице) у *L. minutum* наблюдаются некротические явления, подобные текущему некрозу при заражении ВТМ, характерному для *N. rustica* при высокой температуре, и локальным некрозам в *N. glutinosa* также при заражении ВТМ, в результате которого гибнут большая часть стебля, листьев или целые растения. Вероятно такие явления наблюдались и Chmielewski (1964). Он считает, что причиной является действие летального фактора. Позднее тот же автор обнаружил, что этот фактор не проявляет своей активности в дикорастущем виде, а проявляется в F_2 — *L. esculentum* × *L. minutum* и приводит к дегенерации, потере листьев и гибели растений (Chmielewski, 1968a). Летальный фактор обозначен символом *Df* и согласно тому же автору проявляется в гомозиготном состоянии, когда большая часть листьев желтеет и засыхает. То обстоятельство, что летальные явления наблюдаются в F_2 , дало основание цитированному автору объяснить этот факт значительными различиями в геномах *L. esculentum* и *L. minutum*, благодаря которым получают дисгармоничные организмы в F_2 , проявляющие дегенерацию и летальность. Одновременно указанный автор исключает возможность вирусного характера летальных явлений.

У нас нет никаких оснований сомневаться в точности представленных Chmielewski (1968a) данных, но результаты наших исследований дикорастущего вида *L. minutum* и его гибридов с *L. esculentum* не совпадают с результатами исследований Chmielewski. Возможно, это обстоятельство обязано различиям в использованных экотипах. В цитированной работе использовался *L. minutum* происхождением из окрестностей Сан-Рафаэля, Huanuco — Перу. Коллекционный номер не указан. Наши исследования проводились, как уже было сказано, с *L. minutum* — LA735, происхождением из Huanuco, Dept. Huanuco — Перу.

При характеристике *L. minutum* было подчеркнуто, что он проявляет текущие некрозы по стеблям и листьям и локальные некрозы по плодам, от которых гибнут большие участки тканей затронутых органов, а потом и целые растения. Некрозы обычно начинаются с верхушки стебля, на которой появляется коричневая линия, затронутые ткани теряют свой тургор и засыхают. Те же явления наблюдаются и по жилкованию листьев, которые желтеют и опадают. На плодах первоначально появляются мелкие локальные некрозы, которые растут, сливаются, и плоды приобретают темно-коричневый, даже черный цвет (рис. 32). Некрозы постепенно охватывают все растение, в результате чего оно гибнет. В некоторых случаях некрозы ограничены только плодами, а на листьях и стеблях не появляется никаких признаков. Позднее, однако, некротический процесс в таких растениях протекает очень быстро, и растения гибнут.

Описанные некротические явления имеют место в различных фазах индивидуального развития *L. minutum*. В некоторых случаях растения погибали перед началом цветения, когда были развиты 3—4 листа, в других случаях — после начала цветения, в третьих — после образования 4—5 соплодий. Такие же явления наблюдались и в F_1 — *L. esculentum* × *L. minutum*, F_2 , F_3 и ВС₁.

Характер некротических явлений

Независимо от сходства, существующего между текущим некрозом у *Nicotiana rustica* и локальным некрозом *N. glutinosa* при заражении ВТМ, и описанными некротическими явлениями в *L. minutum* и его гибридах

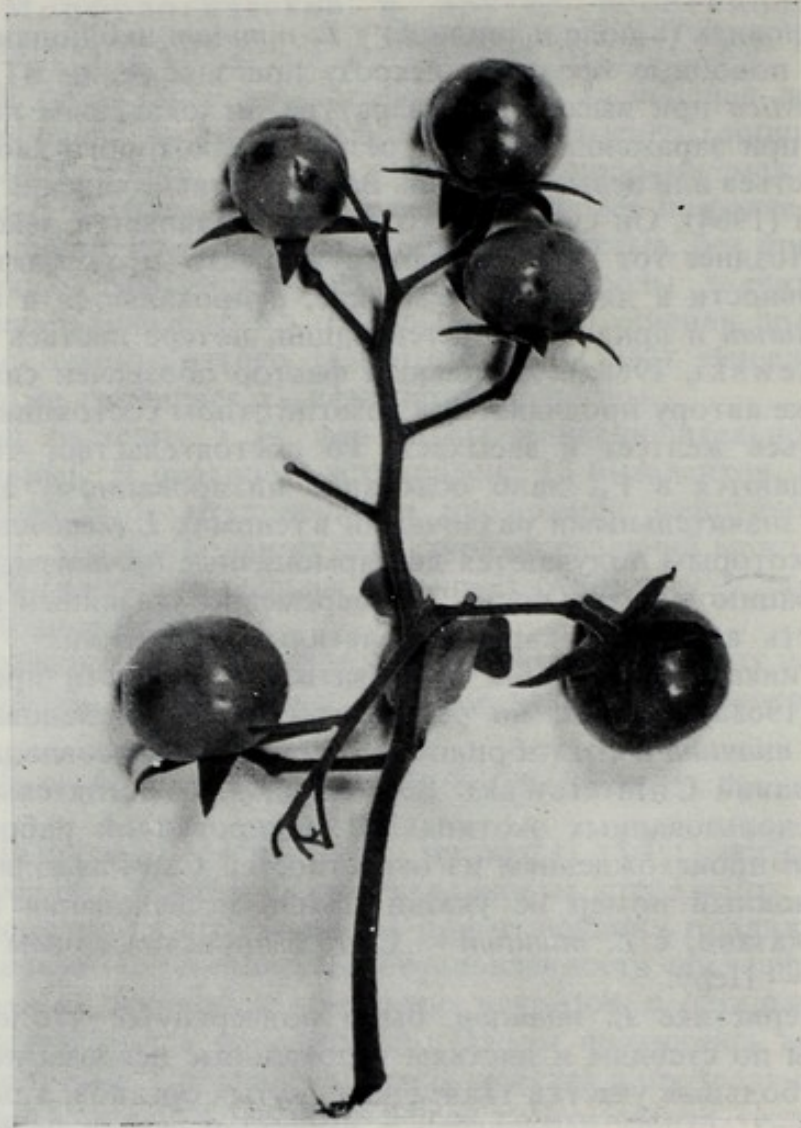


Рис. 32. Некрозы по плодам F_2 — *L. esculentum* (Пловдивска консерва) \times *L. minutum*

с *L. esculentum*, наблюдаются различия, обусловленные тем обстоятельством, что локальные некрозы листьев табака (тип, обладающий иммунитетом к ВТМ, вид *N. glutinosa*) связаны с его устойчивостью к ВТМ, а локальные некрозы у *L. minutum* и его гибридах с *L. esculentum* обычно сопровождаются летальным эффектом.

Известно, что ВТМ поражает и томаты. У них главными симптомами являются мозаичные пятна на листьях и определенное угнетение растений, из-за чего выход уменьшается на 10—15%. В некоторых случаях у мозаичных томатов имеются и тяжелые поражения — отмирают более или менее значительные участки тканей, стеблей и листьев. Эта форма поражения ВТМ известна как полосатая мозаика из-за удлинения некротических полос, характеризующих ее (Сухов, Развязкина, 1955). На плодах также наблюдаются некрозы. Очевидно, некротические явления у *L. minutum* и его гибридах с *L. esculentum* сходны с упомянутыми тяжелыми поражениями ВТМ у томатов.

Некоторые исследователи отмечают, что у ВТМ, изолированного от естественных популяций, открыты различные штаммы, показывающие из-

менчивость вируса в различных условиях (Сухов, 1956). Для ВТМ известна также возможность изменить свою вирулентность и другие особенности в зависимости от вида, в который он перенесен (Сухов, Вовк, 1950). Путем соответствующих заражений, проведенных чл.-кор., д-ром И. Ковачевским, установлено, что описанные некротические явления вызваны томатным штаммом ВТМ. Материалами от табачных и томатных штаммов ВТМ было проведено заражение гибридных материалов.

Из таблицы 20 видно, что из 57 растений в F_3 — *L. esculentum* × *L. minutum*, произошедших от толерантных растений в F_2 и зараженных ВТМ — табачным штаммом, 57,89% погибли от текущего некроза (полосатая мозаика), 31,58% были с мозаичными и нитевидными листьями и только 10,53% — толерантные растения (с едва заметными мозаичными пятнами); то есть отношение между числом погибших растений и числом растений с мозаичными пятнами к числу толерантных растений составляет 8,05:1. Среди гибридных растений в F_3 — *L. pimpinellifolium* × *L. minutum* не было ни одного толерантного растения. У гибридов BC_1 процент некротических и растений с мозаичными и нитевидными листьями также высок. Немного больше в этом случае процент толерантных растений, так что отношение между этими группами соответственно 4,77:1 и 6,14:1.

Результаты по заражению гибридных растений того же происхождения, но томатным штаммом ВТМ — приблизительно те же (табл. 21).

Большее число толерантных растений было получено при выращивании гибридных популяций в полевых условиях без экспериментального заражения. Из табл. 21 видно, что отношение между указанными группами растений в F_3 — *L. esculentum* × *L. minutum* составляет 1:1,13, а в BC_1 — 1,18:1 и 1:2,07.

Сравнивая данные табл. 20 и 21, можно сделать вывод, что гибриды F_3 — *L. esculentum* × *L. minutum* и полученные обратным скрещиванием с *L. esculentum* (BC_1), выращенные в полевых условиях без экспериментального заражения, как и следовало ожидать, имеют гораздо более высокий процент толерантных растений. Толерантность гибридных растений в полевых условиях, так же как и при заражении, проявляется с едва заметными мозаичными пятнами, что наблюдается и в большинстве томатных сортов при естественной инфекции.

В последующих потомствах BC_1 число некротических растений было сильно редуцировано, и в F_4 — BC_1 все растения были толерантными по отношению к ВТМ.

Полученные данные показывают также, что некротические явления с летальным эффектом у *L. minutum* являются результатом его сверхчувствительности к ВТМ и имеют доминантный характер. Можно допустить, что эта сверхчувствительность генетически обусловлена некротическим доминантным фактором с летальным эффектом (necrotic) и приводит к появлению тяжелых некрозов стебля, листьев и плодов.

(*L. esculentum* × *L. minutum*) × *L. hirsutum* var. *glabratum*
(реакция на ВТМ — табачный и томатный штаммы)

Известно, что некоторые виды рода *Lycopersicon* устойчивы к ВТМ. Подобные данные приведены Holmes (1943) для *L. chilense*, Rick и Lam (1955) для комплекса *peruvianum*, Doolittle et al. (1946) для *L. hir-*

Таблица 20

Реакция на ВТМ (табачный и томатный штаммы) гибридных популяций из *L. esculentum* × *L. minimum* в F₃ и BC₁ (экспериментальная инфекция)

Гибридные популяции	Дата зараже- ния	Число зара- женных ра- стений	Растения, поги- бшие от теку- щих некрозов		Растения с мо- заичными и нитивидными листьями		Толерантные растения		Отношение числа растений, погибших и с мозаичными пятнами, к числу толерантных ра- стений (%)
			шт.	%	шт.	%	шт.	%	
ВТМ — табачный штамм									
F ₃ — <i>L. esculentum</i> (Пловдивска консерва) × <i>L. minimum</i>	25. VI	57	33	57,89	18	31,58	6	10,53	51 : 6(8,5 : 1)
F ₃ — <i>L. pimpinellifolium</i> × <i>L. minimum</i>	25. VI	48	32	66,66	16	33,33	—	—	—
BC ₁ — Пловдивска консерва × (Пловдивска консерва × <i>L. minimum</i>)	25. VI	52	26	50,00	17	32,69	9	17,3	43 : 9(4,77 : 1)
BC ₁ — Линия 252 × (Пловдивска консерва) × <i>L. minimum</i>	25. VI	50	23	46,00	20	40,00	7	14,00	43 : 7(6,14 : 1)
ВТМ — томатный штамм									
F ₃ — Пловдивска консерва × <i>L. minimum</i>	25. VI	45	31	68,89	8	17,78	6	13,33	39 : 6(6,5 : 1)
F ₃ — <i>L. pimpinellifolium</i> × <i>L. minimum</i>	25. VI	74	62	83,78	5	6,76	7	9,46	67 : 7(9,57 : 1)
BC ₁ — Пловдивска консерва × (Пловдивска консерва × <i>L. minimum</i>)	25. VI	52	29	55,77	12	23,08	11	21,15	41 : 11(3,73 : 1)
BC ₁ — Линия 252 × (Пловдивска консерва × <i>L. minimum</i>)	25. VI	48	28	58,33	11	22,92	9	18,75	39 : 9(4,33 : 1)
BC ₁ — Линия 49 × (Пловдивска консерва × <i>L. minimum</i>)	25. VI	50	32	64,00	5	10,00	13	26,00	37 : 13(2,85 : 1)

Таблица 21

Некротические явления и мозаичные пятна у гибридных популяций *L. esculentum* × *L. minutum* в F₃ и BC₁ (полевые условия)

Гибридные популяции	Исследованные растения (шт.)		Растения, погибшие от				Толерантные растения		Отношение числа растений, погибших и с мозаичными листьями, к числу толерантных растений (%)	
	текущих некрозов по стеблям и листьям и локальных по плодам		текущих некрозов по стеблям и листьям		Растения с мозаичными пятнами по листьям		Толерантные растения			
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%		
F ₃ — Пловдивска консерва × <i>L. minutum</i>	323	25	7,74	89	27,55	38	11,76	171	52,94	152:171(1:1,13)
BC ₁ — Пловдивска консерва × F ₁ — Пловдивска консерва × <i>L. minutum</i>	85	9	10,59	22	25,88	15	17,65	39	45,88	4 : 39(1,18 : 1)
BC ₁ — Линия 224 × F ₁ — Пловдивска консерва × <i>L. minutum</i>	129	6	4,65	25	19,38	11	8,53	87	67,44	42:87(1: 2,07)

Таблица 22

Реакция гибридных популяций из F₂ — (*L. esculentum* × *L. minutum*) × *L. hirsutum* var. *glabratum* на BTM (табачный и томатный штаммы)

Гибридные популяции	Исследованные растения	Дата заражения	Реакция растений						Отношение числа мозаичных и некротических растений и бессимптомных (%)									
			текущие и локальные некрозы		мозаичные и некротические листья		бессимптомные											
			шт.	%	шт.	%	шт.	%										
BTM — табачный штамм	56	21. III	—		38		67,86		18		32,14		38:18(2,11:1)					
F ₂ — (<i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i>) × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>			—		4		7,04		41		73,21		11		19,95		45:11(4,09:1)	
BTM — томатный штамм	56	21. III	—		4		7,04		41		73,21		11		19,95		45:11(4,09:1)	
F ₂ — (<i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i>) × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>			—		4		7,04		41		73,21		11		19,95		45:11(4,09:1)	

sutum. Kikuta и Frazier (1947), Frazier и Dennett (1949) получили сложные гибриды с участием *L. chilense*, *L. hirsutum*, *L. peruvianum* и *L. pimpinellifolium*, которые были относительно устойчивы к ВТМ. Pesaot и Laterrot (1966) также обращают внимание на комплексную гибридизацию, в которой участвуют *L. esculentum*, *L. hirsutum* и др., для создания толерантности к ВТМ.

Для преодоления некротической реакции гибридов *L. esculentum* × *L. minutum* последние были скрещены с *L. hirsutum* var. *glabratum*, устойчивым к ВТМ. Было получено в среднем по три семени на плод. Из них развились фертильные растения со значительным числом плодов. В гибридах доминировали признаки *L. hirsutum* var. *glabratum*, связанные с формой листьев, стебля и опушения. Соцветия имели промежуточный характер между двумя дикорастущими видами, но плоды напоминали *L. hirsutum* var. *glabratum* как по размерам чашечки, так и благодаря темно-зеленой линии посреди плодов и их опушению.

Из гибридов, в F_1 мы получили достаточное количество семян, которые засеяли, и гибридные растения в F_2 заразили ВТМ — табачным и томатным штаммами (табл. 22). Из полученных результатов видно, что из зараженных табачным штаммом гибридов не оказалось ни одного растения с характерными для *L. minutum* некрозами с летальным эффектом. Большая часть растений была с мозаичными и нитевидными листьями (67,86%), а остальные — 32,14% — бессимптомные.

Из гибридов, зараженных ВТМ — томатным штаммом, — образовалось 7,04% некротических растений, 73,21% — с мозаичными и нитевидными листьями и 19,95% — бессимптомных.

Из изложенных результатов видно, что при скрещивании гибридов *L. esculentum* × *L. minutum* с *L. hirsutum* var. *glabratum* могут получаться бессимптомные (устойчивые к ВТМ) гибриды. Эти гибриды, однако, как мы отмечали, обладают признаками обоих дикорастущих видов. Особенности *L. esculentum* малозаметны. Для приобретения селекционного значения гибриды необходимо скрестить с *L. esculentum* и проверить реакцию гибридных потомств путем соответствующих заражений.

Биохимические исследования

Чтобы установить влияние некротических явлений у *L. minutum* и его гибридов с *L. esculentum* на химический состав растений, были исследованы по отдельности листья и черешки листьев в некротических и толерантных растениях.

Были определены сухое вещество, сахара и свободные аминокислоты по описанной раньше методике.

Из табл. 23 видно, что содержание сухого вещества в листьях и черешках листьев некротических растений *L. minutum* выше, чем в листьях толерантных растений. Различия составляют соответственно 3,50 и 4,71%. Подобная тенденция наблюдается и в отношении листьев и черешков листьев гибридов в BC_1 .

В содержании сахаров также были установлены различия. В общем, как в листьях, так и в черешках листьев некротических растений *L. minutum* и его гибридов с *L. esculentum* содержание сахаров больше, чем в толерантных растениях. При этом увеличение количества сахарозы больше, чем количество редуцирующих сахаров (глюкозы и фруктозы). Подобные данные имеются для листьев картофеля, затронутых закручиванием

Таблица 23

Исследование некротических и толерантных к ВТМ растений *L. minutum* и его гибридов BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. minutum*)

Материалы	Сухое вещество (%)	Сахара (%)					
		в свежем состоянии			в абсолютно сухом состоянии		
		перед инверсий	после инверсии	сахароза	перед инверсий	после инверсии	сахароза
Листья от:							
<i>L. minutum</i> — толерантное растение	17,13	0,42	0,84	0,40	2,45	4,83	2,34
<i>L. minutum</i> — некротическое растение	20,63	0,42	0,84	0,40	2,04	4,06	1,94
Черешки листьев от:							
<i>L. minutum</i> — толерантное растение	11,36	—	—	—	—	—	—
<i>L. minutum</i> — некротическое растение	16,07	—	—	—	—	—	—
Листья от:							
BC ₁ — толерантное растение	15,01	0,42	0,84	0,40	2,79	5,60	2,66
BC ₁ — с частичными некрозами	15,64	0,58	1,44	0,72	3,71	9,21	4,60
BC ₁ — с массовыми некрозами	16,30	0,72	1,73	0,96	4,42	10,60	5,90
Черешки листьев от:							
BC ₁ — толерантное растение	9,85	0,65	1,15	0,48	6,60	11,61	4,88
BC ₁ — с частичными некрозами	11,65	0,42	0,84	0,40	3,61	7,18	3,43
BC ₁ — с массовыми некрозами	13,50	0,42	1,44	0,97	3,11	10,70	7,18

листьев, для желтухи у сахарной свеклы, мозаики озимой пшеницы (Watson, Watson, 1951; Рыжиков, Громыко, 1941, и др. — по Сухову, 1956).

Некоторые авторы ищут причину накопления сахаров в вирусно-больных растениях в нарушении функции проводящей системы, в результате чего нормальный отток ассимилятов нарушен. Другие исследователи считают, что вероятной причиной этого является понижение расхода углеводов, необходимых для ряда процессов, происходящих в самих листьях. Можно также допустить, что нарушаются функции некоторых ферментативных систем, связанных с углеводным обменом.

При хроматографическом разделении свободных аминокислот также были установлены различия между некротическими и толерантными к ВТМ растениями *L. minutum* и гибридами *L. esculentum* × *L. minutum* в BC₁. В листьях некротических растений количество свободных аминокислот значительно выше, чем в толерантных. Эти отличия выражены особенно сильно для глутаминовой кислоты, глутамина, аспарагиновой кислоты, аспарагина, пролина. В листьях толерантных растений глутаминовая и аспарагиновая кислоты находятся в следовых количествах, а аспарагин, глутамин и пролин отсутствуют.

В черешках листьев эти различия намного сильнее подчеркнуты в качественном и количественном отношении. Allison (1953), который хроматографически исследовал свободные аминокислоты в клубнях больных листовым закручиванием картофелей, констатировал увеличение содержания глу-

таминовой кислоты, глутамина и аспарагина. При аналогичных исследованиях свободных аминокислот в здоровых и пораженных мозаикой табачных растениях Laloraya и Lee (1955) установили, что содержание свободных аминокислот, особенно аспарагиновой, в больных растениях выше, чем в здоровых.

Указанные данные выражают изменения в метаболизме дикорастущего вида *L. minutum* и гибридов *L. esculentum* × *L. minutum*, затронутых ВТМ, которые, по-видимому, схожи с изменениями, полученными под действием других вирусов.

Выводы

1. Генетическое родство между *L. minutum* и видами и разновидностями подродовой категории *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) выражено лучше, чем между представителями подрода *Eriopersicon* и *L. minutum*. По этой причине более правильно отнести *L. minutum* как вид к подроду *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*).

2. *L. minutum* и его гибриды с *L. esculentum* проявляют некротические явления с летальным эффектом, подобно текучему некрозу (полосатой мозаике) у *N. rustica* при более высокой температуре и локальным некрозам, характерным для *N. glutinosa*. Посредством соответствующих заражений установлено, что некротические явления обязаны сверхчувствительности дикорастущего вида и его гибридов к ВТМ (вирус табачной мозаики — томатный штамм) и имеют доминантный характер. Допускается, что эта сверхчувствительность генетически обусловлена доминантным фактором с летальным эффектом (necrotic).

3. При заражении гибридов в F_3 — *L. esculentum* × *L. minutum*, BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. minutum*) и F_1 — (*L. esculentum* × *L. minutum*) × *L. hirsutum* var. *glabratum* с ВТМ — табачным и томатным штаммами — получены следующие результаты: для первых гибридов — 10,53% толерантных к ВТМ — табачному штамму и 13,33% — к ВТМ — томатному штамму растений; для вторых — от 14 до 17,3% толерантных к ВТМ — табачному штамму и от 18,75 до 26% толерантных к ВТМ — томатному штамму гибридов; для полигенотипного гибрида — соответственно 32,14 и 19,95% бессимптомных растений. В полевых условиях без экспериментального заражения гибриды в F_4 — BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. minutum*) высокопродуктивны и все толерантны к ВТМ.

4. Направление по созданию толерантных к ВТМ (табачный и томатный штаммы) гибридов приводит к получению гомозиготных толерантных форм в более короткие сроки, в то время как создание бессимптомных, устойчивых к тому же вирусу форм связано с гораздо большими сроками.

Lycopersicon peruvianum (L.) Mill. с другими видами рода *Lycopersicon*

Первые опыты по скрещиванию *L. peruvianum* с *L. esculentum* проделаны Crane (1915). Все исследователи, работавшие с этим видом, отмечают трудности по преодолению его нескрещиваемости с *L. esculentum* и

бесплодие полученных гибридов. Соорег и Brink (1945) и Bohn (1948) считают, что нормальные гибридные семена могут получиться при скрещивании межвидовых гибридов, созданных другими видами рода *Lycopersicon* с *L. peruvianum*. Bohn (1948) считает также, что зеленые недоразвитые гибридные семена, полученные при скрещивании *L. esculentum* с *L. peruvianum*, оставленные внутри плода на один месяц после покраснения, созревают и могут нормально прорасти. Alexander и др. (1942, 1955), Smith (1944) и Lesley (1950) отмечают, что недоразвитые гибридные зародыши могут быть выращены как эмбриокультуры, а Porte и Walker (1945), Jeager и Purinton (1946), Lincoln и Cummis (1949) утверждают, что гибридные растения могут быть выращены и без применения эмбриокультур. Брежнев и Батыгина (1954) установили, что при трехкратном опылении или использовании смешанной пыльцы от *L. hirsutum* и *L. peruvianum* образуется много семян. Многократное опыление и согласно нашей оценке является чрезвычайно надежным методом преодоления нескрещиваемости между двумя видами вообще и, в частности, между *L. esculentum* и *L. peruvianum*. Относительно второго метода, рекомендуемого авторами, этого, однако, сказать нельзя, так как *L. esculentum* легко скрещивается с *L. hirsutum*, и в этом случае наиболее вероятно получить гибридные семена от *L. esculentum* × *L. hirsutum*. К тому же, авторы не приводят данных о качестве полученных семян и о характере развитых из них растений. Иванова (1954) находит, что трудности при скрещивании *L. esculentum* с *L. peruvianum* могут быть преодолены путем предварительного вегетативного сближения. Из полученных таким методом семян, за исключением одной промежуточной формы, развились растения материнского типа, независимо от направления скрещивания.

Из изложенного видно, что значительная часть проведенных до сих пор исследований относится главным образом к поискам методов преодоления нескрещиваемости между *L. esculentum* и *L. peruvianum*. Однако использование *L. peruvianum* в селекции томатов связано с решением ряда вопросов, которые не менее трудны, чем преодоление нескрещиваемости. Особенно важны проблемы преодоления самонесовместимости межвидовых гибридов, характера потомств при повторных скрещиваниях с *L. esculentum* и др. По этой причине мы обратили внимание главным образом на последние направления.

В гибридизационной работе использовались сорта Руджерс, Идеал, Софийска консерва и Пловдивска консерва. Последний сорт был использован как диплоидный и тетраплоидный. Из других видов рода *Lycopersicon* был включен *L. hirsutum typicum*. Гибридизация проводилась в обоих направлениях при многократном опылении.

Скрещиваемость

Известно, что *L. peruvianum* — самонесовместимый вид по схеме *Nicotiana* (McGuire, Rick, 1954; Günther, Herrmann, Hoffman, 1968 и др.). Известно также, что *L. peruvianum* проявляет одностороннюю совместимость по отношению к самосовместимым видам, таким, как *L. esculentum*. Из данных табл. 24 видно, что после опыления 121 цветка сорта Софийска консерва пыльцой *L. peruvianum* получено только 0,82% плодов с семенами. Из них выросло только одно гибридное диплоидное растение. При опылении 124 цветков сорта Пловдивска консерва ($2n=48$) получено 8,80% плодов

Таблица 21

Совместимость *L. peruvianum* с другими видами рода *Lycopersicon*

Комбин. ции	Опыленные цветки (шт.)	Безуспеш- ные скре- щивания (%)	Плоды с семенами (%)	Число се- мян в одном плоде (ва- рирование)
Руджерс × <i>L. peruvianum</i>	168	100	—	—
Идеал × <i>L. peruvianum</i>	95	100	—	—
Софийска консерва × <i>L. peruvianum</i>	121	99,18	0,82	0—1
Пловдивска консерва × <i>L. peruvianum</i>	102	100	—	—
Пловдивска консерва (2n=48) × <i>L. peruvianum</i>	124	92,20	8,80	0—3
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>L. peruvianum</i>	94	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × Руджерс	84	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × Идеал	115	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × Софийска консерва	82	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × Пловдивска консерва (2n=48)	90	100	—	—
<i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	92	100	—	—

с семенами, из которых выращено три сесквидиплоидных растения. Опыления, проведенные в обратном направлении, не дали результатов. То же самое относится и к опытам по скрещиванию *L. peruvianum* с *L. hirsutum typicum*.

Цитозэмбриологические исследования Васильевой и Молховой (1958) показали, что пыльца *L. peruvianum* при однократном и многократном опылении прорастает на рыльце *L. esculentum* и достигает зародышевого мешка. Наблюдалось, что в одних случаях пыльцевые трубки *L. peruvianum* стимулируют развитие центрального ядра *L. esculentum* без оплодотворения со спермиями. В других случаях совершается оплодотворение, но развитие эндоспермы и зародыша прекращается на очень ранней стадии: очевидно только в редких случаях они достигают полного развития, тогда получают и нормально развитые гибридные семена. То обстоятельство, что в плодах материнского родителя вместе с хорошо развитыми гибридными семенами наблюдаются и другие семена различной величины и нежизнеспособные, показывает, что даже и в тех случаях, когда совершено оплодотворение, развитие оплодотворенной яйцеклетки прекращается в различные моменты, вследствие чего получают только единичные нормально развитые семена.

Морфологические и другие особенности диплоидного гибрида *L. esculentum* × *L. peruvianum* (2n=24)

Из исследований других авторов установлено, что гибриды между *L. esculentum* и *L. peruvianum* самонесовместимы, как и дикорастущий вид, но, взаимно опыляясь, особенно, если имеют различное происхождение, совместимы (McGuire, Rick, 1954). Так как в наших исследованиях было получено только одно гибридное растение, оно было размножено вегетативным путем посредством укоренения. При взаимном опылении цветков отдельных растений сначала получилась слабая фертильность, которая в F₃ достигла в среднем до 18 семян в одном плоде. Имея в виду то обстоятельство, что плоды сорта Софийска консерва содержат в среднем по 84 семян, а *L. peruvianum* в среднем по 116 семян, видно, что у гибрида Софийска консерва × *L. peruvianum* после вегетативного размножения в продолжение трех лет и при взаимном опылении цветков отдельных растений достигается удовлетворитель-

ная фертильность. С учетом генетического характера системы самонесовместимости *L. peruvianum* этот факт заслуживает более подробного исследования.

Семенное потомство гибрида *L. esculentum* × *L. peruvianum* после трехкратного укоренения характеризуется морфологическими признаками, схожими с *L. peruvianum*, но имеет более крупные листья и значительное число плодов, более крупных, чем плоды *L. peruvianum*. Наряду с крупными плодами, обычно сдерживающими семена, в соплодиях гибридных растений наблюдалось и большое число партенокарпических мелких плодов. Как первые, так и вторые были окрашены в желтый или розовый цвет, в то время как плоды *L. peruvianum* при созревании светло-зеленые, темно-зеленые, с более или менее сильно выраженным антоциановым окрашиванием или с темно-фиолетовыми полосами. Следует отметить, что мякоть желтых плодов при разрезании оказывалась также окрашенной в бледно-розовый цвет.

При изучении хромосом гибрида *L. esculentum* × *L. peruvianum* в F_2 установлено, что по своей структуре они находятся ближе к хромосомам *L. peruvianum*, причем одновременно наблюдалось небольшое укорачивание и утолщение (Георгиева, Молхова, 1960). Разнообразие гибридных растений выражалось в изменениях листьев по направлению от *L. esculentum* к *L. peruvianum* и окрашиванию плодов — слабым или интенсивно розовым, желтым и зеленым. Растения с розовыми плодами были стерильными, с желтыми плодами — слабофертильными (с 1—3 семенами в одном плоде), а с зелеными плодами — удовлетворительно фертильными (с 18—30—40 семенами в одном плоде).

Фертильный гибрид *L. esculentum* × *L. peruvianum* сравнительно легко скрещивается с *L. esculentum*, когда культурный вид используется в качестве материнского родителя. В обратном направлении гибридизация безуспешна.

При гибридизации в первом направлении получены гибриды типа *L. esculentum*, но без характерных для него редко расположенных волосков на стеблях. Гибридные растения имели красные, желтые или желто-зеленые плоды и проявляли толерантность к ВТМ.

Морфологические и другие особенности сесквидиплоида *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$) — № 62

Ранее было отмечено, что при скрещивании *L. esculentum* ($2n=48$) с *L. peruvianum* ($2n=24$) получились стерильные растения-сесквидиплоиды ($2n=36$) — № 62, имеющие по несколько бессемянных плодов (рис. 33).

Стерильность сесквидиплоидных растений, полученных из тетраплоидного *L. esculentum* и диплоидного *L. peruvianum*, изучалась Rick и Butler (1956), которые отмечают отсутствие данных по преодолению стерильности. Позднее Soost (1954, 1955, 1958) изучал те же сесквидиплоиды и сообщил, что получил семена при самоопылении сесквидиплоидных растений, но так как растения, которые развились из этих семян, оказались похожими на *L. peruvianum*, автор допускает, что опыление произошло пылью *L. peruvianum* посредством пчел, так как вблизи сесквидиплоидных растений находились и растения *L. peruvianum*, а опыленные цветки не были изолированы. В то же время Elliot (1958) отмечает, что, хотя стерильность и обычное явление для сесквидиплоидов, обязанное несбалансированному составу гамет, а также несбалансированному физиологическому и генетическому составу, из этого правила имеется большое число исключений, которые указывают на возмож-

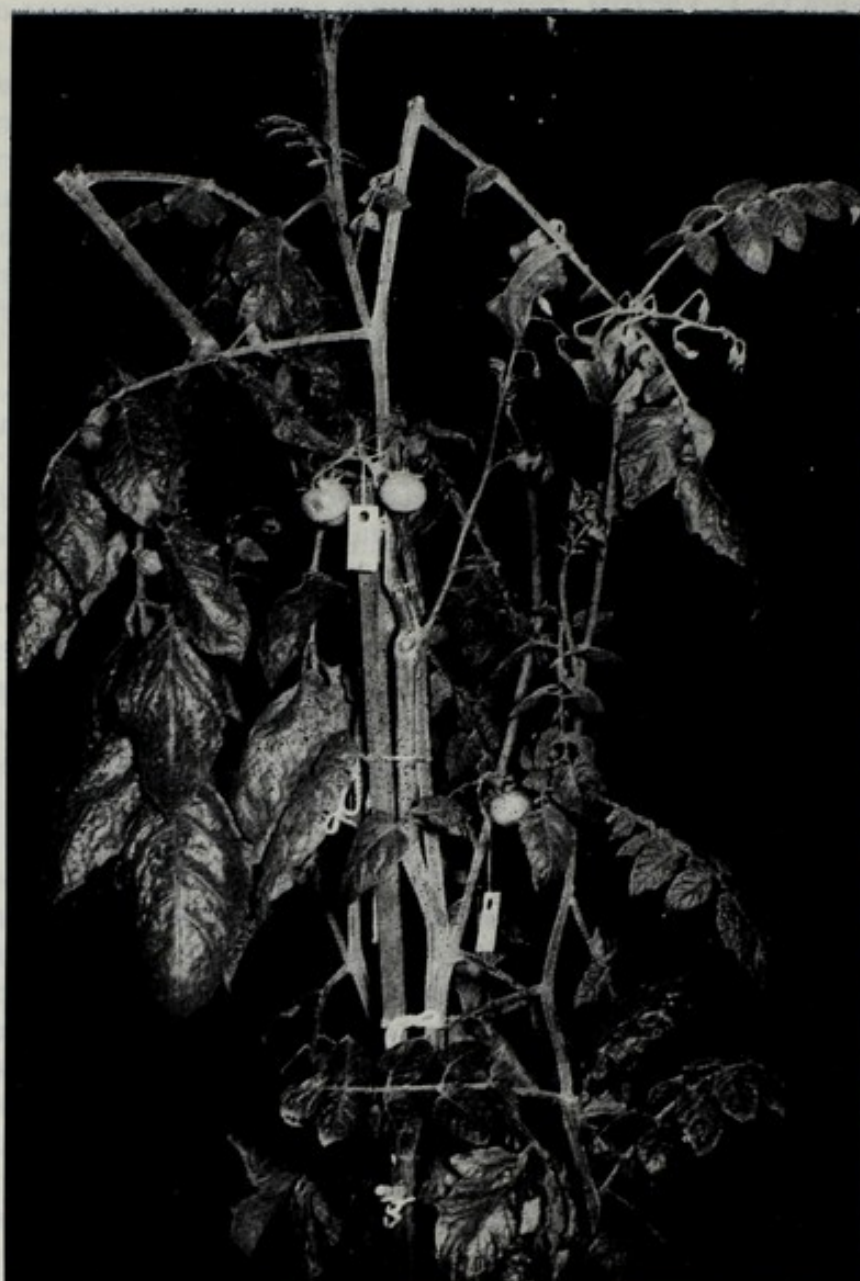


Рис. 33. F₁— *L. esculentum* × *L. peruvianum* (2n=36)

ности получения фертильных триплоидов. Подобные случаи наблюдались у *Aster* (Avers, 1954), *Solanum tuberosum* (Swaminathan, Howard, 1953) и др. Для сесквидиплоидов, созданных в роде *Lycopersicon*, нам не известны данные о получении фертильных растений.

Для преодоления стерильности сесквидиплоидов был использован метод вегетативного размножения с черенками, который был применен для преодоления стерильности межвидовых диплоидных гибридов *L. esculentum* × *L. peruvianum* (2n=24). После трехкратного последовательного укоренения черенков из первоначально полученного сесквидиплоидного растения постепенно увеличилось плодообразование и образование семян. Некоторые из сесквидиплоидных растений имели даже почти нормальное плодообразование (рис. 34). Большая часть плодов, однако, была партенокарпической, но

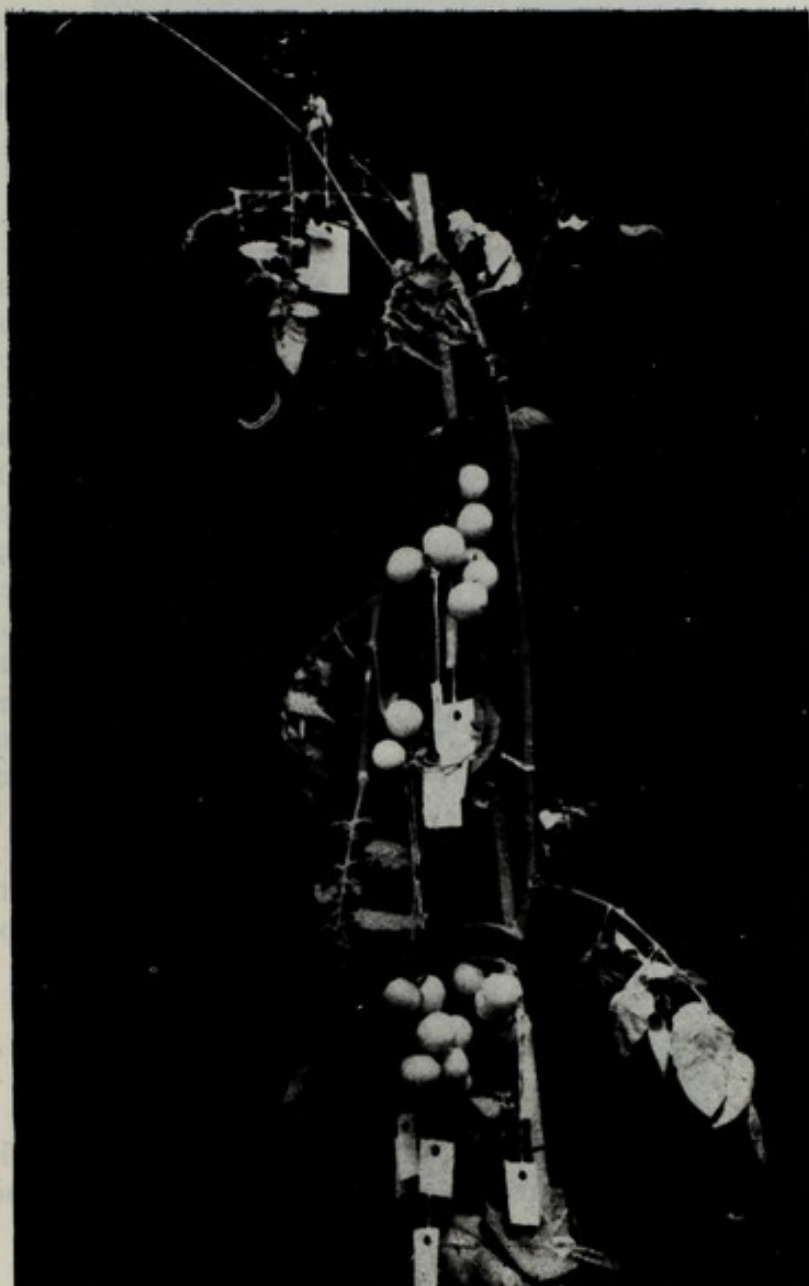


Рис. 34. V_3 — *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$)

наряду с этим наблюдались плоды, в которых содержалось одно или два нормально развитых семени. Из этих семян в V_3 —*L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$) развились абсолютно стерильные растения, которые отличались от исходного.

Цитологические исследования сесквидиплоидных растений показали, что в семяпочках во время гетеротипного деления мегаспоровой материнской клетки имеется 3—5 унивалентных хромосом, которые распределяются неравномерно в дочерних клетках. В этом случае яйцеклетки схожих зародышевых мешков обладают двумя, тремя или большим числом добавочных хромосом, что является предпосылкой для образования полисомных эмбрионов после оплодотворения. В ПМК в диакинезе формируется самое большее одна квадριвалентная, три тривалентных, девять бивалентных и пять унива-

лентных хромосом. Однако после гетеротипного деления в значительном числе пыльцевых материнских клеток наблюдаются хромосомные наборы, имеющие по 18 хромосом (Георгиева, Молхова, Николов, Андреева, 1962).

Скрещиваемость сесквидиплоида № 62

При изучении скрещиваемости сесквидиплоидов в качестве опылителей использовались *L. peruvianum*, сорта: Пловдивска консерва, Идеал, Комет и Заря, детерминантная Линия 49, Линия Б, Пловдивска консерва ($2n=48$) и смешанная пыльца из перечисленных сортов с участием или без участия собственной пыльцы. Полученные результаты отражены в табл. 25. Видно, что сесквидиплоид скрещивается с *L. peruvianum*, но это скрещивание не имеет значения для селекции, так как получаются гибриды типа *L. peruvianum*. При опылении сесквидиплоида пыльцой отдельных сортов семена образовались только при скрещивании с линиями 49, Б и сортом Идеал (от 6,45 до 11,10%). Плоды с семенами получились также при опылении сесквидиплоида смешанной пыльцой сортов без и с участием собственной пыльцы сесквидиплоида, а также при опылении сесквидиплоида смешанной пыльцой сортов и пыльцой *L. esculentum* ($2n=48$) или только пыльцой *L. esculentum* ($2n=48$). Самый высокий процент плодов с семенами (22,20) получился при скрещивании сесквидиплоида со смешанной пыльцой из перечисленных сортов при участии собственной пыльцы и пыльцы *L. esculentum* ($2n=48$). При этом получилось два растения: диплоидное, фертильное — № 320 (рис. 35) и тетраплоидное, полустерильное — № 303. Первое растение представляет большой интерес для селекции томатов, поэтому рассмотрим его особенности и его потомство.

№ 320 (№ 62 × № 62 + смешанная пыльца сортов + *L. esculentum*) ($2n=48$)

Диплоидный фертильный гибрид № 320 по типу был похож на *L. esculentum*, но с некоторыми проявлениями химерной наследственности.

Таблица 25

Скрещиваемость сесквидиплоида № 62 с пыльцой сортов томатов, тетраплоидной и смешанной пыльцой

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Безуспешные скрещивания (%)	Плоды с семенами (%)
№ 62 × <i>L. peruvianum</i>	28	50,00	50,00
№ 62 × Пловдивска консерва	32	100,00	—
№ 62 × Линия 49	54	88,90	11,10
№ 62 × Линия Б	36	91,67	8,33
№ 62 × Идеал	31	93,55	6,45
№ 62 × Комет	40	100,00	—
№ 62 × Заря	40	100,00	—
№ 62 × смешанная пыльца сортов	364	96,43	3,57
№ 62 × № 62 + смешанная пыльца сортов	116	90,00	10,00
№ 62 × № 62 + смешанная пыльца сортов + <i>L. esculentum</i> ($2n=48$)	127	77,80	22,20
№ 62 × <i>L. esculentum</i> ($2n=48$)	165	86,67	13,33



Рис. 35. № 320 — фертильное диплоидное растение в F_1 , полученное при опылении *L. esculentum* \times *L. peruvianum* ($2n=36$) смешанной пылью различных сортов томатов + собственная пыльца + *L. esculentum* ($2n=48$)

Первое соплодие имело красные плоды, но не типичный для томатов ярко-красный цвет, а более темный и матовый. Второе соплодие образовало два плода также с матово-красным цветом и четыре — матово-желто-красного цвета. Плоды остальных соплодий были желтыми и желто-красными. Как желтый, так и красный цвет имели матовый оттенок.

Плоды № 320 нормально осеменены, а семена — нормально развиты.

F_2 — № 320. При проращении наблюдалось некоторое число семян (от 1 до 4%), которые проявляли особенности, характерные для межвидовой гибридизации: некоторые из семян погибли, другие проросли, но молодые растения были без семядолей, у третьих проросшие семена образовали прозрачные толстые бесхлорофильные ростки, которые погибли и пр. Разнообразие

Таблица 26

Особенности потомства от одного плода из F_2 — BC_1 (F_2 — № 320)

№ растения	Габитус	Число лепестков венчика (варьирование)	Среднее число плодов в одном соцветии	Особенности плодов		
				Средний вес плодов (г)	окраска	поверхность, камерность
320-1	детерминантное	7—13	4	50	оранжевые	гладкая трехкамерные
320-2	индетерминантное	6	4	28	оранжевые	гладкая двухкамерные
320-3	индетерминантное	7—9	4	50	красные	ребристая многокамерные
320-4	детерминантное	7—9	6,5	32	красные с желтыми пятнами	гладкая трехкамерные
320-5	индетерминантное	5—6	5,5	25	красные с желтыми пятнами	гладкая трехкамерные
320-6	индетерминантное	5—6	4,5	20	желто-красные	гладкая двухкамерные
320-7	индетерминантное	6—7	4	21	оранжевые	гладкая многокамерные
320-8	индетерминантное	7—13	5,5	22	темно-оранжевые	ребристая многокамерные
320-9	детерминантное	6	6	25	желто-красные	гладкая двухкамерные
320-10	индетерминантное	5	6,5	26	оранжевые	гладкая двухкамерные
320-11	индетерминантное	8	7	28	оранжевые	ребристая многокамерные
320-12	детерминантное	5	4,5	30	желто-красные	гладкая двухкамерные
320-13	детерминантное	6—7 с зелено-желтыми лепестками	6,5	22	желто-зеленые	ребристая многокамерные

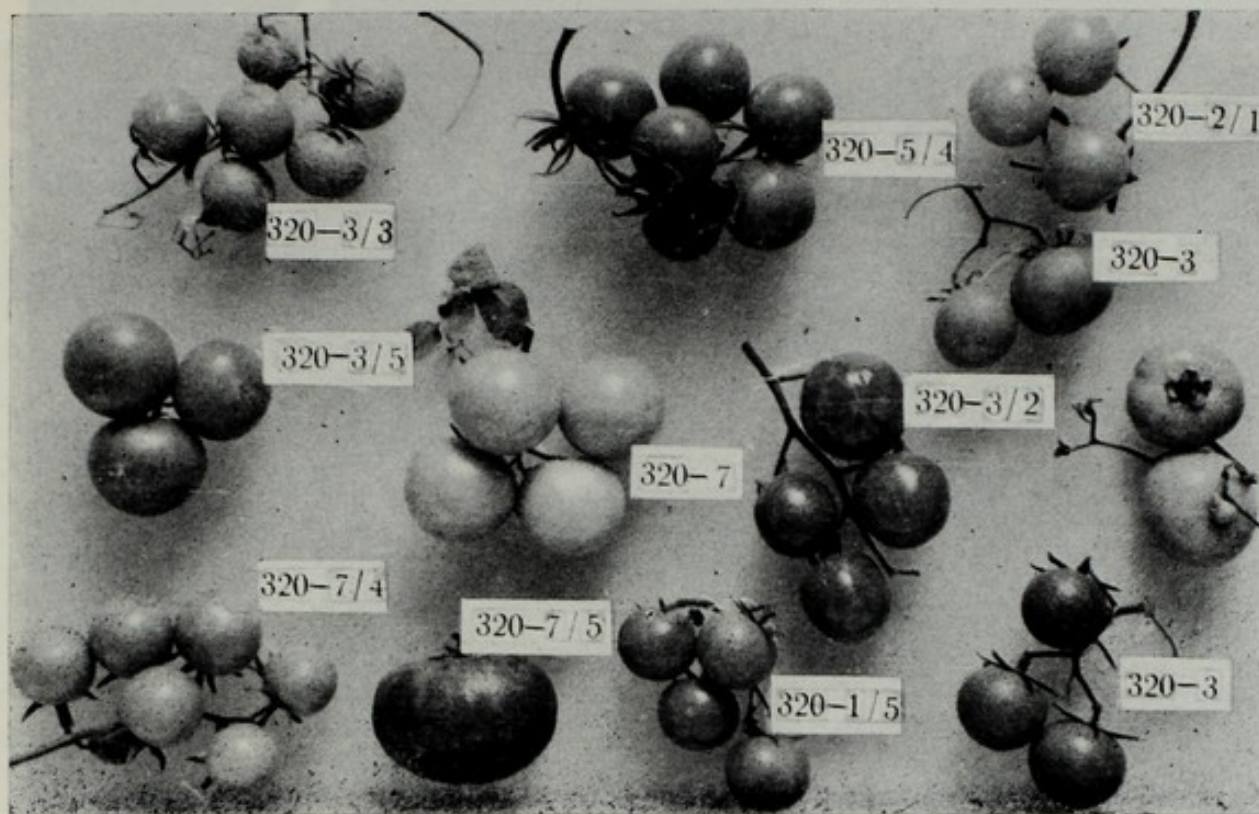


Рис. 36. Разнообразие плодов потомства F_2 — BC_1 — *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$)
 × собственная пыльца + *L. esculentum* (различные сорта) + *L. esculentum* ($2n=48$)

растений проявилось еще в фазе рассады. Различия относятся к габитусу и темпам роста и развития. Особенности растений при полном развитии и созревании плодов отражены в табл. 26. Видно, что по отношению к габитусу больше индетерминантных растений. Неожиданно большое число детерминантных растений обязано, по-видимому, каким-то модифицирующим факторам, или мутационному процессу, так как индетерминантный габитус имеет доминантный характер. Число лепестков варьирует от 5 до 13. Одно из гибридных растений (320—13) отличается зелено-желтыми лепестками, что, вероятно, обязано фактору *ch* (*chartreuse*) (Clayberg et al., 1966) и происходит от генетического потенциала *L. peruvianum*, а другие растения — хлорозольными листьями (*nd* — *netted*) (Clayberg et al., 1960, 1960a). У некоторых из растений наблюдались и фасцированные многокамерные плоды, что указывает на наличие генетического фактора *f* (*fasciated*) (Butler, 1952), характерного для генетического потенциала *L. esculentum*. Этот признак был наиболее сильно выражен у № 320-8. Разнообразие форм и окрасок было исключительно большим (см. табл. 26, рис. 36). Кроме того, некоторые из растений имели признаки, характерные для отдельных сортов, использованных при гибридизации в качестве отцовских родителей, из чего можно предположить, что это обстоятельство обязано полиспермному оплодотворению. Но так как подобное явление мы наблюдали только в этом случае, определенное заключение сделать нельзя.

В потомстве, выращенном из семян другого плода № 320, установилось подобное же разнообразие, но по отношению к пигментам оно было обогащено растениями с розовыми плодами или с хлорофильной недостаточностью.



Рис. 37. Гибридные растения в F_2 — *L. esculentum* \times *L. peruvianum* ($2n=36$) \times собственная пыльца + *L. esculentum* (различные сорта) + *L. esculentum* ($2n=48$) с хлорофильной недостаточностью

Пигментное разнообразие гибридных потомств обязано пигментным системам культивируемого вида *L. esculentum* и *L. peruvianum*, контролирующимся значительным числом генетических факторов, которые будут рассмотрены в другом разделе труда.

Все исследованные растения в F_2 — № 320 были диплоидны и фертильны, за исключением одного растения — полностью стерильного — и одного тетраплоидного — полустерильного. Цитологическими исследованиями установлено, что стерильное растение имеет неправильное репродуктивное деление. При изучении ПМК было найдено в среднем 18% клеток с запоздалыми остаточными хромосомами, 2,5% клеток с мостиками и 6% клеток с неправильно распределенными хромосомами по полюсам. Остаточные единичные хромосомы наблюдались и в других растениях F_2 — № 320, но это не отражалось на осеменении плодов; оно было почти нормальным. Растения с хлорофильной недостаточностью были, однако, полностью стерильны (рис. 37).

Химические исследования

Плоды значительной части растений в F_2 — № 320 были анализированы на содержание сухого вещества (сушка в термостате при 150°C), кислотность (титрование 0,1 NaOH), сахара (по микрометоду Hagedorn, Jen-

sen). В плодах было определено и количество витамина С по методу Tillman. В табл. 27 приведены данные проведенных исследований. Видно, что химические показатели отдельных гибридных растений варьируют в достаточно широких пределах, а у некоторых растений достигают очень высоких значений. В качестве примера можно указать на сухое вещество плодов в гибридах № 320-3/3 — 14,02%, № 320-7/4 — 12,34%, № 320-2 — 11,76% и др., в то время как сухое вещество у *L. peruvianum* составляет 9,39%, у *L. esculentum* (2n=48) — 8,11%, у сесквидиплоида — 8,01%, а у сортов, участвовавших в гибридизации — от 5 до 7,5%.

Таблица 27

Химический состав плодов родительских растений и F₂ — № 320

Исходные материалы и гибриды	Сухое вещество (%)	Витамин С (mg/%)	Сахара (%)			Кислотность (в пересчете на яблочную)
			перед инверсией	после инверсии	сахароза	
<i>L. peruvianum</i>	9,39	56,90	0,48	2,82	2,22	0,89
<i>L. esculentum</i> (2n=48)	8,11	34,64	3,00	3,10	0,09	0,69
№ 62	8,01	31,21	2,30	3,00	0,67	0,41
№ 320-1	7,48	38,76	3,00	3,00	0,00	0,38
№ 320-2	11,76	25,04	2,00	2,22	0,20	0,75
№ 320-2/1	8,30	47,33	2,90	2,90	0,00	0,55
№ 320-2/4	7,09	32,59	2,70	3,70	0,95	0,27
№ 320-2/6	8,44	29,59	3,04	3,54	0,48	0,35
№ 320-3	11,01	30,72	5,16	5,58	0,40	0,62
№ 320-3/3	14,02	56,25	2,80	3,70	0,86	0,47
№ 320-3 5	8,91	32,14	1,80	1,80	0,00	0,36
№ 320-3/6	8,80	7,89	2,70	5,70	1,90	0,53
№ 320-3/8	11,52	33,26	3,42	3,44	0,02	0,58
№ 320-3/10	9,96	46,82	1,82	3,00	1,12	0,69
№ 320-5	9,29	35,50	3,70	3,47	0,04	0,62
№ 320-5/4	10,14	33,68	5,00	5,90	0,86	0,56
№ 320-7	7,08	85,66	2,62	2,64	0,02	0,41
№ 320-7/4	12,34	35,50	5,00	5,04	0,04	0,69
№ 320-7/8	10,34	44,35	3,04	3,08	0,04	0,69
№ 320-9	9,20	23,67	3,66	3,89	0,22	0,62
№ 320-11	8,26	46,31	3,32	3,54	0,21	0,52
№ 320-12	10,46	32,31	3,12	3,14	0,02	0,55
№ 320-13	11,52	44,59	4,70	5,50	0,76	0,30

Содержание витамина С у значительного числа гибридов было более 40 mg%. Самое высокое содержание витамина С получено у гибрида № 320-7— 85,66 mg%. Такие случаи для плодов томатных растений очень редки. Согласно известным из литературы данным подобный результат получен Шивриной (1937) — в плодах одного сорта она обнаружила 78,02 mg% витамина С.

Плоды некоторых гибридов отличаются и высоким содержанием сахаров, которое у гибрида № 320-5/4 достигает 5,90%. При этом у большей части гибридов преобладают восстанавливающие сахара, а сахароза отсутствует или ее количество не превышает 1%. Исключение составляют гибриды № 320-3/6 с 1,90%, № 320-3/10 с 1,12% сахарозы и некоторые другие, что приближает их к *L. peruvianum*, в котором преобладает сахароза, а восстанавливающие сахара составляют 0,48%.

Выводы

1. Гибридизация между *L. esculentum* и *L. peruvianum* из-за несовместимости последнего является односторонней и трудно осуществляется при многократном опылении только в тех случаях, когда культурный вид использован в качестве материнского родителя. Получаются единичные семена, которые в большинстве случаев нежизнеспособны. Только в одном случае развилась промежуточная форма, у которой доминирующим типом был *L. peruvianum*.

2. При опылении цветков автотетраплоидных сортов томатов пыльцой *L. peruvianum* получают стерильные сесквидиплоиды *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$).

3. Скрещивание межвидового гибрида *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=24$) с *L. esculentum* ввиду самосовместимости культурированного вида может осуществляться только в тех случаях, когда *L. esculentum* использован как материнский родитель.

4. При опылении цветков стерильных сесквидиплоидов смешанной пыльцой различных сортов томатов, собственной пыльцой и пыльцой *L. esculentum* ($2n=48$) получено диплоидное, фертильное (№ 320) и тетраплоидное полустерильное растения. Опылением сесквидиплоидов пыльцой отдельных сортов семена не получены.

5. В потомстве фертильного гибрида № 320 (F_2) наблюдались особенности различных сортов томатов, использованных в гибридизации, что дает нам основание допустить, что процессом оплодотворения, при котором создан указанный гибрид, является полиспермия.

6. Потомство диплоидного гибрида № 320 в F_2 отличается исключительным разнообразием по габитусу растений, форме и размерам листьев, форме, размерам и окраске плодов и т.д.

7. Химическое исследование плодов (сухое вещество, сахара и витамин С) показало, что их содержания варьируют в широких пределах, а в некоторых растениях достигают значений, редких для томатной культуры. Преобладают восстанавливающие сахара, содержание которых в некоторых растениях достигает 5,90%. Сахароза очень часто отсутствует или ее меньше 1%. Содержание витамина С в плодах в одном растении достигает 85,66 mg%, а в других — 56,25; 47,33; 46,82 и т.д. до 7,89 mg%. Вообще, при химическом исследовании плодов растений в F_2 — № 320 установлено большое разнообразие (качественное и количественное) химических показателей, что соответствует большому морфологическому разнообразию отдельных гибридных растений и представляет последние как интересный материал для селекции томатной культуры.

L. esculentum Mill. × *L. chilense* Dun.

Дикорастущий вид *Lycopersicon chilense* Dun. отличается устойчивостью к табачной мозаике, закручиванию листьев, *Fusarium oxysporium* f. *lycopersici*, *Verticillium albo-atrum*. Исследования Holmes (1943) показывают, что устойчивость *L. chilense* к табачной мозаике передается на гибриды, полученные между *L. esculentum* и *L. chilense*. Kikuta и Frazier (1947), Frazier и Dennett (1949) получили сложные гибриды с участием

L. chilense, *L. hirsutum*, *L. peruvianum* и *L. pimpinellifolium*, которые были относительно устойчивы к табачной мозаике. Позднее Holmes (1954) изучал потомства фертильных линий, полученных Frazier и Dennett (1949), и установил высокий процент резистентных форм упомянутого вирусного заболевания, но исследованные потомства не были постоянными в отношении их устойчивости к ВТМ. Гибриды между *L. esculentum* и *L. chilense* изучали также Lesley, Lesley (1943).

Rick и Lamm (1955) также сообщают, что устойчивость ко многим болезням, включая и табачную мозаику, характерную для *L. peruvianum*, относится ко всему комплексу, в том числе и к *L. chilense*.

Табачная мозаика у томатов, проявляющаяся в наиболее легкой форме — мозаичных пятнах, уменьшает выход этой культуры на 10—15%. В других случаях, однако, главным образом в связи с температурой, питательным режимом и др., появляются тяжелые некрозы по стеблям, листьям и плодам. Поэтому вполне обоснованно вызван большой интерес к дикорастущим видам, устойчивым к этому заболеванию, — *L. peruvianum*, *L. chilense*, *L. hirsutum* и др.

Однако гибридизация между *L. chilense* и культивируемым видом *L. esculentum* часто затруднена самонесовместимостью *L. chilense* и односторонней межвидовой несовместимостью, установленной Lewis и Crowe (1958). Как первый, так и второй барьеры подробно изучались Martin (1961), который установил, что самонесовместимость *L. chilense* — типа *Nicotiana*, но один полигенный барьер усиливает барьер, обусловленный фактором *S*, и приводит к слабому развитию пылевой трубки и к бесплодию. Тот же исследователь установил, что односторонняя межвидовая несовместимость имеет тот же генетический контроль, что и самонесовместимость.

Совместимость между *L. esculentum* и *L. chilense* изучалась Rick и Lamm (1955), которые получили гибриды в F_1 из сорта Pritchard и одной линии *L. chilense* — LA-143, но через эмбриокультуру. Сделан вывод, что *L. chilense* является более удобным видом для гибридизации с *L. esculentum* по сравнению с *L. peruvianum*, поскольку методом эмбриокультур сравнительно легче могут получаться гибридные растения. Этот вывод целиком верен, если исходить из гибридизации *L. esculentum* с *L. peruvianum* на диплоидном уровне (Георгиева, Молхова, 1960). Гибридизация между *L. esculentum* ($2n=48$) и *L. peruvianum* ($2n=24$), однако, осуществима сравнительно легче: в результате создаются стерильные сесквидиплоиды, которые могут скрещиваться с диплоидными томатами, и по этой причине получается разнообразное по морфологическим и другим признакам потомство от диплоидных и анеуплоидных форм (Георгиева и др., 1962).

Наши исследования были направлены на установление возможности получения гибридов между *L. esculentum* и *L. chilense* без эмбриокультур и одновременно на изучение степени скрещиваемости в зависимости от сортов и линий *L. esculentum*, используемых в качестве материнских родителей. В нашу задачу входило также изучение генетических и цитогенетических особенностей гибридов *L. esculentum* × *L. chilense* в F_1 , F_2 и BC_1 (Георгиева, Цикова, 1968).

Семена *L. chilense* (Линия LA-458) происхождением Таспа (Перу) были получены из Калифорнийского университета. Исследования проводились с указанной линией *L. chilense* и сортами Рома и Сан Марцано, а также со стабилизированными линиями Б, № 209, № 252, № 224, № 232, № 20, № 270 и № 215 из коллекции Секции отдаленной гибридизации растений Института по генетике и селекции растений — София.

Скрещиваемость

При опылении *L. esculentum* (сорта и линии) пыльцой *L. chilense* получилось различное число семян в зависимости от родительской комбинации. Процент плодов с семенами от общего числа опыленных цветков варьирует от 0 до 45,45 (табл. 28). Наиболее высокий процент плодов с семенами получен при скрещивании линии 224 с *L. chilense*. Число семян в плоде в среднем варьирует от 1 до 2,20, причем более высокое среднее число семян — также в комбинации Линия 224 × *L. chilense*.

Таблица 28

Скрещиваемость *L. esculentum* (сорта и линии) с дикорастущим видом *L. chilense*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Безуспешные скрещивания (%)	Плоды с семенами (%)	Среднее число семян в плоде	Проросшие семена (%)
Рома × <i>L. chilense</i>	40	85,00	15,00	1,50	50,00
Сан Марцано × <i>L. chilense</i>	20	80,00	20,00	1	50,00
Линия Б × <i>L. chilense</i>	30	93,34	6,66	1	52,00
Линия 209 × <i>L. chilense</i>	46	91,30	8,70	1	0
Линия 252 × <i>L. chilense</i>	40	85,00	15,00	1,50	50,00
Линия 224 × <i>L. chilense</i>	22	54,55	45,45	2,20	85,00
Линия 232 × <i>L. chilense</i>	22	100,00	—	—	0
Линия 20 × <i>L. chilense</i>	24	75,00	25,00	2,00	0
Линия 270 × <i>L. chilense</i>	20	90,00	10,00	2,00	0
Линия 215 × <i>L. chilense</i>	36	87,50	12,50	2,00	33,30
Всего <i>L. esculentum</i> × <i>L. chilense</i>		84,169	15,831	1,42	

Как правило, все гибридные семена были намного крупнее семян материнских родителей, но доля проросших семян варьировала от 0 до 85,5%. В непроросших семенах в большинстве случаев наблюдались более или менее оформленные зародыши, погибшие на различных стадиях эмбрионального развития, что, очевидно, обусловлено дисгармонией между развивающимися зародышами и материнской средой. В наших исследованиях, как видно из табл. 28, гибридные семена, полученные из некоторых комбинаций (Линия 209 × *L. chilense*, Линия 232 × *L. chilense*, Линия 20 × *L. chilense*, Линия 270 × *L. chilense*) не прорастали независимо от того, что обладали хорошо развитыми зародышами. В других комбинациях процент всхожести семян был хорошим, а в третьих — удовлетворительным. Эти данные дают нам основание считать, что возможность получения жизнеспособных зародышей при гибридизации *L. esculentum* и *L. chilense* не мала в том случае, если использовать в качестве материнских родителей большее число сортов или линий *L. esculentum*. Очевидно, физиологическая реакция между *L. chilense* и культивированным видом различна у отдельных представителей последнего, использованных в качестве материнского родителя.

F₁ — *L. esculentum* × *L. chilense*

Гибридные растения в F₁ были получены от комбинации Рома × *L. chilense*, Сан Марцано × *L. chilense*, Линия Б × *L. chilense*, Линия 252 × *L. chilense*, Линия 224 × *L. chilense* и Линия 215 × *L. chilense*.

Гибридные растения F_1 — Линия 224 \times *L. chilense* составляли наибольшее число. По морфологическим признакам они приближаются к *L. chilense*, но с заметным гетерозисным эффектом (средняя высота в условиях теплицы — 1,95 м). Листья изрезаны, как у *L. chilense*, но крупнее, соцветия расположены через три листа на длинных черешках, ветвятся вилообразно. Число плодов в соплодии меняется от 2 до 6. В F_1 — Линия 224 \times *L. chilense* насчитывалось в среднем 13,3 плодов со средним числом семян 18,6 (табл. 29). Зрелые плоды имеют вишневидную форму и темно-желтый цвет.

Таблица 29

Фертильность и другие особенности гибридов F_1 — *L. esculentum* \times *L. chilense*

Гибриды	Исследованные растения (шт.)	Средняя высота растений (м)	Среднее число плодов в одном растении	Средний вес плода (г)	Среднее число семян в плоде
Рома \times <i>L. chilense</i>	2	2,05	3,5	2,88	3,5
Сан Марцано \times <i>L. chilense</i>	1	1,92	—	—	—
Линия Б \times <i>L. chilense</i>	1	1,78	—	—	—
Линия 252 \times <i>L. chilense</i>	2	1,85	—	—	—
Линия 224 \times <i>L. chilense</i>	6	1,95	13,5	3,02	18,6
Линия 215 \times <i>L. chilense</i>	2	1,69	—	—	—

Гибридные растения от других гибридных комбинаций, за исключением F_1 — Рома \times *L. chilense*, не образовали плодов (см. табл. 29). Заслуживает внимания тот факт, что гибридные плоды в отмеченных комбинациях из-за особенностей генетической системы самонесовместимости образовались только после опылений, проведенных весной (апрель) между отдельными растениями. Из более поздних цветков плоды не получились, несмотря на систематические опыления. В этом случае все гибридные растения, которые начинали цвести в июне, не образовывали плодов и семян, несмотря на высокий процент жизнеспособной пыльцы (F_1 — Сан Марцано \times *L. chilense* и линии Б, 252 и 215 \times *L. chilense*).

F_2 — *L. esculentum* \times *L. chilense*

В F_2 — *L. esculentum* \times *L. chilense* было выращено 62 растения из гибридов, полученных при скрещивании Линии 224 и сорта Рома с *L. chilense*. В потомстве как одной, так и другой гибридной комбинации наблюдалось исключительно большое разнообразие форм по мощности и общему развитию гибридных растений, размерам, форме и окраске листьев, а также по размерам и форме цветков.

Вместе с мощными растениями с крупными темно-зелеными листьями и слабо изрезанными листовыми сегментами типа листьев *L. esculentum*, наблюдались растения того же типа, но со светло-зелеными и почти цельнокрайными листовыми сегментами, третьи были с очень редко расположенными листовыми сегментами, четвертые — с часто расположенными листовыми сегментами, пятые — с листьями типа *L. chilense*: с тонкими нежными стеблями, серо-зелеными узкими листьями и сильно рассеченными листовыми сегментами. Между этими основными типами имелись промежуточные формы,

растения со значительными отклонениями формы листьев от исходных видов, а также карликовые формы.

В цветках также наблюдалось разнообразие, которое выражалось в наличии обычных по форме и размерам для *L. esculentum* цветков и различных вариаций вплоть до фасцированных цветков с 10—12 лепестками, 10 тычинками, одним пестиком и одним столбиком. Среди них были найдены цветки с сильно суженными и удлинненными органами, а также с сильно укороченными органами.

Жизненность пыльцы в исследованных растениях варьировала от 8,4 до 89,8% (табл. 30). Как летом, так и осенью, когда растения были перенесены в теплицу, плоды не получились в результате самоопыления, а только при скрещивании отдельных растений.

Таблица 30

Жизненность пыльцы

Исходные виды и гибриды	№ растения	Число исследованных пылевых зерен	Жизнеспособность (%)
<i>L. esculentum</i> — Линия 224		980	86,2
<i>L. chilense</i>		1132	56,9
F ₁ — Линия 224 × <i>L. chilense</i>		624	84,1
F ₂ — Линия 224 × <i>L. chilense</i>	1	663	89,8
	2	572	88,4
	3	610	87,2
	4	934	62,1
	5	587	50,9
	6	795	27,8
	7	1251	8,4

Цитогенетические исследования

Результаты исследований мейотического деления в ПМК для F₁ — *L. esculentum* (Линия 224) × *L. chilense* приведены в табл. 31. Неправильности в протекании мейоза в ПМК распределяются по отдельным фазам таким образом: в диакинезе хромосомные ассоциации преимущественно бивалентны с небольшой долей унивалентных (8,4%); в I М и II М было установлено соответственно 16,6 и 15,8% ПМК с хромосомами вне метафазной пластинки; в I А и II А — 6,9 и 11,9% ПМК с отстающими по веретену хромосомами, а в тетрадной стадии — 5,8% полиад.

Сравнительно небольшой процент нарушений мейотического деления в ПМК гибридов F₁ — *L. esculentum* (Линия 224) × *L. chilense* говорит о гомоложности больших участков хромосом обоих видов, в результате чего и получается высокий процент жизнеспособной пыльцы (84,1%).

Большое морфологическое разнообразие в F₂ соответствует и разнообразию в протекании мейоза в ПМК.

При исследовании семи из наиболее сильно различающихся габитусом растений в F₂ жизненность пыльцы оказалась в пределах от 8,4 до 89,8% (см. табл. 31). У трех из этих растений, выбранных по экстремальным и средним значениям жизненности пыльцы, было исследовано протекание мейотического деления в ПМК.

Таблица 31

Частота неправильностей мейоза гибридов F₁ и F₂ — *L. esculentum* × *L. chilense*

Гибриды		F ₁ — Линия 224 × <i>L. chilense</i>	F ₂ — Линия 224 × <i>L. chilense</i>		
№ растения			7	5	3
2п		24	24	24	24
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	168	164	95	112
	ПМК с унивалентами (шт.)	20	65	17	6
	ненормальные ПМК (%)	8,4	39,6	17,9	5,6
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	180	430	160	73
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	30	210	40	6
	ненормальные ПМК (%)	16,6	48,8	25,0	8,2
I анафаза	исследованные ПМК (шт.)	131	158	132	475
	ПМК с отстающими хромосомами (шт.)	9	68	37	6
	ненормальные ПМК (%)	6,9	43,0	28,0	1,2
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	138	50	98	178
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	23	19	28	38
	ненормальные ПМК (%)	15,8	47,5	28,5	21,3
II анафаза	исследованные ПМК (шт.)	131	82	72	106
	ПМК с отстающими хромосомами (шт.)	13	33	25	27
	ненормальные ПМК (%)	11,9	40,9	34,7	25,5
Тетрады	исследованные ПМК (шт.)	104	306	112	86
	ПМК с полиадами (шт.)	6	110	19	11
	ненормальные ПМК (%)	5,8	32,3	16,9	12,7
В среднем ненормальных ПМК (%)		11,7	42,4	24,8	9,1
Жизнеспособная пыльца (%)		84,1	8,4	50,9	87,2

Как видно из табл. 31, растение № 7, имеющее 8,4% жизнеспособности пыльцы и высокую стерильность, оказалось с сильно нарушенным мейозом. В диакинезе 39,6% ПМК имеют по 4 и 6 унивалентов. В I М и II М наблюдалось соответственно 48,8 и 47,5% ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры. В I А и II А, соответственно, 43,0 и 40,9% ПМК были с отстающими по делительному веретену хромосомами. В тетрадной стадии 32,3% ПМК были с полиадами. Приблизительно 0,5% ПМК давали агглютинацию хроматина в I М.

У растения № 5 с жизнеспособностью пыльцы 50,9% установилось сравнительно равномерное распределение нарушений мейотического деления в отдельных фазах. В диакинезе 17,9% ПМК были унивалентны, в I М и II М — соответственно 25,0 и 28,5% ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры, а в I А и II А — 28,0 и 34,7% ПМК были с отстающими по делительному веретену хромосомами. В тетрадной стадии 16,9% ПМК были с полиадами.

У растения № 3 с жизнеспособностью пыльцы 87,2% установился сравнительно малый процент ПМК с нарушениями мейоза. Характерным для этого расте-

Фертильность и другие особенности гибридов BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. chilense*)

BC_1	Линия 224 × (224 × <i>L. chilense</i>)	Линия 49 × (224 × <i>L. chilense</i>)	Линия 232 × (224 × <i>L. chilense</i>)
Число исследованных растений	3	2	2
Средняя высота растения (м)	1,52	1,37	1,49
Среднее число плодов в одном растении	18	7,5	11,5
Окраска плодов (число растений)	оранжевые 2 красные 1	1 1	1 1
Средний вес одного плода (g)	5,80	3,65	8,45
Среднее число семян в плоде	12,01	23,46	12,62

ния был малый процент ПМК с нарушениями в I М и I А (соответственно 8,2 и 1,2%), в то время как в II М и II А и тетрадной стадии ПМК с нарушениями значительно больше (21,3%, 25,5%, 12,7%). По характеру нарушения совпадают с нарушениями у других растений.

На фоне небольших нарушений фертильности в F_1 обнаруженное большое разнообразие в морфологии растений и протекании мейоза в F_2 можно объяснить отчасти неполной гомоложностью хромосом обоих видов, сильно развитой рекомбинативностью и возможными трансгрессиями.

Поскольку скрещиваемые виды имеют одинаковое число хромосом, конъюгация хромосом может быть нарушена вследствие структурных различий. Сравнительно небольшой процент ПМК с нарушениями в мейозе гибридов в F_1 может, однако, служить указанием гомоложности достаточно больших хромосомных участков между обоими видами.

При протекании мейотического деления в F_2 наблюдаются значительные изменения нарушений у отдельных растений вследствие рекомбинативных сочетаний при распределении хромосом в гаметах. Стерильность части растений в F_2 очевидно гаплонтна и обусловлена нарушением мейотического деления ПМК.

BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. chilense*)

При скрещивании F_1 — *L. esculentum* × *L. chilense* с *L. esculentum* установлена также односторонняя совместимость в тех случаях, когда *L. esculentum* использован как материнский родитель. Фертильность и некоторые другие особенности гибридов в BC_1 показаны в табл. 32. Влияние обратного скрещивания на самонесовместимость гибридов *L. esculentum* × *L. chilense* подробно рассмотрено Martin (1961a), поэтому мы не считаем нужным останавливаться на этом вопросе. Кроме того, самонесовместимость как свойство видов подрода *Eriopersicon* рассмотрена в другом месте труда. Здесь же можно только отметить, что в BC_1 фертильность гибридов еще удовлетворительна, следовательно, *L. chilense* можно без особых затруднений использовать в селекции томатов.

Выводы

1. Культигенный вид *L. esculentum* сравнительно легко скрещивается с *L. chilense* без использования эмбриокультур и других дополнительных средств. Надежность скрещивания можно обеспечить использованием большего числа сортов и линий в качестве материнских родителей.

2. Прорастаемость гибридных семян у некоторых комбинаций варьирует от 33,30 до 85,50%, а у других комбинаций гибридные семена вообще не прорастают. В непроросших гибридных семенах наблюдаются зародыши, погибающие на различных стадиях эмбрионального развития, по всей вероятности, из-за дисгармонии между ними и материнскими растениями.

3. В F_1 гибридные семена получены только после весеннего цветения (апрель), когда растения находились в стадии интенсивного роста, и при перекрестном опылении.

4. В F_2 получено большое разнообразие форм по морфологическим признакам, жизнеспособности пыльцы и нарушениям при протекании мейотического деления. Это разнообразие вероятно обусловлено неполной гомоложностью хромосом, структурными различиями в хромосомах обоих видов, высокой степенью рекомбинативности и возможными трансгрессиями.

5. Обратные гибриды с *L. esculentum* осуществляются легко, когда *L. esculentum* взят в качестве материнского родителя. Фертильность BC_1 создает возможность для использования *L. chilense* при селекции томатов.

L. esculentum Mill. × *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl.

Дикорастущий вид *L. hirsutum typicum* является одним из наиболее интересных видов подродовой категории *Eriopersicon*. Он устойчив к ВТМ, контролированному *Tm*, *Tm2*, и *Tm2²*, септориозу, фитофторозу (*Ph*) и др. Кроме того, обладает генетическим фактором *B*, контролирующим синтез β -каротина.

Гибридизация между *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum* изучалась Porte, Doolittle и Wellman (1939), Alexander, Lincoln и Wright (1942), McArthur и Chiasson (1947), Ивановой (1954), Брежневым и Батыгиной (1954), Sawant (1955), Линденом (1960, 1962), Соловьевой (1970), Махаловой (1970), которые установили одностороннюю совместимость между обоими видами в тех случаях, когда культигенный вид использовался в качестве материнского родителя.

Наши исследования были направлены на изучение взаимоотношений между *L. hirsutum typicum* и другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*, но наиболее подробно мы изучали генетическое родство между культигенным видом *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum* на основе скрещиваемости этих видов, мейоза и фертильности гибридов.

Гибридизация проводилась с *L. hirsutum typicum* № 127, 826, происхождением из Перу, из коллекции Центральной станции в Белтсвилле (США), *L. hirsutum* var. *glabratum* № 134, 417, происхождением из Эквадора, *L. peruvia-*

num, № 128, 657, происхождением из Перу, *L. peruvianum* var. *dentatum*, № 128, 655, происхождением из Чили, репродукция той же станции, *L. peruvianum* var. *humifusum*, № 7,763, происхождением из Перу, репродукция ВИР СССР (Майкоп), *L. chilense* — LA=458, происхождением из Тасна (Перу), и *L. peruvianum* var. *glandulosum* — № 366, происхождением из Санта (Перу), репродукция Калифорнийского университета. В качестве представителя культивируемого вида был использован сорт Рома. Галапагосская форма *L. pimpinellifolium* — *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) была получена из коллекции Секции „Гетерозис“ при Институте по генетике и селекции растений, София.

Гибридизация проводилась в двух направлениях, главным образом в апреле, мае и октябре, когда обычно получают наилучшие результаты.

Скрещиваемость

Данные по исследованию скрещиваемости между *L. hirsutum* *typicum* и другими видами рода *Lycopersicon* показаны в табл. 33. Видно, что между *L. hirsutum* *typicum* и *L. esculentum* существует очень хорошо выраженная односторонняя совместимость, когда *L. esculentum* использован как материнский родитель. Эти результаты, по-видимому, связаны с тем, что пыльцевая трубка *L. hirsutum* *typicum* достигает зародышевого мешка *L. esculentum*, и осуществляется оплодотворение, в то время как в обратном направле-

Таблица 33

Скрещиваемость *L. hirsutum* *typicum* с *L. esculentum* и другими видами и разновидностями рода *Lycopersicon*

Комбинации	Число опыленных цветков	Получено плодов с семенами (%)	Число семян в одном плоде (варьирование)	Проросшие семена (%)
<i>L. esculentum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	48	10,42	3—18	65,50
ppn × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	40	37,50	2—11	47,75
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	29	6,86	12—32	85,70
<i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	60	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	60	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	50	—	—	—
<i>L. chilense</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	50	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	50	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. esculentum</i>	45	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × ppn	42	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. peruvianum</i>	50	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	49	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	44	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. chilense</i>	41	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i>	40	—	—	—
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	35	—	—	—

нии это невозможно из-за ингибирования роста пыльцевой трубки; последнее установлено при изучении гибридизации между самосовместимыми и самонесовместимыми видами рода *Lycopersicon* (см. табл. 33). Процент плодов с семенами, полученными при этой гибридизации, невысок, число семян в плоде варьирует в широких пределах, а всхожесть семян очень хорошая. Подобные результаты получены и при изучении взаимоотношений между галапагосской разновидностью *L. pimpinellifolium* — *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) и *L. hirsutum typicum*. Между видами подродовой категории *Eriopersicon* и *L. hirsutum typicum* установлена двусторонняя несовместимость, за исключением *L. hirsutum* var. *glabratum*, который скрещивается с *L. hirsutum typicum* в тех случаях, когда использован как материнский родитель — образуется значительное число семян с высоким процентом всхожести (см. табл. 33). В обратном направлении, когда *L. hirsutum typicum* используется как материнский родитель, гибридизация безуспешна. Это обусловлено тем, что *L. hirsutum* var. *glabratum* является единственным самосовместимым видом в подроде *Eriopersicon*, и при взаимоотношениях его с самонесовместимыми видами, как в случае с *L. hirsutum typicum*, наблюдается тот же физиологический механизм (подавление роста пыльцевой трубки), который, как мы отмечали, характерен для гибридизации между самосовместимыми и самонесовместимыми видами рода *Lycopersicon*.

Взаимоотношения между *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* изучались Martin (1964), который также установил одностороннюю совместимость в направлении ♀ *L. hirsutum* var. *glabratum* × ♂ *L. hirsutum typicum*.

Морфологические особенности F₁ — *L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*

Гибридные растения в F₁ — Рома × *L. hirsutum typicum* отличаются сильно выраженным гетерозисным эффектом. Имеют высоту около 2 м, более крупные листья по сравнению с обоими исходными видами. Стебли густо опушенные, листовые сегменты такие же, как и у *L. hirsutum typicum*, но значительно крупнее. Варьируют по ширине и изрезанности. Соцветия простые и сложные, без прицветников или с ними. Величина цветков промежуточная. Плоды крупнее, чем у дикорастущего вида, густо опушенные, желтые и желто-зеленые, без характерной для *L. hirsutum typicum* зеленой прерывистой линии или с ней. При созревании плоды имеют различную величину. Это чаще всего обусловлено тем, что часть их партенокарпическая. Легко лопаются.

Мейоз

Мейоз гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* был исследован McArthur и Chiasson (1947) и Bohn (1951). Согласно первым авторам, гибриды цитологически мало отличаются от исходных родительских видов. Не установлено и особых различий в структуре гомологичных хромосом обоих видов. Sawant (1955) при цитологических исследованиях гибридов *L. esculentum* × *L. hirsutum* и *L. esculentum* × *L. hirsutum* var. *glabratum*, сравнивая те и другие, сделал вывод, что у второй гибридной комбинации частота хиазм большая, а пыльца обладает высокой фертильностью.

В наших исследованиях мейоза исходных видов и гибридов в F_1 установлено, что как у родительских видов, так и в гибридах мейоз протекает правильно. В диакинезе наблюдается почти нормальная конъюгация хромосом, за небольшим исключением образуются 12 бивалентов. В следующих фазах мейотического деления налицо незначительные отклонения в гибридах по сравнению с родительскими видами (табл. 34, вкладка I). Жизненность пыльцы в F_1 — от 70 до 90%.

В F_2 — *L. esculentum* × *L. hirsutum typicum* жизненность пыльцы варьировала от полной стерильности до 90—96%. Однако нарушения при протекании мейотического деления за небольшим исключением незначительны (табл. 35, вкладка II) и не соответствуют большому разнообразию растений относительно жизненности пыльцы. Часто наблюдаются растения, которые имеют более значительные изменения в мейотическом делении, но образуют пыльцу высокой жизненности по сравнению с растениями, которые показывают правильный мейоз. Эти факты свидетельствуют о том, что основной

Таблица 34

Мейоз в ПМК исходных видов и гибридов ($2n=24$)

Исходные виды и гибриды		<i>L. esculentum</i> — Пома	<i>L. hirsutum typicum</i>	F_1 — Пома × <i>L. hirsutum typicum</i>	F_2 — Пома × <i>L. hirsutum typicum</i>
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)			58	94
	ПМК с унивалентами (шт.)			1	3
	ненормальные ПМК (%)			1,7	3,2
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	267	363	441	821
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	9	5	13	29
	ненормальные ПМК (%)	3,3	1,4	2,9	3,5
I анафаза и телофаза	исследованные ПМК (шт.)	259	281	488	872
	ПМК с отстающими хромосомами (шт.)	2	3	16	34
	ненормальные ПМК (%)	0,87	1,1	3,3	3,9
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	186	223	514	726
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	3	5	12	28
	ненормальные ПМК (%)	1,6	2,2	2,3	3,9
II анафаза и телофаза	исследованные ПМК (шт.)	204	167	186	353
	ПМК с отстающими хромосомами (шт.)	—	—	7	14
	ненормальные ПМК (%)	0	0	3,8	4
Тетрады	исследованные ПМК (шт.)	203	191	138	250
	ПМК с микронуклеусами и полиадами (шт.)	1	1	4	7
	ненормальные ПМК (%)	0,5	0,5	2,9	2,8
В среднем ненормальных ПМК (%)		1,3	1,1	2,9	3,7

причиной стерильности гамет является образование несбалансированных дисгармонических комбинаций хромосомного материала. Эти комбинации различны у различных растений, благодаря рекомбинациям хромосом обоих видов, характерных для растений в F_2 .

Другой существенной особенностью гибридов в F_1 и F_2 является сильное варьирование данных по мейотическому делению при онтогенетическом развитии растений. По всей вероятности, определенное влияние оказывают температурные условия и фотопериодическая реакция.

Необходимо также отметить, что плодовитость и осемененность плодов не всегда наиболее высоки у растений с высокой жизненностью пыльцы. Часто обнаруживаются полностью бесплодные растения с высокой жизненностью пыльцы. Маловероятно, что причина этого явления кроется в неправильности женского гаметофита. По-видимому, репродуктивные барьеры имеют другой характер.

Фертильность гибридных растений

Данные по исследованию гибридов в F_1 и BC_1 отражены в табл. 35, из которой видно, что в F_1 — *L. esculentum* × *L. hirsutum typicum* с учетом отдаленности видов фертильность удовлетворительна. То же самое можно сказать и о BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*) в отдельных гибридных комбинациях.

Повторная гибридизация проделана с сортом Рома и линиями № 49 и № 540/12. Все растения из BC_1 из трех гибридных комбинаций отличаются гетерозисным эффектом по отношению к вегетативной массе. Особенности гибридов, затрагивающие листья, цветковые органы и плоды, отражены в табл. 36. Из этой таблицы видно, что около половины растений в BC_1 — Рома × Рома × *L. hirsutum typicum* (№ 70-53) по типу листьев промежуточные, листья примерно столько же растений — типа *L. esculentum* и только незначительная часть имеет листья, подобные листьям *L. hirsutum typicum*. Что касается опушения, то почти половина промежуточных по морфологическим

Таблица 35

Фертильность растений в F_1 и BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

Гибриды	Число исследованных растений	Число плодов в одном растении (варьирование)	Число плодов с семенами в одном растении (варьирование)	Число семян в одном плоде (варьирование (в одном растении))
F_1 — Рома × <i>L. hirsutum typicum</i>	25	13—54	8—45	3—11
BC_1 (№ 70-53) — Рома × (Рома × <i>L. hirsutum typicum</i>)	25	26—52	21—49	4—15
BC_1 (№ 70-54) — № 49 × (Рома × <i>L. hirsutum typicum</i>)	25	18—58	0—55	3—12
BC_1 (№ 70-57) — № 540/12 × (Рома × <i>L. hirsutum typicum</i>)	63	5—53	0—47	0—47

Таблица 36

Характер растений в BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

Потомства		№ 70-53	№ 70-54	№ 70-57
Число исследованных растений		28	26	22
Тип растения	<i>L. esculentum</i>	11	12	9
	<i>L. hirsutum typicum</i>	2	3	2
	промежуточные	15	11	11
Тип цветков	<i>L. esculentum</i>	16	18	17
	<i>L. hirsutum typicum</i>	12	8	5
	промежуточные	—	—	—
Тип столбиков	<i>L. hirsutum typicum</i>	6	7	4
	<i>L. esculentum</i>	22	19	18
Разнообразие гибридов по пигментам плодов	желтые	8	5	3
	оранжевые	9	10	8
	оранжевые с розовым внутри	7	6	6
	красные	1	1	2
	оранжево-красные	2	3	1
	розовые	1	1	2

Рис. 38. F₂ — BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*) — огромные цветки с вторичными мелкими лепестками, разделенными тычинками, и низкой жизнеспособностью пыльцы





Рис. 39. F_2 — BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*). Разделенные тычинки в стерильных и полустерильных крупных цветках

Таблица 37

Характер растений в F_2 — BC_1 — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

Потомства		№ 70-53	№ 70-54	№ 70-57
Число исследованных растений		152	633	237
Тип растений	<i>L. esculentum</i>	143	460	123
	<i>L. hirsutum typicum</i>	—	21	13
	промежуточные	5	149	101
	карликовые	4	3	—
Листья	<i>L. esculentum</i>	147	458	123
	<i>L. hirsutum typicum</i>	—	20	13
	промежуточные	5	143	99
	фасциированные	—	12	2
Цветки	<i>L. esculentum</i>	152	525	191
	<i>L. hirsutum typicum</i>	—	4	—
	промежуточные	—	—	3
	вторичные лепестки венчика раздвоенные тычинки	—	34 70	11 3
Столбики	<i>L. esculentum</i>	152	629	191
	<i>L. hirsutum typicum</i>	—	4	27
	длиннее, чем у <i>L. hirsutum typicum</i>	—	—	19

особенностям растений, так же как и растения дикорастущего вида, отличаются опушением, характерным для *L. hirsutum typicum*. Остальные, а также растения типа *L. esculentum*, имеют опушение, характерное для культивируемого вида. Опушение, однако, оценивалось визуально, а отдельные типы и подтипы волосков не исследовались. Преобладали растения с соцветиями типа *L. esculentum*, а также с нормальным столбиком (22) по сравнению с растениями с лонгистилией (6). Большая часть гибридных растений имела желтые, оранжевые и оранжевые с розовой мякотью плоды (24), а остальные — плоды красного, оранжево-красного и розового цвета (4). Подобные результаты получены и в других потомствах — № 70-54 и № 70-57.

В F_2 — BC_1 встречается почти то же разнообразие по типам растений и отдельных органов. Одновременно, однако, наблюдались карликовые растения, детерминантные, без фасцированных листьев или с ними, с очень крупными цветками, вторичными мелкими лепестками, разделенными тычинками, с низкой жизнеспособностью пыльцы, гораздо более длинными столбиками, чем у *L. hirsutum typicum*, значительным опушением и т. д. (табл. 37, рис. 38 и 39). Разнообразие в пигментации такое же, как и в F_1 — BC_1 , но с большими нюансами отдельных пигментов. Содержание β -каротина в различно пигментированных плодах обсуждается в другом месте труда.

Заключение

Вопреки морфологической и генетической отдаленности, между *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum* установлена односторонняя совместимость в тех случаях, когда *L. esculentum* использован как материнский родитель. Подобные взаимоотношения установлены и между *L. hirsutum typicum* и галапагосским представителем *L. pimpinellifolium*. Односторонняя совместимость существует и между *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, когда последний использован в качестве материнского родителя. В обратном направлении для этих трех комбинаций гибридизация не успешна, по-видимому, из-за физиологического механизма (подавление роста пыльцевой трубки), который характерен для гибридизации между самосовместимыми и самонесовместимыми видами.

Между *L. hirsutum typicum* и другими видами подрода *Eriopersicon* установлена двусторонняя репродуктивная изоляция на диплоидном уровне. Эти результаты показывают, что *L. hirsutum typicum* генетически более близок к видам подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), чем к видам подрода *Eriopersicon*, а более точно — к видам комплекса *peruvianum*.

Мейоз в F_1 — *L. esculentum* \times *L. hirsutum typicum* протекает правильно. В диакинезе наблюдается почти нормальная конъюгация хромосом и, за небольшими исключениями, образуются 12 бивалентов. В следующих фазах установлены небольшие отклонения. Жизнеспособность пыльцы варьирует от 70 до 90%.

В F_2 жизнеспособность пыльцы меняется от полной стерильности до 90%. Однако нарушения при протекании мейоза, за небольшими исключениями, незначительны и не соответствуют разнообразию гибридных растений в отношении жизнеспособности пыльцы. Это обстоятельство показывает, что стерильность гамет вероятнее всего обусловлена несбалансированной, дисгармоничной комбинацией хромосомного материала.

Следует также отметить сильное варьирование данных по мейотическому делению во время онтогенетического развития гибридов в F_1 и F_2 , что, очевидно, связано с температурными условиями и фотопериодической реакцией в условиях нашей страны, которые существенно отличаются от условий ареалов распространения *L. hirsutum typicum*.

Фертильность BC_1 и F_2-BC_1 удовлетворительна и позволяет создавать многочисленное и разнообразное потомство для исследования устойчивости по отношению к некоторым заболеваниям, в основном ВТМ, продуктивности, качеству плодов, содержанию β -каротина и т. д.

Выводы из исследований по гибридизации между видами двух подродов рода *Lycopersicon*

1. Совместимость между видами подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) — двусторонняя, за исключением *L. minutum*, который с *L. esculentum*, *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor* односторонне совместим. Однако Chmielewski (1968) указывает на одну линию из *L. minutum*, которая была двусторонне совместима с *L. esculentum*.

Гибриды между видами указанного подрода в F_1 и F_2 фертильны, причем проявляют незначительные отклонения, выраженные главным образом в небольшом уменьшении жизнеспособности пыльцы. Более значительное уменьшение жизнеспособности пыльцы и большее число нарушений при протекании мейоза установлено в F_2 — *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor*, но это относится к отдельным растениям и не оказывает влияния на фертильность потомства.

2. Взаимоотношения между видами обоих подродов различны в зависимости от гибридной комбинации: виды подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), за исключением *L. cheesmanii* var. *minor*, который несовместим с *L. chilense*, проявляют одностороннюю совместимость с *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* из подрода *Eriopersicon*. Эти же виды двусторонне несовместимы с *L. peruvianum* и принадлежащими к нему разновидностями. Некоторые из них, например *L. esculentum*, *L. cheesmanii typicum* и *L. cheesmanii* var. *minor*, проявляют трудноосуществимую совместимость с *L. peruvianum* на диплоидном уровне и легче при использовании тетраплоидных форм указанных представителей подрода *Eriopersicon* или с помощью эмбриокультур (рис. 40).

3. При исследовании совместимости видов обоих подродов установлены некоторые закономерности, которые необходимо принимать во внимание при работе по межвидовой гибридизации.

а. Гибридизация между видами обоих подродов успешна только тогда, когда виды подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) использованы в качестве материнских родителей, а виды подрода *Eriopersicon* — как опылители.

б. Гибриды в F_1 из-за наследования самонесовместимости видов подрода *Eriopersicon* выступают как односторонне совместимые и могут скрещиваться с видами подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) только в тех случаях, когда последние взяты в качестве материнских родителей. Скрещивание гибридов

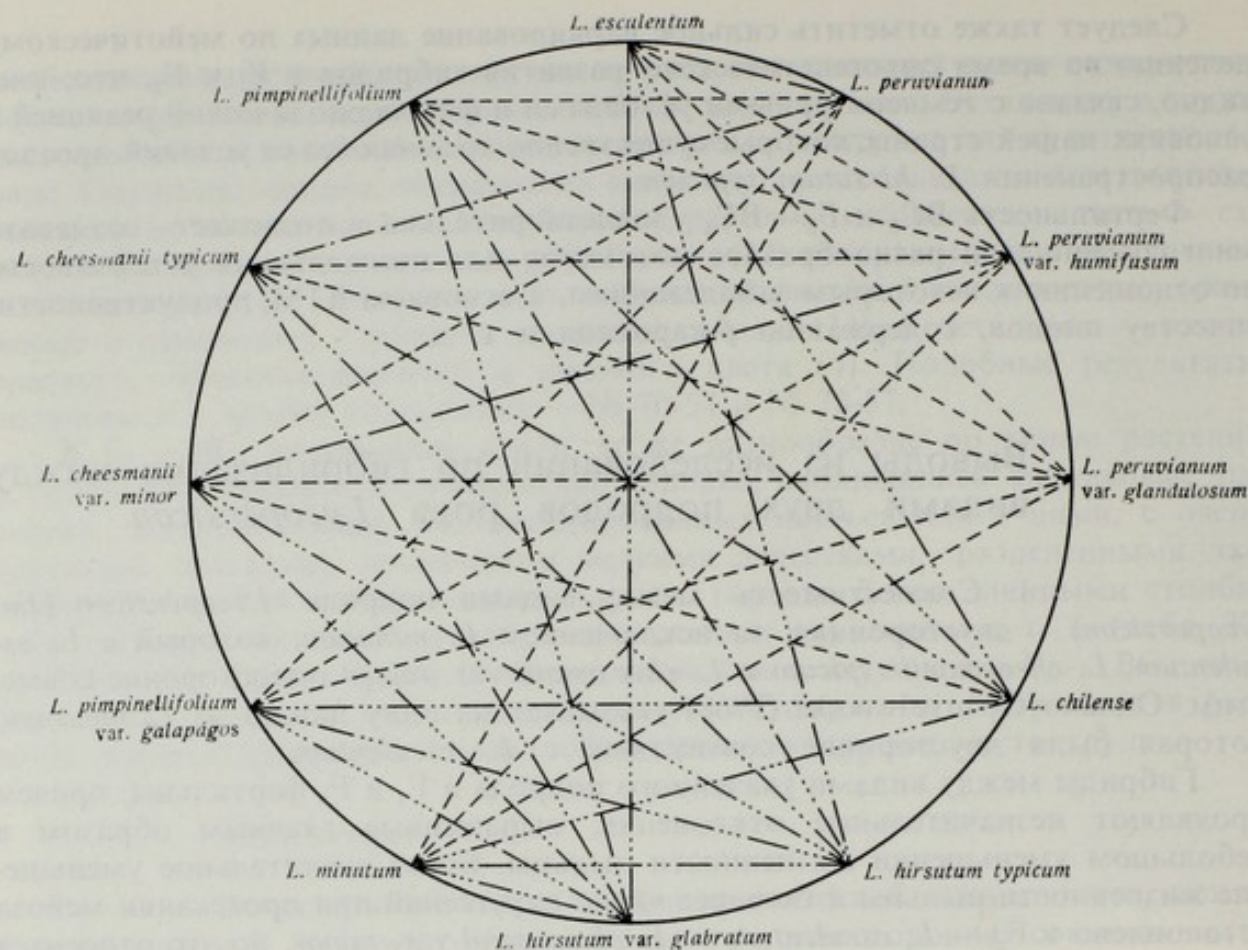


Рис. 40. Взаимоотношения между видами двух подродов рода *Lycopersicon*

— двусторонняя совместимость; - - - - - односторонняя трудно осуществляемая совместимость; ······ односторонняя совместимость; — ······ двусторонняя несовместимость (Схема построена на основе результатов изучения совместимости на диплоидном уровне)

в F_1 с видами подрода *Eriopersicon* может быть осуществлено только тогда, когда гибриды в F_1 используются как материнские родители.

в. Стерильность гибридов в F_1 , полученных из видов, происходящих от обоих подродов, обусловленная наследованием самонесовместимости видов подрода *Eriopersicon*, может быть преодолена путем перекрестного опыления между отдельными растениями того же потомства.

4. Мейоз гибридов в F_1 между культивируемым видом и видами подрода *Eriopersicon* обычно правилен. Наиболее часто в диакинезе наблюдается почти нормальная конъюгация хромосом и, за небольшим исключением, образуется 12 бивалентов. В следующих фазах устанавливаются незначительные отклонения, высокая жизнеспособность пыльцы и хорошая фертильность, что свидетельствует о наличии гомоложности на больших участках в хромосомах исходных видов.

Однако известно, что генетические барьеры могут существовать и тогда, когда гибридизация успешна, и потомство в F_1 жизненно и фертильно. Вот почему исследования мейоза в F_1 недостаточно, а необходимо изучать и F_2 . Сделаны предположения о характере нарушений при протекании мейоза и стерильности гибридов в F_2 для каждого конкретного случая.

Б. Межвидовая гибридизация в системе
подродовой категории *Eriopersicon*

L. peruvianum (L.) Mill. × *L. chilense* Dun.

Из проведенных к настоящему времени исследований известно, что *L. peruvianum* от *L. chilense* разделяет сильная репродуктивная изоляция, установленная Rick и Lamm независимо друг от друга (Rick, Lamm, 1955). На репродуктивную изоляцию между этими видами указывают и другие исследователи.

Принимая во внимание, что один из двух видов — *L. peruvianum* — сильно полиморфен не только по своим морфологическим, но и по физиологическим и биохимическим особенностям, мы допускаем, что при широком использовании популяционной внутривидовой генетической системы *L. peruvianum* могут получаться гибриды с *L. chilense*.

Исследования проводили с *L. peruvianum* № 2020/2, форма 9—16, полученным из коллекции ВИР — Ленинград и репродуцированным в продолжение 14 лет у нас, и *L. chilense* — LA-458, происхождением из Таспа (Перу), полученным из Калифорнийского университета.

В течение двух лет было опылено более 200 цветков *L. peruvianum* пыльцой *L. chilense*. Получено большое число мелких чешуйчатых семян и только одно нормальное семя. Из него развилось гибридное растение, которое на первом году обильно цвело, но не образовало плодов. Его стебли были нежными, покрытыми белым пухом и хрупкими, то есть соответствовали описанию Dunal (1852) *L. chilense*. Листья крупнее, чем у *L. chilense*, листовые сегменты серо-зеленого цвета, плотные и слабо изрезанные. Малые листовые сегменты такие же, как и у отцовского родителя — *L. chilense*. По устройству соцветий и цветов гибрид также ближе к *L. chilense*.

На втором году растение было размножено вегетативно прививкой черенков на подвой *L. esculentum*. Цветки отдельных растений (5 штук) были скрещены между собой, поскольку оба исходных вида самонесовместимы. Было получено 12 плодов, промежуточных по размерам и форме. Из них было извлечено 30 семян от 2 до 10 из каждого плода.

Из полученных 30 семян в F_2 развилось 23 растения, обильно плодоносящих при перекрестном опылении. Число семян в плоде варьировало от 15 до 32.

Результаты исследования мейоза в F_1 — *L. peruvianum* × *L. chilense* отражены в табл. 38 и на вкладке III. Видно, что в гибридах найдено всего только 3,4% ненормальных ПМК. Жизненность пыльцы изменялась от 63 до 90,1%.

Из вышеизложенного становится ясным, что независимо от трудной скрещиваемости между *L. peruvianum* и *L. chilense* и первоначальной стерильности гибридов в F_1 при вегетативном размножении в следующем году достигается удовлетворительная фертильность, которая усиливается в F_2 . Из приведенных данных видно также, что между процентом нарушений ПМК в F_1 и стерильностью гибридов нет соответствия — явление весьма частое при межвидовой гибридизации в роде *Lycopersicon*, которое показывает, что стерильность вызвана дисгармоничными комбинациями в хромосом-

Таблица 38

Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* × *L. chilense*

Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	44
	из них с унивалентами (шт.)	1
	ненормальные ПМК (%)	2,3
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	470
	из них с хромосомами, не включенными в метафазную фигуру (шт.)	13
	ненормальные ПМК (%)	2,8
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	171
	из них с хромосомами, не включенными в метафазную фигуру (шт.)	8
	ненормальные ПМК (%)	4,7
I анафаза и телофаза	исследованные ПМК (шт.)	626
	из них с отстающими хромосомами (шт.)	21
	ненормальные ПМК (%)	3,3
II анафаза и телофаза	исследованные ПМК (шт.)	218
	из них с отстающими хромосомами (шт.)	6
	ненормальные ПМК (%)	2,7
Тетрады	исследованные ПМК (шт.)	129
	с пентадами и гексадами (шт.)	7
	ненормальные ПМК (%)	5,4
Всего ненормальных ПМК (%)		3,4
Жизненность пыльцы (%)		63—90,1

Таблица 39

Мейоз в F_1 — *L. chilense* × *L. peruvianum* var. *humifusum*

№ растения		1	2
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	25	35
	ПМК с бивалентами (%)	100	100
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	240	115
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (%)	2,08	—
	ПМК с опережающими хромосомами (%)	2,91	5,22
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	68	114
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (%)	3,28	1,75
	ПМК с опережающими хромосомами (%)	—	3,51
I анафаза	исследованные ПМК (шт.)	105	45
	ПМК с микроядрами (%)	—	—
	ПМК с отстающими хромосомами (%)	4,77	6,66
II анафаза	исследованные ПМК (шт.)	100	100
	ПМК с микроядрами (%)	—	—
	ПМК с отстающими хромосомами (%)	4,00	6,00
Тетрады	просмотренные тетрады (шт.)	115	140
	нарушения (%)	—	—
Ненормальные ПМК — всего для мейоза (%)		3,4	4,62
Жизнеспособная пыльца (%)		63,60	71,90

ном материале. Низкий процент нарушений мейоза в F_1 и рост фертильности в F_2 показывает, что между двумя видами существует близкое генетическое родство.

L. chilense Dun. \times *L. peruvianum*
var. *humifusum* Mull.

Гибриды между *L. chilense* и *L. peruvianum* var. *humifusum* были получены Rick и Lamm (1955), которые сообщают о сравнительно легко осуществимой гибридизации. Характеристики гибридов, однако, не приведены.

В наших исследованиях после опыления 20 цветков *L. chilense* пыльцой *L. peruvianum* var. *humifusum* было получено пять плодов, из которых один оказался партенокарпическим, а четыре плода — с 18 семенами. Из этих семян только четыре оказались хорошо развитыми. Два семени не проросло, а из двух остальных развились мощные растения (F_1). Их листья сходны с листьями *L. peruvianum* var. *humifusum*, но значительно крупнее, слабо изрезаны, снабжены черешками, как и у *L. peruvianum* var. *humifusum*. Кроме того, листья обладали приятным ароматом, характерным для разновидности. Малые листовые сегменты крупнее, и их больше, чем у *L. peruvianum* var. *humifusum*, по форме ближе к последним у *L. chilense*. Соцветия по структуре и размерам сходны с соцветиями *L. chilense*, а по размерам цветков занимают промежуточное положение. Плоды по размерам представляют собой также промежуточные формы.

Результаты исследования мейоза отражены в табл. 39 и на вкладке IV. Видно, что в обоих исследованных растениях все ПМК в диакинезе были бивалентны на 100%. Нарушения были найдены при протекании I метафазы (до 5,22%), II метафазы (до 3,51%), I и II анафаз (6,66 и 6%). Общая доля нарушений при мейотическом делении составила 3,4 и 4,62% у обоих растений. Жизненность пыльцы составила соответственно 63,6 и 71,9%.

Данные по мейозу и фертильности в F_1 показывают, что между *L. chilense* и *L. peruvianum* var. *humifusum* существует генетическое родство, но, занимая различные ареалы, они отделились не только от исходной формы (вероятно, *L. peruvianum*), но и друг от друга.

L. peruvianum (L.) Mill. \times *L. peruvianum*
var. *glandulosum* Mull.

В биосистематическом исследовании *L. chilense* Rick и Lamm (1955) отметили, что гибридизация между *L. glandulosum*¹ и *L. peruvianum* осуществляется легко. Однако не приведено никаких данных о полученных гибридах. Согласно Luckwill (1943) *L. peruvianum* var. *glandulosum* родственно близок с *L. peruvianum*, но еще ближе его родство с *L. hirsutum*. Muller (1940) считает, что родство *L. peruvianum* var. *glandulosum* с *L. hirsutum* бесспорно.

¹ Вероятно, *L. peruvianum* var. *glandulosum*.

В результате проведенной нами гибридизационной работы между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum* из 40 опыленных цветков, первого пылью второго, получено четыре плода с 45 семенами.

Семена *L. peruvianum* были доставлены из ВИР — Ленинград под № 2020, форма 9—16, а семена *L. peruvianum* var. *glandulosum* — из Калифорнийского университета, происхождением из Санта (Перу), коллекционный номер 366.

Из полученных 45 семян проросло 36, или 80%. В F_1 развилось 36 мощных растений, все с приятным ароматом *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Листья 22 растений были больше похожи на листья *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Листовые сегменты слабее изрезаны, чем у отцовского родителя, но формой и длиной черешков похожи на него. Малые листовые сегменты редко расположены, как у *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Соцветия простые или раздвоенные, с прицветниками. Тычиночная колонка слабо наклонена у верхушки. Столбик выступает над ней на 1—2 mm. Плоды также напоминают плоды отцовского родителя.

Восемь гибридных растений имели цельнокрайние листья и более слабый аромат *L. peruvianum* var. *glandulosum*, а остальные шесть были с мелко изрезанными листовыми сегментами, очень короткими черешками или почти сидячими более длинной стороной и обладали сильным ароматом *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Длинные, редко расположенные волоски, характерные для *L. peruvianum* var. *glandulosum*, были наиболее ясно выражены у последнего типа гибридов. По-видимому, это разнообразие гибридов в F_1 обусловлено полиморфным характером *L. peruvianum*, поскольку *L. peruvianum* var. *glandulosum* является значительно более стабилизированной разновидностью.

Результаты исследования мейоза отражены в табл. 40 и на вкладке V. Из данных таблицы видно, что все исследованные ПМК обоих растений имели в диакинезе 100% бивалентов. Процент нарушений мейотического деления в общем невысок, а жизнеспособность пыльцы варьирует от 72,6 до 88,0%. Если принять во внимание то обстоятельство, что оба растения, мейоз которых исследовался, представляют собой предельные по отношению к жизнеспособности пыльцы варианты, можно сделать заключение, что он в общем высок.

Если обобщить данные по скрещиваемости между видом и разновидностью, по всхожести гибридных семян (табл. 41) (F_0 и F_1 — φ соответственно 80 и 82%), данные по мейозу и фертильности гибридов в F_1 , видно, что генетическое родство между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum* очень близко. Очевидно, фертильность гибридов в F_1 , происходящих от двух самонесовместимых, но генетически близких систематических единиц, обусловлена различиями в аллелях *S*. Кажется, что в полевых условиях они очень легко скрещиваются между собой, поскольку растения, которые мы вырастили из семян, полученных из Центра в Белтсвилле (США), № 126434, происхождением из Перу, проявляют то же разнообразие, что и наблюдаемое нами в результате экспериментальной гибридизации между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Очевидно другие коллекционные номера этой же разновидности были изолированы, так как растения были однообразны.

Несмотря на возможную спонтанную гибридизацию, стабильность разновидности сохранилась, по-видимому, благодаря существенным различиям в ареалах распространения: вид занимает более низкие ареалы на склонах Анд (до 2000 m над уровнем океана), а разновидность — до 3000 m, то есть ареалы, в которых распространен и *L. hirsutum* *typicum*. Можно допус-

Таблица 40

Мейоз в F₁ — *L. peruvianum* × *L. peruvianum* var. *glandulosum*

№ растения		6	14
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	26	40
	ПМК с бивалентами (%)	100	100
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	100	220
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (%)	—	1,36
	ПМК с опережающими хромосомами (%)	7,00	10,00
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	220	230
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (%)	0,90	1,74
	ПМК с опережающими хромосомами (%)	1,80	3,04
I анафаза	исследованные ПМК (шт.)	150	100
	ПМК с микроядрами (%)	—	4,00
	ПМК с отстающими хромосомами (%)	2,00	—
II анафаза	исследованные ПМК (шт.)	100	100
	ПМК с микроядрами (%)	—	4,00
	ПМК с отстающими хромосомами (%)	6,00	4,00
Тетрады	исследованные тетрады (шт.)	110	110
	нарушения (%)	—	—
Всего ненормальных ПМК (%)		3,54	4,2
Жизнеспособная пыльца (%)		88,00	72,6

Таблица 41

Осеменение плодов и всхожесть семян

Исходные виды и гибриды	Число исследованных плодов	Число семян в одном плоде (варьирование)	Всхожесть (%)
F ₁ — <i>L. peruvianum</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i>	100	38—65	82
<i>L. peruvianum</i>	100	49—95	95
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i>	100	61—96	98

титель, что *L. peruvianum* var. *glandulosum* происходит от популяции *L. peruvianum*, занимающего самые высокие части ареала вида, после чего популяция распространилась в еще более высокие районы. Длинные волоски, характерные для разновидности, напоминающие волоски *L. hirsutum typicum*, не исключают и предположения, что *L. peruvianum* var. *glandulosum* может быть результатом гибридизации между *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum*. Последняя на диплоидном уровне очень затруднительна, но благодаря склонности *L. hirsutum* образовывать нередуцированные гаметы и тетраплоидные растения, что подтверждено экспериментально, подобную возможность исклю-

чать нельзя. При последующей дифференциации оформляются особенности *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Это предположение, разумеется, требует экспериментальных доказательств, то есть ресинтезаций разновидностей. В таком случае, по-видимому, можно будет наблюдать действие цикла гибридизация — дифференциация, характерного для многих случаев видообразования.

L. peruvianum var. *glandulosum* Mull.
× *L. peruvianum* (L.) Mill.

Близкое генетическое родство, существующее между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum*, подтверждается и результатами, которые получаются при других направлениях скрещивания. Путем гибридизации между видом и разновидностью, при которой последняя была использована в качестве материнского родителя, получилось почти 50% плодов с семенами. Среднее число семян в плоде составляло 12,5%, а всхожесть — 81%. Материалы, использованные в гибридизации, имели то же происхождение, что и при первом направлении скрещивания.

Выращенные 45 гибридных растений по морфологическим особенностям были сходны с *L. peruvianum*. Листья у большей части растений были с закругленными основными листовыми сегментами, без малых листовых сегментов или с ними. За небольшими исключениями листовые сегменты имели короткие черешки. Соцветия раздвоенные, с прицветниками, а цветки — сходные с цветками *L. peruvianum*. Плоды по размерам занимали промежуточное положение. Только четыре гибридных растения имели приятный аромат *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Длинные, редко расположенные волоски, характерные для последнего, наблюдались только в ароматных растениях.

Среди разнообразных морфологических признаков гибридов проявилась часть разнообразия, наблюдавшегося в потомстве *L. peruvianum* var. *glandulosum* (№ 126434, полученного из Белтсвилла), вероятно в результате спонтанной гибридизации между видом и разновидностью.

Мейоз гибридов протекал с небольшими нарушениями, жизнеспособность пыльцы варьировала от 46,5 до 88,6% (табл. 42).

Все это дает нам основание полагать, что между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum* существует четко выраженная двусторонняя совместимость. Полученные от двух направлений скрещивания гибриды различаются. В тех случаях, когда *L. peruvianum* var. *glandulosum* использован как материнский родитель, в гибридах преобладают морфологические особенности *L. peruvianum*. В некоторых растениях хорошо выражены длинные волоски и приятный аромат, характерные для *L. peruvianum* var. *glandulosum*. Гибриды обратного направления скрещивания проявляют большее разнообразие морфологических признаков, но все они обладают приятным ароматом *L. peruvianum* var. *glandulosum*.

Двусторонняя совместимость установлена нами и между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum*. Опыты по скрещиванию *L. hirsutum* *typicum* с *L. peruvianum* var. *glandulosum* на диплоидном уровне, несмотря на указанное между ними генетическое родство (Muller, 1940 и Luckwill, 1943), оказались безуспешными.

Таблица 42

Мейоз в F₁ — *L. peruvianum* var. *glandulosum* × *L. peruvianum*

Номер растения		3	5
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	30	45
	ПМК с бивалентами (‰)	100	100
I метафаза	исследованные ПМК (шт.)	100	140
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (‰)	—	2,14
	ПМК с опережающими хромосомами (‰)	9,00	4,28
II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	130	100
	ПМК с хромосомами вне метафазной фигуры (‰)	—	2,00
	ПМК с опережающими хромосомами (‰)	—	3,00
I анафаза	исследованные ПМК (шт.)	145	95
	ПМК с микроядрами (‰)	1,30	—
	ПМК с отстающими хромосомами (‰)	4,22	4,21
II анафаза	исследованные ПМК (шт.)	85	100
	ПМК с микроядрами (‰)	—	—
	ПМК с отстающими хромосомами (‰)	4,71	—
Тетрады	исследованные тетрады (шт.)	100	205
	нарушения (‰)	—	—
Всего ненормальных ПМК (‰)		3,87	4,51
Жизнеспособная пыльца (‰)		88,60	46,50

L. peruvianum (L.) Mill. × *L. hirsutum typicum*
Humb. et Bonpl.

При изучении генетического родства между видами подродовой категории *Eriopersicon* наше внимание было привлечено репродуктивной изоляцией между двумя основными представителями подрода — *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum*.

Luckwill (1943), как мы уже отмечали, допускает, что оба происходят от одной прародительской формы, но обособились в различных ареалах, и генетическая дифференциация протекала в различных направлениях. То обстоятельство, что *L. peruvianum* является сильно полиморфным видом, дает нам основание утверждать, что он находится на очень низкой ступени таксономического равновесия, и допустить, что филогенетически он молод. Наоборот, *L. hirsutum typicum* — сравнительно намного более стабилизированный вид, достигший высокой степени таксономического равновесия, и, вероятно, старше *L. peruvianum*.

Репродуктивная изоляция между *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum* отмечена и другими авторами. Подчеркивая генетическую отдаленность между ними, Muller (1940) допускает, что более близкое родство имеется между

L. hirsutum и *L. glandulosum*¹. Luckwill (1943) отмечает, что пыльца *L. hirsutum*, помещенная на рыльце *L. peruvianum*, вызывает образование только партенокарпических плодов. Брежнев (1955) поставил в основу своей систематики морфологические и биологические различия, а также нескрещиваемость между *L. esculentum*, *L. peruvianum* и *L. hirsutum*.

Опыты по скрещиванию двух видов проводились в целях выяснения систематики подродовой категории *Eriopersicon* и, в особенности, взаимоотношений между *L. peruvianum* и *L. hirsutum*, которые морфологически и генетически отдалены, и, кроме того, с точки зрения селекции, поскольку эти два устойчивых к болезням вида обладают и другими качествами, которые могут использоваться при селекции культивируемого вида.

Принимая во внимание, что один из двух видов является сильно полиморфным не только по своим морфологическим особенностям, но и по физиологическим и биохимическим показателям, мы допустили, что при широком использовании популяционной внутривидовой системы *L. peruvianum* можно осуществить успешную гибридизацию с *L. hirsutum typicum*. Кроме того, эти виды обитают в ареалах с климатическими особенностями, отличными от наших, а в подобных случаях очень часто мейоз протекает неправильно и образуются нередуцированные гаметы.

Исследования проводились с полученными из ВИР — Ленинград семенами *L. peruvianum* — 2020/2, форма 9—16, и репродуцированными в течение 14 лет в Институте по генетике и селекции растений — София, а также с семенами *L. hirsutum typicum*.

Гибридизация проводилась в двух направлениях. Были исследованы морфологические особенности исходных видов и полученных гибридов — листья, соцветия, цветки, волоски и др. Волоски отдельных типов и фракций пересчитывались на 3—5 последовательных полосах длиной 1960 μ . Степень опушенности определялась по пятибалльной системе.

При исследовании митоза использовались кончики корешков взрослых растений обоих видов и гибрида, выращенных в горшке. Кончики корешков обрабатывались насыщенным раствором *a*-бромнафталина в течение 60 min и фиксировались в смеси спирта и уксусной кислоты (3:1). Окрашивание по Шиффу проводилось в течение двух часов после гидролиза в In HCl в течение 7 min при 60°C. Наблюдения проводились на squash-препаратах, приготовленных с 45%-ной уксусной кислотой. Для изучения мейоза гибрида были приготовлены squash-препараты по ацетокарминовому методу. Жизненность пыльцы определялась также по ацетокарминовому методу, перечислением 1000 пыльцевых зерен из 10 цветков.

Исследования по скрещиваемости между *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum* три года продолжались безрезультатно. В этот период было проделано более 1000 скрещиваний в обоих направлениях как в условиях теплицы, так и в полевых условиях. Только в апреле 1968 г. в теплице из 20 опыленных цветков *L. peruvianum* пыльцой *L. hirsutum typicum* получилось пять плодов. Два оказались партенокарпическими, а из трех других получено четыре семени. Только из двух семян развились высокожизненные, однообразные, красивые сесквидиплоиды — *L. peruvianum* \times *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) (рис. 41) (Георгиева, Славов, Ачкова, 1972).

¹ Согласно сделанному описанию это относится к *L. peruvianum* var. *glandulosum* C. H. Mull.



Рис. 41. F₁ — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36)

Гибридизация была осуществлена и при опылении некастрированных цветков *L. peruvianum* пыльцой *L. hirsutum typicum* (2n=48). Получилось большое число сесквидиплоидных растений *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) (Георгиева, Вълкова, 1972). Метод подробно рассмотрен в другом месте труда.

Морфологические особенности *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36)

Сесквидиплоидные растения в теплице, посаженные прямо в почву, достигли высоты 3,35 м. Листья, такие же, как и у *L. hirsutum typicum*, но короче. Длина их варьирует от 17 до 24 см. Листовые сегменты темно-зеленые, слабо изрезанные, слабее, чем у *L. hirsutum typicum*. У большей части листовых сегментов черешки отсутствуют, и они выглядят сидячими. Малые листовые сегменты крупнее, чем у *L. hirsutum typicum*, и без черешков. Соцветия раздвоены, с прицветниками. Длина их меняется от 12 до 17 см, а число цветков — от 9 до 15. По форме они ближе к цветкам *L. peruvianum*, но по размерам мельче цветков обоих видов. Тычинки не образуют характерной для родительских видов тычиночной колонки, поскольку отделены друг от друга. Лонгистилия, характерная для обоих видов, наблюдается и в сесквидиплоиде.

Размеры и жизнеспособность пыльцевых зерен в родительских видах и сесквидиплоидах представлены в табл. 43. Видно, что диаметр пыльцы в гибриде

Таблица 43

Размеры и жизнённость пыльцевых зерен

Исходные виды и гибриды	Диаметр (μ)		Жизнённость (%)
	крайние степени варьирования	средние величины	
<i>L. peruvianum</i>	21,0—23,8	22,96	100
<i>L. hirsutum typicum</i>	19,6—22,4	21,76	100
F ₁ — <i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> (2n=36)	19,6—28,0	23,64	39

Таблица 44

Волоски

Исходные виды и гибриды	Подтипы волосков				
	a ₁	a ₂	b ₁	b ₂	c ₁
<i>L. peruvianum</i>	—	—	—	5	2
<i>L. hirsutum typicum</i>	3	4	1	2	2
F ₁ — <i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> (2n=36)	3	4	1	2	2

- 1 (единично) — 1—3 волоска данного типа
 2 (слабо) — 3—10 волосков данного типа
 3 (средне) — 10—20 " "
 4 (сильно) — 20—30 " "
 5 (очень сильно) — больше 30 " "

варьирует в широких пределах (от 19,6 до 28 μ), в то время как в родительских видах изменения ограничены, что связано с несбалансированным хроматиновым материалом в гаметах. Жизнённость пыльцы в гибриде составляет только 39%.

Особенности волосков родительских видов и сесквидиплоидов представлены в табл. 44 и на рис. 42, откуда видно, что как по типам и подтипам волосков, так и по степени опушенности сесквидиплоид подобен *L. hirsutum typicum*. Отличие только в большей величине верхних клеток подтипов a₁ и a₂.

Цитологические исследования

Полиплоидный характер обоих гибридных растений установлен по метафазным фигурам, полученным из материала кончиков корешков. Было насчитано 36 хромосом, что показывает, что в гибридизации принимали участие нередуцированные гаметы. Кариологические особенности обоих видов являлись объектом исследования и других авторов, но полученные ими результаты противоречивы. Luckwill (1943) отмечает наличие одной особенно длинной хромосомы в гаплоидном комплексе *L. hirsutum typicum* (C), которая не встречается в других видах рода *Lycopersicon*. Более поздние исследования Upadhyа и Majid (1954), проведенные более совершенными методами, не подтверждают результатов, сообщенных Luckwill (1943). В этих исследованиях указаны данные о кариотипах *L. peruvianum* (E. C. 492 — США) *L. hirsutum* (E. C. 16,270 — США) и др. Согласно этим данным среднее зна-

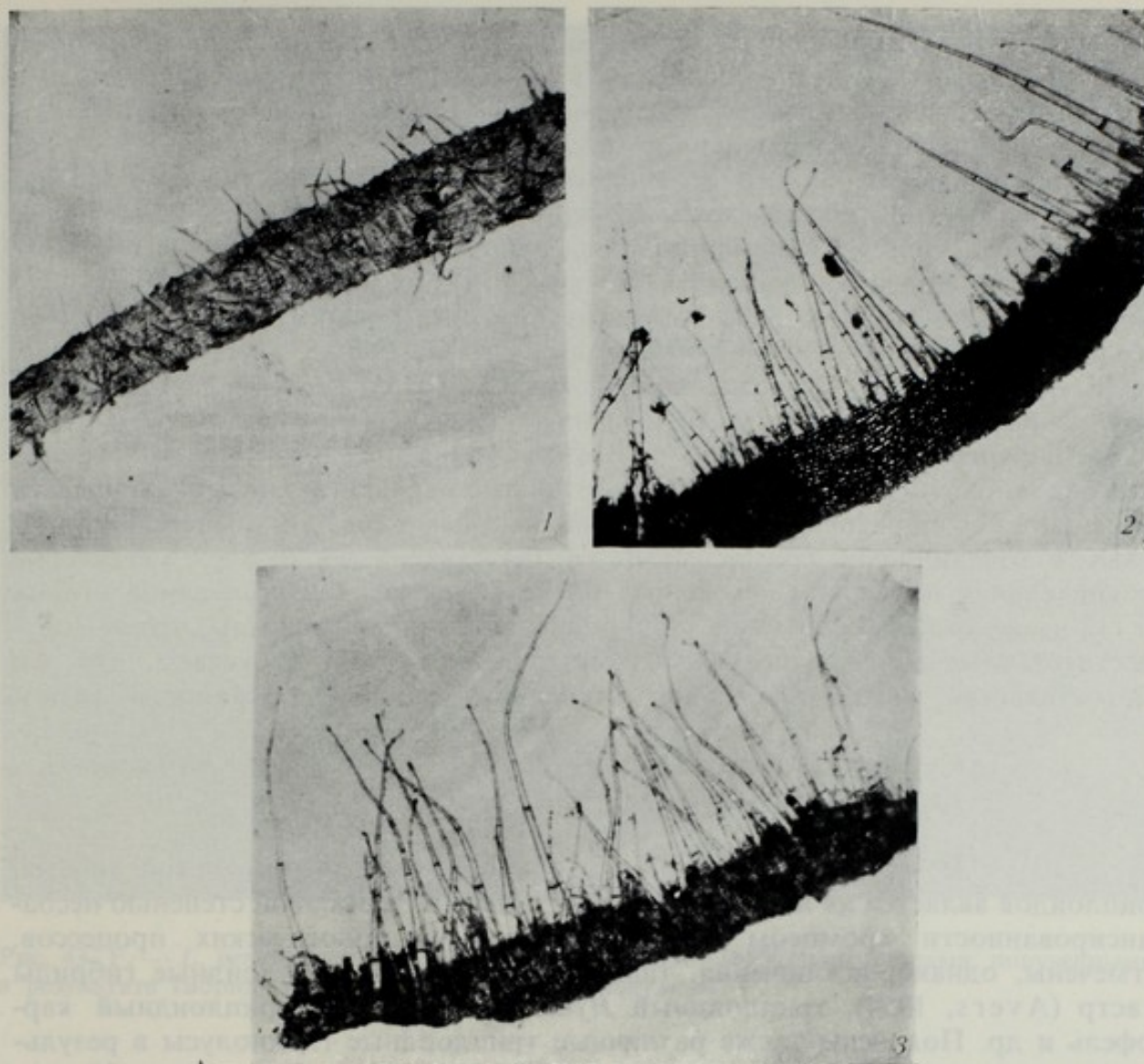


Рис. 42. Волоски

1 — *L. peruvianum*; 2 — *L. hirsutum typicum*; 3 — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$)

чение индекса самой длинной хромосомы в *L. hirsutum typicum* (С) равно $0,78\mu$, а в *L. peruvianum* — $0,53\mu$.

В наших исследованиях установлено, что среднее значение индекса той же хромосомы в *L. hirsutum typicum* — $0,78\mu$, а в *L. peruvianum* — $0,58\mu$. Из этих данных видно, что наши результаты о значениях индекса длинных хромосом в *L. hirsutum typicum* и *L. peruvianum* очень близки к результатам цитированных индийских исследователей.

В метафазных фигурах сесквидиплоидных растений были измерены две длинные хромосомы (С) со средним значением индекса $0,72\mu$ и одна — со средним значением индекса $0,58\mu$ (вкладка VI). Эти результаты дают нам основание считать, что кариотип сесквидиплоида отличается двумя длинными хромосомами (С) со значениями индекса, близкими к значениям индекса длинных хромосом в *L. hirsutum typicum*, и одной длинной хромосомой с индексом, равным средним значениям индекса длинной хромосомы в *L. peruvianum*.

Из этого можно сделать заключение, что при скрещивании *L. peruvianum* с *L. hirsutum typicum* последний вид участвовал с нередуцированными гаметами. Морфологическое сходство между сесквидиплоидом и *L. hirsutum typicum* дополняет сделанное заключение.

Характер мейотического деления сесквидиплоида существенно не отличается от известной общей схемы его протекания в триплоидах. В диакинезе из 18 исследованных ПМК наблюдались униваленты и триваленты в разных границах варьирования: униваленты — от 4 до 16, биваленты — от 4 до 7 и триваленты — от 4 до 8, что показывает существование гомоложности по меньшей мере между 8 хромосомами обоих видов (вкладка VII).

В метафазе I из 192 исследованных растений ПМК в 177 (92%) наблюдались не включенные в метафазную фигуру хромосомы. В метафазе II те же самые нарушения составляли 15%. В анафазе I в отдельных клетках можно было установить различное число хромосом, передвигающихся к полюсам и приводящих к образованию несбалансированных гамет. В телофазах I и II ПМК с отстающими хромосомами соответственно 18 и 6%. Характерна сравнительная нормализация мейоза после метафазы I. В тетрадной стадии из 112 исследованных ПМК в 9 (8%) найдены пентады и гексады, что не соответствует отмеченной ранее жизненности пыльцы. Мы допускаем, что это обстоятельство вызвано высокой степенью несбалансированности гамет.

Скрещиваемость F_1 — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$)

Известно, что одной из наиболее характерных особенностей триплоидов является их полное бесплодие, вызванное высокой степенью несбалансированности хромосом и нарушениями физиологических процессов. Отмечены, однако, исключения, такие, как плодовые триплоидные гибриды у астр (Avers, 1954), триплоидный *Hyacinthus orientalis*, триплоидный картофель и др. Получены также различные триплоидные гладиолусы в результате их скрещивания с диплоидными и тетраплоидными растениями. Указываются аналогичные случаи для яблони, *Petunia*, *Fragaria*, *Oenothera*, *Populus*, *Tulipa*, *Zea*, *Allium*, *Datura*, *Lilium*, *Crepis*, *L. esculentum*, *S. tuberosum* и др. Мы осуществили успешные скрещивания триплоида *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$) с диплоидным *L. esculentum*, в результате чего было получено фертильное разнообразное потомство (Георгиева, Молхова, Николов, Андреева, 1962).

При исследовании скрещиваемости сесквидиплоида с исходными и другими видами рода *Lycopersicon* был установлен удивительный факт: сесквидиплоид легко скрещивается с многими видами рода (табл. 45). Цветки сесквидиплоидных растений, опыленные пыльцой различных видов рода, массово образовали хорошо развитые плоды (рис. 43). Последние были мельче плодов исходных видов с характерной для *L. hirsutum typicum* широкой темно-зеленой или антоциановой прерывистой линией посредине плода, слабее или сильнее выраженной в различных гибридных плодах (рис. 44). Плоды имели незначительное опушение. Из данных табл. 45 видно, что скрещиваемость между сесквидиплоидом и представителями подрода *Eriopersicon* хорошая, а по отношению к некоторым видам и разновидностям — очень хорошая. Процент образования плодов с семенами варьирует от 26,39 до 91. Всхожесть образованных семян, однако, очень незначительна и варьирует от 4 до



Рис. 43. F₁ — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) усыпан плодами, полученными в результате гибридизации с видами рода *Lycopersicon*

30%. Из гибридных семян, полученных от скрещивания сесквидиплоида с *L. esculentum* (различные сорта), проросли только те, в которых участвует сорт 1/Д, и то в незначительном количестве. Гибридизация между сесквидиплоидом и другими представителями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) не завершилась успехом. Из 20 семян, полученных при скрещивании сесквидиплоида с *Solanum pennellii*, проросло только одно семя.

Из изложенных результатов видно, что сесквидиплоид скрещивается со всеми видами и разновидностями подродовой категории *Eriopersicon*, причем получается ограниченное число всхожих семян. Низкая всхожесть семян, по-видимому, обусловлена несоответствием между эндоспермой и развивающимися зародышами, поскольку последние погибают в различные фазы своего развития.

Плоидность гибридов, полученных при скрещивании сесквидиплоида с различными видами подрода *Eriopersicon*

При скрещивании сесквидиплоида с видами и разновидностями комплекса *peruvianum* получены без исключения анеуплоидные формы с различным числом хромосом (табл. 46). Из таблицы видно, что все анеуплоиды — гипотриплоиды или несбалансированные полиплоиды.

Таблица 45

Скрещиваемость сесквидиплоида *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36)* с видами и разновидностями рода *Lycopersicon*

Комбинации ♀ № 68-8) с	Опыленные цветки (шт.)	Плоды с семенами (шт., %)	Партенокарпические плоды (шт., %)	Среднее число семян в одном плоде	Число засеянных семян	Проросшие семена (шт., %)
<i>L. peruvianum</i> — 1/3-2	68	58(85,29)**	9(13,23)	3,82	50	2(4)
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	60	30(50)	8(13,33)	2,60	30	9(30)
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	66	51(77,27)	4(6,06)	1,41	25	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> — PL 25/302	166	151(90,96)	11(6,62)	3,07	100	7(7)
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> — PL 199380	30	—	—	—	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> — K 236, 768	60	42(70)	8(13,33)	3,07	50	9(18)
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> — 366	96	78(81,25)	4(4,16)	3,67	100	5(5)
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> — 366	42	34(80,95)	1(2,38)	2,32	35	4(11,42)
<i>L. chilense</i>	145	132(91)	7(4,83)	2,50	100	16(16)
<i>L. hirsutum typicum</i> — 127826	75	41(54,66)	11(14,66)	2,00	20	3(15)
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> — 134417	72	19(26,39)	—	1,57	20	5(25)
<i>L. esculentum</i> — 1/Д	267	12(4,49)	—	2,83	34	2(5,88)
<i>L. esculentum</i> — Ачи	60	—	60(100)	—	—	—
<i>L. esculentum</i> — № 49	433	4(0,92)	—	2,50	9	—
<i>L. esculentum</i> — Рома	70	—	70(100)	—	—	—
<i>L. cheesmanii typicum</i>	135	—	—	—	—	—
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	120	—	—	—	—	—
<i>Solanum pennellii</i>	68	20(29,4)	6(8,82)	1,40	20	1(5)
Самоопыленным	100	2(2)	8(8)	1	2	2(100)

* Сесквидиплоид *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) имеет № 68-80, который и используется в тексте и таблице для сокращения.

** Числа в скобках — проценты.

В связи с разработкой других генетических вопросов наше внимание было сосредоточено на скрещивании сесквидиплоида с *L. hirsutum typicum*.

Все растения в ВС₁, полученные при опылении сесквидиплоида гаплоидной пылью *L. hirsutum typicum*, обладали мужской стерильностью и имели 24 или 25 хромосом (вкл. VIII). По морфологическим особенностям они были сходны с *L. hirsutum typicum* (рис. 45). При определении индексов хромосомы С, которая различна у *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum*, установлено, что все растения обладают хромосомой С, одинаковой с той же хромосомой генома *L. hirsutum typicum* (табл. 47).

Исследования мейоза показали, что до редукционного деления достигает малое количество ПМК, и деление протекает с незначительными нарушениями. В диакинезе в ПМК у растений с 24 хромосомами установлено 12



Рис. 44

Слева: плоды F_1 — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) × *L. peruvianum* var. *glandulosum*;
справа: плоды F_1 — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) × *L. peruvianum*

бивалентов, а в ПМК у растений с 25 хромосомами — 12 бивалентов и один унивалент или 11 бивалентов и один тривалент (табл. 48). Нарушения в следующих фазах редукционного деления и тетрадной стадии минимальны.

Таблица 46

Анеуплоидные формы

F_1 — гибриды № 68-80 с	Число хромосом ($2n$)
<i>L. peruvianum</i>	32
<i>L. peruvianum</i>	31
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	32
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	34
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	27
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> 113	31
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> 113	31
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> 115	34
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> 115	30
<i>L. chilense</i>	28
<i>L. chilense</i>	27
<i>L. hirsutum typicum</i>	21 и 25



Рис. 45. BC₁ — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) × *L. hirsutum typicum* (2n=24)

Таблица 47

Индексы хромосомы С

Исходные виды и гибриды	№ растения	Индексы обеих хромосом С (μ)	
<i>L. peruvianum</i>	1	0,58	0,58
<i>L. hirsutum typicum</i>	2	0,78	0,78
		0,78	0,78
BC ₁ — (<i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> — 2n=36) × <i>L. hirsutum typicum</i>	3	0,76	0,77
	8	0,75	0,76
	12	0,73	0,73
	13	0,74	0,75
	14	0,71	0,71

Таблица 48

Мейоз ПМК гибридов из BC₁ — (*L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* — 2n=36) × *L. hirsutum typicum* — 2n=24

Варианты		Растения с 24 хромосомами	Растения с 25 хромосомами
Диакинез	исследованные ПМК (шт.)	35	42
	биваленты (шт.)	240	178
	униваленты (шт.)	—	36
	триваленты (шт.)	—	16
I—II метафаза	исследованные ПМК (шт.)	104	100
	ПМК с опережающими хромосомами (%)	1,3	—
	ПМК с невключенными хромосомами (%)	—	2
I—II анафаза	исследованные ПМК (шт.)	54	115
	ПМК с микроядрами (%)	—	4,0
	ПМК с отстающими хромосомами (%)	1,0	4,6
Тетрады	тетрады (шт.)	64	32
	полиады (шт.)	—	—
Общие нарушения (%)		1,2	3,6

При опылении растений BC₁ гаплоидной пылью *L. hirsutum typicum* образовалось нормальное количество плодов с хорошо развитыми жизнеспособными семенами (в среднем 38,5 в одном плоде). Этот результат показывает, что, в отличие от мужских генеративных органов, женские генеративные органы развиты нормально. Растения BC₂ также обладают мужской стерильностью, выровненные и не отличаются от типичного *L. hirsutum*. Опыление снова пылью *L. hirsutum typicum* (2n=24) приводит к образованию нормального количества плодов с семенами.

Созданные таким образом стабилизированные *L. hirsutum typicum* с цитоплазмой *L. peruvianum* будут использованы в дальнейшем, как мы уже отмечали, для других исследований.

Из проведенного исследования взаимоотношений между видами и разновидностями подрода *Eriopersicon* видно, что самое близкое генетическое родство существует между *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *dentatum*, с одной стороны, и *L. peruvianum* и *L. peruvianum* var. *glandulosum* — с другой, где налицо хорошо выраженная двусторонняя совместимость. Односторонняя сравнительно легко осуществляемая совместимость установлена между *L. chilense* и *L. peruvianum* var. *humifusum* и между *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, а односторонняя трудно осуществляемая совместимость — между *L. peruvianum* и *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* и *L. chilense*¹ и *L. hirsutum* var. *glabratum* и *L. chilense* (рис. 46).

Из изложенных данных видно также, что *L. peruvianum* отделяет от *L. hirsutum typicum* значительный барьер. Последний может быть преодолен, если в гибридизации *L. hirsutum typicum* будут участвовать два генома (2n=48)

¹ Гибридизация между *L. hirsutum typicum* и *L. chilense* осуществлена в последнее время Виолетой Сотировой на диплоидном уровне в широком масштабе с использованием первого вида в качестве материнского родителя.

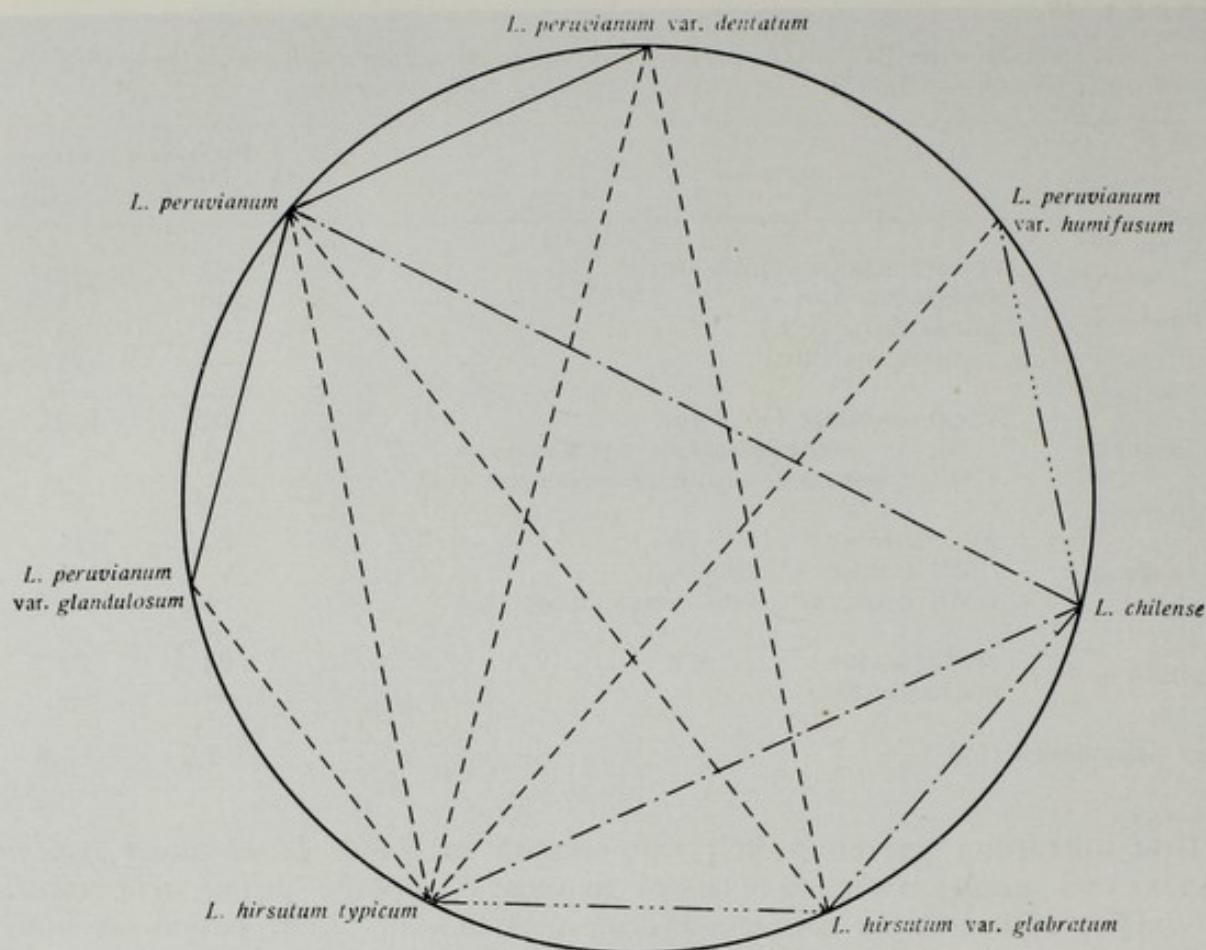


Рис. 46. Взаимоотношения между видами и разновидностями подрода *Eriopersicon*

————— двусторонняя совместимость; — — — — — односторонняя трудно осуществляемая совместимость
 односторонняя совместимость; — · — · — · — двусторонняя несовместимость*

* В последнее время экспериментально установлено, что репродуктивную изоляцию между *L. peruvianum* и *L. hirsutum typicum* можно преодолеть путем опыления некастрированных цветков *L. peruvianum* пыльцой *L. hirsutum typicum* ($2n = 48$), в результате чего получают сесквидиплоиды. Однако схема построена на основании результатов гибридизации на диплоидном уровне

Мы полагаем, что таким же образом могут быть преодолены барьеры и между другими представителями комплекса *peruvianum* и *L. hirsutum typicum*.

В последнее десятилетие проводились поиски методов для более быстрой и прямой оценки хромосомной и генной гомоложности между видами одного рода и даже между видами близких родов с точки зрения установления между ними генетического родства. При исследовании этих вопросов для рода *Lycopersicon* был предложен метод протеинового электрофореза.

Установлено, что при использовании указанного биохимического метода получают данные, аналогичные полученным из генетических и цитогенетических исследований филогенетического родства между видами рода *Lycopersicon* (Костова, Христова, Георгиева, 1975).

VIII. Пигментные системы гибридов между культивируемым видом *Lycopersicon esculentum* и дикорастущими видами рода *Lycopersicon*, обладающими генетическим фактором *B*, связанным с синтезом β -каротина

В последние два десятилетия в связи с интересом, который проявляется к содержанию β -каротина (провитамина А) в плодах томатов, особое внимание обращается на пигментную систему культурных томатов и дикорастущих видов рода *Lycopersicon*, обладающих генетическим фактором *B*, и другими, связанными с синтезом отдельных каротиноидов, в особенности β -каротина.

Согласно Kagger и Yucker (1950), Goodwin (1967) и др. в красных плодах томатов открыты в основном три пигмента — ликопин, β -каротин и ксантофил, но последний обнаружен в очень малых количествах — 0,16 mg%. Из этих же плодов изолированы α , γ , δ , ξ -каротины, но они составляют незначительную часть от общего каротина и обладают только половиной активности β -каротина (Chmielewski, Berger, 1962).

Пигментная система томатных растений с красными плодами является результатом действия генетических факторов, которые в гомозиготной форме представляют собой различные пигментные типы: r^+/r^+ , at^+/at^+ , $t/t, r/r$ и y^+/y^+ . Доминантная аллель y^+ контролирует желтую кожицу плодов, r^+ — красный цвет плодов, а рецессивная аллель r — желтый цвет плодов. В генотипе r^+/r^+ основным пигментом является ликопин (около 87%), но он содержит и немного β -каротина (около 7%). Генотип r/r имеет около 5% каротиноидов, принадлежащих генотипу r^+/r^+ .

Jenkins и Maskinney (1955) открыли рецессивную аллель at в гомозиготных формах, плоды которых окрашены в абрикосовый цвет (желтые плоды с розовыми пятнами под кожицей и радиальными стенками) и обладают низким содержанием β -каротина, таким же, как в красных томатах — 0,6—1,0 mg%. Этот тип томатов, согласно цитированным авторам, найден на рынке в Tehuacan штата Пуэбло в Мексике в 1945 г. Фактор at не аллелен с r^+/r . Генотип at/at ингибирует ликопиновый синтез, а r/r — как ликопиновый, так и β -каротиновый. Растения с генотипом t/t в гомозиготном состоянии имеют оранжевые плоды. В последних ликопин, который является главным пигментом в красных томатах, замещен другими каротиноидами, проликопином, ξ -каротином, но главным образом последними двумя. Чтобы от-

ли чить их ст β -каротиновых томатов, их называют мандариновыми. Последние по окраске плодов сильно варьируют, что, согласно Jenkins и Mackinney (1951), обусловлено различным содержанием моно-*цис*-ликопинов, имеющих красный цвет; ликопин не найден.

Lincoln и Porter (1950) открыли фактор *B* и показали, что растения с сранжевыми, высоко β -каротиновыми плодами гомозиготны по отношению к доминантной аллели *B*. Последняя связана с индетерминантным габитусом (*sp*⁺) и локализована в хромосоме 6. Было также установлено, что растения с красными плодами гомозиготны по отношению к рецессивной аллели *B*⁺. Позднее было показано, что на действие *B* оказывает влияние доминантный модификатор *moB*⁺, который происходит от *L. esculentum*. Растения, гомозиготные по рецессивной аллели *moB*, в присутствии доминантной *B* имеют плоды с высоким содержанием β -каротина (около 90%), а при наличии *B*⁺/*B*⁺ — с высоким содержанием ликопина (около 90%). В тех случаях, когда *moB*⁺ является гомозиготной или гетерозиготной формой, действие *B* частично ингибировано, и в плодах синтезируются одинаковые количества ликопина и β -каротина. Модификатор *moB*⁺ не влияет на действие аллели *B*⁺, поскольку плоды генотипа *B*⁺/*B*⁺ в присутствии *moB*⁺ содержат 90% ликопина. Полученный экспериментально мутант — Shery (*sh/sh*), *r/r*, *at/at* — содержит в различных количествах ликопин и β -каротин (Jenkins и Mackinney, 1955; Zscheile и Lesley, 1967 и др.).

Основные различия между структурой ликопина и β -каротина состоят в том, что ликопин имеет открытую цепь, а β -каротин — кольца с обеих сторон. Tomes, Quackenbush и Kargl (1956) полагают, что аллель *B* участвует в образовании кольцевых систем, характерных для β -каротина. Tomes (1963) обнаружил, что синтез ликопина в красных томатах уменьшается при повышении температуры выше 30°C, но такое повышение температуры не влияет на синтез β -каротина. Подобные выводы были сделаны Даскаловым, Огняновой и Георгиевой (1966). Однако, когда высокое содержание β -каротина обусловлено наличием фактора *B*, то оно уменьшается при повышении температуры выше 30°C (Tomes, 1963).

Из результатов проведенных к настоящему времени исследований следует, что содержание β -каротина в обыкновенных сортах томатов невысокое. Lincoln и др. (1943) установили, что оно у различных представителей *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium* находится в пределах от 0,1 до 1,9 mg%. Наиболее высокое содержание β -каротина отмечено у *L. pimpinellifolium*. Эти же авторы нашли, что формы с желтыми и желто-оранжевыми плодами не богаче β -каротином, чем формы с красными плодами. Точно такие же выводы можно найти и в работе Chmielewski и Berger (1962), но эти выводы, по-видимому, относятся к представителям культивируемых видов *L. esculentum* и *L. pimpinellifolium*, не содержащих генетического фактора *B*.

В более подробных исследованиях Tomes, Quackenbush, Nelson и North (1953) томатные сорта были обособлены в четыре основные группы по пигментам, и самые высокие содержания β -каротина указаны для сортов, которым присуща оранжевая мякоть. Последние, согласно цитированным авторам, созданы в результате межвидовой гибридизации из красноплодных сортов и дикорастущих видов, обладающих генетическим фактором *B*. Mackinney и Jenkins (1949, 1952) и Jenkins и Mackinney (1951, 1955) также отмечают более высокое содержание β -каротина у оранжевых плодов, но указанные различия между красными и оран-

жевыми плодами невелики. Tomes и Quackenbush (1958) создали известный каротиновый сорт томатов *Sago-red* и другие линии, но согласно Янушевич, Григоровской и Литвиновой (1969) плоды *Sago-red* содержат 1,06 мг% β -каротина. Из исследований Луковниковой (1966) следует, что сорта томатов с оранжевой окраской плодов из коллекции ВИР — Ленинград наиболее богаты β -каротином. В наших исследованиях установлено, что плоды сорта *Sago-red* содержат 4,900 мг% β -каротина и 1,380 мг% ликопина. Tomes и др. (1958) обращают внимание и на другие особенности томатных сортов, обладающих высоким содержанием каротиноидов — более плотную мякоть, повышенное содержание протопектина и аскорбиновой кислоты. Подобные свойства сортов томатов с оранжевыми плодами отмечают и Дворникова и Арасимович (1965), Янушевич (1968, 1972), Янушевич и др. (1969).

Наследование β -каротина и некоторые особенности этого явления исследовались, кроме Lincoln и Porter (1950), также Porter и Zscheile (1946), Zscheile и Porter (1947), Kohler и др. (1947), Mackinney и Jenkins (1949, 1952), Kohler, Lincoln, Porter (1947), Tomes, Quackenbush, Nelson и North (1953), Tomes, Quackenbush, McQuiston (1954), Mackinney, Rick, Jenkins (1956), Chmielewski и Berger (1962, 1966), Chmielewski (1966, 1968), Огняновой и Мойновой (1973) и др.

Проблема синтеза β -каротина изучалась также многими другими исследователями. Tomes, Quackenbush и Kargl (1955) допускают, что небольшие количества β -каротина в обыкновенных томатных сортах имеют происхождение, отличное от происхождения β -каротина, полученного в большом количестве под влиянием фактора *B*. Предполагается, что эти малые количества образуются или из ликопина, или из какого-то другого предшественника, общего для ликопина и β -каротина.

Относительно связи между фактором *B*, ликопином и другими каротиноидами Kagger и Yucker (1950) предполагают, что ликопин является родоначальником всех каротиноидов. Путем простых химических превращений, таких, как циклизация, перемещение двойной связи, частичная гидратация, внесение в его молекулу гидроксильных, кето- или метильных групп, из него синтетически получены почти все каротиноидные пигменты с изопреновой структурой, найденные в природе (около 70—80).

Tomes (1963) обнаружил определенное сходство между действиями факторов *B* и *Del* (контролирующего синтез δ -каротина) и установил, что включение *B* в нормальную пигментную систему красноплодных томатов увеличивает фракцию β -каротина, а включение фактора *Del* — δ -каротина за счет ликопина. В генотипах *r/r* и *at/at*, однако, в которых ликопина ограниченное количество, *B* и *Del* не обуславливают синтез циклических соединений в большом количестве. То же относится и к пигментной системе генотипа *t/t*. Это показывает, что *B* и *Del* проявляют свою активность в системах с нормальным пигментным составом (красные плоды, богатые ликопином). Сделан вывод, что увеличенный β -каротин, образованный с помощью *B*, δ -каротин, образованный с участием *Del*, и ликопин имеют общие пути синтеза путем превращения одного в другой или синтезированы из одного общего источника (Tomes, 1967, 1969). Какой каротиноид образуется от общего предшественника — β или δ , — зависит от наличия или отсутствия в дикорастущем виде факторов β и *Del*.

В последние годы некоторые исследователи направили свои усилия на изучение связи между некоторыми каротиноидами и развитием хромопластов в период созревания плодов томатов. Harris и Spurr (1969) исследовали три пигментные линии сорта Pearson: с плодами нормального красного цвета и содержанием около 90% ликопина; генотип *BB* с основным пигментом β -каротином (темно-оранжевый цвет плодов); низкопигментный мутант (*r/r*) с малокаротиноидными и бледно-желтыми плодами. Установлено, что зеленые плоды содержат пропластиды с ограниченной слоистой структурой. Не отмечены различия в пигментном содержании и ультраструктуре зеленых плодов в отдельных пигментных линиях. Однако в процессе созревания найдены существенные различия в отдельных линиях как по отношению к содержанию пигментов, так и в ультраструктуре. По-видимому, наряду с биохимическими методами определения характера каротиноидного содержания, упомянутый метод также представляет интерес для установления различий между отдельными генотипами, полученными в результате гибридизации между *L. esculentum* и дикорастущими видами рода *Lycopersicon*.

В нашей стране проблема β -каротина в томатах разрабатывалась Даскалофф, Tarnovska и Ognianova (1965), которые отметили, что *L. pimpinellifolium* имеет сравнительно более высокое содержание каротина, и получили линии между ним и *L. esculentum* с 1,193 и 1,588 mg% каротина. На возможности повышения содержания каротина в томатах путем отдаленной гибридизации обращают внимание также Даскалов, Огнянова и Мойнова (1970), Даскалов и др. (1971), Георгиева, Христова (1972), Георгиева, Сотирова, Георгиева (1972), Огнянова и Мойнова (1973).

Дикорастущие виды и разновидности рода *Lycopersicon*, обладающие генетическим фактором *B*, суть следующие: *Lycopersicon cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull., *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) Rick, *L. minutum* Chmielewski et Rick, *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl., *L. peruvianum* (L.) Mill., *L. chilense* Dun., *L. peruvianum* var. *glandulosum* Mull. и *L. peruvianum* var. *humifusum* Mull.

Для выяснения характера пигментных систем гибридов указанных видов и разновидностей с *L. esculentum* и их значимости для увеличения содержания β -каротина в плодах томатов мы предприняли обширную гибридизационную работу с представителями культивируемого вида и некоторыми из указанных дикорастущих видов и разновидностей.

Генетический фактор *B* проявляет свою активность в *L. cheesmanii* var. *minor* и *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*, которые имеют оранжевые плоды. Главным пигментом в них является β -каротин, обуславливающий оранжевый цвет. В других видах этот фактор ингибирован. Они имеют зеленые плоды, и фактор *B* проявляет свою активность только тогда, когда включен в ликопиновую систему красноплодных представителей *L. esculentum*.

А. Пигментные системы гибридов между *L. esculentum* Mill. и дикорастущими видами, в которых фактор *B* проявляет свою активность

L. esculentum Mill. × *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull.

Содержание β -каротина в плодах галапагосской разновидности *L. cheesmanii* var. *minor* изучалось Mackinney, Rick и Jenkins (1954, 1954a), которые отмечают его варьирование от 56,5 до 64 mg/g. Rick (1956) допускает, что синтез β -каротина в разновидности аналогичен тому, который протекает под влиянием фактора *B* в *L. hirsutum*. Однако в то время как активность фактора *B* в *L. hirsutum* мала из-за присутствия ингибитора и плоды его содержат только 0,200 mg% β -каротина (по нашим данным), в плодах *L. cheesmanii* var. *minor* содержание β -каротина высокое.

Наши исследования были направлены на изучение наследования β -каротина в гибридах *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* в F_1 , F_2 , BC_1 и частично в F_2 — BC_1 .

В качестве представителей *L. esculentum* в гибридизации были использованы сорт Рома и стабилизированные линии № 540/12, 23 и 49 — все красноплодные. Семена *L. cheesmanii* var. *minor* получены из Центральной интродукционной станции в Белтсвилле (США), происхождением Galapagos, № 231, 251. Гибридизация между представителями *L. esculentum* и дикорастущей разновидностью проведена в двух направлениях. Данные по морфологическим особенностям дикорастущей разновидности и по скрещиваемости его с *L. esculentum* приведены в другом месте труда. Определение β -каротина проводилось в плодах дикорастущей разновидности, представителей *L. esculentum*, F_1 , F_2 , BC_1 и F_2 — BC_1 . Содержание β -каротина и ликопина определялось методом Muggu (1937). Полученный β -каротин был идентифицирован путем сравнения абсорбционных спектров, снятых от 350 до 700 nm, со спектрами синтетического β -каротина Fluka. Исследование было проведено на самопишущем спектрофотометре Unicam SP 800. Сухое вещество определялось после высушивания в сушильном шкафу при 90°C в продолжение 8 часов до постоянного веса. Эта же методика использовалась и при определении β -каротина в других видах и гибридах.

L. cheesmanii var. *minor*, как мы отмечали ранее, имеет оранжевые плоды. Данные по наследованию окраски плодов в гибридах отражены в табл. 49, из которой видно, что в F_1 — *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor* плоды растений всех гибридных комбинаций оранжевые. В F_2 отношение числа растений с оранжевыми плодами к числу растений с красными плодами в различных гибридных комбинациях составляет 3:1, 4:1 и 5:1, что показывает доминантный характер признака. В BC_1 число растений с оранжевыми плодами и красными примерно равно.

Результаты исследований β -каротина в плодах дикорастущей разновидности и наследования его в гибридах последнего с *L. esculentum* показаны в табл. 50. Видно, что содержание β -каротина в плодах *L. cheesmanii* var. *minor*

Таблица 49

Наследование окраски плодов в гибридах *L. esculentum* × *L. cheesmanii* var. *minor*
F₁, F₂ и BC₁

Гибриды	Число исследованных растений	Растения с окраской плодов	
		оранжевые (шт.)	красные (шт.)
F ₁ — Линия 540/12 <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	10	—
F ₁ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	10	—
F ₁ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	10	10	—
F ₁ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	12	12	—
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 540/12	9	9	—
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 49	11	11	—
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	10	10	—
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Рома	10	10	—
F ₂ — Линия 49 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	38	28	10
F ₂ — Линия 23 × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	33	28	5
F ₂ — Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	43	35	8
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 49	37	28	9
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × Линия 23	30	24	6
BC ₁ — Рома × (Рома × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>)	156	67	89

ниже указанного в работе Mackinney, Rick и Jenkins (1954)¹. Как мы допускаем, это обусловлено тем, что в наших полевых условиях *L. cheesmanii* var. *minor* угнетается, рано засыхает и плоды не могут нормально созревать; а известно, что условия среды — освещение, температура и др., так же как и степень спелости, оказывают влияние на содержание β-каротина. Однако очевидно, что активность синтеза β-каротина, протекающего под влиянием фактора В, как это происходит в случае *L. cheesmanii* var. *minor*, уменьшается главным образом под влиянием повышения температуры выше 30°C.

Из этой же таблицы видно, что содержание β-каротина в плодах растений в F₁ в различных гибридных комбинациях достигает 5,740 mg% и показывает доминантный, даже сверхдоминантный характер наследования. В F₂ содержание β-каротина в оранжевых плодах варьирует от 3,570 до 7,780 mg%, а в оранжево-красных плодах того же поколения — от 1,412 до 2,276 mg%. То же самое относится и к BC₁ — варьирование от 7,240 до 7,440 mg% у оранжевых плодов. Оранжево-красные плоды и здесь, как и в F₂, содержат намного меньше β-каротина (2,424 mg%). Вес плодов в BC₁ — от 20 до 30 г.

Ликопин отсутствует в *L. cheesmanii* var. *minor*, а в F₁, где все растения имеют оранжевые плоды, его количество в общем мало и варьирует в некоторых границах, но не превышает 1,200 mg%. В F₂ и BC₁ в растениях с оранжевыми плодами содержание ликопина также мало, и в отдельных гибридных комбинациях самые высокие его содержания равны соответственно 0,600 и 0,860 mg%. В F₂ оранжево-красные плоды содержат больше ликопина — его содержание варьирует от 1,392 до 4,120 mg%. В BC₁ оранжево-красные плоды отличаются также высоким содержанием ликопина (до 4,480 mg%), а красные содержат от 4,011 до 4,103 mg% ликопина.

¹ Данные в публикациях цитированных авторов приведены в mg/g, а в наших исследованиях — в mg%.

Таблица 50

Содержание β -каротина в гибридах *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor* в F₁, F₂ и BC₁

Исходные формы и гибриды	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин — варьирование (mg %)	Ликопин — варьирование (mg %)
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>				отсутствует
Рома	оранжевые	12,25	3,937—4,000	2,855
Линия 540/12	красные	6,50	0,422	2,720
Линия 23	красные	6,23	0,430	3,170
	красные	6,59	0,470	0,580
F ₁ — Рома \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	11,50	5,620	
F ₁ — Линия 540/12 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	10,23—13,13	3,920—5,320	0,640—1,188
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times Линия 540/12	оранжевые	12,27—12,68	5,250—5,670	0,860—1,104
F ₁ — Линия 23 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	11,50—12,22	5,030—5,740	0,730—1,200
F ₁ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times Линия 23	оранжевые	11,12—11,82	5,250—5,420	0,680—0,718
F ₂ — Линия 23 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	8,64—10,84	3,570—7,780	0,082—0,504
F ₂ — Линия 23 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжево-красные	10,42	2,240	2,820
F ₂ — Линия 49 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	10,10	5,950	0,600
F ₂ — Линия 49 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжево-красные	8,49	1,412	1,392
F ₂ — Линия 49 \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	11,75	6,900	0,432
F ₂ — Рома \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	оранжевые	9,15	7,240	0,552
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times Рома	красно-оранжевые	9,35	2,276	4,120
F ₂ — <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times Рома	оранжевые	11,10	7,350	0,528
BC ₁ — Рома \times (Рома \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>)	красно-оранжевые	10,50	2,424	4,480
BC ₁ — Рома \times (Рома \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>)	оранжевые	8,580—11,020	7,240—7,440	0,640—0,860
BC ₁ — Рома \times (Рома \times <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>)	оранжевые	8,050—9,120	0,856—1,054	4,011—4,103
BC ₁ — Рома \times (<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> \times Рома)	красные			

Из изложенного видно, что растения *L. cheesmanii* var. *minor* гомозиготны по отношению к доминантной аллели *B*. По этой причине главным пигментом в них является β -каротин, а ликопин отсутствует. При гибридизации между красноплодными представителями *L. esculentum* и *L. cheesmanii* var. *minor* в гибриды вносится рецессивная аллель B^+ . В F_1 , как уже отмечалось, растения из всех гибридных комбинаций имеют оранжевые плоды и высокое содержание β -каротина, которое обусловлено доминантной аллелью *B*. Но поскольку на действие фактора *B* влияют рецессивная аллель mo^B и доминантная аллель mo^{B^+} , в F_2 наблюдаются растения с оранжевыми плодами и очень высоким содержанием β -каротина (до 7,780 mg%), с оранжевыми плодами и содержанием β -каротина примерно в половину меньше по сравнению с первой группой, растения с оранжево-красными плодами и примерно одинаковым содержанием β -каротина и ликопина и растения с красно-оранжевыми плодами и содержанием ликопина в два раза большим, чем β -каротина. Первый тип растений может быть объяснен таким образом, что они гомозиготны по рецессивной аллели mo^B и в присутствии *B* имеют высокое содержание β -каротина и предполагаемый генотип $r^+/r^+, t^+/t^+, B/B, y^+/y^+, mo^B/mo^B$. У второго типа растений с оранжевыми плодами уменьшение количества β -каротина очевидно связано с гетерозиготной формой аллели mo^B , а у третьего типа растений с оранжево-красными плодами и приблизительно одинаковым количеством β -каротина и ликопина — mo^{B^+} , которая в гомозиготной или гетерозиготной форме частично ингибирует действие фактора *B* и имеет предполагаемый генотип $r^+/r^+, t^+/t^+, B^+/B, mo^{B^+}/mo^{B^+}$. Наличие растений с красно-оранжевыми плодами и содержанием большего количества ликопина, чем β -каротина, обусловлено B^+ .

В BC_1 оранжевые плоды, как правило, также обладают высоким содержанием β -каротина, которое достигает 7,440 mg%, а в красно-оранжевых — 2,424 mg%. В F_2 — BC_1 оранжевые плоды, как правило, также обладают высоким содержанием β -каротина, которое в некоторых линиях достигает 8,320 mg%. В F_3 — BC_2 содержание β -каротина в оранжевых плодах достигает 11,02 mg%. В F_3 и F_4 — BC_3 намечаются почти стабилизированные линии с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина (табл. 51). Из данных таблицы явствует, что линии с оранжевыми плодами и высоким содер-

Таблица 51

Содержание β -каротина в гибридах *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor* в F_3 и F_4 — BC_3

№ линии в F_3 — BC_3 и F_4 — BC_4	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)	Всего ликопина и β -каротина (mg%)	β -каротин (%)
F_3 — 72-290/2-13	оранжевые	7,57	7,350	—	—	100
F_3 — 72-290/2-34	оранжевые	6,80	8,440	0,335	8,775	96,18
F_3 — 72-290/2-25	оранжевые	7,81	7,250	—	7,250	100
F_3 — 72-290/2-54	оранжевые	6,70	7,025	1,820	8,845	79,42
F_4 — 71-145/22-17	оранжевые	8,73	7,150	0,262	7,412	96,47
F_4 — 71-145/22-9	оранжевые	9,50	6,860	0,298	7,158	95,84
F_4 — 71-145/22-36	оранжевые	9,51	7,300	0,198	7,498	97,36
F_4 — 71-145/22-45	оранжевые	8,59	7,450	0,356	7,806	95,44
F_4 — 71-145/22-33	оранжевые	9,63	7,830	0,615	8,445	92,72
F_4 — 71-145/22-39	оранжевые	9,20	7,750	0,370	8,120	95,44
F_4 — 71-145/22-41	оранжевые	8,54	8,275	0,704	8,979	92,16

жанием β -каротина типично β -каротиновые, поскольку принято считать, что оранжевые плоды, содержащие более 75% β -каротина от общего количества каротиноидов, являются типично β -каротиновыми.

Эти линии с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина имеют средние по размерам плоды с очень хорошими вкусовыми качествами, но они индетерминантны благодаря отмеченной ранее связи между фактором *B* и индетерминантным габитусом растения — *sp*⁺. Поэтому следует продолжить работу по поискам методов нарушения этой связи и получения детерминантных линий с качеством плодов индетерминантных линий.

Изложенные результаты дают нам основание считать, что галапагосская разновидность *L. cheesmanii* var. *minor* может использоваться при селекции томатов для создания новых форм с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина, а также форм с красными плодами и повышенным содержанием β -каротина по сравнению с обыкновенными томатными сортами. Первые, благодаря своим очень хорошим вкусовым качествам и высокому содержанию β -каротина, могут быть особенно полезны для приготовления соков.

L. esculentum Mill. × *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (*ppn*) Rick.

Плоды галапагосской разновидности — *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (*ppn*) — также отличаются высоким содержанием β -каротина, которое согласно Mackinney, Rick и Jenkins (1954) составляет 75,6 mg/g. Те же исследователи находят, что каротиноидные пигменты разновидности могут быть отнесены целиком к β -каротину.

В наших исследованиях по гибридизации в качестве представителя *L. esculentum* были включены сорта Рома, Пловдивска консерва и стабилизированные линии № 23 и № 540/12. Семена *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* получены из Калифорнийского университета.

Результаты проведенных исследований отражены в табл. 52 и 53. Из табл. 52 видно, что в F_1 растения из всех гибридных комбинаций имели оранжевые плоды. В F_2 соотношение между числом растений с оранжевыми и красными плодами приблизительно 3:1, а в BC_1 число их близко.

Данные по исследованию β -каротина и ликопина в гибридах из F_1 , F_2 и BC_1 отражены в табл. 53, откуда видно, что содержание β -каротина в дикорастущей разновидности варьирует от 5,112 до 8,680 mg%, что, вероятно, обусловлено различной степенью зрелости, при которой проводились анализы. Ранее мы отмечали, что при повышении температуры летом листья разновидности рано засыхают, и плоды части растений, как и *L. cheesmanii* var. *minor*, не могут созревать нормально. Кроме того, повышение температуры летом выше 30°C также уменьшает интенсивность синтеза β -каротина, когда последний протекает под влиянием фактора *B*. Из этой же таблицы видно, что количество β -каротина в F_1 , представленном только оранжевыми плодами, варьирует от 4,270 до 8,320 mg%. В F_2 содержание β -каротина в оранжевых плодах составляет от 3,800 до 7,200 mg%, а в красно-оранжевых из различных гибридных комбинаций — от 1,650 до 2,320 mg%. Эти различия, очевидно, обусловлены причинами, ранее указанными. Следует также

Таблица 52

Наследование окраски плодов в гибридах *L. esculentum* × *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (*ppn*) в F₁, F₂ и BC₁

Гибриды	Число исследованных растений (шт.)	Из них		Соотношение между растениями с оранжевыми и красными плодами
		с оранжевыми плодами (шт.)	с красными плодами (шт.)	
F ₁ — Рома × <i>ppn</i>	52	52	—	
F ₁ — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	41	41	—	
F ₁ — Линия 49 × <i>ppn</i>	39	39	—	
F ₁ — Линия 23 × <i>ppn</i>	44	44	—	
F ₂ — Рома × <i>ppn</i>	91	69	22	3,76 : 1
F ₂ — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	68	53	15	3,53 : 1
F ₂ — Линия 49 × <i>ppn</i>	103	82	21	3,90 : 1
BC ₁ — Рома × (Рома × <i>ppn</i>)	43	24	19	1 : 1,12
BC ₁ — Пловдивска консерва × (Пловдивска консерва × <i>ppn</i>)	45	23	21	1,09 : 1
BC ₁ — Линия 49 × (Линия 49 × <i>ppn</i>)	51	19	31	1 : 1,68

Таблица 53

Содержание β-каротина и ликопина в плодах гибридов *L. esculentum* × *L. pimpinellifolium* f. *galapágos* (*ppn*) в F₁, F₂ и BC₁

Исходные формы и гибриды	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β-каротин (mg%)	Ликопин (mg%)
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapágos</i> (<i>ppn</i>)	оранжевые	8,83—9,06	5,112—8,680	отсутствует
Пловдивска консерва	красные	6,45	1,272	3,360
Линия 23	красные	6,59	0,470	3,170
Линия 540/12	красные	5,50	0,422	2,720
1/Д	красные	6,82	0,614	3,210
F ₁ — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	оранжевые	7,66	8,320	0,420
F ₁ — Линия 23 × <i>ppn</i>	оранжевые	9,67	6,900	0,540
F ₁ — Линия 540/12 × <i>ppn</i>	оранжевые	—	5,260	0,640
F ₁ — 1/Д × <i>ppn</i>	оранжевые	9,12	4,270	1,092
F ₁ — <i>ppn</i> × 1/Д	оранжевые	10,44	5,060	1,140
F ₂ — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	оранжевые	9,48	7,200	0,420
F ₂ — Пловдивска консерва × <i>ppn</i>	красно-оранжевые	8,12	1,650	2,380
F ₃ — Линия 23 × <i>ppn</i>	оранжевые	9,67	6,900	0,540
F ₂ — Линия 23 × <i>ppn</i>	оранжевые	6,98	3,800	0,224
F ₂ — Линия 23 × <i>ppn</i>	красно-оранжевые	6,52	2,320	4,252
BC ₁ — Линия 23 × (Линия 23 × <i>ppn</i>)	оранжевые	9,02	6,350	0,482
BC ₁ — Линия 23 × (Линия 23 × <i>ppn</i>)	красные	8,54	1,630	4,020

отметить, что фенотипное выражение каротиноидов в плодах не точно, поскольку из результатов, полученных от химических исследований, видно, что в некоторых случаях плоды оранжево-красные, а не оранжевые.

В BC_1 исследования недостаточны, но и они показывают, что содержание β -каротина в оранжевых плодах велико (6,350 mg%), а в красных — гораздо меньше (1,630 mg%), но для красноплодных растений это содержание является значительным. Однако все гибриды в BC_1 — *L. esculentum* \times (*L. esculentum* \times *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*) с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина индетерминантны, и поэтому относительно них можно сделать те же выводы о направлении будущих исследований, что и для гибридов *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor*.

Б. Пигментные системы гибридов между *L. esculentum* и дикорастущими видами, в которых фактор *B* не проявляет своей активности

L. esculentum Mill. \times *L. minutum* Chmielewski et Rick.

Содержание β -каротина в плодах дикорастущего вида *L. minutum* и наследование его в гибридах *L. esculentum* \times *L. minutum* изучалось Chmielewski, Berger (1962, 1966), Chmielewski (1965). Согласно этим данным плоды *L. minutum* содержат 0,54 mg% каротина, а гибриды F_1 — *L. esculentum* \times *L. minutum* — 0,90 mg%. В BC_1 эти же авторы нашли 3,16 mg% β -каротина при 1,100 mg% у *L. esculentum*, использованного в гибридизации. Сделано заключение, что *L. minutum* так же, как и *L. hirsutum*¹, содержит фактор, который вместе с другими факторами *L. esculentum* приводит к увеличению синтеза β -каротина в гибридах *L. esculentum* \times *L. minutum*, но он (*B*) не проявляет своей активности в дикорастущем виде подобно *L. hirsutum*. Одновременно цитированные авторы считают, что фактор *B* в *L. minutum* является аллелью этого фактора в *L. hirsutum*, и называют его *B^m*.

Наши исследования направлены на установление пигментной системы гибридов *L. esculentum* + *L. minutum* и на создание стабилизированных линий с высоким содержанием β -каротина.

Для создания гибридов между *L. minutum* и культурным видом *L. esculentum* был использован *L. minutum* — LA-735, происхождением из Huanuco, Dept. Huanuco, Перу, полученный из Калифорнийского университета. Из представителей *L. esculentum* мы использовали сорт Пловдивска консерва и стабилизированные красноплодные линии № 49, 209, 224.

Первичные гибриды были изучены в F_1 и F_2 , а BC_1 — в F_1 , F_2 , F_3 , F_4 и F_5 . Гибридные растения из F_2 , F_3 , F_4 и F_5 из BC_1 происходили от отдельных растений в предыдущем поколении. При выборе исходных растений мы стремились охватить все варианты пигментного разнообразия.

¹ Вероятно это относится к *L. hirsutum typicum*.

Гибридизация между *L. esculentum* и *L. minutum* осуществляется легко в тех случаях, когда *L. esculentum* используется в качестве материнского родителя.

Плоды в F_1 — *L. esculentum* × *L. minutum* похожи на плоды дикорастущего вида, но значительно крупнее и при созревании приобретают светло-желтый или темно-желтый цвет.

В F_2 (табл. 54) из 174 исследованных растений найдены гибриды со светло-зелеными, молочно-белыми, желто-зелеными, светло- и темно-желтыми, светло-оранжевыми и розовыми плодами. Больше всего было растений со светло- и темно-желтыми плодами (143), затем следовали растения с желто-зелеными плодами (21) и меньше всего было растений со светло-зелеными, молочно-белыми, розовыми и светло-оранжевыми плодами (от 1 до 4). Следует также отметить, что отличия между светло-желтыми, темно-желтыми и оранжевыми плодами малы, а в некоторых случаях недостаточно четко выражены.

Из данных по наследованию окраски плодов видно, что в F_2 преобладают растения с желтыми (светло- и темно-желтыми) плодами, обладающие рецессивной аллелью *r*. В том же потомстве установлено незначительное число растений со светло-зелеными, молочно-белыми, желто-зелеными, светло-оранжевыми с ликопином в радиальных стенках или с розовыми пятнами и розовыми плодами, что указывает на наличие в гибридах *L. esculentum* × *L. minutum* сложной пигментной системы, в которой участвуют не только аллель *r*, но и рецессивная аллель *at*, гомозиготные формы которой имеют светло-оранжевый цвет с ликопином в радиальных стенках плодов и низкое содержание β -каротина. Оранжевые плоды гомозиготны по отношению к доминантной аллели *B* и рецессивной *mo^B*, имеют высокое содержание β -каротина.

В BC_1 — Линия 224 × № 245 из 155 растений 41 было со светло- и темно-желтыми плодами, 47 — со светло- и темно-оранжевыми плодами, 26 — со светло-оранжевыми плодами с розовыми пятнами, 38 — с красными плодами и только 3 — с розовыми плодами. Из этих данных видно, что в указанной гибридной комбинации преобладают растения с желтыми и оранжевыми плодами. Положение подобно и в других гибридных комбинациях.

В F_2 — BC_1 , где каждое потомство происходит от отдельного растения из BC_1 , в общем, разнообразие окраски плодов сохраняется, но в отдельных потомствах сильно уменьшается. Впервые в потомстве F_2 — BC_1 — Линия 209 × № 245, которое произошло от растений с оранжевыми плодами с ликопином в радиальных стенках, появляются растения с желтыми плодами и розовыми пятнами (см. табл. 54).

В F_3 — BC_1 разнообразие в окраске плодов за некоторым исключением также уменьшено, поскольку в отдельных потомствах преобладают растения с окраской плодов, характерной для исходного растения. Отмечены и случаи, когда все потомство однообразно (табл. 55).

В F_4 — BC_1 некоторые гибридные комбинации уже отличаются однообразной или почти однообразной окраской плодов. Отмечены линии с красными, оранжевыми, темно-оранжевыми с большим содержанием β -каротина, светло-оранжевыми со следами ликопина, светло-розовыми, темно-розовыми, светло и темно-желтыми плодами (табл. 56).

Одновременно необходимо отметить, что отдельные пигменты проявляются с различными нюансами и различной интенсивностью. Желтый цвет

Окраска плодов гибридов *L. esculentum* × *L. minutum* в F₁, F₂ и BC₁ (F₁ и F₂)

Гибриды	Число исследованных растений	Происхождение исследованных растений по отношению к окраске плодов	Окраска плодов															
			светло-зеленые	молочно-белые	желто-зеленые	светло-желтые	темно-желтые	светло-оранжевые с розовыми пятнами	оранжевые с розовыми пятнами	темно-оранжевые	розовые	желтые с розовыми пятнами	оранжевые с розовыми пятнами	красные				
№ 245*	25	—	1	3	21	25	94	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — 245	174	светло-желтые	—	—	—	49	28	30	17	2	—	—	—	—	—	—	—	—
BC ₁ — Линия 224 × № 245	155	—	—	—	13	26	38	32	15	3	—	—	—	—	—	—	—	—
BC ₁ — Линия 209 × № 245	140	—	—	—	38	21	20	48	12	5	—	—	—	—	—	—	—	—
BC ₁ — Линия 49 × № 245	110	—	—	—	20	8	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 224 × № 245	75	светло-желтые	—	—	—	—	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 224 × № 245	68	светло-желтые	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 224 × № 245	28	светло-оранжевые	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 224 × № 245	41	красные	—	—	—	—	55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 224 × № 245	81	розовые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 209 × № 245	30	розовые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 209 × № 245	43	оранжевые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 209 × № 245	75	светло-оранжевые с ликопином в радиальных стенках	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 49 × № 245	39	розовые	—	—	—	16	—	29	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 49 × № 245	42	светло-оранжевые с розовыми пятнами	—	—	—	10	—	—	—	29	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂ — BC ₁ — Линия 49 × № 245	115	оранжевые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* № 245=F₁ — Плодовиска консерва × *L. minutum*.

варьирует от бледно- до темно-желтого, оранжевый — от светло- до темно-оранжевого. Розовый цвет также изменяется в широких пределах. Кроме того, пигменты, контролируемые различными генетическими факторами, такими, как *at* (цвет абрикоса) и *t* (оранжевый цвет), очень близки по фенотипному эффекту, и визуальная классификация не может точно отразить генетический состав различных пигментных вариантов. Особенно большие затруднения возникают при дифференцировании темно-оранжевых, высоко β -каротиновых генотипов ($r^+ / r^+, t^+ / t^+, at^+ / at^+, BB, y^+ / y^+, mo^B / mo^B$) и оранжево-красных ($r^+ / r^+, t^+ / t^+, at^+ / at^+, B/B, y^+ / y^+, mo^{B+} / mo^{B+}$), которые имеют сходный генетический состав и могут быть более точно определены только после химических анализов.

Содержание β -каротина

Из табл. 57 видно, что содержание β -каротина в плодах *L. minutum* варьирует от 0,506 до 0,830 мг%, в плодах использованных представителей *L. esculentum* — от 0,624 до 1,272 мг%, а в F_1 — *L. esculentum* \times *L. minutum* — от 0,634 до 1,840 мг%, в зависимости от интенсивности окраски. Светло-желтые плоды содержат наименьшее количество β -каротина (0,634 мг%), а темно-желтые — 1,840 мг%. Различия в содержаниях β -каротина в плодах с различной интенсивностью окраски не связаны со степенью спелости, поскольку плоды анализировались в полной спелости, слегка умягченные. В F_2 анализировались плоды с желтой, темно-желтой, оранжевой окраской, так же как и плоды оранжевые с розовыми пятнами и ликопином в радиальных стенках. Наибольшее содержание β -каротина имели оранжевые плоды (3,048 мг%).

Так как в F_3 и F_4 — BC_1 начинают создаваться стабилизированные линии с различными генотипами, мы сосредоточили свое внимание на их исследовании.

Таблица 57

Содержание β -каротина и ликопина в плодах гибридов *L. esculentum* \times *L. minutum* в F_1 и F_2

Исходные формы и гибриды	Число исследованных растений	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (мг % к свежей массе — варьированче)	Ликопин (мг % к свежей массе — варьирование)
<i>L. minutum</i>	3	зеленые	10,87—12,07	0,506—0,830	—
Пловдивска консерва		красные	6,45	1,272	3,360
Линия 49		красные	6,82	0,624	3,210
№ 245*	7	желтые, светло- и темно-желтые	10,19—15,48	0,634—1,840	0,092—0,224
F_2 — № 245	2	желтые	9,66—11,67	0,408—1,772	0,080—0,092
F_2 — № 245	1	темно-желтые	10,11	1,412	0,152
F_2 — № 245	1	оранжевые	10,80	3,048	0,596
F_2 — № 245	1	оранжевые с розовыми пятнами или ликопином в радиальных стенках	8,23	1,200	1,136
F_2 — № 245	1	розовые	8,05	0,112	0,174

* № 245 = F_1 — Пловдивска консерва \times *L. minutum*

довании по отношению к содержанию β -каротина. Данные по F_3 и F_4 — BC_1 , полученные в 1969 и 1970 гг., различаются для одних и тех же генотипов. Это обусловлено тем, что в июне 1969 г. был град, растения сильно пострадали и после частично восстановились. Созревание плодов наступило очень поздно в совершенно ненормальных для созревания условиях. В 1970 г., когда было выращено гибридное потомство F_4 — BC_1 , условия в поле были нормальными, и содержание β -каротина оказалось гораздо выше. Несмотря на различие полевых условий, в эти два года самое высокое содержание β -каротина отмечалось у генотипов с оранжевыми плодами, особенно у темно-оранжевых, а также у красно-оранжевых. У первых в F_4 — BC_1 количество β -каротина варьировало от 4,024 до 5,880 $mg\%$, а у вторых — от 5,930 до 6,840 $mg\%$. Содержание ликопина в оранжевых и оранжево-красных плодах невысокое. В генотипах с красными плодами содержание β -каротина варьирует от 1,102 до 1,230 $mg\%$, в светло-желтых — от 0,234 до 0,416 $mg\%$, в светло-розовых — от 0,178 до 0,500 $mg\%$, а в темно-розовых — от 0,760 до 1,012 $mg\%$ (табл. 58 и 59).

В F_5 — BC_1 получились полностью стабилизированные линии со светло- и темно-оранжевыми и красными плодами. Количество β -каротина в отдельных линиях с оранжевыми плодами в зависимости от интенсивности окраски варьирует от 3,440 до 6,540 $mg\%$, в оранжево-красных — от 6,340 до 7,060 $mg\%$, а у растений с красными плодами — от 1,020 до 1,340 $mg\%$ (табл. 60).

Кроме высокого содержания β -каротина, оранжевые плоды имеют и другие полезные в селекции томатов качества — повышенное содержание сухого вещества, большую плотность, приятный сладкий вкус.

В BC_1 значительная часть гибридов имеет красные плоды, но их намного меньше, чем следует ожидать согласно принятым правилам распада. В F_3 , F_4 и F_5 — BC_1 красноплодные генотипы содержат мало β -каротина. В F_3 — BC_1 — от 0,750 до 1,040 $mg\%$, в F_4 — BC_1 — от 1,102 до 1,230 $mg\%$ и в F_5 — BC_1 — от 1,020 до 1,340 $mg\%$. Ликопин, однако, в плодах тех же генотипов имеет высокое содержание: в F_3 — BC_1 варьирует от 5,010 до 5,720 $mg\%$, в F_4 — BC_1 — от 5,820 до 6,480 $mg\%$ и в F_5 — BC_1 — от 5,200 до 5,830 $mg\%$.

В F_5 — BC_2 количество β -каротина в оранжевых плодах варьирует от 3,440 до 7,350 $mg\%$, причем доля β -каротина от общего содержания каротиноидов (ликопина и β -каротина) составляет максимально 89,60% (табл. 61).

Таблица 58

Содержание β -каротина и ликопина в плодах гибридов F_3 — BC_1 — *L. esculentum* — (Линия 49) \times (*L. esculentum* — Пловдивска консерва \times *L. minutum*). 1969 г.

№ потомства	Число исследованных растений	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин ($mg\%$ к сухой массе, варьирование)	Ликопин ($mg\%$ к свежей массе, варьирование)
67-4/4	3	светло-желтые	5,76—7,60	0,085—0,476	0—0,268
67-4/4	4	желтые	5,42—6,34	0,560—0,600	0—0,348
67-4/2	3	светло-розовые	6,36—6,41	0,090—0,156	0,510—1,152
67-4/2	2	темно-розовые	5,79—6,63	0,360—0,896	2,184—3,600
67-4/3	5	оранжевые	5,53—10,09	3,080—3,220	1,080—1,280
67-4/11	3	темно-оранжево-красные	7,01—7,73	2,892—3,040	1,130—1,370
67-4/10	5	красные	6,09—7,42	0,750—1,040	5,010—5,720

Таблица 59

Содержание β -каротина и ликопина в плодах гибридов F_4-BC_1 — Линия 49 \times (Пловдивска консерва \times *L. minutum*). 1970 г.

№ потомства	Число исследованных растений	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg% к свежей массе — варьирование)	Ликопин (mg% к свежей массе — варьирование)
67-4/4	4	светло-желтые	5,93 — 7,19	0,234 — 0,416	0 — 0,64
67-4/4	2	желтые	6,35 — 6,44	0,136 — 0,468	0,784 — 0,824
67-4/2	4	светло-розовые	5,68 — 7,56	0,178 — 0,500	0,154 — 1,320
67-4/2	3	темно-розовые	6,09 — 6,74	0,760 — 1,012	1,404 — 2,220
67-4/3	3	желтые с розовыми пятнами	5,35 — 5,81	0,120 — 0,542	0,094 — 0,478
67-4/3	3	светло-оранжевые	7,52 — 7,99	3,080 — 3,220	0,950 — 1,120
		темно-оранжевые	7,024 — 8,880	4,024 — 5,880	0,890 — 1,370
67-4/11	3	темно-оранжево-красные	7,72 — 9,12	5,930 — 6,840	0,730 — 1,240
67-4/10	2	красные	7,00 — 7,05	1,102 — 1,230	5,820 — 6,480

Таблица 60

Содержание β -каротина и ликопина в плодах гибридов F_5-BC_1 — *L. esculentum* — Линия 49 \times (*L. esculentum* — Пловдивска консерва \times *L. minutum*). 1971 г.

№ линии	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg% к свежей массе — в среднем)	Ликопин (mg% к свежей массе — в среднем)
67-4/11-1	оранжево-красные	8,85	6,340	1,136
67-4/11-11	светло-оранжевые	10,40	3,440	0,724
67-4/11-20	темно-оранжево-красные	10,56	7,060	1,576
67-4/11-4	темно-оранжевые	9,53	6,540	0,924
67-4/11-24	оранжевые	10,12	6,160	1,152
67-4/11-26	темно-оранжевые	9,04	7,350	1,392
67-4/10	красные	7,02—7,52	1,020—1,340	5,200—5,830

Таблица 61

Содержание β -каротина и ликопина в гибридах F_5-BC_2 — *L. esculentum* \times *L. minutum*

№ линии	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)	Всего β -каротина и ликопина	β -каротин (%)
67-4/11-1	оранжевые	8,85	6,340	1,136	7,476	84,80
67-4/11-7	оранжевые	10,40	3,440	0,724	4,164	82,61
67-4/11-20	красные	5,08	1,240	4,240	1,480	16,22
67-4/11-21	оранжевые	10,56	7,060	1,576	8,636	81,75
67-4/11-23	оранжевые	9,81	6,340	1,276	7,616	83,25
67-4/11-24	оранжевые	10,12	6,160	1,152	7,312	84,26
67-11/11-43	оранжевые	9,04	7,350	1,392	8,742	84,08
67-11/24-40	оранжевые	7,65	2,900	1,068	3,968	73,08
67-11/24-19	оранжевые	8,78	5,860	0,680	6,540	89,60
67-11/24-24	оранжевые	8,33	5,600	0,696	6,296	88,95
67-4/26-48	оранжевые	9,53	6,540	0,924	7,464	87,62

Эти данные показывают, что в красных плодах имеется много ликопина и несколько повышенное содержание β -каротина по сравнению с исходными представителями *L. esculentum*.

Обсуждение и заключение

Если сравнить результаты, которые мы получили при гибридизации между *L. esculentum* и галапагосскими представителями рода *Lycopersicon* — *L. cheesmanii* var. *minor* и *L. pimpinellifolium* f. *galapagos*, с одной стороны, и между *L. esculentum* и *L. minutum* — с другой, легко видеть, что имеются значительные различия между пигментными системами гибридов галапагосских представителей и *L. minutum*, чья пигментная система гораздо богаче.

L. minutum также имеет доминантную аллель *B* и индетерминантный габитус (*sp*⁺). Активность *B* в *L. minutum* подавлена, и по этой причине его плоды содержат мало β -каротина, а ликопин отсутствует. При гибридизации *L. minutum* с *L. esculentum* в гибриды вносятся рецессивная аллель *B*⁺, доминантная аллель *r*⁺, рецессивная аллель *r* и др. Гибридные растения в *F*₁ отличаются желтыми плодами, которые гомозиготны по отношению к аллели *r*, и желтоплодные генотипы содержат мало β -каротина.

В *F*₂, кроме желтоплодных генотипов, наблюдаются растения с оранжевыми плодами с розовыми пятнами. Эта окраска обязана наличию рецессивной аллели *at*. Гомозиготные формы *at* содержат мало ликопина в радиальных стенках плодов и небольшое количество β -каротина. Tomes (1969) тоже считает, что в этих генотипах ликопин и полиеновые фракции содержатся в небольшом количестве.

В *F*₂ появляются растения с оранжевыми, желтыми и розовыми плодами. Tomes (1967) находит, что оранжевый цвет качественно отличается от желтого, и основными пигментами в генотипах оранжевого цвета при наличии *B* и гомозиготного состояния *mo*^B, являются β -каротин, проликопин и ргонеугоспороген.

Появление растений с розовыми плодами в *F*₂ — *L. esculentum* × *L. minutum* — интересный факт, на который обратил внимание и Chmielewski (1968). То обстоятельство, что розовый цвет в *F*₂ проявляет очень слабую интенсивность, дало этому автору основание предположить, что *L. minutum* содержит аллель фактора *r*⁺, который обуславливает синтез гораздо меньших количеств ликопина. В *BC*₁, однако, и в последующих поколениях розовый цвет варьирует от едва заметного до темно-розового, подобно варьированию желтого цвета, но ни один из вариантов не проявляет сходства с красным цветом, обусловленным *r*⁺. Кроме того, содержание β -каротина и ликопина в светло-розовых плодах очень мало — от 0,090 до 0,156 мг% β -каротина в *F*₃ — *BC*₁ и от 0,178 до 1,500 мг% в *F*₄ — *BC*₁. Ликопин в этих же материалах варьирует соответственно от 0,510 до 1,152 мг% и от 0,154 до 1,320 мг%. В темно-розовых плодах содержание этих каротиноидов повышено, но все равно меньше, чем в красных. Это обстоятельство дает нам основание предположить, что здесь идет речь о качественно другой аллели, обуславливающей розовый цвет, но это необходимо доказать путем соответствующих диаллельных скрещиваний.

Из представленных данных видно, что самое высокое содержание β -каротина — у темно-оранжевых и красно-оранжевых генотипов, а самое высокое содержание ликопина — у красноплодных генотипов. Количество

обоих каротиноидов, помимо аллелей B , B^+ , t , at , r^+ , регулируется также и модификаторами mo^B и mo^{B^+} . Гомозиготные формы mo^B в присутствии B обладают очень высоким содержанием β -каротина, а в присутствии B^+ — высоким содержанием ликопина. Когда mo^{B^+} находится в гомо- или гетерозиготной форме, действие B частично ингибируется, и плоды содержат примерно одинаковые количества β -каротина и ликопина, что и наблюдается у некоторых оранжево-красных плодов.

Если с точки зрения селекции оценить созданные стабилизированные линии от гибридов *L. esculentum* \times *L. minutum* с различными генотипами по пигментам, следует отметить, что линии с темно-оранжевыми плодами и оранжево-красными плодами с высоким содержанием β -каротина представляют интерес для селекции. Однако из-за оранжевого и оранжево-красного цвета плодов и индетерминантного габитуса растений они неподходящи для производства. Поэтому необходимо проделать опыты по разрыву связи между аллелями B и Sp^+ , которая затрудняет создание детерминантных линий с высоким содержанием β -каротина.

L. esculentum Mill. \times *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl.

L. hirsutum typicum, подобно другим рассмотренным видам и разновидностям, содержит фактор B , который и открыт был первоначально у этого вида.

Плоды вида при созревании бледно-зеленые и содержат мало β -каротина (0,200 mg%), что показывает подавление активности фактора B .

Гибридизация проводилась с *L. hirsutum typicum* — № 127,826, происхождением из Перу, из коллекции Центральной интродукционной станции в Белтсвилле (США), с сортом Рома и стабилизированными линиями № 49 и 540/12. Подробные данные о скрещивании между представителями *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum* приведены в разделах, посвященных другим исследованиям вида.

Гибридные растения в F_1 — *L. esculentum* (Рома) \times *L. hirsutum typicum* имеют желто-зеленые плоды, покрытые волосками, с небольшим содержанием β -каротина (0,720 mg%). В F_2 из-за значительной стерильности растений и мелких зеленых и желто-зеленых плодов полуфертильных растений содержание β -каротина не исследовалось. По той же причине было невозможно установить и наследование окраски плодов.

Данные по разнообразию окраски плодов в BC_1 и F_2 — BC_1 приведены в табл. 62 и 63. Из первой таблицы явствует, что пигментный спектр трех потомств в BC_1 составлен из желтых, оранжевых со следами ликопина или без них, оранжево-красных, красных и розовых плодов, но преобладает группа светло- и темно-оранжевых со следами ликопина плодов.

В F_2 — BC_1 также преобладает группа оранжевых и светло-оранжевых плодов. Соотношение между оранжевыми и красными плодами в первом потомстве составляет 1,62:1, во втором — 6:1, в третьем — 6,5:1. Значительная часть растений с оранжево-красными плодами содержит ликопин и β -каротин примерно в одинаковых количествах. Число желтых плодов в первых двух потомствах очень мало. Из этих результатов видно, что в F_2 — BC_1

Таблица 62

Разнообразие гибридных растений по пигментам плодов в BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

№ потомства	Исследованные растения (шт.)	Желтые	Оранжевые	Светло-оранжевые со следами ликопина	Оранжево-красные	Красные	Розовые
70-53	56	16	18	14	4	2	2
70-54	52	10	20	12	6	2	2
70-57	44	6	16	12	2	4	4

Таблица 63

Разнообразие гибридных растений по пигментам плодов в F₂—BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

№ потомства	Исследованные растения (шт.)	Желтые	Желтые со следами ликопина	Светло-оранжевые	Темно-оранжевые	Оранжевые с ликопином в радиальных стенках	Оранжево-красные	Красные	Желто-зеленые
70-53	78	6	2	—	18	8	26	16	2
70-54	88	4	4	—	32	16	20	8	4
70-57	108	24	8	4	36	12	8	8	8

ясно выражены следующие предполагаемые генотипы: $r^+ / r^+, t^+ / t^+, at^+ / at^+, B / B, y^+ / y^+, mo^B / mo^B$; $r^+ / r^+, t^+ / t^+, at^+ / at^+, B / B, y^+ / y^+, mo^B / mo^{B+}$; $r^+ / r^+, t^+ / t^+, at^+ / at^+, B^+ / B^+, y^+ / y^+, mo^{B+} / mo^{B+}$.

Исследования различно пигментированных плодов на содержание β -каротина в BC₁ показало, что оно наибольшее в темно-оранжевых плодах (от 4,160 до 4,700 mg%), а затем в светло-оранжевых (от 2,132 до 3,710 mg%). Плоды оранжево-красного цвета содержат 3,640 mg% β -каротина, а розовые — от 0,313 до 0,536 mg% (табл. 64). Подобные результаты получены и в F₂ — BC₁. Интересно отметить, что в потомстве № 70-53/3 mg оранжево-красные плоды содержат 2,972 mg% β -каротина и 2,950 mg% ликопина. То же наблюдается и для некоторых растений со светло-оранжевыми плодами того же потомства, которые содержат 2,388 mg% β -каротина и 2,940 mg% ликопина. По-видимому, в этих случаях действие аллели *B* до определенной степени подавлено влиянием модификатора mo^{B+} , и плоды содержат почти одинаковые количества β -каротина и ликопина. Следует также отметить, что красно-оранжевые плоды в обоих потомствах (70-53 и 70-54) имеют повышенное содержание β -каротина (до 2,350 mg% у № 4 из потомства 70-53/3 и 1,830 mg% у № 3 из 70-54/6 (табл. 65).

Из изложенных данных видно, что пигментная система *L. hirsutum typicum* эквивалентна пигментной системе *L. minutum*. При гибридизации между *L. minutum* и *L. hirsutum typicum* в BC₁ и F₂ — BC₁ создаются гибриды, обладающие генотипами с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина,

Таблица 64

Содержание β -каротина в плодах гибридов в BC₁ — *L. esculentum* ×
(*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

№ потомства	№ растения	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)
70-53	1	оранжево-красные	8,04	3,640	2,760
	2	светло-оранжевые	8,70	3,710	1,416
	3	темно-оранжевые	7,97	4,700	0,860
	4	розовые	6,45	0,313	1,230
70-54	1	оранжевые	8,18	3,360	0,552
	2	оранжевые	6,58	3,290	0,872
	3	светло-оранжевые	6,83	2,936	0,248
	4	светло-оранжевые	7,10	2,784	1,140
	5	светло-оранжевые	7,09	2,132	0,164
	6	темно-оранжевые	8,76	4,160	1,428
	7	оранжевые	7,13	3,012	0,790
	8	светло-оранжевые	7,81	1,820	0,234
	9	розовые	7,01	0,536	2,350
	10	желтые	6,48	1,0621	0,000

Таблица 65

Содержание β -каротина в плодах гибридов F₂—BC₁ — *L. esculentum* ×
(*L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*)

№ потомства	№ расте- ния	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)
70-53/2	1	оранжевые со следами ликопина	8,04	3,640	2,760
	2	оранжевые со следами ликопина, ро- зовые внутри	8,70	3,710	1,416
	3	светло-оранжевые	10,88	2,532	0,980
	4	светло-оранжевые	14,05	2,388	2,940
70-53/3	1	темно-оранжевые	9,18	4,760	1,540
	2	оранжево-красные	9,81	2,972	2,950
	3	красно-оранжевые	10,26	1,628	1,793
	4	красно-оранжевые	9,30	2,350	3,304
	5	красные	11,72	1,380	8,850
	6	красные	8,08	0,028	5,460
70-54/1	1	светло-оранжевые	6,27	2,724	0,724
	2	светло-оранжевые	7,09	2,132	0,164
	3	светло-оранжевые	7,10	2,784	1,140
	4	оранжевые	6,83	2,936	0,248
	5	темно-оранжевые	8,76	4,160	1,428
70-54/8	1	оранжевые	7,13	3,012	0,794
	2	оранжевые	6,58	3,290	0,872
	3	оранжевые	8,18	3,360	0,552
	4	оранжево-красные	7,58	3,500	2,950
	5	оранжево-красные	7,56	3,570	2,218
70-54/6	1	темно-оранжевые	11,69	4,480	1,108
	2	темно-оранжевые	7,97	4,700	0,860
	3	красно-оранжевые	8,52	1,830	3,020
70-54/9	1	розовые	7,02	0,740	1,042
70-54/10	1	желтые	6,78	0,600	0,000

с оранжево-красными плодами и одинаковым содержанием β -каротина и ликопина, с красно-оранжевыми плодами с повышенным содержанием β -каротина, с желтыми плодами без ликопина и небольшим содержанием β -каротина и растения с розовыми плодами с малым содержанием β -каротина и ликопина.

О селекционном значении генотипов с оранжевыми и оранжево-красными плодами можно сказать то же, что и об аналогичных генотипах гибридов *L. esculentum* \times *L. minutum*.

Генотипы с красно-оранжевыми плодами и повышенным содержанием β -каротина (до 2,350 mg% в F_2 — BC_1) представляют определенный интерес для селекции томатов.

L. esculentum Mill. \times *L. chilense* Dun.

L. chilense принадлежит к видам и разновидностям рода *Lycopersicon*, у которых фактор *B* не проявляет своей активности. Его плоды при созревании имеют бледно-зеленый цвет и содержат мало каротина — 0,320 mg%.

Гибридизация проводилась с *L. chilense* (линия LA-458), происхождением из Таспа (Перу), репродукция Калифорнийского университета. В качестве представителя *L. esculentum* использован сорт Рома. Данные по скрещиванию *L. chilense* с сортом Рома и другими представителями *L. esculentum* приведены в разделе VII.

Гибридные растения в F_1 — Рома \times *L. chilense* имеют темно-желтый цвет и 1,025 mg% β -каротина. В BC_1 число растений с плодами темно-желтого и оранжевого цвета было почти одинаковым, но в F_2 — BC_1 возник широкий формообразовательный процесс по морфологическим признакам, в том числе и по окраске плодов, подобно тому, как это наблюдалось для гибридов между *L. esculentum* и *L. hirsutum typicum*. В BC_2 были получены растения с желтыми, оранжевыми, оранжевыми с розовыми пятнами и красными плодами. После проведенного отбора по продуктивности и вкусовым качествам в F_5 — BC_2 были созданы полностью стабилизированные линии с красивыми оранжевыми плодами и содержанием β -каротина от 3,430 до 4,550 mg%, а также красно-оранжевые линии с 1,520—1,664 mg% β -каротина (табл. 66).

О селекционном значении растений с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина можно сделать то же заключение, что и для анало-

Т а б л и ц а 66

Содержание β -каротина в гибридах F_5 — BC_2 — *L. esculentum* \times *L. chilense*

№ потомства	Окраска плодов	Сухое вещество (вес. %)	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)
67-94/2-26	оранжевые	8,45	4,550	0,596
67-94/2-46	оранжевые	7,67	4,200	0,552
67-94/2-47	оранжевые	7,97	4,165	0,568
67-94/2-32	оранжевые	7,76	3,430	0,580
67-94/2-37	оранжевые	7,57	3,920	0,552
67-94/2-56	оранжевые	7,55	3,990	0,524
71-96/6	красно-оранжевые	6,84	1,520	5,960
71-96/7	красно-оранжевые	6,56	1,628	5,880
71-96/10	красно-оранжевые	6,67	1,664	4,040

Таблица 67

Содержание β -каротина и ликопина в полудетерминантных линиях с оранжевыми плодами в $F_9-BC_2 - L. esculentum \times L. chilense$

№ линии	Сухое вещество	β -каротин (mg%)	Ликопин (mg%)	Всего β -каротина и ликопина	β -каротин (%)
67-94/2-13/32	8,02	3,620	0,600	4,220	85,8
67-94/2-13/43	7,27	4,520	0,420	4,940	91,5
67-94/2-13/73	6,95	3,980	0,270	4,250	93,6
67-94/2-29/51	8,67	4,250	0,635	4,885	91,3

гичных линий других гибридов, рассмотренных в разделе. Необходимо отметить только один интересный факт, который мы наблюдали в $F_7 - BC_2$. В одном из потомств (№ 67-94/2-47), составленном из 44 растений с оранжевыми плодами, 38 были типично индетерминантными, а 6 начали развиваться как индетерминантные и после образования двух соцветий закончили свое развитие как детерминантные.

В $F_9 - BC_2 - L. esculentum \times L. chilense$ были созданы полудетерминантные линии с оранжевыми плодами и высоким содержанием β -каротина. Данные табл. 67 показывают, что указанные полудетерминантные линии являются высоко β -каротиновыми, поскольку количество β -каротина превышает 75% от общего содержания β -каротина и ликопина.

IX. Систематическое положение дикорастущего вида *Solanum pennellii* Correll

В последнее время внимание исследователей, работающих с видами рода *Lycopersicon*, привлечено вопросами, связанными с систематическим положением включенного недавно в род *Solanum* дикорастущего вида *Solanum pennellii* Correll.

Вид найден в 1925 г. Pennell, а название ему дано Correll (1958), который включил его в род *Solanum*, секция *Neolycopersicon*. Распространен по побережью Тихого океана в Перу от Trujillo (Dept. Libertad) до Atico (Dept. Arequipa). Correll обнаружил его невысоко над уровнем океана в окрестностях Atico, а другие материалы вида найдены в Nazca R. Ferreyra и в Sicicaya — P. G. Smith. Найденная Correll форма оказалась самосовместимой, а другие — самонесовместимыми.

Hardon (1967) исследовал все три образца *S. pennellii* различного происхождения. Особенно интересно отметить, что когда он использовал самосовместимый *S. pennellii* (Atico) как отцовский родитель, а два других (самонесовместимых) как материнские, гибридизация прошла успешно. Опыление в обратном направлении не дало результата, то есть была установлена односторонняя совместимость между самосовместимыми и самонесовместимыми формами *S. pennellii*. Эти результаты находятся в противоречии с установленным односторонним барьером между самосовместимыми и самонесовместимыми родителями, при котором рост пыльцевой трубки угнетается в столбике самонесовместимого вида. Здесь же получен обратный результат — пыльцевые трубки самонесовместимых форм *S. pennellii* останавливаются свой рост в столбике самосовместимой формы. Этот барьер оказался, однако, лабильным, так как в течение двух следующих друг за другом зимних периодов скрещивания оказались успешными в обоих направлениях. Однако способность самосовместимого растения, происхождением из Atica, принимать пыльцу от самонесовместимого, происхождением из Nazca, после апреля упала, и летом барьер между двумя растениями разного происхождения в указанном направлении стал абсолютным. Изменения температуры от 5 до 30°C также не оказали влияния на барьер. На основании этих результатов Hardon (1967) предполагает, что самосовместимый *S. pennellii* из Atico имеет немного более далекое происхождение, так как обладает качествами, типичными для самонесовместимых видов, особенно ингибированием, которое проявляет столбик к пыльцевым трубкам самонесовместимых форм *S. pennellii*.

Сравнительно легкая скрещиваемость между *S. pennellii* и *L. esculentum*, с одной стороны, и морфологические различия между ними — с другой, с

полным основанием иницируют ряд исследований, направленных на изучение генетического характера и стабильности диагностических и других признаков, которые отличают *S. pennellii* от *L. esculentum*, мейоза и фертильности гибридов *L. esculentum* × *S. pennellii* и др.

Lewis и Crowe (1958) установили одностороннюю совместимость между *L. esculentum* и *S. pennellii*. На основании успешной гибридизации между обоими видами и частичной фертильности гибридов в F₁ Rick (1960) высказал мнение, что отсутствуют достаточные основания для сохранения самостоятельности рода *Lycopersicon*. Khush и Rick (1963), однако, при сравнении пахитенных хромосом *L. esculentum* и *S. pennellii* отметили их сходство по морфологическим признакам. При изучении мейоза гибридов в F₁ они установили, что последний протекает нормально, и только в некоторых бивалентах наблюдается различие в размерах отдельных хромосом. На основании этих данных цитированные авторы считают, что филогенетическая связь между *L. esculentum* и *S. pennellii* очень близка, ввиду чего *S. pennellii* можно включить в подрод *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*). Жуковский обращает внимание на те же цитогенетические факты, но отмечает возможность возвращения рода *Lycopersicon* в систему рода *Solanum*.

Независимо от репродуктивных отношений между *L. esculentum* и *S. pennellii*, указывающих на их филогенетическую связь, оба вида различаются по морфологическим признакам, которых, согласно Rick (1960), насчитывается около 30. Семнадцать из них проявляются как доминантные в гибридах из F₁, а 13 наследуются промежуточно. Из доминантных признаков 11 — от *S. pennellii*, 6 — от *L. esculentum*. Наиболее подробное генетическое исследование гибридов между *L. esculentum* и *S. pennellii* проведено Tal (1966, 1967), который исследовал девять признаков. Три из них используются как диагностические в систематике: число цветковых частей, наличие или отсутствие стерильной верхушки у тычинок и коэффициент цветоножки (табл. 68). Все три признака имеют простой генетический контроль. Тот же автор обратил внимание на дегенерацию цветковых почек, по поводу которой допускает, что она обусловлена взаимодействием между одним рецессивным фактором из *S. pennellii* и минимальной частью генома *L. esculentum*. Большие генетические корреляции между коэффициентами столбика, лепестков и листьев объяснены плеiotропным действием основных факторов. Плеiotропное действие отмечено и для факторов, обуславливающих число чашелистиков, лепестков и тычинок. Большая изменчивость, как и следовало ожидать, установлена в фенотипных проявлениях *L. esculentum* по сравнению с *S. pennellii*, что, по-видимому, объясняется действием естественного отбора на дикорастущий вид.

Cogrell (1962) считает, что единственным отличием, разделяющим роды *Lycopersicon* и *Solanum*, являются наличие или отсутствие стерильной верхушки у тычинок и определенная неправильность цветков *S. pennellii*, несмотря на то, что другие два признака — стабильность числа частей цветков и коэффициент цветоножки — также оцениваются как важные таксономические признаки. В заключение он допускает, что *S. pennellii* и *S. pennellii* var. *puberulum* могут „образовать отдельный род, который может (или не может) считаться связывающим между *Lycopersicon* и *Solanum*“.

В наших исследованиях мы использовали одну самосовместимую и три самонесовместимые формы. Из-за запоздалого получения последних большая часть исследований проведена только с первой формой. Наше внима-

Таблица 68

Описание признаков, которые отличают *L. esculentum* и *S. pennellii* и их отношения доминантности в F₁-гибридах (по М. Таг, 1967)

Признак	<i>L. esculentum</i>	<i>S. pennellii</i>
1. Длина столбика/длина пыльника. Коэффициент столбика	крепкий прямой столбик (коэффициент около 0,75)	тонкий и изогнутый столбик (коэффициент ~1,20)
2. Ширина/длина лепестка. Коэффициент венчика	длинный и узкий (коэффициент около 0,45)	короткий и широкий лепесток (коэффициент ~0,60*)
3. Длина чашелистика/длина лепестка. Коэффициент чашелистика	длина чашелистика непостоянна (коэффициент около 0,70)	длина чашелистика постоянна (коэффициент около 0,40)**
4. Нижний сегмент цветоножки/вся длинна. Коэффициент цветоножки	сустав цветоножки промежуточный — в середине (коэффициент около 0,65*)	сустав в основании (коэффициент ~0,00)
5. Ширина/длина краевого сегмента листа. Коэффициент листа	длинный и узкий (коэффициент около 0,70)**	широкий и короткий сегмент (коэффициент около 1,50)
6. Число чашелистиков, лепестков и тычинок	варьируют между 5 и 8	всегда 5*
7. Стерильный верх тычинок	длина от 3 до 3,5 мм	отсутствует стерильный верх**
8. <i>sp</i> (детерминантный тип)	<i>sp/sp</i>	<i>sp⁺sp⁺*</i>
9. Вырожденные цветковые почки	Появился как новый признак в самоопыленном обратном скрещивании	

* Полная доминантность в F₁.
 ** Неполная доминантность в F₁.

ние было направлено на строение волосков как диагностического признака видов рода *Lycopersicon* (Георгиева, Ачкова, 1970), анатомическое строение листьев, дыхательных устьиц, на исследование особенностей пыльцевых зерен *S. pennellii* и видов рода *Lycopersicon*. Изучались также мейоз, фертильность и другие особенности гибридов *L. esculentum* × *S. pennellii*.

В этих исследованиях была использована самосовместимая форма *S. pennellii*.

Морфологические и другие особенности самосовместимой формы *Solanum pennellii* Correll

Самосовместимая форма *Solanum pennellii* отличается высоким прямостоячим стеблем, который в наших условиях достигает высоты 1,2 м (рис. 47). Листья сложные, длиной от 8 до 10 см и шириной от 4 до 6 см. Листовых сегментов насчитывается от 7 до 9, длиной от 2,5 до 3 см, шириной — от 2 до 2,5 см. Они слабо изрезаны, почти гладкие. Жилки листьев глубоко врезаны, что придает пластинке листа неровную поверхность. Малые листовые сегменты отсутствуют или наблюдаются очень редко. Как стебли, так и листья *S. pennellii* покрыты железистыми волосками, благодаря чему их поверхность выглядит бархатистой, на ощупь клейкой и издает специфический аромат. Соцветия простые, иногда раздвоенные, закрученные, длиной от 8 до 12 см. По оси цветка расположено от 5 до 7 цветков с прицветниками неправильной формы. Некоторые из соцветий *S. pennellii* продолжают рост и образуют ветви с листьями и новыми соцветиями. Цветок состоит из пятичленной чашечки, пятичленного венчика диаметром около 3,5 см и пяти тычинок. Лепестки асимметричны и закручены в направлении, противоположном тычиночной колонке. Не наблюдается отклонений в числе элементов цветковых органов. Тычинки длиной около 1 см заканчиваются отверстием, из которого высыпается пыльца. Столбик длиной около 1,3 см выступает над тычиночной колонкой, закручиваясь под правым углом. Цветоножка снабжена суставом рядом с местом прикрепления к оси цветка, которая неясно выражена. После оплодотворения цветоножка утолщается, удлиняется, но сустав остается малозаметным. Однако при нажиме цветоножка легко отрывается благодаря наличию разделяющего слоя. Плоды зеленые, весят около 2—3 г и покрыты волосками. В середине плода имеется слегка выраженная вмятина (рис. 47). При созревании плоды сильно смягчаются, сохраняют зеленый цвет и легко растрескиваются. Семена мелкие, многочисленные — в среднем около 100 на плод.

Самосовместимая форма в наших условиях (в теплице и в поле) развивает слабую корневую систему и проявляет сверхчувствительность к некоторым почвенным микроорганизмам. По этой причине растения погибают в различные фазы своего развития и, как правило, не достигают плодоношения. Привитые к различным сортам томатов, развиваются нормально и обильно плодоносят. *S. pennellii* выдерживает понижение (до -3°C) температуры.

Жученко (1973) отмечает, что *S. pennellii* представляет определенный интерес как источник новой зародышевой плазмы при селекции томатов.

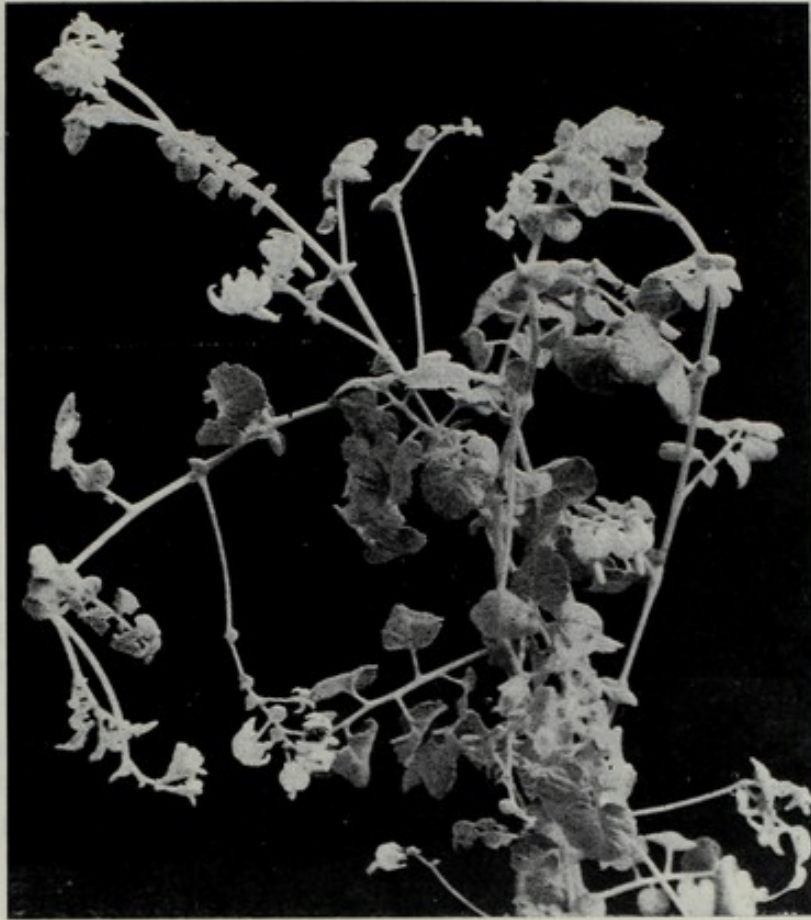


Рис. 47. *Solanum pennellii* Correll

Волоски

Подробное описание типов и подтипов волосков, наблюдавшихся у молодых и плодоносящих растений видов рода *Lycopersicon*, и методика исследования приведены в разделе V, поэтому здесь мы ограничимся информацией о составе волосков *S. pennellii* и связи их с волосками видов рода *Lycopersicon*.

S. pennellii характеризуется типами и подтипами волосков, которые встречаются и у видов рода *Lycopersicon* (типы *a*, *b* и *c*, подтипы a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 и c_2). Одновременно *S. pennellii* отличается и специфическим для него, но отсутствующим у видов рода *Lycopersicon* типом волосков *d*. Эти волоски характеризуются своеобразно расширенной верхней клеткой. К подтипу d_1 относятся волоски длиной от 500 до 1200 μ и числом клеток от 5 до 8. Подтип d_2 состоит из волосков длиной 140—400 μ и числом клеток от 3 до 5, основа одноклеточная (рис. 48).

Если исключить различия между верхними клетками волосков у видов рода *Lycopersicon* и *S. pennellii*, то можно видеть, что существует ясно выраженное морфологическое сходство между однозначными подтипами типов *a*, *b*, *c* и *d* (табл. 69).

Состав волосков у молодых растений не соответствует составу взрослых. Наиболее ясно выражены различия на поверхности подсемядольного колена у молодых растений и частей плодоносящих. У всех видов рода *Lycopersicon*

Т а б л и ц а 69

Распространение подтипов волосков на молодых и плодоносящих растениях рода *Lycopersicon* и *Solanum pennellii*

Виды	Количество волосков по подтипам*									
	a_1	a_2	b_1	b_2	b_3	c_1	c_2	d_1	d_2	
<i>L. esculentum</i>	1(1)	2(1)	следы (3)	следы (4)	—(—)	1(4)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. pimpinellifolium</i>	2(1)	3(1)	—(—)	—(4)	—(2)	2(4)	1(—)	—(—)	—(—)	
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn)	—(—)	2(—)	—(1)	—(1)	—(—)	—(1)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i>	2(1)	2(1)	—(1)	—(4)	—(—)	2(3)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i>	1(4)	2(4)	—(1)	—(4)	—(—)	—(3)	1(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. minutum</i>	2(—)	2(—)	—(—)	—(4)	—(2)	—(3)	1(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	2(3)	2(4)	—(1)	—(3)	—(—)	1(4)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	2(3)	2(4)	—(2)	—(3)	—(—)	—(3)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. peruvianum</i>	1(—)	2(—)	2(—)	—(5)	—(—)	—(2)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	2(—)	2(—)	2(—)	—(5)	—(—)	—(2)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	2(—)	2(—)	1(—)	—(4)	—(2)	1(3)	2(1)	—(—)	—(—)	
<i>L. chilense</i>	(—)	(—)	(—)	(5)	(—)	(1)	(1)	(—)	(—)	
<i>Solanum pennellii</i>	1(—)	2(—)	—(1)	—(1)	—(—)	1(1)	1(1)	2(5)	1(5)	

* Волоски перечислялись на полосе длиной 1960 μ .

Следы — единичные волоски

1 — от 1 до 3 волосков

2 — от 3 до 10 "

3 — от 10 до 20 "

4 — от 20 до 30 "

5 — больше 30 "

Цифры, поставленные в скобки, относятся к плодоносящим растениям.

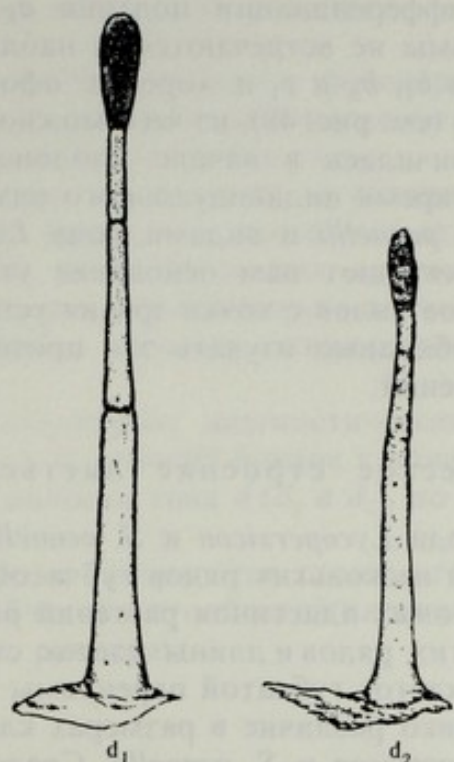


Рис. 48. Волоски типа *d*, специфичные для *Solanum pennellii*

и *S. pennellii* подсемядольное колено покрыто волосками типа *a*, причем преобладает подтип *a*₂. Для этого подтипа видовые различия не отмечены.

Волоски подтипа *a*₁ на подсемядольном колене у видов рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* найдены в количестве, близком к количеству подтипа *a*₂. У *S. pennellii* во многих случаях трудно определить, относятся ли данные волоски к подтипу *a*₁ или подтипу *d*₁. В то время как у взрослых растений подтипы *a*₁ и *d*₁ хорошо разграничены, на подсемядольном колене и стебле до пятого или шестого листа подобное разграничение не всегда возможно, поскольку существуют переходные формы между волосками подтипов *a*₁ и *d*₁.

На подсемядольном колене видов рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* наблюдаются и волоски типа *c*. На первых распространены преимущественно волоски подтипа *c*₂ и намного меньше — *c*₁. У *S. pennellii*, кроме волосков подтипов *a*₁ и *a*₂, распространены и подтипы *c*₁, *c*₂, *d*₁ и *d*₂.

При исследовании волосков плодоносящих растений были охвачены как вегетативные, так и репродуктивные органы. Основные подтипы, характерные для *S. pennellii*, как мы уже отмечали — *d*₁ и *d*₂. Из типов и подтипов волосков, характерных для *Lycopersicon*, у *S. pennellii* встречаются *b*₁ и *b*₂, а на молодых листьях — *c*₁.

Из изложенных данных видно, что волоски подтипов *a*₁, *a*₂, *c*₁ и *c*₂ на молодых растениях *S. pennellii* не отличаются от тех же подтипов у видов рода *Lycopersicon*. Различия обусловлены главным образом наличием у *S. pennellii* волосков типа *d*, отсутствующих у видов рода *Lycopersicon*. То обстоятельство, что у взрослых растений *S. pennellii* подтипы *a*₁ и *d*₁ очень хорошо разграничены, а у молодых растений разграничение затруднено из-за наличия переходных форм, позволяет нам допустить, что последние могут считаться

началом генетической дифференциации подтипа a_1 в d_1 . У плодоносящих растений переходные формы не встречаются, а наблюдаются в малых количествах волоски подтипов b_1 , b_2 и c_1 и хорошо оформленные и в большом количестве волоски d_1 и d_2 (см. рис. 48), из чего можно сделать предположение, что дифференциация закончилась в начале плодоношения, и этот процесс повторяется и сейчас, во время индивидуального развития *S. pennellii*, и показывает связь между *S. pennellii* и видами рода *Lycopersicon*.

Наблюдаемые явления дают нам основание утверждать, что при изучении различных признаков видов с точки зрения установления генетического родства между ними необходимо изучать эти признаки в процессе индивидуального развития растений.

Анатомическое строение листьев

Все виды рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* отличаются наличием одного ряда столбчатой и нескольких рядов губчатой паренхимы (от 2 до 4). Различия в толщине листовых пластинок растений рода *Lycopersicon* зависят прежде всего от числа этих рядов и длины клеток столбчатой паренхимы, в то время как в размерах клеток губчатой паренхимы разнообразия не наблюдается. Однако очень велико различие в размерах клеток паренхимы листьев между видами рода *Lycopersicon* и *S. pennellii*. Средняя длина клеток столбчатой паренхимы у *S. pennellii* составляет $163,38 \mu$; у *L. peruvianum* вида рода *Lycopersicon* с самыми длинными клетками столбчатой паренхимы — $46,20 \mu$. Средний размер клеток губчатой паренхимы у *S. pennellii* составляет $48,16/36,54 \mu$, а у *L. peruvianum* var. *dentatum* — $18,40/14,00 \mu$.

Дыхательные устьица *S. pennellii* отличаются от устьиц у видов рода *Lycopersicon* по количественному распределению на верхнем и нижнем эпидермисе, а также по своим размерам. У *S. pennellii* по обоим эпидермисам наблюдается одинаковое число дыхательных устьиц (в среднем $2,3-2,4$ штуки на зрительное поле) со средним размером $26,80 \mu$. У видов рода *Lycopersicon* на верхнем эпидермисе число дыхательных устьиц варьирует в среднем от $0,05$ до $1,00$ на зрительное поле. Только у *L. peruvianum* var. *humifusum* их число сравнительно больше (в среднем по $2,35$ на зрительное поле). В нижнем эпидермисе число устьиц варьирует от 5 до 10 на зрительное поле. Исключение составляют виды *L. peruvianum* var. *glandulosum* с $11-15$ дыхательными устьицами и *L. hirsutum typicum* с $8-13$ устьицами на одно зрительное поле.

При исследовании дыхательных устьиц было установлено, что у *S. pennellii* их размер в среднем составляет $26,80 \mu$ и близок к размерам устьиц *L. hirsutum typicum* (в среднем $25,51$).

Пыльцевые зерна

По форме пыльцевых зерен и по числу пор на пыльцевых зернах виды рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* не различаются между собой. Основные размеры пыльцевых зерен у видов рода *Lycopersicon* — между $22,4$ и $26,6 \mu$. Исключение составляет *L. peruvianum* var. *humifusum*, который имеет более мелкую пыльцу (от 19 до 21μ). *S. pennellii* отличается от видов рода *Lycopersicon* только большими размерами пыльцевых зерен (основные размеры — от $26,6$ до 28μ).

Фотопериодическая реакция

Огнянова (1970) установила фотопериодическую хлорозу при непрерывном освещении *S. pennellii*, в результате чего делает вывод о сходстве его с некоторыми видами рода *Lycopersicon*.

Из изложенных данных по сходству и различиям между видами рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* видно, что последний отличается по многим морфологическим признакам: числу цветковых органов, длине столбика и его отношению к длине тычинок, коэффициенту венчика, чашелистикам, цветоножке, концевому листовому сегменту, стерильному верху тычинок и признаку *sp.*

Одновременно, по некоторым диагностическим признакам, таким, как волоски подтипов *a*, *b* и *c*, *S. pennellii* близок к видам рода *Lycopersicon*. Специфичны для *S. pennellii* волоски типа *d* (d_1 и d_2), но они, по-видимому, происходят от типа *a* (a_1).

S. pennellii и виды рода *Lycopersicon* сходны также по устройству пыльцевых зерен и клеток губчатой и столбчатой паренхимы, независимо от того, что они отличаются по размерам.

Морфологические и другие особенности самонесовместимых форм *Solanum pennellii*

Самонесовместимые формы *S. pennellii*, которые мы изучали, получены из Universidad National Agraria (Перу) с коллекционными номерами 883, 955 и 902. Растения этих форм исследованы в продолжение двух лет во все сезоны главным образом в условиях теплицы, а в течение одного лета — и в полевых условиях. В исследования были включены от 4 до 18 растений каждого номера. Самонесовместимость установлена при экспериментальном самоопылении.

Самонесовместимая форма № 883 отличается высоким стеблем, достигающим в условиях теплицы 2 м высоты. Листья сложные, длиной 8—10 см, шириной 4—5 см. Листовых сегментов насчитывается от 7 до 9, они имеют длину 2,5—3 см, почти такую же ширину и слабо изрезаны. Пластинка листа почти гладкая. Малых листовых сегментов насчитывается от 3 до 5, и они имеют различную величину. Стебли и листья покрыты железистыми волосками, из-за чего их поверхность выглядит бархатистой, она клейкая и обладает специфическим ароматом. Соцветия простые и сложные, но преобладают сложные. У некоторых растений отдельные ветви соцветий в свою очередь ветвятся. Образуются по 4 ветви, на которых располагаются от 28 до 42 цветков. Цветки асимметричные, крупные, с диаметром венчика 2,5—3 см и с очень приятным ароматом. Тычинки длиной около 1 см заканчиваются отверстием, из которого высыпается пыльца. Столбик длиной около 1,3 см выступает над тычиночной колонкой, закручиваясь почти под прямым углом. Цветоножка снабжена суставом, который расположен вблизи от места прикрепления черешка к цветковой оси, но сустав неясно выражен. При нажиме, однако, цветоножка легко отрывается благодаря наличию разделяющего слоя. Лепестки не обращены в направлении, обратном направлению тычиночной колонки, как это имеет место у самосовместимой формы, а занимают



Рис. 49

Слева: самонесовместимая форма *S. pennellii* № 883; справа: самонесовместимая форма *S. pennellii* № 955

перпендикулярное положение. На разветвлениях соцветий расположены крупные прицветники (рис. 49 и 50). Плоды № 883 сходны с плодами самосовместимой формы, но у них слабее выражена продольная вмятина, характерная для плодов самосовместимой формы. Плоды имеют более округлую форму и зеленый цвет с более или менее сильно выраженным антоциановым окрашиванием. Семян много (свыше 100 в плоде), но они значительно мельче семян самосовместимой формы. Чувствительность корневой системы № 883 к почвенным микроорганизмам выражена слабее, чем у самосовместимой формы.

Самонесовместимая форма № 955 по морфологическим признакам сходна с № 883. Отличается от нее более короткими черешками листовых сегментов, более сильной изрезанностью листовых сегментов и неровностью их поверхности. Соцветия простые и сложные, но преобладают простые. Цветки отличаются незначительным изгибом лепестков, подобно цветкам самосовместимой формы, но гораздо слабее выраженным. Соплодия и плоды сходны с соплодиями и плодами № 883 (рис. 51).

№ 902 по структуре листьев и особенно листовых сегментов приближается к самосовместимой форме, но листья длиннее, а листовых сегментов насчитывается 9—10. Последние более гладкие. Число малых листовых

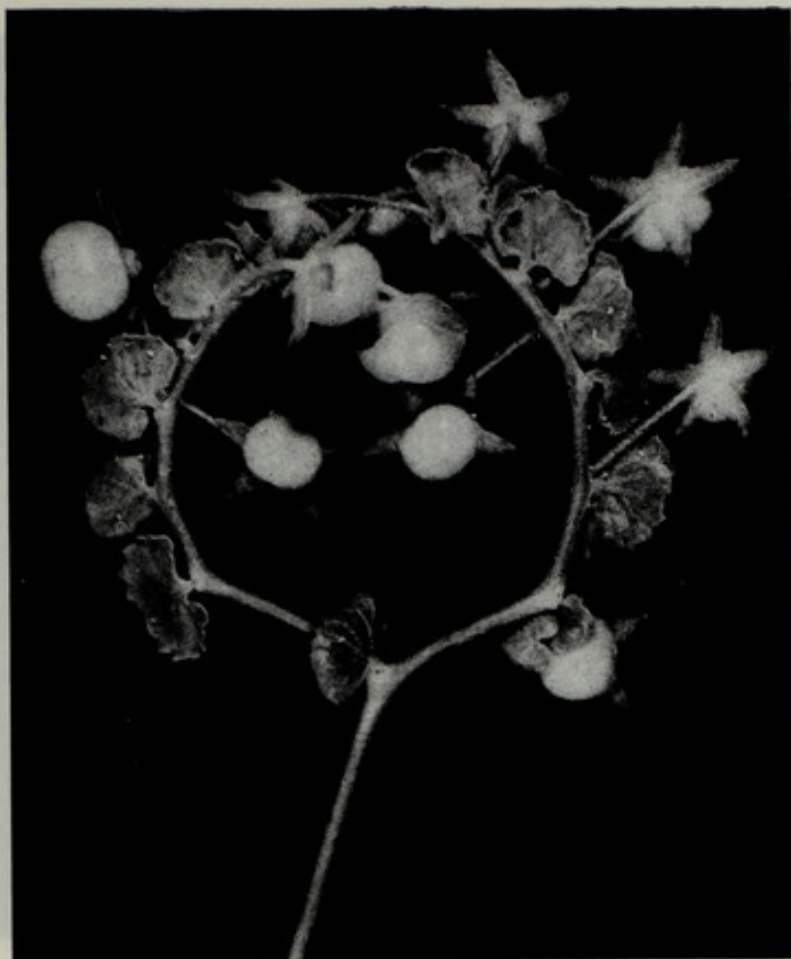


Рис. 50. Соплодие самонесовместимой формы *S. pennellii* № 883

сегментов варьирует от 5 до 7. Соцветия простые и сложные, преобладают сложные. Цветки сходны с цветками № 955 (рис. 52).

Лабильность самонесовместимости у № 883, 955 и 902

В начале раздела было отмечено, что Hardon (1967) исследовал потомства от одной самосовместимой и двух самонесовместимых форм *S. pennellii* и репродуктивные отношения между ними. Была установлена лабильность барьера совместимости между самосовместимыми и самонесовместимыми формами. Однако в работе не приведено данных о лабильности самонесовместимых форм в различные времена года, что отражается на репродуктивных отношениях между ними и самосовместимыми формами.

В наших исследованиях, как уже отмечалось, были использованы от 4 до 18 растений из трех самонесовместимых форм.

Восемь из 12 исследованных растений № 883 оказались самонесовместимыми в январе, феврале и первой половине марта, после чего начали образовывать плоды с семенами при экспериментальном и спонтанном самоопылении. Этот процесс продолжался в апреле, мае, июне, июле, августе и сентябре,



Рис. 51. Соплодие самонесовместимой формы *S. pennellii* № 955

а у отдельных растений — и в октябре. Процент образования плодов с семенами варьировал от 8 до 23, а у двух растений — до 100. Среднее число семян в одном плоде варьировало от 23 до 100. С ноября по конец марта следующего года растения снова были самонесовместимыми. Три из исследованных растений в течение почти всего двухлетнего периода были самонесовместимыми. При старении растения поддерживались путем прививки.

Из самонесовместимой формы № 955 было исследовано 18 растений. Большая часть (15 экз.) были самонесовместимы с ноября по конец февраля. В марте начали образовываться плоды с семенами при экспериментальном самоопылении, и этот процесс продолжался до конца октября (доля плодов с семенами — от 4 до 21%, число семян в плоде 8—89). С ноября второго года наступил новый период самонесовместимости. Три растения оказались самонесовместимыми в течение всего периода исследования.

Из третьей самонесовместимой формы исследовано 4 растения. Два из них были самосовместимыми только в октябре и ноябре, в остальной же период были самонесовместимыми. Другие два растения № 902 проявили стабильную самонесовместимость.

Из изложенных результатов видно, что дикорастущий вид *S. pennellii* отличается сложной внутривидовой системой, включающей самосовместимые и самонесовместимые формы. Но в то время как самосовместимость исследованных форм стабильна и не зависит от температурных и других осо-



Рис. 52. *S. pennellii* — самонесовместимая форма № 902

бенностей сезона, самонесовместимость лабильна. У форм, обладающих самонесовместимостью, ясно выражены периоды, в течение которых генетические структуры, контролирующие реакцию на самонесовместимость, теряют контроль над ней, и растения приобретают способность оплодотворяться собственной пылью. Одновременно у форм с лабильной самонесовместимостью встречаются отдельные растения со стабильной самонесовместимостью, что показывает, что реакция на самонесовместимость вообще нестабильна. Поэтому предположение Haddon (1967), что самосовместимые формы *S. pennellii* имеют недавнее происхождение, очевидно нуждается в дополнительных доказательствах.

Из представленных данных видно, что по морфологическим признакам листьев, цветков и плодов самосовместимые и самонесовместимые формы *S. pennellii* сходны. Самым существенным различием между ними является реакция на самонесовместимость. Она представляет собой благоприятное качество, способствующее поддержанию жизнеспособности и продуктивности форм, которым присуща эта реакция в специфических условиях ареалов распространения, но она нестабильна, что характерно для процесса развития. Наличие отдельных растений со стабильной самонесовместимостью в пределах популяций с лабильной самонесовместимостью также может служить показателем незавершенного процесса.

Репродуктивные отношения между видами рода *Lycopersicon* и *S. pennellii*

Самым надежным критерием для определения генетического родства между видами являются репродуктивные отношения и фертильность гибридов в F_1 , F_2 и более поздних поколениях.

Проведенные до сих пор исследования по установлению родства между видами рода *Lycopersicon* и *S. pennellii* ограничивались только взаимоотношениями главным образом между *S. pennellii* и *L. esculentum* и частично *L. hirsutum* var. *glabratum*. Мы считаем, что этот вопрос может быть выяснен полнее на основе изучения взаимоотношений между *S. pennellii* и видами и разновидностями обоих подродов рода *Lycopersicon*. То обстоятельство, что *S. pennellii* имеет зеленые плоды, а окраска плодов является одним из диагностических признаков, использованных при обособлении двух подродов в роде *Lycopersicon*, еще более подчеркивает необходимость в таких исследованиях.

В качестве представителя *L. esculentum* в гибридизацию был включен сорт Рома. Кроме него, из подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) были использованы: *L. pimpinellifolium* f. *galapagos* (ppn) Rick, *L. cheesmanii* *typicum* Riley, *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull. и *L. minutum* Rick et Chmielewski, а из подрода *Eriopersicon* — *L. peruvianum* (L.) Mill., *L. peruvianum* var. *dentatum* Dun., *L. peruvianum* var. *humifusum* Mull., *L. hirsutum* *typicum* Humb. et Bonpl. Кроме того, использовались две формы *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl, одна — неизвестного происхождения и вторая — из Ванос (Эквадор).

Полученные гибриды были исследованы по морфологическим признакам, исследовались мейоз, фертильность в F_1 и F_2 и некоторые другие особенности в BC_1 и BC_2 . Мейоз изучался на материалах из исходных видов и полученных гибридов. Были использованы цветковые почки различной величины. Для фиксирования применялась смесь спирта и уксусной кислоты (1:3). Наблюдения проводились на squash-препаратах, приготовленных по ацетокарминовому методу после обработки железоммониевыми квасцами по методу Brown-Geitler. Число соматических хромосом *S. pennellii* было исследовано в меристемных клетках кончиков корешков, причем также были использованы squash-препараты, приготовленные по ацетокарминовому методу после предварительной обработки корешков 0,2% раствором колцихина в течение трех часов. Жизненность пыльцы устанавливалась в ацетокармине, причем перечислялось около 3000 пыльцевых зерен.

Скрещиваемость

Результаты изучения скрещиваемости *S. pennellii* с видами и разновидностями рода *Lycopersicon* отражены в табл. 70. Видно, что между представителями подрода *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) и *S. pennellii* существует хорошо выраженная односторонняя совместимость при условии, что виды указанного подрода использованы в качестве материнских родителей.

Очевидно, односторонняя совместимость между *L. esculentum* и *S. pennellii* регулируется различными аллелями в локусе *S*, и самосовместимые аллели *L. esculentum* (S^e) и *S. pennellii* (S^p) принципиально различны независимо от того факта, что гибридизация проводилась с самосовместимой формой *Spennel-*

Таблица 70

Скрещиваемость самосовместимого *S. pennellii* с видами и разновидностями рода *Lycopersicon*

Комбинации	Опыленные цветки (шт.)	Безуспешные скрещивания (%)	Плоды с семенами (%)	Среднее число семян в плоде
<i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	50	40,00	60	19,00
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> × <i>S. pennellii</i>	40	70,00	30	4,30
<i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	50	69,28	30,72	2,60
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> × <i>S. pennellii</i>	40	85,00	15	4,70
<i>L. minutum</i> × <i>S. pennellii</i>	45	79,20	20,80	9,60
<i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	44	77,28	22,72	41,00
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> A* × <i>S. pennellii</i>	58	100,00	—	—
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B** × <i>S. pennellii</i>	50	96,55	3,45	21
<i>L. peruvianum</i> × <i>S. pennellii</i>	66	100,00	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> × <i>S. pennellii</i>	56	100,00	—	—
<i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> × <i>S. pennellii</i>	57	100,00	—	—
<i>L. chilense</i> × <i>S. pennellii</i>	58	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. esculentum</i>	50	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i>	50	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. minutum</i>	45	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> <i>typicum</i>	46	91,30	8,70	81,00
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> A*	50	80,00	20,00	69,80
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B**	50	67,00	33,00	61
<i>S. pennellii</i> × <i>L. peruvianum</i>	66	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	74	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	70	100,00	—	—
<i>S. pennellii</i> × <i>L. chilense</i>	60	100,00	—	—

* A — линия с неизвестным происхождением.

** B — линия происхождения из Vanos (Эквадор).

lii. При гибридизации в направлении ♀ S^p × ♂ S^e пыльцевые трубки подавляются, а в обратном направлении — ♀ S^e × ♂ S^p — свободно растут. Подобная односторонняя совместимость установлена и в случае гибридизации между *L. esculentum* и *L. hirsutum* *typicum* (Martin, 1961, 1964). Hardon (1967) отмечает, что его опыты по скрещиванию трех различных по происхождению растений *S. pennellii* (Atico, Nazca, Sicicaya) пыльцой *L. esculentum* в продолжение двух лет оказались безуспешными, независимо от того, что он использовал различные методы для разрушения генетических барьеров у отдельных растений — почечное опыление, устранение части столбика (поскольку он у *S. pennellii* значительно длиннее, чем у *L. esculentum*), прививка столбика, ростовые вещества и др.

При скрещивании самосовместимого *S. pennellii* с видами и разновидностями подродовой категории *Eriopersicon* установлена двусторонняя совместимость между *S. pennellii* и *L. hirsutum* *typicum* и одной линией из *L. hirsutum* var. *glabratum*, происхождением из Vanos (Эквадор). В последнем случае в обоих направлениях получены плоды с нормальным или близким к нормальному количеством семян. Образование семян особенно обильно, когда

S. pennellii использован как материнский родитель. Односторонняя скрещиваемость установлена между *S. pennellii* и *L. hirsutum* var. *glabratum* (неизвестного происхождения), когда *S. pennellii* использован в качестве материнского родителя. Об успешной гибридизации в обратном направлении сообщил Chmielewski (1966). Между *S. pennellii* и комплексом *peruvianum*, включая *L. chilense*, установлена двусторонняя несовместимость.

При сравнении данных по совместимости между *S. pennellii* с *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* с данными по совместимости между *S. pennellii* и видами и разновидностями комплекса *peruvianum* становится очевидным близкое родство между *S. pennellii* и *L. hirsutum typicum*, с одной стороны, и *S. pennellii* и *L. hirsutum* var. *glabratum* — с другой, так же как и репродуктивная изоляция *S. pennellii* от комплекса *peruvianum*. Репродуктивная изоляция разделяет также два комплекса — *hirsutum* (*L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*) и *peruvianum*.

Морфологические и другие особенности F₁ и F₂ — *L. esculentum* × *S. pennellii*

Общий вид гибридов и проделанные измерения показывают, что налицо сильно выраженный гетерозисный эффект. Средняя высота растений составляет 2,90 м, в то время как *S. pennellii* в тех же условиях достигает 1,20 м, а сорт Рома — около 0,60 м.

Согласно исследованиям Tal (1967) с полной доминантностью в гибридах проявляется число чашелистиков, лепестков и тычинок (5), характерное для *S. pennellii*. То же самое относится и к суставу на конце цветоножки, характерному для *S. pennellii*. Напротив каждого цветка по оси цветка расположен прицветник (рис. 53). Доминирует и тонкий, длинный, закрученный столбик, характерный для *S. pennellii*. С неполной доминантностью проявляется верхний листовой сегмент, длинный и узкий, как у *L. esculentum*. Остальные листовые сегменты промежуточны по форме, серо-зеленого цвета, покрыты короткими волосками, клейкие, с острым специфическим ароматом, подобным аромату листьев *S. pennellii*. Производят впечатление фенотипные изменения листьев в гибридах. Листья у молодых растений напоминают листья *S. pennellii*, а позднее приближаются по форме к листьям *L. esculentum*. Появ-

Таблица 71

Жизненность пыльцы и осеменение исходных видов и гибридов в F₁

Исходные виды и гибриды	Жизнеспособность пыльцы (%)	Среднее число семян в плоде
<i>L. esculentum</i> (Рома)	80,20	71,00
<i>L. hirsutum typicum</i>	94,00	64,75
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	95,00	76,50
<i>S. pennellii</i>	86,10	98,00
F ₁ — Рома × <i>S. pennellii</i>	84,20	39,00
F ₁ — <i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	76,20	52,00
F ₁ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	90,00	76,00
F ₁ — <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B × <i>S. pennellii</i>	88,00	68,50
F ₁ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B	91,00	70,00



Рис. 53. F₁ — *L. esculentum* (Рома) × *S. pennellii*

ляются также мутантные формы, на которые обращает внимание и Rick (1967).

Anderson (1963) установил цитоплазматическую стерильность в тех же гибридах, что подтверждается и нашими исследованиями.

Плоды при созревании приобретают желто-зеленый цвет, а эпидермальная поверхность растрескивается. Они шелушатся, но сохраняют твердость, в то время как плоды *S. pennellii* очень мягкие. В среднем семян в одном плоде 39 (табл. 71).

Гибридные растения отличаются повышенной устойчивостью к низким температурам (до -3°C).

F₁ — *L. hirsutum typicum* × *S. pennellii*

Листья промежуточные по форме, но их поверхность подобна поверхности листьев *S. pennellii*. И здесь также обращают на себя внимание фенотипные изменения листьев в период индивидуального развития гибридов. В первых фазах развития листовые сегменты широкие, изрезанные, как у *L. hirsutum typicum*, но закругленные, как у *S. pennellii*. Позднее они становятся промежуточными по форме. В соцветиях и цветках доминирует материнский родитель — *L. hirsutum typicum*. Плоды твердые, светло-зеленые с желто-

ватым оттенком, густо опушенные с темно-зелеными полосами. В общем доминирует тип плодов *L. hirsutum typicum*. Число семян в плодах почти нормальное (табл. 71). Пыльца имеет удовлетворительную жизнеспособность (табл. 72).

F_1 — *S. pennellii* × *L. hirsutum typicum*

Гибридные растения проявляют сильно выраженный гетерозисный эффект. Листья промежуточные по форме. Соцветия простые и разветвленные: простые напоминают соцветия *S. pennellii*, а разветвленные — *L. hirsutum typicum*. Оба соцветия, однако, имеют наклон такой же, как и у соцветий *S. pennellii*. Плоды крупные, с незначительным опушением, с небольшой вмятиной посередине и без характерной для *L. hirsutum typicum* темно-зеленой линии. При созревании становятся мягкими, как и плоды *S. pennellii*. В общем в репродуктивных органах доминируют особенности *S. pennellii*. Осеменение очень хорошее (см. табл. 71). Жизнеспособность пыльцы высокая.

Из описания гибридов в F_1 между *L. hirsutum typicum* и *S. pennellii*, полученных в обоих направлениях скрещивания, следует, что в конце вегетации они не различаются по форме листьев и листовых сегментов. Однако в устройстве плодов и цветков доминирует тип материнского родителя.

F_1 — *L. hirsutum* var. *glabratum* B × *S. pennellii*

F_1 — *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* B

Гибриды в обоих направлениях скрещивания проявляют гетерозисный эффект и промежуточный тип наследования вегетативных органов, так же как и у гибрида, полученного из *L. hirsutum typicum* и *S. pennellii*. В строении соцветий, цветов и плодов доминирует, однако, тип материнского родителя. Гибридные растения в обоих направлениях скрещивания фертильны: плоды имеют большое количество семян (см. табл. 71).

F_2 — *L. esculentum* × *S. pennellii*

Известно, что второе гибридное поколение при отдаленной гибридизации характеризуется большим разнообразием, которое очень часто раскрывает наследственный потенциал видов, использованных в гибридизации. Кроме того, в некоторых гибридах проявляются новые признаки, сохраняющиеся в отдельных случаях или исчезающие. На основе проведенных исследований гибридов в F_2 можно сделать следующие обобщения о характере наследования.

1. Число цветковых частей в каждом круге, составляющее пять у *S. pennellii*, является стабильной доминантной аллелью. Будучи включенной в генетическую систему *L. esculentum*, она, однако, обуславливает варьирование у гибридов от 5 до 6, а в некоторых случаях — до 7 штук.

2. Длинный и закрученный столбик *S. pennellii* доминирует в F_1 , независимо от того, что влияние материнского родителя на другие цветковые органы выражено сильно.

3. В качестве доминантного признака наследуется и нестерильная верхушка тычинок, характерная для *S. pennellii*.



Рис. 54. Разнообразие листьев в F_2 — *L. esculentum* × *S. pennellii* (слева к центру — *L. esculentum*, справа к центру — *S. pennellii*)

4. Разнообразие гибридов представлено растениями с крупными звездообразными листовыми сегментами (рис. 54), слабо изрезанными, закругленными и почти гладкими; растения с вырожденными цветковыми почками, хлорофильной недостаточностью части растений, удлинненными чашелистиками, фасцированными листьями и т. д.

5. 45% гибридных растений являются стерильными или полустерильными, слабо развитыми, остальные — с уменьшенной жизненностью пыльцы (10—25%). Плоды зеленые, желто-зеленые, желтые и оранжевые. Отсутствуют растения с красными плодами. Фертильность слабая (табл. 72). В BC_1 появляются

Таблица 72

Фертильность гибридов в F_2

Гибриды	Исследованные растения (шт.)	Число плодов в одном растении (варьирование)	Среднее число семян в одном плоде у отдельных растений (варьирование)
<i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	24	0—5	0—4,3
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	15	0—48	4,3—46
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	13	0—64	10,5—57
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>S. pennellii</i>	30	0—52	7,8—36,4
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	35	0—73	19—58,7



Рис. 55. BC₁ — *L. esculentum* × (*L. esculentum* × *S. pennellii*)

ся растения с сильно редуцированными и несросшимися в пыльцевой трубке пыльниками, характерными для цитоплазматической стерильности (рис. 55).

F₂ — *L. hirsutum typicum* × *S. pennellii*

У листьев преобладают промежуточные формы, но влияние *S. pennellii* выражено сильнее. В характере цветков и плодов доминирует *L. hirsutum typicum*. Фертильность отдельных растений хорошая и очень хорошая. Одновременно установлено 9% стерильных растений (табл. 72, рис. 56).

F₂ — *S. pennellii* × *L. hirsutum typicum*

У листьев и в этом случае преобладают промежуточные формы. У репродуктивных органов доминирует тип *S. pennellii*. Стерильно 7% растений, но фертильность остальных очень хорошая (см. табл. 72).

F₂ — *L. hirsutum* var. *glabratum* × *S. pennellii*

Листья промежуточной формы или сходны с листьями *S. pennellii*. Стерильно 13,33% растений, 3% растений — с уменьшенной жизнеспособностью пыльцы и раздвоенными тычинками. Остальные растения имеют хорошую и очень хорошую фертильность (см. табл. 72).

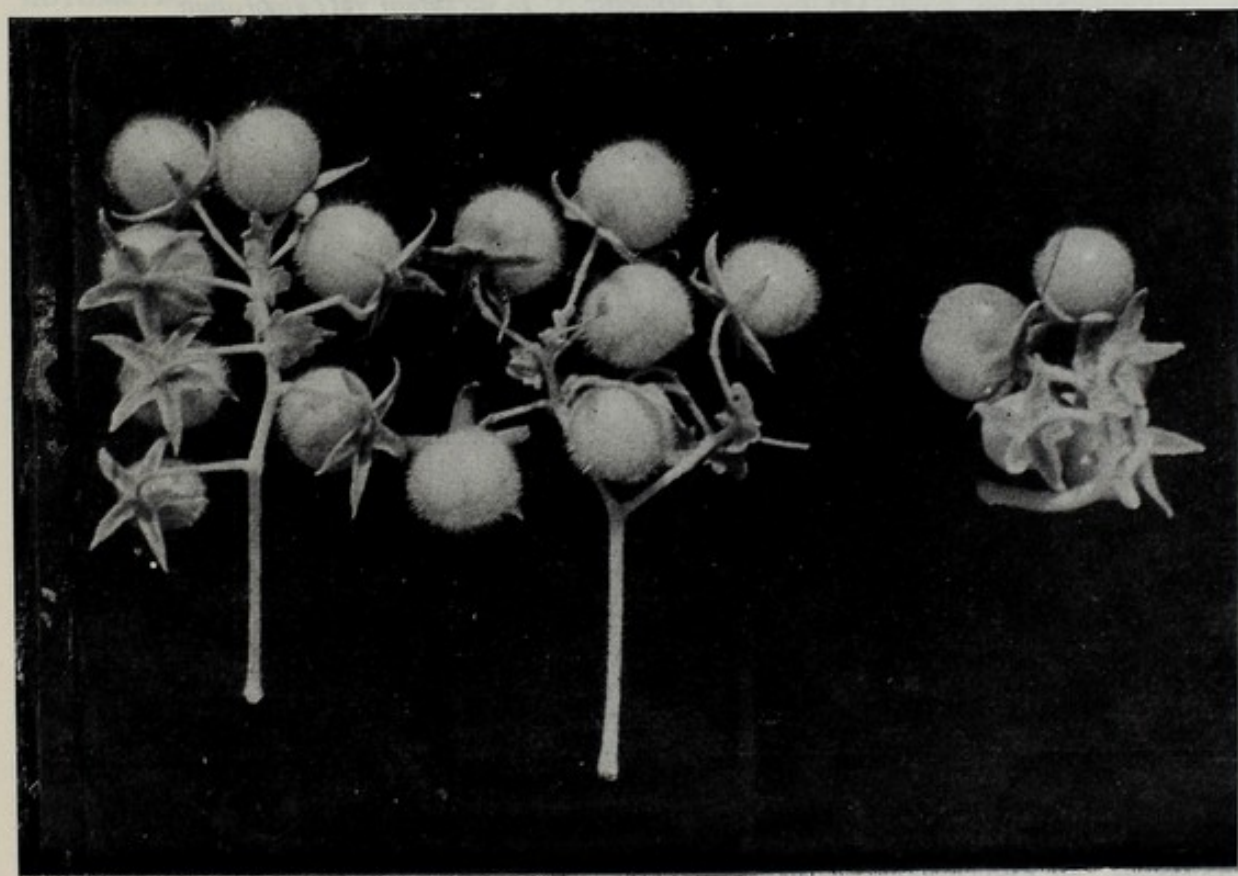


Рис. 56. F₂— *L. hirsutum* typicum × *S. pennelli*.

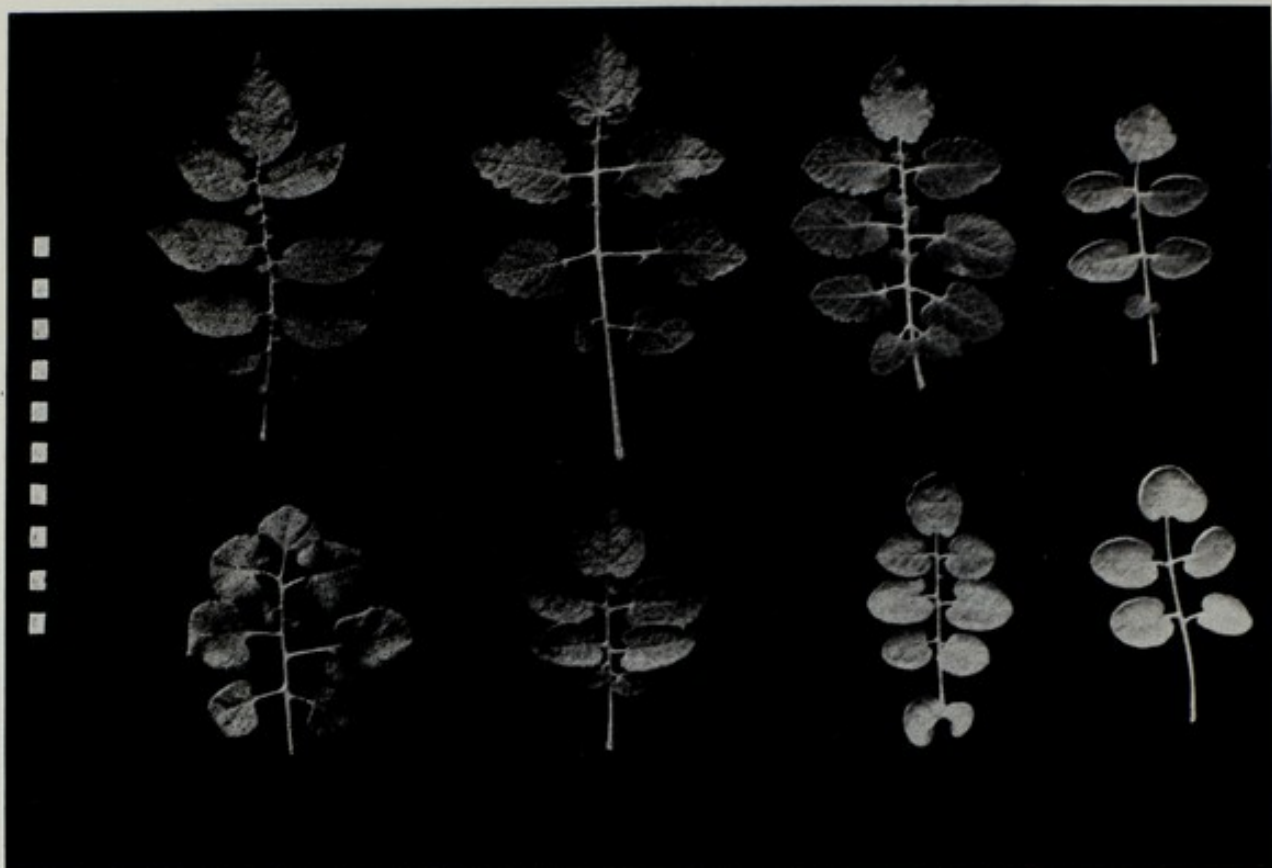


Рис. 57. Разнообразие в листьях F₂ — *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*

Таблица 73

Мейоз в ПМК исходных видов и гибридов в F₁

Исходные виды и гибриды	I метафаза			I анафаза			
	число исследованных ПМК	из них с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	из них		ненормальные ПМК (%)
					с отстающими хромосомами (шт.)	с мостиковыми ассоциациями (шт.)	
<i>L. esculentum</i>	267	9	3,3	259	2	—	0,87
<i>L. hirsutum typicum</i>	363	5	1,4	281	3	—	1,1
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	162	5	3,1	375	5	—	1,3
<i>S. pennellii</i>	201	6	3,0	215	3	—	1,4
<i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	257	12	4,5	181	8	5	7,2
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	292	11	3,8	378	13	6	5,0
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>S. pennellii</i>	540	12	2,2	261	3	2	1,9
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	217	7	3,2	312	9	3	3,8
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	224	7	3,1	190	3	2	2,6

F₂ — *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*

Листья промежуточной формы или сходные с листьями *S. pennellii* (рис. 57).

Стерильно и полустерильно 14,30% растений. Фертильность остальных очень хорошая (рис. 58, табл. 72).

В более поздних потомствах фертильность гибридов *S. pennellii* с *L. hirsutum* *typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* увеличивается. Однако в гибридах между *L. esculentum* и *S. pennellii* появляются слабо развитые и полностью стерильные потомства.

Цитологические исследования

При исследовании митоза в клетках кончиков корешков *S. pennellii* было установлено число хромосом, характерное для видов рода *Lycopersicon* (2n=24).

Результаты исследования мейоза в ПМК исходных видов и гибридов в F₁ показаны в табл. 73. Видно, что мейоз почти правильный, с незначительными отклонениями от нормы у видов и несколько большими у гибридов. Результаты сходны для гибридов *S. pennellii* с *L. esculentum* и *S. pennellii* с дикорастущими видами.

Однако известно, что генетические преграды между видами существуют и тогда, когда гибридизация между ними легко осуществляется и гибридное потомство в F₁ фертильно. Поэтому исследование мейоза в F₂ создает возможность определить размеры дивергенции между видами с помощью бо-

II метафаза			II анафаза и телофаза				Тетрады			Всего ненормальных ПМК (%)
число исследованных ПМК	из них с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	из них		ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	микроядра	ненормальные ПМК (%)	
				с отстающими хромосомами (шт.)	с мостиковыми ассоциациями (шт.)					
186	3	1.6	204	—	—	0.0	203	1	0.5	1.3
223	5	2.2	167	—	—	0.0	191	1	0.5	1.1
198	1	0.5	151	—	—	0.0	153	1	0.6	1.1
126	4	3.2	322	—	—	0.0	247	2	0.5	1.3
199	4	2.0	179	1	—	0.6	162	3	1.8	3.9
335	10	3.0	367	5	2	1.9	152	4	2.6	3.4
258	12	4.6	323	7	4	3.4	108	3	2.8	2.9
433	9	2.1	292	4	1	1.7	142	2	1.4	2.5
412	10	2.4	341	2	1	0.9	188	2	1.1	2.0



Рис. 58. F₂ — *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*

Таблица 74

Мейоз в ПМК гибридных растений в F₂

Гибриды	Диакинез			I метафаза			I анафаза и телофаза		
	число исследованных ПМК	из них с унивалентами (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	из них с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	из них с отстающими хромосомами (шт.)	ненормальные ПМК (%)
<i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	53	0	0	211	10	4,7	489	29	5,9
<i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	68	0	0	343	11	3,2	268	5	1,9
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	58	2	3,4	433	8	1,8	381	11	2,9
<i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	32	4	12,5	118	7	5,9	305	13	4,3
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	22	0	0	179	6	3,4	261	7	2,7
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	43	1	2,3	327	16	4,9	277	14	5,0
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>S. pennellii</i>	62	1	1,6	531	9	1,7	449	5	1,1
<i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>S. pennellii</i>	27	0	0	277	18	6,5	180	15	8,3
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	18	0	0	206	8	3,9	334	11	3,3
<i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	36	2	5,6	159	5	3,1	109	7	6,4

лее точного критерия. Последний основан на том, что существует относительная независимость между морфологической дивергенцией и стерильностью гибридов. Когда факторы, определяющие различия между видами, сходны с факторами, обуславливающими гибридную стерильность, потомство в F_2 , как правило, относительно фертильно. Поскольку изолирующие преграды наиболее часто состоят из большого числа независимых элементов, потомство в F_2 наследует различные их части и по этой причине разнообразно по морфологическим признакам и фертильности. В редких случаях наблюдается корреляция между дивергенцией морфологических признаков и фертильностью, но это относится главным образом к гибридам, сходным по морфологическим признакам с родителями. Промежуточные гибриды в некоторых случаях проявляют высокую фертильность, а в других — высокую степень стерильности. Хотя и редко, но наблюдаются гибриды, морфологически ориентированные на тот или иной тип исходных видов с сильно выраженной стерильностью. Все это показывает, что не имеется строгой корреляции между отдаленностью морфологических признаков родительских видов и фертильностью гибридов.

При исследовании мейоза в F_2 у упомянутых гибридов были выбраны растения с различной жизненностью пыльцы. Результаты приведены в табл. 74 и на вкладках IX—XVIII. Самые значительные отклонения от нормального протекания мейоза установлены в F_2 — *L. esculentum* × *S. pennellii*, F_2 — *S. pennellii* × *L. hirsutum typicum* и F_2 — *L. hirsutum* var. *glabratum* × *S. pennellii*. В то время как в первом случае наибольший процент нарушений найден в растениях с самой высокой жизненностью пыльцы, во втором и третьем случаях он установлен у растений с низкой жизненностью пыльцы. Следует

II метафаза			II анафаза и телофаза			Тетрады			Всего			Жизненность пыльцы (%)
число исследованных ПМК	из них с хромосомами вне метафазной фигуры (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	из них с отстающими хромосомами (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	триады, пентады и полиады (шт.)	ненормальные ПМК (%)	число исследованных ПМК	клетки с нарушениями в делении (шт.)	ненормальные ПМК (%)	
193	15	7,8	135	7	5,2	147	19	10,7	1205	80	6,6	67
221	6	2,7	186	3	1,6	209	4	1,9	1227	29	2,4	15
126	2	1,6	142	5	3,5	78	1	1,3	1218	29	2,4	90
171	7	4,1	139	5	3,6	156	9	5,8	921	45	4,9	42
366	14	3,8	168	7	4,2	81	5	6,2	1077	39	3,6	83
240	18	7,5	131	8	6,1	110	10	9,1	1128	67	5,9	36
194	5	2,6	131	3	2,3	91	2	2,2	1458	25	1,7	96
138	4	2,9	154	10	6,5	146	16	11	922	63	6,8	12
211	5	1,9	127	4	3,2	88	1	1,2	984	28	2,8	74
282	16	5,7	271	11	4,1	72	5	6,9	929	46	5	31

также отметить, что растения с наиболее высокой фертильностью гибридов между *S. pennellii* и дикорастущими видами рода *Lycopersicon* по морфологическим признакам были ориентированы на родительские виды. Наоборот, гибриды между *L. esculentum* и *S. pennellii*, независимо от жизнеспособности пыльцы, оказались с малой плодовитостью и незначительным числом семян как у промежуточных гибридов, так и у гибридов, приближающихся по морфологическим признакам к родительским видам. Эти результаты показывают, что существует зависимость между морфологической дивергенцией родительских видов (*L. esculentum* и *S. pennellii*) и стерильностью полученных из них гибридов, что связано с более далеким генетическим родством,

Однако гибриды, полученные при двустороннем скрещивании *S. pennellii*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*, своей высокой фертильностью в F_2 доказывают близкое генетическое родство, что соответствует и более слабой степени морфологической дивергенции между ними по сравнению с гибридами между *L. esculentum* и *S. pennellii*.

Если сравнить данные исследования мейоза в гибридах из F_1 и F_2 , то очевидно, что нарушения в протекании мейотического деления в F_2 больше и яснее выражены, чем в F_1 . Но и они не выходят за границы нарушений, наблюдающихся у межвидовых гибридов в роде *Lycopersicon*. Можно даже с определенностью сказать, что у некоторых межвидовых гибридов в роде *Lycopersicon*, таких, как F_2 — *L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*, F_2 — *L. esculentum* × *L. peruvianum*, нарушения мейотического деления и особенно стерильности гибридов больше. Эти результаты являются указанием на хорошую сбалансированность родительских геномов из *S. pennellii* и отмеченных видов рода *Lycopersicon*.

Выводы о систематическом положении *Solanum pennellii* Correll

Из изложенных результатов о сходстве и различии между видами рода *Lycopersicon* и *Solanum pennellii* и репродуктивных отношениях между последними, *L. esculentum*, *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* можно сделать следующее заключение: по морфологическим признакам *S. pennellii* ближе к дикорастущим видам *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum*. У него отсутствует фактор *Sp*, связанный с генетическим потенциалом *L. esculentum*, он имеет длинный скрученный столбик, выступающий над тычинками под прямым углом, зеленые плоды, прицветники, расширенный листовый сегмент на конце листа, волоски подтипов *a*, *b*, *c* — все из генетического потенциала видов подрода *Eriopersicon*. Наличие самонесовместимых форм у *S. pennellii* с типичным для самонесовместимых видов угнетением столбиком пыльцевых трубок самосовместимых видов, вопреки своей лабильности, также показывает, что *S. pennellii* имеет сходство с видами подрода *Eriopersicon*.

Одновременно *S. pennellii* отличается от упомянутых видов отсутствием стерильной верхушки у тычинок, высыпанием пыльцы из пор (у видов рода *Lycopersicon* тычинки лопаются по своей длине), местом нахождения сустава на плодоножке и наличием волосков типа *d* (характерных только для *S. pennellii*). *S. pennellii* отличается также толерантностью к ВТМ, что характерно для некоторых видов рода *Lycopersicon*.

Если сравнить данные о сходстве и различии между морфологическими признаками упомянутых видов подрода *Eriopersicon* и *S. pennellii*, видно, что они являются важными диагностическими признаками. Результаты, полученные для репродуктивных отношений, показывают, однако, что морфологическая дивергенция между *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* и *S. pennellii* не является помехой для их двусторонней совместимости. Кроме того, двусторонняя совместимость между *L. hirsutum typicum* и *L. hirsutum* var. *glabratum* с *S. pennellii* гораздо лучше выражена по сравнению с односторонней совместимостью между *L. esculentum* и *S. pennellii*. Фертильность гибридов в F_1 и F_2 также намного лучше, чем фертильность гибридов между культивируемым видом и *S. pennellii*.

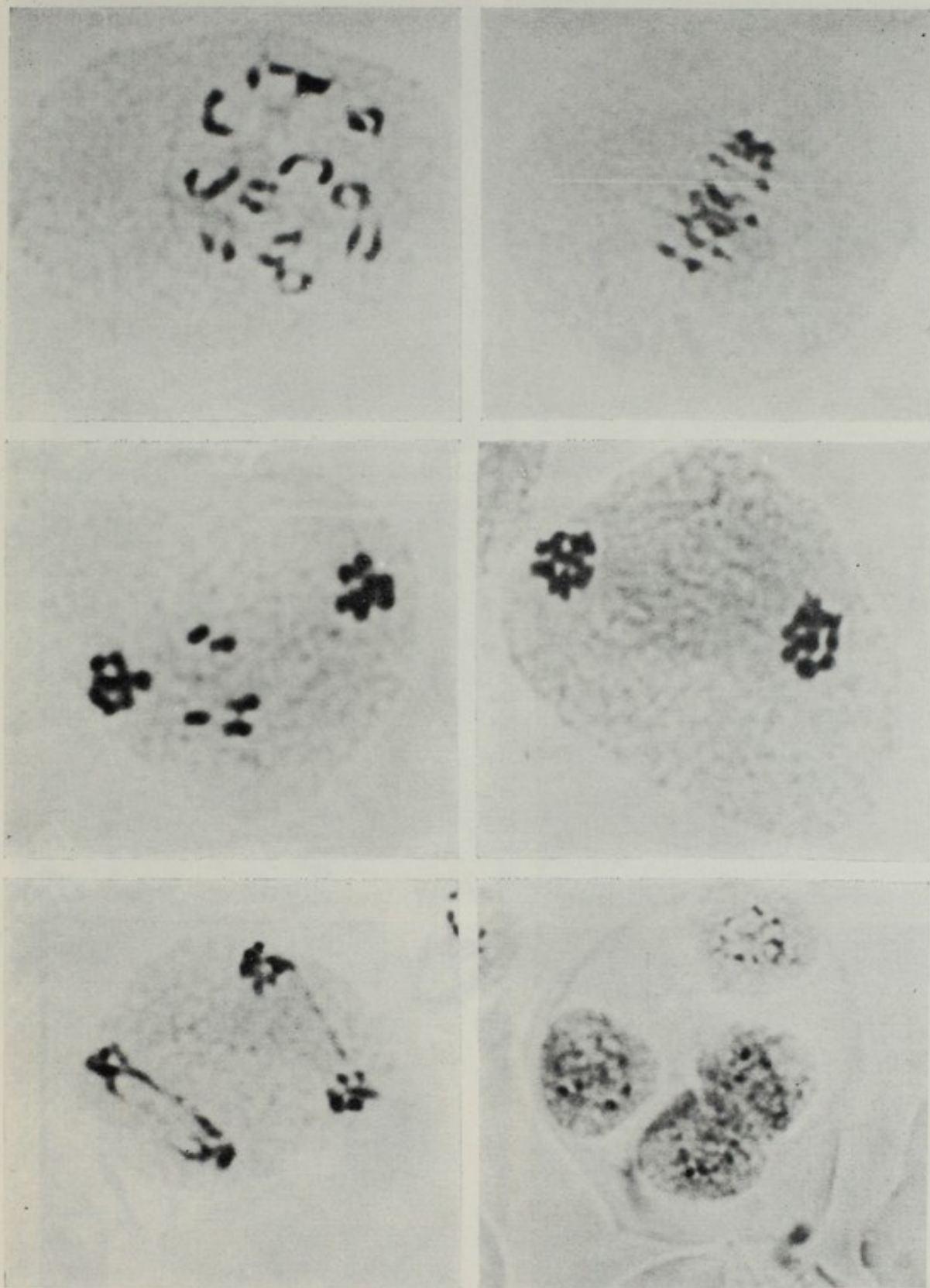
Полученные данные об успешной гибридизации между инцухт-линиями из *L. peruvianum* и самосовместимыми и самонесовместимыми формами *S. pennellii* расширяют наши представления о генетическом родстве между *S. pennellii* и видами рода *Lycopersicon*.

Все это дает нам основание считать, что *Solanum pennellii*, независимо от морфологических различий, генетически близок с видами рода *Lycopersicon*, особенно с отмеченными видами подрода *Eriopersicon*. Если принять во внимание это обстоятельство, то можно добавить следующие дополнения и уточнения к сделанным уже ранее (Георгиева, Цикова, 1967; Георгиева, Цикова, Славов, 1968).

1. Секцию *Neolycopersicon* рода *Solanum*, составленную из *Solanum pennellii* и *Solanum pennellii* var. *puberulum*, включить в подрод *Eriopersicon*, который будет состоять из двух секций — *Eriopersicon* и *Neolycopersicon*, или

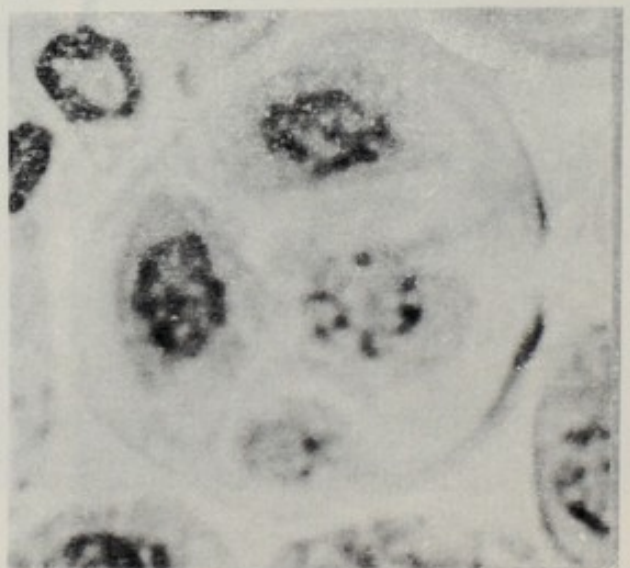
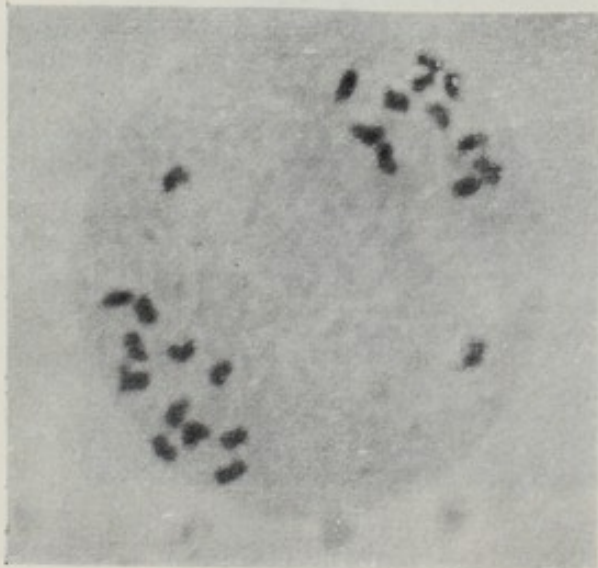
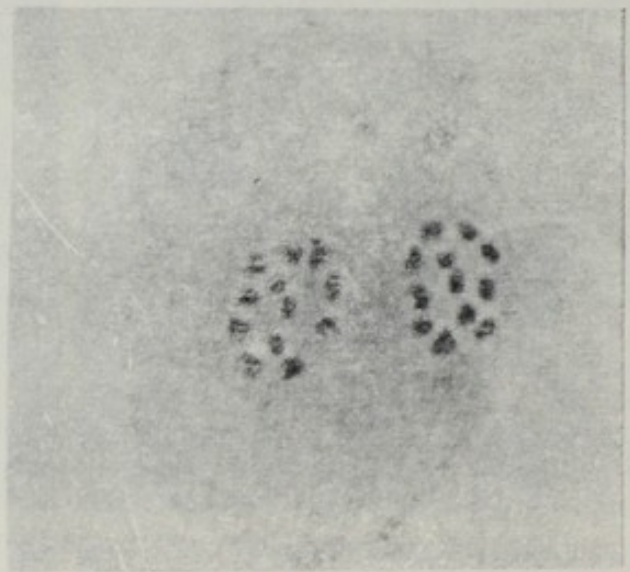
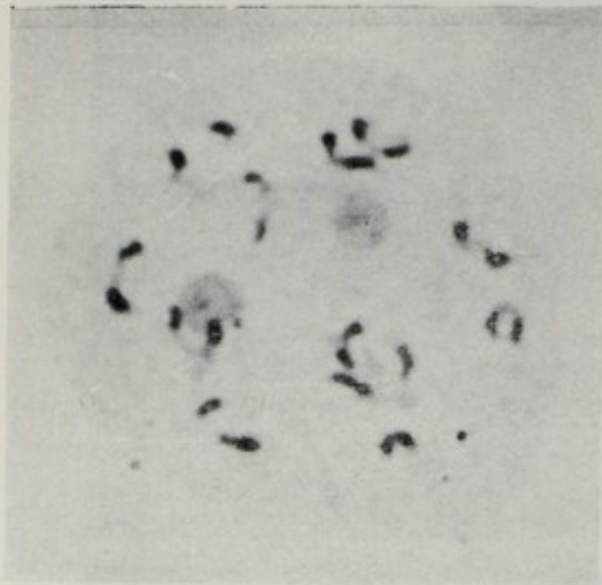
2. Секцию *Neolycopersicon* включить в род *Lycopersicon* как третий подрод — *Neolycopersicon*, который станет связующим звеном между двумя родами — *Lycopersicon* и *Solanum*.

На основании морфологической дивергенции и репродуктивных отношений между *S. pennellii* и видами рода *Lycopersicon* мы считаем, что второе будет точнее. Что же касается секции *Neolycopersicon*, то для того, чтобы дополнить современную систематику рода *Lycopersicon*, необходимо изучить отношения между видами последнего и видами секции *Tuberarium* рода *Solanum*, что является одной из предстоящих нам задач.



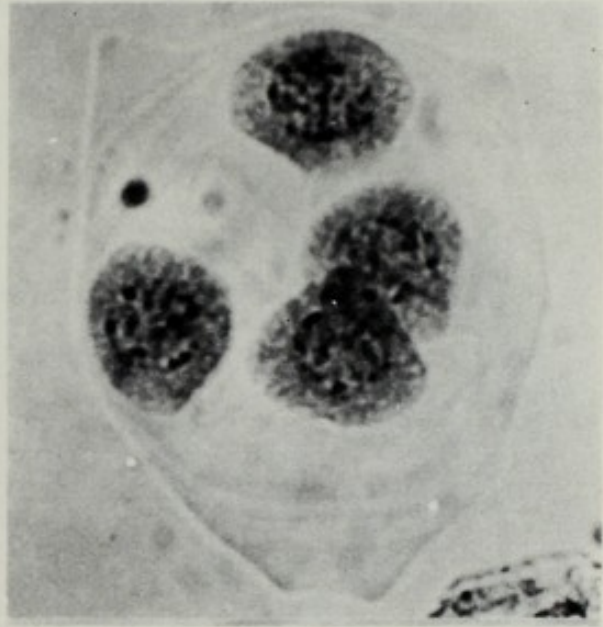
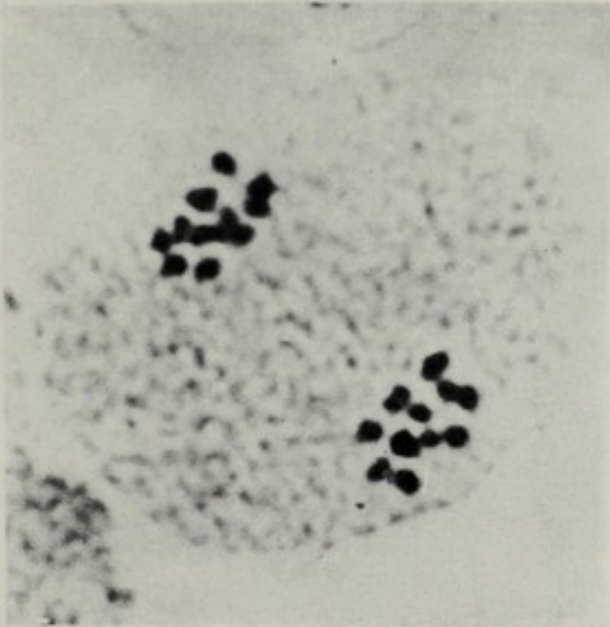
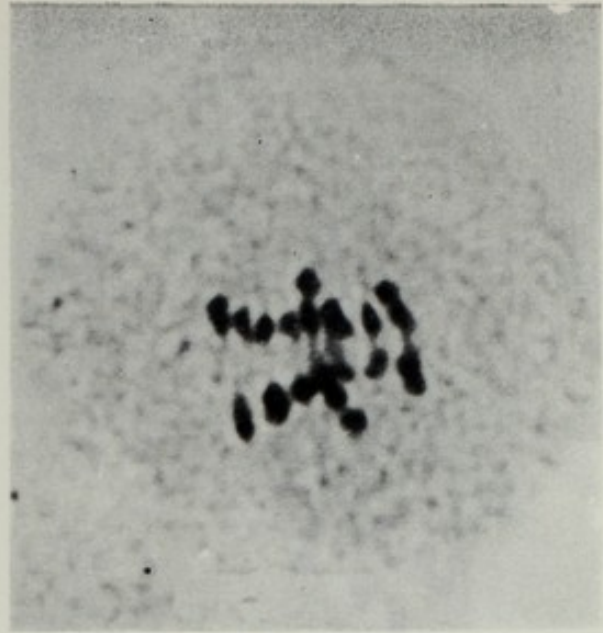
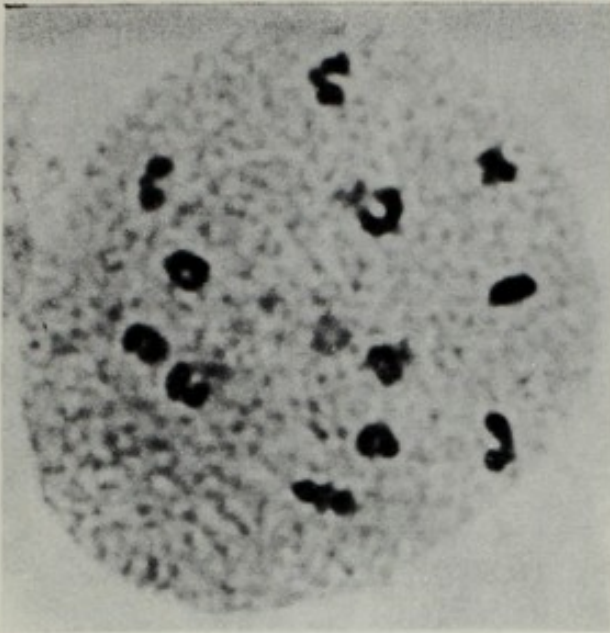
I. Мейоз в F₁ — *L. esculentum* × *L. hirsutum typicum*

Увеличение 1000x

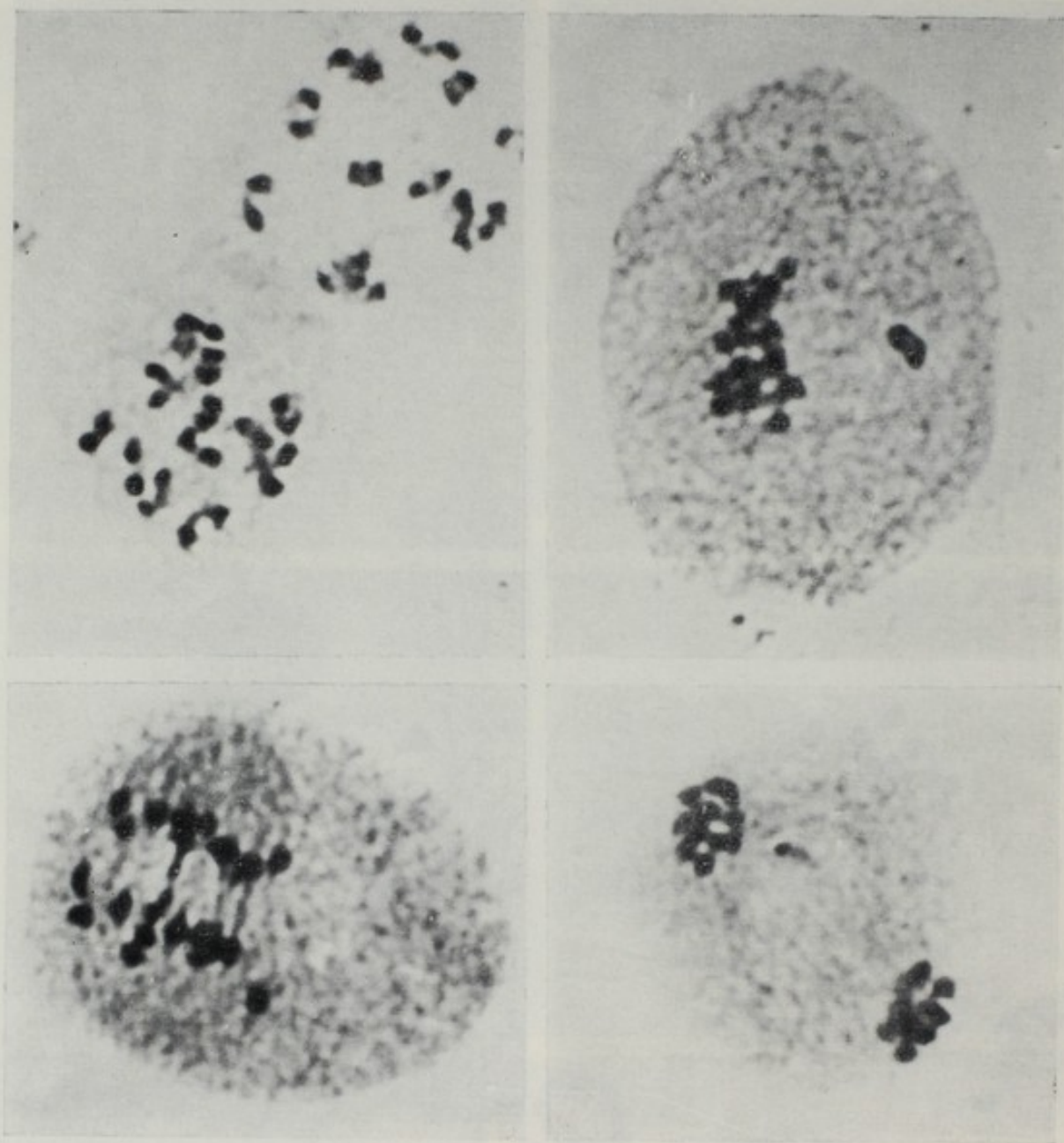


II. Мейоз в F_2 — *L. esculentum* \times *L. hirsutum* typicum

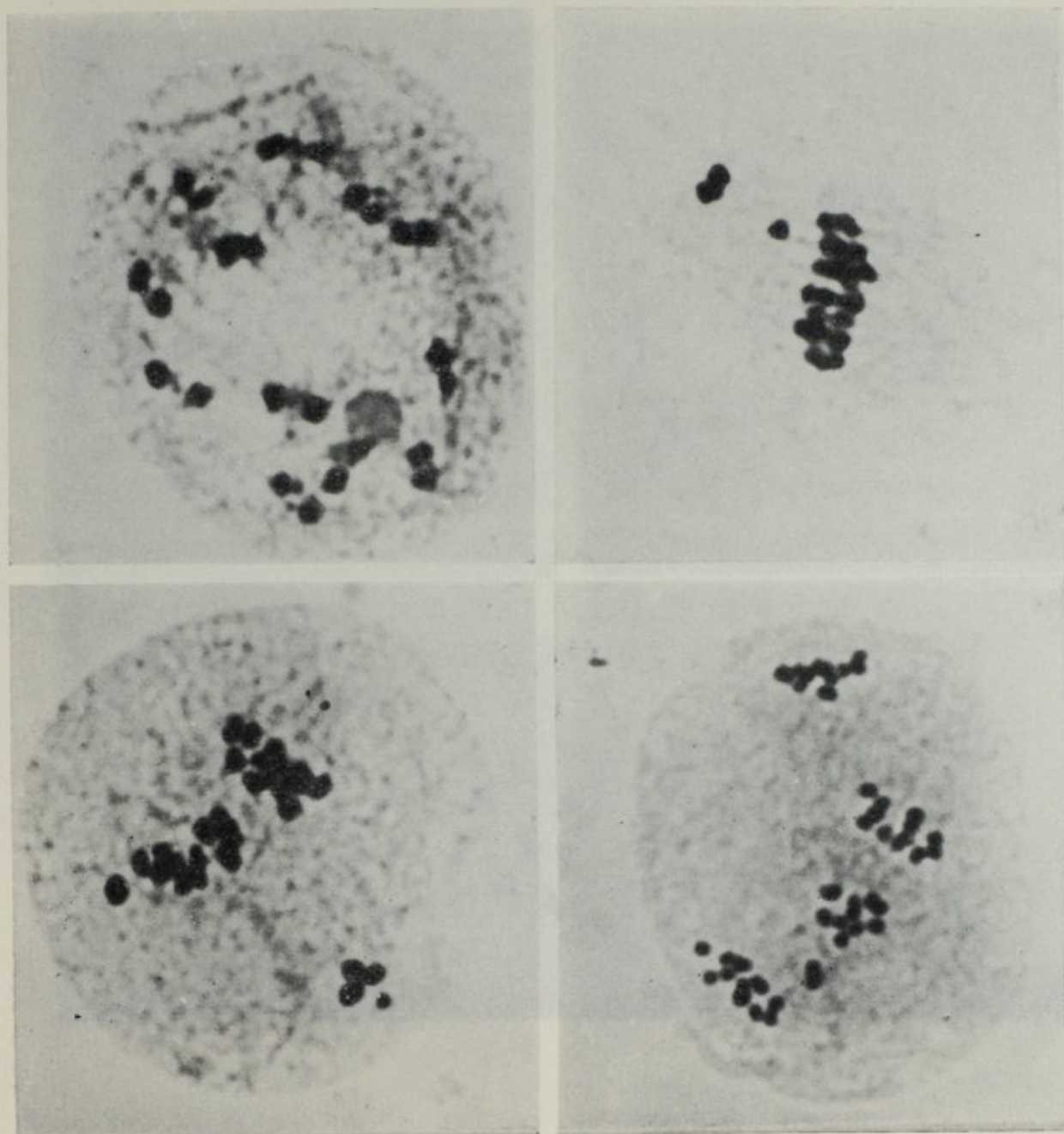
II. Мейоз в F_2 — *L. esculentum* \times *L. hirsutum* typicum



III. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. chilense*



IV. Мейоз в F₁ — *L. chilense* × *L. peruvianum* var. *humifusum*

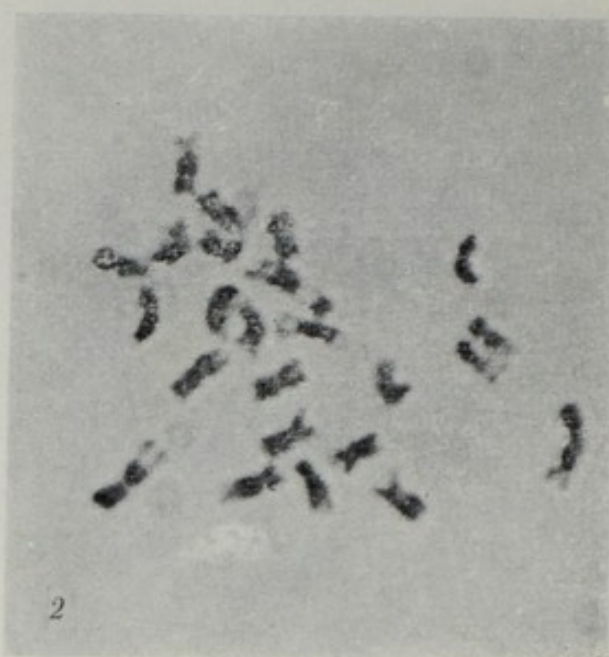
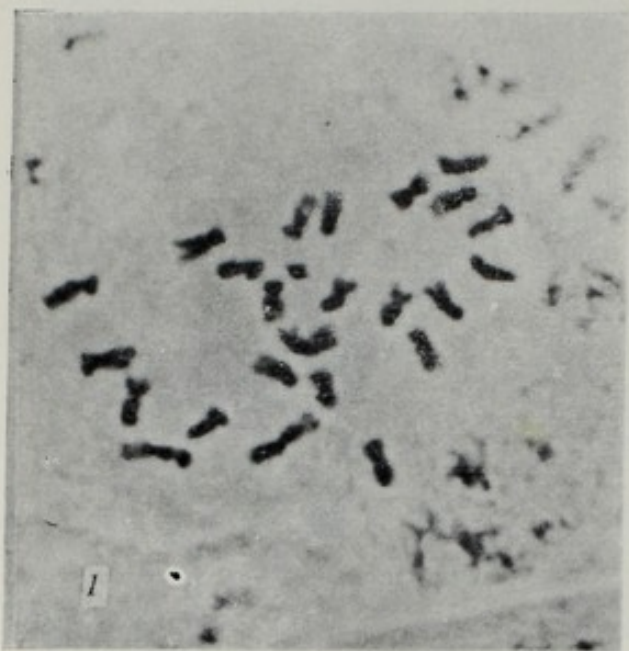


V. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. peruvianum* var. *glandulosum*

VI. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. peruvianum* var. *glandulosum*

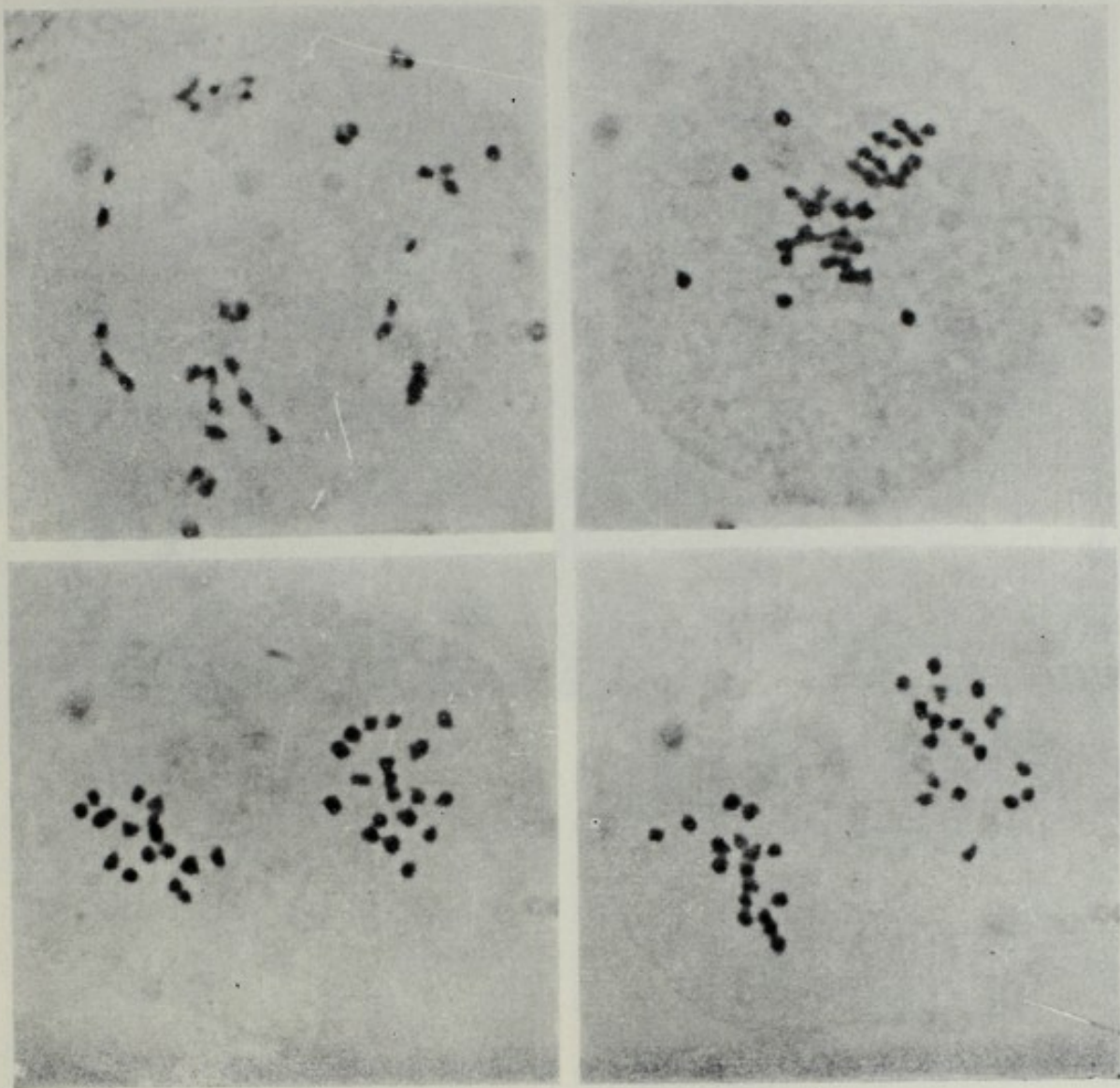
VII. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. peruvianum* var. *glandulosum*

VIII. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. peruvianum* var. *glandulosum*

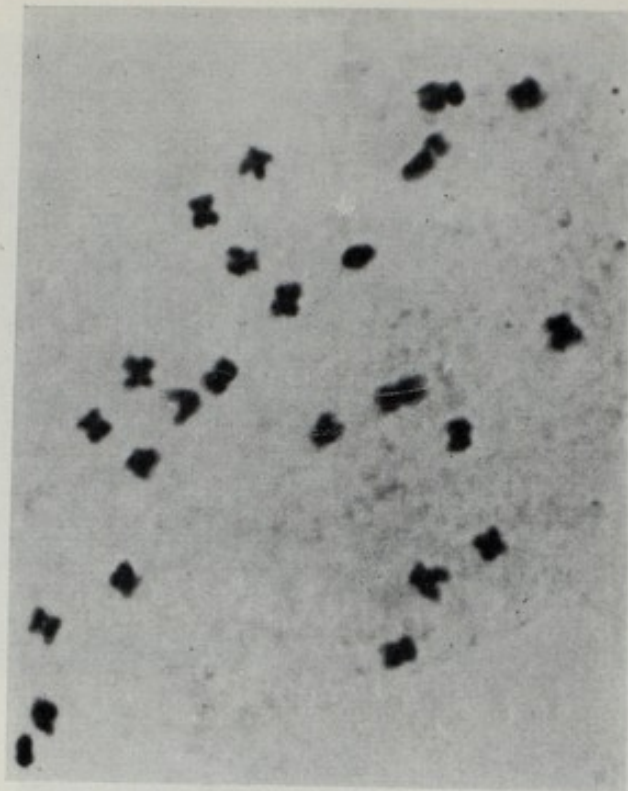


VI. Кариотипы

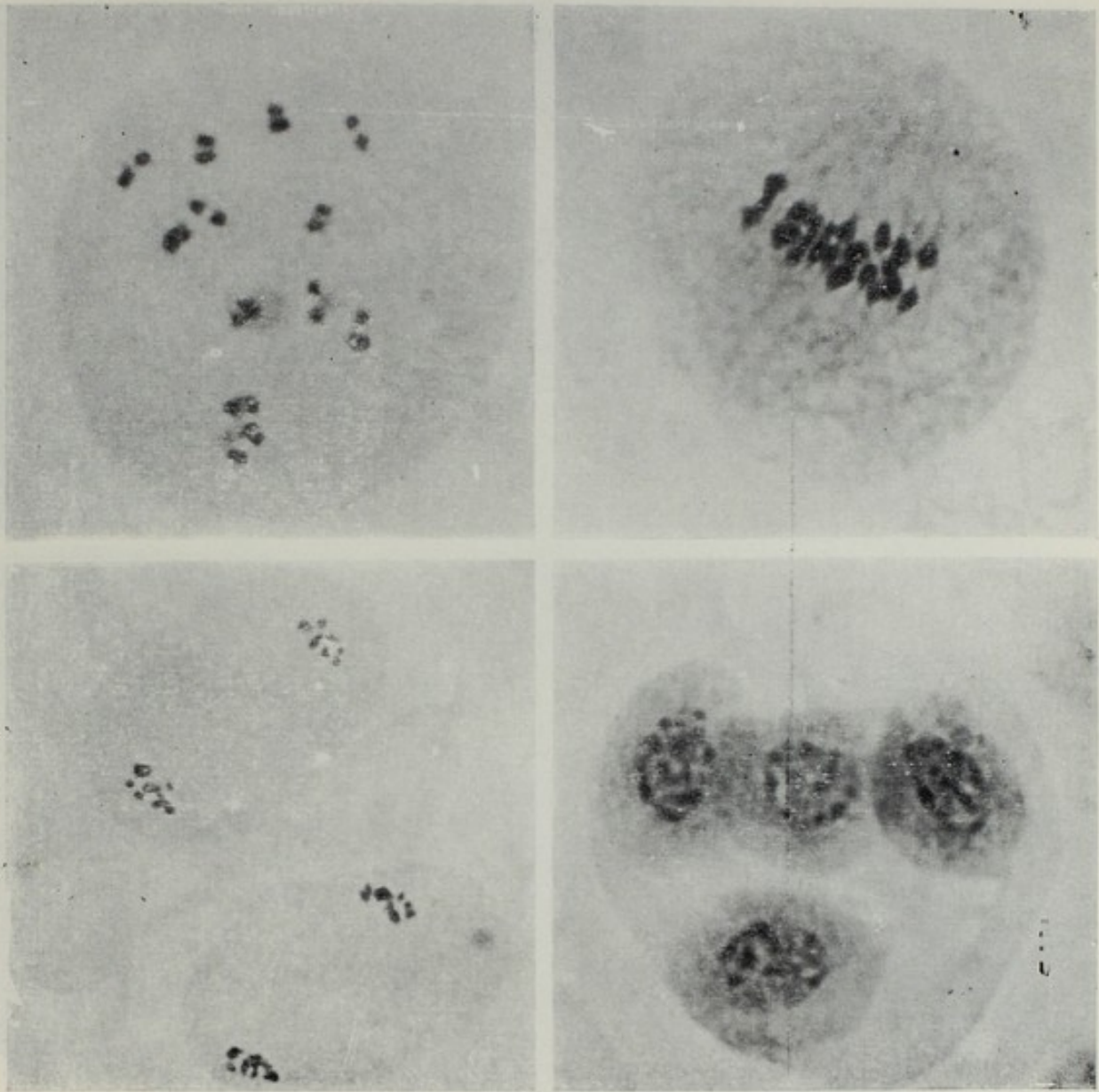
1 — *L. peruvianum*; 2 — *L. hirsutum typicum*; 3 — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36)



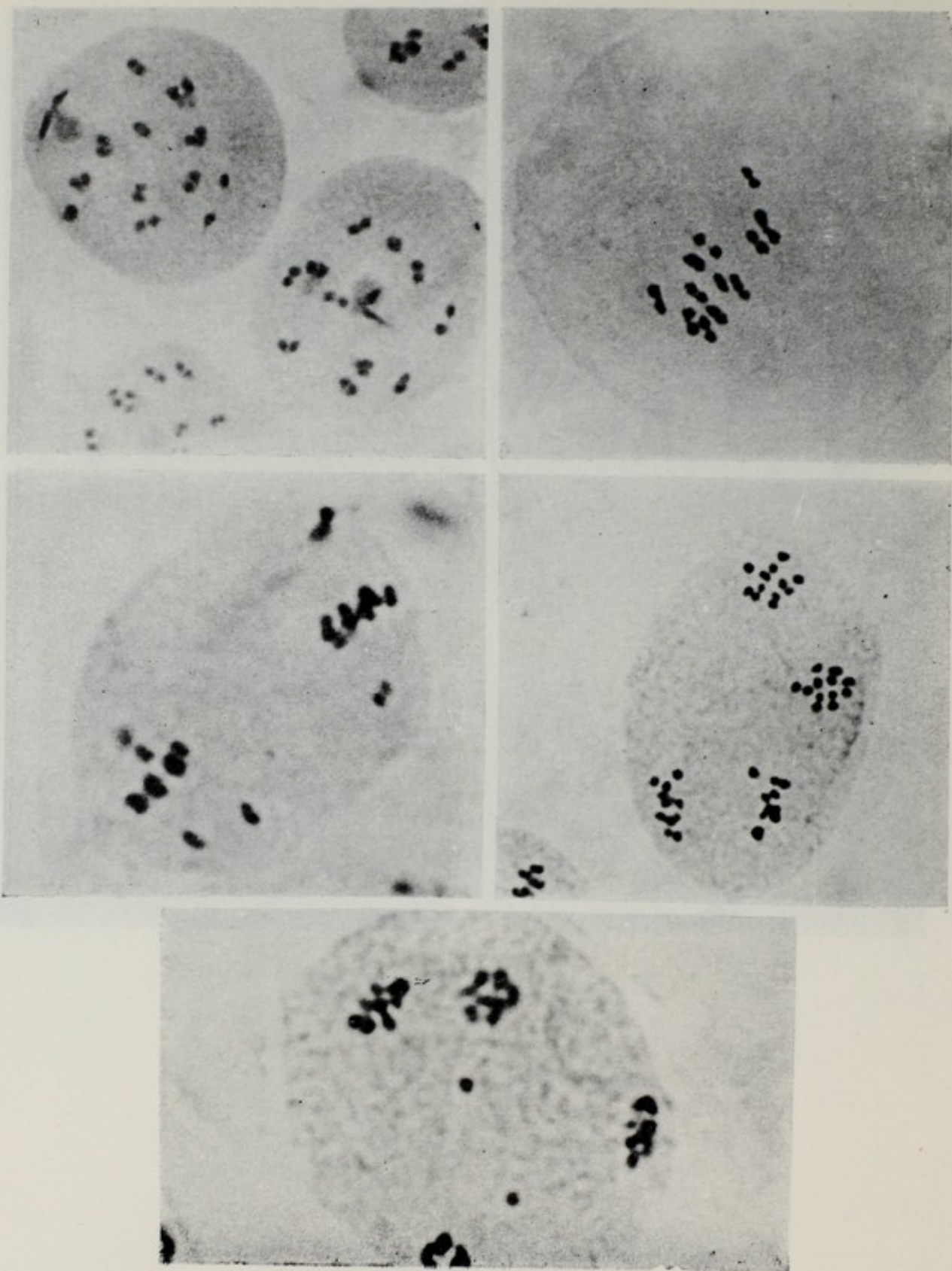
VII. Мейоз в F_1 — *L. peruvianum* \times *L. hirsutum typicum* ($2n=36$)



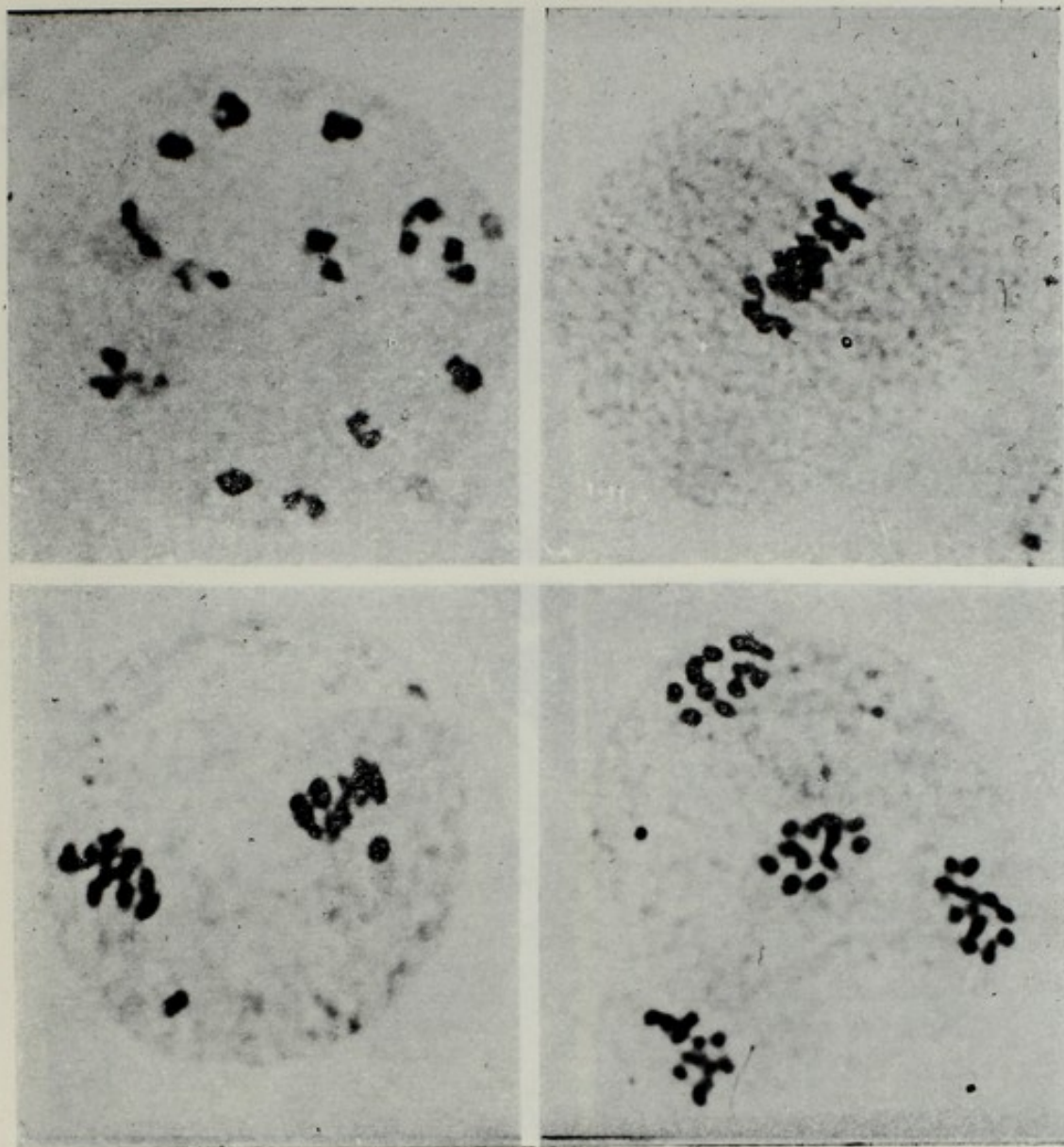
VIII. Метафазные фигуры — BC₁ — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum* (2n=36) × *L. hirsutum typicum* (2n=24)
слева — 2n=24; справа — 2n=25



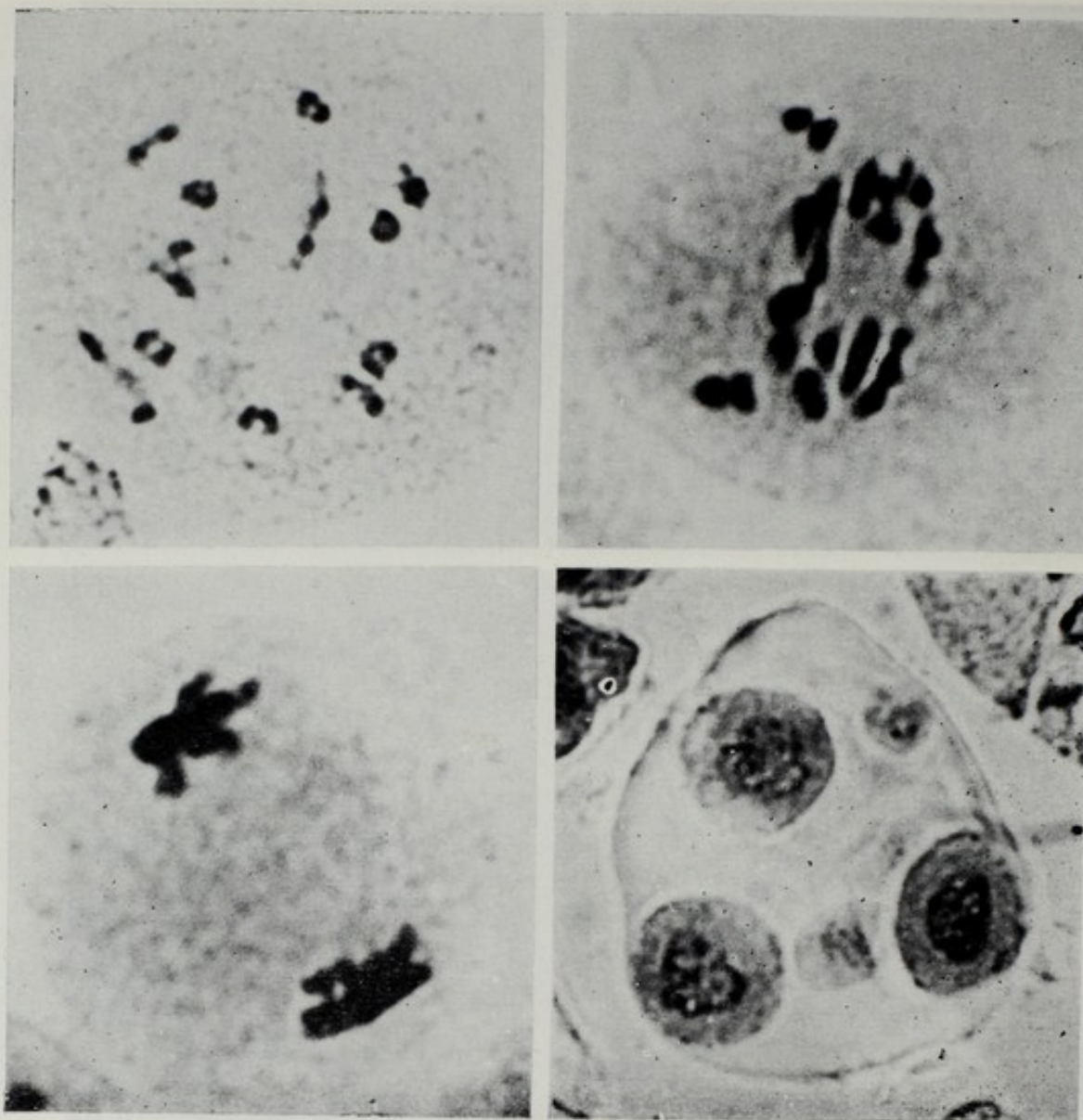
IX. Мейоз в F_2 — *L. esculentum* × *S. pennellii* — жизнённость пыльцы 67%



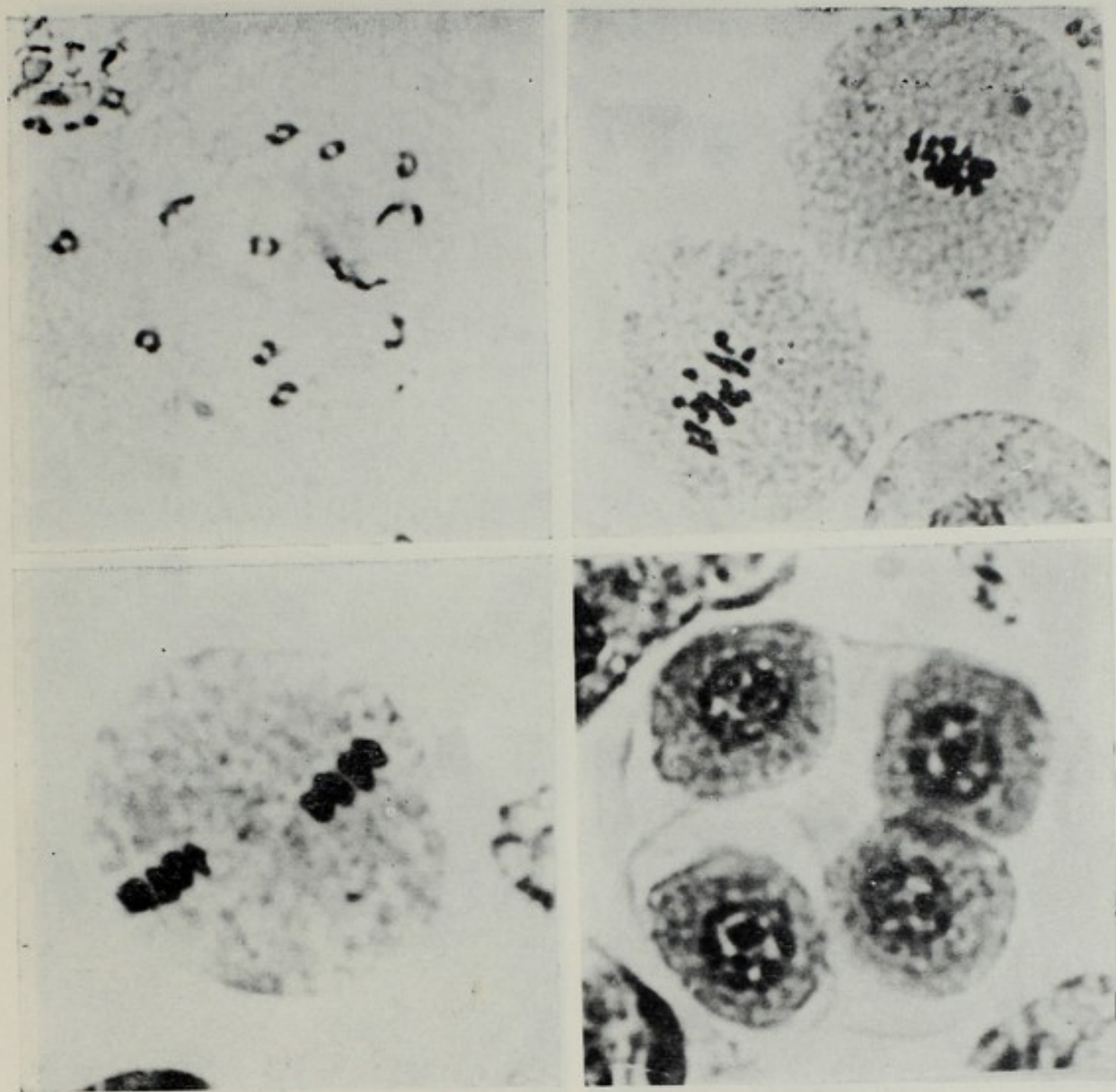
X. Мейоз в F_2 — *L. esculentum* \times *S. pennellii* — жизнeнность пыльцы 15%



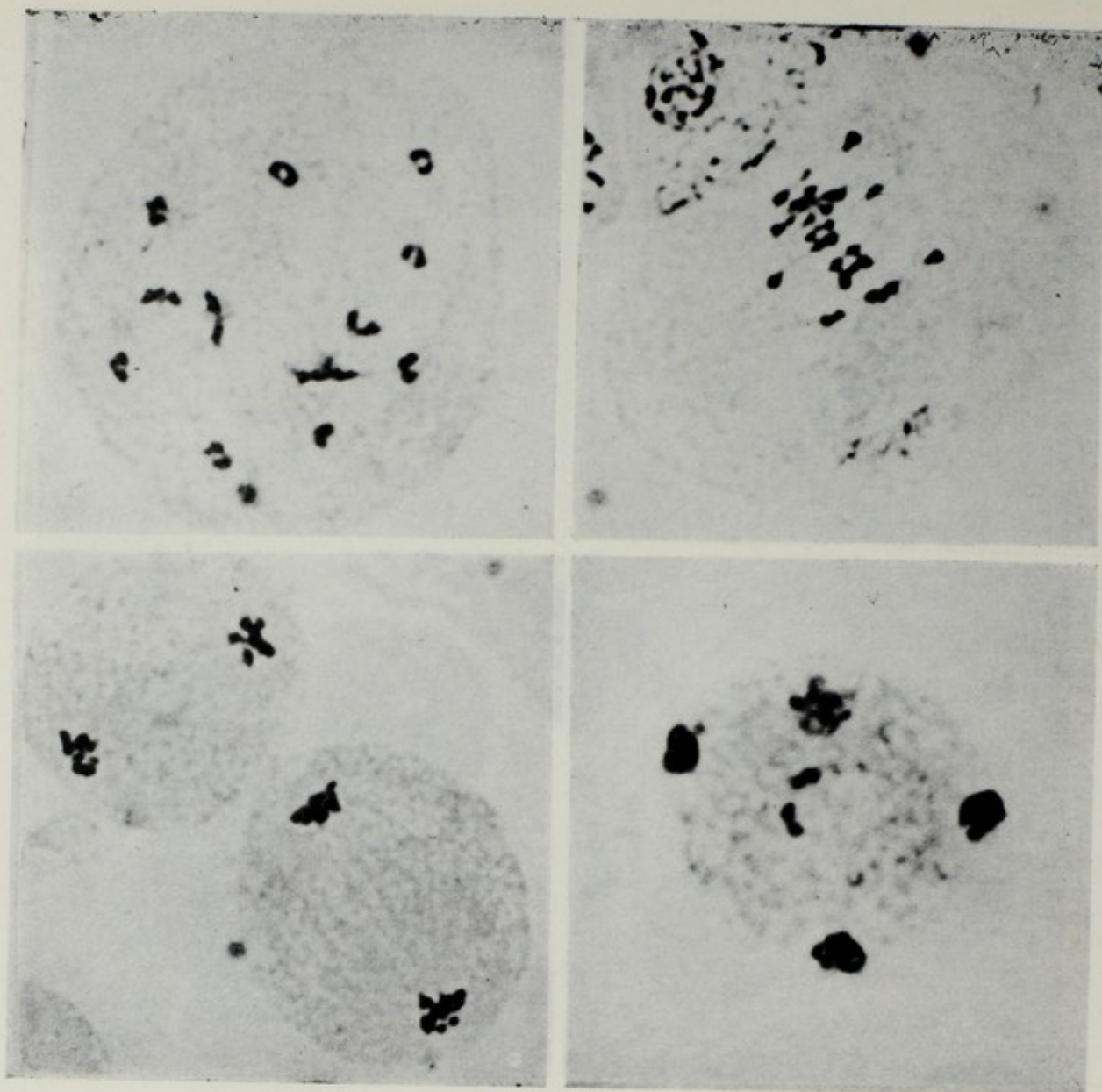
XI. Мейоз в F_2 — *L. hirsutum typicum* × *S. pennellii* — жизнeнность пыльцы 90%



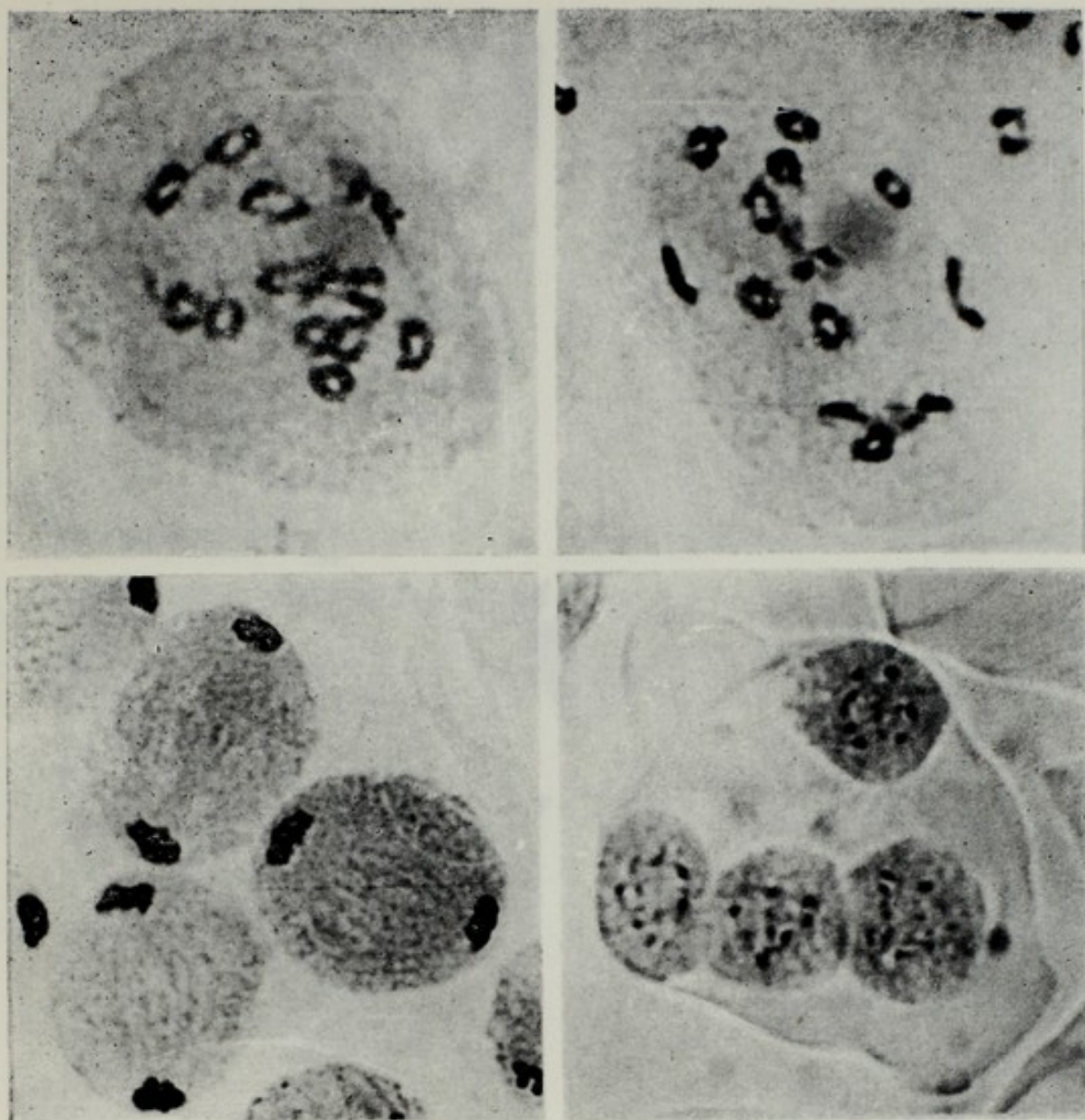
XII. Мейоз в F_2 — *L. hirsutum typicum* \times *S. pennellii* — жизнeнность пыльцы 42%



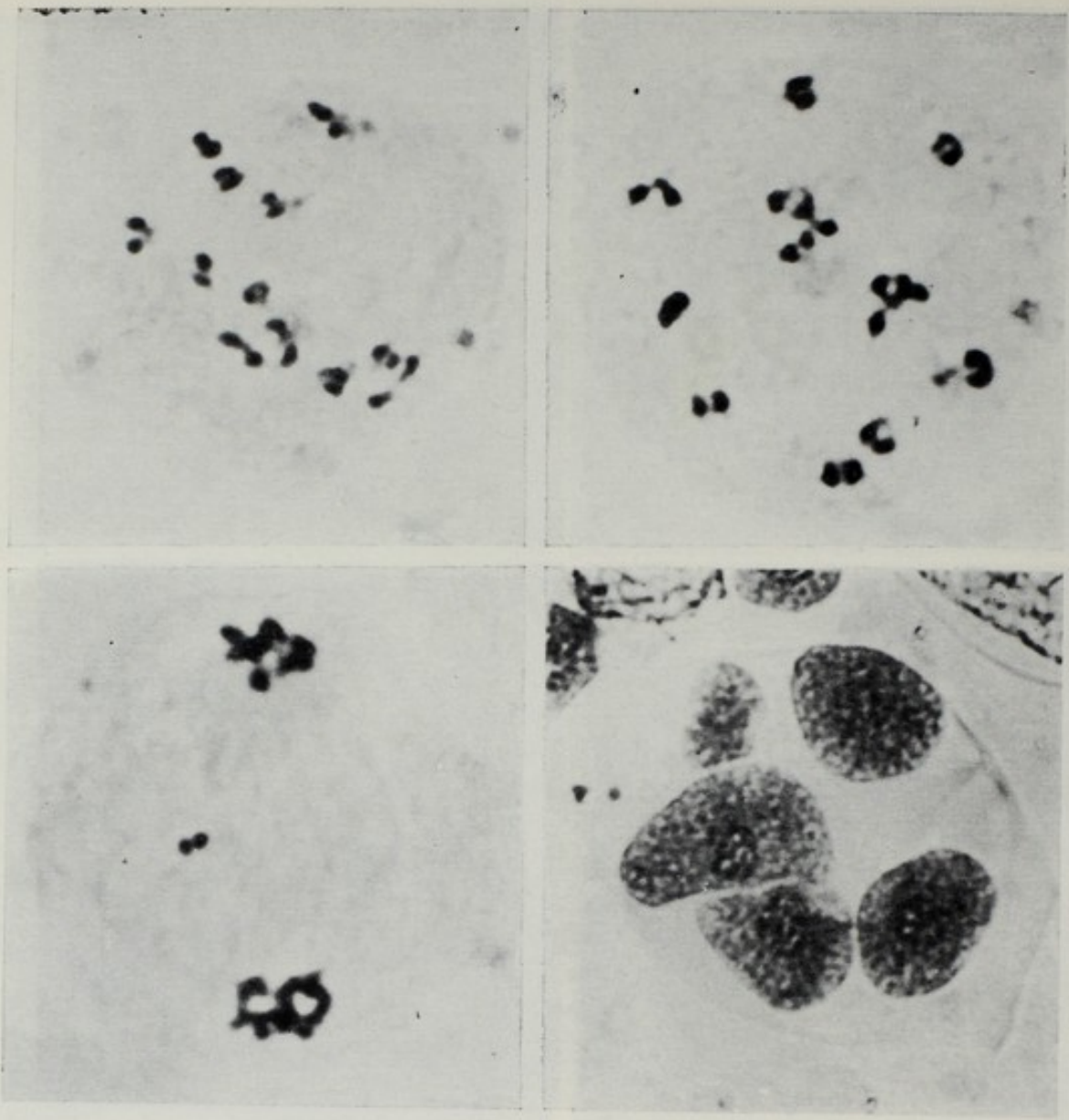
XIII. Мейоз в F_2 — *S. pennellii* × *L. hirsutum typicum* — жизнeнность пыльцы 83%



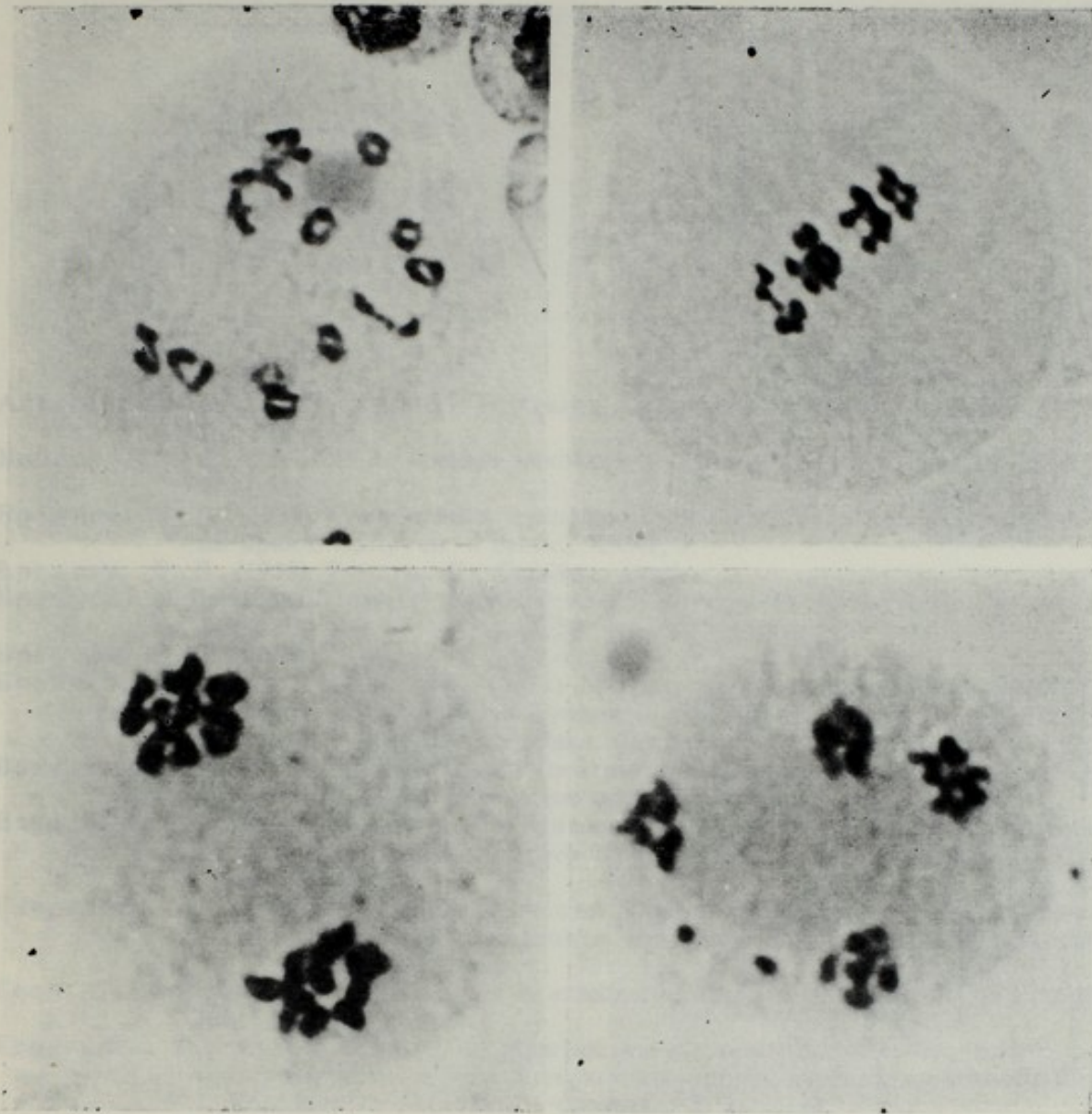
XIV. Мейоз в F_2 — *S. pennellii* × *L. hirsutum typicum* — жизнeнность пыльцы 36%



XV. Мейоз в F_2 — *L. hirsutum* var. *glabratum* \times *S. pennellii* — жизнeнность пыльцы 96%



XVI. Мейоз в F_2 — *L. hirsutum* var. *glabratum* \times *S. pennellii* — жизнeнность пыльцы 12%



Георгиева, Р. 1970. Анализ цитогенетических данных в отношении влияния *L. hirsutum* на развитие пыльцы у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* в отношении к развитию пыльцы и жизнеспособности ее. — В: *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1970, 12, 120-122.

Георгиева, Р. 1971. Влияние *L. hirsutum* на развитие пыльцы и жизнеспособности ее у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1971, 13, 123-125.

Георгиева, Р. 1972. Морфологические изменения пыльцы у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* в зависимости от дозы *L. hirsutum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1972, 14, 126-128.

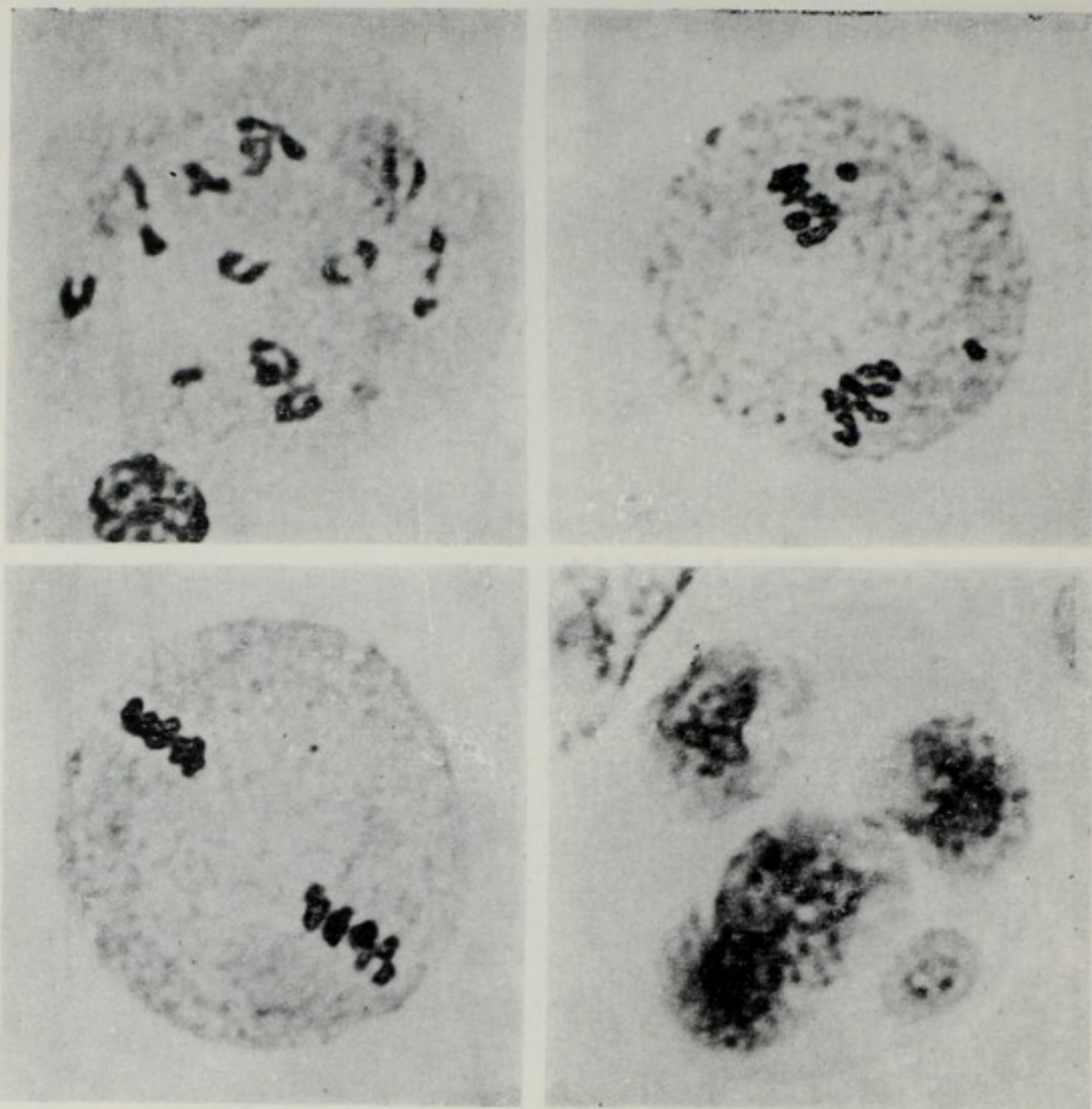
Георгиева, Р. 1973. Морфологические изменения пыльцы у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* в зависимости от дозы *L. hirsutum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1973, 15, 129-131.

Георгиева, Р. 1974. Хромосомный анализ пыльцы у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* в зависимости от дозы *L. hirsutum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1974, 16, 132-134.

Георгиева, Р. 1975. Влияние *L. hirsutum* на развитие пыльцы и жизнеспособности ее у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1975, 17, 135-137.

Георгиева, Р. 1976. Влияние *L. hirsutum* на развитие пыльцы и жизнеспособности ее у гибридов *S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum*. — *Известия Академии наук СССР, Биологические науки*, 1976, 18, 138-140.

XVII. Мейоз в F_2 —*S. pennellii* × *L. hirsutum* var. *glabratum* — жизнеспособность пыльцы 74%



XVIII. Мейоз в F_2 — *S. pennellii* \times *L. hirsutum* var. *glabratum* — жизнeнность пыльцы 31%

Литература

- Александровская, Н. В. и др. (1963) Южная Америка. Физическая география частей света. 323—395.
- Болотов, А. Т. (1784) О любовных яблочках. — Экономический магазин, 4, XIX, 75, 378—383.
- Брежнев, Д. Д. (1954) Современная классификация рода *Lycopersicon* Tourп. — Труды по прикл. бот., ген. и селек., XXXI, 1.
- Брежнев, Д. Д. (1955) Томаты. Л., Сельхоз. лит.
- Брежнев, Д. Д. (1958) Томаты — *Lycopersicon* Tourп. — В: Культурная флора СССР. 7-288.
- Брежнев, Д. Д. (1964) Томаты. Л., Колос.
- Брежнев, Д. Д., Т. Б. Батыгина (1954) Методы преодоления нескрещиваемости культурного томата — *L. esculentum* — с дикими видами *L. hirsutum* и *L. peruvianum*. — Труды по прикл. бот., ген. и селек., XXXI, 1, 125-135.
- Вавилов, Н. И. (1935) Мировые очаги (центры происхождения) важнейших культурных растений. — В: Теоретические основы селекции растений, 1, 56.
- Василева, О. А., Ек. Молхова (1958) Цитоембриологическо проучване на опрашването и оплождането при доматите с прашец от отдалечени видове. — Изв. ИР, 6, 161-174.
- Гаврилова, З. И. (1967) К аэроклиматологии Южной Америки. — В: Механизация обработки режимных материалов и вопросы климатологии. М., Научно-иссл. инст. аэроклиматологии.
- Георги, И. Г. (1797) Географическое и естественно-историческое описание Российского государства.
- Георгиева, Р., Зл. Ачкова (1970) Диагностичните признаци и генетическото родство между видовете от рода *Lycopersicon* и дивия вид *Solanum pennellii* Correll. I. Власинки. — Генетика и селекция, 3, 2, 77-90.
- Георгиева, Р., Зл. Ачкова (1972) Липсата на стави в плодните дръжки на *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill. s-ta Cruz Galapágos (ppn) и унаследяването на признака в хибридите му с култигенния вид *Lycopersicon esculentum* Mill. — В: Отдалечена хибридизация на растенията. С., БАН, 193-203.
- Георгиева, Р., Зл. Вълкова (1972) Преодоляване самонесъвместимостта на *Lycopersicon peruvianum* и несъвместимостта между някои видове от рода *Lycopersicon*. — Генетика и селекция, 5, 6, 419-426.
- Георгиева, Р., Ек. Молхова (1960) Хибридизация между *L. peruvianum* и други видове и разновидности от рода *Lycopersicon*. — В: Изследвания в памет на Д. Костов, С., БАН. 115-142.
- Георгиева, Р., Ек. Молхова (1964) Междувидова хибридизация в рода *Lycopersicon*. — В: Междувидова хибридизация на растенията. С., БАН. 23-71.
- Георгиева, Р., В. Сотирова (1971) Систематическото положение на *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull. — Генетика и селекция, 4, 4, 217-231.
- Георгиева, Р., Ал. Христова (1972) Пигментен състав на плодовете в хибридите *Lycopersicon esculentum* Mill. × *Lycopersicon minutum* Chmielewski и Rick. — В: Научна сесия на Института по генетика и селекция на растенията—София, 15 и 16 март 1971 г. С., БАН, 101-112.
- Георгиева, Р., Е. Цикова (1967) За систематическото положение на дивия вид *Solanum pennellii* Correll. — В: Генетични изследвания. С., БАН. 55-70.
- Георгиева, Р., Е. Цикова (1968) Генетично и цитогенетично проучване на междувидовите хибриди *Lycopersicon esculentum* Mill. × *L. chilense* Dun. — В: Генетични изследвания в памет на Дончо Костов. С., БАН. 113-126.

- Георгиева, Р., Е. Андреева, А. Христова (1968) Генетично, имуногенетично и биохимично проучване на междувидовите хибриди *Lycopersicon esculentum* Mill. × *Lycopersicon minutum* Chmielewski et Rick. — Генетика и селекция, 1, 3, 175-191.
- Георгиева, Р., Св. Славов, Зл. Ачкова (1972) Цитогенетичен анализ на сесквидиплоида *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill × *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl. (2n=36). — В: Отдалечена хибридизация на растенията. С., БАН. 155-168.
- Георгиева, Р., В. Сотирова, Н. Георгиева (1972) Съдържанието на β-каротин в плодовете на домати и галапагоския сорт *Lycopersicon cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull. — Генетика и селекция, 5, 1, 3-9.
- Георгиева, Р., Е. Цикова, Св. Славов (1968) Към систематическото положение на дивия вид *Solanum pennellii* Correll. — Генетика и селекция, 1, 4, 259-269.
- Георгиева, Р., Ек. Молхова, Хр. Николов, Ел. Андреева (1962) Възможности за използването на междувидови триплоидни растения при селекцията на домати. — Изв. НИИР, XIII, 19-51.
- Гинчев, Ц. (1887) — Труд, 1, 1.
- Данилова, М. Ф. (1951) О природе многокамерности плодов томатов. — Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, АН СССР, сер. VII, вып. 2.
- Данилова, М. Ф. (1952) О природе многокамерности плодов томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.). — Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, АН СССР, сер. VII, вып. 3.
- Даскалов, Хр., А. Огнянова (1967) Проявление на хетерозисен ефект в някои междувидови хибридни домати от поникването до бутонизация при 10-часов ден и при непрекъснато осветление. — Градинарска и лозарска наука, IV, 6, 45-61.
- Даскалов, Хр., А. Огнянова (1968) Унаследяване на реакцията към непрекъснато осветление на някои видове от рода *Lycopersicon*. — В: Генетични изследвания в памет на Дончо Костов. С., БАН. 101-112.
- Даскалов, Хр., П. Попов (1941) Основи на зеленчукопроизводството в България. С., Земиздат.
- Даскалов, Хр., А. Огнянова, Н. Георгиева (1966) Наблюдения върху доузряването на домати при различна температура. — Градинарство, 11, 19-22.
- Даскалов, Хр., А. Огнянова, К. Мойнова (1970) Повишаване биологичната стойност на домати по пътя на отдалечената хибридизация. — Градинарска и лозарска наука, VII, 4, 29-35.
- Даскалов, Хр., А. Огнянова, К. Мойнова, В. Каменова (1971) Линии с високо съдържание на β-каротин. — Градинарска и лозарска наука, VIII, 3, 37-41.
- Дворникова, Г. П., В. В. Арасимович (1965) О связи между полисахаридами плодов томатов и плотностью их мякоти. — В: Полисахариды плодов и овощей и их изменчивости при созревании и переработке. Кишинев, Картя Молдовеняскэ.
- Жуковский, П. М. (1964) Культурные растения и их сородичи. Л., Колос.
- Жученко, А. А. (1973) Генетика томатов. Кишинев, Штиинца.
- Жученко, А. А., Е. Я. Глушенко, В. К. Андрищенко, Н. Н. Балашова, А. П. Самовол, В. В. Медведева (1974) Дикие виды и полукультурные разновидности томатов и использование их в селекции (под ред. акад. Д. Д. Брежнева). Кишинев, Картя Молдовеняскэ.
- Жученко, А. А., В. К. Андрищенко, Н. Н. Балашова, М. М. Корол, В. Г. Грати, С. А. Сокова, Г. А. Анюховская (1973а) Комплексная оценка генофонда рода *Lycopersicon* Torr в условиях орошаемого земледелия. Кишинев, Картя Молдовеняскэ.
- Завадский, К. М. (1961) Учение о виде. Изд. Ленингр. ун-та им. А. А. Жданова.
- Иванова, К. В. (1954) Дикорастущие виды томата и их значение для селекции. — Труды по прикл. бот., генет. и селек., XXXI, 1, 95-124.
- Карпеченко, Г. (1927) Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. — Труды по прикл. бот., генет. и селек., XVII, 3, 305-408.
- Карпеченко, Г., С. Щавинская (1930) О половом обособлении тетраплоидных *Raphanus Brassica* — Труды Всесоюз. съезда генетиков, селекционеров и семеноведов, 2.
- Колев, Н. (1963) Детерминантните домати сортове и класификацията на вида *Lycopersicon esculentum* Mill. — Изв. ИР, XVI, 27-34.
- Кондратиевич, К. (1780) Дикционер или речениар о разных произращениях, т. е. древах, тревах, цветах, семенах, огородных и полевых кореньях и о прочих былиях и минералах. . . СПб. 144.

- Костова, Р., Й. Христова, Р. Георгиева (1975) Приложение на метода на протеиновата електрофореза при изучаване на генетическото родство между видовете в рода *Lycopersicon*. — Генетика и селекция (в печати).
- Линден, М. И. (1960) Межвидовые гибриды, полученные от скрещивания *L. esculentum* Mill. с *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. — Труды Инст. генетики, 27.
- Линден, М. И. (1962) Новообразование формы в потомстве от скрещивания *L. esculentum* Mill. с *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. — Труды Главн. бот. сада, VIII.
- Луковникова, Г. А. (1966) Каротиноидные пигменты томатов. — Докл. ВАСХНИЛ, 8.
- Махалова, М. Р. (1970) Межвидовая гибридизация томатов. — В: Отдаленная гибридизация растений и животных. Материалы Всесоюзного совещания, проведенного АН СССР и ВАСХНИЛ, 329-335.
- Мичурин, И. В. (1948) Собр. сочинения. II, М., Сельхозгиз.
- Огнянова, А. (1970) Влияние на непрекъснатото осветление върху *Lycopersicon hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *L. minutum* Rick, *S. pennellii* Cog. и кръстоските им с *L. esculentum* Mill. — Генетика и селекция, 3, 1, 3-18.
- Огнянова, А., К. Мойнова (1973) Наследяване на съдържанието на β -каротин в плодовете на червеноплодни и оранжевоплодни домати. — Генетика и селекция, 6, 1, 3-14.
- Огнянова, А., Л. Шукаров (1967) Родът *Lycopersicon* — съвременни класификации и характеристика на видовете. — Градинарска и лозарска наука, VI, 8, 33-53.
- Паллас, П. С. (1781) Каталог растениям, находящимся в Москве в саду Демидова. СПб.
- Розанова, М. А. (1946) Экспериментальные основы систематики растений. АН СССР.
- Романов, И. Д. (1965) Морфология пыльцы видов картофеля. — Труды по прикл. бот., генет. и селек., XXXVII, 3, 132-141.
- Соловьева, Н. Л. (1970) Отдаленная гибридизация в семействе пасленовых. — В: Отдаленная гибридизация растений и животных. Материалы Всесоюзного совещания, проведенного АН СССР и ВАСХНИЛ, 321-328.
- Стебинс, Дж. (1968) Изменчивост и еволюция на растенията. С., Земиздат.
- Суриков, И. М. (1972) Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика. — В: Успехи современной генетики, 119-169.
- Сухов, К. С. (1956) Вирусы. М., АН СССР.
- Сухов, К. С., А. М. Вовк (1950) Изменчивость вируса табачной мозаики при пассажах через организмы растений разных видов. — Труды Инст. генетики АН СССР, 18, 215.
- Сухов, К. С., Г. М. Развязкина (1955) Биология вирусов и вирусных растений. — Совет. наука, 140.
- Цицин, Н. В. (1963) Новый вид и новые разновидности пшеницы. Гибриды отдал. скрещив. и полиплоидия. — М., АН СССР, Главн. бот. сад, 25-30.
- Шиврина, А. Н. (1937) Исследования витамина С и провитамина А (каротина) в сортах томатов. — В: Проблема витаминов. 2-й сборн. exper. работ, 84-е прилож. к Трудам по прикл. бот., генет. и селекции.
- Янушевич, З. В. (1968). Новые формы томатов. Информ. листок НЭНТИ. Кишинев.
- Янушевич, З. В. (1972) Новые формы томатов. АН Молд. ССР — Ботанический сад.
- Янушевич, З. В., М. Григоровская, В. Литвинова (1969) Гибридизация сортов томатов с высоким содержанием каротина. — Изв. АН Молд. ССР, сер. биол., хим. наук, 3.
- Afify, A. (1933) The cytology of the hybrid between *Lycopersicon esculentum* and *L. racemigerum* in relation to its parents. — *Genetica*, 15, 225-240.
- Afify, A. (1936) Some evolutionary aspects of a comparative investigation between *Aconitum* and *Solanum*. — *Genetica*, 18, 255-276.
- Alexander, L., A. Cakes (1970) Two new tomato varieties resistant to the five Ohio strains of the TMV. — *Greenhouse Veget. Res.*, 41.
- Alexander, L. I., R. E. Lincoln, V. Wright (1942) A survey of the genus *Lycopersicon* for resistance to the important tomato diseases occurring in Ohio and Indiana. — *Plant Dis. Rep. Suppl.* 136, 49-85.
- Alexander, L., M. M. Hoever (1955) Disease resistance in Wild species of tomato. — *Ohio Agr. Expt. Stat. Res. Bull.*, 752, 1-76.
- Allison, R. M. (1953) Effect of leaf roll virus infection of the soluble nitrogen composition of potato tubers. — *Nature*, 171, 573.
- Andersen, W. K. (1963) Cytoplasmic sterility in Hybrids of *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii*. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, 13, 7-8.
- Anderson, E., D. De Winton (1931) The genetic analysis of an unusual relationship between selfsterility in *Nicotiana*. — *Ann. Missouri Bot Gard.*, 18, 97-116.

- Arasu, N. N. (1967) Studies on overcoming self- and cross-fertility in fruit crops. M. Phil. Thesis. University of London.
- Arasu, N. N. (1968) Self-incompatibility in angiosperms: a review. — *Genetica*, **39**, 1-24.
- Ascher, P. D., S. I. Poloquin (1966) Effect of floral ageing on the growth of compatible and incompatible pollen tubes in *Lilium longiflorum*. — *Am. J. Bot.*, **53**, 99-102.
- Avers, C. Y. (1954) Chromosome behavior in fertile triploid *Aster* hybrids. — *Genetics*, **39**, 117-126.
- Bailey, D. M. (1941) The seedling test method for rootknot nematode resistance. — *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **38**, 573-575.
- Bailey, L. (1923) Manual of cultivated plants.
- Barton, D. W., L. Butler, J. A. Jenkins, C. M. Rick, P. A. Young (1955) Rules for nomenclature in tomato genetics. — *J. Heredity*, **46**, 22-26.
- Becker-Dillingen, J. (1956) Handbuch der gesamten Gemüsebaues. 521-561.
- Bohn, C. W. (1947) Colchicine treatments for use with tomatoes. — *J. Heredity*, **38**, 157-160.
- Bohn, G. W. (1948) Sesquidiploid F_1 -hybrids of *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum*. — *J. Agr. Res.*, **77**, 33-54.
- Bohn, G. W. (1951) Fertility relations in *L. hirsutum* and its hybrids with *L. esculentum*. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **1**, 3.
- Bohn, G. W., C. M. Tucker (1940) Studies on *Fusarium* Wilt of the tomato. I. Immunity in *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill. and its inheritance in hybrids. — *Missouri Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, **311**, 1-82.
- Brewbaker, I. L. (1957) Pollen cytology and incompatibility systems in plants. — *J. Hered.*, **48**, 217-277.
- Brewbaker, I. L. (1958) Self-compatibility in tetraploid strains of *Trifolium hybridum*. — *Hereditas*, **44**, 547-553.
- Bubar, I. S. (1957) Genetics and cytotaxonomy in birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*). Ph. D. Thesis, McGill University.
- Butler, L. (1936) Inherited characters in the tomato. II. Jointless pericel. — *J. Hered.*, **27**, 25-26.
- Butler, L. (1952) The linkage map of the tomato. — *J. Hered.*, **43**, 25-35.
- Chadefaud, M., Emberger (1960). *Traité de botanique systematique*. I. II. Le végétaux vasculaires.
- Chmielewski, T. (1962) Cytogenetical and taxonomical studies on a new tomato form. Part I. — *Genetica Polonica*, **3**, 3, 253-264
- Chmielewski, T. (1964) Inheritance of the level of vitamin C and β -carotene in tomato. — *Genetica Polonica*, **5**, 2, 105.
- Chmielewski, T. (1964a) New lethal factors in tomato. — *Genetica Polonica*, **5**, 2, 105.
- Chmielewski, T. (1965) *L. minutum* contains the gene B. T. G. C. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **13**.
- Chmielewski, T. (1966) An exception to the unidirectional crossability pattern in the genus *Lycopersicon*. *Genetica polonica*, **7**, 1, 31-39.
- Chmielewski, T. (1968) Cytogenetical and taxonomical studies on a new tomato form. Part II. — *Genetica Polonica*, **9**, 3, 4, 97-124.
- Chmielewski, T. (1968 a) New dominant factor with recessive lethal effect in tomato. — *Genetica Polonica*, **9**, 1, 2, 39-48.
- Chmielewski, T., St. Berger (1962) Inheritance of β -carotene content in tomatoes. — *Genetica Polonica*, **3**, 2, 155-159.
- Chmielewski, T., Ch. M. Rick (1962) *Rep. Tomato. Genet. Coop.*, **12**, 21-22.
- Chmielewski, T., A. Gronowska, A. Pronczuk (1964) Studies of the character of increased concentration of vitamin C in tomato fruit obtained from the wild *Lycopersicon minutum* species. — *Genetica Polonica*, **5**, 4, 371-375.
- Clayberg, C., L. Butler, Ch. M. Rick, P. Young (1960) Second list of known genes in the tomato. — *J. Hered.*, **51**, 167-174.
- Clayberg, C., L. Butler, E. Kerr, Ch. M. Rick, R. Robinson (1960a) Third list of known genes in the tomato. — *J. Hered.*, **57**, 189-196.
- Cope, F. W. (1940) Studies in the mechanism of self-incompatibility in cacao. — 9th. Ann. Rep. Cacao Res., 19-23.
- Cope, F. W. (1958) Incompatibility in *Theobroma cacao*. — *Nature*, **181**, 279.
- Cooper, D. C., R. A. Brink (1945) Seed collapse following matings between diploid and tetraploid races of *Lycopersicon pimpinellifolium*. — *Genetics*, **30**, 376-401.
- Corbeil, R., L. Butler (1964) The role of chromosome 2 in the genetics of maturation time in the tomato. — *Canad. J. Genet. Cyt.*, **6**, 446-451.
- Correll, D. S. (1958) A new species and some nomenclatorial changes in *Solanum* Section *Tuberarium*. — *Madrono*, **14**, 232-236.

- Correll, D. S. (1962) The potato and its wild relatives. Systematic Treatment. Texas. Publ. Tex. Res. Fond Renner, 16-41.
- Covas, G., B. Schnack (1945) El valor taxonomico de la relacion „longitud“ del pistilo: volumen del gano de polen. — *Darwiniana*, 7, 80-90.
- Grane, M. B. (1915) Heredity of types in floescence and fruit in tomato. — *J. Genet.*, 5, 1-12.
- Crowe, L. K. (1955) The evolution of incompatibility in species of *Oenothera*. — *Heredity*, 9, 293-322.
- Daskaloff, Chr., A. Ognianova (1962) Das Verhalten verschiedener Tomatenarten und Sorten gegenüber ununterbrochener Belichtung.—*Tagungsberichte Dal.*, 46, 17-24.
- Daskaloff, Chr., A. Ognianova (1965) Das Verhalten von *Lycopersicon esculentum* Mill., *L. racemigerum* Lange und *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. gegenüber Dauerbelichtung. — *Zeitschr. Pflanzenzüchtung*, 54, 2, 169-181.
- Daskaloff, Chr., K. Tarnovska, A. Ognianova (1965) Qualitätssteigerung bei Tomaten auf dem Wege der entfernten Hybridisation. — *Zeitschr. Pflanzenzüchtung*, 53, 2, 189—196.
- De Candolle, A. (1852) *Prodromus systematic naturalis*.
- De Candolle, A. (1896) *Origine des plantes cultivées*. Paris.
- Davies, D. R., E. T. Wall (1961) Gamma-radiation and interspecific incompatibility in plants. Effects of ionizing radiations on seeds. JAEA Symposium (Vienna).
- Dionne, L. A. (1961) Mechanisms of interspecific incompatibility in tuberbearing *Solanum* species. — *Am. Potato J.*, 38, 73-77.
- Doolittle, S. P., W. S. Porte, F. S. Beecher (1946) High resistance to common tobacco mosaic in certain lines of *Lycopersicon hirsutum*. — *Phytopath.*, 36, 685.
- Dunal, M. F. (1813) *Histoire naturelle médicale et economique des Solanum et des genres qui été confondus avec eux*. Pour obtenir le gard de docteur en médecine. Montpellier.
- Dunal, M. F. (1816). *Solanorum generum que affinium Sinopsis seu Solanorum histoire editionis secundae summarum*. Monspelli.
- Dunal, M. F. (1852) *Solanaceae* in A. de Candolle — *Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis*. Paris. Masson.
- East, E. M., A. I. Mangelsdorf (1925) A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. — *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 11, 166-171.
- Elliot, F. C. (1958) *Plant breeding and cytogenetics*. 163-166.
- Frazier, W. A., R. K. Dennett (1949) Tomato lines of *Lycopersicon esculentum* type resistant to tobacco-mosaic virus. — *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 54, 265.
- Gardé, N. M. (1959) Mechanisms of species isolation in tuberous *Solanum*. — *Agron. Lusitana*, 21, 19-42.
- Georgieva, R., E. Tsicova (1967) On the place of the wild-grown species *Solanum pennellii* Correll in the plant system. — *CR de l'Acad. agricole „G. Dimitrov“*, 20, 5, 481-484.
- Gerard, J. (1957) *The Herbal or general history of plants*.
- Gilbert, J. C., D. C. McGuire (1956) Inheritance of resistance to severe root-knot from *Meloidogine incognita* in commercial-type tomatoes.—*Proc. Amer. Soc. Sci.*, 68, 437-442.
- Goodwin, T. W. (1967) *Chemistry and biochemistry of plant pigments*.
- Gottschalk, W., N. Peters (1956) Das Konjugationsverhalten partiell homologer Chromosomen. — *Chromosoma*, 7, 708-725.
- Günther, E. (1961) Durch Chimärenbildung verursachte Aufhebung der Selbstinkompatibilität von *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 74 (8), 333-336.
- Günther, E., H. Herrmann, M. Hoffman (1968) — *Biol. Zentralblatt*, 87, 4, 471-479.
- Hardon, J. J. (1967) Unilateral incompatibility between *Solanum pennellii* and *Lycopersicon esculentum*. — *Genetics*, 57, 4.
- Harlan, I. R., I. M. I. de Wet (1963) The compilospecies concept. — *Evolution*, 17, 497-501.
- Harris, W. M., A. R. Spurr (1969) Chromoplasts of tomato fruits. I. Ultrastructure of low-pigment and high-beta mutants. Carotene analyses. — *Amer. J. Bot.*, 56, 4, 369-379.
- Harris, W. M., A. R. Spurr (1969) Chromoplasts of tomato fruits. II. The red tomato. — *Amer. J. Bot.*, 56, 4, 380-389.
- Harrison, B. J., L. A. Darby (1955) Unilateral hybridization. — *Nature*, 176-982.
- Hecht, A. (1964) Partial inactivation of an incompatibility substance in the stigmas and styles of *Oenothera*. *Polen physiology and fertilization*, 237-243, H. F. Linskens, Editor: North-Holland Co., Amsterdam.
- Hill, J. (1773) *Vegetable system*, 9, 32.

- Hogenboom, N. G. (1968) Self compatibility in *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. — *Euphytica*, **17**, 2, 220-224.
- Holmes, F. O. (1943) A tendency to escape tobacco-mosaic disease in derivatives from a hybrid tomato. — *Phytopathology*, **33**, 8, 691.
- Holmes, F. O. (1954) Inheritance of resistance to infection by tobacco-mosaic virus in tomato. — *Phytopathology*, **44**, 11.
- Hooker, I. D. (1851) An enumeration of the plants of the Galapagos Archipelago: with description of those which are new. — *Trans Linn. Soc.*, **20**, 163-262.
- Humphrey, L. M. (1934) The meiotic divisions of haploid, diploid and tetraploid tomatoes with special reference to the profase. — *Cytologia (Tokyo)*, **5**, 278-300.
- Humphrey, L. M. (1937) A cytological and morphological analysis of tomato species. — *Cytologia (Tokyo)*, **8**, 306-318.
- Jmaes, P. E. (1946) Latin America.
- Jeager, A. F., H. J. Purinton (1946) *Lycopersicon peruvianum* as a parent in the development of high ascorbin acid tomato varieties. — *Proc. Amer. Soc. Hort.*, **48**, 403-405.
- Jenkins, I. A., G. Mackinney (1951) Inheritance of carotenoid differences in yellow-tangerine hybrids of the tomato. — *Genetics*, **36**, 556 (Abstr.).
- Jenkins, I. A., G. Mackinney (1955) Carotenoids of the apricot tomatoes and its hybrids with yellow and tangerine. — *Genetics*, **40**, 715-720.
- Kakizaki, Y., (1930) Studies on the genetics and physiology of self- and cross-incompatibility in the common cabbage. — *Jap. J. Bot.*, **5**: 134-208.
- Karrer, P., E. Yucker (1950) Carotenoids.
- Kendall, V. A., N. L. Taylor (1969) Effects of temperature on pseudoself-compatibility in *Trifolium pratense* L. — *Theoretical and Applied Genetics*, **39**, 123-126.
- Khush, G. S., Ch. M. Rick (1963) Meiosis in hybrids between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii*. — *Genetica*, **33**, 3, 167-183.
- Kikuta, R. A., W. A. Frazier (1947) Preliminary report on breeding tomatoes for resistance to tobacco mosaic virus. — *Proc. Amer. Hort. Sci.*, **49**, 256-262.
- Kohler, G., R. E. Lincoln, I. W. Porter (1947) Selection and breeding for high β -carotene content in tomatoes. — *Bot. Gaz.*, **2**, 109.
- Kohler, G. W., R. E. Lincoln, J. W. Porter, F. P. Zscheile, R. M. Caldwell, R. H. Harper, W. Silver (1947) Selection and breeding for high beta-carotene content (provitamin A) in tomato. — *Bot. Gaz.*, **109**, 219-225.
- Kuhn, R., C. Grundmann (1933) *Ber. deutsch. chem. Ges.*, **66**, 174.
- Laloraya, M. M., G. Lee (1955) Effect of tobacco leaf-curl and tobacco mosaic virus on the aminoacid and amide content of *Nicotiana* sp. — *Nature*, **175**, 907.
- Lamm, R. (1950) Self-incompatibility in *Lycopersicon peruvianum* Mill. — *Hereditas*, **36** (4), 509-511.
- Lehmann, Chr. (1953) Die Tomate.
- Lehmann, Chr. (1955) Das morphologische System der Kulturtomaten. — *Der Züchter*, **3**, 1-64.
- Lehmann, Chr. (1959) Vorläufiges Verzeichnis landwirtschaftlich oder gärtnerisch kultivierter Pflanzen. — *Die Kulturpflanze*, **2**, 394-396.
- Lesley, J. W. (1947) Plant breeding methods and current problems in developing improved varieties of tomatoes. — *Economic Bot.*, **1**, 100-110.
- Lesley, J. W., M. M. Lesley (1953) Fruitfulness fertility and parthenocarpy in tetraploid species hybrids of *Lycopersicon*. — *J. Hered.*, **44**, 261-264.
- Lesley, M. M. (1950) A cytological basis for sterility in tomato hybrids. — *J. Hered.*, **41**, 26-28.
- Lesley, M. M., J. W. Lesley (1943) Hybrids of the Chilean tomato. — *J. Hered.*, **34**, 199-205.
- Lesley, M. M., J. M. Lesley (1947) Flesh color in hybrids of tomato. — *J. Hered.*, **38**, 245-251.
- Lewis, D. (1949) Incompatibility in flowering plants. — *Biol. Rev.*, **24**, 472-496.
- Lewis, D. (1949a) Structure of incompatibility gene. II. Induced mutation rate. — *Heredity*, **3**, 339-355.
- Lewis, D. (1951) Structure of the incompatibility gene. III. Types of spontaneous and induced mutations. — *Heredity*, **5**, 399-414.
- Lewis, D. (1952) Serological reaction of pollen incompatibility substance. — *Proc. R. Soc. B.*, **140**, 127-135.
- Lewis, D. (1964) A protein dimer hypothesis on incompatibility. — In: *Genetics Today. Proc. XI. Int. Congr. Genet., The Hague, 1963.* Geerts edit., **3**, 656-663.
- Lewis, D., L. K. Crowe (1958) Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. — *Heredity*, **12**, 233-256.
- Lincoln, R. E., G. B. Cummis (1949) *Septoria* blight resistance in the tomato. — *Phytopathology*, **39**, 647-655.

- Lincoln, R. E., I. W. Porter (1950) Inheritance of β -carotene in tomatoes. — *Genetics*, **35**, 206—211.
- Lincoln, R. E., F. P. Zscheile, I. W. Porter, C. W. Kohler, R. M. Caldwell (1943), Provitamin A and vitamin C content in the genus *Lycopersicon*. — *Bot. Gaz.* **105**, 113—115.
- Lindstrom, E. W., L. M. Humphrey (1932) Comparative cytogenetic studies of tetraploid tomatoes from different origins. — In: *Proc. 6 Intern. Congr. genet.*, **2**, 118—119.
- Lindstrom, E. W., L. M. Humphrey (1933) Comparative cytogenetic studies of tetraploid tomatoes from different origins. — *Genetics*, **18**, 193-209.
- Linskens, H. F. (1961) Biochemical aspects of incompatibility. — *Rec. Adv. Bot. (University of Toronto Press)*, **13**, 1500-1503.
- Linskens, H. F. (1965) Biochemistry of incompatibility. — In: *Genetics Today. Proc. XI Int. Cong. Genet. The Hague, 1963. Geerts edit.*, **3**, 629—636.
- Linskens, H. F. (1967) Aspects biochimiques de l'incompatibilité chez les plantes à fleurs. Physiologie et biochimie du tube pollinique incompatible. — *Colloque R. C. P.*, **115**, CHRS, 7-15.
- Linskens, H. F., I. A. M. Schrauwen, M. van den Donk (1960) Überwindung der Selbstincompatibilität durch Röntgenbestrahlung des Griffels. — *Naturwissenschaften*, **47**, 547.
- Linskens, H. F., M. Kroh (1967) Incompatibilität der Phanerogamen. — *Encycl. Plant Physiol.*, **18**, 506-530.
- Linskens, H. F., M. Kroh (1970) Regulation of pollen tube growth. — *Curr. Topics Develop. Biol.*, **2**, 89-113.
- Linskens, H. F., I. Tupy (1966) The aminoacid pool in the style of self-incompatible strains of *Petunia* after self- and cross-pollination. — *Der Züchter*, **36**, 151-158.
- Lotsy, I. P. (1916) Evolution by means of hybridization. The Hague.
- Luckwill, L. C. (1943) The genus *Lycopersicon*. A historical biological and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes. — *Aberdeen Univ. Studies*, **20**.
- Lundquist, O. (1965) The genetics of incompatibility. — In: *Genetics Today. Proc. XI Int. Cong. Genet., The Hague, 1963. Geerts edit.*, **3**, 637-647.
- Mackinney, G., J. A. Jenkins (1949) Inheritance of carotenoid differences in *Lycopersicon esculentum* strains. — *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*, **35**, 284-291.
- Mackinney, G., J. A. Jenkins (1952) Carotenoid differences in tomatoes. — *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, **38**, 48-52.
- Mackinney, G., Ch. M. Rick, J. A. Jenkins (1954) Carotenoid differences in *Lycopersicon* hybrids of an unusual race of *L. pimpinellifolium*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, **40**, 8, 695-699.
- Mackinney, G., Ch. M. Rick, J. A. Jenkins (1954a) The phytochrome content of tomatoes. — *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, **42**, 404-408.
- Mackinney, G., Ch. M. Rick, J. A. Jenkins (1956) Carotenoid differences in *Lycopersicon* hybrids of a unusual race of *L. pimpinellifolium*. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **40**, 695-699.
- McArthur, I. W. (1931) Linkage studies with the tomato. III. Fifteen factors in six groups. — *Trans. Roy. Can. Inst.*, **18**, 1—20.
- Mc Arthur, J. W., P. Chiasson (1947) Cytogenetic notes on tomato species and hybrids. — *Genetics*, **32**, 165-177.
- McGuire, D. C., C. M. Rick (1954) Self-incompatibility in species of *Lycopersicon* sect. *Eriopersicon* and hybrids with *Lycopersicon esculentum*. — *Hilgardia*, **23**, 101-124.
- Martin, F. W. (1961) Complex unilateral hybridization in *Lycopersicon hirsutum*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, **47**, 855-857.
- Martin, F. W. (1961a) The inheritance of self-incompatibility in hybrids of *Lycopersicon esculentum* Mill. \times *L. chilense* Dun. — *Genetics*, **40**, 1443-1454.
- Martin, F. W. (1964) The inheritance of unilateral incompatibility in *Lycopersicon hirsutum*. — *Genetics*, **50**, 3, 459-469.
- Martin, F. W. (1967) The genetic control of unilateral incompatibility between two tomato species. — *Genetics*, **56**, 3, 391-398.
- Martin, F. W., (1968) The behaviour of *Lycopersicon* incompatibility alleles in an alien genetic milieu. — *Genetics*, **60**, 101-109.
- Mathioli, P. (1554) *Commentari in libris sex Pedacii Dioscoridis Anazarbei de medica materia. Venetiis.*
- Miller, Ph. (1754) *The Gardener's Dictionary, Ed. 4, Abridged.*
- Miller, Ph. (1768) *The Gardener's Dictionary, Ed. 8.*
- Moench, K. (1794) *Methodes Plantas Horti Botanicic. Marburg.*

- Muller, C. H. (1940) A revision of the genus *Lycopersicon*. U. S. Dept. of Agriculture. Miss. Publ. 382.
- Nakanishii, T., T. Esashi, K. Hinata (1969) Control of self-incompatibility by CO₂ gas in *Brassica*. — *Plant and Cell Physiol.*, **10**, 925-927.
- Nettancourt, D. de (1969) Radiation effects on the one locus gametophytic system of self-incompatibility in higher plants (a review). — *Theoret. Appl. Genet.*, **39**, 187-196.
- Nettancourt, D. de (1971) Invited paper presented at the XV^o Convegno Annuale of the Società Italiana di Genetica Agraria (Bari, 28-30 October, 1971).
- Nettancourt, D. de, R. Ecochard (1968) Effects of chronic irradiation upon a self-incompatible clone of *Lycopersicon peruvianum*. — *Theoret. Appl. Genet.*, **38**, 289-293.
- Nettancourt, D. de, R. Ecochard, M. D. G. Perquin, T. van der Drift, M. Westerhof (1971) The generation of new alleles at the incompatibility locus of *Lycopersicon peruvianum* Mill. — *Theoret. Appl. Genet.*, **41**, 120-129.
- Ognianova, A. (1973) Observations on the inheritance of style and anther length and of exerted stigma in the tomato. — *CR de l'Acad. agricole "G. Dimitrov"*, **6**, 1, 43-48.
- Pandey, K. K. (1956) Mutation of self-incompatibility alleles in *Trifolium pratense* and *T. repens*. — *Genetics*, **41**, 327-343.
- Pandey, K. K. (1959) Mutations of the self-incompatibility genes (S) and pseudo-compatibility in angiosperms. — *Lloydia*, **22**; 222-234.
- Pandey, K. K. (1960) Incompatibility in *Abitulon hybridum*. — *Amer. J. Bot.*, **47**, 877-883.
- Pandey, K. K. (1968) Colchicine-induced changes in the self-incompatibility behaviour of *Nicotiana*. — *Genetica*, **39**, 257-271.
- Pandey, K. K. (1970) Elements of the S-gene complex. VI. Mutations of the self-incompatibility gene, pseudo-compatibility and origin of new incompatibility alleles. — *Genetica*, **41**, 477-516.
- Pecaut, P., Laterrot (1966) Perspectives sur la selection de variétés de tomato résistantes aux maladies. — *Genetica Agraria*, **XX**, 110-120 (extrait).
- Philippi K. A. (1860) *Florula Atacamensis*. Halis saxonum.
- Philippi K. A. (1865) *Plantarum novarum chilensium*. — *Linnaea*, **33**.
- Porte, W. S., H. B. Walker (1945) A cross between *Lycopersicon esculentum* and disease-resistant *L. peruvianum*. — *Phytopathology*, **35**, 931-933.
- Porte, W. S., F. L. Wellman (1941) Development of interspecific tomato hybrids of horticultural value and highly resistant to *Fusarium* wilt. — *U. S. Dept. Agr. Circ.* **584**, 1-19.
- Porte, W. S., S. P. Doolittle, F. L. Wellman (1939) Hybridization of a mosaic tolerant wilt resistant *L. hirsutum* with *L. esculentum*. — *Phytopathology*, **29**, 757-759.
- Porter, W. W., R. E. Lincoln (1950) I. *Lycopersicon* selections containing a high content of carotenes and colorless polyenes. II. The mechanism of carotene biosynthesis. — *Arch. Biochem. Biophys.*, **27**, 390-403.
- Porter, Y. W., F. P. Zscheile (1946).
- Powers, L. (1939) Studies on the nature of the interaction of the genes differentiating quantitative characters in a cross between *Lycopersicon esculentum* and *L. pimpinellifolium*. — *J. Genet.*, **39**, 139-170.
- Powers, L. (1939a) Formulas for determining theoretical effects of certain genetic factors upon inheritance of quantitative characters, with special reference to a study of a *Lycopersicon* hybrid. — *J. Agr. Res.*, **59**, 555-557.
- Powers, L. (1941) Inheritance of quantitative characteristics in crosses involving two species of *Lycopersicon*. — *J. Agr. Res.*, **63**, 149-174.
- Powers, L., B. Lyon (1941) Inheritance studies on duration of developmental stages in crosses within the genus *Lycopersicon*. — *J. Agr. Res.*, **63**, 129-148.
- Pushkarnath, Fr. (1953) Studies on sterility in potatoes. IV. Genetics of incompatibility in *Solanum aracc-papa* — *Euphytica*, **2**, 49-48.
- Quadt, Fr. (1955) Beobachtungen in den Nachkommen tetraploider Tomatenbastarde. — *Der Züchter*, **25**, 7/9, 241-245.
- Rhodes, A. M. (1959) Species hybridization and interspecific gene transfer in the genus *Cucurbita*. — *Proc. Amer. Soc. Sci.*, **74**, 546-551.
- Rick, C. M. (1956) Genetic and systematic studies on accessions of *Lycopersicon* from the Galapagos Islands. — *Amer. J. Bot.*, **43**, 9, 687-696.
- Rick, C. M. (1960) Hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii* phylogenetic and cytogenetic significance. — *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, **46**, 78-82.
- Rick, C. M. (1961) Biosystematic studies of Galapagos tomatoes. — In: Tenth Pacific Science Congress, Hawaii.
- Rick, C. M. (1967) Exploiting species hybrids for vegetable improvement. — *Proc. XVII Int. Hort. Congr.* **3**:217-219.

- Rick, C. M., R. Browman (1961) Galapagos tomatoes and tortoises. — *Evolution*, **15**, 4, 407-417.
- Rick, C. M., L. Butler (1956) Cytogenetics of the tomato. — *Adv. Genet.*, **8**, 267-382.
- Rick, C. M., R. Lamm (1955) Biosystematic studies on the status of *Lycopersicon chilense*. — *Am. J. Bot.*, **42**, 7, 663-675.
- Rick, C. M., R. Lamm (1963) Barriers to interbreeding in *Lycopersicon peruvianum*. — *Evolution*, **17**, 2, 216-232.
- Riley, L. A. M. (1925) Critical notes on Galapagos plants (St. George Pacific Expedition, 1924).
- Ross, H. (1966) The use of wild *Solanum* species in German potato breeding of the past and today. — *Amer. potato J.*, **43**, 63-80.
- Sawant, A. C. (1955) Cytogenetic findings of interspecific hybrid *L. esculentum* × *L. hirsutum*. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **5**, 27.
- Schiemann, E. (1932) Entstehung der Kulturpflanzen. — *Handb. d. Vererbungswiss.*, III.
- Sears, E. R. (1937) Cytological phenomena connected with self-sterility in the flowering plants. — *Genetics*, **22**, 130-181.
- Shivanna, K. R., N. S. Rangaswamy (1969) Overcoming self-incompatibility in *Petunia axillaris*. I. Delayed pollination, pollination with stored pollen and bud pollination. — *Phytomorphology*, **19**, 372-380.
- Shumway, G. (1954) Carnegie ridge and Cocos ridge in the East Equatorial Pacific. — *J. Geol.* **62**, 573-586.
- Smith, P. G. (1944) Embryo culture of a tomato species hybrids. — *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* **44**, 413-416.
- Soost, R. K. (1954) Sesquidiploid F₁-hybrids of *L. esculentum* and *L. peruvianum*. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **4**, 18.
- Soost, R. K. (1955) Progeny of Sesquidiploid F₁-hybrids of *L. esculentum* and *L. peruvianum*. — *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **5**, 29.
- Soost, R. K. (1958) Progenies from sesquidiploid F₁-hybrids of *L. esculentum* and *L. peruvianum*. — *J. Hered.*, **49**, 5, 208-213.
- Stebbins, G. L. Jr. (1942) The role of isolation in the differentiation of plants species. — *Biol. Symp.*, **6**.
- Stout, A. B. (1938) The genetics of incompatibilities in homomorphic flowering plants. — *Bot. Rev.*, **4**, (6), 275-369.
- Svenson, H. K. (1946) Vegetation of the coast of Ecuador and Peru and its relation to the Galapagos Islands. I. Geographical relation of the flora. — *Amer. J. Bot.*, **33** 394-426.
- Swaminathan, M. S., H. W. Howard (1953) The cytology and genetics of the potato *Solanum tuberosum* and related species. — In: *Bibliographia Genetica*.
- Tal, M. (1966) Estimation of genetic differences between *L. esculentum* and *S. pennellii*. — *TGC Rep.*, **16**.
- Tal, M. (1967) Genetic differentiation and stability of some characters that distinguish *Lycopersicon esculentum* Mill. from *Solanum pennellii* Correll. — *Evolution*, **21** 2, 316-333.
- Tomes, M. L. (1963) Temperature inhibition of carotene synthesis in the tomato. — *Bot. Gaz.*, **124**, 180-185.
- Tomes, M. L. (1967) The competitive effect of the beta- and delta-carotene genes on alpha- or beta-ionone ring formation in the tomato. — *Genetics*, **56**, 227-232.
- Tomes, M. L. (1969) Delta carotene in the tomato. — *Genetics*, **62**, 4, 769-780.
- Tomes, M. L., F. W. Quackenbush (1958) Caro-red a new provitamin A rich tomato. — *Econ. Bot.*, **12**, 256-260.
- Tomes, M. L., F. W. Quackenbush, T. Kargl (1956) Action of the gene B in the biosynthesis of carotenes in the tomato. — *Bot. Gaz.*, **117**, 248-253.
- Tomes, M. L., F. W. Quackenbush, M. McQuiston (1954) Modification and dominance of the gene governing formation of high concentration of beta-carotene in the tomato. — *Genetics*, **39**, 810-817.
- Tomes, M. L., F. W. Quackenbush, O. E. Nelson, B. North (1953) The inheritance of carotenoid pigment systems in the tomato. — *Genetics*, **38**, 117-127.
- Tournefort, J. P. (1694) *Elements de botanique*. t. 1—3, Parissis.
- Tournefort, J. P. (1700) *Institutiones rei herbariae*. t. 1—3, Parissis.
- Townsend, C. E. (1968) Self-compatibility studies with diploid alsike clover, *Trifolium hybridum* L. — *Crop Science*, **8**, 269-272.
- Tutin T. G. (1972) *Flora Europae*, **3**: 199.

- Upadhyaya, M. D., (Mes) R. Majid (1964) Somatic chromosome morphology in some *Lycopersicon species*. — Ind. J. Gen. Pl. Breed., 24, 3, 244-251.
- Vinton, R. W. (1951) Origin of life on the Galapagos Islands. — Amer. J. Sci., 249, 356-376.
- Watts, V. M. (1946) The use of *Lycopersicon peruvianum* as a source of nematode resistance in tomatoes. — Proc. Soc. Hort., 49, 233-234.
- Wettstein, R. (1895) Solanaceae. A. Engler und K. Prantl. — Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 3.
- Willis, I. C. (1966) A dictionary of the flowering plants and ferns. 7th ed. L., Cambr. Univ. Press.
- Yasuda, S. (1934) Physiological research on self-incompatibility in *Petunia*. — Bull. Imp. Coll. Agric. For., Moricka, 20, 1-95.
- Yeager, A. F., H. Puriton (1946) *Lycopersicon peruvianum* as a parent in the development of high ascorbic acid tomato varieties. — Proc. Am. Soc. Hort., 48, 403-405.
- Zscheile, F. P., J. W. Porter (1947) Analytical methods for carotenes of *Lycopersicon species* and strains. — 2nd Eng. Chem. (Anal. Ed.), 47-51.
- Zscheile, F., I. Lesley (1967) Pigment analysis of sherry. Flesh color mutation resembling yellow in the tomato. — Jour. Hered., 53, 193-194.

The Genus *Lycopersicon* Mill.

A Biosystematic and Genetic Study

(Summary)

In their evolution wild plants have acquired a vast genetical potential of features and properties that may improve the diet and health of mankind. In certain cases they harbour untapped genetic sources, which find no expression of their activity in them, but which, if introduced into genetic systems of cultivated species, produce conditions for interaction, resulting in changes related to the synthesis of substances valuable for man. Thus, hybrids between cultivated and wild species create opportunities for further variability which still more enriches the genetical potential of cultivated species.

It is also known that species and varieties that are resistant to diseases and pests are being concentrated in the world collection of wild plants and that the most reliable genetic material for breeding immunity may be found at the centre of the origin of wild plant species.

All this gives us grounds to believe that at present one of the most important tasks facing science is to amass the wealth of wild and cultivated plants of the world, to study their genetic potential and to use it in plant breeding.

Yet, in the wild species and in their relationships with cultivated species there exist genetic, physiological and other barriers, such as self-incompatibility, interspecific incompatibility and sterility of the hybrids. These barriers play an important part in the evolution of wild species, enhancing their viability and their adaptability to adverse conditions, as well as in their preservation in a relative invariability. At the same time, the barriers mentioned above hamper the use of wild species in breeding work, as a result of which methods should be sought to surmount them.

The climatic features of the areas of distribution of the wild species of the genus *Lycopersicon* Mill. are listed in the paper. In these areas the wild species of the genus are widespread and numerous morphological characters and biological manifestations of the species are related with these localities. Also the results are presented of the studies of these species under conditions typical of this country, as well as diagnostic features that are characteristic for the species of the genus.

On the basis of interspecific hybridization carried out within the genus, and of genetic and cytogenetic investigations of the hybrids, the genetic relationship between the species of the subgenera *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) Mull. and *Eriopersicon* Mull. have been established. Data are quoted also on the study of

inheritance of certain features and properties that are of importance to tomato breeding. The pigment systems of the wild species of the two subgenera and their hybrids with the cultivated species *L. esculentum* Mill. have been studied in greater detail.

In connection with the systematics of the genus *Lycopersicon*, the systematic status of some of the species and varieties has been investigated. In the quest for the linking bond between the genera *Lycopersicon* and *Solanum* (Tourn.) L., the genetic relationships between representatives of the two subgenera of the genera *Lycopersicon* and *Solanum pennellii* Correl have been examined. Also, certain features of *S. pennellii* of significance to tomato breeding have been investigated.

Systematics of the Genus *Lycopersicon*

A review of the evolution in the seventeenth, eighteenth, nineteenth and twentieth centuries is made in the section "Systematics of the Genus *Lycopersicon*".

The first systems of the genus *Lycopersicon* are distinguished by the level of knowledge attained in ancient Greece and are drafted on the basis of morphological descriptions and the practical use of the species. They are artificial systems and are valid exclusively for the cultivated species *L. esculentum* (A. Cesalpini, R. Dodonaeus, J. Ray, P. de Tournefort, etc.). In some of these systems, as, for instance, that of Tournefort (1694), tomatoes of a wide range of pigment composition (white, pink, yellow and red) are described by the name of *L. galeni*, now obtained by the hybridization of *L. esculentum* and the wild species *L. minutum*, Chmielewski et Rick, *L. hirsutum typicum* Humb. et Bonpl., *L. hirsutum* var. *glabratum* Humb. et Bonpl., *L. peruvianum* (L.) Mill., etc. This fact is of extreme importance and is obviously related to the origin and evolution of *L. esculentum*. Special studies are needed, however, to provide an explanation for it. In the same system, attention is drawn to forms having ridged firm fruit (*L. galeni fructu striatu duro*) and red smooth fruit (*L. galeni fructu rubro non striatu*), which indicates that certain important commercial features, such as firmness and the smooth shape of the fruit, towards the turn of the seventeenth century were used in the classification of *L. esculentum*. The suggestion put forward that *L. galeni striato duro* of Tournefort is referred to a species of the genus *Physalis* L., does not seem feasible. There is no doubt also that Tournefort used the multi-locule character of the fruit as a criterion to distinguish the species of the genus *Lycopersicon* from these of the genus *Solanum*.

Wild species of the genus *Lycopersicon*, as well as of the genus *Solanum* (Tourn., 1753; Miller, 1754), began to be included in the genus *Lycopersicon* in the eighteenth century.

Among the classifications proposed in the nineteenth century, the system of Dunal (1813) is of the greatest interest. He expanded and corrected it in the course of about forty years (1813-1852). In the first system of the genus he included mainly *L. esculentum* and the varieties which belong to it; yet he presented them as species. Only *L. peruvianum* of the wild species is mentioned. In later systems, suggested by him, *L. dentatum* Dun. (as a species), *L. hirsutum* and *L. chilense* Dun., are included. Morphological characters and the practical use of these spe-

cies, however, still serve as criteria on the basis of which the individual elements of the systematics of the genus are evolved.

In spite of the existence of classifications, such as that by Dunal, to which the main wild species of the genus *Lycopersicon* are referred, there exist systems which towards the turn of the nineteenth century propose the inclusion of tomatoes again in the genus *Solanum* and develop further the system of *L. esculentum*, but as *Solanum lycopersicon* (Voss, 1896).

If the systems of the genus *Lycopersicon* suggested in the seventeenth, eighteenth and nineteenth centuries are compared with the modern state of the systematics of that genus, it is seen that all of them possess weaknesses in common. Above all, the lack of investigations should be noted which could make it possible to group the species of the genus into subgenera. In many cases classifications are limited only to the system of the cultivated species *L. esculentum*, in which the varieties are defined as species. Many of the species known to us at present, were unknown then, while within the system of the genus, representatives of the genus *Solanum* were included or the whole genus *Lycopersicon* was added to it as a species of the genus *Solanum*. Studies to determine the genetic relationships among the species are non-existent, and thus the systems of that period are entirely artificial.

The classifications developed by Muller (1940) and by Luckwill (1943) should be considered as a turning point in the evolution of the systematics of the genus *Lycopersicon*. Irrespective of differences existing between the authors, both of them adopt the view that the genus is naturally divided into two subgenera, namely *Lycopersicon (Eulycopersicon)* and *Eriopersicon*, owing to differences in the species included in them in relation to many characters and areas of distribution. For the first time attention is drawn on the structure of chromosomes.

Both systems do not include *L. minutum* and *L. pimpinellifolium* var. *galapagos* Rick. There is also no explanation offered from a systematical point of view for the position of *L. cheesmanii* var. *minor* (Hook.) Mull. *L. peruvianum* var. *glandulosum* Mill. is indicated as a species, namely *L. glandulosum*, and in this way its close relationship with *L. peruvianum* is not shown.

Rick and Butler (1956) and Zhukovskii (1964) accept the classifications of Muller (1940) and Luckwill (1943) and introduce a number of additions and corrections related to the taxonomic determination of the systematic units. Of particular interest are the varieties found by Rick (1956, 1961) in the Galapagos Islands, viz. *L. pimpinellifolium* var. *galapagos* and *L. cheesmanii* var. *minor*, with which the system of the genus was supplemented.

After the systems suggested by Muller (1940) and Luckwill (1943), a number of morphological, genetic, cytogenetic, biosystematic, biochemical and other investigations have been carried out which provide the possibility of organizing work in the systematics of the genus *Lycopersicon* on a scientific basis. Data obtained from the study of the reproductive relationships among the species and the varieties of the genus, such as crossability, behaviour of the chromosomes in the process of meiotic division in F_1 , and in many cases in F_2 , fertility and stability of the hybrids, acquired a particular significance for the development of phylogenetic systematics. Consequently there is a need for studies on the relationships among the species of the genus *Lycopersicon* and the species of the two sections of the genus *Solanum*, which are closed to *Lycopersicon*, namely, *Neolycopersicon* Correll and *Tuberarium* (Dunal) Bitt. Rep.

Diagnostic Characters of the Species in the Genus *Lycopersicon*

A study has been made of the hairs, the anatomic structure of leaves, pollen grains and styles, self-incompatibility and unilateral incompatibility of the species of the subgeneric category *Eriopersicon*, the relationship between self-incompatibility and unilateral incompatibility and ways to overcome experimentally self-incompatibility.

Studies of the hairs have been carried out at various phases of the individual growth of plants (young and fruit-bearing plants) in view of throwing more light on the differentiation of the character. In addition, the hairs on all vegetative and reproductive organs have been investigated.

In young plants the composition of the hairs was studied below the sub-cotyledonary node, the stem between the cotyledons and the tenth leaf and the leaves located along it.

In the case of fruit-bearing plants, investigations focussed on the hairs in other parts of the stem and in the leaves located on it, the leaf conducting sheaves, sepals, petals and the fruit.

To provide a qualitative characteristics of the hairs, the latter were divided into three main types: *a*, *b* and *c*, on the basis of differences in the shape of the apical cell. Each type in turn was divided into subtypes in accordance with the length of the hairs, the number of cells forming them and the number of epidermal cells which form the base of the hairs. In this manner, the following three subtypes were included in the *a* type: a_1 , a_2 and a_3 , in the *b* type — the three subtypes b_1 , b_2 and b_3 , and in the *c* type — two subtypes: c_1 and c_2 (Fig. 3).

The results obtained warrant the following conclusions:

The species of the genus *Lycopersicon* do not differ in composition of the hairs found in the sub-cotyledonary node with minor deviations, because all of them are covered by hairs of the *a* and *c* types.

As an exception to that rule, the cultivated species *L. esculentum* and the representatives of the *peruvianum* complex, could be quoted, which in addition to hairs of the *a* and *c* types on the sub-cotyledonary node, have also hairs of the *b* type.

A process of substitution of the initial hair composition by a new complex of hairs typical of separate species or groups of species and different in definite relationships from the composition of the hairs in other species, begins from the cotyledons to the eighth or tenth leaf. After this process is completed, similarities and differences among the various types are outlined more clearly.

The fruit-bearing plants of *L. hirsutum typicum*, as well as those of *L. hirsutum* var. *glabratum*, are very similar as far as their hairs are concerned, to *L. cheesmanii* var. *minor*, because they are covered by hairs of the a_1 , a_2 , b_1 , b_2 , c_1 and c_2 subtypes in close quantitative ratios. By its hairs of the *a*, *b* and *c* types, *L. cheesmanii typicum* Riley is similar to *L. esculentum*, and to *L. cheesmanii* var. *minor* by its hairs of *b* and *c* types. This fact makes it possible, judging by the composition of the hairs, to suggest that *L. cheesmanii typicum* is the linking bond between *L. hirsutum typicum* and *L. cheesmanii* var. *minor*, on the one hand, and *L. esculentum*, on the other. Since *L. cheesmanii typicum*, *L. cheesmanii minor* and *L. esculentum* belong to the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), by the composition of their hairs, it may be assumed that *L. cheesmanii typicum* links the two subgeneric categories.

L. minutum, just like *L. cheesmanii*, links the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) mentioned above, with representatives of the *peruvianum* complex.

In the section in question, attention is drawn to the self-incompatibility (SI) of the *Nicotiana* type of the species of the subgenus *Eriopersicon* which is expressed in an inhibition of the emergence of the pollen tube and which is due to the circumstance that the style and pollen contain similar alleles of the same factor (*S*). Since self-incompatibility is inherited not only by progenies of the self-incompatible species, but also by their hybrids with self-incompatible species, where it is expressed as a unilateral compatibility (UI), numerous investigations have been conducted with the purpose of finding self-compatible forms within the limits of self-incompatible populations or the use of radiation and other sources to the same end. So far, by self-pollination of buds, heating of the style, the use of growth substances, etc., self-compatible forms have been obtained from self-incompatible populations. Likewise, in areas where self-incompatible species are distributed, separate isolated plants have been observed in the dry period, plants which without the interference of insects-pollinators have formed single fruits with several seeds each. MacGuire and Rick (1954) have explained that case with a disturbance in the physiological balance, whereby the plants rapidly pass from abundant flowering into fruit-formation. Similar manifestations have been observed in the cultivation of *L. peruvianum*, *L. chilense* and *L. hirsutum typicum* in pots. These facts show that the conditions under which the evolution of the species of the subgenus *Eriopersicon* has taken place and which are characterized by a specific irrigation regimen of the soil, causing the complete withering of the herbage at a given moment, have developed adaptation in the plants towards the preservation of the species under adverse conditions. These adaptive qualities affect genetic structures related to the self-incompatibility of the species and for a given period of time they lose control over the self-incompatibility and the plants manifest a self-incompatibility to a lesser or greater extent.

Experimental Overcoming of the Barriers of Self-Incompatibility and Incompatibility between Distant Species

Taking into account the fact that in the polyploidarization of self-incompatible species of the subgenus *Eriopersicon*, some of them are transformed into self-compatible and yield abundant fruit in case of self-pollination, as well as the fact that these species help in overcoming the barriers of incompatibility in interspecific hybridization, the author is of the opinion that the use of mixed pollen of a diploid self-incompatible species and a tetraploid self-incompatible species may be applied to break both barriers: self-incompatibility and incompatibility among species that are genetically distant.

Species of the subgenus *Eriopersicon*, *L. peruvianum* and *L. hirsutum typicum*, systematically the most distant and the most difficult to cross, have been used for the investigations.

Experimental work has been carried out in the following treatments:

1. Pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* ($2n=24$) with its own pollen, and after an hour, with *L. hirsutum typicum* ($2n=48$) pollen. In that treatment, early in February, 100 per cent fruit with seeds have been obtained, while towards the end of November, 16.2 per cent of fruit with seeds. The total number

of seeds in the first case is 833, while in the second, 310. In both cases 100 per cent of typical *L. peruvianum* plants grew from the seeds sown.

2. Pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* ($2n=24$) with pollen of *L. hirsutum typicum* ($2n=48$). The fruit obtained, having seeds, amount to 96.16 per cent. From them, 98.8 per cent of hybrid sesquidiploid plants developed: *L. peruvianum* \times *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) and 1.2 per cent of typical *L. peruvianum*.

3. Pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* ($2n=24$) with pollen of *L. hirsutum typicum* ($2n=24$).

Only 14.71 per cent of the fruit obtained had few seeds (3.7 per cent on the average). Plants typical of *L. peruvianum* (18 in number) and 5 hybrid sesquidiploid plants developed from the seeds. The fact that sesquidiploids were obtained in that treatment may be explained by the inclination of *L. hirsutum typicum* to form unreduced gametes.

4. Pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* ($2n=24$) with pollen of *L. hirsutum typicum* ($2n=24$) and immediately after that application of *L. hirsutum typicum* ($2n=48$) pollen.

Of all plants obtained, 29.2 per cent were typical *L. peruvianum* and 70.8 per cent were sesquidiploids.

The comparison of the second and fourth treatments by the percentage of the hybrids obtained and as a result of the self-pollinated plants, showed a lower efficiency of the fourth treatment. In our opinion, probably the haploid pollen of *L. hirsutum typicum*, applied before the diploid one, reduced the fertilization ability of the latter.

5. Pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* ($2n=24$) with pollen of *L. hirsutum typicum* ($2n=48$) and immediately after that application of *L. hirsutum typicum* pollen ($2n=24$).

35.1 per cent typical *L. peruvianum* plants were obtained, as well as 64.9 per cent of sesquidiploids.

No seeds were obtained from the second, third, fourth and fifth treatments, applied on 318 emasculated flowers of *L. peruvianum*.

The results from self-pollination and cross pollination of *L. peruvianum* without the participation of *L. hirsutum typicum* pollen, which are known, were used as controls.

The results reported show that the barrier of self-incompatibility of *L. peruvianum*, in addition to the other methods applied so far, may be surmounted also by the application of pollen of the tetraploid *L. hirsutum typicum* on unemasculated flowers of *L. peruvianum* about an hour after its self-pollination. In this manner, a possibility is provided to obtain an unlimited number of plants, typical of *L. peruvianum*, as a result of self-pollination.

The pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum* with pollen of tetraploid *L. hirsutum typicum* makes it possible to obtain also a high percentage of sesquidiploids: *L. peruvianum* \times *L. hirsutum typicum* ($2n=36$) and in this way it is also possible to surmount the barrier of compatibility between the two distant species of the subgenus *Eriopersicon*.

The method of pollination of unemasculated flowers of *L. peruvianum*, following their self-pollination with pollen of representatives of other genera, makes it possible to obtain similar results: 15 per cent of fruit with seeds, having an average number of 56.55 seeds per fruit, were obtained from 160 self-pollinated unemasculated flowers of *L. peruvianum* and additional pollination with pollen from

Solanum sissimbrifolium. Applying the same method and supplementary pollination with pollen from *Solanum aviculare*, 18 per cent of fruit, having 37.7 seeds on an average per fruit were obtained, while from *Cyphomandra betacea*, 12 per cent of fruit with 22.7 seeds on an average per fruit. Plants typical of *L. peruvianum* developed from the seeds obtained in the last three cases.

Generally speaking, the inbred lines — I_1 — *L. peruvianum*, produced as a result of overcoming the self-incompatibility of *L. peruvianum*, retained the polymorphous nature of their initial species with a certain restriction in the intraspecific system, which is intensified in I_2 . Also 0.5-1.5 per cent of tetraploid *L. peruvianum* were obtained which were self-compatible. Slow-developing plants of a weaker viability, poor growth, small leaves which do not reach the size of the initial species were also observed. Some of the plants (2-3 per cent) perished in I_1 .

Using I_1 — *L. peruvianum* to Overcome the Incompatibility between *L. peruvianum* and *Solanum pennellii*

Proceeding from the fact that the inbred lines of *L. peruvianum* are distinguished by a restriction in the variety of forms in the intraspecific system of the species from which they originate, that some of them possess a lowered viability, that *S. pennellii* exhibits a compatibility with the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) and the bilateral compatibility of some of the species of the subgenus *Eriopersicon* (*L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*), we assumed that it was possible *S. pennellii* to be genetically closer to *L. peruvianum* in the past stages of the evolution of the two species and that the use of *L. peruvianum* inbred lines would provide opportunities to determine the divergence between the latter and *S. pennellii* with higher precision.

Two inbred lines of I_1 — *L. peruvianum* $/_1$ and I_1 — *L. peruvianum* $/_2$ and one self-compatible and two self-incompatible forms of *S. pennellii* were used in the investigations. From 4.81 to 20.72 per cent of fruit with seeds were obtained from the different hybrid combinations. From 1.96 to 13.33 per cent of F_1 hybrids — I_1 — *L. peruvianum* \times *S. pennellii* and from 86.67 to 98.04 per cent of typical *L. peruvianum* developed from the seeds obtained (Table 9). It was assumed that the *S. pennellii* pollen stimulated also the self-fertilization of *L. peruvianum*.

Morphological and Other Characters of the F_1 Hybrid Plants — I_1 — *L. peruvianum* \times *S. pennellii*

The F_1 hybrids — I_1 — *L. peruvianum* \times *S. pennellii* (self-compatible) are powerful intermediate plants (Fig. 4). They exhibit self-compatibility, 73.10 per cent viability of the pollen and an almost regular course of meiotic division.

The F_1 hybrid plants — I_1 — *L. peruvianum* \times *S. pennellii* (self-incompatible forms Nos 883 and 955) manifest a variety of morphological characters (Figs. 5, 6, 7 and 8). With the exception of a male sterile plant, the rest are fertile. Pollen viability in the fertile plants ranges to about 80 per cent and to 1.17 per cent in the male sterile one. Up to the beginning of March the hybrids are self-incompatible, while after that they are self-compatible up to September or October, when a fresh period of self-incompatibility sets.

During the self-compatibility period, fruits with seeds are formed by self-pollination, while throughout the whole period of investigation also by pollination,

with self-compatible and self-incompatible forms of *S. pennellii*. Seeds have also been obtained from the pollination of hybrid flowers with pollen of various *L. esculentum* representatives.

In $F_2 - I_1 - L. peruvianum \times S. pennellii$ a wide variety in forms is observed, but investigations are not yet completed.

The data obtained on a successful hybridization between inbred lines of *L. peruvianum* and *S. pennellii* and the presence of fertile F_1 hybrids, give us grounds to believe that the use of *L. peruvianum* inbred lines makes it possible to determine the divergence between the latter and *S. pennellii* with greater precision and to increase the efficiency of distant hybridization.

It is possible that with the further use of inbred lines also from other self-incompatible species of the subgenus *Eriopersicon* the opportunity may be offered to introduce a higher precision in the modern biosystematics of the genus *Lycopersicon*.

Interspecific Hybridization in the Genus *Lycopersicon*

A. Hybridization between Species and Varieties of the Two Subgenera *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) and *Eriopersicon*

Lycopersicon cheesmanii typicum Riley with Other Species of the Genus *Lycopersicon*

As far as its relationships with the other species of the genus *Lycopersicon* are concerned, the species *L. cheesmanii typicum* is similar to *L. esculentum*. The hybrids are completely fertile.

L. cheesmanii typicum is of definite interest for the development of early maturing, high-yielding productive tomatoes with round and vividly-red fruit and a slightly increased β -carotene content.

Lycopersicon pimpinellifolium var. *galapagos* with Other Species of the Genus *Lycopersicon*

By its relationships with the species and varieties of the genus *Lycopersicon*, the Galapagos variety is similar to the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*). Just like these species, it is reproductively isolated from the species and varieties of the genus *Eriopersicon* with the exception of *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*.

It is distinguished by the lack of joints of the fruit stalks, which is of interest to mechanized harvesting of tomatoes. The character is determined by an incompletely recessive factor, j_2 .

A red-fruit stabilized line with jointless fruit stalks has been created by the hybridization between the Galapagos variety and *L. esculentum* in $F_3 - BC_1$, which constitutes a basis for further breeding work.

Lycopersicon cheesmanii var. *minor* with Other Species of the Genus
Lycopersicon and the Systematic Position of the Variety

L. cheesmanii var. *minor* is, by morphological characters, a differentiated stabilized plant form. By its complexity of the structure of the leaves and the leaf segments, it is the only one in the genus *Lycopersicon*. The orange colour of the flowers and the type of leaves are dominant characters. With respect to the hairs, the variety is similar to *L. esculentum* and *L. cheesmanii* *typicum*. Yet, the qualitative and quantitative composition of the hairs is even closer between *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. hirsutum* *typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*. The variety has the genetic factor B, which controls the synthesis of β -carotene.

It has been found from the data on crossability that it has a behaviour as a representative of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), which comes to support the conclusions reached by Rick (1965).

Studies carried out on disturbances in the course followed by meiosis and the viability of the F_1 and F_2 pollen of *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor* indicate that they vary within a wide range in F_2 and that there exists a well-expressed relationship between the percentage of disturbances in the meiotic division and the viability of pollen.

These results justify the author in putting forward the suggestion that the genetic relationship between *L. esculentum* and *L. cheesmanii* var. *minor* is not so close as to accept the variety as *L. esculentum* var. *minor*. It is more correct if it remains as *L. cheesmanii* var. *minor*.

Lycopersicon minutum Chmielewski et Rick with the Other
Species and Varieties of the Genus *Lycopersicon* and Certain
Features of the *L. esculentum* \times *L. minutum* Hybrids

The genetic relationship between *L. minutum* and the species and varieties of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) is much better manifested than among representatives of the subgenus *Eriopersicon* and *L. minutum*. For this reason and on the basis of results from other investigations, it is accepted as more correct that *L. minutum* should be referred to as a species in the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*).

L. minutum and its hybrids with *L. esculentum* manifest necrotic phenomena with a lethal effect. Chmielewski (1964) believes that these phenomena are typical of F_2 and explains them with considerable differences in the genomes of *L. esculentum* and *L. minutum*, owing to which disharmonic organisms are obtained with manifestations of degeneration and lethality. In the investigations carried out by the author, necrotic phenomena with a lethal effect were observed not only in the hybrids, but in the species itself, therefore the author believes that they are specific for the species and are genetically determined by a dominant factor with lethal effect (Necrotic).

Lycopersicon peruvianum with Other Species of the Genus
Lycopersicon

The investigations focus mainly on the hybridization of *L. esculentum* with *L. peruvianum*. The experiments conducted to obtain hybrids between *L. peruvianum* and *L. hirsutum* *typicum* have not been successful on a diploid level.

The hybridization between *L. esculentum* and *L. peruvianum* at a diploid level is unilateral and is attained with difficulty by repeated pollination when the cultivated species is used as female parent. Single seeds have been obtained, not viable in most cases. Only on a single occasion an intermediate form developed, in which the type of *L. peruvianum* was the dominant one.

In pollinating the flowers of the auto-tetraploid forms of *L. esculentum* with pollen from *L. peruvianum*, sterile *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=36$) sesquidiploids are obtained.

The crossing of the diploid *L. esculentum* × *L. peruvianum* ($2n=24$) with *L. esculentum* may be achieved only in the cases when *L. esculentum* has been used as female parent.

If the sterile sesquidiploid is pollinated with mixed pollen from different tomato varieties, with its own pollen and with pollen from *L. esculentum* ($2n=48$), a fertile diploid plant and a sterile tetraploid one have been obtained. If the sesquidiploid is pollinated with pollen of separate varieties, no seeds are obtained.

The progeny of the diploid hybrid in F_2 is distinguished by an extraordinary variety of habits of the plants, shape and size of the leaves, size and colouring of the fruit, the amount of vitamin C, sugars, etc., and is of interest to breeding work with tomatoes.

Lycopersicon esculentum Mill. × *Lycopersicon chilense* Dun.

The cultivated species *L. esculentum* is crossed relatively easily with *L. chilense* in the cases when the former species is used as female parent without the application of embryo cultures and other additional means. If a larger number of varieties and lines are used, hybridization would be more reliable.

Germination of hybrid seed from certain parent combinations ranges from 33.30 to 85.50 per cent, while hybrid seeds from other combinations do not germinate. Germs which have perished at diverse stages of embryonal development, obviously owing to the disharmony existing between them and the female parent plant, are observed in ungerminated hybrid seeds.

F_1 hybrid seeds have been obtained only from the spring flowering, in the case where plants were in a state of intensive growth and the day length was favourable.

A great diversity of forms in morphological characters, pollen viability and disturbances in the course followed by meiotic division was obtained in F_2 . These variations are evidently the result of incomplete homology of the chromosomes in both species, of the formation of disharmonic combinations and possible transgressions.

Back-crosses with *L. esculentum* are easily achieved if *L. esculentum* is used as female parent. The fertility in BC_1 provides opportunities for the use of *L. chilense* in tomato breeding work (resistance to diseases, productivity, qualities of the fruit, β -carotene content in particular, etc.).

Lycopersicon esculentum Mill. × *L. hirsutum typicum* Humb.
et Bonpl.

A unilateral compatibility has been established between *L. esculentum* and *L. hirsutum typicum* in the cases when *L. esculentum* serves as female parent. Similar relationships have been found also between *L. hirsutum typicum* and

the Galapagos representative of *L. pimpinellifolium*. There exists also a unilateral compatibility between *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum* in the case where the latter is used as female parent. In the reverse direction, hybridization is achieved very rarely and with exceptional difficulty, obviously due to the physiological mechanism (inhibition of the growth of the pollen tube) which is typical of hybridization among self-compatible and self-incompatible species. Probably one could count on self-compatible forms in the *L. hirsutum typicum* population.

A bilateral reproductive isolation at a diploid level has been established between *L. hirsutum typicum* and the other species of the subgenus *Eriopersicon*. These results indicate that *L. hirsutum typicum* is genetically closer to the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), than to those of the subgenus *Eriopersicon*, and to be more precise, to the species of the *peruvianum* complex.

The meiosis follows a normal course in F_1 of the *L. esculentum* \times *L. hirsutum typicum* hybrids. An almost normal pairing of chromosomes is observed in diakinesis and 12 bivalents are formed with a few exceptions. Insignificant deviations are found in the next phases. Pollen viability ranges from 70 to 90 per cent.

In F_2 pollen viability ranges from complete sterility to 90 per cent. Disturbances in the course of the meiosis, however, with a few exceptions, are insignificant and do not correspond to the diversity of hybrid plants in relation to pollen viability. This fact indicates that the cause for gamete sterility is most probably the formation of unbalanced, disharmonic combinations of chromosome material.

Note should also be taken of the strong variance in the data on meiotic division during the ontogenetic development of the hybrids in F_1 and F_2 , which is evidently due to temperature conditions and the photoperiodic reaction under the conditions in this country, which are different from those under which *L. hirsutum typicum* is widespread.

The fertility of BC_1 and $F_2 - BC_1$ is satisfactory and makes it possible to raise a numerous and varied progeny for studies on resistance to disease, productivity, quality of the fruit, β -carotene content in particular, etc.

Conclusions from Studies on the Interspecific Hybridization within the Genus *Lycopersicon*

1. The compatibility between the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) is bilateral, with the exception of *L. minutum*, which along with *L. esculentum*, *L. cheesmanii typicum* and *L. cheesmanii* var. *minor* is unilaterally compatible. Chmielewski (1968), however, reports a line of *L. minutum*, which is bilaterally compatible with *L. esculentum*.

The hybrids among the species of the subgenus in question in F_1 and F_2 are fertile, manifesting insignificant deviations, expressed mainly in a slight decrease in pollen viability. A more significant decrease in the viability of pollen and a higher number of disturbances in the course of the meiosis have been established in F_2 , *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor*, but they refer to individual plants and do not affect the fertility of the progeny.

2. Relationships among the species of the two subgenera are different, depending on the hybrid combination:

The species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*), with the exception of *L. cheesmanii* var. *minor* which is incompatible with *L. chilense*, manifest a unilateral incompatibility with *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum* of the subgenus *Eriopersicon*. These species are bilaterally incom-

patible with *L. peruvianum* and the varieties belonging to it. Some of them, as *L. esculentum*, *L. cheesmanii typicum* and *L. cheesmanii* var. *minor*, for instance, manifest a compatibility with *L. peruvianum* at a diploid level, which is difficult to achieve, and more easy if the tetraploid forms of the quoted representatives of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) are used (Fig. 34).

3. In studying the compatibility among the species of the two subgenera, certain regularities have been established which should be taken into consideration in work, related to interspecific hybridization:

a. Hybridization among the species of the two subgenera is successful only when the species of the subgenera *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) have been used as female parents, while the species of the subgenera *Eriopersicon*, as pollinators.

b. F_1 hybrids, owing to their inherited self-incompatibility of the species from the subgenus *Eriopersicon*, manifest a unilateral compatibility and may be crossed with the species of the subgenus *Lycopersicon* (*Eulycopersicon*) only when the latter serve as female parents. The crossing of the hybrids in F_1 with the species of the subgenus *Eriopersicon* may be achieved only if the F_1 hybrids are used as female parents.

c. The sterility of F_1 hybrids obtained from species originating from both subgenera, may be surmounted through crossed pollination among individual plants of the same progeny, if sterility is due to inherited self-incompatibility from the species of the subgenus *Eriopersicon*.

4. The meiosis in F_1 hybrids between cultivated species and species of the subgenus *Eriopersicon* follows usually a regular course. Most often an almost normal pairing of chromosomes is observed in diakinesis and 12 bivalents are formed, with minor exceptions. Insignificant deviations, a high pollen viability and good fertility are observed in the next phases, which indicates that there exists a homology of large sections of chromosomes in the initial species.

It is known, however, that genetic barriers may exist even in the case where hybridization has been successful and the F_1 progeny is highly viable and fertile. For this reason, studies on meiosis in F_1 are not sufficient, but they should also embrace the meiosis in F_2 . The suggestions concerning the nature of the disturbances in the course followed by meiosis and the sterility of F_2 hybrids, have been established in concrete cases.

B. Interspecific Hybridization within the System of the Subgenus *Eriopersicon*

The following conclusion has been drawn from studies on the relationships among the species and varieties of the subgenus *Eriopersicon*:

Closest genetic relationship exists between *L. peruvianum* and *L. peruvianum* var. *dentatum*, on the one hand, and between *L. peruvianum* and *L. peruvianum* var. *glandulosum*, on the other, where a pronounced bilateral compatibility has been found. On the basis of morphological features of the *L. peruvianum* with *L. peruvianum* var. *glandulosum* hybrids, the long hairs in particular which are similar to the long hairs of *L. hirsutum typicum*, the close genetic relationship between *L. peruvianum* and *L. peruvianum* var. *glandulosum* and the areas of distribution of the latter, suggestions are made in relation to the origin of the variety (Fig. 40).

A unilateral and relatively easy to achieve compatibility has been established between *L. chilense* and *L. peruvianum* var. *humifusum*, as well as between *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*¹ and a unilateral one, difficult to

¹ Even though seldom, the possibility of a bilateral compatibility between *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum* should not be excluded.

achieve, between *L. peruvianum* and *L. chilense*, *L. hirsutum typicum* and *L. chilense*. If unemasculated flowers of *L. peruvianum* and *L. peruvianum* var. *glandulosum* are pollinated with pollen from *L. hirsutum typicum* ($2n=48$), a high percentage of successful crosses is obtained (90 per cent, with an average number of seeds per fruit — 8.6). Hybrid plants develop from all seeds (sesquidiploids — *L. peruvianum* × *L. hirsutum typicum*, $2n=36$).

All BC_1 plants obtained from the pollination of sesquidiploids with pollen from *L. hirsutum typicum* ($2n=24$), are male-sterile, with 24 or 25 chromosomes. In the case of renewed pollination with pollen from a diploid *L. hirsutum typicum*, a normal amount of fruit is formed with well-developed viable seeds (an average of 38.5 per fruit). BC_2 plants are also male-sterile, uniform and do not differ from *L. hirsutum typicum*, but possess the cytoplasm of *L. peruvianum*.

Pigment Systems of the Hybrids between the Cultivated Species of *Lycopersicon esculentum* Mill. and the Wild Species of the Genus *Lycopersicon* Mill., which Possess the Genetic *B* Factor, Related to the Synthesis of β -Carotene

Studies on the representatives of the genus *Lycopersicon* in which the *B* factor expresses its activity are included in this section. Such are *L. cheesmanii* var. *minor* and *L. pimpinellifolium* var. *galapagos* and representatives of the same genus in which the *B* factor does not express its activity: *L. minutum*, *L. hirsutum typicum*, *L. chilense*, etc.

The following conclusions have been drawn from the results obtained for the first group of hybrids:

Lycopersicon esculentum × *L. cheesmanii* var. *minor*

The plants of the varieties are homozygous in relation to the dominant *B* allele and the recessive *t* allele. The main pigment is β -carotene, while lycopine is lacking. In the case of a hybridization between red-fruit representatives of *L. esculentum* and *L. cheesmanii* var. *minor*, the B^+ recessive allele is introduced into the hybrid. In F_1 the plants have orange fruit and a high β -carotene content. However, as the MO^B recessive allele and the dominant MO^{B^+} allele affect the action of *B* and B^+ , in F_2 plants with orange fruit and a very high β -carotene content — up to 7.780 mg% are observed, as well as plants with orange fruit and about half of the β -carotene content, typical of the former, plants with orange-red fruit and a similar amount of β -carotene and lycopine, and plants with red orange fruit with twice as much lycopine as compared with β -carotene. The first type of plants may be explained by the fact that they are homozygous for the MO^B recessive allele and in the presence of *B*, they synthesize a high β -carotene content. The second type of plant with orange fruit and a reduced amount of β -carotene is obviously the result of the heterozygous form of the MO^B allele, while the third type of plants with orange-red fruit and a similar amount of β -carotene and lycopine, of the MO^{B^+} allele, which in a homozygous or heterozygous form partially inhibits the action of the *B* factor. The same reason goes to a large measure for the

explanation of the presence of plants with red-orange fruit and more than twice higher lycopine content as compared with that of β -carotene and can be explained by the presence of B^+ .

As a rule the orange fruit in $F_3 - BC_3$ possesses a high β -carotene content, reaching up to 8.440 mg% in some lines, and in $F_4 - BC_3$, up to 8.275 mg%.

Lines having orange fruit and a high β -carotene content are typically orange, as they contain from 79.42 to 100 per cent β -carotene out of the total contents of β -carotene and lycopine (Table 50). Along with this, they have moderately large to large-sized fruit with very good taste properties, but they are indeterminate owing to the link mentioned above between the B factor and the indeterminate habitus of the plants: sp^+ .

These results give us reason to believe that the Galapagos variety of *L. cheesmani* var. *minor* may be used in tomato breeding work to develop new forms with orange fruit and a high β -carotene content. The former, owing to their excellent taste and a high β -carotene content may be particularly useful for the production of juices.

Lycopersicon esculentum \times *L. pimpinellifolium* var. *galapagos*

The following considerations and conclusions may be made about the pigment system of *L. peruvianum* var. *galapagos*, the inheritance of β -carotene and lycopine in its hybrids with *L. esculentum*, as well as about its significance in tomato breeding in relation to the β -carotene. The same conclusions are valid for the *L. esculentum* \times *L. cheesmanii* var. *minor* hybrids.

The results obtained from the studies on the second group of hybrids, warrant the following conclusions:

Lycopersicon esculentum \times *L. minutum*

The highest β -carotene content, just as in the first group, possess the genotypes with orange fruit and the highest lycopine content, the genotypes with red fruit. The amounts of β -carotene and lycopine, besides the B , B^+ , t , at , r^+ and r alleles, are regulated also by the modifiers MO^B and MO^{B^+} . Plants are obtained with orange fruits and a high β -carotene content, plants with apricot colour and medium β -carotene content, plants with yellow fruit and low β -carotene and lycopine content or without lycopine, plants with orange-red fruit and similar amount of β -carotene and lycopine, plants with pink fruit and low content of β -carotene and lycopine, and plants with red fruit, with high lycopine content and slightly increased β -carotene content.

Lines with the genotypes with orange fruit, having a high β -carotene content, are of interest to breeding. It should also be noted that the relationship between B , and sp^+ hampers also the development of determinate lines with a high β -carotene content.

Lycopersicon esculentum \times *L. hirsutum typicum*

The pigment system of *L. hirsutum typicum* is similar to that of *L. minutum*. In the case of hybridization between *L. esculentum* and *L. hirsutum typicum* in BC_1 and $F_2 - BC_1$, hybrids are developed with the genotypes with orange fruit, having a high β -carotene content, with orange-red fruit (but with similar

amount of β -carotene and lycopine), red fruits with an increased β -carotene content, yellow fruit without lycopine and less β -carotene, and with pink fruit, having small amounts of β -carotene and lycopine.

The same is valid for the breeding value of the genotypes with orange fruit as for the analogous genotypes of *L. esculentum* \times *L. minutum* hybrids.

In F_3 — BC_2 these genotypes exhibited maximum β -carotene content, 8.925 mg%. Moreover, in 1975 when the tomatoes in the area of Sofia were strongly affected by phytophthora, they proved almost fully resistant to it.

The genotypes with increased β -carotene content (up to 2.350 mg% in F_2 — BC^1), being red-orange-fruited plants constitute a definite interest for tomato breeding work.

Lycopersicon esculentum \times *L. chilense*

The pigment system of the *L. esculentum* \times *L. chilense* hybrids is similar to that of the *L. esculentum* \times *L. hirsutum* hybrids. The same conclusions may be drawn, as for analogous lines with other pigment systems, about the breeding value of hybrids possessing the highest β -carotene content. One fact which we observed in F_7 — BC_2 should be taken into account. In one of the progenies composed of 44 plants with orange fruit, 38 were typically indeterminate, while 6 started their development as indeterminate and after two inflorescences, completed it as determinate ones. If the determinate nature is further developed and stabilized in the next progenies, we may expect that the relationship among *B* and *sp*⁺ will be destroyed and determinate stabilized lines with orange fruit and high β -carotene content will be developed.

Systematic Position of the Wild Species *Solanum pennellii* Correll

On the basis of results, obtained from investigations into the similarities and differences among the species of the genus *Lycopersicon* and *Solanum pennellii*, the reproductive relationships between the latter and *S. esculentum*, *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*, and the genetic and cytogenetic features of the hybrids, the following conclusions have been drawn:

S. pennellii, by its morphological characters, is closer to the wild species *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum*, as compared with *L. esculentum*, although it is self-compatible, just as the latter one. The *sp* factor related to the genetic potential of *L. esculentum* and other species of the genus *Lycopersicon*, is lacking in it, and it has a long, curved style which rises at a right angle above the stamens, green fruit, calyxes, an expanded leaf segment at the tip of the leaves, hairs of the *a*, *b* and *c* types — all of the genetic potential of the species from the subgenus *Eriopersicon*.

The presence of self-incompatible forms in *S. pennellii* with their inhibition, typical of the self-incompatible species, which the style manifests in relation to the pollen sacs of the self-compatible species, in spite of its lability, exhibits also the relationship of *S. pennellii* with the species of the subgenus *Eriopersicon*.

The *S. pennellii* self-compatible and self-incompatible forms are similar in their morphological characters of the leaves, flowers and fruit (Figs 45, 46, 47,

48, and 49). Their most important difference is the self-incompatibility reaction. It is a favourable property since it helps in maintaining the viability and productivity of the species and the forms which possess it under the specific conditions in the areas where they are widespread. But this reaction is not a stable one, which is typical for a process in development. The presence of separate plants with a stable self-incompatibility within populations of labile self-incompatibility may likewise be considered as an indication of a process that has not been completed. At this state of affairs, the assumption of certain researchers for a not very distant origin of self-incompatible forms of *S. pennellii* calls for additional investigations.

At the same time *S. pennellii* is distinguished from the latter by the absence of a sterile apex of the stamens — the pouring of the pollen in it is secured by pores (the stamens burst along their length in the species of the genus *Lycopersicon*), located on the site of the joint of the fruit stem and by the presence of hairs of the *d* type typical of *S. pennellii* only.

By comparing the data on the similarities and differences among the morphological characters of the species of the subgenus *Eriopersicon* and *S. pennellii* mentioned above, it is seen that both are related to important diagnostic characters. The results obtained from the reproductive relationships, however, indicate that the morphological divergence among *L. hirsutum typicum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* and *S. pennellii* is no obstacle for their bilateral compatibility. In addition, the bilateral compatibility between *L. hirsutum typicum* and *L. hirsutum* var. *glabratum* with *S. pennellii* is much better expressed as compared with the unilateral compatibility between *L. esculentum* and *S. pennellii*. The fertility of F_1 and F_2 hybrids is likewise much better as compared with that between the cultivated species and *S. pennellii*.

The successful hybridization between *L. peruvianum* inbred lines and *S. pennellii* self-compatible and self-incompatible forms and the fact that fertile F_1 hybrids were obtained, enhances our ideas about a genetic relationship between *S. pennellii* and the species of the genus *Lycopersicon*.

All this gives us ground to believe that *Solanum pennellii*, irrespective of certain morphological differences, is genetically close to the species of the genus *Lycopersicon*, especially with the species of the subgenus *Eriopersicon* mentioned above. By taking into account that fact, the following additions and corrections may be made to those already effected (Georgieva, Tsikova, 1967; Georgieva, Tsikova, Slavov, 1968) to the systematics of the genus *Lycopersicon*.

1. The section *Neolycopersicon* of the genus *Solanum*, which is composed of *Solanum pennellii* and *Solanum pennellii* var. *puberulum*, should be included into the subgenus *Eriopersicon*, which should be composed of two sections, namely, *Eriopersicon* and *Neolycopersicon* or

2. The section *Neolycopersicon* should be included into the genus *Lycopersicon* as a third subgenus, which will be the linking bond between the two genera, *Lycopersicon* and *Solanum*.

On the basis of the morphological divergence and the reproductive relationships among *S. pennellii* and the species of the genus *Lycopersicon*, the author is of the opinion that the second would be more precise. And the case with the section *Neolycopersicon* makes it possible to make a suggestion to the effect that in order to make more precise the present systematics of the genus *Lycopersicon*, it is also necessary to study the relationships among the latter and those of the section *Tuberarium* of the genus *Solanum*.

Содержание

Введение

I. Климатические особенности Южной Америки — центра происхождения видов рода <i>Lycopersicon</i> Mill.	7
II. Эволюция видов рода <i>Lycopersicon</i> Mill.	12
Филогенетические схемы для рода <i>Lycopersicon</i>	17
III. Происхождение и распространение культурного вида <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill. и некоторых эндемичных представителей Галапагосских островов рода <i>Lycopersicon</i>	21
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	21
Некоторые эндемичные представители рода <i>Lycopersicon</i> Галапагосских островов	25
IV. Систематика рода <i>Lycopersicon</i>	27
Классификации рода <i>Lycopersicon</i> Mill. (Gard. Dict, 1754)	32
V. Диагностические признаки видов рода <i>Lycopersicon</i>	41
Волоски	41
Особенности типов и подтипов волосков	42
Типы и подтипы волосков у молодых растений	44
Переход комплекса волосков от подсемядольного колена к постоянному составу волосков в плодоносящих растениях	46
Типы и подтипы волосков в цветущих и плодоносящих растениях	46
Анатомическое устройство листьев	49
Пыльцевые зерна и столбики	51
Фотопериодическая реакция видов рода <i>Lycopersicon</i>	55
Самонесовместимость видов подродовой категории <i>Eriopersicon</i>	55
Связь между самонесовместимостью и односторонней несовместимостью	58
Экспериментальное преодоление самонесовместимости видов подрода <i>Eriopersicon</i>	60
Экспериментальное преодоление самонесовместимости <i>L. peruvianum</i>	61
Особенности инцухт-линий	65
Использование инцухт-линий I ₁ — <i>L. peruvianum</i> для преодоления барьеров совместимости с <i>Solanum pennellii</i> Correll	65
Морфологические и другие особенности гибридов F ₁ —I ₁ — <i>L. peruvianum</i> × <i>S. pennellii</i>	66
VI. Морфологические и другие особенности видов, подвидов и разновидностей рода <i>Lycopersicon</i> Mill.	72

А. Подрод <i>Lycopersicon</i> (<i>Eulycopersicon</i>) (Mill.) Lehm.	72
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	72
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>commune</i> Bailey	73
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>grandifolium</i> Bailey	73
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>validum</i> Bailey	73
<i>Lycopersicon esculentum</i> subsp. <i>galeni</i> Mill.	73
<i>Lycopersicon esculentum</i> subsp. <i>intermedium</i> Luck.	74
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>cerasiforme</i> (Dun.) A. Gray.	75
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>pyriforme</i> Alef	76
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>succenturiatum</i> Pasq.	77
<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i> Mill. (Brezh.)	78
<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn) Rick	80
<i>Lycopersicon cheesmanii</i> <i>typicum</i> Riley	82
<i>Lycopersicon cheesmanii</i> var. <i>minor</i> (Hook.) Mull.	84
<i>Lycopersicon minutum</i> Chmielewski et Rick	85
Б. Подрод <i>Eriopersicon</i> C. H. Mull.	87
<i>Lycopersicon peruvianum</i> (L.) Mill.	89
<i>Lycopersicon peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> Dun	91
<i>Lycopersicon peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> Mill.	93
<i>Lycopersicon peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> Mull.	95
<i>Lycopersicon chilense</i> Dun	98
<i>Lycopersicon hirsutum</i> <i>typicum</i> Humb. et Bonpl	101
<i>Lycopersicon hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> Humb. et Bonpl	106
VII. Межвидовая гибридизация в роде <i>Lycopersicon</i>	107
А. Гибридизация между видами и разновидностями двух подродов <i>Lycopersicon</i> (<i>Euly-</i> <i>copersicon</i>) и <i>Eriopersicon</i>	109
<i>L. pimpinellifolium</i> (Brezh.) с другими видами рода <i>Lycopersicon</i>	109
<i>L. cheesmanii</i> <i>typicum</i> Riley с другими видами рода <i>Lycopersicon</i>	109
<i>L. pimpinellifolium</i> f. <i>galapagos</i> (ppn) Rick с другими видами рода <i>Lycopersicon</i>	111
Скрещиваемость	112
Морфологические особенности гибридных потомств	113
Наследование бессуставного характера плодоножек	113
<i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> (Hook) Mull. с другими видами рода <i>Lycopersicon</i> . Систе- тематическое положение разновидности	115
Скрещиваемость	116
Наследование габитуса, типа листьев, чашечки и окраски плодов	119
<i>L. minutum</i> Chmielewski et Rick с другими видами и разновидностями рода <i>Ly-</i> <i>copersicon</i> . Некоторые особенности гибридов <i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i>	123
Репродуктивные отношения	124
Морфологические и другие особенности гибридов <i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i> — F ₁ , F ₂ и F ₃	126
F ₂ — <i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i>	126
Некротические явления в <i>L. minutum</i> и гибридных популяциях — <i>L. esculen-</i> <i>tum</i> × <i>L. minutum</i> в F ₁ , F ₂ , F ₃ и BC ₁	126
Характер некротических явлений	127
(<i>L. esculentum</i> × <i>L. minutum</i>) × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> (реакция на ВТМ — табачный и томатный штаммы)	129
Биохимические исследования	132
Выводы	134

<i>Lycopersicon peruvianum</i> (L.) Mill. с другими видами рода <i>Lycopersicon</i>	134
Скрещиваемость	135
Морфологические и другие особенности диплоидного гибрида <i>L. esculentum</i> × <i>L. peruvianum</i> (2n=24)	136
Морфологические и другие особенности сесквидиплоида <i>L. esculentum</i> × <i>L. peruvianum</i> (2n=36) — № 62	137
Скрещиваемость сесквидиплоида № 62	140
Химические исследования	144
Выводы	146
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. chilense</i> Dun	146
Скрещиваемость	148
F ₁ — <i>L. esculentum</i> × <i>L. chilense</i>	148
F ₂ — <i>L. esculentum</i> × <i>L. chilense</i>	149
Цитогенетические исследования	150
BC ₁ — <i>L. esculentum</i> × (<i>L. esculentum</i> × <i>L. chilense</i>)	152
Выводы	153
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. hirsutum typicum</i> Humb. et Bonpl.	153
Скрещиваемость	154
Морфологические особенности F ₁ — <i>L. esculentum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	155
Мейоз	155
Фертильность гибридных растений	157
Заключение	160
Выводы из исследований по гибридизации между видами двух подродов рода <i>Lycopersicon</i>	161
Б. Межвидовая гибридизация в системе подродовой категории <i>Eriopersicon</i>	163
<i>L. peruvianum</i> (L.) Mill. × <i>L. chilense</i> Dun.	163
<i>L. chilense</i> Dun. × <i>L. peruvianum</i> var. <i>humifusum</i> Mull.	165
<i>L. peruvianum</i> (L.) Mull. × <i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> Mull.	165
<i>L. peruvianum</i> var. <i>glandulosum</i> Mull. × <i>L. peruvianum</i> (L.) Mill.	168
<i>L. peruvianum</i> (L.) Mill. × <i>L. hirsutum typicum</i> Humb. et Bonpl.	169
Морфологические особенности <i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> (2n=36)	171
Цитологические исследования	172
Скрещиваемость F ₁ — <i>L. peruvianum</i> × <i>L. hirsutum typicum</i> (2n=36)	174
Плоидность гибридов, полученных при скрещивании сесквидиплоида с различными видами подрода <i>Eriopersicon</i>	175
VIII. Пигментные системы гибридов между культивируемым видом <i>Lycopersicon esculentum</i> и дикорастущими видами рода <i>Lycopersicon</i>, обладающими генетическим фактором <i>B</i>, связанным с синтезом β-каротина	181
А. Пигментные системы гибридов между <i>L. esculentum</i> Mill. и дикорастущими видами, в которых фактор <i>B</i> не проявляет свою активность	185
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. cheesmanii</i> var. <i>minor</i> (Hook) Mull.	185
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. pimpinellifolium</i> var. <i>galapagos</i> (ppn) Rick	189
Б. Пигментные системы гибридов между <i>L. esculentum</i> и дикорастущими видами, в которых фактор <i>B</i> не проявляет своей активности	191
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. minutum</i> Chmielewski et Rick	191
Содержание β-каротина	196
Обсуждение и заключение	199
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. hirsutum typicum</i> Humb. et Bonpl.	200
<i>L. esculentum</i> Mill. × <i>L. chilense</i> Dun	203

X. Систематическое положение дикорастущего вида <i>Solanum pennellii</i> Correll	205
Морфологические и другие особенности самосовместимой формы <i>Solanum pennellii</i> Correll	208
Волоски	210
Анатомическое строение листьев	212
Пыльцевые зерна	212
Фотопериодическая реакция	213
Морфологические и другие особенности самонесовместимых форм <i>Solanum pennellii</i>	213
Лабильность самонесовместимости у № 883, 955 и 902	215
Репродуктивные отношения между видами рода <i>Lycopersicon</i> и <i>S. pennellii</i>	218
Скрещиваемость	218
Морфологические и другие особенности F ₁ и F ₂ — <i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	220
F ₁ — <i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	221
F ₁ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	222
F ₁ — <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B × <i>S. pennellii</i> F ₁ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> B	222
F ₂ — <i>L. esculentum</i> × <i>S. pennellii</i>	222
F ₂ — <i>L. hirsutum typicum</i> × <i>S. pennellii</i>	224
F ₂ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum typicum</i>	224
F ₂ — <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i> × <i>S. pennellii</i>	224
F ₂ — <i>S. pennellii</i> × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	227
Цитологические исследования	227
Выводы о систематическом положении <i>Solanum pennellii</i> Correll	230
Литература	233
Резюме на английском языке	243



For Commission Bill
Public Property

.....
Section 1. The Commission
Section 2. The Commission
Section 3. The Commission
Section 4. The Commission
Section 5. The Commission

.....
Section 6. The Commission
Section 7. The Commission
Section 8. The Commission
Section 9. The Commission
Section 10. The Commission

.....
Section 11. The Commission
Section 12. The Commission
Section 13. The Commission
Section 14. The Commission
Section 15. The Commission

Род *Lycopersicon* Mill.

Райна Георгиева

Редактор Бл. Старирадева

Художник Хр. Симеонов

Худ. редактор Д. Донков

Техн. редактор Т. Нинова

Коректор Л. Дамянова

Изд. индекс 5953

Далена за набор на 10. XI. 1975 г.

Подписана за печат на 5. III. 1976 г.

Печатни коли 17,63 Изд. коли 22,84

Формат 70×100/16 Тираж 500

ЛГ-III-1

Цена 5 лв.

Набрана и отпечатана в Печатницата
на Издателството на Българската академия
на науките — 1113 София, ул. „Акад. Г. Бончев“
Поръчка № 36

