

А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ

Институт овощеводства и бахчеводства УААН,
п. Селекционное, Харьковская обл.,
E: mail:ovoch@intercomplect.kharkov.ua

ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ ФОРМ ТОМАТА И ПРИНЦИПЫ ЕГО КЛАССИФИКАЦИИ

Обобщены литературные данные, подтверждающие неоценимую роль мутационного процесса в антропогенной эволюции культивируемых форм томата. Показано, что именно присутствие мутантных признаков послужило основой для существующих ботанических классификаций культурного томата. Обсуждается целесообразность и альтернатива существующих таксономических концепций культурного томата.

© А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ, 2003

Томат (*Lycopersicon esculentum* Mill.) является классическим примером сельскохозяйственной культуры, в формировании которой огромное значение имел мутационный процесс. Спонтанные мутации сопровождали эволюционное развитие культуры на всей его протяженности, однако их закрепление в популяции растений стало возможным лишь с началом хозяйственной деятельности человека. Как полагают Бриггс и др. [1], история окультуривания растений и их улучшение на протяжении столетий — это в основном история использования человеком генных мутаций. Литературные факты свидетельствуют о том, что среди привезенных на Европейский континент растений томата уже были формы с ярко выраженными мутантными признаками. Как отмечали R. Dodoens (1553) и P. Mattioli (1554) (цит. по [2]), среди доставленных из Нового Света форм томата были растения с красными, желтыми и белыми плодами, причем желтых и золотисто-желтых было больше, красных меньше и бело-плодных совсем мало. Отсюда и первое название томата *Golden Pomid'oro*, *Pomo'dor* — золотые яблоки. Желтые формы томата являются носителем гена *r* (желтая мякоть плода), а белоплодные сразу двух мутантных генов — *r* и *y* (бесцветный эпидермис плода).

Важные исследования по изучению влияния мутаций на формирование культурного вида *L. esculentum* были проведены Stubbe [3]. На основании своих многолетних данных по искусственному мутагенезу *L. esculentum* и *L. esculentum* var. *pimpinellifolium* он сформулировал гипотезу, согласно которой эволюция томата от дикой к культурной форме происходила за счет последовательного накопления генных мутаций. При этом необходимо отметить, что речь идет не только о макромутациях, обуславливающих значительные качественные изменения, но и о микромутациях, большинство из которых являются результатом изменений полигенов (контролирующих количественные признаки), а также генов-модификаторов. Считается, что именно селективная аккумуляция микромутаций является причиной направленной наследственной изменчивости и, в частности, увеличения массы плода — одного из основных элементов окультуривания томата. При этом параллельно происходило постепенное изменение габитуса растений в направлении уменьшения величины вегетативных органов, что Stubbe [3] объяснял плейотропным действием аллелей, обуславливающих массу плода.

Lesley [4] в качестве одного из реальных и простейших путей увеличения массы плода рассматривает фасциацию, которая возникла в процессе эволюции томата как макромутантный признак, контролируемый рецессивным геном *f* (фасциированные, многокамерные плоды).

Достаточно широкий спектр популяционной изменчивости обеспечивают рекомбинационные события мейоза, происходящие в процессе гибридизации. Явление естественного переопыления диких и полукультурных видов томата вполне очевидно, поскольку среди них перекрестное опыление распространено довольно широко. Так, Янушевич [2] сообщает о высокой гетерозиготности растений томата, выявленных среди собранных F. Schwanitz образцов в Сальвадоре, Гватемале, Гондурасе, Коста-Рике. По мнению автора, это является результатом переопыления. Rick [5] полагает, что все очень однородные, строго самоопыляющиеся биотипы томата происходят от более вариабельных факультативных аллогамных форм. Как известно, в процессе рекомбинации хромосом могут возникать трансгрессивные генотипы с более прогрессивным проявлением признаков (в частности, по массе плода). Однако получение таких рекомбинантных форм затруднено естественными ограничениями и пониженной активностью хромосом. Ряд исследователей [6] показали, что подобное ограничение можно ослабить, используя различные экзогенные (мутагенные) факторы, влияющие на нормальную работу регуляторных генов, которые детерминируют уровень и спектр генотипической изменчивости в F_2 . Подобная детерминация направлена на сохранение и поддержание наследственной стабильности и обеспечивает постоянство видов. Андрищенко [7] показал, что увеличению выхода генотипов в F_2 на 20 % с крупной массой плода способствовала обработка исходных растений γ -излучением в дозе 0,8 кР перед гибридизацией. И хотя мутациями принято называть лишь те изменения генотипа, которые возникают на уровне гена, хромосомы или генома и появление которых не связано с перекомбинацией генетических факторов при гибридизации, вполне вероятно, что при подобной перекомбинации могут также иметь место микромутации, влияющие прежде всего на регуляторные гены, которые управляют процессами кроссинговера и рекомбинации. Особенно велика вероятность их возникновения при

скрещивании генетически отдаленных либо сильно разнокачественных форм. Иногда подобная генетическая разнокачественность (дивергентность) приводит к появлению макромутаций [8–11]. Так, Загинайло [8] сообщает о появлении штамбовых и крупнолистных форм томата среди культурного типа межвидовых гибридных растений F_2 . Автор предполагает, что крупнолистный томат *var. grandifolium* возник как спонтанная мутация, а штамбовый томат *var. validum* мог возникнуть в результате расщепления гибридов от естественного или искусственного скрещивания биологически сильно различающихся форм разновидности *vulgare*.

В литературе имеется достаточное количество других фактов, свидетельствующих о первостепенной роли мутаций в окультуривании томата и формировании его широкого генетического разнообразия [2, 12, 13]. Мы же попытаемся более подробно остановиться на особенностях его таксономических классификаций.

Богатое разнообразие по форме плода у томата связано с наличием целого комплекса мутантных генов — *o*, *lk*, *pst*, *el*, *n*, *bk*, *anr*, *cif*, *g*, *prun* и др. Подобные генные мутации послужили основой для внутривидовой дифференциации *L. esculentum* и дали начало разновидностям *L. esculentum var. pyriforme* (С.Н. Mull.) Brezh. — ген *o* (овальные плоды); *L. esculentum var. elongatum* Brezh. — ген *el* (удлиненные плоды); *L. esculentum var. succenturiatum* Brezh. — *f* (фасциированные плоды) [12]. Как видим, внутривидовая дифференциация культурного томата предполагает наличие тех или иных мутантных генов, которые уже можно рассматривать как элемент формообразовательного процесса рода *Lycopersicon* Tourn.

Bailey [14] впервые подразделил вид *Lycopersicon esculentum* Mill. на пять ботанических разновидностей, три из которых впоследствии признавали Muller [15], Luckwil [16] и Брежнев [17]. К ним относятся обыкновенный (нештамбовый) томат (*var. commune* Baily или *var. vulgare* Brezh.), с картофельным типом листа, или крупнолистный томат (*var. grandifolium* (Bailey) Brezh.), и томат с прямостоячим стеблем и промежуточным типом листа (штамбовый) (*var. validum* (Bailey) Brezh.). Они составляют основу внутривидового разнообразия культурного томата, которая базируется на различиях по типу листа. Известно, что картофельный и промежуточный (типичный для

штамбовых) тип листа наследуются как простые менделевские рецессивы, и если предполагать [8–11], что эти признаки возникли в результате мутационного процесса, то это в очередной раз подтверждает тот факт, что мутантные гены являются неотъемлемым элементом формообразования в роде *Lycopersicon* Tourm. [18, 19].

Дифференциация культурного томата на разновидности положена в основу типизации по сортотипам [17]. Типизация предусматривает подразделение всех сортов томата каждой разновидности на две группы сортотипов с детерминантным и индетерминантным типом роста, что также обусловлено наличием мутантного гена *sp* (детерминантный габитус). С ботанической точки зрения такое деление правомерно, ибо детерминантность и индетерминантность кардинально разделяют все сортовое разнообразие культурного томата как бы на две крупные единицы по типу форм роста. Детерминантный габитус томата, являясь следствием мутационного изменения, представляет собой комплекс морфобиологических преобразований, формирующих новую жизненную форму, которая, обеспечивая повышенную скороспелость и толерантность растений к пониженным температурам, увеличивает уровень их адаптации к суровым условиям произрастания. С момента введения в культуру детерминантных форм прослеживается тенденция резкого увеличения скороспелости, дружности созревания и холодостойкости сортов томата, что характеризует детерминантность как своеобразный антропогенный элемент адаптивности вида *Lycopersicon esculentum* Mill., позволивший расширить его ареал на более северные, ранее недоступные регионы. Детерминантные сорта отличаются ограниченным ростом главного стебля с формированием всего 2–6 соцветий, меньшей продолжительностью периода от заложения симподиальных побегов до цветения, редукцией листовой пластинки, форсированным развитием генеративных органов (более раннее заложение первого соцветия — над 4–6-м листом и более компактное расположение последующих — через 1–2 листа). Тараканов полагает [20], что именно с редукцией метамерных органов главным образом связана повышенная скороспелость таких форм. Однако различия индетерминантных и детерминантных форм томата обусловлены не только морфологически, но и физиологически, т.е. функционально [18, 21–24].

Так, установлено, что детерминантные формы томата обладают повышенной фотосинтезирующей активностью [24] и более выраженной холодостойкостью [25], т.е. способностью развиваться при температуре от 10 до 18 °С и переносить кратковременные заморозки. Появление таких глобальных фенотипических изменений неизбежно ведет к последующему переопределению нормы реакции генотипа (на видовом уровне), следствием чего явилось смещение нижних пороговых значений, критических для развития растений томата температур, что и обеспечило физиологическую возможность более раннего плодоношения детерминантных форм. А это значит, что скороспелость детерминантных форм томата обеспечивается не только проявлением элементарной редукции фенотипа, но и его физиологической переорганизацией на функциональном уровне, что характеризует детерминантность и мутационный процесс в целом как мощный элемент видообразования, способный переопределять биологические возможности организмов.

Последующее комбинирование детерминантных генотипов на фоне жестких отборов в условиях безрассадной культуры позволило селекционерам создать супердетерминантные холодостойкие формы томата [17, 25, 26], что, по мнению Соломатина [27], стало возможным вследствие полиморфизма данного признака. Отсюда впоследствии возникла необходимость подразделения детерминантных сортов на супердетерминантные, детерминантные и полудетерминантные [28]. Таким образом детерминантность как особая жизненная форма вида *Lycopersicon esculentum* Mill., сформировавшаяся в результате мутационного процесса и претерпевшая полиморфизм антропогенной эволюции, является своеобразным элементом генетической адаптации, позволяющая ему успешно существовать в разных эколого-географических зонах земного шара.

Широкое разнообразие окраски плода у томата также обусловлено наличием мутантных генов — *r*, *t*, *y*, *at*, *sh*, *gf*, *gr*, *gs*, *B*, *hp*, *hp1*, *hp2*, *hp-2*, *dg*, *Del*, *alc*, *og*, которые приводят к изменению биохимического и, в особенности, пигментного состава. Известно, что красная окраска плода томата определяется наличием красного пигмента ликопина, однако на интенсивность окраски и ее многочисленные оттенки влияют также каротин и другие пигменты (α , β , γ , δ). Взяв за основу широкое

многообразие сортов и гибридов *L. esculentum* по окраске плода, Храпалова [29] предложила внутривидовую дифференциацию культурного томата, основанную на изменчивости этого признака. Автор выделяет следующие разновидности вида *L. esculentum* Mill. *convar. esculentum*: *var. lutum* — с желтой окраской плода; *var. rufum* — с оранжевой окраской плода; *var. aurantium* — с оранжево-красной окраской; *var. chlorocorallium* — с темно-зелено-розовой окраской и *var. chlorosarcum* — зелено-бурые плоды с зеленой мякотью.

Как видим, именно присутствие тех или иных мутантных генов обеспечивает наличие апробационных признаков, которые и послужили основой для существующих ботанических классификаций культурного томата. Как правило, это признаки, имеющие реальную практическую ценность (гены *sp*, *d*) либо широкое распространение среди культурного сортового разнообразия (ген *c*). Классификация, предложенная Храпаловой [29], в своей основе также предполагает наличие мутантных генов, однако автор не уточняет каких. Знание же генетической основы признака является весьма важным и способствует более эффективному его использованию. Кроме этого, многие мутантные гены имеют сходное фенотипическое проявление, поэтому к одной классификационной группе могут быть отнесены формы с разным генотипом (мутантным геном). Так, признак штамбовости как своеобразный тип растения (особая жизненная форма), который положен в основу разновидности *var. validum*, объединяет серию мутантных генов *d*, *d-2* — *d-8*, *d**, *d**, *dpy*, *dcx*, *dd*, *ro*, *dil*, *dmt*, *hi*, *pet*, *rust*, *rot*, каждый из которых определяет сходный фенотипический стереотип штамбовости — растения уменьшены (в разной степени), междоузлия укорочены, листья широкие, морщинистые, темно-зеленые, плотные [30]. Аналогично и оранжевая окраска плода у форм разновидности *var. rufum* может быть обусловлена наличием генов *t*, *B*, *at*, *sh*, а более широкая, малосегментная форма листа у *var. grandifolium* — *c*, *e*, *sf*, *tf*, *ht*, *pro*, т.е. даже принадлежность сорта к той или иной фенотипической разновидности не позволяет достаточно точно судить о его генотипе.

Не вызывает сомнения тот факт, что существующие таксономические концепции своим появлением обязаны возникновению и последующему введению в культуру новых признаков му-



Рис. 1. Морковный тип листа томата (сорт Морковный)



Рис. 2. Повышенная опушенность растений томата (ген *Wo*^m)



Рис. 3. Селекционная линия томата Бородач (*sp*, *Wo*^m)

тантного происхождения, часто даже не имеющих ни биологического, ни хозяйственного значения (к примеру, картофельный тип листа, ген *c*), а непрерывное обогащение сортового разнообразия таковыми свидетельствует о продолжающейся эволюции культивируемых форм, но уже под не-



Рис. 4. «Картофельно-капустный» смешанный тип листа томата (с, cb)



Рис. 5. «Картофельно-промежуточный-капустный» смешанный тип листа томата (с, d, cb)

посредственным направлением человека — так называемая антропогенная эволюция вида. Это ведет к тому, что классическая внутривидовая дифференциация культурного томата на сегодняшний день уже не позволяет охватить возросшее сортовое биоразнообразие, что создает опреде-

ленные трудности при классификации его новых форм. К примеру, сорт томата Морковный, который характеризуется сильно рассеченным (так называемым «морковным») типом листа (рис. 1), свойственным разновидности *L. esculentum* var. *minor* Hook, а также мутантам *dip*, *isc* и др., уже не совсем корректно относить к разновидности *L. esc.* var. *vulgare*, поскольку на фоне разновидностей var. *validum* и var. *grandifolium*, дифференциация которых основана на различиях по типу листа, он претендует на обособленную группу. Это усугубляется появлением все новых сортов, что и вынуждает задуматься о необходимости их систематизации. Так, в настоящее время создана серия сортов данного типа — Морковный, Барон Селимихер, Тай Яна, Ажурный, появление которых дает основание выделить во внутривидовой классификации *Lycopersicon esculentum* Mill. еще одну ботаническую разновидность с «морковным» типом листа. Аналогично заслуживают внимания формы с «капустным» (листья более крупные, пузырчатые) типом листа — гены *cb*, *cb-2* (Мо 809). Однако на сегодняшний день необходимость выделения этой разновидности лимитируется отсутствием сортов данного типа. Особого внимания заслуживают и формы с повышенной опушенностью (рис. 2), гены *Wo*, *Wo^m*, *Ln* (сорта Бархатистый, №1EG1 (Китай), линии Бородач (рис. 3), Муха, Персиковидный, К-3), которые также претендуют на обособленную разновидность. Отличаясь оригинальным декоративным фенотипом и отсутствием нежелательных плейотропных эффектов, все эти формы в самое ближайшее время могут получить широкое распространение среди овощеводов-любителей, садоводов и селекционеров-аматоров, что и приведет к необходимости их последующей систематизации.

Проблема еще заключается в том, что все описанные признаки (в частности, по типу листа), имея элементарное менделевское наследование, легко сочетаются в одном генотипе, образуя формы «смешанного» типа, т.е. с сочетанием фенотипов нескольких ботанических разновидностей. Это создает дополнительную путаницу в классификации сортов по разновидностям. Так, в процессе наших исследований созданы формы с картофельно-промежуточным, картофельно-морковным, картофельно-капустным (рис. 4) и картофельно-промежуточно-капустным типом листа (рис. 5). Вероятно, подобные случаи требуют

выделения еще одной ботанической разновидности со смешанным типом листа, например, с картофельно-промежуточным. По крайней мере, это позволит избежать последующего классификационного нагромождения фенотипов, как в случае с окраской плода по Храпаловой [29].

На наш взгляд, обширному разнообразию таксономических градаций культурного томата есть простая альтернатива, которая позволит избежать необходимости их последующего нагромождения. Поскольку все существующие таксоны культурного томата основаны на наличии мутантных генов (признаков), их можно легко заменить простым буквенным обозначением символов этих генов рядом с названием сорта/гибрида, как это принято в отношении генов устойчивости, причем это позволит иметь более четкое и обширное представление о генетике сорта, чем использование принятых таксономических делений и морфобиологических градаций. К примеру, Дружба (*sp*, *j-2*, *u*, *o*, *B*), Чайка (*sp*, *d*, *j-2*, *u*, *I*, *I-2*), Невалюшка (*sp*, *j-2*, *u*, *lc*, *alc*, *aud*); F_1 Тоюкома (*sp*, *j-2*, $hp^{1/2}$, $og1/2$, *lc*, *I*, *I-2*, *Ve*).

Таким образом, обеспечивая богатое разнообразие рецессивной изменчивости, мутантные гены/признаки оказали важное влияние на формообразование вида *Lycopersicon esculentum* Mill. и послужили основным элементом его внутривидовой дифференциации. Способствуя расширению спектра популяционной изменчивости, мутационные изменения порой выходят за пределы видового разнообразия, что создает определенные противоречия в отношении их последующей систематизации. Исключая необходимость периодического пересмотра существующих таксонов, было бы целесообразно добавлять к названию сорта/гибрида перечень мутантных генов, которые определяют его апробационные и хозяйственно ценные признаки. Непрерывное же введение в сортовое разнообразие томата все новых свойств и признаков свидетельствует о дальнейшей антропогенной эволюции его культивируемых видов.

Более подробно с работами автора можно ознакомиться на сайте www.tomato.com.ua.

SUMMARY. The literature data are summarized confirming the invaluable role of mutation process in antropogenic evolution of cultivated tomato forms. It is shown that just the presence of mutant characters was the basis for existing botanical classification of cultured tomato. Expediency and alternative of existing taxonomic conceptions of cultured tomato are discussed.

РЕЗЮМЕ. Узагальнено літературні дані, що підтверджують неocenенну роль мутаційного процесу в антропогенній еволюції культивованих форм томата. Показано, що саме присутність мутантних ознак послужила основою для існуючих ботанічних класифікацій культурного томата. Обговорюється доцільність і альтернатива існуючих таксономічних концепцій культурного томата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бриггс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений / Пер. с англ. — М.: Колос, 1972. — 400 с.
2. Янушевич З.В. Новые формы томатов. — Кишинев: Штиинца, 1972. — 120 с.
3. Штуббе Г. О. связях между естественным и искусственно полученным многообразием мутантных форм и о некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений // Генетика. — 1966. — № 11. — С. 9–30.
4. Lesley W. Plant breeding method and current problem in developing improved varieties of tomatoes // Econ. Bot. — 1948. — 2. — P. 24–42.
5. Rick C.M., Lamm R. Biosystematics studies on the status of *Lycopersicon chilense*. // Amer. J. Bot. — 1957. — № 7. — P. 663–675.
6. Самовол А.П., Жученко А.А. Индуцирование генетической изменчивости у межвидовых гибридов томата // Наукові праці по овочівництву і баштанництву. — Харків: ІОБ УААН, 1997. — Т. 1. — С. 67–85.
7. Андрищенко В.К. Методы повышения эффективности селекционной работы с культурой помидоров // Овочівництво і баштанництво. — К.: Аграр. наука, 1997. — Вип. 42. — С. 37–48.
8. Загинайло Н.И. Селекция томатов и сладкого перца в Молдавии // Доклад ... ученой степени д-ра с.-х. наук по совокупности выполненных и опубликованных работ. — Кишинев, 1973. — 108 с.
9. Загинайло Н.И., Косова А.И., Карбинская Е.Н. Возникновение штамбовых форм томатов в потомстве гибридов, нештамбовых сортов // Селекция и семеноводство: Сб. науч. тр. — Кишинев, 1973. — С. 22–34.
10. Внучкова В.А. О двух интересных случаях новообразований при межвидовой гибридизации томатов // Агробиология. — 1961. — № 4. — С. 41–48.
11. Линдем М.И. Возникновение новых форм томатов в потомстве от скрещивания *L. esculentum* Mill. × *L. hirsutum* Humb. et Bonp. // Тр. Ин-та генетики. — М., 1963. — № 30 — С. 41–48.
12. Кузёменский А.В. Роль мутантных генов в окультуривании томата и возможности их дальнейшего использования в практической селекции // Овочівництво і баштанництво. — Харків, 2001. — Вип. 45. — С. 36–49.
13. Жученко А.А. Генетика томатов. — Кишинев: Штиинца, 1973. — 664 с.
14. Bailey L.H. The standard cyclopaedia of horticulture. Vol. 2. — 1930.
15. Muller C.H. A revision of the genus *Lycopersicon*. — U.S. Dept. of Agriculture. Miss. Publ. — 1940. — 382 p.
16. Luckwill L.C. The genus *Lycopersicon*. Historical, biological, taxonomy survey of wild and cultivated tomatoes. — Aberdeen: Univ. Press, 1943. — 58 p.

17. Брежнев Д.Д. Томаты. — Л.: Колос, 1964. — 320 с.
18. Соломатин М.И. Некоторые особенности внутривидовой дифференциации культурного томата // Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке : Тез. докл. — М., 2000. — Т. 1. — С. 209–210.
19. Кузменский А.В. Влияние мутантов на формирование культурного томата // Оптимізація селекційного процесу на основі генетичних методів : Матеріали Міжнарод. наук. конф. — Харків, 1999. — С. 82–84.
20. Тараканов Г.И. О природе скороспелости овощных растений // Доклады советских ученых к XIX Международ. конгрессу по садоводству. — М.: Колос, 1974. — С. 498–505.
21. Гавриш С.Ф. Морфологические и хозяйственные особенности гибридов томата, различающиеся по степени проявления детерминантности // Гавриш. — 1996. — № 2. — С. 3–8.
22. Готовцева И.П. Особенности вегетативного роста и развития селекционных линий тепличного томата с различным типом роста и их гибридов // Селекция, семеноводство и сортовая технология производства овощей : Матеріали Міжнарод. конф. — М., 1988. — С. 13–17.
23. Сысина Е.А. Особенности роста и плодоношения детерминантных томатов // Сб. науч. тр. ТСХА. — М., 1984. — Вып. 112. — С. 20–28.
24. Сытников А.В., Игнатова С.И. Особенности фотосинтезирующей активности гибридов томата различного роста // Международ. науч.-практ. конф. молодых ученых овощеводов : Тез. докл. — М., 2000. — С. 245–249.
25. Алпатьев А.В. Помидоры. — М.: Колос, 1981. — 304 с.
26. Бексеев Ш.Г. Выращивание ранних томатов. — Л.: Колос, 1975. — 120 с.
27. Соломатин М.И. Феномен детерминантности у культурного томата // Овощеводство — состояние, проблемы, перспективы : Науч. тр. к 70-летию Всерос. НИИ овощеводства. — М., 2001. — С. 201–204.
28. Гавриш С.Ф., Галкина С.Н. Томат: возделывание и переработка. — М.: Росагропромиздат, 1990. — 190 с.
29. Храпалова И.А. История таксономии и номенклатуры рода *Lycopersicon* (Solanaceae) // Скрининг генетических ресурсов овощных и бахчевых растений для целей селекции : Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции — СПб, 1999. — Т. 157. — С. 13–24.
30. Кузменский А.В., Кравченко В.А., Еременко В.В., Гурин М.В. Значение укороченного стебля томата для селекции // Овощеводство — состояние, проблемы, перспективы : Науч. тр. ВНИИО — М., 2001. — С. 191–196.

Поступила 28.11.02