

А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ

Институт овощеводства и бахчеводства УААН, Харьков
E-mail: ovoch@intercomplect.kharkov.ua

ЭФФЕКТ КУМУЛЯТИВНОЙ ПОЛИМЕРИИ ГЕНОВ ЛЕЖКОСТИ ТОМАТА



Приведены результаты исследований по изучению гетеро- и гомозиготного взаимодействия генов лежкости *alc*, *nor*, *rin* у томата. Показано, что у двойных гетерозигот $alc/alc^+//nor/nor^+$, $nor/nor^+//rin/rin^+$, $alc/alc^+//rin/rin^+$ наблюдается кумулятивная полимерия, приводящая к формированию нового «долгосозревающего» фенотипа. При неаллельном взаимодействии у двойных гомозигот $alc/alc^+//rin/rin^+$, $nor/nor^+//rin/rin^+$, $alc/alc^+//nor/nor^+$ в результате совмещения эффектов двух генов происходит сильное ингибирование процессов созревания и синтеза каротиноидов, что способствует формированию нового «несозревающего» фенотипа с отсутствием визуальных признаков созревания — зелено-белой окраски плода.

© А.В. КУЗЬМЕНСКИЙ, 2007

Введение. Интенсивный уровень развития промышленного овощеводства предъявляет довольно высокие требования к современным сортам и в особенности гибридам томата. Наряду с традиционными направлениями селекции (скороспелость, крупноплодность, пригодность к механизированной уборке, устойчивость к болезням) все больше внимания акцентируют на новых требованиях, касающихся улучшения качественных и товарных показателей готовой продукции и, в частности, повышения лежкости и транспортабельности плодов. Это направление имеет важное и, можно сказать, универсальное значение, поскольку обеспечивает повышенную товарность плодов, а также более длительное время их хранения и успешное транспортирование.

Первоочередного внимания заслуживает селекционно-генетическая модель улучшения данных признаков, для которой весьма ценными являются гены лежкости томата — *alc*, *nor*, *rin*. Вследствие снижения активности или полной блокировки синтеза фермента полигалактураназы, который детерминирует биогенез ликопина, β -каротина, а также переход протопектина в пектин [3], у отмеченных мутаций окраска плода изменяется от желто-лимонной (у форм с геном *rin*) до светло-красной (у носителей гена *alc*). Такие плоды более длительное время остаются плотными, недозревшими, у них замедлен процесс дыхания, что также продлевает период хранения. Возможность их использования для создания высококачественных, лежких форм томата обсуждается с момента их выявления, и стоит отметить, что в указанном направлении достигнуты немаловажные результаты. Получены высокопродуктивные сорта — Cornell-111 (*alc*), Снежные (*rin*), Жираф (*nor*), Long Kipper (*alc*), Колядник (*alc*), Долгохранящийся (*alc*), гибриды F₁ — Хрустик (*rin/rin*), Рефлекс (*rin/rin*⁺), Картуш (*nor/nor*⁺), Вердикт (*nor/nor*⁺), Рококо (*nor/nor*⁺), Инстинкт (*rin/rin*⁺), Мастер (*rin/rin*⁺), Самара (*rin/rin*⁺), Otranto (*rin/rin*⁺), Ля-ля-фа (*rin/rin*⁺), Орко (*rin/rin*⁺), Рамзай (*rin/rin*⁺), Блюз (*nor/nor*⁺), Пилигрим (*nor/nor*⁺), а также гибриды F₂ — Шедевр-1 и Шедевр-2, являющиеся носителями гена *alc*.

Наибольшую практическую ценность гены лежкости представляют при создании гетерозисных гибридов томата. В этой связи особый интерес вызывает изучение эффектов их про-

явления и неаллельного взаимодействия в гетерозиготе, на что были направлены наши исследования.

Материал и методика. Исследования проведены в Институте овощеводства и бахчеводства УААН (ИОБ УААН). Исходным материалом служили сорта и линии коллекции лаборатории селекции пасленовых растений ИОБ УААН и в частности образцы, пригодные для длительного хранения – геноносители *alc*, *nor*, *rin*: Cornell 11 (*alc*), Снежные (*rin*), Жираф (*nor*), GCR 585-*rin* и GCR 946-*nor*. Схему размещения селекционных питомников, получение гетерозисных гибридов и оценку основных хозяйственно ценных признаков растений осуществляли согласно общепринятым методическим рекомендациям ВАСХНИЛ [1]. Математическую обработку данных проводили по методике Доспехова [2].

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

Результаты исследований и их обсуждение. В наших исследованиях выявлено, что гены *alc* и *nor* ингибируют синтез ликопина без существенного влияния на содержание β -каротина. Присутствие гена *rin* полностью препятствует биогенезу ликопина и снижает содержание β -каротина до уровня 0,06 мг/% (табл. 1). По другим биохимическим компонентам выявлено положительное влияние гена *alc* на содержание аскорбиновой кислоты и титруемых кислот.

Необходимо отметить, что формы – носители генов *alc* и *nor* отличаются существенной индивидуальностью по проявлению признака окраски плода. Так, все источники гена *alc* проявляют разную насыщенность красной окраски плода, причем не только в определенный период вегетации, а и позже, в период хранения. Такое колебание настолько значительно, что не всегда можно установить визуальную грань, позволяющую достаточно точно контролировать проявление генов *alc* и *nor*, поскольку окраска плода может быть промежуточной, т.е. недостаточно красной для гена *alc*, но слишком красной для гена *nor*. Поэтому, не зная родословной, по фенотипу достаточно сложно идентифици-

ровать, какой из двух генов содержит генотип. Следует также отметить, что у некоторых форм индивидуальность в проявлении окраски плода присутствует даже внутри образца, причем такие различия сопровождались достаточно существенными биохимическими изменениями. Так, в пределах образца GCR 946-*nor* (США) нами выявлены растения с окраской плода от светло-красной до желто-зеленой, причем возраст растений и их морфологический фенотип были полностью одинаковыми. Изучение биохимических показателей плодов указанных фенотипов позволило выявить их существенные различия (табл. 2). По всем компонентам, за исключением содержания аскорбиновой кислоты, растения со светло-красными плодами имели более высокие показатели, чем индивиды с желто-зеленой окраской плода. Выявленный факт явных фенотипических различий в пределах одного генотипа, как мы полагаем, связан с физиологической разнокачественностью состояния растений, что оказывает влияние на скорость протекания процессов созревания плода. Это подтверждает и тот факт, что подобные различия не имели проявления в потомстве при индивидуальном размножении растений. Мы не исключаем, что проанализированные фенотипы со светло-красными и желто-зелеными плодами являются разными группами зрелости одного генотипа. Приведенный пример свидетельствует о том, что достаточно существенное влияние на проявление генов окраски и консистенции плода оказывает не только общий генетический фон, но и физиологическое состояние индивида. Это создает значительный модификационный эффект, который необходимо учитывать при отборе рекомбинантных генотипов в расщепляющихся популяциях F_2 .

При создании лежких сортов томата для мозиготного использования наиболее пригоден ген *alc*, который отличается замедленным созреванием плодов и характеризуется наиболее выраженной красной (фактически светло-красной) окраской плода. Ген *nor* имеет сходный, но более выраженный фенотипический эффект задержки созревания, характеризуясь буровато-светлой окраской плода, что косвенно указывает на еще более существенный недостаток ликопина (рис. 1).

Таблица 1

Биохимические показатели коллекционных форм томата с генами лежкости

Сорт, форма	Ген	Сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β -каротин
		%			мг/%	
№ 174	<i>rin, u</i>	4,97	3,56	0,42	25,47	0,06
Катрин	<i>rin, j-2, sp, mc</i>	4,86	3,56	0,49	22,42	0,08
Рефлекс	<i>rin, u, sp</i>	4,17	2,95	0,44	20,31	0,02
Лонг Кипер	<i>alc, u, sp</i>	5,03	2,79	0,48	27,62	0,22
Cornell	<i>alc, u, sp</i>	5,08	3,33	0,41	27,34	0,17
Неваляшка	<i>alc, u, j-2, sp</i>	5,20	3,10	0,47	24,14	0,15
La 2529	<i>alc, c</i>	4,17	2,91	0,38	21,58	0,19
GCR 946 пог	<i>nor</i>	4,78	3,06	0,51	26,45	0,16
№ 180	<i>nor, u, j-2, o, s</i>	4,42	3,44	0,44	23,00	0,22
Барс	<i>nor, u, j-2, o, sp</i>	3,58	2,36	0,42	22,44	0,16
КДС -5	<i>u</i>	4,24	3,00	0,46	17,18	0,15
Саусо	<i>u</i>	4,69	3,32	0,40	18,49	0,18
Среднее		4,57	3,06	0,43	25,09	0,15
НСР _{0,5}		0,54	0,38	0,05	5,02	0,06

Таблица 2

Биохимические показатели коллекционной формы GCR 946-пог с разным уровнем зрелости плодов

Окраска плода	Ген	Сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β -каротин
		%			мг/%	
Желто-зеленая	<i>nor</i>	3,87	2,43	0,41	26,41	0,02
Светло-красная	<i>nor</i>	5,68	3,69	0,61	26,52	0,33
НСР _{0,5}		0,74	0,50	0,04	3,33	0,04

Из литературных источников [4–6] известно, что гены *alc*, *nor*, *rin* в гетерозиготе имеют промежуточное проявление, понижая активность группы окислительно-восстановительных ферментов, ингибируя синтез каротиноидов, повышая вязкость сока, а также содержание пектиновых веществ и витамина С в плодах. Это позволяет достаточно эффективно использовать их при создании гетерозисных гибридов томата с увеличенной плотностью плодов, улучшенными показателями транспортабельности и лежкости плодов.

Как показали наши исследования, гибриды F₁, гетерозиготные по одному из этих генов, формируют плоды нормальной ярко-красной окраски, отличаясь от обычных красноплодных форм более высокой плотностью, лежкостью и транспортабельностью [7]. Наиболее выражены эти признаки были у гибридов, получен-

ных на основе носителей гена *alc*. Плоды этих гибридов характеризовались продолжительным созреванием, они более длительное время пребывали в фазе молочно-бурой зрелости и достигали полного созревания на 5–7 дней позже, чем обычные сорта/гибриды. Таким образом, взаимодействие между аллелями гетерозигот *nor/nor*⁺, *rin/rin*⁺ и *alc/alc*⁺ имеет характер промежуточного доминирования или аддитивного межallelного взаимодействия.

В процессе исследований в гибридных популяциях F₂–F₃, полученных от скрещивания геноносителей *alc*, *nor*, *rin* с высокопродуктивными, скороспелыми сортами промышленного типа, отобраны генотипы, благоприятно сочетающие перечисленные гены с основными хозяйственно ценными полигенными (высокая продуктивность, скороспелость, масса плода) и моногенными (детерминантный габитус, бес-

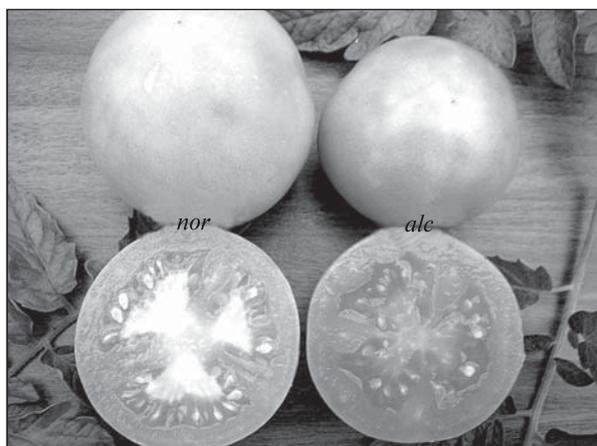


Рис. 1. Проявление окраски плода у геноносителей *nor* и *alc*



Рис. 2. Проявление окраски плода у двойной гетерозиготы $alc/alc^+//nor/nor^+$

коленчатое сочленение плодоножки, равномерная окраска плода, штамбовый тип растения и др.) признаками. Таким образом, выявлено, что гены *alc*, *nor*, *rin* не имеют каких-либо отрицательных эффектов, препятствующих их практическому использованию в комбинативной селекции томата. Напротив, многолетние наблюдения дают основание утверждать, что формы, содержащие гены лежкости и особенно ген *rin*, проявляют увеличенное плодообразование за счет более высокой завязываемости. Их кисти, как правило, выполнены на 90–100 %, плоды более выровнены по массе, а в расщепляющихся популяциях F_2 такие генотипы оказываются более крупноплодными в сравнении с генотипами без гена *rin*.

Оценивание эффектов общей и специфической комбинационной способности позволило отобрать перспективные селекционные линии – Катрин (*sp, rin, j-2, mc*), Неваляшка (*sp, alc, j-2, u, yg-2^{муд}*), Меринда (*sp, d, alc, j-2, u*), Теофил (*sp, alc, j-2, u*), Барс (*sp, nor, j-2, u*), № 180 (*nor, j-2, u, o, s*), № 174 (*sp, rin, u*), Со-сулька (*sp, d, nor, j-2, u, el, fl*), рекомендуемые для гетерозисной селекции.

Изучение эффектов взаимодействия генов лежкости в гетерозиготе позволило установить их кумулятивный эффект на созревание и окраску плода. Так, на серии гибридных комбинаций установлено, что в дигетерозиготе $alc/alc^+//nor/nor^+$ отсутствует межгенная комплементация, приводящая к реверсии нормальной окраски плода. Такие гибриды имели оригинальный фенотип, у которого плоды не достигали полной зрелости и нормальной красной окраски. Однако в отличие от гомозиготы гена *alc*, дигетерозигота $alc/alc^+//nor/nor^+$ придавала плодам немного более насыщенный красный оттенок (рис. 2). Даже в течение 80 дней последующего хранения они сохраняли буровато-красную окраску, отличаясь высокой плотностью, устойчивостью к растрескиванию и перезреванию. Фенотип дигетерозиготы $alc/alc^+//nor/nor^+$ отражает собой эффект кумулятивной полимерии [8] (изомерии [9]) или, в терминах количественной генетики, аддитивного межгенного взаимодействия [10], при котором отсутствие двух доминантных гомозигот приводит к снижению пигментации плода и задержке его созревания. Учитывая дигибридный характер скрещивания, проявление нормальной окраски и созревания плода в указанной комбинации генов определяется экспрессией четырех доминантных аллелей – $alc^+/alc^+//nor^+/nor^+$. Таким образом, новый фенотип является уже более чем промежуточным, поскольку представляет собой эффект взаимодействия продуктов экспрессии четырех аллелей по типу кумулятивной полимерии.

Выявленные особенности межгенного взаимодействия генов лежкости открывают дополнительные возможности селекции, так как позволяют расширить генетический потенциал гетерозиготы. Аналогичный тип межгенного взаимодействия мутантных гетерозигот по ге-

нам *dr*, *dg*, *hp*, *hp*₁, *hp*₂ выявлен в исследованиях Mochizuki [11], где автор делает предположение об аллельности генов *dr*, *hp*₁, *hp*₂, *dg* (некартированных) по отношению к *hp*. В нашем случае мы имеем дело с генами *alc* и *nor*, локализованными в хромосоме 10 (находятся на расстоянии 10 кроссоверных единиц), поэтому их аллельность исключается.

Для подтверждения выявленного эффекта взаимодействия генов *alc* и *nor* в двойной гетерозиготе нами проведено изучение расщепляющихся гибридных популяций F₂ трех гибридных комбинаций — № 180 (*nor*) × Неваляшка (*alc*), Cornel-111 (*alc*) × № 180 (*nor*), Неваляшка (*alc*) × Барс (*nor*).

Установлено, что в F₂ преобладают долгозревающие, в различной степени светлокрасные и буроватые фенотипы, с единичным проявлением форм, имеющих нормальную красную окраску плода, в соотношении близком 5 (красных) : 11 (долгозревающих). Наблюдаемые в гибридных популяциях расщепления по признаку окраски плода полностью подтвердили ожидаемое соотношение

($\chi^2_{\text{факт.}} < \chi^2_{\text{теор.}}$) (табл. 3). Фенотипическое соотношение 5 : 11 отвечает представленному в виде решетки Пеннета балансу генотипических классов (табл. 4). Учитывая тот факт, что даже простые гомозиготы по генам *alc* и *nor* имеют не всегда четко различимый фенотип, идентифицировать 11 долгозревающих генотипов не представляется возможным. Даже дигомозиготу *alc/alc//nor/nor*, которая представляет собой незозревающий (даже после продолжительного хранения) слегка «зажигющийся» внутри фенотип, достаточно точно констатировать возможно лишь по потомству F₃, поскольку простая гомозигота по гену *nor* в присутствии одного аллеля гена *alc* (*nor/nor//alc/alc*⁺) имеет близкий к двойной гомозиготе фенотип.

Таким образом, вследствие отсутствия межгенной комплементации между генами *alc* и *nor* расщепление по фенотипу в F₂ имеет непрерывный вариационный характер с проявлением эффектов гомо- (дигомо-), гетеро- (дигетеро-) и гомогетерозиготного неаллельного взаимодействия, т.е. фактически каждый гено-

Таблица 3

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

Таблица 4

Наследование окраски плода у томата при взаимодействии генов лежкости *alc* и *nor*

♀/♂	<i>alc</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺	<i>alc</i> ⁺ / <i>nor</i>	<i>alc</i> / <i>nor</i> ⁺	<i>alc</i> / <i>nor</i>
<i>alc</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺ красный	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> красный	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺ красный	<i>alc</i> / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> / <i>nor</i> ⁺ долгозревающий
<i>alc</i> ⁺ / <i>nor</i>	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> / <i>nor</i> ⁺ красный	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> / <i>nor</i> долгозревающий	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> // <i>nor</i> / <i>nor</i> ⁺ долгозревающий	<i>alc</i> ⁺ / <i>alc</i> // <i>nor</i> / <i>nor</i> долгозревающий
<i>alc</i> / <i>nor</i> ⁺	<i>alc</i> / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺ красный	<i>alc</i> / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> долгозревающий	<i>alc</i> / <i>alc</i> // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> ⁺ долгозревающий	<i>alc</i> / <i>alc</i> // <i>nor</i> ⁺ / <i>nor</i> долгозревающий
<i>alc</i> / <i>nor</i>	<i>alc</i> / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> / <i>nor</i> ⁺ долгозревающий	<i>alc</i> / <i>alc</i> ⁺ // <i>nor</i> / <i>nor</i> долгозревающий	<i>alc</i> / <i>alc</i> // <i>nor</i> / <i>nor</i> ⁺ долгозревающий	<i>alc</i> / <i>alc</i> // <i>nor</i> / <i>nor</i> долгозревающий



Рис. 3. Проявление окраски плода у двойной гетерозиготы $nor/nor^+//rin/rin^+$

тип характеризуется индивидуальным фенотипическим проявлением, однако из-за сложности визуальной идентификации все фенотипы условно разделены нами на два класса.

Двойная гетерозигота $nor/nor^+//rin/rin^+$ также характеризуется отсутствием реверсии, хотя ее действие имело менее выраженный промежуточный эффект, приводящий к формированию выраженного долгосозревающего 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 (рис. 3).

Фенотипический эффект третьей двойной гетерозиготы $alc/alc^+//rin/rin^+$ имел еще менее выраженный эффект задержки созревания. Плоды таких форм характеризуются замедленным созреванием, высокой плотностью, устойчивостью к растрескиванию, но по мере созревания, в отличие двух предыдущих гетерозигот, они достигают нормальной красной окраски, т.е. наблюдается реверсия.

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 межallelного и межгенного аддитивного взаимодействия демонстрируют количественный тип изменчивости признака. При этом каждый из аллелей

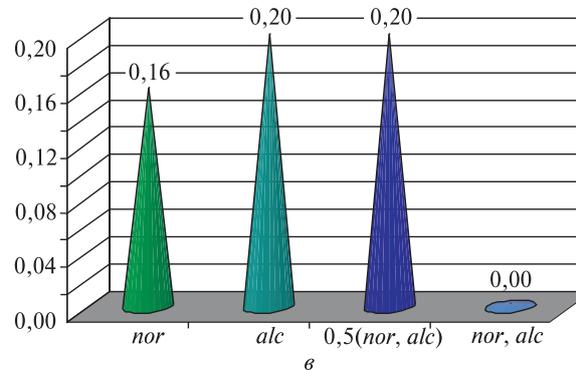
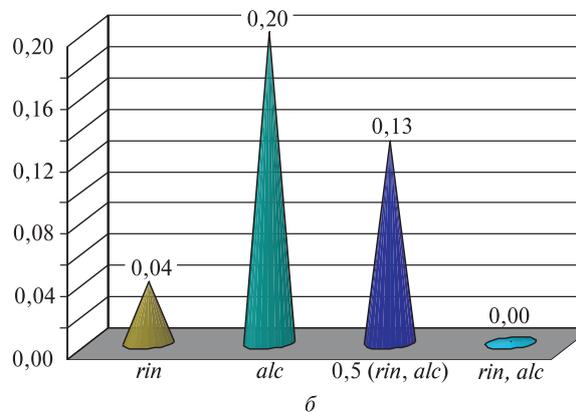
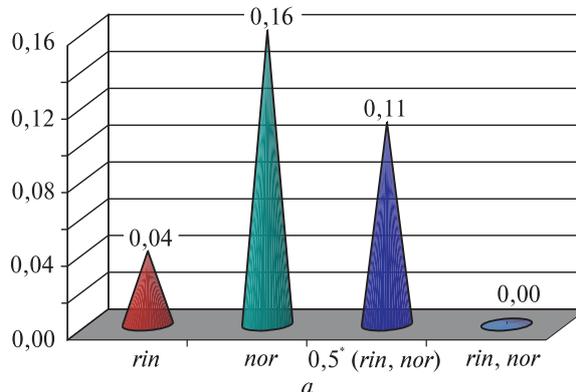


Рис. 4. Влияние генов лежкости на содержание β -каротина (по вертикали) в плодах томата. Взаимодействие: а – генов rin и nor ; б – генов rin и alc ; в – генов nor и alc . По горизонтали – генотип, 0,5 – двойная гетерозигота

в определенной степени выражен в фенотипе, что при расщеплении в F_2 определяет бимоминальный характер кривой изменчивости упомянутого признака.

При оценке более 20 гетерозигот различных гибридных комбинаций по содержанию β -каротина (рис. 4) и насыщенности красной



Рис. 5. Фенотипический эффект несозревающего плода двойной гомозиготы *alc/alc//nor/nor*

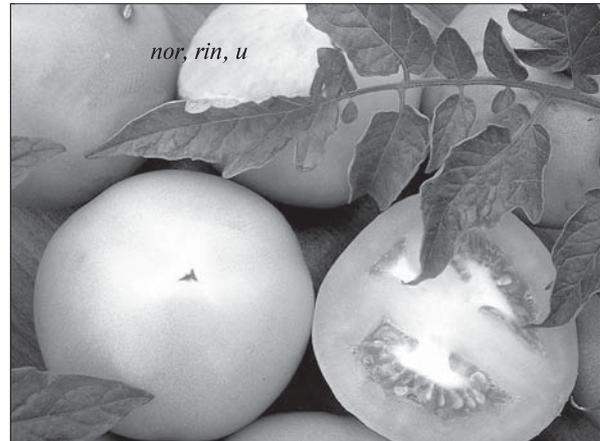


Рис. 6. Фенотипический эффект несозревающего плода двойной гомозиготы *nor/nor//rin/rin*

окраски, что косвенно характеризует уровень содержания ликопина (табл. 5), получены усредненные данные, позволяющие по силе ингибирования процессов созревания расположить двойные гетерозиготы в следующем порядке: *alc/alc⁺//nor/nor⁺* > *nor/nor⁺//rin/rin⁺* > *alc/alc⁺//rin/rin⁺*.

Характеризуя дигомозиготы *alc/alc//nor/nor*, *nor/nor//rin/rin*, *alc/alc//rin/rin*, необходимо указать на их сходный фенотипический эффект, проявляющийся в полном ингибировании процессов созревания плода и, прежде всего, биосинтеза каротиноидов, что подтверждено биохимическими показателями изученных селекционных линий томата (табл. 6). Это обусловлено тем, что гены *alc*, *nor* и *rin*, взаимодействуя аддитивно, усиливают ингибирование биогенеза каротиноидов и превращение протопектина в пектин, приводя к эффекту полного несозревания плода.

Таким образом, в результате неаллельного взаимодействия генов лежкости в двойных го-



Рис. 7. «Зажигание» внутренней окраски плода двойной гомозиготы *alc/alc//nor/nor*

момозиготах *nor/nor//rin/rin*, *alc/alc//rin/rin*, *alc/alc//nor/nor* формируется новый несозревающий фенотип, характеризующийся полным отсутствием визуальных признаков созревания плодов, на уровне молочной зрелости — зеленые плоды вследствие практически полного отсутствия ликопина (рис. 5 и 6). Необходимо отметить, что признаки созревания (желто-оранжевая окраска плода), характерные даже для самого сильного ингибитора гена *rin*, у двойных гомозигот не прослеживаются. Исключение составляет дигомозигота *alc/alc//nor/nor*, которая на некоторых генетических фонах достигала уровня бурой зрелости — плоды светло-зеленой окраски с розовым оттенком

Таблица 5
Влияние мутантных аллелей лежкости на содержание в плодах томата β-каротина (мг/%) и ликопина (визуально)

♀/♂	<i>alc</i>	<i>nor</i>	<i>rin</i>
<i>alc</i>	0,20 / +++	0,20 / ++	0,13 / ++++
<i>nor</i>		0,16 / +	0,10 / +++
<i>rin</i>			0,04 / -

Биохимические показатели селекционных линий томата, 2004–2005 гг.

№	Линия	Ген	Сухое вещество	Сахар	Кислотность	Аскорбиновая кислота	β-каротин
			%			мг/%	
301	F ₄ (dg × Неваляшка)	<i>alc, u, sp</i>	4,17	2,91	0,35	32,38	0,14
330	F ₄ (Cornell × № 180)	<i>alc, u</i>	3,72	2,75	0,33	26,13	0,24
240	F ₃ (Cornell × № 180)	<i>alc, u, sp</i>	4,28	3,36	0,31	23,84	0,20
241	F ₃ (Cornell × № 180)	<i>nor, u</i>	4,03	3,15	0,36	24,47	0,12
187	F ₅ (№ 174 × Жираф)	<i>nor, u,</i>	5,08	3,38	0,47	29,69	0,27
259	F ₃ № 180 × КДС	<i>nor, u</i>	5,18	3,48	0,53	13,98	0,13
335	F ₄ (№ 180 × № 174)	<i>rin, u</i>	5,62	4,23	0,51	26,41	0,04
315	F ₄ (Т-3627 × № 174)	<i>rin</i>	4,22	3,18	0,42	25,13	0,02
189	F ₅ (Cornell × Жираф)	<i>nor, alc, u</i>	3,57	2,91	0,34	27,39	0,00
336	F ₄ (№ 180 × № 174)	<i>nor, rin, u</i>	4,12	3,08	0,51	24,68	0,00
151	F ₅ (Катрин × Неваляшка)	<i>rin, alc</i>	5,07	3,69	0,41	15,19	0,00
185	F ₅ (№ 174 × Жираф)	<i>nor, rin, u</i>	4,42	3,23	0,45	27,66	0,00
st	КДС-5	<i>u</i>	4,24	3,00	0,46	17,18	0,15
НСР _{0,5}			0,46	0,32	0,04	4,61	0,05

на вершине и внутри плода (рис. 7). Таким образом, по силе эффекта ингибирования процессов созревания двойные гомозиготы следует расположить в следующем порядке: *nor/nor//rin/rin* ≥ *alc/alc//rin/rin* > *alc/alc//nor/nor*.

Выводы. Выявлено, что гены лежкости *alc*, *nor* и *rin* в гетерозиготе проявляют промежуточное доминирование. При этом их доминантные аллели можно характеризовать как полимерные гены однонаправленного действия. У двойных гетерозигот вследствие объединения эффектов межallelного и межгенного аддитивного взаимодействия проявляется кумулятивная полимерия с экспрессией нового, ярко выраженного фенотипа с замедленным созреванием и ослабленной пигментацией плода. По силе выраженности рецессивной комплементарности двойные гетерозиготы располагаются в следующем порядке: *alc/alc⁺//nor/nor⁺* > *nor/nor⁺//rin/rin⁺* > *alc/alc⁺//rin/rin⁺*. В результате совмещения эффектов двух однонаправленных генов в двойных гомозиготах происходит значительное усиление ингибирования процесса созревания, что приводит к формированию нового «несозревающего» фенотипа. По силе выраженности «несозревающего» фе-

нотипа двойные гомозиготы располагаются в следующем порядке: *nor/nor//rin/rin* ≥ *alc/alc//rin/rin* > *alc/alc//nor/nor*. Гомозиготы *nor/nor//rin/rin* и *alc/alc//rin/rin* полностью ингибируют процесс биогенеза каротиноидов, что характеризуется отсутствием визуальных признаков созревания (окраска плода стабилизируется на уровне молочной зрелости). Гомозигота *alc/alc//nor/nor* оказывает менее депрессивное действие с проявлением окраски плода на уровне бурой зрелости в слабо желто-оранжево-буроватых тонах, что свидетельствует о присутствии незначительного количества ликопина.

SUMMARY. Results of investigation of hetero- and homozygous interconnection of tomato keeping quality genes *alc*, *nor*, *rin* are presented. In double heterozygotes *alc/alc⁺//nor/nor⁺*, *nor/nor⁺//rin/rin⁺*, and *alc/alc⁺//rin/rin⁺* a cumulative polymery resulting in formation of a new «long-ripening» phenotype was observed. In the case of non-allelic interconnection in double homozygotes *alc/alc//rin/rin*, *nor/nor//rin/rin*, and *alc/alc//nor/nor* considerable inhibition of ripening processes takes place accompanied by suppression of carotenoid synthesis which favours formation of a new «non-ripening» phenotype with green-white colour of a fruit.

РЕЗЮМЕ. Наведено результати досліджень з вивчення гетеро- і гомозиготної взаємодії генів лежкости *alc*, *nor*, *rin* у томата. Показано, що у подвійних гетерозиготах *alc/alc⁺//nor/nor⁺*, *nor/nor⁺//rin/rin⁺*, *alc/alc⁺//rin/rin⁺* спостерігається кумулятивна полімерія, яка призводить до формування нового «довгодостиглого» фенотипу. При неалельній взаємодії у подвійних гомозиготах *alc/alc//rin/rin*, *nor/nor//rin/rin*, *alc/alc//nor/nor* у результаті сумісності ефектів двох генів відбувається явне інгібування процесів досягання з пригніченням синтезу каротиноїдів, що сприяє формуванню нового «недостиглого» фенотипу з відсутністю візуальних ознак досягання – зелено-білого забарвлення плоду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Методические* указания по селекции сортов и гибридов томата для открытого и защищенного грунта. – М.: ВАСХНИИЛ, 1986. – 112 с.
2. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 350 с.
3. *Жученко А.А.* Генетика томатов. – Кишинев: Штиинца, 1973. – 664 с.
4. *Robinson R.W., Tomes M.L.* Ripening inhibitor, a gene with multiple effect on ripening // *Tomato Gen. Coop.* – 1968. – № 18. – P. 36–37.
5. *Tigheelaar E.C., Timothy J.N.* Action of the non-ripening (*nor*) mutant of fruit ripening of tomato // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* – 1977. – 102, № 4. – P. 504–509.
6. *Горьковец С.А.* Результаты селекции гибридов томата с повышенной лежкоспособностью и транспортабельностью плодов // *Гавриш.* – 1997. – № 6. – С. 6–11.
7. *Єрьоменко В.В., Кравченко В.А., Кузьоменський О.В.* Гени лежкости в селекції томата // *Овочівництво і баштанництво.* – 2001. – Вип. 45. – С. 49–58.
8. *Лобашев М.Е.* Генетика. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. – 752 с.
9. *Глазко В.И., Глазко Г.В.* Русско-англо-украинский толковый словарь по прикладной генетике, ДНК-технологии и биоинформатике. – Киев, 2001. – 588 с.
10. *Авдеев Ю.И.* Генетический анализ количественных признаков растений. – Астрахань, 2003. – 202 с.
11. *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.

Поступила 21.03.06