

УДК: 635.64:575.2:631.527

**ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕНА *gs* (GREEN STRIPE) И ЭФФЕКТЫ ЕГО
НЕАЛЛЕЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ГЕНАМИ ПОВЫШЕННОЙ ПИГМЕНТАЦИИ
ПЛОДОВ ТОМАТА
А.В.Кузьоменский**

*Институт овощеводства и бахчеводства УААН (п/о Селекционное, Харьковская обл., Украина)
ovoch@intercomplect.kharkov.ua*

Выявлено, что ген *gs* не оказывает существенного влияния на содержание в плодах томата сухого вещества, сахаров, титруемых кислот, аскорбиновой кислоты и β -каротина. Биохимический эффект двойной гомозиготы *gs/gs//hp/hp* соответствует действию простой гомозиготы по гену *hp*, а в случае тройной рекомбинации *gs/gs//hp/hp/B^c/B^c* имеет место эффект неаллельного взаимодействия генов *hp* и *B^c* без видимого влияния со стороны аллеля *gs*.

Ключевые слова: *томат, мутантные гены, биохимические показатели.*

Введение

Оригинальную декоративную окраску плодов томата экспрессирует ген *gs*, определяющий наличие темно-зеленых продольно-прерывистых полос в эпидермисе незрелого плода, которые по мере созревания приобретают оранжево-золотистый оттенок. Темно-зеленые полосы у незрелых плодов появляются из-за длительного сохранения в эпидермисе хлорофилла (Жученко, 1973). В отличие от большинства мутантных генов, изменяющих окраску плода путем трансформации оттенка их мякоти, ген *gs* влияет на окраску плода посредством модификации расцветки эпидермиса. В этом отношении его влияние идентично гену *u*, определяющему розовую окраску плода вследствие экспрессии бесцветного эпидермиса. При этом сама мякоть плода не претерпевает каких-либо изменений. При данном механизме экспрессии гена *gs* можно ожидать, что в отсутствие плейотропного действия модификация биохимического состава эпидермиса плода не должна сопровождаться качественным изменением показателей всего плода. Есть сведения (Le Rosen et al., 1941, цит. по Жученко, 1973), что окраска мякоти и кожицы плодов томата генетически и химически не связаны. Однако согласно Ю.И. Авдееву (Авдеев, 1982), селекционные линии с геном *gs* имеют повышенное в 1,4–2,0 раза содержание β -каротина, в 1,3 раза – сахаров, и в 1,2 раза – сухого вещества по сравнению с обычными районированными сортами.

Цель наших исследований заключалась в изучении особенностей проявления гена *gs* и выявлении эффективности его использования для повышения качества плодов томата за счет эффектов неаллельного взаимодействия с генами повышенной пигментации плода.

Материал и методика

Исследования проведены в лаборатории селекции пасленовых растений Института овощеводства и бахчеводства УААН.

Для получения новых рекомбинантных генотипов выполняли парные скрещивания, где в качестве источника гена *gs* использовали сорта *Tigerella* (*gs, u*) и Перцевидный полосатый (*gs, u, d, el*). Источниками генов повышенной пигментации плода *hp* и *B^c* были формы Т-3627 (*hp, B^c*) и *Моріока 17* (*sp, hp, o, j-2*).

Для отбора генных рекомбинантов томата использовали оригинальную методику, основанную на эффекте неаллельных взаимодействий мутантных генов окраски по фенотипу листа, цветка и плода. В расщепляющихся популяциях $F_{2,3}$ отбирали генотипы, сочетающие признак гена *gs* – темно-зеленые радиальные полосы с симптомом повышенной пигментации незрелого плода и листьев для гена *hp* и оранжево-золотистой окраски венчика – для гена *B^c*. В последующих поколениях отбирали наиболее продуктивные растения, сочетающие комплекс хозяйственно-ценных признаков.

Исследования проводили параллельно в условиях открытого грунта и весенних необогреваемых стеклянных теплиц. Фенотипические наблюдения, морфо-биологическое описание, сопутствующие учеты и наблюдения вели согласно методическим рекомендациям ВАСХНИЛ (Методические указания ..., 1986) и методике проведения экспертизы сортов на разнокачественность, однородность и стабильность (Методика проведения ... , 2004).

Определение биохимических эффектов изучаемых комбинаций генов на содержание в плодах томата сухого вещества, титруемых кислот, общего сахара, аскорбиновой кислоты и β -каротина выполняли в аккредитованной лаборатории аналитических измерений ИОБ УААН под руководством В.Е.Барсуковой.

Результаты исследований обрабатывали по методике Б.А.Доспехова (Доспехов, 1985).

Результаты исследований

Предположение о наличии плейотропного эффекта гена *gs* на изучаемые биохимические показатели плода не подтвердилось. В результате исследований, выявлено, что ген *gs* не оказывает существенного влияния на содержание в плодах томата сухого вещества, сахаров, титруемых кислот, аскорбиновой кислоты и β -каротина (табл. 1.). Содержание анализируемых биохимических показателей колебалось в довольно широких пределах, однако, в отличие от данных других исследователей (Авдеев, 1982), оно зависело не столько от наличия гена *gs*, сколько от индивидуальных полигенных особенностей сорта/линии.

Для более детального изучения влияния гена *gs* на биохимические признаки плода проанализировано их проявление у селекционных линий томата, созданных от скрещивания источников гена *gs* с лучшими по комплексу хозяйственно-ценных признаков культурными сортами.

Первоначально, оценивая биохимические эффекты гена *gs* на основе изучения сортов *Tigerella* (*gs*) и Перцевидный полосатый (*gs*), мы склонялись к позиции других авторов (Авдеев, 1982) в отношении его влияния на содержание в плодах томата сухого вещества, сахаров и, в особенности, β -каротина. Однако последующая оценка новых *gs*-содержащих сортов (Фаршировочный, Тигрис) и селекционных линий томата с его содержанием полностью изменила это утверждение.

Установлено, что сорт *Tigerella*, используемый нами в качестве источника гена *gs*, имеет комплекс морфо-биологических признаков (высокая интенсивность роста, скороспелость, мелкоплодность – 40–48 г, высокие биохимические показатели плода), свидетельствующих о присутствии в его родословной полукультурных разновидностей томата, которые, как известно (Жученко, 1973), имеют определенные адаптивные и биохимические преимущества перед сортами культурных разновидностей. С целью создания более крупноплодных *gs*-генотипов, проведено скрещивание сорта *Tigerella* с крупноплодной, высокопродуктивной формой КДС-5, обладающей комплексом других хозяйственно-ценных признаков (гладкость и выравненность плодов, их высокая плотность, отсутствие прозелени). В расщепляющихся гибридных популяциях F_{2-3} были отобраны наиболее крупноплодные *gs*-генотипы, давшие в последующем начало новым селекционным линиям (рис. 1). Их изучение подтвердило факт нейтральности гена *gs* в отношении регуляции изучаемых биохимических показателей плода.

Селекционные *gs*-линии томата, полученные на основе гибридной комбинации *Tigerella* (*gs*) x КДС-5, характеризовались более низкими биохимическими показателями в сравнении с исходным сортом *Tigerella* (табл. 2). Полагаем, что более высокие биохимические показатели сорта *Tigerella* связаны с их оригинальной полигенной регуляцией, предположительно со стороны генетических факторов полукультурной геноплазмы. Тесное сцепление последних с полигенами мелкоплодности способствует снижению биохимических показателей крупноплодных *gs*-генотипов. Таким образом, на примере данной гибридной комбинации в очередной раз подтвержден факт, что увеличение массы плода, не связанное с использованием эффекта фасциации (ген *f*), а предусматривающее полигенное переопределение регуляции признака, ведет к снижению биохимических показателей плода.

В результате изучения эффектов неаллельного взаимодействия гена *gs* с генами повышенной пигментации плода *hp* выявлено, что линии, содержащие рекомбинацию генов *gs/gs/hp/hp*, характеризуются биохимическими эффектами, характерными для гомозиготы по гену *hp*, а именно – пониженным содержанием титруемых кислот – 0,32% (в среднем за два года исследований), повышенным содержанием аскорбиновой кислоты – 34,78 мг% и β -каротина – 0,28 мг% (табл. 3). По содержанию сухого вещества и сахаров существенных отличий не выявлено. Это позволяет утверждать, что ген *gs* не проявляет биохимической активности при неаллельном взаимодействии с геном *hp*.

Аналогичный эффект неаллельного взаимодействия имеет двойная гомозигота *gs/gs/hp/hp*, отобранная из гибридной комбинации Т-3627 (*hp*, B^{og}) x *Tigerella* (*gs*) (табл. 4). Носители этой рекомбинации характеризовались пониженным содержанием органических кислот – 0,30%, повышенным содержанием аскорбиновой кислоты – 37,19 мг% и β -каротина – 0,39 мг%. Существенное увеличение двух последних показателей, даже в сравнении с лучшей родительской формой по каждому из компонентов мы объясняем благоприятным сочетанием полигенных факторов генетической среды сорта *Tigerella* (предположительно имеющих полукультурное происхождение), с одной стороны, и положительным эффектом высокопигментной мутации *hp*, активизирующей биогенез комплекса каротиноидов и витаминов, с другой. Достаточно низкое содержание β -каротина (0,15 мг%) у высокопигментной формы Т-3627 связано с присутствием аллеля B^c , который как в простой гомозиготе, так и при неаллельном взаимодействии с геном *hp* увеличивает содержание ликопина и уменьшает уровень β -каротина (Жученко, 1973). Этот эффект полностью сохранялся и в тройной гомозиготе *gs/gs/hp/hp/B^c/B^c* (табл. 4). Так, среди отобранных рекомбинантов гибридной комбинации Т-3627 (*hp*, B^c) x *Tigerella* (*gs*) выделена тройная гомозигота *gs/gs/hp/hp/B^{og}/B^{og}*, имеющая, в отличие от дигомозиготы *gs/gs/hp/hp*, более высокое содержание ликопина (визуально) (рис. 2) и более низкое, почти в два раза, содержание β -каротина на уровне 0,13 мг%. При этом полностью сохраняла эффект пониженной кислотности и увеличенного содержания аскорбиновой кислоты.

Таким образом, выявлено, что двойная гомозигота $gs/gs//hp/hp$ по биохимическому эффекту равнозначна действию простой гомозиготы по гену hp , а тройная рекомбинация $gs/gs//hp/hp//B^c/B^c$ сохраняет эффект неаллельного взаимодействия генов hp и B^c без видимого влияния со стороны аллеля gs . При этом отмечено, что визуальное фенотипическое проявление гена gs , проявляющееся в виде золотистых штрихов, было менее выражено на фоне гена hp и еще менее – на фоне генов hp и B^c , т.е. по силе визуальной фенотипической выраженности изученные генотипы следует расположить в следующем порядке: $gs/gs > gs/gs//hp/hp > gs/gs//hp/hp//B^c/B^c$ (рис. 1–2).

Анализируя практическую ценность полученных селекционных линий томата, содержащих изученные рекомбинации генов, следует отметить, что для каждой из них выделены перспективные высокопродуктивные генотипы, представляющие интерес для последующего селекционного процесса (табл. 5). Так, в гибридной комбинации Перцевидный полосатый x Мориока 17 отобраны селекционные линии томата, содержащие гомозиготу по двум генам $gs/gs//hp/hp$, существенно превышающие по продуктивности и скороспелости исходный высокопигментный сорт Мориока 17. Плоды полученных линий отличаются выравненностью, высокой плотностью и ярко-красной окраской мякоти, имеют яйцевидную (o) (рис. 3) или цилиндрическую (el) (рис. 4) форму, массой 60–90 г.



Рис. 1. Плоды селекционной линии №271 F₄ (Tigerella x КДС-5) (gs, u)

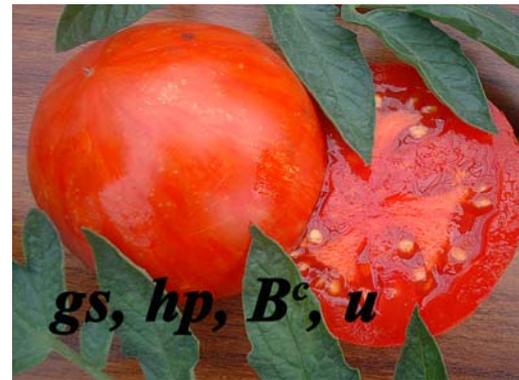


Рис. 2. Плоды селекционной линии №266 F₄ (Т-3627 x Tigerella) (gs, hp, B^c, u)



Рис. 3. Плоды селекционной линии №139 ²/₁ F₅ (Перцевидный полосатый x Мориока 17) ($gs, hp, o, u, j-2$)



Рис. 4. Плоды селекционной линии №141 ²/₃ F₅ (Перцевидный полосатый x Мориока 17) (gs, hp, el, u)

Таблица 1.

Биохимические показатели сортов томата с геном *gs*

Название	Гены	Сухое вещество, %	Сахар, %	Кислотность, %	Аскорбиновая кислота, мг%	β -каротин, мг%
Tigerella	<i>gs, u</i>	5,80	4,41	0,45	28,09	0,36
Перцевидный полосатый*	<i>gs, u, d, el</i>	5,68	4,21	0,55	22,25	0,28
Тигрис	<i>gs, u</i>	4,75	3,08	0,37	28,14	0,21
Фаршировочный	<i>gs, u, Spf</i>	4,70	3,44	0,32	21,56	0,25
КДС-5-st	<i>u</i>	4,44	2,81	0,34	16,40	0,15
Caruso-st	<i>u</i>	5,28	3,22	0,34	12,67	0,12
НСР _{0,5}		0,32	0,21	0,05	2,07	0,02

Примечание. * – далее в таблицах П.П.

Таблица 2.

Биохимические показатели селекционных линий томата с геном *gs*

№№	Название, происхождение	Гены	Сухое вещество, %	Сахар, %	Кислотность, %	Аскорбиновая кислота, мг%	β -каротин, мг%
39	Tigerella	<i>gs, u</i>	5,55	4,15	0,43	28,67	0,26
103	КДС-5-st	<i>u</i>	4,44	2,81	0,34	16,40	0,15
270 _{1/2}	F ₄ (Tigerella x КДС-5)	<i>gs, u</i>	4,72	3,56	0,45	21,09	0,10
271 _{2/3}	F ₄ (Tigerella x КДС-5)	<i>gs, u</i>	4,27	3,23	0,30	22,15	0,17
272 _{2/1}	F ₄ (Tigerella x КДС-5)	<i>gs, u</i>	4,67	3,50	0,30	25,18	0,12
273 _{1/n}	F ₄ (Tigerella x КДС-5)	<i>gs, u</i>	4,97	3,62	0,31	23,36	0,28
НСР _{0,5}			0,28	0,18	0,04	2,02	0,02

Таблица 3.

Биохимические показатели плодов томата мутантных генотипов *gs/gs//hp/hp*

№№	Название, происхождение	Гены	Сухое вещество, %	Сахар, %	Кислотность, %	Аскорбиновая кислота, мг%	β-каротин, мг%
2004 г.							
89 ^{1/2}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, o, j-2, u</i>	5,45	3,47	0,28	42,10	0,34
89 ^{1/4}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, j-2, u, el</i>	5,45	3,44	0,36	36,97	0,38
90 ^{2/1}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, sp, u, el</i>	4,55	3,04	0,28	26,89	0,36
91 ^{1/2}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u</i>	5,25	3,23	0,28	32,37	0,24
91 ^{1/п}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, o</i>	5,55	3,50	0,32	36,26	0,31
91 ^{2/1}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u</i>	5,60	3,56	0,26	33,61	0,37
92 ^{2/2}	F ₄ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, d, o, u</i>	4,15	2,95	0,30	30,60	0,18
55	П.П.	<i>gs, u, d, el</i>	5,19	3,66	0,42	20,33	0,18
23	Morsoka 17	<i>hp, sp, o, j-2</i>	5,42	3,46	0,31	33,10	0,26
Среднее		<i>hp, gs</i>	5,30	3,37	0,30	34,11	0,31
2005 г.							
139 ^{2/п}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, o</i>	5,42	3,83	0,35	36,41	0,25
139 ^{2/1}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, o</i>	5,02	3,76	0,40	34,74	0,27
140 ^{1/2}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, el</i>	6,46	3,90	0,30	34,31	0,27
141 ^{1/2}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, o</i>	4,72	3,69	0,27	35,50	0,32
144 ^{1/3}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, o</i>	4,62	3,62	0,29	37,17	0,16
145 ^{1/4}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, o</i>	4,95	3,28	0,32	31,19	0,14
199 ^{2/2}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, d</i>	4,57	3,62	0,33	40,05	0,17
199	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, d</i>	4,70	3,44	0,34	34,25	0,30
55	П.П.	<i>gs, u, d, el</i>	5,09	3,96	0,45	22,13	0,16
48 ^{2/п}	Morioka 17	<i>sp, hp, o, j-2</i>	4,87	3,83	0,34	26,55	0,25
Среднее		<i>hp, gs</i>	5,06	3,64	0,33	35,45	0,24
Среднее за 2004-2005 гг.		<i>hp, gs</i>	5,18	3,51	0,32	34,78	0,28

Биохимические показатели плодов томата мутантных генотипов *gs/gs//hp/hp*

Таблица 4.

№№	Название, происхождение	Гены	Сухое вещество, %	Сахар, %	Кислотность, %	Аскорбиновая кислота, мг%	β-каротин, мг%
39	Tigerella	<i>gs, u</i>	5,55	4,15	0,43	28,67	0,26
46	T-3627	<i>hp, B^c</i>	4,61	3,18	0,34	33,11	0,15
266 _{1/2}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, B^c, u</i>	4,57	3,62	0,30	39,14	0,13
266 _{2/1}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	5,70	3,83	0,41	42,51	0,38
267 _{1/1}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	4,71	3,33	0,32	34,62	-
267 _{2/4}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	4,52	3,50	0,32	32,77	0,52
269 _{2/1}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	4,32	3,18	0,34	38,84	0,28
Среднее		<i>hp, gs</i>	4,79	3,46	0,35	37,19	0,39
Среднее		<i>hp, gs, B^c</i>	4,57	3,62	0,30	39,14	0,13

Продуктивность лучших селекционных линий томата с геном *gs*

Таблица 5.

№№	Название, происхождение	Гены	Продуктивность, кг/растения	Масса плода, г	Вегетационный период, дней
39	Tigerella	<i>gs, u</i>	2,41	43	97
46	T-3627	<i>hp, B^c</i>	0,99	142	128
266 _{1/2}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, B^c, u</i>	1,40	56	108
267 _{1/1}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	1,45	58	112
267 _{2/4}	F ₄ (T-3627 x Tigerella)	<i>hp, gs, u</i>	1,55	62	106
55	Перцевидный полосатый	<i>gs, u, d, el</i>	1,16	97	114
48	Morioka 17	<i>sp, hp, o, j-2</i>	0,72	45	118
139 _{2/n}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, o</i>	1,34	48	112
140 _{1/2}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, j-2, el</i>	1,30	52	110
144 _{1/3}	F ₅ (П.П. x Morioka 17)	<i>hp, gs, u, o</i>	1,40	56	114
HCP _{0,5}			0,20	8	5

Высокой продуктивностью (1,40–1,55 кг/раст.) и привлекательной *gs*-окраской плода в сочетании с высокими биохимическими показателями отличались селекционные линии, созданные на основе гибридной комбинации T-3627 x Tigerella. Особенно необходимо выделить линию №266 ½ с наиболее высоким содержанием ликопина (визуально) (см. рис. 3). Плоды полученных линий наиболее пригодны для консервирования и переработки на томатопродукты.

Выводы

Выявлено, что визуальное изменение окраски плода, экспрессируемое геном *gs* путем модификации расцветки эпидермиса, не сопровождается изменением таких биохимических показателей плода, как содержание сухого вещества, сахаров, титруемых кислот, аскорбиновой кислоты и β -каротина. При этом более высокий уровень пигментации плода (*gs/gs/hp/hp*, *gs/gs/hp/hp/B^c/B^c*) ингибирует визуальное проявление *gs*-полос. Полученные результаты свидетельствуют о низкой биохимической активности гена *gs*. Таким образом, аналогично гену *u*, детерминирующему бесцветный эпидермис плода, ген *gs* представляет интерес лишь для создания экзотических любительских сортов с декоративной окраской плода, хотя не исключено, что при неаллельном взаимодействии он может оказывать положительное модифицирующее влияние на эффекты других мутантных генов.

Список литературы

Жученко А.А. Генетика томатов. – Кишинев: Штиинца, 1973. – 664с.

Авдеев Ю.И. Селекция томатов. – Кишинев: Штиинца, 1982. – 284с.

Методические указания по селекции сортов и гибридов томата для открытого и защищенного грунта. – М.: ВАСХНИЛ, 1986. – 112с.

Методика проведення експертизи сортів на відмінність, однорідність та стабільність (ВОС) (овочеві, баштанні культури та картопля) // Охорона прав на сорти рослин. – Т.1., Ч.2. – 2004. – 252с.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 350с.

ОСОБЛИВОСТІ ПРОЯВУ ГЕНА *gs* (GREEN STRIPE) ТА ЕФЕКТИ ЙОГО НЕАЛЛЕЛЬНОЇ ВЗАЄМОДІЇ З ГЕНАМИ ПІДВИЩЕНОЇ ПІГМЕНТАЦІЇ ПЛОДІВ ТОМАТУ

О.В.Кузьоменський

Виявлено, що ген *gs* суттєво не впливає на вміст в плодах томата таких біохімічних компонентів, як суха речовина, цукри, титровані кислоти, аскорбінова кислота і β -каротин. Біохімічний ефект подвійної гомозиготи *gs/gs/hp/hp* відповідав дії простої гомозиготи за геном *hp*, а у потрійній рекомбінації *gs/gs/hp/hp/B^c/B^c* мав місце ефект неаллельної взаємодії генів *hp* і *B^c* без видимого впливу з боку алеля *gs*.

Ключові слова: *томат, мутантні гени, біохімічні показники.*

PECULIARITIES OF *gs* (GREEN STRIPE) GENE MANIFESTATION AND EFFECTS OF ITS UNALLELIC INTERACTION WITH GENES OF TOMATO FRUIT INCREASED PIGMENTATION

A.V.Kuzemenskiy

It is revealed that *gs* gene does not influence considerably on the content of such biochemical components as dry matter, sugars, titrated acids, ascorbic acid and β -carotene in tomato fruits. The biochemical effect of the double homozygote *gs/gs/hp/hp* corresponded to the action of a simple homozygote by the gene *hp* and in the triple recombination *gs/gs/hp/hp/B^c/B^c* there was an effect of unallelic interaction of the genes *hp* and *B^c* without available influence on the side of *gs* allele.

Key words: *tomato, mutant genes, biochemical indexes.*

Представлено О.І.Онищенком

Рекомендовано до друку Є.Е.Перським