

А.П. Самовол, доктор с.-х. наук,  
С.И. Корниенко, доктор с.-х. наук  
Институт овощеводства и бахчеводства НААН

**ИНДУЦИРОВАННЫЙ РЕКОМБИНОГЕНЕЗ  
ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ТОМАТА. СООБЩЕНИЕ 1:  
Влияние  $\gamma$ -излучения на смещение менделевского моногибридного  
расщепления и на изменчивость уровня рекомбинации  
по несцепленным маркерным генам у гибридов  
Mo 638 x var. *cerasiforme*, var. *pimpinellifolium***

*Изучали влияние  $\gamma$ -облучения семян отдаленных гибридов  $F_1$  томата на проявление эффекта смещения менделевского моногибридного расщепления и на изменчивость уровня рекомбинации по несцепленным маркерным генам. Установлено, что большее количество достоверных смещений расщепления по маркерным локусам изученных хромосом в сторону рецессивов проявилось в вариантах с дополнительной  $\gamma$ -обработкой семян отцовских компонентов скрещивания. Выявлена возможность индуцированного изменения «квазисцепления» с помощью экзогенного фактора –  $\gamma$ -излучение.*

**Ключевые слова:** отдаленные гибриды томата, рекомбинация, квазисцепление, рецессивные и доминантные гены, маркерные локусы.

**Введение.** До недавнего времени считалось, что такие явления, как несовместимость инконгруэнтных видов, нежизнеспособность и стерильность межвидовых гибридов  $F_1$ , являлись основными причинами пассивного вовлечения в селекцию генетического потенциала диких видов, полукультурных разновидностей и примитивных форм. Однако более глубокий анализ проведенных исследований в области генетики межвидовых отношений позволил вскрыть очень существенные причины, возникающих затруднений при межвидовой гибридизации (Жученко, 1980). В первую очередь, к таким причинам следует отнести: ингибирование рекомбинации, блочную организацию адаптивных  
© Самовол А.П., Корниенко С.И., 2015.

комплексов генов, канализированность развития и др. Поэтому индуцирование рекомбинации за счет перераспределения обменов в зоны хромосом, где они при обычных условиях ингибированы или перекомбинаторики генов разных хромосом, являются важным резервом расширения спектра доступной для отбора генотипической изменчивости.

На важность и практическую значимость индуцирования генетической изменчивости в селекционном процессе, особенно при межвидовой гибридизации, указывали многие исследователи (Жученко, 1980; Griffing, Langridje, 1963; Король и др., 1990; Бородин, 1987; Король, Жученко, Самовол, 1981, Самовол, Жученко, 1997; и др.). При этом большинство из них отмечали, что наиболее перспективным является сочетание гибридизации с обработкой рекомбиногенными факторами исходных компонентов скрещивания и/или гибридов первого поколения (обработка семян или бутонов на стадии мейоза).

Известно, что маркеры разных групп сцепления подчиняются закону независимого наследования. Однако для разных биологических объектов исследований, в т.ч. и человека, установлено нарушение независимости сегрегации маркеров негомологичных хромосом (Самовол, 1985; Wallace, 1953; Nike, 1977; Driscoll et al., 1979 и др.), а это не что иное, как «квазисцепление» (quasilinkage) или «сродство» (affinity). Считается, что отклонение в сторону уменьшения  $gf$  ( $< 50\%$ ) – квазисцепление, увеличение  $gf$  ( $> 50\%$ ) – квазиотгалкивание.

Как отмечал Michie, 1953, эффект квазисцепления обусловлен взаимным притяжением между центромерами одного вида при расхождении, т.е. отходить к разным полюсам хромосом разных видов.

**Методика исследований.** Влияние рекомбиногенных факторов на смещение менделевского моногибридного расщепления и изменчивость уровня рекомбинации по несцепленным маркерным генам в потомствах отдаленных гибридов  $F_1$  томата изучали с использованием в качестве матери мутантной формы Мо 638 с 3-мя маркерными генами –  $\nu$ -2,с,а соответственно 2,6 и 11 хромосома. Отцовскими компонентами скрещивания выступали образцы полукультурных томатов – *L. esc. var. cerasiforme*, *L. esc. var. pimpinellifolium*, относительно отличающиеся определенным уровнем эволюционной дивергенции. Семена указанных отцовских компонентов или облучали  $\gamma$ -излучением дозой 10 кР, либо вовсе не облучали, тогда как семена гибридов  $F_1$ , наоборот, облучали дозами 7 и 15 кР с помощью установки закрытого типа «Исследователь» (180 Р/мин).

**Результаты исследований.** Полученные нами данные, представленные в таблице 1, в целом указывают на возможность достоверного изменения характера менделевских моногибридных расщеплений в сторону избытка рецессивов как в вариантах с  $\gamma$ -обработкой (10 кР) семян отцовских компонентов скрещивания, так и в вариантах  $\gamma$ -обработки (7 и 15кР) семян только гибридов F<sub>1</sub>. Разница состоит лишь в том, что для первого случая, отцовскую форму *L. esc. var. cerasiforme* обрабатывали 10 кР, избыток рецессивов проявился по генам *v-2* и *c*. Для второго случая ( $\sigma$  не обрабатывали) подобная ситуация наблюдается только для гена *a*, аналогичное прослеживается и для второго отцовского компонента скрещивания (*L. esc. var. pimpinellifolium*).

В целом можно заключить, что большее количество достоверных смещений расщепления по маркерным локусам изученных хромосом в сторону рецессивов проявилось в вариантах при  $\gamma$ -обработке семян отцовских компонентов скрещивания дозой 10кР.

По вопросу смещения менделеевского расщепления известны гипотезы, которые объясняют причины индуцированного изменения соотношений моногибридных расщеплений при внутри- и межвидовых скрещиваниях. Условно их можно разделить на 3 группы (Король, 1976). Как отмечает автор, первая группа – нарушения расщепления обусловлена изменением соотношения функциональных гамет, вторая – нарушения обусловлены изменением (вызвано действием рекомбиногенной обработки) вероятности слияния гамет разных типов (избирательное оплодотворение), третья – нарушения обусловлены причинами постсингамного характера.

В наших исследованиях, для каждой комбинации скрещивания со смещением расщепления в пользу рецессивов, возможно, более вероятны гипотезы первой группы, тогда как комбинаций скрещивания с обратным направлением вектора смещения, то есть в сторону доминантов, у нас не проявилось.

Результаты, приведенные в таблицах 2 и 3 указывают на возможность индуцированного изменения «квазисцепления» с помощью экзогенных факторов ( $\gamma$ -излучения). Это с высоким уровнем достоверности (согласно принимаемым значениям  $\chi^2$ ) хорошо прослеживается в 7 и 10 случаях в комбинациях с вишневидным и смородиновидным томатами соответственно таблицы 2 и 3.

1. – Зависимость сегрегации маркерных генов 2, 6 и 11 хромосом от  $\gamma$ -обработки семян ♂ и F<sub>1</sub> или нет

№	Вариант	Количество		Соотношение между альтернативными маркерными генами			X <sup>2</sup>		
		Высеянных семян, шт.	Идентифицировано растений, шт.						
				F <sub>2</sub>					
<i>MO 638 x L. esc. var. cerasiforme</i>									
169**	Семена F1 не обр., ♂ обр. $\gamma$ , доза 10кР	600	367	2,0:1	1,8:1	3,2:1	12,2	19,9	0,23
170	Семена F1 обр. $\gamma$ , 7кР, ♂ обр. $\gamma$ 10кР	600	306	2,1:1	2,2:1	3,1:1	9,3	6,3	0,07
172	Семена F1 обр. $\gamma$ , 7кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	389	3,4:1	2,7:1	1,8:1	0,99	0,78	23,7
173	Семена F1 обр. $\gamma$ 15кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	436	3,1:1	2,5:1	3,1:1	0,03	2,69	0,05
<i>MO 638 x L. esc. var. pimpinellifolium</i>									
174*	Семена F1 и ♂ не обр. $\gamma$ -излучением	600	395	2,9:1	2,6:1	3,5:1	0,09	1,63	1,63
175	Семена F1 обр. $\gamma$ 7кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	488	2,1:1	3,1:1	3,4:1	14,2	0,04	1,57
176	Семена F1 обр. $\gamma$ 15кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	404	3,7:1	3,1:1	2,2:1	2,97	0,84	6,39
177**	Семена F1 не обр., ♂ обр. $\gamma$ , доза 10кР	600	206	2,1:1	2,5:1	1,9:1	5,52	1,26	12,9
178	Семена F1 обр. $\gamma$ 7кР, ♂ обр. $\gamma$ , 10кР	600	343	2,7:1	2,5:1	2,2:1	0,97	2,97	8,01
179	Семена F1 обр. $\gamma$ 15кР, ♂ обр. $\gamma$ , 10кР	600	496	2,3:1	2,3:1	3,3:1	8,69	6,99	0,96

Примечания. В этой и следующих таблицах:

\* – контроль № 1 (семена F<sub>1</sub> и ♂  $\gamma$ -излучением не обрабатывали);

\*\* – контроль № 2 (семена F<sub>1</sub> не обрабатывали  $\gamma$ -излучением, а – ♂ обрабатывали дозой 10 кР).

Следует отметить, что закон независимого наследования на уровне 50 % чаще сохраняется между несцепленными маркерными генами у генотипов  $av-2/++$  и  $ac/++$  с частотой от 38 до 40 % соответственно таблица 2 и 3. Наблюдается хорошая согласованность между вариантами –  $\gamma$ -обработка семян отцовских компонентов скрещивания, вызывающих смещение моногенного менделевского расщепления 3:1 и нарушением независимости сегрегации маркеров негомологичных хромосом. И хотя механизм явления «квазисцепление» до конца не выяснен, остается фактом, что оно может, с одной стороны, ограничить (Жученко и др., 1975), с другой наоборот, существенно увеличить разнообразие форм в расщепляющихся популяциях (Жученко, мл., 1986).

**Выводы.** 1. Установлено достоверное смещение характера менделевского моногибридного расщепления в сторону избытка рецессивов как в вариантах с  $\gamma$ -обработкой 10-ю кР семян отцовских компонентов скрещивания, так и в вариантах  $\gamma$ -обработки 7-ми и 15-ти кР семян только гибридов  $F_1$ . Разница состоит лишь в том, что для первого случая (семена отцовской формы *L. esc. var. cerasiforme* обрабатывали 10-ю кР) избыток рецессивов проявился по генам  $\nu-2$  и  $c$ . Для второго случая, когда ♂ форму не обрабатывали рекомбиногенным фактором, подобная ситуация наблюдается только для гена  $a$ . Аналогичное прослеживается и в случае, когда отцовским компонентом скрещивания выступала более эволюционно отдаленная форма *L. esc. var. pimpinellifolium*.

2. Проявилась хорошая согласованность между вариантами  $\gamma$ -обработки семян отцовских компонентов скрещивания, вызывающих смещение моногенного менделевского расщепления 3:1, и нарушением независимости сегрегации маркеров негомологичных хромосом в сторону более 50 %. То есть проявилось явление «квазиоттalkingания», которое не исключает возможного расширения спектра генотипической изменчивости в генетической структуре расщепляющихся популяций.

2. – Зависимость уровня рекомбинации между несцепленными маркерными генами 2, 6 и 11 хромосом от  $\gamma$ -обработки семян ♂ и/или F<sub>1</sub>

№	Вариант	Количество, шт.		Генотип	gf±m <sub>г</sub> (%)	X <sup>2</sup> независимости
		Высеянных семян	Идентифицированных растений			
		Mo 638 x L. esc. var. <i>cegasiforme</i>				
169**	Семена F1 не обр., ♂ обр. $\gamma$ , доза 10кР	600	367	av-2/+++	58,0 ± 2,4	5,46
		600	367	ac/+++	51,0 ± 2,6	–
		600	367	cv-2/+++	57,0 ± 2,4	4,80
170	Семена F1 обр. $\gamma$ , 7кР, ♂ обр. $\gamma$ 10кР	600	306	av-2/+++	51,0 ± 2,9	–
		600	306	ac/+++	58,0 ± 2,6	4,10
		600	306	cv-2/+++	60,0 ± 2,5	7,30
171*	Семена F1 и ♂ не обр. $\gamma$ -излучением	600	504	av-2/+++	55,5 ± 2,1	4,30
		600	504	ac/+++	52,0 ± 2,2	–
		600	504	cv-2/+++	55,0 ± 2,1	3,00
172	Семена F1 обр. $\gamma$ , 7кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	389	av-2/+++	54,0 ± 2,3	1,40
		600	389	ac/+++	52,0 ± 2,4	–
		600	389	cv-2/+++	60,0 ± 2/1	21,8
173	Семена F1 обр. $\gamma$ 15кР, ♂ не обр. $\gamma$	600	436	av-2/+++	59,0 ± 2,3	6,20
		600	436	ac/+++	50,0 ± 2,6	–
		600	436	cv-2/+++	55,0 ± 2,4	1,84

3. – Зависимость частоты рекомбинаций между несцепленными маркерными генами 2, 6 и 11 хромосом от γ-обработки семян ♂ и/или F<sub>1</sub>

№	Вариант	Количество, шт.			Генотип	rf±m <sub>гр</sub> (%)	X <sup>2</sup> независимости
		Высеянных семян	Идентифи- цированных растений				
			F <sub>2</sub>				
		Мо 638 x <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>					
174*	Семена F1 и ♂ не обр.γ-излучением	600	395	395	av-2/+++	50,5 ± 2,5	–
		600	395	395	ac/+++	60,0 ± 2,2	13,20
		600	395	395	cv-2/+++	60,0 ± 2,2	22,70
175	Семена F1 обр.γ 7кР, ♂ не обр.γ	600	488	488	av-2/+++	49,0 ± 2,3	–
		600	488	488	ac/+++	52,5 ± 2,2	–
		600	488	488	cv-2/+++	60,0 ± 2,0	20,50
176	Семена F1 обр.γ 15кР, ♂ не обр.γ	600	404	404	av-2/+++	58,0 ± 2,3	3,24
		600	404	404	ac/+++	56,0 ± 2,3	2,95
		600	404	404	cv-2/+++	60,0 ± 2,2	24,70
177**	Семена F1 не обр., ♂ обр.γ, доза 10кР	600	206	206	av-2/+++	58,0 ± 3,2	3,44
		600	206	206	ac/+++	59,0 ± 3,2	4,37
		600	206	206	cv-2/+++	60,0 ± 3,1	7,15
178	Семена F1 обр.γ 7кР, ♂ обр.γ, 10кР	600	343	343	av-2/+++	47,0 ± 2,8	0,67
		600	343	343	ac/+++	50,0 ± 2,7	–
		600	343	343	cv-2/+++	60,0 ± 2,4	28,79
179	Семена F1 обр.γ 15кР, ♂ обр.γ, 10кР	600	496	496	av-2/+++	57,5 ± 2,0	6,07
		600	496	496	ac/+++	59,0 ± 2,0	9,61
		600	496	496	cv-2/+++	60,0 ± 2,0	58,18

### **Библиография**

1. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений / А. А. Жученко // – Кишинев : Штиинца. – 1980. – 587 с.
2. Griffing B. and Langridge J.: Phenotype stability of growth in th selffertilized species, *Arabidopsis thaliana*. In: Statistical Genetics in Plant Breeding / B. Griffing, J. Langridge // NAS – Nat. Res. Council Publ. 982, 386 – 394, 1963.
3. Король А. Б. Изменчивость кроссинговера у высших организмов (Методы анализа и популяционно-генетической модели) / А. Б. Король, И. А. Прейгель, С. И. Прейгель // Кишинев : Штиинца, 1990. – 403 с.
4. Король А. Б. Сцепление между локусами количественных признаков и маркерными локусами. Сообщ. 3. Смещение оценок при нарушении исх. предположений/ А. Б. Король, А. А. Жученко, А. П. Самовол // Генетика. – 1981. – Т. 17, № 7. – С. 1234–1247.
5. Самовол А. П. Индуцирование генетической изменчивости у межвидовых гибридов томата. *Сообщение 1*: Влияние мутагенных факторов на изменчивость рекомбинационных параметров в классах гетерозигот  $F_1$  с разной конкурентоспособностью /А. П. Самовол, А. А. Жученко //Наукові праці по овочівництву і баштанництву (до 50–річчя інституту). – Х., 1997. – Т. 1. – С. 63–88.
6. Самовол А. П. Индуцированное изменение формообразовательных процессов у перца (*Capsicum annuum* L.). 1: Изменение частоты кроссинговера сцепленных и уровня рекомбинации несцепленных генов в зависимости от фактора обработки / А. П. Самовол // Генетика – 1985. – Т. 21, № 11. – С 1849–1855.
7. Wallace M. E. Affinity: a new genetic phenomenon in the house mouse/ M. E. Wallace // Nature.– 1953. – 171. – P. 27–28.
8. Nike V. Theories of quasi-linkage and “affinity”some implication for population structure/ V. Nike // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1977. – 74, № 8. – P. 351.
9. Michie D. Affinity: A new genetic phenomenon in the house mouse / D. Michie // Nature. – 1953. – 171, № 4340. – P. 26–27.
10. Король А. Б. Анализ формообразовательных процессов при гибридизации томата: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.15 «Генетика» / А. Б. Король. – М., 1975. – 23 с.
11. Жученко А. А. Индуцированное изменение квазисцепления у томатов / А. А. Жученко, В. К. Андрущенко, Д. А. Выродов, Ю. И. Нютин, Л. Г. Павленко, А. Б. Король // тез. докл. конф. «Селекция и генетика овощных культур». Кишинев. – 1975. – ч. 1. – С. 55–71.



12. Жученко А. А. (мл.). Изменчивость рекомбинационных параметров в зависимости от условий среды и архитектуры репродуктивной системы томата: Автореф. дис... канд. биол. наук: № 03.00.15/ Ин-т генет. и цитол. АН БССР / А. А. Жученко. – Минск, 1986. – 17 с.

О.П. Самовол, С.І. Корнієнко

Індукований рекомбіногенез за віддаленої гібридизації томата. Повідомлення 1: вплив  $\gamma$ -опромінення заміщення менделівського моногібридного розщеплення та на мінливість рівня рекомбінації за незчепленими маркерними генами у гібридів Мо 638 x *var. cerasiforme*, *var. Pimpinellifolium*.

**Резюме.** Вивчали вплив  $\gamma$ -опромінення насіння віддалених гібридів  $F_1$  томата на прояв ефекту заміщення менделівського моногібридного розщеплення та на мінливість рівня рекомбінації за незчепленими маркерними генами. Встановлено, що більша кількість достовірних заміщень розщеплення за маркерним локусом вивчених хромосом в сторону рецесивів проявилось у варіантах з додатковою  $\gamma$ -обробкою насіння батьківських компонентів схрещування. Виявлено можливість індукованої зміни «квазізчеплення» з допомогою екзогенного фактора –  $\gamma$ -опромінення.

A.P. Samovol, S.I. Kornienko

Rekombinogenesis that were induced by distant hybridization of tomato. Message 1: effect of  $\gamma$ -radiation substitution by Mendel monohybrid splitting and variability of recombination for unvaccinated marker genes in hybrids Mo 638 x *var. cerasiforme*, *var. Pimpinellifolium*.

**Summary.** Already studied the effect of  $\gamma$ -irradiation of seeds hybrids  $F_1$  of tomato distant for an effect substitution by Mendel monohybrid splitting and variability of recombination for unvaccinated marker genes. Already, it was found that more reliable replacements for splitting marker locus has studied chromosomes towards a recession manifested in embodiments where there was an additional  $\gamma$ -seed processing parental mating components. Even the possibility was discovered induced changes «quasi grafting» by exogenous factors –  $\gamma$ -irradiation.