

УДК 635.649:631.526.32

## ЦИТОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НОВОГО МУТАНТА ОВОЩНОГО ПЕРЦА *CAPSICUM ANNUM VAR. ANNUM L.*

© 2013 г. О.Ю. Тимин<sup>1</sup>, О.О. Тимина<sup>2</sup>, П.Ю. Монтвид<sup>3</sup>, А.П. Самовол<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Государственное учреждение Научно-исследовательский институт экологии и природных ресурсов, Бендеры, Приднестровье, e-mail: otimin@mail.ru;

<sup>2</sup> Приднестровский государственный университет, Тирасполь, Приднестровье, e-mail: otimina@mail.ru;

<sup>3</sup> Институт овощеводства и бахчеводства Национальной академии аграрных наук Украины, Харьков, Украина, e-mail: montvid@mail.ru

Поступила в редакцию 27 января 2013 г. Принята к публикации 16 июля 2013 г.

У овощного перца *Capsicum annuum* var. *annuum* идентифицированы две новые спонтанные мутации, проявившиеся в 5-й световой зоне в условиях пленочной теплицы. Проведена их первичная цитолого-генетическая характеристика, согласно которой мутации являются доминантными и контролируются двумя независимыми факторами. Одна из мутаций летальная, проявляющаяся в фазе семядолей, а вторая относится к главным хромосомным мутациям с эффектом сниженной жизнеспособности у гомозигот, характеризуется специфичным спектром и частотой хиазм и хромосомных aberrаций, зависит от дозы гена. Обсуждаются возможности ее использования в прикладных и фундаментальных селекционно-генетических исследованиях овощного перца.

**Ключевые слова:** овощной перец, *C. annuum* var. *annuum*, селекция, цитолого-генетический анализ, мейоз, спонтанные мутации.

### ВВЕДЕНИЕ

Проблема полного обеспечения населения овощами и продуктами их переработки для государств СНГ остается нерешенной. Статистика свидетельствует (Нормы физиологических потребностей..., 2008) о том, что уровень потребления всех овощей различными слоями общества колеблется в среднем от 50 до 70 % от рекомендованных физиологических норм (140 кг в год). Пониженный уровень потребления вызван различными причинами, но в том числе и недостаточным объемом производимой разнообразной отечественной продукции. Поэтому создание принципиально новых высокоурожайных сортов и гибридов овощных культур, обеспечивающих получение высококачественной экологически чистой продукции, а также расширение их ассортимента, остаются в ряду важнейших задач, стоящих перед се-

лекционерными, направленными на обеспечение рационального питания и сохранения здоровья человека. Овощной перец является экономически значимой культурой для стран Европы, Азии и Америки и выращивается везде, где сумма положительных температур составляет не менее 3 тыс. °С, а с учетом защищенного грунта в настоящее время он культивируется на территории от 55° ю.ш. до 55–56° с.ш. (Даскалов, Колев, 1958; Пышная 2005). Мировое товарное производство перца превышает 27 млн тонн в год (Кучеренко, 2011; Недбал, 2011). Научно обоснованная норма потребления сладкого перца человеком составляет 20–30 кг/год. Однако в России потребляют не более 2–3 кг/год, в США – 14–16 кг/год, в Болгарии – 18–20 кг/год (Белавкин, 2010).

Перец является методически сложным генетическим объектом, что связано со строением его наследственного аппарата. Диплоидный

набор хромосом у перца  $2n = 24$ . Большинство хромосом метацентрические, одинаковые по размеру, поэтому морфологически практически неразличимы. Обычными цитологическими методами поддаются дифференцировке хромосомы 1, 11 и 12. Первая хромосома – самая длинная. У хромосомы 11 субтерминальная центромера, а 12-я представляет собой наименьшую акроцентрическую хромосому с ядрышковым организатором (Pickersgill, 1977, 1988). Одним из методов повышения эффективности селекционно-генетических исследований культуры перца является использование мутантного генофонда. Первые мутанты у перца были получены еще в 30-е годы прошлого столетия (Andrasfalvy, Csillery, 1995). В 1965 г. опубликовали список всего из 49 фенотипически проявляющихся мутантов (Lippert *et al.*, 1965). К середине 1990-х гг. у овощного перца количество новых зафиксированных и идентифицированных мутаций насчитывало уже несколько сот, а к середине 2000-х гг. – 270, включая и ряд молекулярных маркеров (Daskalov, Poulos, 1994; Andrasfalvy, Csillery, 1995; Wang, Bosland, 2006). Безусловным прорывом в генетических исследованиях перца явилась разработка полной генетической карты генома перца, основанной на серии общих генов, распределенных не только у томата, картофеля, баклажана и других видов семейства пасленовых (эффект синтении), но и в том числе модельного растения *Arabidopsis thaliana* (L) Heynh (Wu *et al.*, 2009). Однако не менее важной и пока не решенной задачей является выявление соответствия между наработанными молекулярными COSII-маркерами и конкретными хозяйственно-ценными признаками *S. annuum* var. *annuum* для практического использования в маркерной помощи отбору. Дополнительное использование фенотипически выраженных мутантов повышает достоверность данных и вследствие этого может и должно использоваться для сопоставления результатов, полученных на основе различных подходов и методов по идентификации и картированию морфологических, адаптивных и хозяйственно ценных признаков, а также для изучения генотип-средовых взаимоотношений. Поэтому получение новых фенотипически выраженных мутантов и их идентификация

остаются актуальной задачей. Целью наших исследований явилась цитолого-генетическая характеристика нового мутанта овощного перца спонтанного происхождения. В задачи исследований входил его морфологический, генетический и цитологический анализы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Исходный растительный материал.** В предварительных исследованиях мы использовали популяцию сорта Катюша (*S. annuum* var. *annuum*, *spp* *tomum* Grossum) нашей селекции (А.с. ..., 2003). Сорт Катюша с желто-оранжевой окраской перикарпия получен методом индивидуального отбора из популяции красно-плодного сорта Ласточка при отборе ее элиты на площади 3 га. При просмотре 240 тыс. растений в открытом грунте было найдено 4, у которых плоды были желтоокрашенными. Из полученных и индивидуально высеянных отборов перспективным оказался только один, который и явился родоначальником сорта Катюша. Таким образом, сорт Катюша выведен из спонтанного «продвинутого», т. е. не требующего значительной селекционной доработки мутанта естественного происхождения. В популяции сорта Катюша, в свою очередь, в дальнейших исследованиях был выделен новый тип мутанта с гипертрофированной чашечкой, полностью охватывающей околоцветник и околоплодник: венчик, завязь, а также и плод. При созревании плода чашечка окрашивается в желто-оранжевый цвет аналогично перикарпию. Выделенный нами мутант представляет собой инбредный вариант сорта Катюша, фенотип которого обозначен нами символом Calcc – **Calyx completely closed**. Морфологические признаки и их изменчивость у цветков и плодов семей мутанта, включая степень развития чашечки, ее окраску, форму, общее количество плодов на кусте, среднюю массу плода с куста, наличие семян в плоде, их количество, измерялись у 15–20 растений в онтогенезе. Биометрические измерения проводились в фазу семядолей, цветения и биологического созревания. Растения выращивались в весенне-летний период по общепринятой технологии (Ершова, 1990; Методические указания ..., 1997) в условиях необогреваемой

пленочной теплицы. Результаты обрабатывались математически общепринятыми методами (Лакин, 1990) с подсчетом среднего значения и его ошибки, нахождением **t-критерия**.

**Гибридологический анализ.** Потомство мутанта оказалось неоднородным по признаку «окраска семядолей» (в популяции наблюдалось выщепление полностью желтоокрашенных сеянцев) и степени проявления признака Calcc. Выщеплялись варианты с плодами, погруженными в чашечку на 1/3, наполовину и полностью закрытые чашечкой, как в «футляре». Но выделялись и фенотипические варианты с нормальной неохватывающей чашечкой. Поэтому, прежде всего, проводили посемейный анализ наследования желтой окраски семядолей (данный фенотип обозначен нами символом Ycol – **yellow cotyledon lethal**) и мутации с фенотипом Calcc у индивидуальных самоопыленных отборов, а также в целом у полученной инбредной популяции мутанта.

Мутант Calcc был скрещен с сортом Мираж (российская селекция) и линией Л 5/92 (наша селекция). У обоих образцов перикарпий красноокрашенный. Красная окраска доминирует над желтой и в наших исследованиях является маркерным признаком гибридности. Скрещивания выполнялись на растениях мутанта с изоляцией, обратные скрещивания не получились в виду пониженной пыльцевой продуктивности мутанта и, возможно, ее низкой жизнеспособности. В случае с сортом Мираж было получено всего 5 семян, а в случае с линией Л 5/92 – 26. Половина полученных семян F<sub>1</sub> высевалась для самоопыления, которое проводили с изоляцией, и получения F<sub>2</sub>, а вторая половина использовалась для полного гибридологического анализа вместе с популяцией F<sub>2</sub> и родительскими формами в следующем году. Учеты получившихся фенотипических классов в инбредной популяции и двум гибридным комбинациям проводили по признаку окраски семядолей в фазе сеянцев, а по признаку Calcc – в биологической фазе спелости. Обработка результатов скрещиваний проводилась на основе статистического критерия  $\chi^2$  по общепринятой методике.

**Цитологический анализ мейоза.** Изучение специфики мейотического деления клеточного ядра у мутанта с фенотипом Calcc проводили согласно Жученко с соавт. (1980). В качестве

контроля использовали инбредные варианты с нормальной чашечкой, выщепляющиеся из популяции мутанта. Для проведения анализа разновозрастные бутончики мутанта, различающиеся по степени проявления стерильности и осемененности плодов, фиксировали по Карнуа в течение 24 ч. Материал промывали в двух сменах 96°-го этилового спирта и хранили в 70°-м спирте. Бутоны извлекали из флаконов с фиксатором, удаляли венчик и обрабатывали материал в течение 30 мин 4 %-м раствором железистоаммиачных квасцов. Материал промывали в нескольких сменах водопроводной воды. Пыльнички извлекали из остатков бутонов, раздавливали скальпелем в капле 1 %-го ацетокармина, прогревали на водяной бане до интенсивного окрашивания ядра и цитоплазмы в насыщенный черный цвет, после чего контрастировали 45 %-й уксусной кислотой. Препараты изучали под иммерсией при увеличении 800, микроскоп марки Микмед-1. По каждому варианту анализировали до 50 делящихся клеток в профазе I, в остальных фазах, как правило, изучалось не менее 100 клеток. Препараты фотографировали с помощью цифровой камеры марки Canon Ixus-75. Полученные данные обрабатывались математически: подсчитывали среднее количество бивалентов на мейоцит, количество унивалентов, частоту и спектр хиазм (интерстициальные и дистальные или терминальные хиазмы) на мейоцит. К терминальным относили хиазмы с хроматидами, расположенными с одной, а не с двух сторон (Ригер, Михаэлис, 1967). Подсчитывали количество хиазм на каждый мейоцит строго на стадии раннего диакинеза для исключения возможных погрешностей из-за дальнейшей конденсации бивалентов. Определяли характер и количество нарушений по стадиям мейоза. Взаимосвязь признаков степени осемененности и характера прохождения мейоза определяли методом многомерного шкалирования всего массива стандартизованных данных. Математическая обработка данных проводилась с применением пакета Statistica 6,0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Морфологическое описание и гибридологический анализ мутанта Calcc.** Новый мутант Calcc был выделен в условиях пленочной необог-

реваемой теплицы в 2008 г. Мутант характеризовался совокупностью измененных признаков у вегетативных (стадия семядолей) и генеративных органов. В потомстве самоопыленных растений Calcc выделялись сеянцы с постоянно желтыми семядолями, которые не росли и не развивались, белели и постепенно погибали. Мы предположили, что фенотип данных растений является результатом эпистатического взаимодействия доминантного гена, обуславливающего летальность, фенотипически проявляющегося в виде пожелтения окраски семядолей, и его доминантного подавителя. В фазе семядолей по этому признаку была исследована популяция 706 растений (табл. 1). Результаты гибридологического анализа (фактическое соотношение фенотипов 13 : 3) согласуются с принятой гипотезой об эпистатическом взаимодействии двух доминантных генов и криптомерности рецессивного аллеля – подавителя по отношению к рецессивному аллелю летального фактора.

Отклонения в фенотипе у растений Calcc, наблюдающиеся в период цветения и плодообразования, подразделялись по степени выраженности на три варианта. В первом варианте околоцветник и околоплодник в оболочке, но лепестки венчика выступают из-под чашечки наполовину, а плоды закрыты на 1/3. Для второго варианта характерен не замкнутый полностью околоцветник, из которого выступают края лепестков, плоды охвачены чашечкой на 2/3. В третьем варианте венчик и плоды располагаются полностью внутри разросшейся чашечки и полностью закрыты ею (рис. 1). Характерной особенностью мутанта оказалась кроме гипертрофированной и охватывающей чашечки также измененная структура цветка. В цветке мутанта закладывался не только один центрально расположенный пестик, но и второй дополнительный

круг с пестичными структурами, т.е. проявлялся признак многопестичности.

При этом тычинки сохранялись, а количеству тычинок, как правило, соответствовало количество дополнительных пестичных структур либо их было не более 1–2 (рис. 1). В ходе онтогенеза дополнительные пестичные структуры разрастались и также оставались под оболочкой чашечки. Они окрашивались в желтый цвет в фазу биологической спелости в соответствии с окраской центрального плода, развивавшегося из центрального пестика. Семена, как правило, в таком плоде либо отсутствовали, либо их было очень мало, в пределах 2–6 шт. на плод, и они располагались только в центральном плоде. Общее количество плодов на растении Calcc варьировало от 15 до 40 шт., средняя масса плода – от 3 до 40 г, а общий урожай с куста – от 190 до 400 г. Плоды преобладали мелкие, длиной 1,5–4,8 см и диаметром 2,5–4,2 см. У растений дикого типа с нормальной чашечкой общее количество плодов с куста варьировало от 6 до 10 шт. при средней массе 50–75 г, длине плода – 6,0–8,5 см, диаметре – 4,1–5,9 см, общем урожае с куста – 560–670 г.

Поскольку в потомстве семей мутанта постоянно выделялись растения с нормальной чашечкой, мы предположили, что растения мутанта гетерозиготны по этому признаку, так как гомозигота может быть с пониженной жизнеспособностью и, возможно, сцеплена с фактором летальности. Таким образом, в скрещиваниях Calcc с Л 5/92 и сортом Мираж, скорее всего, будут участвовать только гаметы гетерозиготных растений Calcc. Характер наследования признака мутантной чашечки представлен в табл. 2.

Результаты гибридологического анализа подтвердили наши предположения. Гибриды

**Таблица 1**

Проявление и наследование мутации Ycol – летального фактора желтой окраски семядолей у мутанта Calcc в условиях парниковой теплицы на стадии сеянцев, 2012 г.

Фенотип семядолей	Частота		O – E	(O – E) <sup>2</sup>	$\chi^2 = (O - E)^2/E$
	O	E			
Зеленые	598	573,62	24,38	594,14	1,036
Желтые	108	132,38	-24,38	594,14	1,036
При P = 0,05 $\chi^2$ табл = 3,84; при P = 0,01 $\chi^2$ табл = 6,34					$\Sigma = 2,072$



**Рис. 1.** Фенотип нового мутанта Calcc и его проявление в  $F_1$  и  $F_2$ .

были получены в обеих комбинациях, о чем свидетельствовал характер проявления маркерной красной окраски в  $F_1$  и сегрегации по этому признаку в  $F_2$ . В комбинации скрещивания Calcc с сортом Мираж расщепление по форме чашечки не произошло, так как мутант гетерозиготен по признаку «форма чашечки», а гибрид образовался при скрещивании гамет, несущей фактор нормальной чашечки. Форма чашечки у мутанта Calcc контролируется моногибридным доминантным фактором, наследуется независимо от фактора окраски

перикарпия в биологической спелости с фенотипически выраженной дозой гена. Гомозигота по форме чашечки несет, возможно, фактор женской стерильности, что фенотипически проявляется в виде закладки дополнительных пестичных структур.

**Результаты цитологического изучения мутанта Calcc.** Цитологический анализ показал особенности прохождения мейоза у семей Calcc, различающихся по степени наличия стерильных плодов на кусте и осемененности плодов и выраженности признака Calcc. Во всех вариантах

Таблица 2

Наследование признаков «охватывающая чашечка» у растения Calcc и «окраска перикарпия» в биологической фазе спелости, пленочная теплица, 2011–2012 гг.

Комбинация скрещивания	Поколение	Фенотип	Частота фактическая	Соотношение фенотипических классов	$\chi^2$
Самоопыленный мутант Calcc	F <sub>3</sub>	Желтый дикий	28	3 : 1	0,004
		Желтый мутантный	85		
♀ Calcc × ♂ Мираж	F <sub>1</sub>	Красный дикий	2	1 : 0	–
		Красный мутантный	0		
	F <sub>2</sub>	Красный дикий	92	3 : 1	1,24
		Желтый дикий	25		
♀ Calcc × ♂ 5/92	F <sub>1</sub>	Красный дикий	0	1 : 0	–
		Красный мутантный	24		
	F <sub>2</sub>	Красный дикий	50	9 : 3 : 3 : 1	0,198
		Красный мутантный	166		0,244
	Желтый дикий	17	0,032		
	Желтый мутантный	51	0,095		

не выявлено статистически значимых отличий по числу открытых и кольцевых бивалентов. Однако семьи мутанта значительно отличались по нетипичным бивалентам и повышенным частотам интерстициальных хиазм (табл. 3).

В варианте с фертильными, хорошо осемененными плодами (количество семян в плоде  $\geq 250$  шт.) и нормальной неохватывающей чашечкой количество унивалентов значительно превышало все остальные. Интересные результаты

получены и по анализу aberrаций по фазам мейоза (табл. 4, рис. 2).

Типичными нарушениями оказались униваленты у полюсов, фрагменты, мосты, формирование микроядер, преждевременная конденсация хромосом. Максимальный вклад в общую сумму aberrаций привнесли преждевременные отхождения унивалентов к полюсу, фрагменты и микроядра. Общее количество aberrаций в варианте с нормальной чашечкой было

Таблица 3

Спектр и частота хиазм у мутанта в зависимости от степени выраженности признаков «процент бессемянных плодов на растении», «осемененность плодов» и формы чашечки

Количество бивалентов на мейоцит на стадии раннего диакинеза			Количество унивалентов на мейоцит	Частота хиазм на мейоцит	
открытые (одна хиазма на бивалент)	кольцевые (две хиазмы на бивалент)	тип «8» (три хиазмы на бивалент)		интерстициальные	терминальные
8,16 ± 0,30	3,56 ± 0,25	0,11* ± 0,05	0,36* ± 0,13	3,33 ± 0,25	12,31 ± 0,30
7,70 ± 0,20	3,47 ± 0,25	0,47 ± 0,12	0,72 ± 0,40	3,50 ± 0,2	12,40 ± 0,35
8,20 ± 0,27	3,33 ± 0,26	0,13* ± 0,05	0,68 ± 0,26	2,72 ± 0,24	12,34 ± 0,26
7,50 ± 0,20	3,68 ± 0,20	0,36 ± 0,07	0,92 ± 0,20	2,58 ± 0,13	13,22 ± 0,30
7,70 ± 0,25	3,43 ± 0,30	0,21 ± 0,07	1,12 ± 0,25	2,23 ± 0,24	13,20 ± 0,45

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: вариант 1 – 71 % бессемянных плодов на растении, в плоде  $\leq 4$  семян; далее соответственно 2 – 27 % и  $\leq 20$  семян; 3 – 50 % и  $\leq 55$  семян; 4 – 0 % и  $\leq 150$  семян; 5 – 0 % и  $\leq 300$  семян. Варианты 1–4 – семьи мутанта Calcc. 5 – инбредный вариант мутанта с нормальной чашечкой. \* значимые отличия в сравнении с вариантом с максимальным показателем при  $p = 0,05$ .

Таблица 4

Характер и частота хромосомных мейотических aberrаций у мутанта Calcc

Количество нарушений на разных стадиях мейоза, %															Всего	
метафаза I		анафаза I			телофаза I		метафаза II		анафаза II			телофаза II		количество де-лящихся клеток	%	
количество де-лящихся клеток	унивалентны у полюсов	количество де-лящихся клеток	мосты	фрагменты	количество де-лящихся клеток	микроядра	количество де-лящихся клеток	унивалентны у полюсов	количество де-лящихся клеток	мосты	фрагменты	количество де-лящихся клеток	микроядра			
166	25,9	149	0,7	23,5	130	16,9	150	16	147	0	16,3	248	15,7	990	19,0	
133	24,8	115	0,9	13,0	145	15,6	122	12,3	126	0	7,9	178	10,0	819	13,8	
197	27,9	150	0	20,0	168	23,2	153	17,0	133	0	23,3	185	18,9	986	22,1	
89	29,0	35	23,0	17,0	118	18,6	153	11,7	128	0,8	13,2	166	15,7	689	18,0	
193	8,8	169	0	7,6	183	8,1	165	10,9	149	0	9,4	169	13,6	1028	9,8	

в 1,5–2 раза меньше в сравнении с остальными вариантами.

Анализ взаимосвязи степени осеменности плодов и характера прохождения мейоза методом многомерного шкалирования показал, что количество стерильных плодов на кусте и количество семян в плоде ассоциируются с разными спектром, частотой хиазм и типами хромосомных aberrаций в мейозе, а следовательно, контролируются неодинаковыми группами генов (рис. 3).

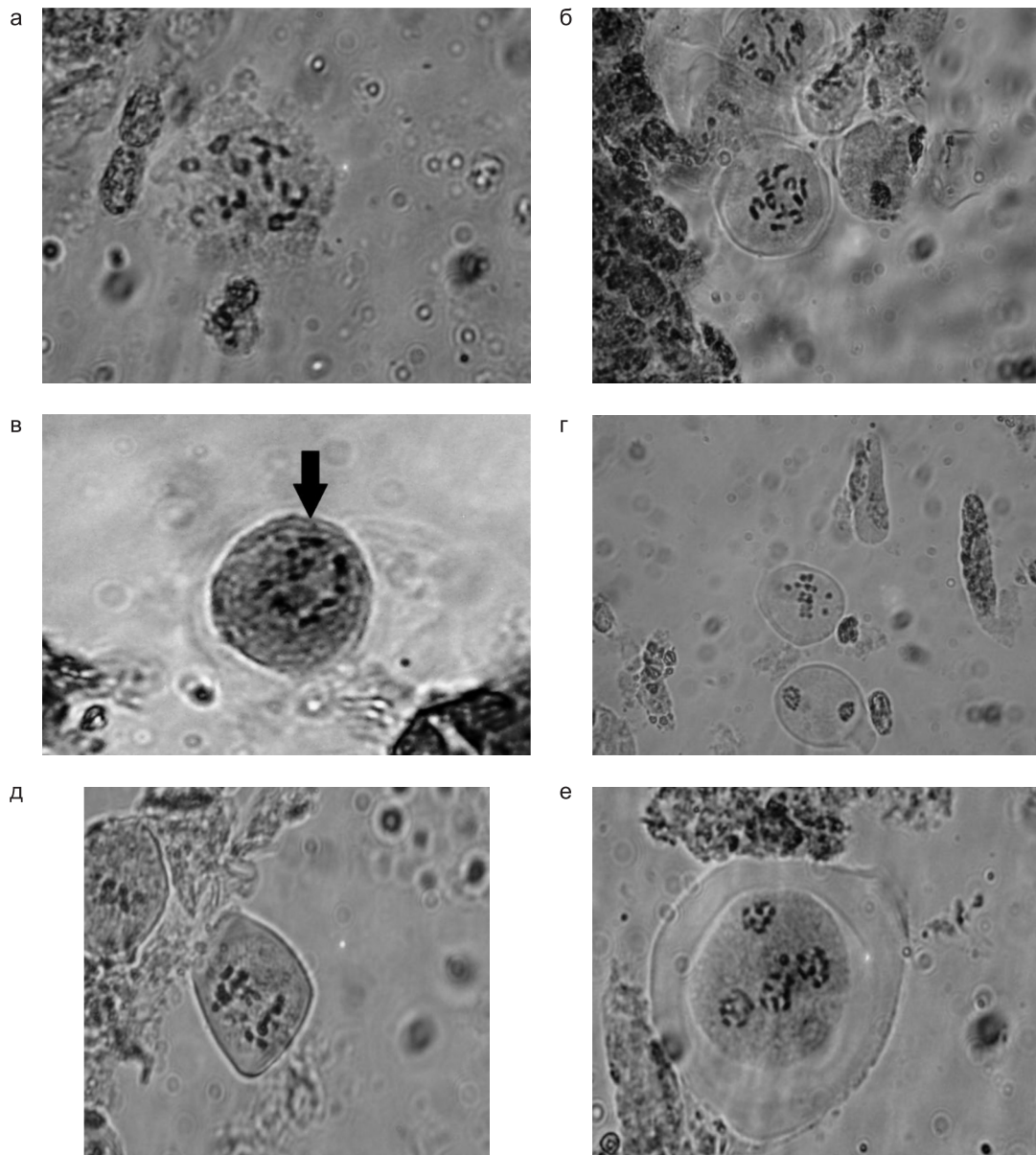
Процент бессемянных плодов на кусте ассоциируется, прежде всего, с количеством терминальных хиазм на мейоцит, суммарным количеством хиазм на мейоцит и с aberrациями хромосом, такими, как образование микроядер в телофаза I, **преждевременное отхождение унивалентов к полюсу в метафаза II, фрагментация хромосом в анафаза II**. Показатели осеменности плодов на диаграмме разброса данных (рис. 3) ближе всего к кластеру с переменными: мейоциты с кольцевыми хиазмами и унивалентами, интерстициальными бивалентами и aberrациями хромосом типа «мосты» в анафаза I и II.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Новый перечный мутант был выделен в 5-й световой зоне в условиях пленочной теплицы, где ежегодно наблюдаются экстремально высокие температуры и повышенная инсоляция в летний период. И хотя имеются данные (Ве-

личко, 2012) о том, что тепловой шок способен вызвать разрывы в нуклеиновых кислотах и структурные перестройки хроматина, что при отсутствии репараций может вызвать появление мутаций, однако однозначно определить, что сочетанное воздействие указанных факторов среды явилось причиной мутации, пока нет оснований. Причиной мутации в данных условиях могла оказаться и высокая нестабильность локуса, контролирующего форму чашечки у исходного сорта, также имеющего мутантное происхождение. Нужны дополнительные исследования по выявлению возможных причин нестабильности. И для этого, прежде всего, более детально по наблюдаемым маркерным aberrациям необходимо будет уточнить тип мутагенного воздействия.

Результаты первичной идентификации новой спонтанной мутации у перца свидетельствуют фактически о наличии как минимум двух, которые можно отнести, согласно определению, (Картель и др., 1999) к главным мутациям хромосомного типа. Первая мутация проявляется на постзиготической фазе у спорофита на стадии семядолей в результате эпистатического взаимодействия двух доминантных генов, один из которых дикого типа, а второй мутировал, и является летальной для ее носителей. Вторая мутация у этого же мутанта также является доминантной, вызывая значительное фенотипически выраженное отклонение в строении околоцветника и околоплодника, и также связана с пониженной



**Рис. 2.** Диакинез (а, б), бивалент типа «8» (в) и некоторые хромосомные нарушения (г, д) в мейозе у мутанта *Calcc*.

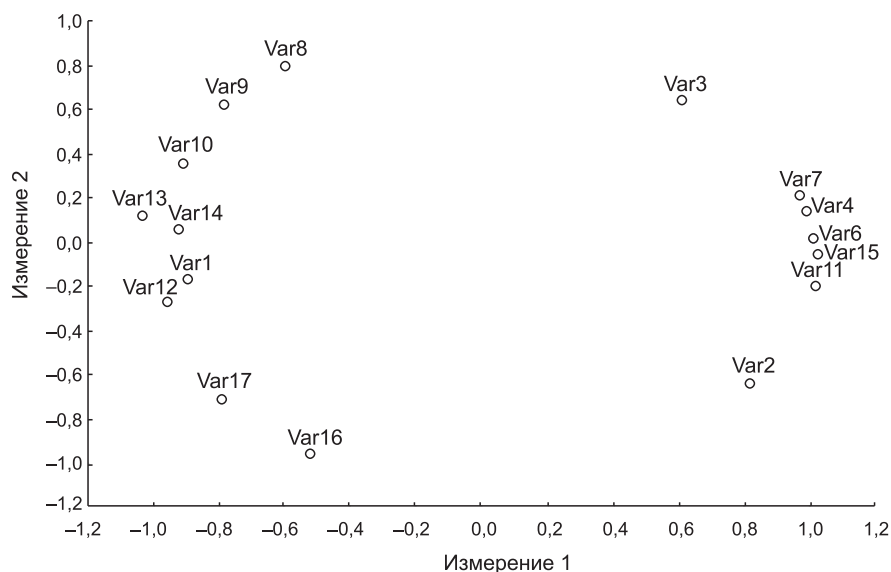
а – диакинез; 6 кольцевых и 6 открытых бивалентов; б – диакинез; 12 открытых бивалентов; в – бивалент с тремя хизмами; г – униваленты у полюсов, метафаза I; д – фрагменты в анафазе I; е – микроядро, телофаза 2.

жизнеспособностью гомозиготы. Поскольку не наблюдалось сдвигов в наследовании в потомствах мутанта и полученного гибрида по маркерным признакам (окраска перикарпия и форма чашечки), можно с высокой долей вероятности утверждать, что мутации у мутантов *Calcc* и *Ycol* не сцеплены и сегрегируют независимо.

Цитологический анализ мейоза у мутанта *Calcc* выявил ряд хромосомных aberrаций.

При этом преждевременное отхождение унивалентов к полюсу в метафазе I и II указывает на нарушение веретена деления, а хромосомные aberrации: мосты, фрагменты, униваленты – на нарушение процесса конъюгации. В то же время хромосомные мутации у перца связывают с его эволюционным продвижением. Известно, например, что ядерного вещества в расчете на ядро у видов в роде *Capsicum* в среднем 8,42 пг,





**Рис. 3.** Взаимосвязь признаков стерильности растений и осемененности плодов со спектром, частотой и типом хиазм, а также хромосомными нарушениями в мейозе у мутанта Calcc. (По данным табл. 3 и 4).

Var1 – процент бессемянных плодов на кусте, Var2 – среднее число семян в плоде, Var3 – количество открытых бивалентов на мейоцит, Var4 – количество кольцевых бивалентов на мейоцит, Var5 – количество бивалентов с 3 хиазмами на мейоцит, Var6 – количество унивалентных на мейоцит, Var7 – количество интерстициальных хиазм на мейоцит, Var8 – количество терминальных хиазм на мейоцит, Var9 – суммарное количество хиазм на мейоцит, Var10 – процент мейоцитов с унивалентами у полюсов в метафазе I, Var11 – процент мейоцитов с мостами в анафазе I, Var12 – процент мейоцитов с фрагментами хромосом в анафазе I, Var13 – процент мейоцитов с микроядрами в телофазе I, Var14 – процент мейоцитов с унивалентами у полюсов в метафазе II, Var15 – процент мейоцитов с мостами в анафазе II, Var16 – процент мейоцитов с фрагментами хромосом в анафазе II, Var17 – процент мейоцитов с микроядрами в телофазе II.

и содержание его варьирует в генофонде от 7,65 пг у *C. annuum* до 9,72 пг у *Capsicum pubescens* Ruis et Pavon (Arumuganathan, Earle, 1991; Belletti *et al.*, 1995). У томата эта цифра в четыре раза меньше при одинаковом количестве хромосом у обоих видов. (Lefebvre *et al.*, 1997). Увеличение размера генома перца связывают именно с хромосомным мутагенезом: с транслокациями, инверсиями в процессе дивергенции от общего предка перца и томата (Livingstone *et al.*, 1998). Хромосомный тип мутагенеза позволяет переносить гены в геномы путем анеуплоидии без нарушения функций исходных систем (Гриф, 2007). В наших исследованиях у мутанта Calcc отмечается еще одно ценное качество: у некоторых его семей наблюдается повышенное количество бивалентов с тремя хиазмами на мейоцит, т. е. нетипичных и редко встречающихся. Поэтому новый мутант может быть полезен в скрещиваниях с линиями, обладающими хозяйственно ценными признаками, для возможного повышения разнообразия в потомствах за счет появления нетрадиционных

рекомбинантов. В частности, в скрещиваниях мутанта Calcc с линией 5/92 нами, возможно, получен именно такой рекомбинант с повышенным количеством плодов (20 штук) на растении при одноразовой уборке в фазу биологической спелости и высокой продуктивностью (1,45 кг с куста). Обычно с куста выход плодов этой линии при одноразовой уборке в биологической спелости не превышает 8–12 плодов общим весом 1 кг. Полученный материал пройдет дальнейшее селекционно-генетическое исследование.

Поскольку у мутанта Calcc кардинально изменились соотношения количества и массы плодов на растении, параметры плода и его индекс при сохранении всех остальных признаков неизменными, мутант Calcc может оказаться удобной моделью для уточнения состава генной сети продуктивности и вклада ее элементов в процесс продуктивности. Перспективно использование нового мутанта и для исследования генной сети цветка.

Таким образом, проведена первичная цитолого-генетическая характеристика нового спон-

танного мутанта овощного перца, выделенного в условиях пленочных теплиц. Цитогенетический анализ выявил у мутанта две новые мутации, которые контролируются двумя независимыми доминантными факторами. Одна из мутаций, проявляющаяся в фазе семядолей, является летальной. Вторая мутация относится к главным хромосомным мутациям с эффектом сниженной жизнеспособности у гомозигот, характеризуется специфичным спектром и частотой хиазм и хромосомных aberrаций, зависит от дозы гена. Новая мутация может быть использована для прикладных и фундаментальных селекционно-генетических исследований овощного перца.

### ЛИТЕРАТУРА

- А. с. № 37487. Сорт сладкого перца «Катюша» / О.О. Тимина, О.Ю. Тимин. Зарегистрировано в государственном реестре селекционных достижений РФ, допущенных к использованию. 2003.
- Белавкин Е.С. Оценка и создание исходного материала для селекции сортов и гибридов перца сладкого, адаптированных к условиям малообъемной технологии: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: ВНИИССОК, 2010. С. 24.
- Величко А.К. Влияние теплового шока на репликацию ДНК, стабильность генома и структуру хроматина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т биологии гена РАН, 2012. С. 25.
- Гриф В.Г. Мутагенез и филогенез растений // Цитология. 2007. Т. 49. № 6. С. 433–441.
- Даскалов Х.С., Колев Н.Б. Овощеводство. София: Гос. изд-во с.-х. лит-ры, 1958. 562 с.
- Ершова В.Л. Возделывание перца сладкого в МССР (рекомендации). Кишинев: Молдагроинформреклама, 1990. 16 с.
- Жученко А.А., Грати В.Г., Андрищенко В.К., Грати М.И. Индуцирование хромосомных перестроек и локализация генов, контролирующих некоторые хозяйственно ценные признаки в геноме томатов // Изв. АН Молд. ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1980. № 4. С. 24–30.
- Картель Н.А., Макеева Е.Н., Мезенко А.М. Генетика. Энциклопедический словарь. Минск: Тэхналогія, 1999. 448 с.
- Кучеренко Т. Рынок овощей и бахчевых культур: текущая конъюнктура и прогноз // Овощеводство. Украинский журн. для профессионалов. 2011. № 11/8. С. 30–37.
- Лакин Г.Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Методические указания по селекции сортов и гибридов перца, баклажана для открытого и защищенного грунта. М., 1997. С. 1–88.
- Недбал А. Перец – культура южных широт // Овощеводство. Украинский журнал для профессионалов. 2011. № 11/8. С. 42–49.
- Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации // Методические рекомендации / Под ред. В.А. Тутельян. 2008.
- Пышная О.Н. Научное обоснование системы методов селекции и семеноводства перца сладкого и острого для средней полосы России: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М.: ВНИИССОК, 2005. 47 с.
- Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 608 с.
- Andrasfalvy A., Csillery G. The integrated gene pool of *Capsicum*. How to make it available to the breeder? // EUCARPIA. IXth Meeting on Genetics and Breeding on *Capsicum* and Eggplant, Budapest, Hungary, August 21–25, 1995. P. 14–18.
- Arumuganathan K., Earle E.D. Nuclear DNA content of some important plant species // Plant Mol. Biol. Reprod. 1991. V. 9. P. 208–219.
- Belletti P., Marzachi C., Nada E., Lanteri S. Nuclear DNA content in different species of *Capsicum* measured by flow cytometry // *Capsicum* and Eggplant Newslett. 1995. V. 14. P. 30–33.
- Daskalov S., Poulos F.M. Updated *Capsicum* gene list // *Capsicum* and Eggplant Newslett. 1994. V. 13. P. 15–26.
- Lefebvre V., Caranta C., Pflieger S. *et al.* Updated intraspecific maps of pepper // *Capsicum* and Eggplant Newslett. 1997. V. 16. P. 36–41.
- Lippert L.F., Bergh B.O., Smith P.Y. Gene list for the pepper // J. Hered. 1965. V. 56. P. 30–34.
- Livingstone K.D., Zhang Y., Lackney V.K. *et al.* An update on *Capsicum* mapping activities at Cornell // Xth Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant, Avignon-France, September 7–11, 1998. P. 231–234.
- Pickersgill B. Chromosomes and evolution in *Capsicum* / Ed. E. Pochard. «*Capsicum 77*», C.R. Zeme congrès Eucarpia sur la génétique et la sélection du piment, 5–8 Juillet 1977, Montfavet Avignon (France), 1977. P. 27–38.
- Pickersgill B. The genus *Capsicum*: a multidisciplinary approach to the taxonomy of cultivated and wild plants // Biol. ZNBL. 1988. V. 107. P. 381–389.
- Wang D., Bosland P. The Genes of *Capsicum* // HortScience. 2006. V. 41. No. 5. P. 1169–1187.
- Wu F., Eannetta N.T., Xu Y. *et al.* A CosII genetic map of the pepper genome provides a detailed picture of synteny with tomato and new insights into recent chromosome evolution in the genus *Capsicum* // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 118. P. 1279–1293.

**CYTOLOGICAL AND GENETIC CHARACTERIZATION OF A NEW MUTANT OF VEGETABLE PEPPER *CAPSICUM ANNUUM* VAR. *ANNUUM* L.****O.Yu. Timin<sup>1</sup>, O.O. Timina<sup>2</sup>, P.Yu. Montvid<sup>3</sup>, A.P. Samovol<sup>3</sup>**<sup>1</sup> Research Institute of Ecology and Natural Resources, Tiraspol, Transnistria, e-mail: otimin@mail.ru;<sup>2</sup> Transnistrian State University, Tiraspol, Transnistria, e-mail: otimina@mail.ru;<sup>3</sup> Institute of Vegetable and Melon Growing, Ukrainian Academy of Agrarian Sciences, Kharkov, Ukraine, e-mail: montvid@mail.ru

Two new spontaneous mutations of the vegetable pepper *C. annuum* var. *annuum* have been identified in the 5-th insolation zone in a greenhouse. Tentative cytologic and genetic characterization shows that both were dominant and were controlled by two separately inherited single factors. The mutation manifested at the cotyledon stage is lethal, and the other belongs to basic chromosome mutations, causing a reduced viability of the homozygote. It is characterized by a specific spectrum and frequency of chiasmata and chromosomal aberrations. It depends on the gene dose. Application of the new mutation in pure breeding and genetic research of vegetable pepper is discussed.

**Key words:** vegetable pepper, *C. annuum* var. *annuum*, breeding, cytogenetic analysis, meiosis, spontaneous mutations.