









doi 10.18699/vjgb-26-59

Некоторые аспекты межвидовой гибридизации *Solanum lycopersicum* L. и *Solanum sisymbriifolium* Lam.

А.В. Вишнякова , А.П. Федотов , Е.В. Осминина , А.З. Мартиросян , А.Д. Кобяшова ,
А.А. Александрова , А.А. Миронов , С.Г. Монахос 

¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³ Сколковский институт науки и технологий, Москва, Россия

 a.vishnyakova@rgau-msha.ru









Аннотация. Межвидовая гибридизация играет большую роль в селекции томата (*Solanum lycopersicum* L.), позволяет обогащать генофонд новыми признаками и создавать сорта и гибриды с устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам. Перспективным источником для интрогрессии ценных признаков может быть паслен гулявниколистный (*Solanum sisymbriifolium* Lam.). Сведения о результатах гибридизации между *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* противоречивы: одни исследователи описывают полученные растения как удвоенные гаплоиды, другие – как типичные межвидовые гибриды. В настоящей работе мы уточнили природу потомства от гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* путем анализа начальных стадий развития семязачтков и описания морфологических и цитогенетических особенностей полученных растений. Получение межвидовых гибридов между *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* сопряжено с постзиготическими барьерами нескрещиваемости. Сравнительный анализ развивающихся семязачтков от самоопыления линий томата с функциональной мужской стерильностью и от их опыления *S. sisymbriifolium* выявил, что лишь часть семязачтков развивается по типичному пути, в то время как большинство либо останавливается в развитии, либо формирует партенокарпические структуры с псевдоэмбриональной тканью. С использованием эмбриокультуры нами было получено 12 растений от гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium*. По морфологическим признакам все растения были близки *S. lycopersicum*, однако отмечено появление признаков, не характерных для родительских линий томата, например желто-оранжевой окраски зрелых плодов у растений, полученных при скрещивании линии зеленоплодных томатов с красноплодным пасленом гулявниколистным. При анализе числа хромосом в меристемах корня наблюдали миксоплоидию ($2n = 16-26$), а при микроспорогенезе регистрировали множественные нарушения мейоза. Таким образом, комплексный эмбриологический, морфологический и цитогенетический анализ предоставляет доказательства гибридного происхождения полученных растений, что подтверждает возможность преодоления постзиготических барьеров между данными видами и открывает путь к использованию *S. sisymbriifolium* в селекции томата.

Ключевые слова: томат; паслен гулявниколистный; *Solanum lycopersicum*; *Solanum sisymbriifolium*; межвидовая гибридизация; эмбриокультура; микроспорогенез; эмбриология; миксоплоидия

Для цитирования: Вишнякова А.В., Федотов А.П., Осминина Е.В., Мартиросян А.З., Кобяшова А.Д., Александрова А.А., Миронов А.А., Монахос С.Г. Некоторые аспекты межвидовой гибридизации *Solanum lycopersicum* L. и *Solanum sisymbriifolium* Lam. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2026;30(4):569-580. doi 10.18699/vjgb-26-59

Финансирование. Работа выполнена за счет средств тематического плана-задания № 082-03-2025-246 от 23.01.2025 на выполнение научно-исследовательских работ по заказу Минсельхоза России за счет средств федерального бюджета в 2025 г.


Issues of interspecific hybridization between *Solanum lycopersicum* L. and *Solanum sisymbriifolium* Lam.

A.V. Vishnyakova , A.P. Fedotov , E.V. Osminina , A.Z. Martirosyan , A.D. Kobayashova ,
A.A. Alexandrova , A.A. Mironov , S.G. Monakhos 

¹ Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

² Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³ Skolkovo Institute of Science and Technology, Moscow, Russia

 a.vishnyakova@rgau-msha.ru

Abstract. Interspecific hybridization plays a crucial role in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) breeding for introducing beneficial traits from wild relatives, such as resistance to biotic and abiotic stress. Sticky nightshade (*Solanum sisymbriifolium* Lam.) is a promising source for the introgression of desirable traits. Reports on hybridization between *S. lycopersicum* and *S. sisymbriifolium* remain contradictory, differently describing the progeny as doubled haploids or

interspecific hybrids. In the present study, we clarify the nature of the progeny derived from hybridization between *S. lycopersicum* and *S. sisymbriifolium* by analyzing the early stages of ovule development and characterizing the morphological and cytogenetic features of the resulting plants. Interspecific hybridization between *S. lycopersicum* and *S. sisymbriifolium* encounters postzygotic reproductive barriers. Only a small proportion of developing ovules in male-sterile tomato lines, whether self-pollinated or pollinated with *S. sisymbriifolium* followed the normal developmental pathway. In most cases, either ovule development was arrested, or parthenocarpic seed-like bodies formed instead of normal seeds. Embryo rescue enabled the recovery of 12 plants resulting from interspecific hybridization of *S. lycopersicum* and *S. sisymbriifolium*. Morphologically, the plants closely resembled the *S. lycopersicum* parent, although they displayed several traits distinctive from those of the parental tomato lines. Notably, yellow-orange mature fruits developed in progeny from the cross of green-fruited *S. lycopersicum* and red-fruited *S. sisymbriifolium*. Analysis of chromosome numbers in root meristems revealed mixoploidy ($2n = 16-26$), and meiotic analysis during microsporogenesis showed multiple aberrations in meiosis. Thus, comprehensive embryological, morphological, and cytogenetic analyses provide evidence for the hybrid origin of the obtained plants. This confirms the possibility of overcoming postzygotic barriers between these species and opens avenues for the utilization of *S. sisymbriifolium* in tomato breeding programs.

Key words: tomato; sticky nightshade; *Solanum lycopersicum*; *Solanum sisymbriifolium*; interspecific hybridization; embryo rescue; microsporogenesis; embryology; mixoploidy

For citation: Vishnyakova A.V., Fedotov A.P., Osminina E.V., Martirosyan A.Z., Kobayashova A.D., Alexandrova A.A., Mironov A.A., Monakhos S.G. Issues of interspecific hybridization between *Solanum lycopersicum* L. and *Solanum sisymbriifolium* Lam. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):569-580. doi 10.18699/vjgb-26-59

Введение

Томат (*Solanum lycopersicum* L.) – экономически значимая в мировом масштабе овощная культура, однако ее продуктивность существенно лимитируется высокой уязвимостью к комплексу патогенов, а также к воздействию биотических и абиотических стрессов (Sadashiva et al., 2017). В связи с этим первостепенное значение приобретают стратегии селекции, направленные на создание генотипов с генетической устойчивостью (Abbas et al., 2024). Одним из ключевых подходов в решении данной проблемы является межвидовая гибридизация, позволяющая интрогрессировать ценные аллели от диких родственных видов в геном культурного томата (Ajaharuddin et al., 2024).

Интрогрессия генов устойчивости к заболеваниям из других видов в томат имеет многолетнюю историю и достаточно успешна (Rubio et al., 2016; Yerasu et al., 2023). В настоящее время источники устойчивости, вовлеченные в селекцию томата, представлены в основном дикими видами секции *Lycopersicon*, тогда как представители других секций рода *Solanum* привлекаются не так активно (Foolad, 2007), что связано с барьерами несовместимости, которые сильно лимитируют использование генофонда (Abbas et al., 2024).

Паслен гулявниколистный (*Solanum sisymbriifolium* Lam.) – отдаленный родственник томата, который ряд исследователей рассматривают как перспективный источник устойчивости к заболеваниям. С. Collonnier с коллегами (2003) отмечают устойчивость *S. sisymbriifolium* к бактериальному увяданию, Ł. Piosik с соавторами (2019) – к вертициллезу. По данным (Flier et al., 2003), *S. sisymbriifolium* проявлял реакцию сверхчувствительности при искусственной инокуляции несколькими европейскими изолятами *Phytophthora infestans*, патогенными для картофеля. По нашим наблюдениям, паслен гулявниколистный демонстрирует высокую устойчивость к фитофторозу томата в полевых испытаниях в средней полосе России. Кроме того, исследователи отмечают устойчивость к карминовым паутинным клещам (Piosik et al., 2019) и нематодам

(Hajihassani et al., 2020). *S. sisymbriifolium* имеет высокий потенциал адаптивности и распространен во многих странах (Biswas et al., 2023).

Гибридизация между такими отдаленными видами, как томат и паслен гулявниколистный, сталкивается с серьезными постзиготическими барьерами. При этом показано, что рост пыльцевой трубки паслена гулявниколистного в пестике томата и прорастание в семязачаток проходят успешно (Bal, Abak, 2003; Piosik et al., 2019). Несколько исследовательских коллективов предпринимали попытки межвидовой гибридизации между *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium*. Их результаты различались: D. Chambonnet (1996) и U. Bal, K. Abak (2003) получили растения, близкие по фенотипу к томату, которые считали удвоенными гаплоидами, а Ł. Piosik с коллегами (2019) – межвидовые гибриды, имеющие фенотип, близкий к паслену. Таким образом, остается не до конца изученным вопрос о природе получаемых при межвидовой гибридизации растений, их морфологических и цитологических особенностях.

Цель настоящего исследования – получение растений от скрещивания *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* и комплексный анализ их природы с использованием сравнительной эмбриологии, цитогенетики и оценки морфологических признаков.

Материалы и методы

Растительный материал и гибридизация. Используемые в гибридизации образцы линий крупноплодных томатов Роз Сон, Роз st9 и томатов черри st8, st6, st6(лик), st4 были предоставлены ООО «Селекционная станция им. Н.Н. Тимофеева». Линии Роз Сон, st8, st6, st6(лик), st4 относятся к шестому-восьмому поколению инбридинга, Роз st9 представляет третье поколение инбридинга и отличается гомозиготностью по шести генам устойчивости к фузариозу, кладоспориозу, вирусу бронзовости, вертициллезу, нематодам и вирусу мозаики томата. Все линии обладают функциональной мужской стерильностью, са-

мосовместимостью и индетерминантным ростом. Линии Роз Сон, Роз st9 имели розовые плоды, st8 – зеленоплодный, st6(лик), st6, st4 – красноплодные. Образец паслена гулявниколистного Sn получен нами из коллекции ООО «Селекционная станция им. Н.Н. Тимофеева». Растения характеризуются самонесовместимостью, детерминантным ростом, насыщенно-красными плодами 2–3 см в диаметре.

Гибридизацию томата и паслена гулявниколистного проводили в утренние часы с 9 до 11. Скрещивания выполняли реципрокно. В качестве контрольного варианта самоопыляли родительские линии томата. Опыление осуществляли в бутонах с кастрацией: у томата – в стадии лимонно-желтого бутона, у паслена – в стадии белого бутона за 1–2 дня до раскрытия цветка. Сразу после кастрации проводили опыление свежесобранной пылью и изоляцию рыльца пестика ватой. Всего было опылено 1165 цветков томата пасленом гулявниколистным, не считая скрещиваний, которые были использованы для гистологического анализа. По комбинациям скрещивания количество сделанных опылений для Роз Сон – 156, Роз st9 – 298, st8 – 185, st6(лик) – 190, st6 – 132, st4 – 204. В гибридизации участвовало не менее пяти растений каждого образца томата и шести растений паслена гулявниколистного.

Гистологическое исследование. Цветки и развивающиеся плоды томатов фиксировали в растворе формалин–спирт–уксусная кислота (FAA) (Ruzin, 1999). Материал до 15-го дня после опыления (далее – ДПО) использовали целиком или после продольного рассечения, а из образцов после 15 ДПО извлекали семяпочки (отдельно или с плацентой) для дальнейшего анализа. Для исследования каждого этапа развития из каждой линии отбирали не менее двух цветков или развивающихся плодов, а для образцов после 15 ДПО – не менее 10 семяпочек. Дегидратацию выполняли в серии спиртов возрастающей концентрации, заменяли спирт ксилолом и заключали в парафин. Каждый образец изучали целиком на сериях срезов толщиной 10–15 мкм, полученных при помощи микротомы Microm HM355S (Thermo Fisher Scientific). Препараты окрашивали 0.1 % алциановым синим в 3 % уксусной кислоте и 1 % водным сафранином (Барыкина и др., 2004) или проводили ШИК-реакцию и окрашивали гематоксилином Эрлиха (Ruzin, 1999). Окраску выполняли вручную или на аппарате для окрашивания Varistain Gemini ES (Thermo Fisher Scientific). Препараты исследовали под световым микроскопом AxioPlan2 (Carl Zeiss) с модулем для дифференциально-интерференционного контраста или на слайд-сканере BX61VS (Olympus). Обработка полученных изображений производилась в AdobePhotoshop и ImageJ.

Эмбриокультура. Для культивирования на питательных средах отбирали плоды начиная с 16-го по 36-й день после опыления. Завязываемость плодов учитывали по мере их сбора. Стерилизацию плодов проводили в 2 % гипохлорите натрия с последующей трехкратной промывкой в стерильной дистиллированной воде. Из плодов выделяли увеличенные в размере семяпочки и помещали на питательную среду. Для культивирования семяпочек

использовали питательные среды по (Harberd, 1969; Piosik et al., 2019). При отсутствии разрыва оболочек семяпочка и прорастания зародышей на агаризованных питательных средах через три недели из семяпочек, увеличившихся в размерах, были извлечены эмбриониды; их культивировали на питательной среде того же состава. Для регенерации побегов из каллусной ткани использовали агаризованную питательную среду Мурасиге–Скуга (MS), содержащую 30 г/л сахарозы, 5 мг/л БАП, 0.01 мг/л ИУК. Если семяпочка проросла или образовывала органогенный каллус с побегами, их пересаживали на агаризованную среду MS с добавлением 20 г/л сахарозы, 0.01 мг/л БАП, 0.01 мг/л ИУК. При сложностях с укоренением побегов использовали питательную среду MS, содержащую 20 г/л сахарозы, 2 мг/л ИУК, 8 г/л агар-агара.

Фенотипирование растений. Изучение полученных комбинаций st8×Sn растений № 1, 2, 3 и st6×Sn растений № 1, 2, 3, 4, 5, 6, а также родительских линий st6, st8 и паслена гулявниколистного Sn проводили по морфологическим признакам побегов, цветков и плодов в соответствии с методикой испытания на отличимость, однородность, стабильность Госсорткомиссии для томата (<https://gossortrf.ru/publication/#publication-methodics>).

Цитологические исследования числа хромосом в митотических и мейотических клетках полученных растений. Цитологические препараты готовили из клеток пыльников и меристематических клеток корня методом SteamDrop (Kirov et al., 2014). Готовые препараты микроскопировали на микроскопе AXIOSKOP 40 (Carl Zeiss) при увеличении 1000× с иммерсией. Изучали не менее 10 клеток на один образец.

Статистический анализ. Сравнение завязываемости плодов от опыления линий томата пасленом гулявниколистным проводили методом анализа таблиц сопряженности. Достоверность различий между генотипами оценивали с помощью критерия хи-квадрат Пирсона на уровне значимости $p = 0.05$. Парные сравнения между генотипами выполняли с использованием поправки Бонферрони для корректировки критического уровня значимости. Математическая обработка данных и графическое представление результатов осуществлялись в программных пакетах Microsoft Excel и R-Studio (2025.09.2+418).

Результаты

Типичный ход эмбриогенеза при самоопылении линии Роз st9 *S. lycopersicum*

За 1 день до антезиса в цветках *S. lycopersicum* линии Роз st9, выбранной в качестве контроля для сравнения ранних этапов эмбриогенеза, присутствовали только зрелые унитегмальные тенуинуцеллярные семяпочки с характерными для томатов зрелыми зародышевыми мешками (рис. 1, а). На 5-й ДПО в семяпочках отмечали формирование линейного проэмбрио и многоклеточного эндосперма (см. рис. 1, б). Начиная с халазальной стороны, внутренняя эпидерма интегумента дифференцировалась в интегументальный тапетум (ИТ), или эндотелий. Примыкающие к ИТ клетки паренхимы интегумента приобретали утол-

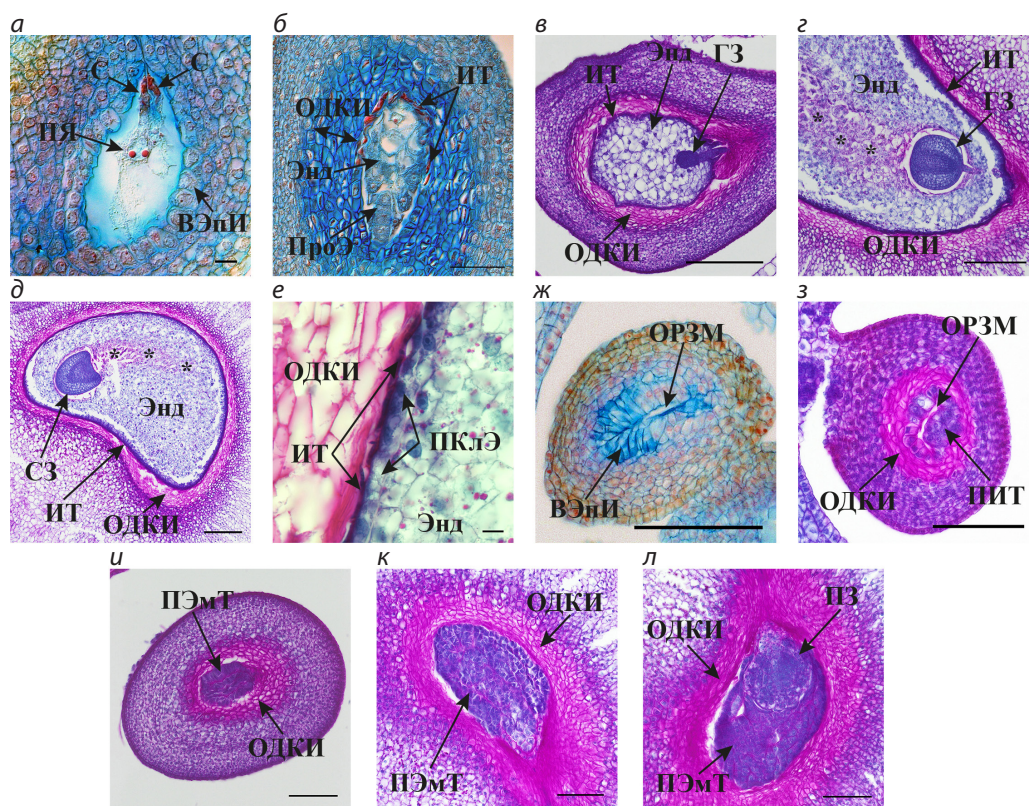


Рис. 1. Типичный ход развития семян *S. lycopersicum* линии Роз st9 при самоопылении (а-е) и выявленные нарушения, ведущие к образованию семяподобных структур (ж-л). а – строение зародышевого мешка и прилежащих тканей за день до антезиса (0 ДПО); б – эндосперм и проэмбрио в развивающемся семени, 5 ДПО; в – ранняя глобулярная стадия развития зародыша, 15 ДПО; г – поздняя глобулярная стадия развития зародыша, 24 ДПО; д – развивающийся зародыш на стадии сердца, 24 ДПО; е – зона контакта эндосперма с окружающими тканями развивающейся семенной кожуры, 24 ДПО; ж – вращение клеток внутренней эпидермы интегумента в разрушенный зародышевый мешок, 5 ДПО; з – развитие зоны лизиса и смерти вокруг эндотелия, 10 ДПО; и – образование псевдоэмбриональной ткани, 15 ДПО; к – семяподобная структура с псевдоэмбриональной тканью, 24 ДПО; л – псевдозародыш, окруженный псевдоэмбриональной тканью, 24 ДПО.

ВЭПИ – внутренняя эпидерма интегумента; ГЗ – глобулярный зародыш; ИТ – интегументальный тапетум; ОДКИ – область деградации клеток интегумента; ОРЗМ – остатки разрушенного зародышевого мешка; ПЗ – псевдозародыш; ПИТ – пролиферирующий интегументальный тапетум; ПКлЭ – периферические клетки эндосперма; ПроЭ – проэмбрио; ПЭМТ – псевдоэмбриональная ткань; ПЯ – полярные ядра; С – синергида; СЗ – сердцевидный зародыш; Энд – эндосперм. Звездочками отмечена область разрушаемых зародышем клеток эндосперма. Масштабная линейка: а, е – 10 мкм; б – 50 мкм; ж-л – 100 мкм; в-д – 200 мкм.

щенные клеточные стенки, а их содержимое начинало деградировать – формировалась область деградации клеток интегумента (ОДКИ).

Дальнейшее развитие семян сопровождалось увеличением размеров как из-за пролиферации клеток периферии развивающейся семенной кожуры, так и благодаря постоянному увеличению объема, занимаемого зародышем и эндоспермом (см. рис. 1, в-д). В период 10–15 ДПО зародыш переходил на раннюю глобулярную стадию развития (см. рис. 1, в). К зародышу плотно прилегали клетки эндосперма, в которых начинали выявляться запасные вещества. Снаружи эндосперм полностью был окружен однослойным ИТ. В развивающихся семенах на 24-й ДПО выявлялись шаровидные зародыши с развитым суспензором на поздней глобулярной стадии развития (см. рис. 1, г) и зародыши на стадии сердца (см. рис. 1, д). Прилегающие к ИТ клетки эндосперма отличались от соседних клеток этой ткани меньшими размерами, уплощением вдоль ИТ

и сильной вакуолизацией, что позволяет их рассматривать как особый периферический слой клеток эндосперма (см. рис. 1, е). Вокруг зародышей присутствовала хорошо выраженная эндоспермальна́я полость, а часть клеток эндосперма разрушалась в результате поглощения питательных веществ зародышем (см. рис. 1, г, д). На 28-й ДПО в развивающихся семенах выявлялись зародыши на стадии торпедо.

Нарушения типичного хода эмбриогенеза при самоопылении линии Роз st9 *S. lycopersicum*

Наиболее частым отклонением в развитии семяпочек после самоопыления линий томата была деградация зародышевого мешка. К 5-му ДПО в большинстве таких семяпочек происходило разрушение и сжатие зародышевого мешка (см. рис. 1, ж). Клетки внутренней эпидермы интегумента значительно вытягивались, занимая освободившееся место, после чего развитие прекращалось.

В отдельных случаях при деградации зародышевого мешка на 5–10-й ДПО клетки внутренней эпидермы интегумента не растягивались, а дифференцировались в ИТ, который начинал пролиферировать, а вокруг них формировалась ОДКИ (см. рис. 1, з). Такие семяпочки продолжали рост, формируя семяподобные структуры, отличавшиеся от типичных семян меньшими размерами. Пролитерирующий ИТ образовывал псевдоэмбриональную ткань с характерными кластерами клеток, более толстыми клеточными стенками на границах кластера, отсутствием запасяющих веществ на всех этапах развития, интенсивным окрашиванием, типичным для ИТ (см. рис. 1, и, к), и прямым контактом с ОДКИ. В одной семяподобной структуре на 24-й ДПО в псевдоэмбриональной ткани с микропилярной стороны была обнаружена структура, напоминавшая зародыш на поздней глобулярной стадии развития (см. рис. 1, л). Поскольку его природу установить не удалось, далее мы будем использовать применительно к аналогичным структурам термин «псевдозародыш». Он характеризовался очень крупным широким суспензором, который контактировал с ОДКИ, и отсутствием видимой дифференциации клеток, включая клетки протодермы. Клетки псевдоэмбриональной ткани плотно прилегали к псевдозародышу.

Ход эмбриогенеза при гибридизации *S. lycopersicum* с *S. sisymbriifolium*

После гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* проросшие пыльцевые зерна отмечали во всех проанализированных линиях (рис. 2, а). На 1-й ДПО во всех исследованных завязях присутствовали семяпочки только со зрелыми зародышевыми мешками. Хотя нами не установлено вращание пыльцевых трубок в семяпочку, на 3-й ДПО были обнаружены семяпочки с одной или двумя разрушенными синергидами и выявлены первые деления клеток эндосперма (см. рис. 2, б, в). Отмечалось начало дифференциации ИТ. В отдельных семяпочках наблюдалась деградация зародышевого мешка и вытягивание клеток внутренней эпидермы интегумента (см. рис. 2, г). Такие семяпочки останавливались в развитии и выявлялись в образцах на всех последующих стадиях развития.

Образцы, взятые на 10–15-й ДПО, значительно варьировали по наблюдаемым стадиям эмбриогенеза в зависимости от исследованной линии. В линиях Роз st9 и Роз Сон отмечались семена, развивающиеся по характерному для томатов пути. В таких развивающихся семенах линии Роз st9 выявлялся линейный проэмбрио, эндосперм из небольшого числа клеток, окруженный ИТ и формирующейся ОДКИ (см. рис. 2, д). При этом в линии Роз Сон на 15-й ДПО были обнаружены зародыши на стадии торпеды, окруженные эндоспермальной полостью (см. рис. 2, е), развитый эндосперм с дифференцированным слоем периферических клеток, окруженный ИТ, и развитая ОДКИ (см. рис. 2, ж). У контрольных растений соответствующие стадии развития семян линий Роз st9 и Роз Сон наблюдались на 5-й и 28-й ДПО соответственно. В образцах завязей линии st6 на 15-й ДПО отмечали наличие только

семяпочек без различимых изменений или с разрушенной синергидой.

Во всех исследованных линиях большинство семяпочек на 15-й ДПО останавливалось в развитии: их зародышевый мешок деградировал и замещался вытянутыми клетками внутренней эпидермы интегумента. Хотя в некоторых семяпочках линии Роз st9 клетки внутренней эпидермы интегумента начинали вытягиваться, с микропилярной стороны присутствовали клетки, не относящиеся к клеткам интегумента, а ОДКИ начинала дифференцироваться (см. рис. 2, з). Некоторые семяподобные структуры в линиях Роз st9 (на более ранней стадии развития) и Роз Сон (на более поздней стадии развития) были выполнены, как и у контрольных растений, псевдоэмбриональной тканью (см. рис. 2, и, к).

Во всех линиях на 20–30-й ДПО в исследованных образцах выявлялось только два типа семяподобных структур: выполненные псевдоэмбриональной тканью или псевдоэмбриональной тканью с зародышем на микропилярной стороне (см. рис. 2, л, м). Семян, развивающихся по типичному для томатов пути развития, не обнаружено. В обоих типах семяподобных структур псевдоэмбриональная ткань имела общие особенности (см. рис. 2, н, о): образование кластеров клеток, ограниченных более толстыми клеточными стенками на границах кластера; отсутствие запасяющих веществ; прямой контакт с ОДКИ без каких-либо специализированных клеток. Некоторые клетки псевдоэмбриональной ткани, чаще всего на периферии, имели зернистую цитоплазму и интенсивно окрашивались сафранином (см. рис. 2, м, о).

Каплевидный псевдозародыш всегда выявлялся с микропилярной стороны и контактировал с ОДКИ своей узкой частью, напоминающей суспензор (см. рис. 2, л, м). Суспензор у некоторых псевдозародышей был линейным и состоял из одного ряда клеток, а у более крупных псевдозародышей – из нескольких рядов клеток, расширяясь акропетально, в силу чего точную границу между псевдозародышем и суспензором провести было невозможно (см. рис. 2, л, м). Только у самых крупных псевдозародышей наружные клетки были сравнительно уплощенными (см. рис. 2, м), тогда как в большинстве случаев видимая дифференциация клеток, в том числе клеток протодермы, отсутствовала (см. рис. 2, л). Часть псевдозародышей была покрыта кутикулой (см. рис. 2, л). Прилежащие клетки псевдоэмбриональной ткани всегда плотно прилегали к псевдозародышу и не демонстрировали следов разрушения. В некоторых семяподобных структурах отмечалась деградация псевдозародыша и псевдоэмбриональной ткани (см. рис. 2, н) или деградация только псевдозародыша (см. рис. 2, р).

Завязываемость плодов при гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* и культивирование изолированных семязачатков и зародышей

При самоопылении родительских генотипов средняя завязываемость плодов у крупноплодных томатов Роз Сон, Роз st9 в 2024 г. составила 82.6 ± 2.1 %, у томатов черри

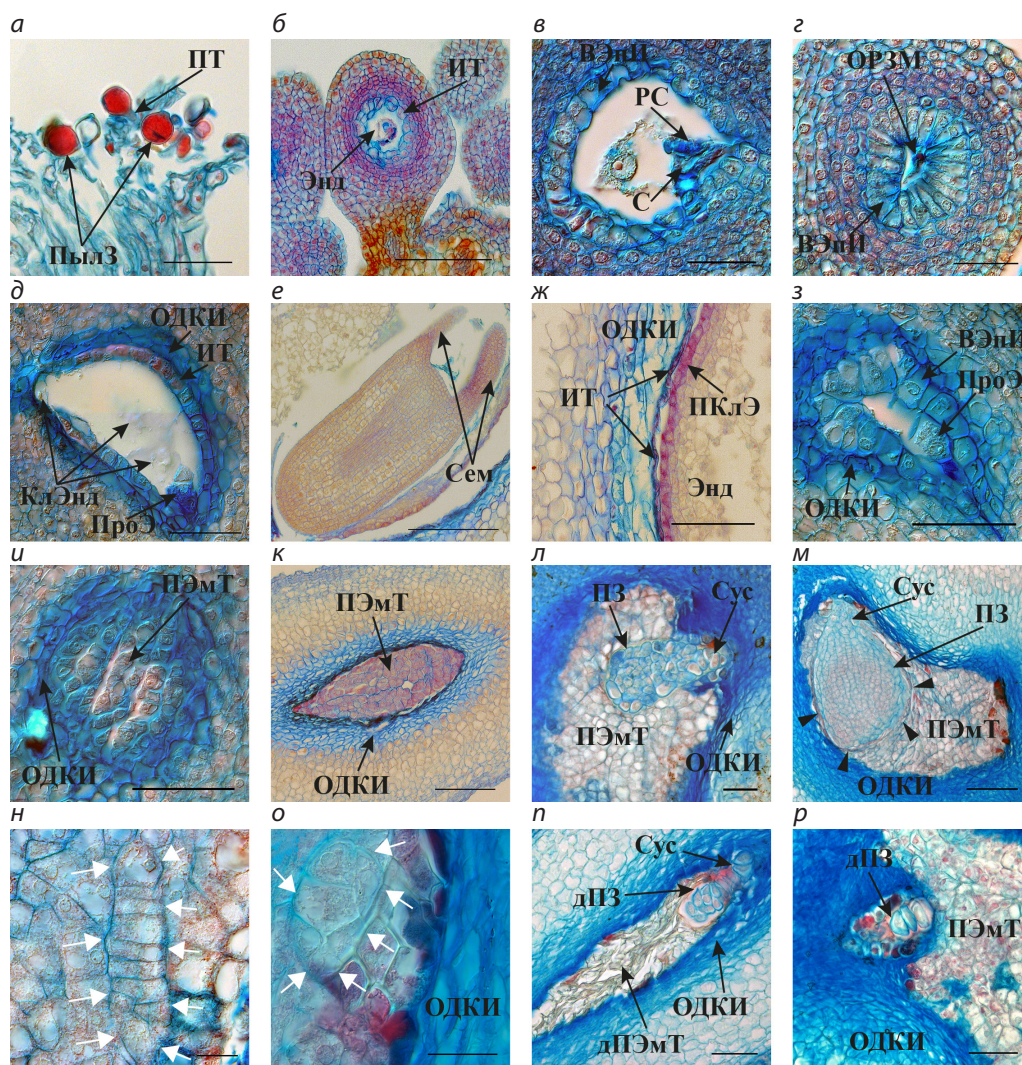


Рис. 2. Развитие семян и семяподобных структур при опылении *S. lycopersicum* пыльцой *S. sisymbriifolium*. а – проросшие пыльцевые зерна на воспринимающей поверхности рыльца, 3 ДПО; б – первые деления клеток эндосперма, 3 ДПО; в – семяпочка с разрушенной синергидой, 3 ДПО; г – вращение клеток внутренней эпидермы интегумента в разрушенный зародышевый мешок, 3 ДПО; д – проэмбрио, окруженный клеточным эндоспермом (ядра находятся вне фокуса), 15 ДПО; е – зародыш на стадии торпеды, 15 ДПО; ж – область контакта эндосперма с интегументальным тапетумом, 15 ДПО; з – вращение клеток внутренней эпидермы интегумента в область зародышевого мешка при сохранении проэмбрио, 15 ДПО; и – семяподобная структура с псевдоэмбриональной тканью, окруженной ОДКИ, 15 ДПО; к – семяподобная структура с разросшейся псевдоэмбриональной тканью и развитой ОДКИ, 15 ДПО; л – псевдозародыш на глобулярной стадии развития, 28 ДПО; м – крупный псевдозародыш на глобулярной стадии развития, 30 ДПО; н – кластер клеток в псевдоэмбриональной ткани, 28 ДПО; о – область контакта псевдоэмбриональной ткани и ОДКИ, 30 ДПО; п – деградирующая псевдоэмбриональная ткань и псевдозародыш, 29 ДПО; р – деградирующий псевдозародыш при неразрушенной псевдоэмбриональной ткани, 30 ДПО. ВЭнИ – внутренняя эпидерма интегумента; дПЗ – деградирующий псевдозародыш; дПЭМТ – деградирующая псевдоэмбриональная ткань; ИТ – интегументальный тапетум; КЛЭнд – клетки эндосперма; ОДКИ – область деградации клеток интегумента; ОРЗМ – остатки разрушенного зародышевого мешка; ПЗ – псевдозародыш; ПКЛЭ – периферические клетки эндосперма; ПроЭ – проэмбрио; ПТ – пыльцевая трубка; ПылЗ – пыльцевое зерно; ПЭМТ – псевдоэмбриональная ткань; РС – разрушенная синергида; С – синергида; Сем – семядоли; Сус – суспensor; Энд – эндосperm. Белые стрелки указывают на границы кластера клеток в псевдоэмбриональной ткани, черные треугольники – на вытянутые клетки псевдоэмбриональной ткани на границе с зародышем. Масштабная линейка: н, о – 25 мкм; в, г, з, и, л, п, р – 50 мкм; б, ж, к, м – 100 мкм; е – 200 мкм.

st8, st6(лик), st6, st4 – 86.9 ± 6.7 %. При опылении паслена пыльцой томата развития завязей ни в одной комбинации скрещивания не наблюдали.

Завязываемость плодов и число развивающихся семязачатков при скрещивании *S. lycopersicum* с *S. sisymbriifolium*

в большей степени зависели от генотипа материнского растения, а не его принадлежности к определенной группе (рис. 3). Высокой завязываемостью плодов обладала линия крупноплодного томата Роз st9 и линия томатов-черри st6(лик). Низкой завязываемостью плодов отличалась ли-

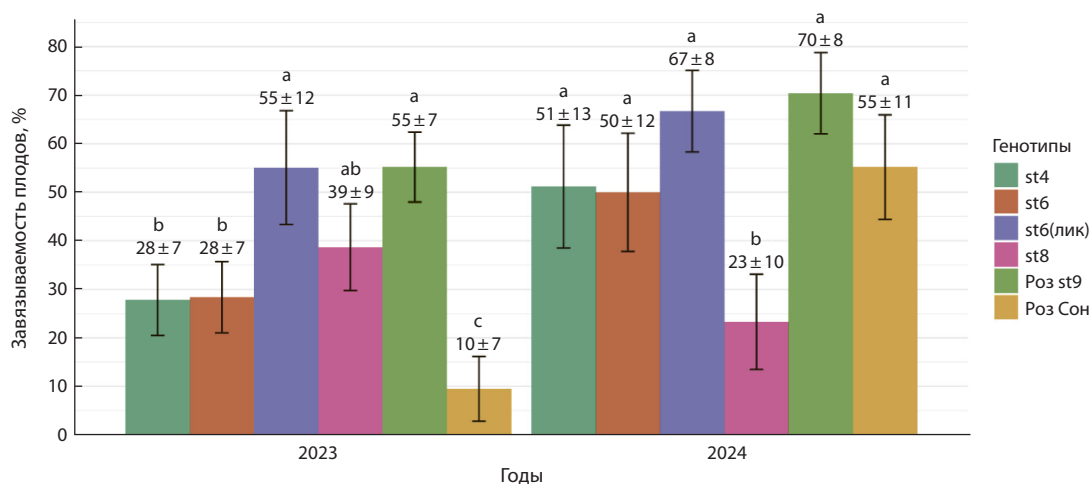


Рис. 3. Завязываемость плодов при гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium*.

Столбцы диаграммы, отмеченные одинаковыми буквами (a, b, c), не имеют существенного различия на 5 % уровне значимости ($p \leq 0.05$).

ния черри st8. На завязываемость плодов влияли также условия года; в среднем в 2023 г. завязываемость у всех генотипов, кроме st8, была ниже, однако общая тенденция по генотипам сохранялась.

В 2023 г. было изолировано 123 семязачатка комбинации Поз st9×Sn, 87 семязачатков Поз Сон×Sn, 42 семязачатка st6×Sn, 72 семязачатка st6(лик)×Sn, 45 семязачатков st8×Sn, 88 семязачатков st4×Sn. В результате культивирования изолированных семязачатков в 2023 г. не было получено растений-регенерантов.

В 2024 г. была проведена изоляция 275 увеличенных в размере семязачатков комбинации Поз st9×Sn, 97 семязачатков Поз Сон×Sn, 127 семязачатков st6×Sn, 304 семязачатков st6(лик)×Sn, 117 семязачатков st8×Sn, 178 семязачатков st4×Sn. При культивировании увеличенных в размере семязачатков на питательных средах преимущественно наблюдали потемнение или побеление семязачатков с последующей их гибелью. Увеличение размеров семязачатков, разрыв оболочки и прорастание зародыша отмечали только для комбинации st8×Sn у 2 % введенных семязачатков. У комбинаций st6×Sn и st6(лик)×Sn семязачатки увеличивались в размере без разрыва оболочки; их вскрывали вручную и извлекали зародыш. Из 58 % извлеченных зародышей комбинации st6×Sn формировался неорганогенный каллус, а из 30 % – органогенный каллус, из которого были регенерированы побеги; остальные зародыши погибли. У комбинации st6(лик)×Sn только из 1 % семязачатков формировался органогенный каллус, из которого были регенерированы растения. В результате нами получено три растения от комбинации st8×Sn, шесть растений от комбинации st6×Sn, два растения от комбинации st6(лик)×Sn и одно растение от комбинации st4×Sn.

У введенных в культуру *in vitro* комбинаций с крупноплодными томатами наблюдали либо гибель семязачатков, либо развитие каллуса, из которого не удалось регенерировать растения. У комбинации Поз Сон×Sn каллус формировался из 25 % введенных в культуру семязачатков, а у комбинации Поз st9×Sn – из 58 %.

Морфологические признаки полученных растений

Для выявления фенотипических отличий от родительских форм был проведен детальный анализ потомства от гибридизации *S. lycopersicum* × *S. sisymbriifolium* и родительских форм по 40 признакам. Далее мы сосредоточимся на описании растений, полученных от комбинаций st8×Sn и st6×Sn (Приложение)¹.

Растения от гибридизации *S. lycopersicum* × *S. sisymbriifolium* имели индетерминантный тип роста, но различались по интенсивности ростовых процессов. Так, потомство комбинации st8×Sn на момент измерения имело высоту от 152 до 186 см, в то время как высота линии st8 была 230 см, а паслена гулявниколистного – 160 см. Аналогичную тенденцию наблюдали при анализе потомства комбинации st6×Sn: высота линии st6 была 230 см, а высота потомства варьировала от 150 до 210 см.

Положение листа относительно стебля у потомства гибридных комбинаций st6×Sn и st8×Sn было полувертикальным, как у родительских линий томата, однако у растений № 3, 4 и 6 комбинации st6×Sn отмечали полупонижное положение листа, не характерное ни для одной из родительских форм. По признакам листовой пластинки было выявлено как промежуточное проявление признаков, так и появление новых признаков (см. табл. S1).

Анализ морфологических признаков плодов потомства от гибридной комбинации st8×Sn выявил промежуточную окраску плода между родительскими формами (см. табл. S2). У томата st8 была желто-зеленая окраска зрелых плодов, у паслена гулявниколистного – красная. Все потомство данной комбинации имело желто-оранжевую окраску, окраска мякоти также приобрела неравномерную желто-оранжевую окраску (рис. 4), причем у растений № 1 и 3 окраска была более интенсивная чем у растения № 2.

При анализе окраски плодов и мякоти у потомства комбинации st6×Sn не наблюдали расщепления: все плоды были оранжево-красными, как и родительская линия

¹ Табл. S1 и S2 Приложения см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx32.pdf>

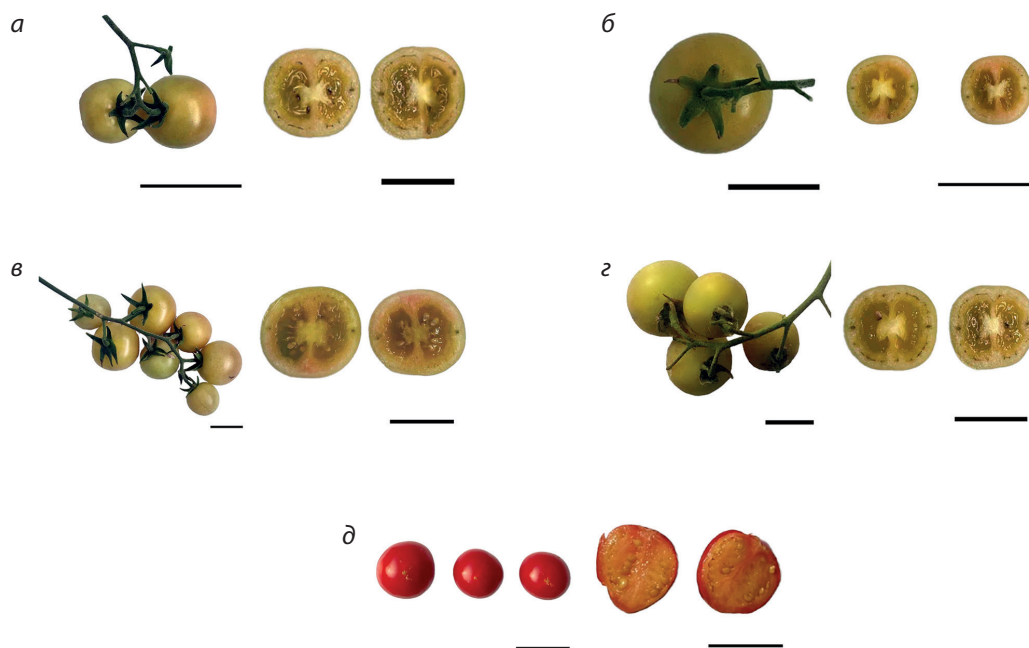


Рис. 4. Окраска плодов и мякоти у потомства комбинации st8xSn и родительских генотипов: а – st8xSn № 1; б – st8xSn № 2; в – st8xSn № 3; г – линия томата st8; д – *S. sisymbriifolium* Sn.
Масштабная линейка: а – 5 см; б–д – 2.5 см.

томата st6. Однако у растения st6xSn № 1 появились зеленые полосы на плоде перед созреванием, чего не было ни у одной из родительских форм. По форме продольного сечения плода наблюдали расщепление: у растений st6xSn № 3, 4, 5, 6 была сердцевидная форма продольного сечения, как и у линии st6, у растения st6xSn № 2 – округлая, как у паслена. Форма продольного сечения st6xSn № 1 отличалась от родительских и была плоско-округлой.

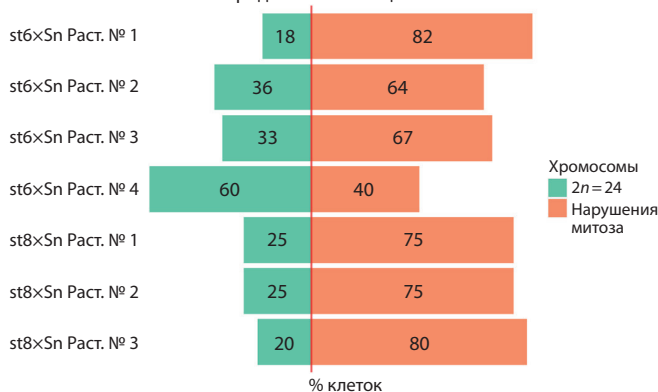
Анализ числа хромосом в меристемах и при микроспорогенезе

При анализе числа хромосом в меристемах корня наблюдали миксоплоидию у всех изученных растений, полученных от скрещивания томата с *S. sisymbriifolium*. Число

хромосом изменялось от 16 до 26. Доля клеток с ожидаемым числом хромосом $2n = 24$ сильно варьировала в зависимости от образца (рис. 5, а).

Наиболее стабильным по числу хромосом в меристемах корня было растение № 4 комбинации st6xSn: 60 % изученных клеток имели 24 хромосомы, а 40 % – 22 хромосомы. У остальных изученных растений комбинаций st6xSn и st8xSn доля клеток с ожидаемым числом хромосом была существенно меньше и не превышала 40 % (см. рис. 5, а). У растения st6xSn № 1 в 45 % исследованных клеток число хромосом составило 26, также встречались клетки с 19, 22 и 25 хромосомами. У растения st6xSn № 2 в 36 % исследованных клеток было 24 хромосомы, еще в 36 % – 26 хромосом, кроме того, были клетки с числом хромо-

а Частота нарушений митоза в апикальной меристеме корня гибридных комбинаций



б Нарушения мейоза при микроспорогенезе гибридных комбинаций

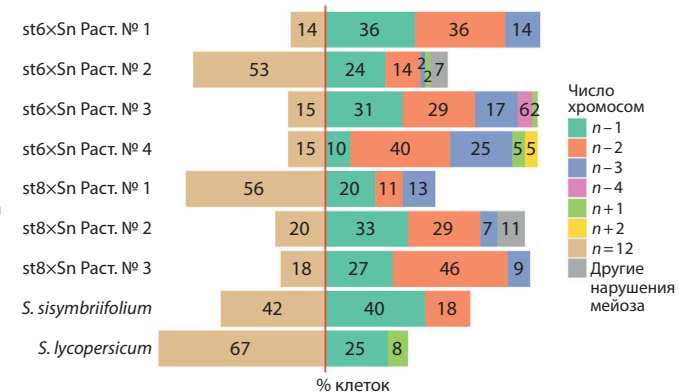


Рис. 5. Распределение клеток с ожидаемым числом хромосом и клеток с измененным числом хромосом при митозе в меристемах (а) и мейозе при микроспорогенезе (б).

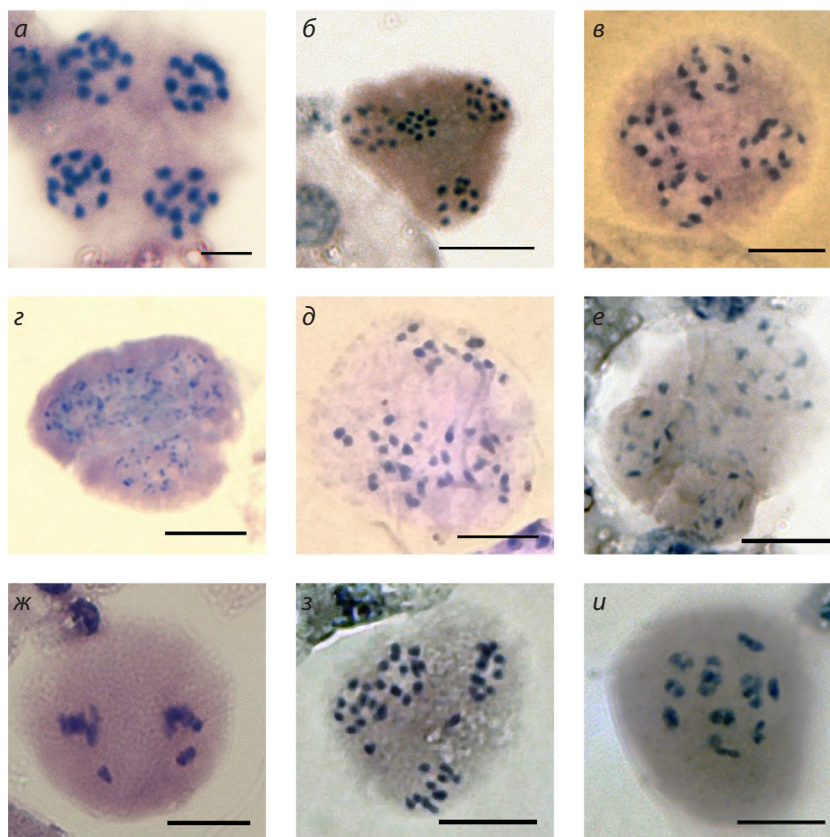


Рис. 6. Фрагменты цитологических препаратов с хромосомами мейотических клеток: а – паслена гулявниколистного Sn (телофаза II); б – st6xSn № 2 (телофаза II); в – томата (телофаза II); з – st6xSn № 2 (телофаза II); д, е – st8xSn № 2 (телофаза II); ж – st8xSn № 2 (анафаза I); з – st8xSn № 3 (телофаза II); и – st6xSn № 3 (профаза I).

Масштабная линейка: 10 мкм.

сом 16, 20, 22. У растения st6xSn № 3 33 % изученных клеток имели 24 хромосомы, еще 33 % – 26 хромосом, у 25 % наблюдали 22 хромосомы, единичные клетки имели 20 хромосом. У растений st8xSn не встречались клетки с увеличенным числом хромосом, изменения варьировали в пределах 20–23 хромосом на клетку.

При анализе микроспорогенеза родительских форм томата отмечено 33 % клеток с измененным числом хромосом, а у *S. sisymbriifolium* – 58 % клеток с измененным количеством хромосом. У потомства от их гибридизации доля клеток с измененным числом хромосом и другими нарушениями мейоза достигала 86 % (см. рис. 5, б). Число хромосом в мейотических клетках растений, полученных от скрещивания томата с *S. sisymbriifolium*, варьировало в широких пределах – от 8 до 14 хромосом на клетку.

Наиболее часто отмечали нарушения деления, приводящие к образованию анеуплоидных микроспор в тетраде с числом хромосом $n - 1$, $n - 2$, $n - 3$ (см. рис. 5, б). Кроме того, наблюдали спонтанное удвоение числа хромосом у растения № 2 комбинации st6xSn (рис. 6, з), клетки с нарушениями деления, связанными с неравномерным распределением хромосом в телофазе мейоза II у растений № 1 и 2 комбинации st8xSn, (см. рис. 6, д, е), № 4 st6xSn. У растений № 2 и 3 st6xSn, № 1–3 st8xSn отметили нарушения мейоза, представляющие собой нерасхождение

или отставание хромосом в метафазе и телофазе мейоза II (см. рис. 6, ж, з). Помимо этого, наблюдали формирование унивалентов, тривалентов и бивалентов с одной хиазмой у st8xSn № 2, st6xSn № 2 и 3 (см. рис. 6, и).

Обсуждение

Определение природы полученных в результате скрещивания растений всегда остается одной из главных задач любого исследования по межвидовой гибридизации. Результаты предшествующих работ по гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* носят противоречивый характер: одни авторы считали полученные растения гаплоидами или удвоенными гаплоидами (Chambonnet, 1996; Bal, Abak, 2003), другие идентифицировали их как истинные межвидовые гибриды (Piosik et al., 2019). В данном исследовании мы получили растения, близкие по фенотипу к томату, как U. Bal и K. Abak (2003), однако придерживаемся мнения, что они имеют гибридную природу.

Как в контрольных образцах, так и у растений из всех изученных линий, которые опыляли пыльцой *S. sisymbriifolium*, за день до антезиса присутствовали только типичные зрелые зародышевые мешки (см. рис. 1, а), характерные для томатов (Cooper, 1931). Соответственно, все наблюдаемые нами особенности развития семяночек связаны с процессом оплодотворения или постзиготическим

этапом развития. В изученных нами линиях *S. lycopersicum* как при самоопылении, так и при гибридизации с *S. sisymbriifolium* было выявлено четыре пути развития семяпочек. При типичном ходе развития (см. рис. 1, б–е, рис. 2, а–в, д–ж) формировались характерные семена томатов, с развитым зародышем, окруженным клеточным эндоспермом, ИТ и ОДКИ. Кроме того, обнаружены три альтернативных пути развития: остановка в развитии (см. рис. 1, ж, рис. 2, з); образование псевдоэмбриональной ткани (см. рис. 1, з–к, рис. 2, ж, и); образование псевдоэмбриональной ткани с псевдозародышем (см. рис. 1, л, рис. 2, л–р). Из них два последних приводили к образованию семяподобных структур.

У всех исследованных растений чаще всего наблюдался вариант остановки в развитии семяпочек, вызванный деградацией зародышевого мешка и вытягиванием клеток внутренней эпидермы интегумента в освобождающееся пространство (см. рис. 1, ж, рис. 2, з) без дифференциации ИТ. Такой путь развития описывался ранее рядом авторов, а происхождение клеток, вытягивающихся в освобождающееся пространство, из внутренней эпидермы интегумента не вызывает сомнений (Паламарчук и др., 1975; Chaban et al., 2020). Однако в статье (Chaban et al., 2020) говорилось, что такие семяпочки могут продолжать развитие, чего не наблюдалось в нашем исследовании.

Более характерным результатом межвидовой гибридизации (см. рис. 2, л–р), нежели самоопыления (см. рис. 1, л), оказался третий альтернативный путь, приводящий к развитию внутри семяподобных структур псевдозародыша, окруженного псевдоэмбриональной тканью, что не отмечалось другими авторами (Chambonnet, 1996; Bal, Abak, 2003; Piosik et al., 2019). При этом все выявленные псевдозародыши находились на глобулярной или поздней глобулярной стадии развития (см. рис. 1, л, рис. 2, л, м). Остановка развивающихся семян гибридов на глобулярной стадии развития наблюдалась во многих исследованиях по гибридизации представителей Solanaceae и считается критической для преодоления постзиготического межвидового барьера для скрещивания (Baek et al., 2016; Roth et al., 2018; Piosik et al., 2019). Хотя авторы редко акцентируют внимание на природе окружающих зародыш тканей, игнорируя возможность образования у томатов псевдоэмбриональной ткани, для большинства гибридов описывается либо формирование нормального эндосперма, либо его гибель и образование увеличенного количества слоев ИТ (Baek et al., 2016; Roth et al., 2018), не похожего на псевдоэмбриональную ткань, наблюдаемую в нашей работе.

Отдельного внимания заслуживает природа обнаруженных псевдозародышей, окруженных псевдоэмбриональной тканью. Аналогичные аномалии описаны у некоторых покрытосеменных с унитегмальными семяпочками, для которых отмечено образование адвентивных зародышей из ИТ (Kapil, Tiwari, 1978). Однако во всех изученных образцах псевдозародыш формировался строго на микропиллярном полюсе, что не характерно для адвентивных зародышей, возникающих из ИТ в случайных местах. В пользу гибри-

догенного происхождения свидетельствуют семяпочки на ранних этапах после опыления, в которых, несмотря на начало пролиферации ИТ, в аналогичном положении выявлялись клетки, предположительно относящиеся к зародышу (см. рис. 2, з). Вероятно, в таких случаях происходит образование псевдоэмбриональной ткани из ИТ, тогда как на микропиллярном полюсе развивается зародыш. Поскольку нами не выявлено случаев деградации эндосперма при наличии псевдозародыша, кажется маловероятным, что такие семяподобные структуры могли сформироваться в результате замещения деградировавшего эндосперма псевдоэмбриональной тканью. Исходя из полученных результатов, мы предполагаем, что образованные псевдозародыши могут иметь гибридную природу.

В нашей работе на первом этапе мы вводили в культуру изолированные семязачатки, поэтому в культуру *in vitro* попадали как нормально развивающиеся семена, так и семяподобные структуры, которые в свою очередь могли быть как партенокарпическими, так и содержать зародыши. При культивировании изолированных семязачатков только у комбинации st8×Sn наблюдали относительно быстрый рост зародышей на питательной среде, который продолжился интенсивным развитием при пересадке в грунт, что сходно с наблюдениями (Bal, Abak, 2003). У комбинаций st6×Sn, st6(лик)×Sn, st4×Sn регенерация растений проходила через формирование органогенного каллуса из выделенных нами эмбриоидов, растения развивались медленно, большинство из них так и не удалось укоренить. Похожая тенденция роста отмечена в работе (Piosik et al., 2019).

По морфологическим признакам все полученные растения были близки к *S. lycopersicum*, как и в работах (Chambonnet, 1996; Bal, Abak, 2003), хотя чаще межвидовые гибриды с томатом имеют фенотип с выраженным проявлением признаков отцовского компонента (Gavrilenko et al., 2001; Piosik et al., 2019). При детальном анализе по фенотипу у всех изученных растений были обнаружены некоторые признаки *S. sisymbriifolium*, а также отмечено появление признаков, не характерных для родительских форм. Мы исключаем вероятность расщепления по фенотипу в потомстве родительской формы томата, поскольку для гибридизации использовали линии поздних поколений инбридинга, являющихся генетически стабильными.

При анализе числа хромосом в меристемах корня наблюдали миксоплоидию: количество хромосом варьировало от 16 до 26. U. Bal и K. Abak (2003) тоже сообщают о проявлении миксоплоидии в меристемах ($2n = 24–26$) у растений, полученных при гибридизации *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium*, однако считают это признаком удвоения хромосом у гаплоидных растений. В отличие от результатов (Bal, Abak, 2003), в нашем исследовании значительная часть клеток имела количество хромосом меньше 24, а у растений от комбинации st8×Sn не было клеток с увеличенным числом хромосом. Уменьшение числа хромосом, по-видимому, связано с элиминацией хромосом *S. sisymbriifolium*. Миксоплоидия в меристемах может быть как маркером гибридного происхождения

растений, так и реакцией на регенерацию растений через каллус. Однако растения $st8 \times Sn$ были получены без образования каллуса, что говорит в пользу их гибридного происхождения. Кроме того, Е.В. Lindstrom и К. Koos (1931) из каллуса гаплоидного растения томата получили удвоенный гаплоид, микроспорогенез которого характеризовали как типичный, с формированием микроспор, содержащих 12 хромосом.

Ученые, занимавшиеся гибридизацией *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* (Chambonnet, 1996; Bal, Abak, 2003; Piosik et al., 2019), не изучали микроспорогенез у созданных ими растений. Т. Gavrilenko с коллегами (2001), получившие соматический гибрид *S. lycopersicum* и *S. etuberosum*, отмечают наличие унивалентов в мейотических клетках гибридов, а также отстающие хромосомы в анафазе, телофазе мейоза I, профазе мейоза II. В нашем исследовании тоже выявлены многочисленные нарушения мейоза I и II у полученных растений, проявившиеся в отставании хромосом, неравномерном распределении хромосом между дочерними клетками, формировании унивалентов, тривалентов и бивалентов с одной хиазмой. При этом у томата и *S. sisymbriifolium* отметили анеуплоидные клетки $n = n - 1$, что может объясняться воздействием высоких температур (33–37 °C) на растения при их выращивании (Schindfessel et al., 2023).

Принимая во внимание изученный нами комплекс процессов, происходящих после опыления *S. lycopersicum* пыльцой *S. sisymbriifolium*, скорость роста и характер морфогенеза в эмбриокультуре, различия фенотипов используемых линий томата и полученных растений, а также особенности их цитогенетики, мы считаем исследованные нами растения межвидовыми гибридами. Предположение о гибридной природе полученных растений требует дополнительных исследований, включающих разработку специфических молекулярных маркеров или оптимизацию протокола GISH (геномная гибридизация *in situ*), что выходит за рамки настоящей работы. Однако это не снижает значимость наших результатов и вносит вклад в понимание процессов, происходящих при гибридизации данных видов, а также открывает перспективы интрогрессии ценных признаков из *S. sisymbriifolium*, поскольку нами была показана возможность завязывания плодов у гибридных растений.

Заключение

При скрещивании *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* в развивающихся плодах наряду с семенами, характеризующимися типичным ходом эмбриогенеза и остановившимися в развитии семязачатками, были выявлены два альтернативных пути развития, приводящих к образованию семяподобных структур. Часть семяподобных структур представляет собой партенокарпические семена, выполненные псевдоэмбриональной тканью, образованной в результате пролиферации интегументального тапетума. Однако другие семяподобные структуры, помимо псевдоэмбриональной ткани, содержали остановившийся на глобулярной стадии зародыш. Расположение на микро-

пилярном полюсе и отсутствие свидетельств адвентивного происхождения позволяют предположить гибридогенную природу зародыша. Остановка в развитии зародышей, образование псевдоэмбриональной ткани на месте эндосперма подтверждают существование постзиготических барьеров, осложняющих проведение гибридизации между *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium*.

Использование метода культивирования изолированных семязачатков и извлеченных из них эмбриоидов позволило получить 12 жизнеспособных растений при гибридизации линий томатов черри и *S. sisymbriifolium*. Все растения имели фенотип, близкий к фенотипу томата, но демонстрировали высокую хромосомную нестабильность в мейотических клетках. Кроме того, для комбинации скрещиваний *S. lycopersicum* и *S. sisymbriifolium* нами впервые были исследованы процессы микроспорогенеза и зафиксировано большое количество аномалий в мейозе I и II, связанных с неравномерным распределением хромосом между дочерними клетками, отставанием хромосом, формированием унивалентов, тривалентов, что свидетельствует в пользу предположения о гибридной природе изученных образцов.

Представленные данные вносят вклад в понимание процессов, происходящих при отдаленной гибридизации, и открывают перспективы использования *S. sisymbriifolium* как источника ценных признаков в селекции томата.

Список литературы / References

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Издательство МГУ, 2004.
- [Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliilova Kh.Kh., Iljina G.M., Chubatova N.V. Handbook of Botanical Microtechnique. Principles and methods. Moscow: MSU Publ., 2004 (in Russian)]
- Паламарчук И.А., Веселова Т.Д., Антонова Т.С. Особенности развития репродуктивных органов у томатов тепличной культуры. *Вестник Московского университета*. 1975;8(6):113-116
- [Palamarchuk I.A., Veselova T.D., Antonova T.S. Peculiarities of the reproductive organ development in glasshouse tomatoes. *Vestnik Moskovskogo Universiteta*. 1975;8(6):113-116 (in Russian)]
- Abbas M.M., Ghani M.A., Ziaf K., Khan T.N., Jahangir M.M., Awan F.S., Hussain M.M. Development and characterization of F₁ hybrid tomato by inter and intraspecific hybridization. *Pak J Agric Sci*. 2024;61(1):199-207. doi 10.21162/PAKJAS/24.218
- Ajazaruddin S.M., Lal M., Yadav A., Kumar N., Dhakad A., Sinha G., Singh B.P., Upadhyay A. Breeding for resistance against pest and diseases in tomatoes: a review. *J Sci Res Rep*. 2024;30(6):469-479. doi 10.9734/jsrr/2024/v30i62063
- Baek Y.S., Royer S.M., Broz A.K., Covey P.A., López-Casado G., Nuñez R., Kear P.J., Bonierbale M., Orillo M., van der Knaap E., Stack S.M., McClure B., Chetelat R.T., Bedinger P.A. Interspecific reproductive barriers between sympatric populations of wild tomato species (*Solanum* section *Lycopersicon*). *Am J Bot*. 2016;103(11):1964-1978. doi 10.3732/ajb.1600356
- Bal U., Abak K. Attempts of haploidy induction in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) via gynogenesis I: pollination with *Solanum sisymbriifolium* Lam. pollen. *Pak J Biol Sci*. 2003;6(8):745-749. doi 10.3923/pjbs.2003.745.749
- Biswas D., Haque S.M., Ghosh B. *Solanum sisymbriifolium* Lam.: an underutilised plant with future prospects in nutrition and medicine. *Proc Indian Natl Sci Acad*. 2023;89(3):445-469. doi 10.1007/s43538-023-00191-9

- Chaban I., Baranova E., Kononenko N., Khaliluev M., Smirnova E. Distinct differentiation characteristics of endothelium determine its ability to form pseudo-embryos in tomato ovules. *Int J Mol Sci.* 2020;21(1):12. doi 10.3390/ijms21010012
- Chambonnet D. Essais d'haploïdisation de la tomate. In: Report D'Activite 1995–1996 Station D'Amelioration Des Plantes Maraicheres D'Avignon-Montfavet, 1996;84-85
- Collonnier C., Fock I., Daunay M.C., Servaes A., Vedel F., Siljak-Yakovlev S., Souvannavong V., Sihachakr D. Somatic hybrids between *Solanum melongena* and *S. sisymbriifolium*, as a useful source of resistance against bacterial and fungal wilts. *Plant Sci.* 2003;164(5):849-861. doi 10.1016/S0168-9452(03)00075-X
- Cooper D.C. Macrosporogenesis and the development of the macrogametophyte of *Lycopersicon esculentum*. *Am J Bot.* 1931;18(9):739-748. doi 10.1002/j.1537-2197.1931.tb04945.x
- Flier W.G., Van Den Bosch G.B.M., Turkensteen L.J. Epidemiological importance of *Solanum sisymbriifolium*, *S. nigrum* and *S. dulcamara* as alternative hosts for *Phytophthora infestans*. *Plant Pathol.* 2003;52(5):595-603. doi 10.1046/j.1365-3059.2003.00922.x
- Foolad M.R. Genome mapping and molecular breeding of tomato. *Int J Plant Genomics.* 2007;2007(1):64358. doi 10.1155/2007/64358
- Gavrilenko T., Thieme R., Rokka V.M. Cytogenetic analysis of *Lycopersicon esculentum* (+) *Solanum etuberosum* somatic hybrids and their androgenetic regenerants. *Theor Appl Genet.* 2001;103(2):231-239. doi 10.1007/s001220100626
- Hajihassani A., Rutter W.B., Schwarz T., Woldemeskel M., Ali M.E., Hamidi N. Characterization of resistance to major tropical root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in *Solanum sisymbriifolium*. *Phytopathology.* 2020;110(3):666-673. doi 10.1094/PHYTO-10-19-0393-R
- Harberd D.J. A simple effective embryo culture technique for brassica. *Euphytica.* 1969;18:425-429. doi 10.1007/BF00397792
- Kapil R.N., Tiwari S.C. The integumentary tapetum. *Bot Rev.* 1978;44(4):457-490. doi 10.1007/BF02860847
- Kirov I., Divashuk M., Van Laere K., Soloviev A., Khrustaleva L. An easy “SteamDrop” method for high quality plant chromosome preparation. *Mol Cytogenet.* 2014;7(1):21. doi 10.1186/1755-8166-7-21
- Lindstrom E.W., Koos K. Cyto-genetic investigations of a haploid tomato and its diploid and tetraploid progeny. *Am J Bot.* 1931;18(6):398-410. doi 10.1002/j.1537-2197.1931.tb09599.x
- Piosik L., Ruta-Piosik M., Zenkteler M., Zenkteler E. Development of interspecific hybrids between *Solanum lycopersicum* L. and *S. sisymbriifolium* Lam. via embryo calli. *Euphytica.* 2019;215(2):31. doi 10.1007/s10681-019-2358-9
- Roth M., Florez-Rueda A.M., Griesser S., Paris M., Städler T. Incidence and developmental timing of endosperm failure in post-zygotic isolation between wild tomato lineages. *Ann Bot.* 2018;121(1):107-118. doi 10.1093/aob/mcx133
- Rubio F., Alonso A., Garcia-Martínez S., Ruiz J.J. Introgression of virus-resistance genes into traditional Spanish tomato cultivars (*Solanum lycopersicum* L.): effects on yield and quality. *Sci Hortic.* 2016;198:183-190. doi 10.1016/j.scienta.2015.11.025
- Ruzin S.E. Plant Microtechnique and Microscopy. Oxford University Press, 1999
- Sadashiva A.T., Hanson P., Reddy M.K., Ravishankar K.V., Prasad M., Prasanna H.C., Madhavi Reddy K., ... Kumar M., Kaushal A., Rai A.K., Jatav V., Bhat L. Breeding tomato (*Solanum lycopersicum* L.) for resistance to biotic and abiotic stresses. *J Hortl Sci.* 2017;12(2):91-105. doi 10.24154/jhs.v12i2.2
- Schindfessel C., De Storme N., Trinh H.K., Geelen D. Asynapsis and meiotic restitution in tomato male meiosis induced by heat stress. *Front Plant Sci.* 2023;14:1210092. doi 10.3389/fpls.2023.1210092
- Yerasu S.R., Gowda M.T., Krishna R., Kaur C., Singh S., Saha S., Kumar R. Development of interspecific hybrids through embryo rescue for heat-stable nematode resistance (*Mi-9* gene) from *Solanum arcanum* in tomato. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2023;154(3):703-711. doi 10.1007/s11240-023-02544-0

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 29.11.2025. После доработки 18.02.2026. Принята к публикации 23.03.2026.