

## ... ГЕНЕТИКА ...

УДК: 635.64: 575.2

### ЭКСПРЕССИВНОСТЬ МУТАНТНЫХ ГЕНОВ В ГЕТЕРОЗИГОТЕ И ЕЁ ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ ТОМАТА А.В.Куземенский, Л.Ю.Надточий

*Институт овощеводства и бахчеводства УААН (п/о Селекционное, Харьковская обл.)*

Выявлены особенности проявления мутантных генов в гетерозиготе, позволяющие повысить эффективность селекционного процесса. Показано, что мутантные гены имеют промежуточное проявление в  $F_1$ , что определяет эффективность их использования в гетерозисной селекции томата.

Ключевые слова: *томат, мутантные гены, гетерозигота, рецессивные признаки.*

#### Введение

Генные мутации, полученные разными способами, все чаще находят практическое применение в селекционных исследованиях многих сельскохозяйственных культур. Их действие проявляется за счет синтеза новых, нетрадиционных, чаще дефектных ферментов, нарушающих всю цепь последующих преобразований, лишая при этом клетку способности синтезировать то или иное вещество. При этом рецессивный фенотип большинства мутаций формируется в результате полной неспособности мутантных генов обеспечить синтез функционального фермента (Уотсон, 1967). В гетерозиготной клетке обычно присутствует одна нормальная копия гена (доминантный аллель), а значит, вырабатывается определенное количество фермента, необходимое для нормального развития признака, что и определяет доминантный характер аллелей дикого типа по отношению к соответствующим рецессивным аллелям мутантного происхождения. Однако эта тенденция не всегда правомерна и многие мутантные гены вызывают промежуточное, частичное проявление признака в гетерозиготе (Куземенский, 2000).

Цель наших исследований заключена в изучении особенностей проявления мутантных генов в гетерозиготе и возможности их практического использования для повышения эффективности селекционного процесса в связи с проблемой гетерозиса.

#### Материалы и методы

Исследования проведены в лаборатории селекции пасленовых растений Института овощеводства и бахчеводства УААН. Исходным материалом служили мутантные формы томата коллекции ВНИИССОК (предоставленные Н.И.Бочарниковой) и селекционный материал лаборатории селекции пасленовых растений ИОБ УААН. Описание мутантных генов представлено в каталоге Н.И.Бочарниковой, В.М.Козловой (1992) «Мутантные формы томатов».

При оценке признаков использованы методические рекомендации ВИР (Методические указания ..., 1974) и ВАСХНИЛ (Методические указания ..., 1986). Морфо-биологическое описание осуществляли по классификатору СЭВ (Международный классификатор ..., 1986).

Биохимические анализы на содержание в плодах томата сухого вещества, сахаров, аскорбиновой кислоты,  $\beta$ -каротина и титруемой кислотности проведены в аккредитованной лаборатории аналитических измерений ИОБ УААН под руководством В.Е.Барсуковой

Статистическую обработку данных проводили по методике Б.А.Доспехова (1979).

#### Результаты и их обсуждение

В процессе изучения мутантных форм томата нами выявлен ряд рецессивных генов, проявляющих экспрессию в гетерозиготе. Промежуточное проявление признаков выявлено у мутантного гена *тс* (увеличенные до размера листочков чашелистики). Гетерозиготные по этому гену формы имели чашелистики увеличенного типа, значительно крупнее обычных, что имеет четкое фенотипическое проявление. Штамбовый тип растения, ген *d* (все части растения укорочены; листья темные, морщинистые, более мощные), в гетерозиготном состоянии способствует увеличению мощности и компактности растений, у таких гибридов листья более плотные, темно-зеленые с повышенной гофрированностью. О частичном проявлении признака штамбовости в  $F_1$  впервые было отмечено в исследованиях Н.И.Чулкова (1968).

Промежуточное проявление в  $F_1$  характерно и для гена *I-2* (преждевременное пожелтение листьев). Гибриды, гетерозиготные по гену *I-2*, характеризуются незначительной желтой каймой по краю листа с проявлением слабого желтого оттенка на более взрослых листьях, однако, при этом не наблюдалось их полного пожелтения, как у гомозиготы *I-2/I-2*.

Мутантный ген *s* (сложное соцветие) в гетерозиготе способствует увеличению количества цветков в соцветии, что проявляется в формировании соцветий промежуточного и сложного типа. Это способствовало проявлению эффекта гетерозиса по признаку количества плодов на растении у гибридов  $F_1$ , гетерозиготных по этому гену. Выявленный эффект имели многие гибридные комбинации  $F_1$ , полученные с участием мутантной формы Мо 504 (*s/s*), которые превысили другие гибриды как по величине эффекта гетерозиса, так и по абсолютному проявлению этого признака (Куземенский и др., 2001). Однако, промежуточное проявление гена *s* наблюдалось не во всех гибридных комбинациях. У некоторых данный эффект был не выражен либо имел нестабильное проявление (образуются как простые, так и промежуточные соцветия на одном растении), и при этом выраженность самого признака (промежуточный фенотип) имеет более широкие рамки варьирования, что характерно и для других мутантных генов. Таким образом, эффект промежуточного проявления гена, в отличие от гомозиготного, менее стабилен и более подвержен влиянию генотипической среды, что характеризует более широкую норму реакции его фенотипа.

Промежуточное проявление характерно для многих мутантных генов, детерминирующих окраску плода. Так, в настоящее время при создании коммерческих гибридов  $F_1$  довольно широко используется промежуточный эффект лежкости генов *nor*, *rin*, *alc*, которые ингибируют процессы созревания плодов у томата. Гибриды  $F_1$ , гетерозиготные по этим генам, образуют плоды нормальной ярко-красной окраски, но отличаются более высокой их плотностью, лёжкостью и транспортабельностью (McGlasson et al., 1983; Гавриш, Авилова, 1987; Ерьоменко та ін., 2001; Цэрану и др., 2004). Наиболее высокую плотность и лёжкость плодов имеют гибриды от скрещиваний с носителями гена *alc*. Плоды таких растений характеризуются продолжительным созреванием, у них более длительно протекает фаза молочно-бурой спелости, вследствие чего они достигают полного созревания на 5–7 дней позже, чем формы с обычным генотипом. Позволяя существенно повысить пороговые значения эффекта лежкости и транспортабельности плодов, действие этих генов оказалось весьма ценным при создании гетерозисных гибридов томата, предназначенных для длительного хранения – Рефлекс (*rin/rin<sup>+</sup>*), Картуш (*nor/nor<sup>+</sup>*), Вердикт (*nor/nor<sup>+</sup>*), Рококо (*nor/nor<sup>+</sup>*), Инстинкт (*rin/rin<sup>+</sup>*), Мастер (*rin/rin<sup>+</sup>*), Самара (*rin/rin<sup>+</sup>*), Интуиция (*rin/rin<sup>+</sup>*), Орко (*rin/rin<sup>+</sup>*), Рамзай (*rin/rin<sup>+</sup>*), Ля-ля-фа (*rin/rin<sup>+</sup>*), Блюз (*nor/nor<sup>+</sup>*), Пилигрим (*nor/nor<sup>+</sup>*) и др.

Допуская возможность промежуточного проявления рецессивных генов, Дж.Уотсон считал (Уотсон, 1967), что это происходит вследствие снижения концентрации активного фермента, поскольку он синтезируется в гетерозиготе лишь одним аллелем. Однако, есть данные (Тихомирова, 1990), что даже незначительного количества активного фермента оказывается достаточно для осуществления реакции, несмотря на то, что его меньше нормы. Однако вполне вероятно, что не всякую мутацию, особенно приводящую к глубокой депрессии, можно компенсировать присутствием одного нормального аллеля. В этой связи, мы полагаем, что в случае, когда активного фермента, вырабатываемого одним аллелем, оказывается действительно недостаточно и проявления нормального признака в гетерозиготе не происходит, мутантные гены характеризуются как доминантные или полудоминантные. Хотя даже известные для томата доминантные мутантные гены в гетерозиготе имеют скорее промежуточное, чем доминантное проявление. Так, гетерозигота по гену *Wo<sup>m</sup>* (все части растения сильно опушены), менее опушена, чем гомозигота – *Wo<sup>m</sup>/Wo<sup>m</sup>*, гетерозигота по гену *B* (мякоть плода оранжевая за счёт повышенного содержания  $\beta$ -каротина), в отличие от мутантной гомозиготы *B/B*, имеет не оранжевую мякоть плода, а красно-оранжевую, что связано с меньшим содержанием  $\beta$ -каротина. Как видно из данных табл. 1, гибриды, гетерозиготные по гену *B*, в среднем содержали 0,53 мг/%  $\beta$ -каротина против 1,38 мг/% у исходных форм с гомозиготой *B/B*.

Тот факт, что в гетерозиготе работают оба аллеля, подтверждает и эффект дозы гена, установленный Soost на гене *Wo* (повышенная опушенность) (Soost, 1953, цит. по Жученко, 1973) и Stetler на гене *La* (ланцетовидные листья) (Stetler, 1963, 1964, цит. по Жученко, 1973), которые показали, что степень выраженности этих признаков определяется количеством мутантных аллелей в генотипе тетраплоидного растения томата. Более мощный рост и развитие полиплоидов многих культур, на наш взгляд, также связано с увеличением синтеза активных ферментов, что тоже есть следствием эффекта дозы гена.

Есть также мнение (Краевой, Литвиненко, 1969), что явление гетерозиса у томата объясняется тем, что вследствие гибридизации у гетерозиготных растений образуются гибридные ферменты, которые и обеспечивают, при прочих благоприятных условиях, явление гетерозиса. Допуская тот факт, что в гетерозиготе работают оба аллеля, и каждый из них продуцирует свой фермент,

очевидно, что любой гетерозиготный организм будет иметь более разнокачественный ферментный состав, а это, вероятно, и позволяет ему более мобильно реагировать на изменчивость факторов окружающей среды и стабильно сохранять высокое проявление признака в более широком диапазоне лимитирующих факторов. Таким образом, увеличение мощности и жизнеспособности растительных организмов можно связывать как с качественным, так и с количественным ферментным составом гибридов F<sub>1</sub>.

**Таблица 1.**  
**Биохимические показатели высококароотиновых сортов и гибридов томата (2002–2003 гг.)**

Сорт, гибрид	Генотип	Сухое вещество, %	Сахар, %	Кислотность, %	Аскорбиновая кислота, мг %	$\beta$ -каротин, мг %
Очарование	<i>V/V</i>	4,22	2,89	0,46	17,82	0,87
КДС-5	<i>V<sup>+</sup>/V<sup>+</sup></i>	4,24	2,81	0,44	14,40	0,11
F <sub>1</sub> (Очарование × КДС-5)	<i>V/V<sup>+</sup></i>	4,25	2,87	0,45	16,61	0,33
Дружба	<i>V/V</i>	4,37	3,13	0,40	26,09	1,65
Лагидный	<i>V<sup>+</sup>/V<sup>+</sup></i>	4,17	2,61	0,48	21,95	0,27
F <sub>1</sub> (Дружба × Лагидный)	<i>V/V<sup>+</sup></i>	4,47	3,18	0,47	26,01	0,55
Барон	<i>V/V</i>	4,72	2,83	0,44	22,39	1,62
Robot	<i>V<sup>+</sup>/V<sup>+</sup></i>	5,22	2,95	0,47	24,29	0,14
F <sub>1</sub> (Robot × Барон)	<i>V/V<sup>+</sup></i>	5,24	3,15	0,45	23,75	0,70
Среднее	<i>V/V</i>	4,44	2,95	0,43	22,10	1,38
	<i>V<sup>+</sup>/V<sup>+</sup></i>	4,54	2,79	0,46	20,21	0,17
	<i>V/V<sup>+</sup></i>	4,65	3,07	0,46	22,12	0,53
HCP <sub>0,5</sub>		0,44	0,22	0,04	6,02	0,23

Мы допускаем, что в результате мутаций могут возникать и новые активные формы ферментов, приводящие не к утрате, а приобретению ранее не известных для культуры признаков и свойств. Вероятно, что в отличие от явно дефектных мутантных нарушений, возникающих вследствие отсутствия какого-либо нормального фермента, мутации с активным действием, т.е. приводящие к функциональной переорганизации физиологических процессов, имеют более высокий уровень жизнеспособности. Для культуры томата примерами таких генов являются *hp*, *V*, *dg*, *d*, *mc*, *nor*, *alc*, *rin*, *gs* и другие. Так, обратимся к гену *V*, который является, пожалуй, наиболее изученным в данной серии генов. Результат его действия – образование  $\beta$ -каротина из ликопина, т.е. данный ген синтезирует фермент, обуславливающий последующее превращение ликопина в  $\beta$ -каротин.

По характеру фенотипических преобразований возникающие мутации условно можно разделить на дефектные и активные. Если первые являются следствием отсутствия какого-либо активного фермента, то вторые, наоборот, происходят в результате возникновения новой формы активного фермента, изменяющего или продолжающего цепь последующих преобразований. Прослеживается тенденция, что именно активные мутации имеют уловимое промежуточное проявление в гетерозиготе, где оба аллеля продуцируют свой продукт независимо друг от друга. Мы говорим уловимое, потому что представление о характере доминирования зависит также и от того, как и на каком уровне оценивается экспрессия гена. В качестве примера рассмотрим гетерозиготу по признаку жёлтой окраски плода у томата – ген *r*. Его доминантный аллель – *r<sup>+</sup>* отвечает за синтез активного продукта (фермента), способствующего нормальному образованию каротиноидов в плодах при их созревании, и в частности ликопина, который придаёт плодам красную окраску. Продукт, экспрессируемый рецессивным аллелем *r*, – дефектный фермент, который приводит к нарушению синтеза ликопина, что и определяет желтую окраску плодов, гомозиготных по данному аллелю (*rr*). В гетерозиготе (*rr<sup>+</sup>*) работают оба аллеля, и активного фермента синтезируется меньше, как следствие, ликопина образуется тоже меньше, т.е. на молекулярном уровне доминирование следует считать неполным, а проявление гена промежуточным. Однако количества ликопина, несмотря на то, что его меньше нормы, оказывается достаточно, чтобы плоды имели нормальную красную окраску, и доминирование этого признака рассматривается как полное, а мутантный ген характеризуется как рецессивный.

Подобное проявление присуще и другим мутантным генам, влияющим на окраску плода. Так, на примере генов лежкости *nor*, *rin*, *alc* нами установлено (Кузьоменский, 2006), что эффект двойной гетерозиготы может равняться эффекту простой гомозиготы одного из них. Изучение эффектов взаимодействия генов лежкости в гетерозиготе позволило установить их кумулятивный эффект на

созревание и окраску плода, что полностью подтверждается характером расщепления в  $F_2$  (табл. 2). Так, на серии гибридных комбинаций установлено, что в дигетерозиготе  $alc/alc^+//nor/nor^+$  отсутствует межгенная комплементация, приводящая к реверсии нормальной окраски плода. Такие гибриды  $F_1$  имели оригинальный фенотип, у которого плоды не достигали полной зрелости (красной окраски), но, в отличие от гена  $alc$ , имели более выраженный красный оттенок. Фенотип дигетерозиготы  $alc/alc^+//nor/nor^+$  отражает собой эффект кумулятивной полимерии (Лобашев, 1969), изомерии (Глазко, Глазко, 2001) или, в терминах количественной генетики, аддитивного межгенного взаимодействия (Авдеев, 2003), при котором отсутствие двух доминантных гомозигот приводит к снижению пигментации плода и задержке его созревания.

Таблица 2.

## Характер расщепления по признаку окраски плода (2004–2005 гг.)

Популяция $F_2$	Количество учетных растений, шт.	Расщепление по окраске плода (красный : долгозревающий)		Критерий $\chi^2_{5:11}$
		теоретическое	фактическое	
№180 ( <i>nor</i> ) × Неваляшка ( <i>alc</i> )	120	37,5 : 82,5	32 : 88	1,174
Cornel-111 ( <i>alc</i> ) × №180 ( <i>nor</i> )	94	30 : 66	25 : 71	1,212
Неваляшка ( <i>alc</i> ) × Барс ( <i>nor</i> )	132	40 : 88	32 : 96	2,327
$\chi^2_{\text{теор. } 5:11}$				3,841

Выявленные особенности неаллельного взаимодействия генов лежкости открывают дополнительные возможности селекции, так как позволяют расширить генетический потенциал гетерозиготы. Аналогичный тип межгенного взаимодействия мутантных гетерозигот по генам *dr*, *dg*, *hp*, *hp*<sub>1</sub>, *hp*<sub>2</sub> выявлен в исследованиях Т. Mochizuki (Mochizuki, 1995). Исходя из этого, автор делает предположение об аллельности генов *dr*, *hp*<sub>1</sub>, *hp*<sub>2</sub>, *dg* (некартированных), по отношению к *hp*. В нашем случае мы имеем дело с генами *alc* и *nor*, локализованными в 10 хромосоме (находятся на расстоянии 10 кроссоверных единиц), поэтому их аллельность исключается.

Дигетерозигота  $nor/nor^+//rin/rin^+$  также характеризуется отсутствием реверсии, хотя её действие имело менее выраженный промежуточный эффект, приводящий к формированию выраженного долгозревающего фенотипа, как и в случае с гетерозиготой  $alc/alc^+//nor/nor^+$ . Плоды гетерозиготы  $nor/nor^+//rin/rin^+$  отличаются замедленным и неполным созреванием, что проявилось в сдержанном покраснении их плодов, которые не достигали ярко-красной окраски.

Таким образом, взаимодействие генов лежкости *alc*, *nor* и *rin* происходит по типу кумулятивной полимерии, особенность которого заключается в том, что альтернативно наследуемые гены, вследствие сочетания межаллельного и межгенного аддитивного взаимодействия, демонстрируют количественный тип изменчивости признака. При этом каждый из аллелей в определенной степени выражен в фенотипе, что при расщеплении в  $F_2$  определяет биномиальный характер кривой изменчивости данного признака.

При оценке ингибирующего эффекта генов лежкости в гомо- и гетерозиготном состоянии по содержанию  $\beta$ -каротина в плодах томата более 20 различных гибридных комбинаций выявлено, что дигетерозигота  $alc/alc^+//nor/nor^+$  соответствует, а дигетерозиготы  $nor/nor^+//rin/rin^+$  и  $alc/alc^+//rin/rin^+$  даже превышают эффект простых гомозигот по генам *alc* и *nor* (рис. 1). Это позволило по силе ингибирования процессов созревания расположить двойные гетерозиготы в следующем порядке:  $alc/alc^+//nor/nor^+ > nor/nor^+//rin/rin^+ > alc/alc^+//rin/rin^+$ . Взаимодействие генов лежкости *alc*, *nor* и *rin* в гетерозиготе является наиболее ярким фактом, подтверждающим эффект промежуточного действия генов в гетерозиготе, многочисленные случаи которого неоднократно были отмечены в литературе и нашей практике. Одновременно представленные примеры демонстрирует, что даже незначительные изменения, связанные с промежуточным эффектом проявления мутантных генов, способны приводить к формированию новых, фенотипически более выраженных признаков, путем взаимодействия нескольких однонаправленных генов, при котором они усиливают эффекты друг друга.

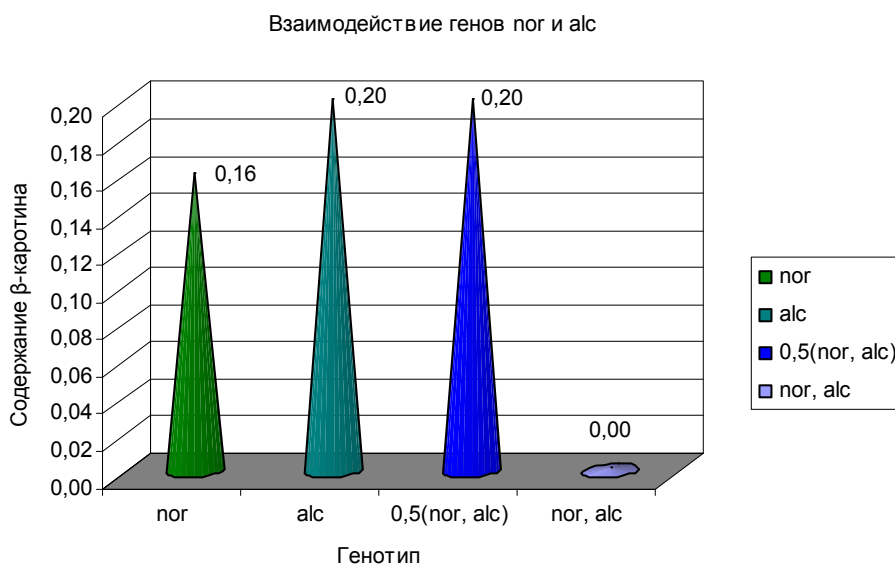
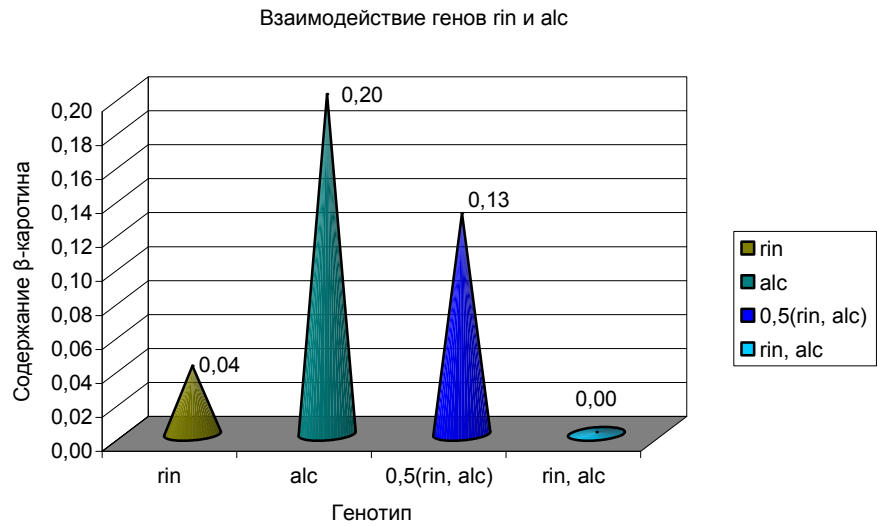
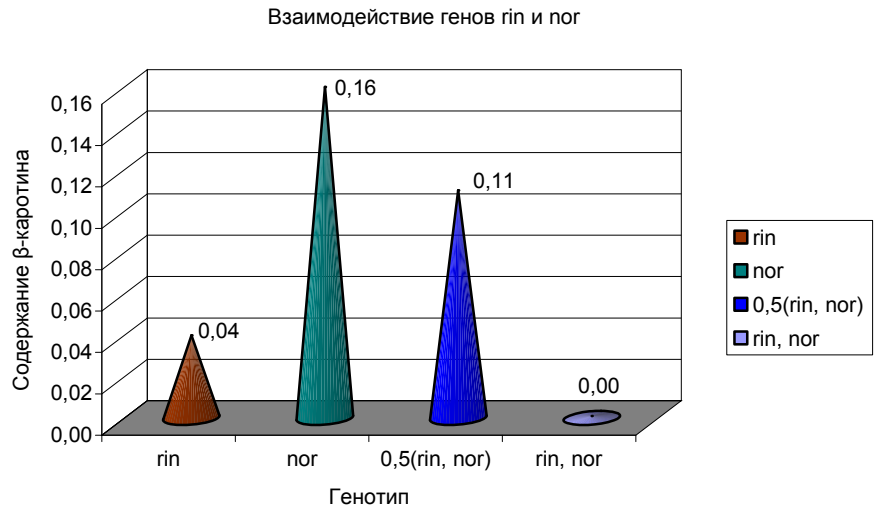


Рис. 1. Влияние генов лёжкости на содержание β-каротина в плодах томата

Представленные факты дают основание полагать, что большинство мутантных генов в гетерозиготе проявляют свое действие, однако, поскольку большинство из них продуцируют неактивную форму фермента, не позволяющую им конкурировать с диким аллелем, их эффективность может быть выявлена лишь на молекулярном уровне. При этом морфологический фенотип гетерозиготных форм, как правило, не претерпевает существенных, визуально уловимых изменений, что и определяет рецессивный характер таких генов. Именно поэтому промежуточное проявление впервые было выявлено у мутантных генов, детерминирующих биохимические качества и свойства плодов, – *hp*, *gs*, *og<sup>c</sup>*, *B*, *rin*, *nor*, *alc* и др. (Жученко, 1973). Большинство же известных мутантов детерминируют явные морфологические отклонения, оцениваемые лишь визуально, что не даёт ни малейшего представления обо всех тех сложных физиологических и биохимических изменениях, которые происходят на пути реализации генетических различий у фенотипа.

Гетерозиготы некоторых мутантных генов оказывают существенное влияние и на проявление количественных признаков растений, о чём свидетельствуют многочисленные факты моногенного гетерозиса (Беляев и др., 1968; Шумный и др., 1982). Доказано, что гетерозиготное состояние по ряду мутантных генов определяет существенные преимущества по отдельным хозяйственно-ценным признакам в сравнении с гомозиготами по обоим аллелям. D.F.Jones (1945) отмечал, что возникновение гетерозисного эффекта у гибридов зависит от природы генов и не является результатом гетерозиготности самой по себе. Наиболее склонны к этому мутантные гены с ярко выраженным плейотропным действием.

Многочисленные исследования (Беляев и др., 1968; Вершинин, 1979; Шумный и др., 1982) свидетельствуют о том, что наиболее часто эффект устойчивого моногибридного гетерозиса отмечается по мутантным генам, которые в гомозиготе дают сильный эффект депрессии, проявляющийся прежде всего в снижении мощности и жизнеспособности растений. Довольно часто эффект гетерозиса наблюдается при гетерозиготности по генам, контролирующим такую важную функцию, как образование хлорофилла, или по генам карликовости.

В наших исследованиях выявлен моногибридный гетерозис при скрещивании естественной хлорофилльной мутации томата типа *wv* (молодые листья хлоротичные, сохраняют белую пятнистость позже) с исходной формой – сортом *Grande*. Изучение процесса развития нормальных и мутантных растений показало, что кривая роста хлорофилльного мутанта отклоняется от кривой роста нормальных растений. Она имеет более пологий характер, в особенности для периода интенсивного роста (рис. 2).

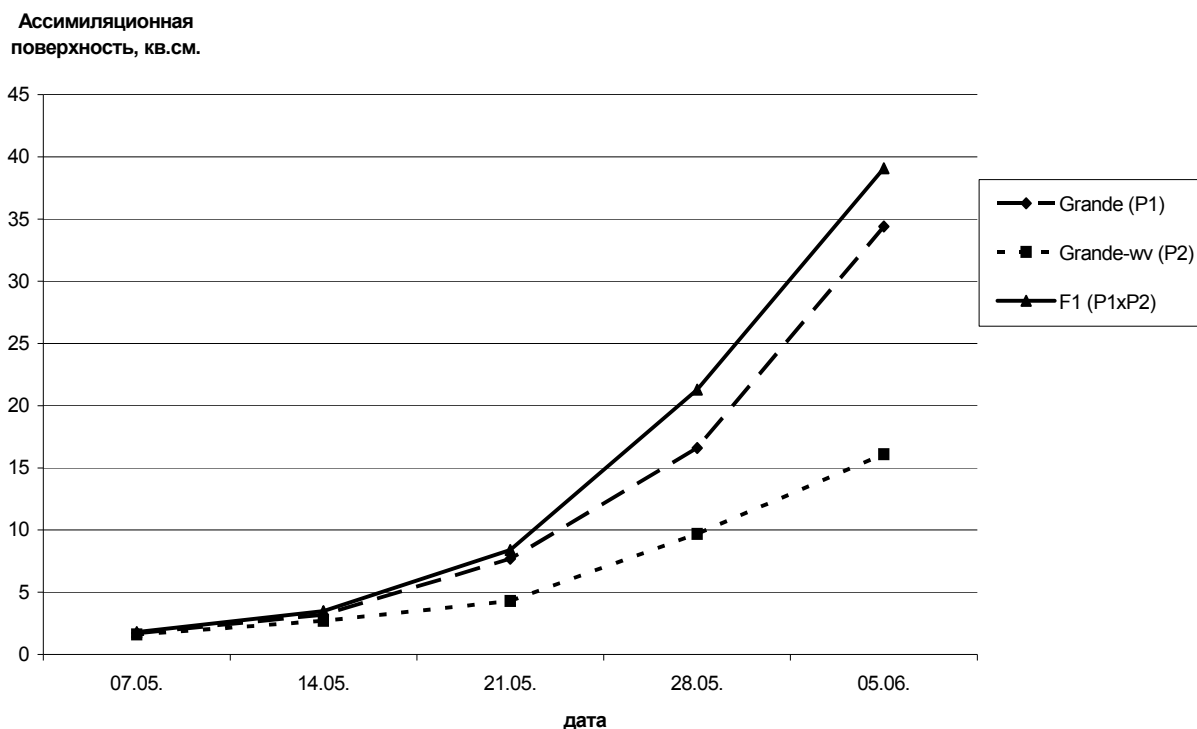


Рис. 2. Динамика увеличения ассимиляционной поверхности в ходе развития растения томата в зависимости от генотипа

Прирост по двум изученным параметрам – высота растения и величина ассимилирующей поверхности у мутанта был менее значителен, чем у сорта Grande. Это свидетельствует о депрессии процесса развития мутантных растений, что связано со значительными нарушениями в метаболизме. Очевидно, что эти нарушения обусловлены пониженной интенсивностью процесса фотосинтеза, что легко предположить, исходя из фенотипического проявления мутации – недостаток общего содержания хлорофилла. Отсюда и дефицит в богатых энергией молекулах АТФ и восстановителя НАДФН, необходимых практически для всех метаболических процессов. Всё это ослабляет темпы роста и развития таких мутантов. При этом на уровне целого растения отмечаются изменения количественных признаков, не сопровождающиеся, однако, появлением новых морфологических особенностей. По результатам сравнения основных хозяйственно-ценных признаков сорта Grande и его спонтанной мутации типа *wv* видно, что появление этого мутантного признака привело к снижению общей урожайности на 14,1%, массы плода на 16,7%, дружности созревания на 50,0%, начало созревания затягивалось на 15 дней, и только товарность плодов была незначительно выше – 84% (табл. 3).

Таблица 3.

Оценка изогенных линий томата сорта Grande и их гибрида F<sub>1</sub> (1999–2000 гг.)

Форма, сорт	Общая урожайность, т/га	Товарность, %	Дружность созревания, %	Масса плода, г	Длина вегетационного периода, дни
Grande (P <sub>1</sub> )	38,8	80	36	72	99
Grande- <i>wv</i> (P <sub>2</sub> )	33,1	84	18	60	106
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	45,6	82	52	72	93
HCP <sub>0,5</sub>	5,1				

Это свидетельствует о том, что влияния одного мутантного гена вполне достаточно как для снижения, так и для повышения общей экономической ценности сорта. При скрещивании сорта Grande с изогенной линией Grande-*wv* существенный гетерозис (в сравнении с лучшим родителем) наблюдался по дружности созревания – 144%, общей урожайности – 118% и скороспелости – 107%.

Уникальный подход в понимании генетических механизмов явления моногибридного гетерозиса был предложен В.А.Струнниковым (1983). Он впервые экспериментально показал, что моногибридный гетерозис определяется компенсационным комплексом генов (ККГ), который формируется в ответ на мутационное изменение и направлен на подавление (компенсацию) вредного влияния со стороны этого гена. ККГ представляет собой своего рода защитную реакцию генотипа, направленную на выживание организма, ослабленного появлением вредной мутации. Таким образом, доказано, что наряду с отрицательными для жизнедеятельности организма последствиями мутации стимулируют и ряд положительных, благоприятных изменений, направленных на компенсацию первых. Показано (Вершинин, 1979; Шумный и др., 1982), что компенсационный комплекс генов более выражен у мутантных форм с сильным депрессивным действием, и особенно у хлорофилльных мутантов. На основании этого авторы делают вывод о высокой вероятности возникновения гетерозисного эффекта именно у гибридов, полученных на основе хлорофилльных мутантов.

**Выводы**

Выявлено, что многие мутантные гены имеют промежуточное проявление в гетерозиготе, однако их экспрессия, как правило, обнаруживается лишь на биохимическом и физиологическом уровне. Однако, даже этот факт свидетельствует о возможности повышения генетического потенциала гетерозиготы, т.е. гибридов F<sub>1</sub>, за счёт использования в селекционном процессе мутантных генов, обладающих положительным эффектом. Во-первых, за счет остаточного (промежуточного) проявления мутантных генов возможно существенно повысить пороговые значения некоторых хозяйственно-ценных признаков гибридов F<sub>1</sub>, таких как – лёжка и транспортабельность плодов (гены *alc*, *nor*, *rin*), содержание β-каротина (ген *B*), содержание аскорбиновой кислоты (гены *hp*, *hp<sup>w</sup>*, *hp-2*, *hp-2<sup>j</sup>*, *dg*), содержание ликопина (гены *B<sup>c</sup>*, *B<sup>og</sup>*, *lp*), количество плодов в соцветии (ген *s*). При этом в F<sub>1</sub> снимается негативное плеiotропное действие, которое препятствует эффективному использованию некоторых генов, как, например, генов серии *High-Pigment* (*hp*, *hp<sup>w</sup>*, *hp-2<sup>j</sup>*, *hp-2*, *dg*), которые в гомозиготном состоянии имеют пониженную жизнеспособность растений. Во-вторых, даже гены, не имеющие непосредственной практической ценности, оказываются весьма эффективными в

формировании эффекта гетерозиса (как, например, гены, экспрессирующие карликовость или хлорофилльную недостаточность, обладающие выраженным депрессивным действием) за счет формирования благоприятного для жизнедеятельности компенсационного комплекса генов, эффект которых сохраняется в гетерозиготе.

### Список литературы

- Авдеев Ю.И. Генетический анализ количественных признаков растений. – Астрахань, 2003. – 202с.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Шумный В.К. Генетико-селекционные аспекты проблемы моногибридного гетерозиса // Генетика. – 1968. – Т.4, №12. – С. 47–54.
- Бочарникова Н.И., Козлова В.М. Мутантные формы томатов (каталог). – Кишинёв: Штиинца, 1992. – 66с.
- Вершинин А.В. О природе генов, формирующих гетерозисный эффект на основе хлорофилльной мутации этого эффекта // Структурно-функциональная организация генома эукариот. – Новосибирск, 1979. – С. 146–160.
- Гавриш С.Ф., Авилова С.В. Особенности созревания и хранения плодов гибридов томата, гетерозиготных по гену *nor* // Сб. науч. трудов «Прогрессивные приемы в технологии и семеноводстве овощных культур». – Москва, 1987. – С. 89–97.
- Глазко В.И., Глазко Г.В. Русско-англо-украинский толковый словарь по прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике. – Киев: КВИЦ, 2001. – 588с.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1979. – 416с.
- Срьоменко В.В., Кравченко В.А., Кузьоменский О.В. Гени лежкості в селекції томата // Овочівництво і баштанництво. – Харків: ІОБ УААН, 2001. – Вип.45. – С. 49–58.
- Жученко А.А. Генетика томатов. – Кишинёв: Штиинца, 1973. – 664с.
- Краевой С.Я., Литвиненко А.И. Проявление гетерозиса у томатов // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1969. – №2. – С. 32–37.
- Кузьоменский А.В. Комплементарное взаимодействие генов лежкости томата // Овощеводство. – Минск, 2006. – Т.12. – С. 101–106.
- Кузьоменский А.В. К проблеме изучения особенностей проявления мутантных генов томатов в гетерозиготе // Сборник статей VIII Междунар. конф. по садоводству «Современные научные исследования в садоводстве». – Ялта: НБС-ННЦ, 2000. – Часть 2. – С. 89–94.
- Кузьоменский А.В., Кравченко В.А., Еременко В.В. Оценка комбинационной способности мутантных форм томатов по признаку общей урожайности // Вісник Полтавського державного сільськогосподарського інституту. – 2001. – №1. – С. 87–90.
- Лобашев М.Е. Генетика. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. – 752с.
- Международный классификатор СЭВ рода *Lycopersicon* Tourm. – Л., 1986. – 42с.
- Методические указания по селекции сортов и гетерозисных гибридов овощных культур. – Л.: ВИР, 1974. – 214с.
- Методические указания по селекции сортов и гибридов томата для открытого и защищенного грунта. – М.: ВАСХНИЛ, 1986. – 112с.
- Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: её научное и практическое значение // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1983. – №1. – С. 34–40.
- Тихомирова М.М. Генетический анализ. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1990. – 280с.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. – М.: Мир, 1967. – 464с.
- Цэрану Л.А., Жакотэ А.Г., Ганя А.И. Влияние мутантных генов *rin*, *nor* и *alc* на урожайность гибридов F<sub>1</sub> томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // Известия Академии наук Молдовы. Биологические, химические и сельскохозяйственные науки. – Кишинев. – 2004. – №3(294). – С. 65–69.
- Чулков Н.И. Гетерозис томатов в условиях Волго-Ахтубинской поймы // Гетерозис в овощеводстве. – Л.: Колос, 1968. – С. 117–127.
- Шумный В.К., Соколов В.А., Вершинин А.В. Гетерозис и механизмы сверхдоминирования // Гетерозис. – Мн.: Наука и техника, 1982. – С. 109–141.
- Jones D.F. Heterosis resulting from degenerative changes // Genetics. – 1945. – Vol.30. – P. 527–533.
- McGlasson W.B., Dostal H.C., Tigchelaar E.C., Mizrahi Y. Yield and evaluation of F<sub>1</sub> tomato hybrids incorporating the non-ripening *nor* gene // Austral. J. Exper. Agr. Anim. Husbandry. – 1983. – Vol.23, №120. – P. 106–112.
- Mochizuki T. Studies on lines with high-pigment genes as high vitamin C and carotenoid sources in tomato breeding // Bull. Veg. Organ. Crops Res. Stn. Ser. A. – 1995. – №10. – P. 55–139.



**ЕКСПРЕСИВНІСТЬ МУТАНТНИХ ГЕНІВ У ГЕТЕРОЗИГОТІ ТА ЇЇ ПРАКТИЧНЕ ВИКОРИСТАННЯ  
В СЕЛЕКЦІЇ ТОМАТА****О.В.Кузьоменський, Л.Ю.Надточий**

Виявлено особливості прояву мутантних генів у гетерозиготі, які дозволяють підвищити ефективність селекційного процесу. Показано, що мутантні гени мають проміжний прояв в  $F_1$ , що сприяє підвищенню генетичного потенціалу гетерозиготи.

Ключові слова: *томат, мутантні гени, гетерозигота, рецесивні ознаки.*

**EXPRESSION OF MUTANT GENES IN HETEROZYGOTE AND ITS PRACTICAL USE IN THE  
SELECTION OF TOMATO****A.V.Kuzemenskiy, L.Yu.Nadtochiy**

Peculiarities of mutant genes manifestation in a heterozygote, permitting to raise efficiency of the breeding process are revealed. It is shown, that mutant genes have an intermediate manifestation in  $F_1$  that favors the increase of a heterozygote's genetic potential.

Key words: *tomato, mutant genes, heterozygote, recessive signs.*

---

**Представлено С.М.Тимчуком  
Рекомендовано до друку Л.І.Воробйовою**