

А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ

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

ОСОБЕННОСТИ НЕАЛЛЕЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ *gf* И *V* У ТОМАТА



*Приведены результаты исследований по изучению неаллельного взаимодействия мутантных генов *gf* и *V* у томата. Выявлено, что ген *gf* ингибирует синтез β -каротина вследствие неполного преобразования хлорофилла. В двойной гомозиготе *VVgf* в результате неаллельного взаимодействия происходит дискретное совмещение эффектов двух генов с проявлением нового фенотипа — грязно-оранжевой окраски плода.*

© А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ, 2005

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2005. № 5

Введение. Как известно, признаки качества овощной продукции, к которым принадлежат биохимические показатели плода, являются одними из наиболее трудно селективируемых. Это обусловлено как незначительной их внутривидовой изменчивостью, так и сложностью определения, что требует проведения лабораторных анализов, поскольку лишь для немногих показателей существуют экспресс-методы, позволяющие ускорить их оценку. Именно поэтому большую перспективу для улучшения качественных показателей плодов томата представляют мутантные гены, детерминирующие признаки окраски и консистенции плода. Изменяя окраску плода, такие гены в значительной степени влияют на биохимические и товарные качества плодов томата. При этом их влияние очень разнообразно, и даже при внешне сходном фенотипе переопределение биохимических показателей оказывается весьма специфичным.

Процентное содержание в плодах томата биологически ценных компонентов, являющихся сложными количественными признаками, есть результатом экспрессии всего генотипа с участием огромного комплекса генов. Поэтому выявить влияние мутантного аллеля методами селекционно-генетического анализа возможно лишь в случае явного им переопределения эволюционно сформировавшейся направленности биохимических реакций.

Среди исследуемых мутантных форм есть такие, биохимическое действие которых изучено не полностью. Так, например, ген *gf* характеризуется темно-красной (коричневатой, багряно-красной) окраской плода вследствие содержания хлорофилла в спелых плодах, тогда как у обычных красноплодных форм при созревании хлорофилл исчезает полностью. Согласно данным Жученко [1], содержание каротиноидов в темно-красных плодах (*gf*) ниже, чем у обычных красных, тогда как Авдеев [2], высказывая противоположную точку зрения, отмечает, что линии с геном *gf* характеризуются повышенным содержанием ликопина и β -каротина.

В настоящей работе для уточнения влияния гена *gf* на основные биохимические компоненты плода выполнен сравнительный анализ эффектов аллелей *gf* и *gf*⁺ у генотипов одинакового гибридного происхождения. Для выявления воздействия гена *gf* на содержание каро-

тиноидов нами проведено изучение его взаимодействия с аллелем *B*, активизирующим биогенез β-каротина.

Материал и методика. Исходным материалом для проведения исследований послужили сорта и линии коллекции лаборатории селекции пасленовых растений Института овощеводства и бахчеводства УААН. В качестве источников гена *gf* использовали сорта Черные и Мавр.

Для изучения особенностей влияния гена *gf* на биохимические показатели плода источники гена *gf* скрещивали с обычными красноплодными детерминантными — Лагидный (*sp*), Сэвэн (*sp*) и индетерминантными сортами — КДС-5 (*sp*⁺), Сагусо (*sp*⁺). Проводили анализ биохимических показателей плодов исходных форм, гибридов F₁ и F₂. Для анализа использовали групповые отборы из 20 растений генотипов *gf* и *gf*⁺.

Параллельно изучали взаимодействие генов *B* и *gf*. В качестве источников гена *B* использовали сорта Очарование и Дружба. Проводили простые парные скрещивания, отборы из F₁ изучали в питомнике расщепления F₂, где отбирали растения с генотипом *BB*, *gf**gf* и *BBgf**gf*. Последний идентифицировали по нетипичной для исходных родительских форм грязно-оранжевой окраске плода. Полученные отборы изучали в последующих поколениях F₃—F₅, где и производили биохимический анализ плодов. Биохимические анализы проводили отдельно для каждого отбора (растения). Как правило, для отбора использовали лучшие, наиболее продуктивные растения изучаемого генотипа.

Биохимические анализы проведены в аккредитованной лаборатории аналитических измерений ИОБ УААН (аттестат аккредита-

ции № 100-0919/2002) согласно стандартным методикам. Статистическую обработку данных осуществляли по методике Доспехова [3].

Результаты исследований и их обсуждение. Благодаря оригинальной окраске плода от фиолетово-коричневой до багряно-красной, сорта с геном *gf* — Черные, Черная слива, Черный принц, Польш Робсон, Шоколадные, Груша черная, Баклажан, Де-Барао черный, Черный Собсон, Кубинские черные, Синие, Шоколадная амазонка, Индийские черные, Черный слон, Мавр, Бедуин и др. получили довольно широкую популярность в категории декоративных.

В качестве источников гена *gf* были выбраны сорта Мавр и Черные, которые отличались высокой контрастностью морфо-биологических и биохимических признаков. Это позволило более объективно характеризовать истинную ценность гена *gf*, модифицируемую общим генетическим фоном. Сорт Мавр — индетерминантный, рост мощный, плоды овальной формы массой 20—30 г. Архитектоника растения, мелкоплодность и высокая интенсивность плодообразования свидетельствуют о присутствии в его родословной поликультурных разновидностей томата. Сорт отличается высокими биохимическими и вкусовыми качествами. Сорт Черные — индетерминантный, рост и плодообразование слабые, плоды крупные, фасцированные, салатного типа, массой 200—300 г, характеризуется низкими биохимическими и вкусовыми качествами.

Сорт Мавр, с которым селекционная работа была начата немного раньше, давал все основания полагать, что ген *gf* положительно влия-

Таблица 1

Биохимические показатели коллекционных форм томата (2002—2004 гг.)

Образец	Растворимое сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
	%			мг/%	
Мавр (<i>gf</i> , <i>o</i>)	6,04 ± 0,04	3,83 ± 0,03	0,48 ± 0,02	23,72 ± 0,13	0,73 ± 0,03
Негры сливки (<i>gf</i>)	5,05 ± 0,04	4,14 ± 0,02	0,46 ± 0,02	21,50 ± 0,11	0,04 ± 0,01
Перец черный (<i>gf</i>)	4,65 ± 0,03	3,08 ± 0,01	0,47 ± 0,01	15,07 ± 0,09	0,05 ± 0,01
Черный слон (<i>gf</i> , <i>f</i>)	5,20 ± 0,04	3,55 ± 0,02	0,46 ± 0,01	17,12 ± 0,13	0,08 ± 0,01
Черные (<i>gf</i> , <i>f</i>)	4,59 ± 0,04	2,69 ± 0,02	0,51 ± 0,01	17,40 ± 0,14	0,06 ± 0,01
Мо 113 (<i>gf</i>)	5,15 ± 0,04	4,51 ± 0,03	0,44 ± 0,01	25,23 ± 0,13	0,02 ± 0,01
Среднее	5,11 ± 0,04	3,63 ± 0,02	0,47 ± 0,01	20,01 ± 0,12	0,16 ± 0,01

Таблица 2

Характер проявления (*hp*) основных биохимических компонентов плода у гибридов первого поколения

Комбинация	Растворимое сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
Мавр × Лагидный	0,28	0,66	0,00	4,85	-0,44
Мавр × Сэвэн	0,82	1,59	0,60	2,94	-1,44
Черные × Caruso	0,34	0,22	11,00	0,43	0,67
Черные × КДС-5	0,49	0,31	20,00	0,66	16,00

Таблица 3

Биохимические показатели плодов линий томата с геном *gf* (2002–2004 гг.)

Сорт, гибрид	Растворимое сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
	%			мг/%	
Мавр (<i>gf</i>)	6,04 ± 0,04	3,83 ± 0,03	0,48 ± 0,02	23,72 ± 0,13	0,73 ± 0,03
Лагидный (<i>gf</i> ⁺)	4,17 ± 0,03	2,61 ± 0,02	0,48 ± 0,01	21,95 ± 0,11	0,27 ± 0,01
Сэвэн (<i>gf</i> ⁺)	4,17 ± 0,02	2,65 ± 0,01	0,58 ± 0,02	19,81 ± 0,13	0,41 ± 0,02
F ₁ (Мавр × Лагидный) (<i>gf/gf</i> ⁺)	5,37 ± 0,03	3,62 ± 0,02	0,55 ± 0,01	27,11 ± 0,14	0,40 ± 0,02
F ₁ (Мавр × Сэвэн) (<i>gf/gf</i> ⁺)	5,87 ± 0,05	4,18 ± 0,03	0,56 ± 0,01	27,50 ± 0,12	0,34 ± 0,01
F ₂ (Мавр × Лагидный) (<i>gf</i> ⁺)	4,63 ± 0,03	2,87 ± 0,02	0,51 ± 0,01	21,11 ± 0,09	0,24 ± 0,02
F ₂ (Мавр × Лагидный) (<i>gf</i>)	5,25 ± 0,04	3,26 ± 0,03	0,47 ± 0,02	21,54 ± 0,07	0,08 ± 0,01
F ₂ (Мавр × Сэвэн) (<i>gf</i> ⁺)	4,73 ± 0,03	2,93 ± 0,02	0,50 ± 0,01	19,01 ± 0,12	0,32 ± 0,02
F ₂ (Мавр × Сэвэн) (<i>gf</i>)	5,31 ± 0,02	3,29 ± 0,01	0,48 ± 0,01	22,46 ± 0,08	0,11 ± 0,01
Среднее для <i>gf</i>	5,53 ± 0,03	3,46 ± 0,02	0,48 ± 0,01	22,57 ± 0,09	0,31 ± 0,01
Среднее для <i>gf</i> ⁺	4,42 ± 0,03	2,76 ± 0,02	0,52 ± 0,01	20,47 ± 0,11	0,31 ± 0,02

ет не только на содержание β-каротина (уровень которого был значительно выше обычных красноплодных сортов — 0,70 мг/%), но и другие биохимические компоненты (табл. 1). Однако последующая оценка сортового ассортимента носителей гена *gf* показала ошибочность этого мнения. За исключением сорта Мавр, все носители гена *gf* имели низкое содержание β-каротина, на уровне 0,05 мг/%, что ниже среднего показателя для обычных красноплодных форм — 0,18 мг/%. Это указывало на обратный, негативный эффект влияния гена *gf* на содержание β-каротина в плодах томата. Существенного влияния на такие биохимические показатели, как содержание сухого вещества, сахаров, титруемых кислот и аскорбиновой кислоты, не выявлено.

Для изучения особенностей воздействия гена *gf* на основные биохимические компоненты

плода была проведена серия скрещиваний с обычными красноплодными сортами, полевыми — Лагидный (*sp*), Сэвэн (*sp*) и тепличными — КДС-5 (*sp*⁺), Caruso (*sp*⁺).

Гибридные плоды первого поколения внешне не проявляли признаков присутствия гетерозиготы *gf*⁺*gf*, что свидетельствует о рецессивности мутантного (*gf*) фенотипа. Оценка биохимических показателей показала, что их проявление у гибридов F₁ (табл. 2) определяется преимущественно общим генетическим фоном *gf*-содержащей формы, в пределах которой проявление признака более однотипно, т.е. контрастность исходных *gf*-форм определила последующую разнокачественность доминирования признаков в F₁, что не позволило выявить четких закономерностей влияния гена *gf* на биохимические показатели гетерозиготы. Это позволяет утверждать,

Таблица 4

Биохимические показатели плодов линий томата с геном *gf* (2002–2004 гг.), %

Сорт, гибрид	Растворимое сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
	%			мг/%	
Черные (<i>gf</i>)	4,59 ± 0,04	2,69 ± 0,02	0,51 ± 0,01	17,40 ± 0,14	0,06 ± 0,01
Caruso (<i>gf</i> ⁺)	5,75 ± 0,03	3,60 ± 0,02	0,49 ± 0,01	14,71 ± 0,12	0,12 ± 0,02
КДС-5 (<i>gf</i> ⁺)	5,42 ± 0,03	3,40 ± 0,03	0,50 ± 0,01	15,38 ± 0,16	0,08 ± 0,01
F ₁ (Черные × Caruso) (<i>gf/gf</i> ⁺)	5,37 ± 0,04	3,25 ± 0,02	0,61 ± 0,02	16,63 ± 0,13	0,11 ± 0,01
F ₁ (Черные × КДС-5) (<i>gf/gf</i> ⁺)	5,21 ± 0,02	3,16 ± 0,03	0,61 ± 0,02	17,06 ± 0,14	0,23 ± 0,03
F ₂ (Черные × Caruso) (<i>gf</i> ⁺)	5,35 ± 0,03	3,46 ± 0,01	0,47 ± 0,01	15,34 ± 0,15	0,12 ± 0,01
F ₂ (Черные × Caruso) (<i>gf</i>)	4,70 ± 0,04	3,09 ± 0,03	0,51 ± 0,01	17,00 ± 0,11	0,06 ± 0,01
F ₂ (Черные × КДС-5) (<i>gf</i> ⁺)	5,40 ± 0,03	3,41 ± 0,02	0,50 ± 0,01	18,21 ± 0,13	0,18 ± 0,02
F ₂ (Черные × КДС-5) (<i>gf</i>)	5,00 ± 0,04	3,33 ± 0,03	0,52 ± 0,02	17,39 ± 0,14	0,04 ± 0,01
Среднее для <i>gf</i>	4,76 ± 0,04	3,04 ± 0,03	0,51 ± 0,01	17,26 ± 0,12	0,05 ± 0,01
Среднее для <i>gf</i> ⁺	5,48 ± 0,03	3,48 ± 0,02	0,49 ± 0,01	15,91 ± 0,13	0,13 ± 0,01

Таблица 5

Биохимические эффекты неаллельного взаимодействия генов *B* и *gf* (2004 г.)

№ растения	Название, происхождение	Генотип	Растворимое сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
			%			мг/%	
212 1/3	F ₃ Очарование × Черные	<i>B</i>	4,75	3,28	0,28	23,70	0,88
214 1/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>B, u, j-2</i>	4,45	3,13	0,43	15,12	0,83
214 3/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>B, u</i>	5,36	3,71	0,41	19,12	0,96
458 3/1	F ₃ Дружба × Мавр	<i>B, u</i>	5,21	3,45	0,38	18,34	0,78
458 3/14	F ₃ Дружба × Мавр	<i>B</i>	4,98	3,64	0,47	20,34	0,89
208 2/3	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, u</i>	4,80	3,44	0,39	16,15	0,06
209 1/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, u</i>	4,50	3,06	0,47	20,99	0,14
215 1/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, u</i>	5,35	3,76	0,42	27,34	0,10
458 1/1	F ₃ Дружба × Мавр	<i>gf, o</i>	4,85	3,36	0,21	17,21	0,11
458 1/3	F ₃ Дружба × Мавр	<i>gf, o</i>	5,25	4,14	0,27	19,94	0,10
458 1/н	F ₃ Дружба × Мавр	<i>gf, o</i>	5,20	4,14	0,32	22,51	0,08
207 1/2	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B, u, j-2</i>	4,85	3,73	0,43	27,60	0,48
208 1/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B, u</i>	4,90	3,78	0,45	20,15	0,76
208 2/2	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B, u</i>	4,80	3,69	0,47	19,64	0,71
210 1/3	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B</i>	4,90	3,83	0,36	18,62	0,11
210 1/4	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B</i>	4,85	3,76	0,29	19,81	0,68
218 1/4	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B, j-2</i>	5,25	3,44	0,36	19,70	0,62
218 2/1	F ₃ Очарование × Черные	<i>gf, B, j-2</i>	5,30	3,50	0,55	14,47	0,49
458 1/4	F ₃ Дружба × Мавр	<i>gf, B, o</i>	5,20	3,56	0,39	14,79	0,89
Средние		<i>gf, B</i>	5,01	3,66	0,41	19,35	0,66
		<i>gf</i>	4,99	3,65	0,35	20,69	0,10
		<i>B</i>	4,95	3,44	0,39	19,32	0,87
Лимиты		<i>gf, B</i>	4,80–5,30	3,44–3,83	0,29–0,55	14,47–27,60	0,48–0,89
		<i>gf</i>	4,80–5,35	3,06–4,14	0,21–0,47	16,15–27,34	0,06–0,14
		<i>B</i>	4,45–5,36	3,13–3,64	0,28–0,47	15,12–23,70	0,78–0,96

что ген *gf* не оказывает существенного воздействия на формирование биохимических показателей плодов гибридов F_1 , т.е. его гетерозигота как на визуальном, так и биохимическом уровне проявляет нормальный фенотип.

Оценка биохимических показателей гибридов F_2 (табл. 3 и 4) показала, что такие признаки, как содержание сухого вещества, сахаров, титруемых кислот и аскорбиновой кислоты, независимо от генотипа (*gf* или *gf*⁺), приближались к среднему показателю родительских форм, что является естественным процессом рекомбинации полигенов количественных признаков (перераспределение аллелей общего генетического фона).

Высокие биохимические показатели сорта Мавр способствовали повышению этих показателей у гибридов F_1 и F_2 в сравнении с другим, более худшим по биохимии родителем. Исключение составил показатель содержания β -каротина, который все-таки зависел от присутствия исследуемого гена. Как и предполагалось, генотипы *gf* имели пониженное содержание β -каротина.

Анализируя данные табл. 3 и 4, можно утверждать, что ген *gf* оказывает негативное воздействие на биогенез β -каротина без видимого влияния на такие биохимические показатели, как содержание сухого вещества, сахаров, органических кислот и аскорбиновой кислоты. Одновременно на примере сорта Мавр показано, что даже генотипы *gf* способны обладать повышенным содержанием β -каротина, что, вероятно, связано с наличием другого генетического фактора, природа которого требует дальнейшего изучения.

Для более детального изучения действия гена *gf* нами проведено изучение его неаллельного взаимодействия с геном *B*, который имеет обратное действие, активизируя биогенез β -каротина. Изучение проводили по двум гибридным комбинациям — F_3 (Очарование \times Черные) и F_3 (Дружба \times Мавр). Биохимические анализы проводили отдельно по каждому растению. Как правило, для анализа отбирали наиболее продуктивные растения с комплексом предпочтительных морфо-биологических признаков, которые потом использовали для отбора.

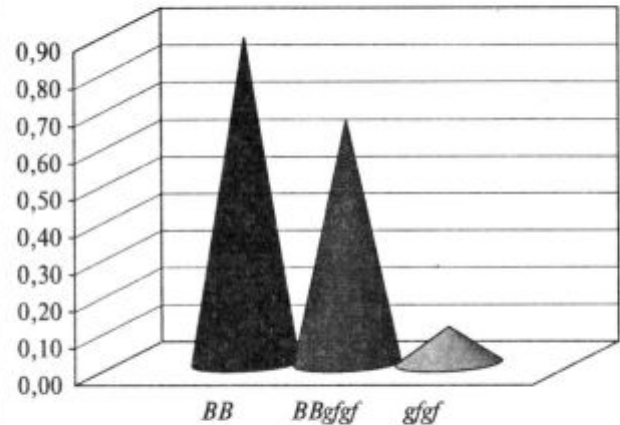


Рис. 1. Уровень содержания β -каротина (по вертикали, мг/%) в плодах томата в зависимости от генотипа — *gf*, *gf**gf*, *BB*



Рис. 2. Грязно-оранжевая окраска плодов линии № 208 1/1 (*B*, *gf*)

Изучение биохимических эффектов гомозигот *BB*, *gf**gf* и *BBgf**gf* подтвердило тот факт, что гены *B* и *gf* существенным образом влияют лишь на содержание β -каротина (табл. 5). Такие биохимические показатели, как содержание растворимого сухого вещества, сахаров, титруемых кислот и аскорбиновой кислоты, независимо от генотипа (*BB*, *gf**gf*, *BBgf**gf*) оставались неизменными и имели близкие как средние, так и лимитные значения. Выявлено, что при взаимодействии генов *B* и *gf* в двойной гомозиготе происходит незначительная репрессия образования β -каротина со стороны гена *gf*, что приводит к снижению его содержания в среднем на 25 % (рис. 1). Внешне плоды двойной гомозиготы *BBgf**gf* отличались

Таблица 6

Биохимические показатели плодов линий томата, мутантных по гену *gf* (2004 г.)

№ линии	Генотип	Растворимое сухое вещество	Сахар		Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
			%				
3	<i>gf</i>	5,05	4,14	0,46	21,50	0,02	
7	<i>gf</i>	4,65	3,08	0,47	15,07	0,02	
61 2/2	<i>gf</i>	5,15	4,51	0,44	25,23	0,02	
208 2/3	<i>gf, u</i>	4,80	3,44	0,39	16,15	0,02	
209 1/1	<i>gf, u</i>	4,50	3,06	0,47	20,99	0,14	
215 1/1	<i>gf, u</i>	5,35	3,76	0,42	27,34	0,10	
224 2/2	<i>gf, hpB⁸</i>	5,05	3,90	0,41	33,86	0,15	
225	<i>gf</i>	5,15	4,51	0,54	21,84	0,09	
458 1/1	<i>gf, o</i>	4,85	3,36	0,21	17,21	0,11	
458 1/5	<i>gf, o</i>	5,25	4,14	0,27	19,94	0,10	
458 1/n	<i>gf, o</i>	5,20	4,14	0,32	22,51	0,08	
461	<i>gf, f</i>	5,40	4,06	0,56	18,21	0,30	
461 1/2	<i>gf, f</i>	5,40	3,83	0,56	13,39	0,02	
461 1/3	<i>gf</i>	5,05	4,06	0,45	18,28	0,37	
461 1/4	<i>gf, hp-?</i>	4,85	3,76	0,49	28,10	0,02	
462 1/8	<i>gf</i>	5,35	4,14	0,44	20,06	0,02	
473 1/2	<i>gf, o, B⁸</i>	5,25	3,66	0,45	18,81	0,02	
Средняя						0,10	

грязно-оранжевой или коричневато-оранжевой окраской (рис. 2).

Таким образом, выявлено, что генотип *BBgfgf* экспрессирует новый фенотип окраски плода, которая отличается своеобразным *gf*-оттенком внешне оранжевых плодов. В данной гомозиготе наблюдается пример совместного, дискретного проявления генов с характерными типичными эффектами.

Ген *B* оказывает влияние на увеличение β-каротина за счет ресинтеза ликопина, что обеспечивает оранжевую окраску плода, а ген *gf* препятствует ресинтезу хлорофилла в спелых плодах, что придает им темно-коричневатый оттенок. Именно за счет объединения двух дискретных фенотипов формируется третий совершенно новый фенотип — грязно-оранжевая окраска плода.

Можно полагать, что уменьшение каротина в плодах форм с геном *gf* — следствие остаточного наличия хлорофилла, который, по мнению некоторых исследователей [1], является первичным пигментным материалом для последовательных преобразований с последующим синтезом ликопина и β-каротина. Таким образом, на биохимическом уровне гомозигота

BBgfgf имеет промежуточный эффект — наличие хлорофилла и увеличение количества β-каротина.

Оценка биологически ценных компонентов плодов полученных нами селекционных линий с геном *gf* подтвердила правильность выявленных закономерностей его биохимических эффектов.

Среди 14 проанализированных селекционных линий (табл. 6) средний показатель β-каротина составил 0,10 мг/%, что ниже среднего значения для обычных красноплодных форм томата — 0,18 мг/%.

Выводы. Выявлено, что ген *gf* оказывает ингибирующее действие на биогенез β-каротина без видимого влияния на такие биохимические показатели, как содержание сухого вещества, сахаров, титруемых кислот и аскорбиновой кислоты. При неаллельном взаимодействии в двойной гомозиготе *BBgfgf* наблюдается незначительная репрессия образования β-каротина со стороны гена *gf*, что приводит к снижению его содержания в среднем на 25 % с формированием промежуточного фенотипа — грязно-оранжевой окраски плода.

SUMMARY. Results of investigation on non-allelic interaction of mutant genes *gf* and *B* in tomato are represented. It was revealed that *gf* gene inhibits β -carotene synthesis owing to incomplete transformation of chlorophyll. In a double *BBgfgf* homozygote the joint discrete manifestation of effects of two genes takes place resulting in a new phenotype — dirty-orange colour of a fruit.

РЕЗЮМЕ. Наведено результати досліджень із визначення неаллельної взаємодії мутантних генів *gf* і *B* у томата. Виявлено, що ген *gf* інгібує синтез β -каротину внаслідок неповного перетворення хлорофілу. У подвійній *BBgfgf* гомозиготі в результаті неаллельної взає-

модії відбувається спільне дискретне проявлення ефектів двох генів із формуванням нового фенотипу — грязно-оранжового забарвлення плоду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жученко А.А. Генетика томатов. — Кишинев : Штинца, 1973. — 664 с.
2. Авдеев Ю.И. Селекция томатов. — Кишинев : Штинца, 1982. — 284 с.
3. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Агропромиздат, 1985. — 350 с.

Поступила 28.03.05