

А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ

Институт овощеводства и бахчеводства УААН, Харьков

E-mail: ovoch@intercomplect.kharkov.ua

ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНА ЛЕЖКОСТИ *alc* (*alcobaca*) С ГЕНАМИ ПОВЫШЕННОЙ ПИГМЕНТАЦИИ ПЛОДА



Приведены результаты исследований по изучению эффектов взаимодействия гена лежкости *alc* с генами повышенной пигментации плода у томата — *hp*, *dg*, B^{og} , B^c . Показано, что для создания высокотоварных лежких сортов томата с насыщенно-красной окраской плода наиболее эффективным является использование рекомбинации генов $alc/alc//hp/hp//B^{og}/B^{og}(B^c/B^c)$ и $alc/alc//dg/dg$.

© А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ, 2007

Введение. Для практической селекции томата значительную ценность представляют гены лежкости — *alc*, *nor*, *rin*, *Nr*, *Nr-2*, среди которых первые три получили достаточно широкое использование, особенно при создании гетерозисных гибридов для закрытого грунта. Гены указанной группы имеют достаточно выраженный фенотипический эффект в гетерозиготе, что позволяет существенно улучшить товарные и технологические (транспортабельность, лежкость) качества плодов гибридных растений томата [1, 2]. Для гомозиготного использования наиболее пригоден ген *alc*, который в сравнении с генами *nor*, *rin*, *Nr*, *Nr-2* характеризуется наиболее выраженной красной окраской плода, что свидетельствует о его минимальном ингибирующем влиянии на биосинтез ликопина. Однако даже этот ген не получил широкого использования в селекции томата.

Немногочисленные сорта, созданные при участии гена *alc* — Cornell-111, Long Kipper (*alc*), Колядник (*alc*), Долгохранящийся (*alc*), Шедевр-1, используются лишь как любительские, что связано с недостаточной пигментацией плода.

Большой практический интерес для повышения эффективности использования гена лежкости *alc* представляет его комбинирование с генами повышенной пигментации плода (гены серии High-Pigment) — *hp*, hp^w , *hp-2*, $hp-2^j$, *dg*, B^{og} , B^c , которые увеличивают в плодах томата содержание ликопина [3].

В этой связи целью настоящей работы стало изучение эффектов взаимодействия гена лежкости *alc* с генами повышенной пигментации *dg*, *hp*, B^{og} , B^c в направлении создания форм томата с высокой лежкостью интенсивно окрашенных плодов.

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

Для получения новых рекомбинантных генотипов проводили парные скрещивания, где в качестве источника гена *alc* были использованы сорт Cornell (*alc*, *sp*, *u*) и селекционная линия Неваляшка (alc^n , *sp*, *u*, *j-2*, $ug-2^{aud}$), выделенная нами из гибрида Шедевр. В качестве источников генов повышенной пигментации плода использованы формы Dark green (*dg*), T-3627 (*hp*, B^c), Мориока 20 (*sp*, *hp*, B^{og} , *u*, *j-2*), Мо 451 (*sp*, *u*, *hp*, B^{og}) и PU 74–43 (*sp*, B^{og} , *u*).

Для отбора генных рекомбинантов томата использовали оригинальную методику, основанную на выявленных визуальных эффектах взаимодействия генов окраски плода по их фенотипу.

Исследования проводили параллельно в условиях открытого грунта и весенних необогреваемых стеклянных теплиц. Фенотипические наблюдения, морфо-биологическое описание, а также сопутствующие учеты и наблюдения проведены согласно методическим рекомендациям ВАСХНИЛ [4] и методике проведения экспертизы сортов на разнокачественность, однородность и стабильность [5].

Биохимические анализы на содержание в плодах томата сухого вещества, титруемых кислот, общего сахара, аскорбиновой кислоты и β -каротина проведены в аккредитованной лаборатории аналитических измерений ИОБ УААН под руководством В.Е. Барсуковой.

Математическую обработку проводили по методике Б.А. Доспехова [6].

Результаты исследований и их обсуждение. В процессе исследований нами отмечено, что используемые в качестве источников гена *alc* формы – сорт Cornell и селекционная линия Неваляшка – существенно отличались по его проявлению. Так, сорт Cornell имел более насыщенную красную окраску плодов, которые раньше достигали светло-красной окраски. Линия Неваляшка имела более замедленный процесс созревания, плоды начинали краснеть со средней части, однако даже в фазе полной спелости перикарпий оставался желто-бурым, что внешне придавало плодам окраску, более характерную для гена *nor*. Однако в отличие от носителей гена *nor* линия Неваляшка характеризовалась более насыщенной внутренней окраской плода.

Выявленные для сорта Cornell и линии Неваляшка различия в экспрессии гена *alc* сохранялись и в двойных гомозиготах *alc/alc//dg/dg*, созданных на их основе при скрещивании с линией Dark Green. Так, при оценивании эффекта взаимодействия генов *alc* и *dg* гибридной комбинации Неваляшка \times Dark Green обнаружено, что в дигомозиготе *alc/alc//dg/dg* проявляются признаки обоих генов. Экспрессия гена *alc* проявлялась в замедлении процесса созревания и в сохранении высокой плот-

ности плода, действие гена *dg* – в экспрессии темно-зеленой окраски листьев и незрелых плодов. При созревании плоды имели более ярко-красную окраску, что свидетельствует о повышении содержания ликопина. В этом отношении нам удалось достигнуть частичного решения поставленной цели. Однако необходимо отметить, что характерный для линии Неваляшка признак «несозревающего перикарпия» проявлялся и в двойной гомозиготе *alc/alc//dg/dg* (рис. 1). Это значительно ухудшает товарные качества плодов вследствие недостаточной насыщенности их внешней окраски.

Оценка биохимических эффектов двойной гомозиготы *alc/alc//dg/dg* показала, что она имеет повышенное содержание β -каротина (до 0,61 мг/%) и аскорбиновой кислоты (42,95 мг/%) (табл. 1), по которым она равна и даже немного превышает эффект простой гомозиготы по гену *dg*. Важной особенностью является нормальное содержание органических кислот (0,47 %) в плодах двойной гомозиготы *alc/alc//dg/dg*, что весьма не характерно для гомозиготного состояния по гену *dg*, который способствует их снижению до уровня 0,30–0,37 %.

Выявленные биохимические особенности свидетельствуют о высокой практической ценности межгенного взаимодействия генов *alc* и *dg*, при котором они взаимно компенсируют нежелательные эффекты друг друга, повышая содержание аскорбиновой кислоты, β -каротина и ликопина, с одной стороны (влияние гена



Рис. 1. Плоды линии № 192 F₂ (Dark Green \times Неваляшка) (*alcⁿ*, *dg*, *u*)

dg), и органических кислот, с другой (влияние гена *alc*). Однако если эффект повышения содержания аскорбиновой кислоты, β -каротина и ликопина является непосредственным проявлением экспрессии гена *dg*, то восстановление нормального содержания титруемых кислот является скорее эффектом взаимодействия генов *alc* и *dg*, поскольку ген *alc* не отличается его повышенным содержанием.

Однако выявленные положительные биохимические качества плодов исследованных *alc/alc//dg/dg*-генотипов комбинации Неваляшка \times Dark Green значительно ухудшились не только проявлением эффекта «несозревающего перикарпия», но и довольно частым присутствием эффекта «сахаристой белизны», проявляющегося в неоднородной окраске мякоти плода с желтоватыми пятнами и мелкими белыми вкраплениями. В отличие от эффекта «несозревающего перикарпия», который имел хотя и повсеместное, но довольно разнокачественное

по степени выраженности проявление, среди *alc/alc//dg/dg*-генотипов встречались формы, характеризующиеся равномерной, насыщенно-красной мякотью плода без признака «сахаристой белизны». В данном случае, как и в большинстве неаллельных комбинаций, прослеживается достаточно важное влияние полигенного комплекса, т.е. общей генетической среды, которая в значительной степени нивелирует эффекты фенотипического проявления изучаемых генов. Так, в процессе исследований нами выявлено, что высокий выход ярко-насыщенных *alc*-генотипов имела комбинация скрещивания линии Неваляшка с сортом Перцевидный Полосатый, который отличался повышенным содержанием ликопина (10,3 мг/%), т.е. можно предположить, что сорт Перцевидный Полосатый обладает генетическим фактором, стимулирующим биогенез ликопина. Это дает основание предположить, что моделирование полигенного генетического фона пре-

Таблица 1

Биохимические эффекты взаимодействия генов *alc* и *dg*

| № | Название, происхождение | Гены | Сухое | Сахар | Кислот- | Аскорбино- | β -каротин |
|---------|---|--|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|
| | | | вещество | | ность | вая кислота | |
| | | | % | | | мг/% | |
| 44 | Dark green | <i>dg</i> | 5,25 \pm 0,03 | 4,56 \pm 0,04 | 0,45 \pm 0,03 | 33,35 \pm 0,69 | 0,55 \pm 0,03 |
| 645 | ^{1/3} Неваляшка | <i>alcⁿ, u, j-2, sp, yg-2^{aud}</i> | 3,52 \pm 0,03 | 2,32 \pm 0,02 | 0,37 \pm 0,02 | 24,14 \pm 0,37 | 0,04 \pm 0,01 |
| 290 | ^{1/3} F ₄ (Dark green \times Неваляшка) | <i>alcⁿ, dg, u</i> | 3,47 \pm 0,04 | 2,72 \pm 0,04 | 0,33 \pm 0,01 | 36,64 \pm 0,45 | 0,61 \pm 0,03 |
| 299 | ^{2/2} F ₄ (Dark green \times Неваляшка) | <i>alcⁿ, dg, u</i> | 4,12 \pm 0,03 | 3,04 \pm 0,03 | 0,57 \pm 0,02 | 54,24 \pm 0,89 | 0,59 \pm 0,02 |
| 300 | F ₄ (Dark green \times Неваляшка) | <i>alcⁿ, dg, u, j-2</i> | 4,22 \pm 0,02 | 2,61 \pm 0,03 | 0,51 \pm 0,03 | 38,06 \pm 0,44 | 0,63 \pm 0,04 |
| 301 | ^{2/2} F ₄ (Dark green \times Неваляшка) | <i>alcⁿ, u, sp</i> | 4,17 \pm 0,06 | 2,91 \pm 0,05 | 0,35 \pm 0,01 | 32,38 \pm 0,23 | 0,02 \pm 0,01 |
| Среднее | | <i>alcⁿ, dg</i> | 3,94 \pm 0,03 | 2,79 \pm 0,03 | 0,47 \pm 0,02 | 42,95 \pm 0,59 | 0,61 \pm 0,03 |
| 62 | Cornell | <i>alc, u, sp</i> | 5,08 \pm 0,02 | 3,33 \pm 0,02 | 0,41 \pm 0,05 | 27,34 \pm 0,31 | 0,02 \pm 0,01 |
| 44 | Dark green | <i>dg</i> | 5,25 \pm 0,03 | 4,56 \pm 0,04 | 0,45 \pm 0,03 | 33,35 \pm 0,69 | 0,55 \pm 0,03 |
| 293 | F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 4,88 \pm 0,01 | 3,21 \pm 0,01 | 0,63 \pm 0,05 | 36,87 \pm 0,40 | 0,11 \pm 0,01 |
| 294 | ^{1/2} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 4,92 \pm 0,05 | 3,56 \pm 0,04 | 0,46 \pm 0,03 | 47,71 \pm 0,78 | 0,34 \pm 0,02 |
| 294 | ^{2/1} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u, sp</i> | 5,00 \pm 0,02 | 3,28 \pm 0,03 | 0,49 \pm 0,02 | 41,89 \pm 0,61 | 0,56 \pm 0,02 |
| 294 | ^{2/1} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u, sp</i> | 4,87 \pm 0,03 | 3,08 \pm 0,03 | 0,52 \pm 0,03 | 40,90 \pm 0,42 | 0,42 \pm 0,01 |
| 295 | ^{1/2} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 5,63 \pm 0,01 | 3,69 \pm 0,01 | 0,47 \pm 0,03 | 42,40 \pm 1,12 | 0,70 \pm 0,04 |
| 295 | ^{2/1} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 4,87 \pm 0,04 | 3,38 \pm 0,04 | 0,51 \pm 0,04 | 41,75 \pm 0,68 | 0,72 \pm 0,03 |
| 296 | ^{1/3} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 4,17 \pm 0,03 | 2,95 \pm 0,03 | 0,48 \pm 0,01 | 40,61 \pm 1,03 | 1,03 \pm 0,05 |
| 297 | ^{1/4} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>alc, dg, u</i> | 4,62 \pm 0,06 | 2,79 \pm 0,05 | 0,51 \pm 0,02 | 35,78 \pm 0,59 | 0,55 \pm 0,03 |
| 298 | ^{2/1} F ₄ (Cornell \times Dark green) | <i>dg</i> | 4,92 \pm 0,04 | 2,99 \pm 0,04 | 0,39 \pm 0,02 | 47,71 \pm 0,74 | 0,68 \pm 0,03 |
| Среднее | | <i>alc, dg</i> | 4,87 \pm 0,03 | 3,24 \pm 0,03 | 0,51 \pm 0,03 | 41,00 \pm 0,70 | 0,55 \pm 0,03 |

Примечание. В этой и последующих таблицах *alcⁿ* — нетипичный аллель гена *alc*, выявленный у селекционной линии Неваляшка.

доставляет дополнительные возможности для создания и отбора более хозяйственно ценных фенотипов даже в пределах конкретной мутантной гомозиготы. Однако эти фенотипы резко ограничены нормой реакции мутантного гена. Так, среди большого количества исследованных генотипов *alc/alc//dg/dg* комбинации Невалюшка × Dark Green не было выявлено ни одного растения с отсутствием желто-бурой окраски перикарпия, что указывает на достаточно четкий моногенный контроль этого признака.

Более благоприятный в отношении улучшения окраски плода фенотипический эффект имела дигомозигота *alc/alc//dg/dg*, полученная от скрещивания линии Dark Green с сортом Cornell. Она отличалась более равномерной, насыщенно-красной окраской плода, без проявления желто-бурой окраски перикарпия и внутренней пигментной пестроты мякоти плода (рис. 2). По биохимическим показателям двойная гомозигота *alc/alc//dg/dg* гибридной комбинации Dark Green × Cornell не имела существенных отличий от двойной гомозиготы комбинации Невалюшка × Dark Green. Содержание β-каротина было на уровне 0,55 мг/%, аскорбиновой кислоты – 41,00 мг/%, органических кислот – 0,51 % (табл. 1). Более выраженный по интенсивности окраски плода фенотип дигомозиготы *alc/alc//dg/dg*, полученной на основе сорта Cornell, свидетельствует о менее выраженной экспрессивности содержащегося в его геноме аллеля *alc* на ингибирование синтеза ликопина в сравнении с аллелем *alc* линии Невалюшка. Таким образом, дигомозиготы *alc/alc//dg/dg* двух изученных гибридных комбинаций имели четкие визуальные различия по признаку окраски плода в зависимости от источника гена лежкости *alc*. Так, эффект «несозревающего перикарпия» присутствовал лишь в комбинациях скрещивания, полученных на основе линии Невалюшка.

Сравнение особенностей проявления гена *alc* у коллекционных форм Long Kipper (*alc*), Долгохранящийся (*alc*), La 2529 (*alc*) показало их идентичность по этому признаку сорту Cornell.

Таким образом, выявленная особенность дает нам основание предположить, что линия Невалюшка содержит нетипичный, фенотипически более выраженный аллель гена *alc*. Этот аллель по фенотипу является промежуточным



Рис. 2. Плоды линии № 293 F₅ (Cornell × Dark Green) (*alc, dg, u*)

между генами *alc* и *nor*. По характеру внутренней окраски мякоти он более близок к гену *alc*, по внешней окраске перикарпия – к гену *nor*.

Для подтверждения упомянутого предположения нами проведено изучение гибридной комбинации Cornell × Невалюшка. В первом поколении (F₁) наблюдалась экспрессия гена *alc* с частичным проявлением эффекта «несозревающего перикарпия», что свидетельствует о частичном доминировании аллеля *alc*ⁿ. Гибридная популяция F₂ была представлена лишь долгозревающими фенотипами с проявлением расщепления по интенсивности окраски плода в соотношении, близком к 3 : 1, а именно три менее насыщенных (проявляющие эффект «несозревающего перикарпия», носители аллеля *alc*ⁿ) и один более насыщенно красный (носители аллеля *alc*). С учетом неполного доминирования аллеля *alc*ⁿ над *alc* теоретически ожидаемое соотношение 1 : 2 : 1 соответствует практически наблюдаемому 3 : 1, что обусловлено недостаточно выразительным промежуточным фенотипом гибридных генотипов *alc*ⁿ/*alc*, характеризующихся менее интенсивной окраской плода в сравнении с гомозиготой *alc/alc*. Расчетный критерий χ² полностью подтвердил данное предположение (табл. 2).

Таким образом, выявлено, что линия Невалюшка содержит нетипичный, фенотипически более выраженный аллель гена *alc*, условно обозначенный нами как *alc*ⁿ (*alcobasa nevalyushka*).

Характеризуя положительные биохимические эффекты взаимодействия генов *alc* и *dg* в

Расщепление по признаку интенсивности окраски плода у гибридных популяций с участием линии Неваляшка

| Популяция F ₂ | Количество учетных растений, шт. | Расщепление по окраске плода (<i>alcⁿ/alcⁿ</i> , <i>alcⁿ/alc</i> : <i>alc/alc</i>) | | Критерий $\chi^2_{3:1}$ |
|---|----------------------------------|--|-------------|-------------------------|
| | | теоретическое | фактическое | |
| Cornell (<i>alc</i>) × Неваляшка (<i>alcⁿ</i>) | 146 | 109,5 : 36,5 | 112 : 34 | 0,23 |
| Неваляшка (<i>alcⁿ</i>) × La 2529 (<i>alc</i>) | 116 | 87 : 29 | 94 : 22 | 2,25 |
| χ^2 теор. 3 : 1 | | | | 3,84 |

двойной гомозиготе, полученной от скрещивания форм Dark Green и Cornell, необходимо особо отметить более продолжительный период сохранения товарных качеств плодов, их лежкость, что является наиболее веским аргументом практической ценности изучаемой комбинации генов. Так, в процессе наших исследований выявлено, что плоды растений томата с генотипом *alc/alc//dg/dg* сохраняют высокие товарные качества (не ниже 80 %) на протяжении 49–63 дней хранения в нерегулируемых условиях.

Таким образом, полученная рекомбинация *alc/alc//dg/dg* характеризовалась довольно благоприятным сочетанием эффектов двух гомозигот: с одной стороны, эффекта лежкости, что способствовало замедленному созреванию и сохранению высоких товарных качеств плодов на протяжении 49–63 дней хранения, не уступая по этим показателям эффекту простой гомозиготы *alc/alc*, с другой стороны – эффекта повышенной пигментации, отличаясь высоким содержанием β -каротина (0,55–0,63 мг/%), аскорбиновой кислоты (41,00–42,95 мг/%) и ликопина (визуально) на уровне простой гомозиготы *dg/dg* (табл. 1). За счет повышения содержания ликопина в плодах двойной гомозиготы *alc/alc//dg/dg* восстанавливалась нормальная ярко-красная окраска плода, что в сочетании с эффектом лежкости свидетельствует о положительном решении поставленной задачи и позволяет рекомендовать указанную рекомбинацию генов для создания лежких сортов томата, предназначенных для длительного хранения.

Взаимодействие аллеля *alcⁿ* (источник линия Неваляшка) с геном *hp* в направлении улучшения окраски плода оказалось менее эффективным, чем с геном *dg*. Дигомозигота *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp* характеризовалась менее насыщенной красной окраской плода, что свидетельствует о

более низком содержании ликопина. Анализируя биохимические эффекты дигомозиготы *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp*, выявили, что она существенно уступает комбинации генов *alcⁿ/alcⁿ//dg/dg* и по содержанию β -каротина, в среднем 0,24 мг/% по сравнению с 0,55 мг/% (табл. 3). В данном случае прослеживается более слабая активизация биогенеза каротиноидов (ликопина и β -каротина) в сравнении с геном *dg*. По содержанию титруемых кислот и аскорбиновой кислоты существенных отличий между изученными дигомозиготами не выявлено. Следует отметить, что это уже второй выявленный нами пример межгенного взаимодействия, когда ген *dg* оказывает более выраженный в сравнении с геном *hp* биохимический эффект на активизацию биогенеза каротиноидов. Аналогичное преимущество гена *dg* по сравнению с *hp* выявлено нами при изучении высококаротиновых дигомозигот *dg/dg//B/B* и *hp/hp//B/B*. Это позволяет предположить, что ген *hp* обладает менее выраженной экспрессивностью в сравнении с геном *dg*.

Перспективные детерминантные линии с рекомбинацией *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp* получены нами в условиях открытого грунта на основе гибридной комбинации Моголка-20 × Неваляшка. По основным биохимическим эффектам (содержание титруемых кислот, аскорбиновой кислоты и β -каротина) такие формы не имели существенных отличий от дигомозиготных линий комбинации Т-3627 × Неваляшка, изученной в условиях закрытого грунта (табл. 4). Содержание β -каротина достигало 0,26 мг/% против 0,24 мг/%, аскорбиновой кислоты – 43,59 мг/% против 41,47 мг/% и органических кислот – 0,39 % против 0,45 % (табл. 3 и 4).

Таким образом, независимо от комбинации скрещивания и условий выращивания (открытый или закрытый грунт) эффект взаимодейст-

Таблица 3

Биохимические эффекты взаимодействия генов *alcⁿ* и *hp*

| № | Название, происхождение | Гены | Сухое | Сахар | Кислот- | Аскорбино- | β-каротин |
|--------------------|-------------------------------------|--|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|
| | | | вещество | | ность | вая кислота | |
| | | | % | | | мг/% | |
| 46 | Т-3790 | <i>hp, B^c, sp</i> | 4,76 ± 0,04 | 3,51 ± 0,04 | 0,40 ± 0,04 | 32,41 ± 0,23 | 0,22 ± 0,02 |
| 645 ^{1/3} | Неваляшка | <i>alcⁿ, u, j-2, sp, yg-2^{aud}</i> | 3,52 ± 0,03 | 2,32 ± 0,02 | 0,37 ± 0,02 | 24,14 ± 0,37 | 0,04 ± 0,01 |
| 322 ^{2/1} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u, sp</i> | 5,57 ± 0,04 | 4,32 ± 0,03 | 0,41 ± 0,02 | 46,36 ± 0,61 | 0,34 ± 0,02 |
| 322 ^{2/n} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u</i> | 6,72 ± 0,02 | 4,82 ± 0,02 | 0,43 ± 0,03 | 41,18 ± 0,78 | 0,37 ± 0,03 |
| 322 ^{2/2} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, sp</i> | 6,07 ± 0,03 | 3,83 ± 0,03 | 0,43 ± 0,02 | 35,50 ± 0,44 | — |
| 323 ^{2/1} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u, sp</i> | 5,52 ± 0,07 | 4,32 ± 0,05 | 0,43 ± 0,01 | 40,04 ± 0,93 | 0,19 ± 0,01 |
| 324 ^{2/1} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u</i> | 5,27 ± 0,04 | 4,06 ± 0,04 | 0,44 ± 0,03 | 44,59 ± 1,10 | 0,57 ± 0,03 |
| 103 ^{1/2} | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u</i> | 5,57 ± 0,05 | 4,06 ± 0,04 | 0,32 ± 0,02 | 44,02 ± 0,86 | — |
| 514 | F ₄ (Т-3627 × Неваляшка) | <i>alcⁿ, hp, u</i> | 6,55 ± 0,01 | 4,23 ± 0,01 | 0,66 ± 0,04 | 38,60 ± 0,45 | — |
| Среднее | | | 5,90 ± 0,04 | 4,23 ± 0,03 | 0,45 ± 0,02 | 41,47 ± 0,74 | 0,24 ± 0,02 |

Таблица 4

Биохимические эффекты взаимодействия генов *alcⁿ* и *hp* (открытый грунт)

| № | Название, происхождение | Гены | Сухое | Сахар | Кислот- | Аскорбино- | β-каротин |
|--------------------|---|--|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|
| | | | вещество | | ность | вая кислота | |
| | | | % | | | мг/% | |
| 47 ^{2/1} | Мориока 20 | <i>sp, hp, B^c, u, j-2</i> | 4,61 ± 0,04 | 3,18 ± 0,03 | 0,33 ± 0,03 | 33,41 ± 0,41 | 0,40 ± 0,03 |
| 645 ^{1/3} | Неваляшка | <i>alcⁿ, u, j-2, sp, yg-2^{aud}</i> | 3,52 ± 0,03 | 2,32 ± 0,02 | 0,37 ± 0,02 | 24,14 ± 0,37 | 0,04 ± 0,01 |
| 314 ^{1/1} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, o, j-2</i> | 5,57 ± 0,06 | 4,32 ± 0,05 | 0,43 ± 0,03 | 41,49 ± 0,36 | 0,40 ± 0,03 |
| 315 ^{2/1} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, o, j-2</i> | 4,17 ± 0,02 | 2,99 ± 0,02 | 0,38 ± 0,02 | 36,61 ± 0,45 | 0,10 ± 0,01 |
| 318 ^{2/2} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, j-2</i> | 4,22 ± 0,03 | 2,95 ± 0,03 | 0,36 ± 0,02 | 58,58 ± 1,12 | 0,23 ± 0,02 |
| 320 ^{2/2} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, o, j-2</i> | 5,27 ± 0,04 | 4,23 ± 0,03 | 0,46 ± 0,04 | 51,26 ± 0,89 | 0,38 ± 0,03 |
| 320 ^{2/5} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, o, j-2, B^c</i> | 4,27 ± 0,01 | 3,04 ± 0,02 | 0,34 ± 0,02 | 39,05 ± 0,44 | 0,22 ± 0,01 |
| 325 ^{2/2} | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, j-2</i> | 4,22 ± 0,06 | 2,95 ± 0,05 | 0,30 ± 0,01 | 48,27 ± 0,68 | 0,38 ± 0,02 |
| 326 | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, j-2, yg-2^{aud}</i> | 4,87 ± 0,03 | 3,13 ± 0,02 | 0,43 ± 0,03 | 43,39 ± 0,79 | 0,20 ± 0,01 |
| 11202 | F ₄ (Мориока 20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, o, j-2</i> | 4,72 ± 0,04 | 3,23 ± 0,04 | 0,42 ± 0,04 | 34,23 ± 0,23 | 0,15 ± 0,01 |
| 11209 | F ₄ (Мориока 20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, o, j-2</i> | 5,07 ± 0,02 | 3,38 ± 0,02 | 0,37 ± 0,03 | 39,42 ± 0,51 | — |
| 324 | F ₄ (Мориока-20 × Неваляшка) | <i>sp, hp, u, j-2</i> | 5,52 ± 0,06 | 4,51 ± 0,06 | 0,32 ± 0,02 | 40,00 ± 0,67 | 0,37 ± 0,03 |
| Среднее | | | 4,71 ± 0,04 | 3,37 ± 0,03 | 0,39 ± 0,03 | 43,59 ± 0,61 | 0,26 ± 0,02 |

вия генов *alcⁿ* и *hp* является генетически стабильным (фиксированным), обеспечивая сочетание высокой лежкости плодов с повышенным в них содержанием ликопина, органических кислот, β-каротина и аскорбиновой кислоты.

Среди отобранных селекционных линий F₄ (Мориока-20 × Неваляшка), являющихся носителями дигомозиготы *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp*, выделены формы, которые имели очень высокое содержание аскорбиновой кислоты — 51,26 и 58,58 мг/% (табл. 4), достигая суммарного показателя обе-

их родительских форм. Высокий уровень биогенеза аскорбиновой кислоты в разной степени выраженности (от 34,23 до 58,58 мг%) характерен для всех изученных генотипов, что дает основание утверждать о генетической детерминации данного эффекта межгенного взаимодействия генов *alcⁿ* и *hp*. Проанализировав превышение по этому показателю дигомозигот всех изученных комбинаций (табл. 1, 3, 4) в сравнении с лучшей по содержанию аскорбиновой кислоты (высокопигментной) ро-



Рис. 3. Плоды линии № 315 F₄ (Morioka-20 × Неваляшка) (*sp, u, j-2, alcⁿ, hp*)

дательской формой, мы установили, что взаимодействие генов повышенной пигментации *dg* и *hp* с геном лежкости *alc* активизирует ее биогенез в среднем на 23–30 %, а в отдельных случаях до 75 % (селекционная линия № 318 2/2 F₄ (Morioka-20 × Неваляшка)). В процессе наших исследований [9] отмечено положительное влияние гена *alc* на содержание ас-

корбиновой кислоты. Возможно, что этот эффект значительно усиливается экспрессией генов *hp* и *dg*, которые в комплексе оказывают аддитивное действие на биосинтез аскорбиновой кислоты.

Визуально плоды линий, содержащих комбинацию генов *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp*, характеризовались желтовато-бурой окраской перикарпия, типичной для аллеля *alcⁿ*, с проявлением ярко-красной окраски мякоти плода, характерной для гена *hp* (рис. 3). При этом четко прослеживается параллельная полигенная регуляция признака, в определенной мере нивелирующая проявление фиксированных эффектов упомянутой двойной гомозиготы, что визуально проявляется в разной степени насыщенности красной окраски мякоти плода.

Экспериментальные данные свидетельствуют, что селекционные линии F₄ (Morioka-20 × Неваляшка), содержащие двойную гомозиготу *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp*, характеризовались достаточно высоким уровнем продуктивности, что не типично для *hp*-генотипов, обладающих пониженной мощностью развития растений [3, 7]. Как ни парадоксально, но двойные гомозиготы

Таблица 5

Продуктивные показатели лучших селекционных линий F₃–F₅ томата

| Название, происхождение | Гены | Продуктивность, кг/раст. | Масса плода, г | Вегетационный период, дни |
|--|--|--------------------------|----------------|---------------------------|
| Неваляшка | <i>sp, alcⁿ, sp, u, j-2, yg-2^{aud}</i> | 0,71 ± 0,08 | 118 ± 4,1 | 132 ± 2,0 |
| Morioka-20 | <i>sp, hp, B^{og}, u, o, j-2</i> | 1,10 ± 0,12 | 55 ± 1,1 | 112 ± 1,1 |
| № 318 _{2/2} F ₄ (Morioka-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, j-2</i> | 1,43 ± 0,20 | 65 ± 2,8 | 118 ± 0,9 |
| № 320 _{2/2} F ₄ (Morioka-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, o, j-2</i> | 1,22 ± 0,13 | 68 ± 2,1 | 119 ± 1,2 |
| № 320 F ₄ (Morioka-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, u, o, j-2</i> | 1,63 ± 0,10 | 68 ± 2,2 | 120 ± 1,8 |
| № 320 F ₄ (Morioka-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, B^{og}, u, o, j-2</i> | 1,76 ± 0,18 | 80 ± 2,7 | 122 ± 2,2 |
| № 320 F ₄ (Morioka-20 × Неваляшка) | <i>sp, alcⁿ, hp, B^{og}, u, o, j-2</i> | 1,45 ± 0,12 | 58 ± 1,3 | 118 ± 1,5 |
| Лагидный | <i>sp, u, o, j-2</i> | 1,87 ± 0,17 | 78 ± 1,8 | 105 ± 1,1 |

Биохимические показатели лучших высокопигментнолежких селекционных

| Название, происхождение | Гены | Ликопин | β-каротин | α-каротин |
|---|--|-------------|-------------|--------------|
| T-3627 | <i>hp, B^{og}</i> | 3,30 ± 0,18 | 0,15 ± 0,01 | 0,02 ± 0,001 |
| Dark green | <i>dg</i> | 4,16 ± 0,21 | 0,39 ± 0,02 | 0,08 ± 0,001 |
| Неваляшка | <i>alcⁿ</i> | 0,64 ± 0,04 | 0,11 ± 0,01 | 0,02 ± 0,001 |
| Cornell | <i>alc</i> | 0,57 ± 0,03 | 0,20 ± 0,01 | 0,02 ± 0,001 |
| № 293 F ₄ (Cornell × Dark green) | <i>dg, alc</i> | 2,10 ± 0,14 | 0,33 ± 0,02 | 0,04 ± 0,001 |
| № 322 F ₄ (T-3627 × Неваляшка) | <i>hp, B^{og}, alcⁿ</i> | 6,42 ± 0,24 | 0,41 ± 0,02 | 0,02 ± 0,001 |

комбинации (Morioka-20 × Неваляшка) оказались более продуктивными, чем простые гомозиготы по гену *hp* (табл. 4), причем этот эффект был более выражен в условиях открытого грунта. Это в определенной мере свидетельствует о дифференцированном характере экспрессии гена *hp* в условиях разных генотипов и экологических сред, а также о возможности создания антидепрессивных условий экспрессии гена *hp*.

Отобранные селекционные линии F₄ (Morioka-20 × Неваляшка) (*alcⁿ*, *hp*, *sp*, *u*, *j-2*) отличались комплексом хозяйственно ценных признаков — детерминантным, компактным габитусом с короткими междоузлиями, высокой продуктивностью (до 1,76 кг/растения), выровненными, очень плотными, устойчивыми к растрескиванию и перезреванию плодами массой 58–80 г с красной окраской мякоти. Они характеризовались позднеспелостью и высокой лежкостью плодов. Однако существенным их недостатком является буро-желтоватый перикарпий плода в зоне чашечки плода, ухудшающий внешний вид, т.е. товарные качества. Мы полагаем, что для устранения указанного недостатка в качестве донора лежкости более предпочтительным является аллель *alc*, а не *alcⁿ*.

В процессе исследований изучена тройная рекомбинация *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp//B^{og}/B^{og}*, которая в отличие от дигомозиготы *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp* характеризовалась изменением внешней окраски плода от буро-желтоватой до буро-красной (рис. 4). Однако даже двойная стимуляция синтеза ликопина со стороны генов *hp* и *B^{og}* не способствовала стабилизации нормальной яркой окраски плода у носителей аллеля *alcⁿ*. Это в очередной раз свидетельствует о предпочтительности селекционного исполь-



Рис. 4. Плоды линии № 429 2/1 F₄ (Мо 451 × Неваляшка) (*sp*, *u*, *j-2*, *alcⁿ*, *hp*, *B^{og}*)

зования аллеля *alc*, содержащегося у сорта Cornell и линии La 2529.

Таким образом, аллель *alcⁿ* является промежуточным по фенотипу между генами *alc* и *nor*, сочетая их эффекты, которые имеют локальное проявление в разных частях плода. Так, внутренняя мякоть плода проявляет эффект гена *alc*, характеризуясь более высоким содержанием ликопина (визуально), что свидетельствует о более активном его биогенезе именно в этой части плода. Перикарпий плода проявляет эффект гена *nor*, характеризуясь более выраженным ингибирующим воздействием на биогенез каротиноидов и, прежде всего, ликопина, что визуально подтверждается его более светлой, даже желтоватой окраской. Влияние генов *dg*, *hp*, *B^{og}*, активизирующих биогенез ликопина, также оказывается дифференциальным вследствие разной реакции перикарпия и мякоти плода на экспрессию этих генов,

Таблица 6

линий томата в сравнении с лежкими и высокопигментными сортами, мг/%

| Хлорофиллы | Антоциан | Клетчатка | Водорастворимый пектин | Протопектин | Сумма пектиновых веществ | Аскорбиновая кислота |
|------------|-------------|---------------|------------------------|-------------|--------------------------|----------------------|
| — | 1,08 ± 0,11 | 897,5 ± 17,4 | 119,6 ± 1,6 | 131,4 ± 0,3 | 251,0 | 19,04 ± 0,21 |
| < 0,1 | 2,60 ± 0,15 | 1536,2 ± 6,1 | 98,2 ± 0,7 | 123,6 ± 1,6 | 221,8 | 28,63 ± 0,69 |
| < 0,1 | 0,61 ± 0,04 | 1286,5 ± 18,5 | 131,4 ± 1,9 | 165,8 ± 1,5 | 297,2 | 28,41 ± 0,31 |
| < 0,1 | < 0,1 | 1072,1 ± 12,7 | 129,0 ± 0,3 | 182,9 ± 2,6 | 311,9 | 30,92 ± 0,72 |
| < 0,1 | 0,22 ± 0,02 | 930,0 ± 7,3 | 114,5 ± 1,4 | 183,9 ± 1,8 | 298,4 | 49,78 ± 4,06 |
| — | 0,86 ± 0,05 | 1117,3 ± 16,0 | 149,9 ± 3,4 | 188,9 ± 2,7 | 337,9 | 35,74 ± 0,40 |

что полностью подтверждено нашими экспериментальными данными.

Изучение эффекта «несозревающего перикарпия», типичного для аллеля *alcⁿ*, позволило установить, что важную роль в его формировании имеет структура и окраска эпидермиса плода. Выявлено, что у генотипов *alcⁿ/alcⁿ* эпидермис имеет не желтую, а желто-зеленоватую окраску, и обладает большей его толщиной, плотно срастается с мякотью плода. Такой эпидермис очень плохо снимается даже с консервированных плодов, в то время как у большинства сортов он буквально отслаивается. Более детальные особенности анатомического и биохимического строения эпидермиса гена *alcⁿ* поставлены на изучение.

В процессе исследований выявлено, что высокую эффективность по отношению к аллелю *alcⁿ* проявил ген *B^{og}* и без участия гена *hp*. Так, достаточно насыщенную внутреннюю окраску плода имели селекционные формы гибридной комбинации (Неваляшка × PU 74–43 (*sp*, *B^{og}*, *u*)), содержащие рекомбинацию генов *alcⁿ/alcⁿ//B^{og}/B^{og}*. Как известно, в отличие от генов *dg* и *hp*, аллель *B^{og}* не оказывает депрессивного действия на продуктивность растений, поэтому может эффективно быть использован для улучшения лежких генотипов *alc/alc*. Однако в таком случае, кроме повышения содержания ликопина, мы не будем иметь высокого содержания в плодах томата таких биологически ценных компонентов, как β-каротин и аскорбиновая кислота.

Для двух селекционных линий № 293 F₄ (Cornell × Dark green) (*dg*, *alc*) и № 322 F₄ (Т-3627 × Неваляшка) (*hp*, *B^c*, *alcⁿ*), выделившихся по комплексу хозяйственно ценных признаков, проведено более обширное изучение биохимических показателей в сравнении с исходными родительскими формами. Полученные результаты полностью подтвердили наше предположение (основанное на визуальной оценке) о более высоком содержании ликопина у дигомозигот — *alc/alc//dg/dg* и *alcⁿ/alcⁿ//hp/hp//B^c/B^c* в сравнении с исходными гомозиготами *alc/alc* и *alcⁿ/alcⁿ* (табл. 6). Так, линия № 293 F₄ (Cornell × Dark green) (*dg*, *alc*) по содержанию ликопина (2,10 мг/%) превысила исходный лежкий сорт Cornell (0,57 мг/%) более чем в 3 раза (на 368 %), что в сочетании с высоким

эффектом лежкости обеспечивает ей существенные товарные преимущества. Еще более высокое содержание ликопина (6,42 мг/%) имела линия № 322 F₄ (Т-3627 × Неваляшка), характеризующаяся наличием тригомозиготы *hp/hp//B^c/B^c//alcⁿ/alcⁿ*. По этому показателю она превысила не только высоколежкоспособную линию Неваляшка (на 1003 %), но и исходную дигомозиготу *hp/hp//B^c/B^c* формы Т-3627 (на 154 %). Таким образом, экспериментальные данные подтверждают возможность повышения уровня ликопина в лежких сортах томата (в 3–10 раз) до уровня высокопигментных линий, без снижения эффекта лежкости, за счет эффектов межгенного взаимодействия гена *alc* с генами, активизирующими биогенез ликопина *dg*, *hp* и *B^c*.

Выявлено, что формы с геном *alc* и *dg* имели более высокое содержание клетчатки. Вероятно, что это в какой-то степени определяет высокую плотность плодов этих генотипов. Подтвержден также факт [7] более высокого содержания пектиновых веществ у форм с генами лежкости с преобладанием их водонерастворимой формы — протопектина (табл. 5). Как известно [8], именно протопектин в значительной мере определяет высокие физико-механические признаки плодов томата. Полученные рекомбинации *dg/dg//alc/alc* и *hp/hp//B^c/B^c//alcⁿ/alcⁿ* по содержанию протопектина соответствовали уровню гомозиготы по гену *alc*.

Выводы. Выявлено, что селекционная линия Неваляшка (*alcⁿ*, *sp*, *u*, *j-2*, *yg-2^{aud}*) содержит нетипичный аллель гена *alc*, проявляющий эффекты генов *alc* и *nor*. Выявлено, что для создания высокотоварных лежких сортов томата с насыщенно-красной окраской плода (высокое содержание ликопина) наиболее эффективной является комбинация генов *alc/alc//hp/hp//B^{og}/B^{og}(B^c/B^c)*. Однако по комплексу хозяйственно ценных продуктивных и биохимических показателей более перспективной является дигомозигота *alc/alc//dg/dg*. Селекционные линии, содержащие рекомбинацию генов *alc/alc//dg/dg*, отличаются более стабильной продуктивностью, а плоды за счет объединения эффектов двух гомозигот характеризуются повышенным содержанием β-каротина (0,55–0,63 мг/%), аскорбиновой кислоты (41,00–42,95 мг/%), нормальным содержанием

титруемых кислот (0,47–0,51 %), ликопина (2,10 мг/%), в сочетании с высокой лежкостью плодов (49–63 дней). По аналогии с рекомбинацией генов *alc/alc//hp/hp//B^{og}/B^{og}(B^c/B^c)* положительного эффекта в отношении повышения содержания ликопина следует ожидать и от комбинации генов *alc/alc//dg/dg//B^{og}/B^{og}(B^c/B^c)*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горьковец С.А. Результаты селекции гибридов томата с повышенной лежкоспособностью и транспортабельностью плодов // Гавриш. – 1997. – № 6. – С. 6–11.
2. Єрьоменко В.В., Кравченко В.А., Кузьоменський О.В. Гени лежкості в селекції томата // Овочівництво і баштанництво. – 2001. – Вип. 45. – С. 49–58.
3. Mochizuki T. Studies on lines with high-pigment genes as high vitamin C and carotenoid sources in tomato breeding // Bull. Veg. Orgnam. Crops Res. Stn. Ser. A. – 1995. – № 10. – P. 55–139.
4. Методические указания по селекции сортов и гибридов томата для открытого и защищенного грунта. – М.: ВАСХНИИЛ, 1986. – 112 с.
5. Методика проведення експертизи сортів на відмінність, однорідність та стабільність (ВОС) (овочеві, баштанні культури та картопля) // Охорона прав на сорти рослин. Т.1., ч. 2. – Київ, 2004. – 252 с.
6. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 350 с.
7. Жученко А.А. Генетика томатов. – Кишинев: Штиинца, 1973. – 664 с.
8. Дьяченко В.С. Овощи и их пищевая ценность. – М.: Россельхозиздат, 1979. – 159 с.
9. Кузьоменский А.В. Использование мутантных генов для повышения качества плодов томата // Овочівництво і баштанництво. – 2005. – Вип. 51. – С. 198–212.

Поступила 21.03.06