

АГРОНОМИЯ

УДК 631.527.8:635.64

А.Р. Бухарова,
А.Ф. Бухаров

ОБЩНОСТЬ И СПЕЦИФИКА ИНТРОГРЕССИВНЫХ ПРОЦЕССОВ В РОДОВЫХ КОМПЛЕКСАХ ТОМАТА, ПЕРЦА И БАКЛАЖАНА

Ключевые слова: томат, перец, баклажан, отдаленная гибридизация, скрещиваемость, фертильность, формообразование.

Введение

Томат, перец и баклажан являются важнейшими овощными культурами, обладающими высокими питательными, вкусовыми, технологическими и лекарственными свойствами. Экологическая направленность современных селекционных исследований диктует необходимость привлечения диких видов в качестве источников устойчивости к вредителям, болезням, абиотическим факторам внешней среды и повышения общего адаптивного потенциала. Учитывая многообразие и сложность задач, стоящих перед селекцией, использование методов отдаленной гибридизации будет неуклонно повышаться [1].

Информация о репродуктивных взаимоотношениях видов имеет важнейшее значение для практической селекционной работы, в основе которой лежит отдаленная гибридизация. Данные о степени совместимости при скрещивании способствуют решению вопросов систематики, происхождения и установлению филогенетических связей, что, в свою очередь, помогает осуществлению селекционных исследований в области отдаленной гибридизации [2, 3].

Объекты и методы

Целью исследований являлось: изучение репродуктивных взаимоотношений представителей родов *Lycopersicon* Tourn., *Capsicum* Nourn., *Solanum* L. и проявление

несовместимости в межвидовых скрещиваниях на основных этапах ее проявления; подбор эффективных методов, повышения успешности гибридизации; анализ характера проявления стерильности межвидовых гибридов; оценка приемов, повышающих фертильность и плодовитость гибридов; выявление специфики изменения семенной продуктивности в зависимости от компонентов скрещивания, условий выращивания; изучение особенностей наследования морфологических и биохимических признаков в первом и ряде последующих поколений; испытание методов, оказывающих воздействие на рекомбинационный процесс и активизацию формообразования.

Результаты и обсуждение

В процессе осуществления межвидовых скрещиваний томата выявлено три группы видов рода *Lycopersicon* Tourn., в пределах которых наблюдается хорошая или удовлетворительная реципрокная совместимость. При скрещивании различных культуртивируемых сортов с дикими и полукультурными разновидностями *L. esculentum* трудности получения гибридов отсутствовали. Не вызывает сомнения совместимость всех красноплодных форм томата в скрещиваниях друг с другом. Выявлено, что скрещивание *L. peruvianum* с *L. peruvianum* v. *gumifusum*, *L. peruvianum* v. *dentatum*, *L. glandulosum*, *L. chilense* обеспечило завязываемость на уровне 21-32% и получение в среднем 7,9-11,0 семян на плод. При опылении *L. hirsutum* пыльцой *L. hirsutum* v. *glabratum*, *S. pennellii* и *L. minutum* завязываемость плодов составила 11-19%, а их осемененность

3,1-8,1 штук. Скрещивания красноплодных форм томата с дикими видами осуществлены только в одностороннем порядке при использовании последних в качестве опылителей. Степень проявления изолирующих барьеров в этих комбинациях оказалась различна. Относительно легко осуществлены скрещивания *L. esculentum* с *L. hirsutum*, *L. hirsutum* v. *glabratum*, *S. pennellii* и *L. minutum*. Значительное количество семян в этих комбинациях оказалось недоразвитыми, деформированными или невсхожими.

При скрещивании культурного томата с представителями комплекса *peruvianum* в 27 комбинациях опылено 15684 цветка, получено 6367 плодов, из которых выделено 2610 семян. Завязываемость составила 40,6%, осемененность плодов – 0,41%, а выход семян на один опыленный цветок 0,17 штук.

Семена, полученные в этих комбинациях, имели всхожесть 27,1%, кроме того, из 706 выращенных растений только 21 имели гибридную природу, а остальные оказались апомиктического происхождения.

Установлено, что для *L. hirsutum*, *L. hirsutum* v. *glabratum*, *S. pennellii* характерна жесткая двусторонняя изоляция с группой видов *L. peruvianum* с *L. peruvianum* v. *gumifusum*, *L. peruvianum* v. *dentatum*, *L. glandulosum*, *L. chilense*. Особое место в системе рода *Lycopersicon* занимает *L. minutum*, который легко скрещивается с *L. esculentum* с *L. hirsutum*, *S. pennellii* – несколько труднее с *L. peruvianum* и, по-видимому, является связующим звеном между видами всего родового комплекса томата.

Между четырьмя видами перца *Capsicum annuum*, *C. conicum*, *C. angulosum*, *C. pubescens* осуществлены скрещивания по полной диаллельной схеме с учетом внутривидового и сортового разнообразия. Всего осуществлены 144 комбинации скрещиваний. Гибридизация *C. annuum* с *C. conicum* в рецiproкных комбинациях осуществлялась практически беспрепятственно. Завязываемость плодов составляла 17,3-40,9%, а осемененность находилась на уровне 56,1-108,4 штук на плод. В максимальной степени несовместимость проявлялась в комбинациях скрещиваний с участием *C. pubescens*, осуществить которую не удалось. Барьеры, ограничивающие совместимость, выявлены также в четырех гибридных комбинациях при скрещивании *C. annuum* и *C. conicum* с *C. angulosum*. Использование перуанского

перца в качестве материнской формы обеспечило лучшую завязываемость плодов, а осемененность и выход семян на один опыленный цветок были существенно выше в комбинациях, где *C. angulosum* использован в качестве опылителя.

Семена, полученные при скрещивании *C. annuum* с *C. angulosum*, как правило, обладали крупными размерами, но зародыш в них отсутствовал или был недоразвит. При посеве 2917 таких семян проросло только 20, а до конца сезона сохранилось 18 растений. По внешнему виду все растения полностью соответствовали материнскому родителю, что свидетельствует об их апомиктическом происхождении. Семена, завязавшиеся в плодах перуанского вида, при опылении его пыльцой мексиканского перца были в два раза мельче, но в них содержался зародыш. Из 2191 семени получено 158 (7,2%) всходов, из которых 130 растений сохранились до конца сезона. Все они являлись гибридами.

Скрещивания сортов баклажана с дикими и полукультурными разновидностями *Solanum melongena* L. осуществлены беспрепятственно в прямых и обратных комбинациях. Все эти образцы также обеспечили хорошую завязываемость и осемененность плодов при скрещивании друг с другом. При скрещивании *S. aethiopicum* L. и *S. integrifolium* Poir. с *S. melongena* L. изолирующие механизмы отмечены на постзиготическом этапе. Степень проявления несовместимости изменялась в зависимости от направления скрещивания, биологических особенностей компонентов гибридной комбинации и внешних условий в процессе опыления. Осуществлены рецiproкные скрещивания, но предпочтительнее использовать дикие виды в качестве материнской формы, что упрощает получение гибридов.

В максимальной степени несовместимость проявилась при скрещивании *S. melongena* L. с *S. sisymbriifolium* и *S. indicum*, где отмечена односторонняя совместимость, выявлены факты партенокарпии и апомиксиса. Единичные гибридные растения получены только при опылении диких форм пыльцой культурного баклажана. Жесткие изолирующие барьеры обнаружены при скрещивании диких видов между собой. Гибриды получены только при опылении *S. integrifolium* пыльцой *S. aethiopicum* и *S. sisymbriifolium*.

Различные образцы культурного томата показали неодинаковую степень совмес-

тимости в трудно удающихся комбинациях скрещиваний с дикими видами *L. peruvianum*, *L. glandulosum*, *L. chilense*. В зависимости от подбора родительских компонентов завязываемость плодов изменялась от 18 до 69%, а осемененность находилась в пределах 0,08-0,82 штук на плод. По выходу семян на 100 опыленных цветков выделялись межвидовые гибридные комбинации, в которых материнской формой являлись сорта: Вайнквин, Северянин, Лунный, характеризующиеся богатой генетической основой, полученные с привлечением метода отдаленной гибридизации. Максимальное количество гибридных растений на 100 опыленных цветков (до 17,5 штук) обеспечил сорт Северянин. Исследования показали целесообразность использования при межвидовой гибридизации штамбового образца Мутант-2, повышающего производительность труда и ускоряющего идентификацию гибридов. Высокий уровень дифференциации образцов по степени совместимости выявлен при скрещивании *S. annuum* с *S. angulosum*. Лучшие результаты скрещиваний обеспечило использование в качестве опылителей сортов Ласточка и Dutch Freat, а в качестве материнской формы образцов Д3 и Д5. При межвидовой гибридизации баклажана также имело место влияние биологических особенностей компонентов гибридных комбинаций на результаты скрещиваний. При опылении *S. integrifolium* Poir. (С25) пыльцой различных образцов *S. melongena* L. повышенный выход семян и гибридных растений обеспечил сорт Альбатрос.

Исследования показали, что подбор сортов с генетической предопределенной способностью к лучшей скрещиваемости с теми или иными сородичами в пределах изученных родов овощных пасленовых культур может значительно облегчить преодоление репродуктивной изоляции и упростить получение межвидовых гибридов. Сложность заключается в эмпиричности приемов выявления таких образцов.

Стерильность межвидовых гибридов является вторым по значимости барьером, стоящим на пути широкого использования отдаленных скрещиваний в селекции овощных пасленовых культур. Минимальный уровень фертильности отмечен у гибридов культурного томата с перуанским, железистым, чилийским видами (49,0-58,8%); перуанского перца с мексиканским и колумбийским (9,8-17,5%); большинства межвидовых гибридов бак-

лажана (6,7-20,3%). Стерильность гибридов культурного томата с *L. hirsutum* и *S. pennellii* находилась в пределах от 72,2 до 80,2%. Гибриды, полученные при скрещивании культурного томата с дикорастущими красноплодными формами, мексиканского перца с колумбийским и культивируемых сортов баклажана с дикими разновидностями *S. Melongena*, обладали фертильностью на уровне исходных родительских форм.

Стерильность является основной причиной низкой семенной продуктивности многих межвидовых гибридов. С целью создания более благоприятных условий для оплодотворения путем встряхивания цветков с помощью вибратора применялось доопыление. Межвидовые гибриды томата при этом увеличивали завязываемость плодов в 2,0-2,4 раза, а семян на 100 опыленных цветков получено в 1,5-4,3 раза больше, чем при естественном самоопылении. Гибриды перца под влиянием доопыления увеличивали завязываемость плодов на 120%, осемененность – на 19 и выход семян – на 15%.

С целью преодоления стерильности использовано опрыскивание цветков растворами физиологически активных веществ, в том числе гиббереллина, янтарной и борной кислот. В теплице и в открытом грунте различные гибриды по-разному реагировали на применение стимулирующих факторов. Для отдаленных гибридов, в пределах родовых комплексов томата и перца, наиболее эффективными были янтарная и борная кислоты. Межвидовые гибриды баклажана оказались более отзывчивы на обработку раствором гиббереллина.

Анализ экспериментального материала позволяет сделать вывод о том, что положительный эффект доопыления достигается главным образом за счет увеличения количества оплодотворенных яйцеклеток, развитие которых способствует сохранению завязавшихся плодов. Гиббереллин стимулирует завязывание и формирование плодов, зачастую в ущерб развитию семян, вызывая эффект партенокарпии. Янтарные и борные кислоты в основном способствовали нормализации процессов оплодотворения и эмбриогенеза.

По внешнему облику большинство отдаленных гибридов уклонялось в сторону диких родителей. Гибриды между образцами перуанского и мексиканского перца обладали комплексом признаков, прису-

щих материнскому родителю (удлиненные междоузлия, раскидистые формы куста, ломкий и граненый стебель, продольные белые полосы на побегах, бурая окраска пыльников, рисунок на лепестках), но выраженных в меньшей степени. При межвидовой гибридизации томата наблюдалось доминирование таких признаков, как дихотомически разветвленное соцветие, опушение плодов и длинностолбчатость, которые при межсортовых скрещиваниях являются рецессивными. При отдаленной гибридизации баклажана по количеству цветков в соцветии отмечено не только уклонение в сторону диких форм, но даже выявлен эффект сверхдоминирования.

Во втором и последующих поколениях подавляющее большинство растений межвидовых гибридов томата по фенотипическому проявлению также уклонялись в сторону диких видов. У гибрида *L. esculentum* x *L. peruvianum* доля таких растений составляла 94,4% и несколько меньше 79,0-86,1% в популяциях *L. esculentum* x *L. hirsutum*, *L. esculentum* x *S. pennellii*. Только при скрещивании культурного томата с красноплодным видом *L. chismanii* доля растений F_2 с преобладанием признаков дикой формы была минимальной (17,4%). Количество растений, несущих признаки двух родителей, у гибридов культурного томата с дикими зеленоплодными видами изменялось от 9,6 до 18,4%. В популяции F_2 *L. esculentum* x *L. chismanii* большинство особей (69,9%) органично сочетали признаки родительских компонентов. Растений с типичным обликом культурного томата в популяциях всех изученных отдаленных гибридов отмечено в минимальном количестве (менее 13%), а при скрещивании с перуанским видом – полностью отсутствовали.

В третьем и четвертом поколениях сохранялся аналогичный характер расщепления с минимальным сдвигом в сторону культурного томата. Следует однако иметь в виду, что осуществлялся жесткий искусственный отбор. Семена собирались только с растений, представляющих интерес для селекции, то есть промежуточного типа. Такие растения, как правило, обладали пониженной фертильностью и плодовитостью. Растения с преобладанием признака дикого родителя имели нормальную фертильность, обилие плодов и семян, и при отсутствии давления отбора этот тип растений, несомненно, занял бы доминирующее положение в популяции.

Возвратные скрещивания с диким родителем приводили к полному подавлению признаков культурного томата. Возвратные скрещивания с культурным родителем увеличивали количество растений этого типа до 3,4-37,7%, промежуточного – 28,8-63,0 и уменьшали долю особей с диким фенотипом до 41,8-67,8%. Последний тип скрещиваний обеспечивал максимальный всплеск формообразования, который сохранялся при последующем самоопылении выделенных перспективных линий. Использование беккроссов особенно важно при вовлечении в селекционный процесс разновидностей перуанского, железистого, чилийского и других зеленоплодных видов и менее актуально при скрещиваниях с *L. chismanii*.

При межвидовой гибридизации перца во втором поколении, как правило, отмечены обилие промежуточных форм (77,6-85,2%) и ограниченное количество растений, резко уклоняющихся в сторону родителей. Дальнейшее репродуцирование гибридов происходило на фоне избытия растений, сочетающих признаки обоих родителей, и имело тем не менее явную тенденцию к увеличению доли растений культурного типа и элиминации признаков, присущих *S. angulosum* и *S. conicum*. В гибридных популяциях *S. conicum* x *S. annuum* осуществлялся напряженный искусственный отбор. Расщепление гибридов *S. angulosum* x *S. annuum* происходило на фоне межвидовых изолирующих факторов, резко ограничивающих репродуктивную функцию. Применение беккроссов сдвигало состав расщепляющихся популяций в сторону рекуррентного родителя, сохраняя преимущество за растениями промежуточного типа.

Характер изменений, наблюдаемых в расщепляющихся популяциях при отдаленной гибридизации баклажана, наиболее близок к формообразовательному процессу, характерному для межвидовых скрещиваний томата.

Рассмотренные межвидовые гибридные комбинации овощных пасленовых культур существенно отличались по степени интрогрессивного взаимопроникновения генов. Выявлено, что формообразовательный процесс, для которого характерен возврат к исходным родительским типам растений, часто происходит с асимметричным сдвигом в сторону одного из компонентов скрещивания.

Максимальные трудности отмечены при осуществлении сложных скрещиваний гибридов F_1 культурного томата с перуанским. В различных межгибридных комбинациях скрещиваний завязываемость не превышала 19%, а осемененность плодов находилась на уровне 0,1-0,5 семян на плод. Наиболее результативны комбинации скрещиваний, в которых F_1 *L. esculentum* x *L. chiesmanii* опылялся пыльцой различных гибридов. Завязываемость плодов, как правило, превышала 50%, а осемененность достигала 54,8 семян на каждый завязавшийся плод. Исследования показали, что гибрид *L. esculentum* x *S. pennellii* также желателен использовать в качестве материнского родителя. Использование в качестве материнского родителя F_1 *L. esculentum* x *L. hirsutum* при скрещивании с другими межвидовыми гибридами в открытом грунте оказалось малоэффективным. Однако те же комбинации достаточно легко осуществлены в условиях теплицы. Гибриды с участием *L. hirsutum* v. *glabratum* (3951) и *L. hirsutum* (2970) значительно легче вовлекались в сложные скрещивания по сравнению с гибридами на основе образцов 3947 и 3949. Межгибридные трехкомпонентные скрещивания в пределах рода *Capsicum*, как правило, осуществлялись с большим трудом, при удовлетворительной завязываемости плодов выход семян на один плод и опыленный цветок имели очень низкие значения – 0,6-1,9 и 0,2-0,6 штук соответственно.

Во втором поколении двухкомпонентных межвидовых гибридных комбинаций доля растений, у которых преобладали признаки культурного томата, не превышала 2,9%. При межгибридных скрещиваниях количество таких растений увеличилось в зависимости от комбинации до 3,0-6,2%. Однако преимущество по-прежнему оставалось за растениями дикого типа, среди которых преобладали особи, уклоняющиеся в сторону *S. pennellii* (51,6-63,2%). Представляет интерес информация о характере расщепления по маркерным признакам в расщепляющихся популяциях простых и сложных межвидовых гибридов томата. Минимальное значение коэффициента рекомбинации (0,38) отмечено в комбинации F_2 [Мутант (а, с) x *L. hirsutum*]. В популяции F_2 [Мутант (а, с) x *S. pennellii*] этот показатель увеличился до 0,44 и достиг уровня 0,49 при скрещивании Мутант (а, с) с *L. chiesmanii*. При сложных межвидовых скрещиваниях коэффициент рекомбинации изменялся в

пределах от 0,43 до 0,54, превышая уровень независимого наследования в комбинации [Мутант (а, с) x *L. chiesmanii*] x [Мутант (а, с) x *S. pennellii*].

В многокомпонентной гибридной комбинации, полученной с участием трех видов перца (*C. angulosum* Д14 x Dutch Freat) x (*C. conicum* Д64 x Ласточка), большинство растений уклонялось в сторону *C. annuum* или *C. conicum*. Растения с явными признаками *C. angulosum* отличались максимальным проявлением стерильности и снижением плодовитости в процессе репродукции. Исследования показали, что при сложных межвидовых скрещиваниях активизируются рекомбинантные процессы, усиливаются формообразовательные явления, увеличиваются возможности для отбора, что в целом и ускоряет селекционный процесс.

Заключение

Важнейшей особенностью межвидовых скрещиваний является значительная элиминация наследственного материала, которая начинается в анафазе мейоза гибридов F_1 и продолжается при формировании пыльцы, в процессе опыления, оплодотворения, эмбриогенеза, прорастания семян. Эти явления отличаются специфичностью и носят, как правило, избирательный характер. Склонность к снижению жизнеспособности свойственна генотипам, объединяющим признаки одной из родительских форм, и направлена на сохранение целостности видов.

Поэтому разработка и внедрение в селекционный процесс методов, направленных на создание и сохранение редких, нетипичных рекомбинантов, способствующих активизации формообразования, расширению доступной для отбора генетической изменчивости, являются важнейшим направлением исследований в области отдаленной гибридизации.

Библиографический список

1. Авдеев Ю.И. Теоретические и практические исследования по овощным культурам / Ю.И. Авдеев. – Астрахань, 2004. – 360 с.
2. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз) / А.А. Жученко. – Кишинёв: Штиинца, 1980. – 588 с.
3. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко. – М., 2001. – Т. 1. – 780 с.