

МУТАНТНЫЙ ГЕНОФОНД ТОМАТА И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Н.И. Бочарникова

Россельхозакадемия, Москва, Россия, e-mail: otdrasten@yandex.ru

Создание и сохранение идентифицированных генетических коллекций – это повышение эффективности селекционно-генетических исследований. Собранный коллекция мутантных форм томата является уникальным инструментом для решения теоретических и практических задач селекции (расширение спектра доступной генетической изменчивости; разработка методов гаметного (пыльцевого) отбора на устойчивость к абиотическим и биотическим факторам среды; введение в селекционные линии генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки и т. д.).

Ключевые слова: томат, мутантный генофонд, селекционно-генетические исследования.

Проблема мобилизации растительных ресурсов особенно остро стоит для земледельческих регионов, неблагоприятных по почвенно-климатическим и погодным условиям (Жученко, 2001). Широкое использование генофонда растений в своих работах Н.И. Вавилов (1935) рассматривал как основной раздел генетических основ селекции. Важной и сложной задачей в использовании растительных ресурсов является создание генетических коллекций, идентифицированных доноров устойчивости растений к абиотическим и биотическим стрессорам. Однако до сих пор концепция и принципы организации таких коллекций остаются недостаточно разработанными. Более того, они недостаточно разработаны и в отношении мировых коллекций. Так, среди миллиона образцов, собранных в мировых коллекциях культурных растений, меньше 1 % имеют фенотипические характеристики (Жученко, 2004).

Создание и сохранение идентифицированных генетических коллекций является необходимым условием для повышения эффективности селекционно-генетических исследований. Крупные коллекции мутантов важнейших сельскохозяйственных культур созданы в Голландии, Германии, США и других странах. Однако «банки генов» не всегда представлены образцами с идентифицированными маркерными локусами, так как именно наличие значительного числа

генов, локализованных в разных хромосомах, отвечающих за морфологические, адаптивные и хозяйственные признаки, необходимо для проведения селекционно-генетических исследований. Одним из условий использования генетического потенциала культурных, полукультурных и диких видов томатов являются разработка принципов создания коллекций, их правильная организация и классификация на группы, качественно отличающиеся по специфике источников и маркирования имеющейся генетической изменчивости.

Первые 6 рецессивных мутаций у томата были получены при облучении семян радием (Lindstrom, Humphrey, 1932), следующие 43 мутации – рентгеновскими лучами (McArthur, 1934). D. Barton (1954), обрабатывая пыльцу томата ультрафиолетовыми лучами, получил в F₂ 37 % мутантных растений. Большая работа по получению индуцированных мутантов была проведена Н. Stubbe (1965, 1971). Им получено и проанализировано в общей сложности более 300 мутантов культурного томата *Lycopersicon esculentum* Mill. и около 200 мутантов *L. esculentum* var. *pimpinellifolium*.

Широкое использование гибридизации и мутагенных факторов значительно увеличило число новых мутантов томата, что позволило к настоящему времени создать репрезентативные карты групп сцепления генов по всем

12 хромосомам (Tanksley, Mutschler, 1989). На сегодня известно 1027 маркеров с моногенным контролем (Report TGC, 2005), 323 гена локализованы в хромосомах; из них 234 картированы, а остальные 89 приведены под каждой хромосомной картой.

Так как томат является диплоидом ($2n=2x=24$), в его фенотипе можно четко идентифицировать мутации многих типов. Сорт Morglobe является стандартом, в сопоставлении с ним даются названия и присваивается символика мутациям.

Среди возделываемых растений томат – культура пластичная и легко размножается. Его можно успешно культивировать как в полевых, так и тепличных условиях. Много полезного материала для генетики томата дали селекционеры и наоборот фундаментальные исследования по генетике этой культуры способствовали значительным успехам в селекции культуры. Поэтому в селекционно-генетических исследованиях растений томат рассматривают в качестве модельного объекта.

Коллекция мутантных форм составляет часть генофонда культуры томата (рис. 1). В ней собраны и поддерживаются маркерные формы, насчитывающие более 500 образцов. Коллекция разбита на группы по проявлению маркерных признаков в онтогенезе (рис. 2).

Для селекционно-генетических исследований особый интерес представляют маркеры, проявляющиеся на ранних стадиях онтогенеза и влияющие на признаки сеянцев (окраска гипокотили, тип и окраска семядолей, форма первых листьев). Эти признаки уже видны на стадии семядолей или ко времени появления третьего настоящего листа.

Раннее проявление маркерных признаков, а также ограниченный вегетативный рост многих мутантов томата позволяет не только сократить период исследования, но и проводить опыты с большим числом растений на небольших площадях. По мнению Robinson, Rick (1954), различия в площадях питания томата таковы, что расщепления, которые требуют больших площадей при изучении признаков у взрослого растения, могут быть точно определены по признаку сеянца на небольшой площади. Кроме того, раннее проявление фенотипических признаков сеянца позволяет исследователю быстрее решать поставленные задачи.

Большое внимание исследователями уделяется маркерам, идентифицируемым на стадии семени и сеянцев. Установление коррелятивных связей между признаком, проявляющимся на стадии семян или сеянцев, и другими хозяйственно ценными признаками, обнаружить которые удастся только у взрослого растения, позволяет значительно ускорить селекционный процесс за счет отбора нужных генотипов на ранних стадиях. Например, ген *hp* контролирует сильную пигментацию, повышенное содержание хлорофилла, каротиноидов и аскорбиновой кислоты в плодах томата (Thompson, 1961). Е. Керг (1965) показал, что растения, несущие ген *hp*, при определенных условиях внешней среды различаются по розовой окраске гипокотили на стадии проростков. Выявленная корреляция позволила исключить биохимические анализы и ускорить отбор нужных генотипов по фенотипу уже на стадии проростков. В коллекции на ранней стадии проявления маркера имеется 68 образцов.

Ценным материалом для генетиков и селекционеров являются маркеры, контролирующие синтез антоциана, так как большинство из них не оказывают плеiotропного действия и могут быть идентифицированы у всходов. Действие внешних факторов, особенно температуры, существенно влияет на количественное содержание антоциана у мутантов *al*, *atv*, *a* и ряда других. Так, по данным С.М. Рик (1956), высокая интенсивность света благоприятствует образованию у растений томата антоциановой окраски и появлению эпидермальных волосков. Н. Stubbe (1963) показал, что отсутствие антоциана, полная или частичная недостаточность хлорофилла могут быть вызваны нарушением действия многих генов, влияющих на признаки на различных этапах их формирования. Например, проявление признака *cm* (curly mottled; пятнистые и сморщенные листья) может быть настолько сильно изменено под влиянием внешней и генотипической среды, что в одних случаях растения четко проявляют мутантный признак, в других не отличаются от нормальных растений.

Наряду с мутациями, идентифицируемыми на стадии сеянцев, выделяется группа генов, контролирующих рост и не влияющих непосредственно на структуру цветков и плодов. Таких мутантов в коллекции 219. Маркеры,

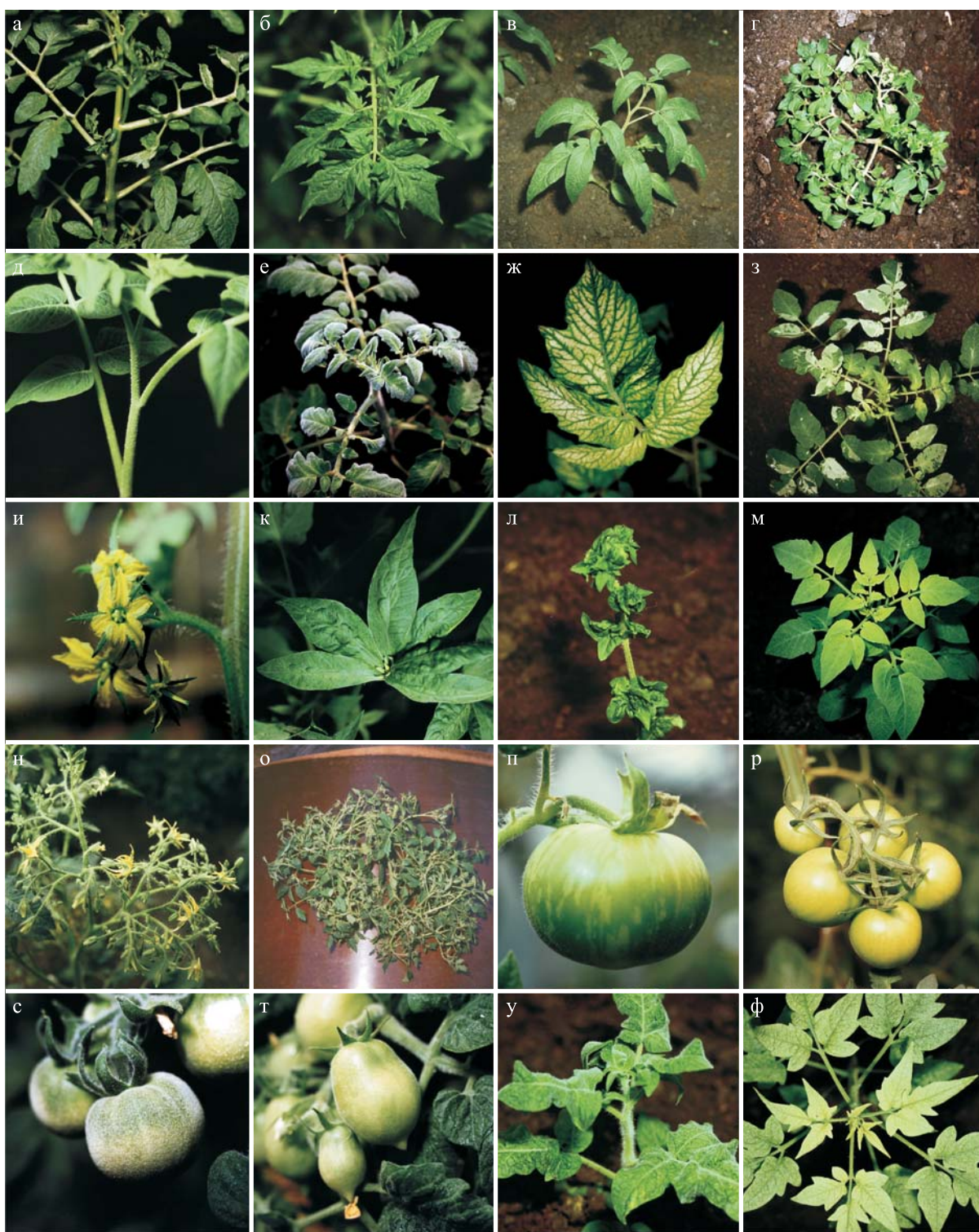


Рис. 1. Коллекция томатов с мутантными генами.

а – mut 01 (ген *Lpg*); б – mut 10 (ген *cm*); в – mut 18 (ген *La*); г – mut 19 (ген *Me*); д – mut 19- (ген *hl*); е – mut 20 (ген *Ln*); ж – mut 21 (ген *ven*); з – mut 23 (ген *alb*); и – mut 25- (ген *sl*); к – mut 26- (ген *mc*); л – mut 27- (ген *Cu*); м – mut 28- (гены *ув*, *coa*, *c*); н – mut 34 (ген *mult*); о – mut 35 (ген *fa*); п – mut 36 (ген *gs*); р – mut 38 (ген *u*); с – mut 42 (ген *p*); т – mut 43 (ген *bk*); у – mut 44 (гены *Wo*, *d*, *aw*, *c*, *m-2*); ф – mut 46 (гены *tf*, *wv*).

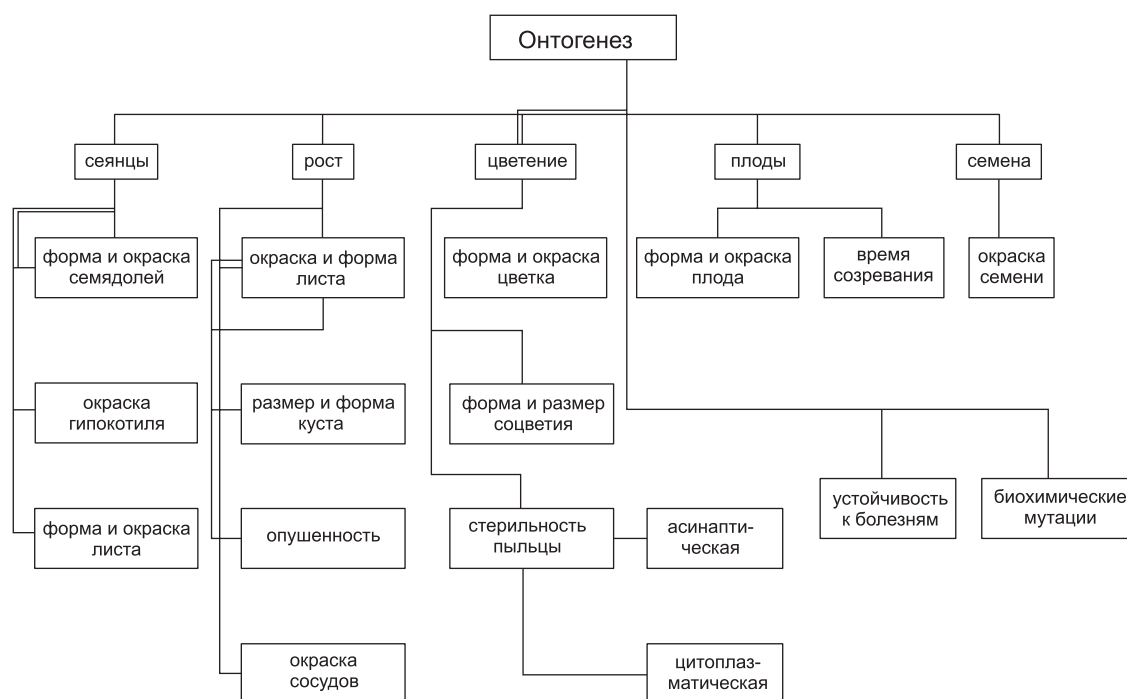


Рис. 2. Мутантная коллекция томата.

контролирующие признаки на этой стадии, отвечают за проявление таких характеристик, как окраска и форма листа, размер и форма куста, опушенность стебля и листьев, окраска сосудистой ткани корневой системы. К мутантам, проявляющимся на стадии роста, можно отнести и биохимические мутации, контролирующие синтез витаминов (*ten*, *tl*) и гормональных соединений (*flc*, *ga*). Гены, экспрессирующиеся на этой стадии, контролируют морфологические признаки растения. Наиболее частые отклонения связаны с признаками формы куста и листьев. Разнообразие по форме куста в основном связано с размером растения (*d*, *dmp*, *dpy*, *sp*, *dmd*), числом боковых побегов (*ls*), степенью разветвления (*atn*, *bu*, *cg*) и др. Вариации формы листа проявляются в изменении размера листовой пластинки относительно его длины, формы и степени перистости (*Me*, *Cu*, *La*, *c*, *cm*, *bip*, *cb-2*, *ics*).

Следующая группа маркеров отвечает за стадию цветка и соцветия. Таких образцов в коллекции 84. Имеются мутантные формы с очень разветвленными (*an*, *s*, *mult*, *mur*, *mux*) или уменьшенными соцветиями (*hg*, *di*), которые отличаются наличием листьев (*fa*, *epa*)

и меньшим числом цветков (*paf*, *bl*, *cjf*, *uf*). К ним следует отнести большую группу мутаций, вызывающих стерильность. Проявление этого признака наблюдается на разных этапах развития цветка: окраска пыльника, размер и форма пыльника, отсутствие или небольшое количество пыльцы, стерильность пыльцы. Проявление таких мутаций варьирует как от среды выращивания, так и от расположения кисти на растении.

В рассматриваемой коллекции имеется 24 мутанта, контролирующих такие признаки, как время созревания, форму и окраску плода. Цветовая гамма окраски плода очень разнообразна: имеются образцы с различными оттенками красного, желтого, фиолетового цвета, а также формы с полосами на плодах (*gs*). Маркеры *rin* и *nor*, контролирующие время созревания, представляют интерес для селекционеров.

Самая малочисленная группа в нашей коллекции – это мутанты, несущие гены, детерминирующие признаки на стадии семени. Эти гены контролируют бурую и коричневую окраску эндосперма семени (*bs*, *bs-2*).

На наш взгляд, большую ценность представляет также группа маркеров, контролирующих

устойчивость растений к болезням. Эти образцы интересны для селекционеров тем, что устойчивость к болезням можно передать от культурной формы томата, а не от дикого вида, устойчивость которого часто сцеплена с рядом нежелательных для селекции признаков.

Важную роль в цитогенетических исследованиях играют многомаркерные формы томата, несущие два и более генов, локализованных как в одной, так и в разных хромосомах. В коллекции таких образцов 154. Проявление признаков у многомаркерных линий наблюдается на одной или нескольких стадиях развития, варьирует в зависимости от сочетания генов в образце.

Идентифицированный мутантный генофонд дает возможность решать теоретические и практические задачи селекции. На примере культуры томата нами предлагаются возможные пути использования фенотипических маркеров в генетико-селекционных исследованиях.

Изучение биохимических и физиологических процессов

Физиолого-биохимическое изучение мутантов дает возможность получить данные о действии генов в онтогенезе, что в свою очередь позволяет понять многие важные этапы синтеза веществ, в том числе определяющих качество урожая.

На культуре томата исследования по биохимии и физиологии касаются в основном пигментных систем плода. По данным С. Rick, L. Butler (1956), на окраску плода томата влияют более 6 независимых генов: *at*, *B*, *moB*, *r*, *t*, *y*. Все эти гены, за исключением гена *y*, оказывают значительное влияние на состав каротиноидов и определяют цвет мякоти плода томата. Ген *B* был обнаружен у растений вида *L. hirsutum* Humb. et Bonpl., а затем у галапагосской формы *L. pimpinellifolium* (Rick, 1956). Присутствие факторов, повышающих концентрацию β -каротина в плодах томата, было обнаружено у растений *L. chilense* Dun., *L. peruvianum* Mill. и *L. glandulosum* C.H. Mull. McKinney соавт. (1954) установили, что растения *L. pimpinellifolium* Galapagos имеют оранжевые плоды и отличаются от обычного красноплодного *L. pimpinellifolium* высоким содержанием β -каротина. Т. Chmielewski (1962, 1966) показал,

что дикий вид *L. minutum* Rick содержит доминантный фактор, который при скрещивании с *L. esculentum* увеличивает концентрацию β -каротина в плодах томатов.

Р. Wettstein-Knowles (1969) изучил мутации 12 локусов, влияющих на биосинтез антоцианов у томата. Гены *ag*, *al*, *Pn* обуславливают распределение пигментов в разных частях растения, а гены *af*, *ah*, *aw*, *bls*, по-видимому, контролируют промежуточные стадии синтеза антоцианов, так как у таких генотипов накапливаются флавоны или флавонолы. К изменению строения молекулы пигментов приводят мутации *a* и *ai*. В первом случае агликоновым компонентом антоциана является пеонидин, во втором – петунидин. У *ai*-мутантов в вакуолях клеток образуются пигментные глобулы, при этом ген *ai* влияет на распределение пигмента в клетках.

Составление генетических карт

Мутантный генофонд томата играет важную роль в установлении принадлежности вновь полученных мутантных генов к определенным группам сцепления, определении их расположения в плечах хромосом относительно центромеры и т. д.

Установление локализации генов в соответствующих хромосомах, составление полных карт хромосом той или иной культуры имеют большое значение в селекции, так как сила сцепления между разными генами в одной и той же хромосоме зависит от расстояния между ними. Ставя задачу разорвать сцепление двух генов, один из которых нежелателен, селекционер практически стремится обеспечить кроссинговер между ними. Зная расстояние между генами, можно заранее предвидеть результативность скрещивания, намечая наиболее эффективную селекционную схему для решения конкретных задач, а также планировать необходимый для этого объем выборки в гибридных поколениях.

Изучение наследования количественных признаков

Наличие большого числа разнесенных по картам хромосом и легко идентифицируемых фенотипически генов томата позволяет подойти

к изучению вопросов локализации блоков генов, контролируемых некоторыми количественными признаками с помощью известного метода сигналей, предложенного А.С. Серебровским (1970).

Для анализа количественных признаков культура томата является удобным объектом. Хорошо маркированные хромосомы представляют особенно большой интерес при изучении количественных признаков, и не случайно именно на 2-й хромосоме томата был впервые использован метод сигналей для изучения такого хозяйственно ценного признака, как скороспелость.

Контроль интрогрессии при межвидовой гибридизации

Известно, что культурный томат *L. esculentum* Mill. скрещивается со всеми дикими и полукультурными видами рода *Lycopersicon* Tournef., что дает возможность, используя в межвидовой гибридизации одно- и многомаркерные мутанты, изучить многие аспекты межвидовой гибридизации, в том числе индуцирование формообразовательного процесса, и на этой основе разработать надежные методы хромосомной и геномной инженерии, позволяющие переносить нужные фрагменты хромосом диких видов в геномы сортов-реципиентов.

Поскольку большинство видов рода *Lycopersicon* отличаются по многим признакам, использование многомаркерных мутантов открывает широкие возможности для исследования некоторых количественных признаков. Многомаркерные мутанты *L. esculentum* позволяют изучать передачу маркерных признаков при межвидовой гибридизации, степень кроссинговера, цитоплазматическое наследование, поведение маркерных генов или блоков генов одного вида в генетическом фоне другого.

Изучение эффекта дозы гена, взаимодействия аллелей и других явлений

Тетраплоидные и анеуплоидные растения (линии) томата дают возможность изучить влияние доз генов. Наряду с изучением явления «дозы гена» большой практический интерес представляет выяснение влияния взаимодействия аллелей разных мутантных генов на формирование различных (многих) признаков растений томата.

Использование мутантов в эволюционно-генетических исследованиях

Большая работа по решению эволюционно-генетических проблем, касающихся видов рода *Lycopersicon*, была проведена Н. Stubbe (1964). Используя экспериментальный мутагенез (обработка семян рентгеновскими лучами) на основе *L. pimpinellifolium*, он получил мутанты с признаками культурного сорта, проследив тем самым некоторые этапы эволюционного процесса перехода от дикой формы томата к культурной Н. Stubbe (1967, 1971). Затем, используя те же мутантные факторы и проводя обработку уже культурных сортов томата, он получил мутанты с признаками дикого вида *L. pimpinellifolium*. На основе этих данных Н. Stubbe (1971) установил, что параллельно с постепенным увеличением размера плода у растений томата происходили изменение величины вегетативных органов и приближение их по размерам и форме к *L. esculentum*, что может быть объяснено плейотропным эффектом аллелей, обуславливающих величину плода. В результате отбора в направлении мелкоплодности у мутантов *L. esculentum* были получены формы с мелкими плодами, сходные по форме с *L. pimpinellifolium*. На основании данных экспериментов Н. Stubbe (1965) сделал вывод, что при изучении экспериментально созданных мутаций можно получить представление о путях происхождения культурного томата от дикорастущей формы за счет последовательного накопления мутаций.

Использование мутантов в практической селекции

Получение и использование мутантов является дополнительным методом в селекционных программах сельскохозяйственных культур.

В настоящее время моногенные мутации все чаще используются в селекции в качестве новых источников зародышевой плазмы для улучшения сортов томата. При создании сортов с небольшими компактными кустами, пригодными для механизированной уборки, используются мутации *br*, *d*, *cpt* и др. Большое значение имеют мутантные гены *j*, *j-2*, *j-2ⁱⁿ*, обуславливающие отрыв плода от плодоножки.

Таблица 1
Синтезированные многомаркерные
формы томатов

Шифр мутанта в коллекции	Символы маркерных генов	Хромосомы
Мо 666 ¹	<i>Me, wv</i>	2, 2
Мо 670	<i>ltf, ig</i>	7, 7
Мо 672	<i>La, var</i>	7, 7
Мо 939	<i>var, ig</i>	7, 7
Мо 675	<i>La, var, ig</i>	7, 7, 7
Мо 938	<i>d, aw, wv</i>	2, 2, 2
Мо 667	<i>hl, a, La, var</i>	11, 11, 7, 7
Мо 668	<i>hy, h, exl, ah</i>	10, 10, 9
Мо 669	<i>Me, wv, hl, a</i>	2, 2, 1, 1, 11
Мо 671	<i>Cu, d, aw, wv</i>	2, 2, 2, 2
Мо 673	<i>h, exl, ah, Xa</i>	10, 9, 10
Мо 674	<i>rvt, vo, d, gf, sp, ltf</i>	1, 2, 6, 7

Примечание. Мо – мутантный образец.

При создании компактных растений для теплиц используется синдром Baby Lea – генетически контролируемый комплекс совместно возникающих признаков.

В гибридном семеноводстве для создания материнских компонентов с мужской стерильностью используются мутанты *sl, ex, ps, ms*, а также маркеры *a, aw, e, c, bs*, позволяющие по фенотипическому проявлению различных аллелей контролировать чистоту гибридных семян.

В селекционных программах большое значение имеют мутантные гены, влияющие на процессы образования завязей у томата (*ste, s, vms, sl, as, ps, fms, j*). Осыпание цветков на первых кистях растений томатов обуславливают низкие ночные температуры, в то же время растения с геном *ft* могут завязывать плоды и при ночной температуре +4,5 °C (Kemp, 1966).

Изучение процесса селективной элиминации на постмейотических этапах

Важным подходом к увеличению эффективности селекционного процесса является снижение селективной элиминации рекомбинантов. Без учета уровня селективности в элиминации гамет, зигот, проростков невозможны объективные оценки мутагенной или рекомбиногенной

обработок, результатов гибридологического анализа (Жученко, 1980; 2001).

В литературе представлено очень мало данных по анализу селективной элиминации женских гамет и зигот. Это можно объяснить сложностью прямой оценки развития семяпочек на постсингамных этапах. I. Gadish (1987) изучал моногенное расщепление 7 изоферментных маркеров в потомстве F₁ гибридов и беккроссов межвидового гибрида *L. esculentum* × *L. pennellii* и установил селективность зиготического абортирования. Еще E. Anderson (1939) предположил, что естественный отбор гамет при межвидовой гибридизации является одним из факторов, ограничивающих рекомбинационную изменчивость. Затем Th. Dobzhansky (1946) на дрозофиле и G. Stebbins (1950) на растениях рассматривали гипотезу о возможной селективности в элиминации рекомбинантов.

Известно, что у межвидовых гибридов на этапах репродуктивного развития происходит значительная селективная элиминация гамет и зигот. Для культуры томата выделяют следующие этапы максимальной элиминации рекомбинантов: начало формирования мужского и женского гаметофитов, зрелая двуядерная пыльца, этап оплодотворения, эмбриогенез, прорастание семени (Жученко, Кравченко, 1982). Существует возможность значительного изменения вектора или уменьшения элиминации рекомбинантов на большинстве постмейотических этапов (микро и макроспорогенез, гаметогенез, зиготогенез, эмбриогенез, образование и развитие семян), а также расширение спектра доступной генетической изменчивости за счет повышения жизнеспособности, уменьшения уровня конкуренции, создания «комфортных» условий для развития рекомбинантных гамет и зигот (Кравченко и др., 1988). Согласно экспериментальным данным в потомстве межвидового гибрида с *L. hirsutum* var. *glabratum* возможен эффективный искусственный отбор на этапах эмбриогенеза устойчивых к температурному фактору рекомбинантов. Это обусловлено гибелью неустойчивых генотипов на стадии раннего эмбриогенеза за счет различных нарушений в образовании эндосперма (асинхронное деление ядер, формирование крупных полиплоидных ядер, отсутствие заложения перегородок между клетками эндосперма и др.),

что влияет на развитие зародыша (Жученко и др., 1981; 1984).

Такого рода подходы в использовании фенотипически проявляющихся генов-маркеров при достаточно хорошо изученном мутантном генофонде томата позволяют расширить область их применения в генетико-селекционных исследованиях.

Наибольший интерес в работе представляют многомаркерные мутанты с признаками, проявляющимися на ранних стадиях. Имеющиеся в коллекции сочетания признаков на этой стадии являются недостаточными для исследований, поэтому необходимо создавать новые сочетания маркерных генов как в пределах каждой хромосомы, так и в разных хромосомах. В наших исследованиях при синтезе различных цепочек маркеров (табл. 1) в основном использовались гены, контролирующие признаки, которые проявляются на стадиях семян и роста (окраска гипокотили и семядолей, опушенность стебля, форма и окраска листьев). При подборе маркеров учитывается их расположение на хромосоме – прицентромерное или дистальное. Не все 12 хромосом томата маркированы генами, проявляющимися на этих стадиях. Поэтому приходится включать в синтез гены, контролирующие проявление признаков на других этапах онтогенеза. Наибольший интерес в этом плане представляет хромосома 2, в которой половина изученных мутантных генов проявляется на ранних стадиях развития растений томата.

Инбредированные в течение 3–4 поколений мутантные формы (табл. 1) можно использовать для индуцирования рекомбинаций, изучения генетической природы хозяйственно ценных количественных признаков и т. д.

Найдено оптимальное число маркеров в цепочке, проявляющихся на одной стадии, – 4, когда не теряется жизнеспособность растения, а также отсутствует плеiotропный эффект. Возможны цепочки из 5 и более маркеров, но тогда они должны проявляться на поздних стадиях онтогенеза. Раннее проявление характерных черт фенотипа, а также ограниченный вегетативный рост многих мутантов томата позволяют не только сократить период исследования, но и проводить опыты с большим числом растений на небольших площадях.

Чем многообразнее коллекция маркерного генофонда, тем разнообразнее решаемые на ее основе генетические задачи. Многомаркерные мутанты дают возможность изучать проблемы межвидовой гибридизации, индуцирования формообразовательного процесса, а также играют важную роль в цитологических исследованиях томата.

Молекулярно-биологические исследования

В настоящее время для молекулярно-генетического анализа растительного генома наиболее широко используется метод полимеразной цепной реакции со случайными праймерами (RAPD). Результатом амплификации ДНК является спектр фрагментов, которые могут быть использованы в качестве генетических маркеров для построения генетических карт; видовой и сортовой идентификации, а также для определения филогенетических взаимоотношений между видами рода. RAPD спектры широко используются при маркировании сортов и линий. В последнее время достигнут значительный прогресс в молекулярном маркировании генома томата, начата его расшифровка.

RAPD реакцию проводили с праймером 2-60-1 (GAGTCTGTCG), который позволил получить характерные RAPD спектры для образцов Мо 588 (маркирован геном *aa*); Мо 24 (маркирован геном *wv*); Мо 438 (маркирован геном *aw*); Мо 305 (маркирован генами *aw*, *wv*); Мо 755 (маркирован генами *wv*, *aa*, *d*); Мо 938 (маркирован генами *wv*, *aw*, *d*). Из представленных на рис. 2 результатов видно, что наряду с общими фрагментами (1400 п.н. и 300 п.н.) в RAPD спектрах некоторых генотипов появляются фрагменты с молекулярной массой 1100 п.н. для Мо 438 (*aw*), 1450 п.н. для Мо 938 (*wv*, *aw*, *d*) и 200 п.н. для Мо 755 (*wv*, *aa*, *d*), (см. рис. 3, дорожки 1, 3, 6), которые могут служить маркерами для этих мутантных линий. Обращает на себя внимание также отсутствие в RAPD спектрах Мо 588 (*aa*) мажорного фрагмента 900 п.н., который присутствует в спектрах остальных изученных мутантных линий (см. рис. 3, дорожка 4).

Используя RAPD метод для анализа образцов мутантной коллекции, возможно получать спектры амплифицированной ДНК, характери-

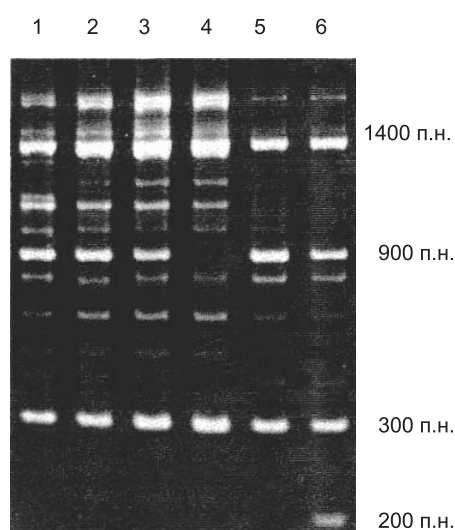


Рис. 3. RAPD анализ геномной ДНК различных мутантных линий томата с использованием праймера 2-60-1.

Дорожки: 1 – Мо438 (*aw*); 2 – Мо305 (*aw*, *wv*); 3 – Мо938 (*d*, *aw*, *wv*); 4 – Мо588 (*aa*); 5 – Мо24 (*wv*); 6 – Мо755 (*wv*, *aa*, *d*).

зующиеся уникальным набором фрагментов. Представленные данные показывают возможности совмещения RAPD технологии с оценкой по морфологическим маркерам, что позволяет успешнее получать характеристику рекомбинанционной изменчивости у растений.

Таким образом, широкие возможности, открываемые в селекционно-генетических исследованиях использования мутантов, показывают, что мутантный генофонд, созданный в результате многолетней целенаправленной работы ученых из многих стран мира, представляет большую ценность и является инструментом в решении многих вопросов частной генетики данной культуры. В этой связи справедливо предложение В.В. Хвостовой о том, что нам «необходимо сохранить полученные мутанты и организовать в стране их всесоюзную коллекцию» (Хвостова, 1971. С. 255).

Литература

Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1/2.
Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 887 с.

Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). Том I, II. М.: Агрорусс, 2001.
Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). Том I, II. М.: Агрорусс, 2004.
Жученко А.А., Кравченко А.Н., Лях В.А. и др. Уменьшение элиминации рекомбинантов как эффективный метод селекции // Экологическая генетика растений и животных. Кишинев, 1981. Ч. 2. С. 199–208.
Жученко А.А., Кравченко А.Н. Цитологические проблемы селекции томатов // IV съезд ВОГиС. Кишинев, 1982. С. 133–134.
Жученко А.А., Кравченко А.Н., Суружиу А.И. и др. Действие стероидных гликозидов на процессы репродуктивного развития томатов // Экологическая генетика растений и животных. Кишинев, 1984. С. 169–170.
Кравченко А.Н., Лях В.А., Тодераш Л.Г. и др. Методы гаметной и зиготной селекции томатов. Кишинев, 1988. 47 с.
Серебровский А.С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 311 с.
Хвостова В.В. Современное состояние исследований по экспериментальному получению и практическому использованию мутаций у с.-х. растений // Генетические основы селекции растений. М.: Наука, 1971. С. 224–259.
Anderson E.G. Recombination in species crosses // Genetics. 1939. V. 24. P. 668–698.
Barton D.W. Comparative effects of X-ray and ultraviolet radiation on the differentiated chromosomes of the tomato // Cytologia. 1954. V. 19. P. 157–175.
Chmielewski T. Cytogenetical and taxonomical studies on a new tomato form. Part. I. // Genetica Polonica. 1962. V. 3. P. 253–264.
Chmielewski T. An exception to the unidirectional crossability pattern in the genus *Lycopersicon* // Genetica Polonica. 1966. V. 7. P. 31–39.
Dobzhansky Th. Genetics of natural populations. XIII. Recombination and variability in populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1946. V. 31. P. 269–290.
Gadish I. Differential zygotic abortion in an interspecific *Lycopersicon* cross. 1987. V. 29. P. 156–159.
Kemp G.A. Fruit set at low night temperatures // Report TGC. 1966. V. 16. P. 13.
Kerr E.A. Identification of high pigment hp tomatoes in seedling stage // Canad. J. Plant Sci. 1965. V. 45. P. 21–26.
Lindstrom E.W., Humphrey L.M. Comparative cytogenetic studies of tetraploid tomatoes from different origins // Proc. Intern. Cong. Genet. N.Y., 1932. 2. P. 118–119.

- McArthur J.W. Linkage groups in the tomato // J. Genet. 1934. V. 29. P. 123–133.
- Mc Kinney G., Rick C.M., Jenkins J.A. // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1954. V. 40. P. 659–699.
- Rick C.M. Genetic and systematic studies on accessions of *Lycopersicon* from the Galapagos Islands // Amer. J. Bot. 1956. V. 43. P. 687–696.
- Rick C.M., Butler L. Cytogenetics of the tomato // Heredity. 1956. V. 19. P. 8–20.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. N.Y., 1950. 643 p.
- Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller. IV // Kulturpflanze. 1963. Bd. XI. S. 603–644.
- Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate *Lycopersicon esculentum* Miller. V // Kulturpflanze. 1964. Bd. XII. S. 121–152.
- Stubbe H. Mutanten der Wildtomate *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. IV // Kulturpflanze. 1965. Bd. XIII. S. 517–544.
- Stubbe H. On the relationships between the spontaneous and experimentally induced form diversity and on some experiments on the evolution of cultivated plants. Induzierte Mutationen und ihre Nutzung. Erwin-Baur-Gedachtnisvorlesungen IV. Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Medizin. Jahrgang. 1967. Bd. 2. S. 99–121.
- Stubbe H. Weitere evolutionsgenetische Untersuchungen in der Gattung *Lycopersicon* // Biol. Zbl. 1971. Bd. 90. S. 545–559.
- Tanksley S.D., Mutschler M.A. Linkage map of the tomato (*Lycopersicon esculentum*) // Genetic Maps. 1989. P. 6.3–6.15.
- Thompson A.E. A comparison of fruit quality constituents of normal and high pigment tomatoes // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1961. V. 78. P. 464–473.
- Wettstein-Knowles P. Mutations affecting anthocyanin synthesis in the tomato. 2. Physiology // Hereditas. 1969. V. 61. P. 255–275.

MUTANT TOMATO GENE POOL AND ITS USE IN GENETIC AND BREEDING PROGRAMS

N.I. Bocharnikova

Russian Academy of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: otrasten@yandex.ru

Summary

Establishment and preservation of the identified genetic collections increase the efficiency of genetic and breeding programs. The developed collection of mutant forms of tomato is a unique tool for solving theoretical and practical problems of selection (expansion of a spectrum of accessible genetic variability; development of the methods of pollen selection on stability to abiotic and biotic factors of environment; introduction into selected lines of the genes of valuable agronomic characters etc.).