

О. П. Самовол
С. І. Кондратенко
О. В. Сергієнко
О. В. Хареба

Овочеві

ПАСЛЬОНОВІ та БАШТАННІ ви види рослин:

цитогенетичні
основи селекції



NATIONAL ACADEMY OF AGRARIAN SCIENCES OF UKRAINE

Institute of Vegetable and Melon Growing

O. P. Samovol, S. I. Kondratenko,
O. V. Sergienko, O. V. Khareba

Vegetable **nightshade** **and melons** **plant species:** cytogenetic basis of breeding

MONOGRAPH

*According to the scientific editorship
of doctor of agricultural sciences
O. Samovol*

Kyiv
AGRARNA NAUKA
2022

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
Інститут овочівництва і баштанництва

О. П. Самовол, С. І. Кондратенко,
О. В. Сергієнко, О. В. Хареба

**Овочеві
пасльонові
та баштанні
види рослин:
цитогенетичні
основи селекції**

МОНОГРАФІЯ

*За науковою редакцією
доктора сільськогосподарських наук
О. П. Самовола*

Київ
АГРАРНА НАУКА
2022

УДК 635.64:635.61:631.523:631. 527

DOI: 10.31073/978-966-540-556-6

О 32

*Рекомендовано до друку
вченого радою Інституту овочівництва і баштанництва НААН
27 жовтня 2021 р. (протокол № 11)*

Р е ц е н з е н т и :

M. B. Ройк – доктор сільськогосподарських наук, професор, академік НААН, директор Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН;

B. B. Швартау – доктор біологічних наук, професор, член-кореспондент НАН України, завідувач відділу фізіології живлення рослин Інституту фізіології рослин і генетики НАН України;

C. В. Чеботар – доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, член-кореспондент НААН, завідувач кафедри генетики та молекулярної біології Одеського національного університету ім. І. І. Мечникова

Самовол О. П., Кондратенко С. І., Сергієнко О. В., Хареба О. В. Овочеві пасльонові та баштанні види рослин: цитогенетичні основи селекції: монографія; за наук. ред. д-ра с.-г. наук О. П. Самовола. Київ: Аграрна наука, 2022. 320 с. [Samovol O., Kondratenko S., Sergienko O., Khareba O. Vegetable nightshade and melons plant species: cytogenetic basis of breeding: monograph; According to the scientific editorship of doctor of agricultural sciences O. Samovol. Kyiv: Agrarna nauka, 2022. 320 p.].

ISBN 978-966-540-556-6

У монографії представлено результати дослідження, що стосуються якісної та кількісної характеристик мейозу у видів і міжвидових гібридів F_{1-5} томата, перцю і баклажана; закономірностей, встановлених для гібридів F_1 кавуну з розподілу хіазм у межах репродуктивної системи (за генеративними ярусами) та її елементів (у межах пильовика); встановленого зв'язку між цитологічними і рекомбінаційними параметрами мейозу у гібридів F_1 томата, одержаних на маркерні та безмаркерні основах.

Рекомендовано для наукових співробітників та аспірантів, які займаються проведенням цитогенетичних досліджень, а також для селекціонерів, які цікавляться новими підходами, методами, способами і біологічними прийомами, що дають змогу мінімізувати основні етапи селекційного процесу.

The monograph presents the results of research on: qualitative and quantitative characteristics of meiosis in species and interspecific hybrids of F_{1-5} tomato, pepper and eggplant; regularities established for watermelon F_1 hybrids on the distribution of chiasms within the reproductive system (by generative tiers) and its elements (within the anther); established relationship between cytological and recombination parameters of meiosis in tomato F_1 hybrids obtained on marker and marker-free bases.

The authors believe that the monograph will be especially useful for researchers and graduate students engaged in cytogenetic research, as well as for breeders who are interested in new approaches, methods, techniques and biological techniques that minimize the main stages of the selection process.

УДК 635.64:635.61:631.523:631. 527

DOI: 10.31073/978-966-540-556-6

ISBN 978-966-540-556-6

© Інститут овочівництва і баштанництва НААН, 2022

© Державне видавництво «Аграрна наука» НААН, 2022

ЗМІСТ

ВСТУП	10
<i>Розділ 1.</i>	
ДИКОРОСЛІ ВИДИ ЯК ДЖЕРЕЛА ДЛЯ СТВОРЕННЯ СОРТИВ І ГІБРИДІВ НА ЯКІСНО НОВІЙ ГЕНЕТИЧНІЙ ОСНОВІ (Самовол О. П.) 13	
1.1. Генетичний потенціал овочевих видів рослин родини <i>Solanaceae</i> : томата, перцю і баклажана	13
1.2. Міжвидова гібридизація в родах <i>Solanum</i> L., <i>Capsicum</i> L., <i>Lycopersicon</i> Tourn	23
1.2.1. Прояв морфологічних та кількісних ознак у батьківських форм і міжвидових гібридів F_{1-5} баклажана	27
1.2.2. Особливості міжвидових гібридів F_{1-5} перцю	38
1.2.3. Господарсько-цінні ознаки ліній томата, одержаних складною міжвидовою гібридизацією	43
<i>Список використаних джерел</i>	46
<i>Розділ 2.</i>	
ЗАГАЛЬНИЙ ОГЛЯД ОСОБЛИВОСТЕЙ ПЕРЕБІGU ПРОЦЕСУ МЕЙОЗУ (Кондратенко С. І.) 54	
2.1. Мейоз і генетична мінливість	54
2.2. Мейоз при міжвидовій гібридизації у томата, перцю і баклажана ...	64
2.2.1. Мейоз у міжвидових гібридів F_{1-5} перцю	67
2.2.2. Мейоз у міжвидових гібридів F_{1-5} баклажана	72
2.2.3. Ідентифікація вирівняніх ліній томата міжвидового походження з використанням цитогенетичного аналізу	80
2.3. Розподіл цитологічних параметрів у межах репродуктивної системи рослин	85

2.3.1. Вікова залежність мейозу у видів і міжвидових гібридів F ₁	85
2.3.2. Частота хіазм у внутрішньовидових гібридів F ₁ перцю і баклажана в онтогенезі за впливу ґрунтової посухи	94
2.3.3. Розподіл хіазм у мейоцитах поперекових зон пилька у представників родини <i>Solanaceae</i> L.	97
<i>Список використаних джерел</i>	105

Розділ 3.

МЕЙОЗ У ГІБРИДІВ F₁ КАВУНА ЗАЛЕЖНО ВІД СТУПЕНЯ ПРИСТОСОВАНОСТІ В ОНТОГЕНЕЗІ (Сергієнко О. В.)	115
3.1. Вибір схеми розміщення рослин гібридів F ₁ кавуна для адекватного оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості	116
3.2. Розподіл хіазм у межах пилька у гібридів F ₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю	123
3.3. Розподіл хіазм за ярусами репродуктивних органів у гібридів F ₁ кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю	128
3.4. Порушення мейозу у гібридів F ₁ кавуна залежно від ступеня онтогенетичної пристосованості	132
<i>Список використаних джерел</i>	147

Розділ 4.

МЕЙОТИЧНА РЕКОМБІНАЦІЯ ЯК ОСНОВНЕ ДЖЕРЕЛО НОВОЇ ГЕНОТИПНОЇ МІНЛИВОСТІ (Кондратенко С. І.)	150
4.1. Роль мейотичної рекомбінації у процесах генетичної адаптації, мікроеволюції і селекції рослин	150
4.2. Рівень рекомбінаційної та спектр доступної для селекції генотипної мінливості	156
4.2.1. Чинники, що впливають на частоту рекомбінації	157
4.3. Характер індукованої мінливості рекомбінаційних параметрів мейозу у перцю солодкого (<i>Capsicum annuum</i> L.)	164
4.3.1. Наявність або відсутність антоциану на гіпокотилі (<i>AL-2:al-2</i>)	164
4.3.2. Відсутність або наявність білої плямистості на перших і наступних листках (<i>Pi:pi</i>)	165
4.3.3. Вплив мутагенних чинників на частоту кросинговеру між генами <i>al-2</i> і <i>b</i>	165
4.3.4. Індукована зміна дигібридного розщеплення за незчепленими маркерними генами <i>al-2, pi</i>	167

4.4. Зв'язок рекомбінаційних і цитологічних параметрів мейозу у гібридів F_1 томата	167
4.4.1. Вплив гамма-опромінення у внутрішньо- і міжвидових гібридів томата на відхилення від менделівського розщеплення	168
4.4.2. Вплив γ -опромінення насіння F_1 на частоту кросинговеру між зчепленими маркерними генами у внутрішньовидових і віддалених гібридів томата	174
4.4.3. Рівень рекомбінації між незчепленими маркерними генами у внутрішньо- і міжвидових гібридів томата за впливу γ -опромінення насіння F_1	180
4.4.4. Вплив γ -опромінення на якісний і кількісний склад хіазм у гібридів F_1 томата	187
4.4.5. Дія γ -опромінення на прояв порушень мейозу у міжвидових гібридів F_1 томата	196
<i>Список використаних джерел</i>	208

Розділ 5.

БІОЕЛЕКТРИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ КЛІТИННИХ ЯДЕР ВІДІВ І МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ У РОСЛИН (Хареба О. В.)	232
5.1. Біоелектричні властивості ядерного геному як інтегральний параметр, що характеризує стан клітини та організму загалом	232
5.2. Біоелектричні властивості клітинних ядер у видів родини <i>Solanaceae</i>	233
5.3. Біоелектричні властивості клітинних ядер у рослин міжвидових гібридів F_{1-5}	235
5.4. Біоелектричні властивості клітинних ядер у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю	240
<i>Список використаних джерел</i>	244

Розділ 6.

ОПТИМІЗАЦІЯ МУТАЦІЙНОЇ І РЕКОМБІНАЦІЙНОЇ СЕЛЕКЦІЇ ЯК РЕЗУЛЬТАТ ІНДУКОВАНОЇ ДІЇ МУТАГЕННИХ ТА РЕКОМБІНОГЕННИХ ФАКТОРІВ (Самовол О. П.)	248
6.1. Теоретичні та практичні основи мутаційної селекції томата	248
6.1.1. Основні етапи технології отримання та використання мутантних форм з генетично-маркованими генами в мутаційній селекції томата	251

6.1.2. Рівень мутабільноті у рослин сортів томата регіональної та зарубіжної селекцій за генетично-маркованими ознаками	252
6.1.3. Фактори, що визначають залежність рівня відсотка стерильності пилку в одержаних мутантних форм томата з геною чоловічою стерильністю	255
6.2. Основні етапи технології одержання багатомаркерних мутантних форм томата	258
6.3. Комплексне оцінювання нових мутантних ліній томата, одержаних методом мутаційної селекції, за господарсько-цінними ознаками	260
6.3.1. Етап формування репродуктивного навантаження у дібраних рослин із сортових популяцій томата (насіння яких обробляли γ -опромінюванням) на рівні зав'язування плодів	260
6.3.2. Етап розрахунку частоти мутантних рослин томата за ознакою ранньостиглості й тривалості вегетаційного періоду	262
6.3.3. Етап формування компонентів високої потенційної продуктивності у дібраних рослин із сортових популяцій, насіння яких обробляли γ -опромінюванням	264
6.3.4. Етап формування біохімічного складу плодів у дібраних рослин із сортових популяцій томата, насіння яких обробляли γ -опромінюванням	269
6.4. Теоретичні та практичні основи рекомбінаційної селекції томата	276
6.4.1. Роль загальної гіbridної гетерозиготності у вивільненні доступної генотипної мінливості	276
6.4.2. Роль розробки спеціальної генетики в оптимізації селекційного процесу конкретної культури	279
6.4.3. Вплив високогірних екологічних умов на мінливість рекомбінаційних і цитологічних параметрів мейозу у гетерозигот F_1 томата	283
6.4.4. Взаємозв'язок між виявом низького відсотка кросинговеру і високим гетерозисним ефектом за кількісними ознаками у гібридів F_1 томата	297
<i>Список використаних джерел</i>	306
ВИСНОВОК	312

Книга є першою з циклу праць, присвячених вченому-цитологу, який внесок у створення якогось виду науки відомий ще з давніх часів.

Усього цикл складається з чотирьох книг, які будуть видані в першій половині 2012 року. Друга книга — присвячена проблемам фундаментальної фізики та фізики природи. Третя — проблемам фундаментальної хімії та хімічної фізики. Четверта — проблемам фундаментальної біології та біохімії.

**Світлій пам'яті
талановитого вченого-цитолога,
кандидата біологічних наук
Монтвіда Павла Юрійовича
присвячено цю монографію**

Автори

Павло Монтвід — автор циклу праць, що присвячений фундаментальним проблемам біохімії та хімічної фізики. Він — доктор фізико-математичних наук, професор. Кандидат хімічних наук. Нагороджений золотою медаллю Української Академії наук за відмінний внесок у розвиток науки та творчість. Він — один із найбільш яскравих представників фундаментальної хімії та хімічної фізики в Україні. Важливий внесок відомий у розвитку теоретичної біохімії та хімічної фізики, а також у розробці нових методів вивчення фундаментальних проблем хімії та хімічної фізики. Важливими відомостями є його праці з проблемами вивчення хімічної фізики та фундаментальної хімії та хімічної фізики, а також його праці з проблемами вивчення фундаментальної хімії та хімічної фізики. Важливими відомостями є його праці з проблемами вивчення хімічної фізики та фундаментальної хімії та хімічної фізики, а також його праці з проблемами вивчення хімічної фізики та фундаментальної хімії та хімічної фізики.

Усього цикл складається з чотирьох книг, які будуть видані в першій половині 2012 року. Друга книга — присвячена проблемам фундаментальної фізики та фізики природи. Третя — проблемам фундаментальної хімії та хімічної фізики. Четверта — проблемам фундаментальної біології та біохімії.

ВСТУП

Істотне покращення якості плодів овочевих культур, що вкрай важливе для повноцінного харчування населення України, більш ніж 50 % якого живе на території з високим рівнем забруднення навколошнього середовища, часто можливо лише із залученням у селекційний процес дикорослих видів або напівкультурних різновидів. Їх висока селекційна цінність пов’язана також з генами стійкості проти несприятливих біотичних та абіотичних чинників, особливо на тлі змін клімату, поширення хвороб і шкідників.

На думку М. І. Вавилова, найближче майбутнє нерозривно пов’язано з використанням закономірностей прогресивної еволюції з метою розширення спектру генотипної мінливості. У цьому аспекті залишаються актуальними дослідження рекомбінаційного процесу. Саме завдяки рекомбінації утворюється переважна частина адаптивних генотипів, трансгресії, коадаптовані блоки генів, відбувається фільтрація зародкової плазми. Цей процес є засобом мобілізації й збалансованої реалізації потенціалу генетичної мінливості.

Як зазначав М. П. Дубінін, однобічне захоплення мутагенезом залишило без достатньої уваги інший важливий чинник еволюції – рекомбінацію. Тому в основу селекційних програм повинні бути покладені сучасні уявлення про вплив на цей процес чинників зовнішнього і внутрішнього середовищ, динамічну організацію мейозу, системну регуляцію вивільнення генетичної мінливості в популяції.

Обмеженість відомостей щодо феноменології рекомбінаційного процесу, незначна кількість об’єктів, охоплених подібними дослідженнями, зумовлює доцільність подальшого поглибленаого вивчення цього питання.

Створення нових конкурентоспроможних сортів і гібридів потребує широкого залучення дикорослих видів та напівкультурних різно-

видів, оскільки вже сьогодні запаси культурних генофондів практично вичерпані.

Дикорослі види є джерелами високого вмісту біологічно цінних компонентів у плодах, а також – носіями генів стійкості до неприятливих біотичних та абіотичних чинників. Так, наприклад, у тропічних країнах істотне збільшення резистентності щодо хвороб в'янення у баклажана досягнуте завдяки залученню до гібридизації виду *Solanum aethiopicum*. Проте інтрогресія корисних ознак, яка ускладнюється частковою негомологічністю хромосом і тісним зчепленням генів, подолання міжвидової несумісності на рівні безпліддя гібридів F_1 або розщеплення на форми, подібні до батьківських, можливі тільки завдяки штучному індукуванню рекомбінаційних обмінів. Залишається відкритим питання зв'язку частоти хіазм та рекомбінації у гібридів F_1 . Феноменологія рекомбінаційних подій у межах репродуктивної системи досліджена лише в окремих рослинних видів. Більш того, якісна та кількісна характеристика хіазм дає змогу інтегральної оцінки рекомбінаційного процесу, особливо у випадку недостатньо розробленої спеціальної генетики виду. Незважаючи на те, що цитогенетична стабільність є важливою умовою для одержання константних форм міжвидового походження, особливості мейозу в рослин пізніх інтрогресивних поколінь виявлено лише для декількох видів.

Однією з найбільш дискусійних проблем сучасної екологічної генетики є зв'язок онтогенетичної пристосованості з рівнем генотипної мінливості у наступних поколіннях. У цьому аспекті цитогенетичні механізми філогенетичної адаптації досліджено в обмеженої кількості рослинних видів: кукурудзи, томата, перцю, баклажана. Недостатньо вивченим залишається також прояв порушень мейозу, зокрема обмінних, у гібридів F_1 з різною онтогенетичною пристосованістю.

Певною перешкодою до підвищення ефективності селекції в цілому, і овочевих культур зокрема, є недостатня розробка її теоретичних основ, обмежений арсенал простих та надійних методів, способів і біологічних прийомів.

Отже, розвиток уявлень про природні особливості та можливість індукованих змін мейотичної рекомбінації при гібридизації у межах родини *Solanaceae* ї у кавуна; прояв частоти хіазм і порушень мейозу

в онтогенезі через міжвидову несумісність, пристосованістю гібридів F_1 є актуальною, теоретично й практично важливою проблемою сучасної генетики. Дослідження такого плану потрібні для ефективного використання закономірностей рекомбінаційного процесу при створенні вихідного матеріалу, що вирізняється підвищеним вмістом у плодах біологічно активних складових, відповідним рівнем стійкості до несприятливих біотичних та абіотичних чинників.

Важливо також відзначити, що конверсія генів та інтрогресія зародкової плазми дикорослих видів і різновидів у геномі культурних сортів та гібридів F_1 є основною складовою успішного ведення мутаційної й рекомбінаційної селекції.

У монографії в широкому аспекті висвітлено питання, що стосуються особливостей кон'югації хромосом у видів і гібридів F_{1-5} першою і баклажана та у лінії томата складного походження; розподілу цитологічних параметрів мейозу в межах репродуктивної системи як в цілому, так і окремо у мейоцитах трьох секцій пильовика у видів родини *Solanaceae*; зв'язків між ступенем онтогенетичної пристосованості й якісною оцінкою хіазм, їх розподілом у межах репродуктивної системи і рівнем порушень у мейозі у гібридів F_1 кавуна; розробки нових теоретичних і практичних основ мутаційної та рекомбінаційної селекції, завдяки яким було створено сорти і перспективні лінії томата і баклажана міжвидового походження.

Книга розрахована передусім на науковців, які займаються генетикою та цитологією, а також мутаційною і рекомбінаційною селекцією економічно важливих видів рослин. Автори висловлюють щиру вдячність рецензентам: доктору сільськогосподарських наук М. В. Роїку, доктору біологічних наук В. В. Швартau, доктору біологічних наук С. В. Чеботар. Окрему вдячність автори висловлюють Т. М. Замицькій за велику технічну допомогу, надану при підготовці книги до видання.

Розділ 1

Дикорослі види як джерела для створення сортів і гібридів на якісно новій генетичній основі

1.1. ГЕНЕТИЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ОВОЧЕВИХ ВІДІВ РОСЛИН РОДИНИ *Solanaceae*: ТОМАТА, ПЕРЦЮ І БАКЛАЖАНА

Використання зародкової плазми дикорослих видів і напівкультурних різновидів сьогодні та у найближчому майбутньому залишається ефективним методом розв'язання однієї з головних проблем селекції – створення сортів і гібридів F_1 , що поєднують у генотипі високу продуктивність, якість продукції та стійкість до несприятливих біотичних та абиотичних чинників [1]. Як відмічає автор, саме особливості рекомбінаційної системи дикорослих рослин і бур'янів зіграли вирішальну роль при їх введенні в культуру одразу або після скрещування із сортами культурних видів рослин («доместикаційний синдром»). Тільки масштаби адаптивно значимої та доступної відбору рекомбінаційної мінливості вже культивованих і нововведених нових видів рослин визначили можливості їх подальшого селекційного поліпшення та використання. Це належить до однорічних рослин, наприклад, дикорослих пасльонових видів (томат, перець, баклажан), яким, як і однорічним сільськогосподарським культурам (злакові, бобові), властивий більший порівняно з багаторічними потенціал рекомбінаційної мінливості у перерахунку на одиницю часу.

Зазначене певною мірою стосується розв'язання проблеми біологізації та екологізації інтесифікаційних процесів рослинництва. Цю проблему з особливою гостротою було поставлено ще у 40-ві роки минулого століття у зв'язку з демографічним «вибухом», гострою необхідністю швидкого нарощування виробництва харчових продуктів, а також дедалі більшою небезпекою забруднення і руйну-