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

Овочеві пасльонові та баштанні види рослин:

цитогенетичні основи селекції

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ
АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ОВОЧІВНИЦТВА
І БАШТАННИЦТВА

Овочеві
ПАСЛЬОНОВІ та БАШТАННІ
види рослин:
цитогенетичні основи селекції

Аграрна наука

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

Part 1

According to the scientific editorship
of doctor of agricultural sciences
O. P. 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

Частина 1

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
вченою радою Інституту овочівництва і баштанництва НААН
27 жовтня 2021 р. (*протокол № 11*)

Р е ц е н з е н т и :

М. В. Роїк *– доктор сільськогосподарських наук, професор, академік НААН, директор Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН;*

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

С. 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.
О 32 Овочеві пасльонові та баштанні види рослин: цитогенетичні основи селекції: монографія. Ч. 1; за наук. ред. д-ра с.-г. наук О. П. Самовола. Київ: Аграрна наука, 2022. 148 с. [Samovol O. P., Kondratenko S. I., Sergienko O. V., Khareba O. V. Vegetable nightshade and melons plant species: cytogenetic basis of breeding: monograph. P. 1. Kyiv: Agrarna nauka, 2022. 148 p.]

ISBN 978-966-540-556-6

У монографії представлено результати досліджень, що стосуються якісної та кількісної характеристики мейозу у видів і міжвидових гібридів F_{1-5} томата, перцю і баклажана; закономірностей, встановлених для гібридів F_1 кавуна 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 маркерній і безмаркерній основах.

Рекомендовано для наукових співробітників та аспірантів, які займаються проведенням цитогенетичних досліджень, а також для селекціонерів, які цікавляться новими підходами, методами, способами і біологічними прийоми, 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 8

Розділ 1.

ДИКОРОСЛІ ВИДИ ЯК ДЖЕРЕЛА ДЛЯ СТВОРЕННЯ СОРТІВ І ГІБРИДІВ НА ЯКІСНО НОВІЙ ГЕНЕТИЧНІЙ ОСНОВІ (*Самовол О. П.*) 11

1.1. Генетичний потенціал овочевих видів рослин родини *Solanaceae*: томата, перцю і баклажана 11
1.2. Міжвидова гібридизація в родах *Solanum* L., *Capsicum* L., *Lycopersicon* Tourn 21
1.2.1. Прояв морфологічних та кількісних ознак у батьківських форм і міжвидових гібридів $F_{1–5}$ баклажана 25
1.2.2. Особливості міжвидових гібридів $F_{1–5}$ перцю 36
1.2.3. Господарсько-цінні ознаки ліній томата, одержаних складною міжвидовою гібридизацією 41

Список використаних джерел 44

Розділ 2.

ЗАГАЛЬНИЙ ОГЛЯД ОСОБЛИВОСТЕЙ ПЕРЕБІГУ ПРОЦЕСУ МЕЙОЗУ (*Кондратенко С. І.*) 52

2.1. Мейоз і генетична мінливість 52
2.2. Мейоз при міжвидовій гібридизації у томата, перцю і баклажана ... 64
2.2.1. Мейоз у міжвидових гібридів $F_{1–5}$ перцю 65
2.2.2. Мейоз у міжвидових гібридів $F_{1–5}$ баклажана 72
2.2.3. Ідентифікація вирівняних ліній томата міжвидового походження з використанням цитогенетичного аналізу 78

2.3. Розподіл цитологічних параметрів у межах репродуктивної системи рослин 83
2.3.1. Вікова залежність мейозу у видів і міжвидових гібридів F_1 83
2.3.2. Частота хіазм у внутрішньовидових гібридів F_1 перцю і баклажана в онтогенезі за впливу ґрунтової посухи 92
2.3.3. Розподіл хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у представників родини *Solanaceae* L. 95

Список використаних джерел 103

Розділ 3.

МЕЙОЗ У ГІБРИДІВ F_1 КАВУНА ЗАЛЕЖНО ВІД СТУПЕНЯ ПРИСТОСОВАНОСТІ В ОНТОГЕНЕЗІ (*Сергієнко О. В.*) 113

3.1. Вибір схеми розміщення рослин гібридів F_1 кавуна для адекватного оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості 114
3.2. Розподіл хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю 121
3.3. Розподіл хіазм за ярусами репродуктивних органів у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю 126
3.4. Порушення мейозу у гібридів F_1 кавуна залежно від ступеня онтогенетичної пристосованості 130

Список використаних джерел 145

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

А в т о р и

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 навколишнього 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 поглибленого вивчення цього питання.

Створення нових конкурентоспроможних сортів і гібридів потребує широкого залучення дикорослих видів та напівкультурних різновидів, 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 несприятливих 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 надає 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* й 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 геноми 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 $F_{1–5}$ перцю і баклажана та у ліній 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. Швартау, 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 ВИДІВ 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 абіотичних 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 схрещування 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 й 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-

вання природного середовища. Значне поширення переважно хімікотехногенних систем землеробства у 70–80-ті роки XX ст. не лише не дозволило, а, навпаки, різко підвищило процеси неадаптивної інтенсифікації у сільському господарстві, зробивши їх глобальними за масштабами і катастрофічними за екологічними наслідками. Безперспективність одностороннього підходу до управління адаптивним потенціалом рослин і набуті якісно нові можливості селекції в біологізації та екологізації інтесифікаційних процесів у сільськогосподарському виробництві знайшли підтвердження у сформульованих основних положеннях екологічної генетики культурних рослин, адаптивної системи селекції й адаптивного рослинництва [2].

За справедливим твердженням М. І. Вавилова, селекція є еволюцією, яка спрямовується волею людини. На жаль, роль людини в управлінні спадковістю культивованих рослин і вирощуваних тварин досі зводиться головним чином до підбору пар для схрещування, гібридизації та відбору у популяціях, що розщеплюються, потрібних генотипів. Тоді як основні процеси, що визначають рівень і спектр доступної для відбору мінливості, залишаються поза увагою селекціонера. Автори літературного джерела стверджують, що не може бути справжньої теорії селекції без теорії формоутворювального процесу, яка враховує взаємодію рекомбінації, природного і штучного відбору [3].

Дикорослі види є джерелами високого вмісту біологічно цінних компонентів у плодах, що вкрай важливе для генної біофортифікації, а також – носіями генів стійкості до несприятливих біотичних та абіотичних чинників [4, 5]. Так, істотне підвищення врожайності та якості його продукції за часи «зеленої революції» було досягнуто завдяки широкому застосуванню дикорослих видів і напівкультурних різновидів, що підтверджує аналіз родоводів іноземних сортів і гібридів F_1 [6]. Методи селекції, що ґрунтуються винятково на міжсортових схрещуваннях, часто залишаються недостатньо ефективними щодо багатьох адаптивних ознак. Основна причина – бідність доступної генотипної мінливості культурних генофондів.

У країнах колишнього СНД і, особливо в Україні, дослідження з міжвидової та віддаленої гібридизації овочевих видів пасльонових культур обмежені. Так, ще за радянських часів із залученням напівкультурних різновидів було створено сорти томата Барнаульський

консервний і Ністру. У Республіці Молдова створено сорти Санта Марія, Катерина та Ювілейний 60/20, у родоводі яких наявний різновид *L. peruvianum* var. *dentatum*. Одержані сорти вирізняються поєднанням жаро- та холодостійкості, вмістом сухої речовини до 6,4 %, масою плоду 77–120 г, достатньо високою транспортабельністю [7].

Прикладом сучасного сорту, створеного на аналогічній основі, є Іришка [8]. Переваги – висока стійкість проти фітофторозу, відмінні смакові якості, ультраранньостиглість (80–82 доби), можливість вирощування у кімнатній культурі. Недолік – середня маса плоду 20–25 г, який компенсується високими смаковими якостями та привабливістю як сортів коктейльного типу або «черрі» [8].

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 [9].

Напівкультурні різновиди *L. esculentum* var. *pimpinellifolium*, var. *racemigerum,* var. *pyriforme*, дикорослі види *L. peruvianum* і *L. hirsutum* відрізняються вмістом у плодах аскорбінової кислоти в 1,5–8 разів вищим за культурні сорти (до 114–138 мг/100 г порівняно з 18–20 мг/100 г) [6, 10, 11]. Часто цей показник позитивно корелює із вмістом органічних кислот [12]. Також, не виключено, що така особливість пов'язана з участю аскорбінової кислоти у формуванні реакції на дію несприятливих чинників [13]. Загалом смакові якості плодів залежать від сукупності біологічно цінних компонентів. Визначальними є вміст цукрів, кислот та їх співвідношення, або цукрово-кислотний індекс. Так, у виду *L. glandulosum*, різновиду var. *glabratum* відсоток цукрози дорівнює 2,4 %, що становить до 58 % загального цукру. Титрована кислотність у плодах до 1 % (0,5 % – у культурних сортів) і більше властива var. *cerasiforme*, var. *pimpinellifolium*, var. *humifusum*, а також – *L. hirsutum*. Її підвищення дає змогу уникнути погіршення томат-продуктів під час консервування та зберігання, додавання харчових кислот [10–12].

Низка дикорослих видів, наприклад галапагоські томати, вирізняються синтезом значної частки β-каротину [14] або лікопіну [15]. Участь обох компонентів у біогенезі каротиноїдів часто унеможливлює одночасне підвищення їх вмісту в плодах [16]. Збіль-

шення синтезу β-каротину до 2–4,5 мг/100 г пов'язано з наявністю гена *B*. Його носії використовують при створенні сортів та гібридів β-каротинового або високолікопінового напряму для дієтичного й лікувального харчування, оскільки каротиноїди мають радіопротекторну та антиоксидантну дію. Перевагою лікопіну є можливість збереження привабливого червоного забарвлення плоду [16].

Зеленоплідні, а також смородино- і ґроноподібний різновидності перуанського томата вирізняються вмістом вітамінів групи В, таких як B_1 і B_2, до 20 мг/100 г [17].

L. peruvianum за кількістю структурних та запасних речовин, представлених, в основному, високомолекулярними пектинами, вдвічі перевищує культурні форми [18]. Такі вуглеводи (протопектин та водорозчинний пектин) відіграють першочергову роль у визначенні структури та щільності свіжих і консервованих плодів. Незважаючи на наявність генів, плейотропний ефект яких полягає у збільшенні вмісту цих компонентів (*hp-1*, *hp-1w*, *hp-2*, *hp-2j*, *dg* та ін.), а також – негативних зчеплених ознак, залучення дикорослих видів та напівкультурних різновидностей залишається одним з основних методів покращення консистенції плодів у сортів та гібридів F_1 [6].

Виду *L. hirsutum* властиве збалансоване співвідношення амінокислот – вміст глутамінової кислоти та треоніну є вищим у 3–5 разів порівняно з *L.esculentum* [19]. Високий рівень синтезу глутаміну властивий *L. peruvianum* var. *humifusum*, *L. minutum* [6].

Іншою селекційно важливою властивістю дикорослих і напівкультурних форм томата є стійкість до біотичних і абіотичних чинників, що зумовлена умовами їх природного розповсюдження (Галапагоські острови, передгір'я та гори Перу) [20]. Так, носієм гена специфічної стійкості проти фітофторозу (*Ph*) є *L. esculentum* var. *cerasiforme* [21, 22]. Перші фітофторостійкі сорти, наприклад Оттава-30, було одержано завдяки добору з природних популяцій та селекційних ліній цього різновиду.

Варто зазначити, що серед сортів, які культивуються, та гібридів F_1 практично відсутні такі, що поєднують у генотипі специфічну і неспецифічну стійкість. Це призводить до обмеження терміну генетичного захисту, оскільки патоген *Phytophthora infestans* нині має певну кількість рас з різною шкодочинністю. Джерелом неспецифічної стійкості є *L. esculentum* var. *racemigerum*. Вказаний різновид разом із *L. peruvianum* var. *dentatum* і var. *humifusum*, є стійкою проти вірусу тютюнової мозаїки [6].

Найбільш економічно небезпечним паразитом у захищеному, а в південних регіонах і у відкритому ґрунті є нематода мелойдогіна [6]. Носієм гена стійкості проти мелойдогинозу *Mi* є, наприклад, *L. esculentum* var. *cerasiforme* [23].

Низка чинників істотно ускладнює процес міжвидової гібридизації, оскільки ряд авторів схиляються до переважного використання у селекції на якість або стійкість мутантних форм [24–26]. Складність генного контролю таких ознак, як, наприклад, уміст сухої речовини, не дає можливості в даному випадку повністю обмежити використання дикорослих видів [8]. Проте види так званого *peruvianum complex* – *L. peruvianum* і *L. chilense* – джерела холодостійкості на рівні спорофіту та гаметофіту, солестійкості, високого вмісту аскорбінової кислоти й сухої речовини, стійкості проти фузаріозу, вірусних хвороб – є несумісними [27]. Одна з причин – часткова негомологічність хромосом [28]. Так, *L. peruvianum* відрізняється від *L. esculentum* за хромосомами 3, 4, 6, 7, 8, 9, 11 [6]. Інша, не менш важлива причина, – несумісність на рівні зародка та ендосперму, прояв якої фіксують під час розвитку насіння. Тому успішні схрещування можливі тільки у випадку використання поліплоїдізації, застосування методу посередника, культури *in vitro* незрілих зародків [6]. Останній найчастіше застосовують у селекційній практиці. Одержані міжвидові гібриди часто є частково або повністю стерильними. Для подолання безпліддя використовують методи дозапилення, обробку біологічно активними речовинами, поліплоїдізацію або зміни умов вирощування рослин F_1 упродовж вегетації [29]. Доцільно зазначити, що застосування поліплоїдізації, незважаючи на більш високу ефективність порівняно з іншими методами, може істотно збільшити термін створення константних форм. Загалом схрещування червоноплідних томатів з дикорослими видами здійснено тільки за використання останніх як запилювачів. Використання дикорослих форм як материнських компонентів для гібридизації є перспективним завдяки можливості передачі плазмагенів [3].

Як відомо, для *L. hirsutum, L. hirsutum* var. *glabratum, S. pennellii* існує жорстка ізоляція з групою видів *L. peruvianum, L. peruvianum* var. *humifusum*, L. *peruvianum* var. *dentatum, L. glandulosum, L. chi-*

lense. L. minutum, успішно схрещуються з *L. esculentum*, з меншою вірогідністю – з *L. peruvianum*, що не унеможливлює його еволюційної спорідненості з видами усього родового комплексу [6]. Зазначене вище передбачає його використання як посередника («bridged genotype») у схрещуваннях з метою подолання міжвидової несумісності.

Іншим важливим питанням інтрогресивної селекції томата є збереження вмісту біологічно цінних компонентів у плодах із поступовим збільшенням його маси [30, 31]. Проблема часто залишається нерозв'язаною, в результаті селекціонери зупиняються на створенні сортів і гібридів «черрі» або коктейльного типу з масою плоду 5–20 г [32, 33]. Загалом, у процесі доместикації зростала кількість локул і товщина перикарпію [34, 35]. З поступовим збільшенням розмірів плоду відбувалися зміни в локусах кількісних ознак, що відповідають за масу плоду [31]. Визначено зчеплення цих локусів з полігенами, які пов'язані, наприклад, з умістом вітаміну С [36]. У цьому випадку виявлено 9 локусів, 6 – з позитивним, а 3 – з негативним внеском у формування цієї ознаки [37]. Вважається, що розміри плоду визначаються полігенами з мультиплікативним ефектом. Молекулярне картування виявило ряд QTL-локусів, окремі з яких вирізняються значним впливом на прояв ознаки [37].

Фізико-хімічні властивості плодів залежать від їх розмірів і в інших рослин родини пасльонових – перцю й баклажана [38]. Крім того, у дрібних плодах асиміляти конкурують між собою в меншому обсязі [39]. Не виключається також існування межі маси плоду, до якої можливе покращення його біохімічного складу [40, 41]. Одночасне підвищення біологічно цінних компонентів часто ускладнюється у разі спільних метаболічних ланцюгів їх синтезу або локалізації у різних анатомічних структурах [42–47]. Так, більша частина кислот, зокрема аскорбінова, сконцентрована у локулярній рідині, сухої речовини – у перикарпії [6]. Спроби рішення такої проблеми було здійснено, наприклад, завдяки інтрогресії гена, що відповідає за накопичення цукрози, від дикорослого виду *L. chmielewskii* [47]. Інший спосіб – розробка відповідних селекційних моделей, що включають у себе оптимальне співвідношення анатомічних структур плоду з точки зору накопичення біологічно цінних компонентів. Бекроси часто є неефективними і використовуються, в основному,

при гібридизації із зеленоплідними томатами [6]. Перспективним напрямом залишається складна міжвидова гібридизація, завдяки якій активізуються рекомбінаційні процеси, посилюється формоутворення, збільшується рівень потенційної та доступної для добору мінливості, що загалом істотно прискорює створення нового вихідного матеріалу [7].

У процесі інтрогресивної селекції не виключено тісне зчеплення генів, що відповідають за негативні та господарсько-цінні ознаки. У цьому випадку доцільне використання індукованого рекомбіногенезу. Так, наприклад, внаслідок опромінення гібридного насіння ячменю рентгенівськими променями дозою 50 кР було досягнуто подолання тісного зчеплення між локусами *v* і *lu* хромосоми 2. Подібне розділення одержане і для тісно зчеплених локусів хромосоми 6 і утворення у F_2 цінних рекомбінантів [48]. Відомо, що у ранніх міжвидових розщеплюваних поколіннях часто трапляється каналізація, або розпад на генотипи, що за фенотиповим проявом ухиляються в бік батьківських форм [9]. У F_2 *L. esculentum*/*L. peruvianum* частка рослин, що наближається до дикорослого компонента схрещування, може сягати до 94 %, *L. esculentum*/*L. hirsutum*, *L. esculentum*/*S. pennellii* – до 86 % [9]. У цьому випадку з метою подолання каналізації доведено ефективність методу індукованого рекомбіногенезу, в процесі застосування якого доцільне зниження селективної елімінації нетрадиційних рекомбінантів та підвищення ефективності добору [49]. Останнє може бути досягнуте завдяки, наприклад, клітинній [50, 51], а також зиготній [52] та гаметній (пилковій) селекції [53]. Висока кількість пилкових зерен, що продукується навіть однією квіткою, забезпечує вірогідність утворення необхідного генного сполучення, а гаплоїдний генотип – можливість добору за рецесивною ознакою [54]. Гаметний добір на стійкість до несприятливих біо- та абіотичних чинників вже давно знаходить своє місце у селекції томата [55] та інших культур. У разі індукованого мутагенезу й рекомбіногенезу можливе також збільшення середньої маси плоду, покращення інших господарсько-цінних ознак у міжвидових розщеплюваних популяціях. Так, при обробці насіння міжвидових гібридів F_1 (*L. esculentum/L. minutum*) γ-опроміненням та етилметансульфонатом у наступному поколінні спостерігали значну мінливість кількісних ознак.

Ефективність новітніх методів генетичного синтезу, біотехнології (добору *in vitro*), трансформації у поєднанні з зазначеними вище також істотно зростає [56], що визначає актуальність та доцільність роботи у цьому напрямі.

Вирішення задачі підвищення у плодах перцю солодкого вмісту аскорбінової кислоти, вітамінів групи В, β-каротину та інших біологічно активних речовин також часто здійснюється із залученням дикорослих видів. Наприклад, вміст аскорбінової кислоти у *C. frutescens* на 20 % може перевищувати кращі культурні сорти, дорівнюючи 350–400 мг/100 г, тіаміну та рибофлавіну – в 2–10 разів [57].

Частка сухої речовини-компонента, який визначає придатність для переробки й транспортабельність, у *C. chinense* і *C. pendulum*, а також у напівкультурних різновидів var. *cerasiforme,* var. *mesofillum* і var. *brevipetiolatum* становить до 22 %.

Джерелами β-каротину, з використанням яких створено сорти висококаротинового напряму, є *C. frutescens* і *C. chinense* [58, 59]. Його вміст у плодах кращих форм станловить до 18,5 мг/100 г, що майже у 10 разів вище, ніж у комерційних сортів (до 2 мг/100 г).

Високим умістом капсаїцину характеризуються види *C. frutescens* і *C. eximium* [60, 61].

Останнім часом в Україні у перцю поширюються вірусні хвороби, які часто перешкоджають одержанню високих врожаїв, призводять до зменшення розмірів плоду, погіршення смакових якостей, товарності [62]. Більшість культурних форм, за одиничними винятками, є сприйнятливими до вірусів, таких як вірус тютюнової мозаїки, вірус огіркової мозаїки, картопляні віруси. Джерелами стійкості до окремих типів або груп вірусів є зразки, виділені з популяцій *C. frutescens*, *C. pendulum* і *C. chinense* [63].

Гени стійкості до вірусу тютюнової мозаїки *L*, L^i, L^+, L^3 ідентифіковано у природних асоціаціях *C. chinense*. Зроблено висновок про їх успадкування за напівдомінантним типом. Алель L^4 виявлено у *C. chacoense*, L^2 – у *C. frutescens*. За наявності цих генів найвищий можливий рівень стійкості реалізується за температури повітря у межах +30…32 °С, оскільки їх ефект модулюється мінорними алелями, існування яких вперше встановлено у популяціях *C. chinence*.

У рослинних асоціаціях *C. chinence* ідентифіковано стійкі зразки проти Х- та М-вірусів картоплі, *C. pendulum* – М-вірусу, *C. frutescens* –

Х-вірусу. Ген резистентності (*Tsw*) проти тосповірусу в'янення томата, ефект якого спостерігали також відносно вірусу хлоротичного в'янення, виявлено у *C. chinence*. Найбільший ступінь експресії – за температури +22 °С. Локалізація – хромосома 10 [64].

Серед бактеріальних хвороб останнім часом відоме, наприклад, в'янення листків, яке викликає *Xantomonas campestris* pv. *vesicatoria*. Один з неалельних домінантних генів стійкості *Bs-2* знайдено у популяціях *C. chacoense*. Нові джерела резистентності проти антракнозу ідентифіковано у популяціях *C. chinence*.

Економічно важливими шкідниками перцю є кореневі нематоди *Meloidogine incognita, M. arenaria, M. javanica, M. hapla*. Носіями домінантних генів стійкості є природні популяції *C. chinence* [64].

Адаптивністю до низьких позитивних температур вирізняються види *C. praetermissum* і *C. eximium* [64].

Прояв міжвидової несумісності вимагає залучати до роботи різні методи її подолання, зокрема культури незрілих зародків *in vitro*, наприклад, при схрещуванні *C. annuum* і *C. pendulum* [65]. Роботу зі створення високовітамінних сортів і гібридів F_1 істотно ускладнює також залежність фізико-хімічних особливостей плодів від їх розміру [66].

Міжвидову гібридизацію у баклажана, незважаючи на розробку новітніх методів генетики й біотехнології, все ширше застосовують у країнах Азії (Китай, Японія, Індія, Туреччина) та Європи (Італія), Африки (Ефіопія), Латинської Америки (Венесуела, Бразилія) [67]. Це пояснюється значною кількістю хвороб і шкідників, які знижують кількісні та якісні показники врожаю. Водночас дикорослі види є джерелами стійкості проти хвороб в'янення: фузаріозного (*S. macrocarpon, S. incanum*), вертицильозного (*S. sysimbriifolium*, *S. scarbumum*, *S. torvum*, *S. periscum*, *S. caprience*), бактеріального (*S. torvum*, *S. macrocarpon*). Резистентні щодо патогенів, які викликають гниль плоду (*Phomopsis vexans* і *Cercospora solani*) *S. macrocarpon*, *S. aethiopicum* Gilo group. Одним із важливих шкідників, особливо у захищеному ґрунті, є павутинний кліщ, що потребує широкого використання у селекційних програмах видів *S. macrocarpon*, *S. aethiopicum*, *S. sysimbriifolium*, *S. mammosum, S. pseudocapsicum*. Стійкими проти кореневої нематоди *Meloidogine* spp. є види *S. aethiopicum*, *S. sysimbriifolium*, *S. torvum*, *S. warscewiczii* [66–68].

Баклажан практично не уражується вірусними хворобами, за винятком вірусу мозаїки баклажана, проти якого стійкий *S. hispidum*. Цей вид, а також *S. macrocarpon*, резистентні щодо мікоплазми [66–68].

Представники комплексів *S. aethiopicum* і *S. incanum* вирізняються посухостійкістю [67]. *S. sysimbriifolium* витримує короткочасне зниження температури до –3 °С, добре відростає після приморозків, має декоративні властивості. Плоди містять значну кількість цукрів, вирізняються приємними смаковими якостями (нагадують черешню). Це зумовило його введення у культуру в країнах Латинської Америки [69].

S. linnaeum є джерелом стійкості до посухи та засолення ґрунту. Плоди містять алкалоїди з карциностатичною активністю [70]. Тривале підвищення температури витримують *S. anguivi* і *S. marginatum*. *S. ovigerum*, який, на думку окремих дослідників, є примітивною формою культурного виду *S. melongena* [71], має подібні до культурного виду плоди меншого розміру. Білий колір м'якуша (і плоду), практична відсутність соланіну М, який надає гіркого смаку, а у великій кількості є шкідливим для здоров'я людини, дає змогу використовувати вид *S. ovigerum* у селекції на якість. Недостатню увагу приділяють іншому напряму покращення якості плодів у разі залучення дикорослих видів – збільшенню вмісту сухої речовини, антоціанів, фенольних компонентів [68].

Окремі форми *S. aethiopicum* та *S. macrocarpon* вирізняються ніжними великими листками розміром до 30–50 см і використовуються для приготування салатів [67].

Види *S. anguivi*, *S. marginatum*, *S. sysimbriifolium*, *S. linnaeum* є несумісними з *S. melongena* [72]. Отримання гібридів між ними можливе тільки на основі біотехнологічних методів [73]. Найчастіше несумісність спостерігається на постзиготичних та постембріональних етапах. Так, міжвидовий гібрид з найменш спорідненим із *S. melongena* видом *S. sysimbriifolium*, який часто вважають небульбоносною картоплею, було одержано лише з використанням злиття протопластів [72]. Перспективним напрямом вважається соматична гібридизація *S. melongena* з *S. linnaeum*. Так, міжвидові розщеплювані популяції *S. linnaeum*/*S. melongena* можуть бути корисними для картування локусів стійкості проти хвороб та шкідників, а також їх

інтрогресії у геноми культурних форм. Одержання соматичних гібридів *S. melongena*/*S. torvum* доцільне для створення стійких проти вертицильозного в'янення генотипів. На цьому етапі перспективне індукування мітотичної рекомбінації [72].

Високий морфогенний потенціал тканин баклажана все більше привертає увагу біотехнологів, оскільки дає змогу проводити експерименти з ембріокультури, клітинної селекції, злиття протопластів, трансформації. Регенерація *in vitro* може відбуватися різними шляхами та з різних органів або їх частин, у зв'язку з чим баклажан розглядають як потенційний модельний об'єкт для дослідження низки аспектів біології рослин [72, 73].

Міжвидові гібриди F_1 баклажана, навіть за умови сумісності батьківських компонентів, у більшості випадків є частково або повністю безплідними [73]. На думку ряду авторів, для підвищення фертильності у цьому випадку слід контролювати умови вирощування, використовувати зміни погодних умов, залучати до схрещувань форми з різним походженням, здійснювати продовження тривалості життя рослин, за необхідності застосовувати поліплоїдію [29].

Таким чином, дикорослі види родів *Lycopersicon* Tourn., *Capsicum* L., *Solanum* L. можуть слугувати джерелами цінних ознак, передусім стійкості та якості плодів. Передача таких ознак культурним сортам часто ускладнюється внаслідок несумісності, стерильності (безпліддя) міжвидових гібридів F_1, тісного зчеплення, анатомофізіологічних і біохімічних особливостей, що призводять до зниження вмісту біологічно цінних компонентів.

1.2. МІЖВИДОВА ГІБРИДИЗАЦІЯ В РОДАХ *Solanum* L., *Capsicum* L., *Lycopersicon* TOURN

Міжвидова гібридизація є одним з ефективних методів створення вихідного матеріалу пасльонових культур. Проте проблемним питанням залишається збереження господарсько-цінних ознак культурних сортів за інтрогресії чужорідного генетичного матеріалу і, відповідно, ознаки дикорослої форми. Міжвидова гібридизація – один із підходів дослідження філогенетичних зв'язків, оскільки успіх та напрям схрещування пов'язані з гомологією геномів, наявністю бар'єрів несумісності. Не менш важливий аспект – без-

Таблиця 1.1. **Схрещуваність окремих видів роду *Solanum***

♀ \ ♂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	–	–	+ (13)	±	±	–	+ (10)	+ (5)	+ (5)	?	–	+ (10)
2	–	–	±	±	+ (5)	±	–	–	–	–	–	–
3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–	+ (5)	–	–	–	–
8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9	±	±	±	–	–	–	–	–	–	–	–	–
10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
11	–	–	±	–	±	–	–	–	–	–	–	–
12	+ (3)	–	–	–	–	–	±	–	–	–	–	–

Примітка. 1. Види та міжвидові гібриди баклажана: 1 – *S. melongena* (культурний вид); 2 – *S. linnaeum*; 3 – *S. macrocarpon*; 4 – *S. incanum* gr. *A*; 5 – *S. incanum* gr. *C*; 6 – *S. incanum* gr. *D*; 7 – *S. aetyiopicum* gr. aculeatum; 8 – *S. aetyiopicum* gr. Gilo; 9 – *S. aetyiopicum* gr. Shum; 10 – *S. sisymbriifolium*; 11 – *S. anguivi*; 12 – *S. ovigerum*. 2. «+» – утворення повноцінного насіння, «±» – утворення невиповненого насіння, «?» – в окремих випадках виявлено недозріле насіння у стиглих плодах. 3. Відсоток схрещуваності наведено в дужках.

пліддя міжвидових гібридів і способи його подолання. Формоутворення при міжвидовій гібридизації у баклажана, незважаючи на її широке застосування у селекційному процесі, особливо в країнах екваторіального поясу Євразійського, Африканського та Південноамериканського континентів, залишається недостатньо дослідженим. Основними перешкодами є бар'єри несумісності або безпліддя гібридів [72].

У наших дослідах успіх гібридизації між сумісними видами становив 3–13 % і залежав від умов та комбінації (*табл. 1.1*) [74]. Так, виповнене насіння було одержано від схрещування *S. melongena* з *S. aethiopicum* group aculeatum, *S. aethiopicum* group Shum.

Дикорослий вид *S. linnaeum* схрещували з *S. incanum* group C. Плоди з недорозвиненим насінням одержано від гібридизації *S. linnaeum* з *S. macrocarpon* і *S. incanum* group A, *S. aethiopicum* group Gilo, *S. macrocarpon*, *S. ovigerum*. Найбільший відсоток успішних схрещувань фіксували при гібридизації культурного виду з *S. macrocarpon* (13 %).

Партенокарпічні плоди з двома недорозвиненими (вочевидь, апоміктичними) зародками отримано при використанні *S. melongena* як материнської форми, а несумісного *S. sisymbriifolium* – батьківської. Реципрокні гібриди були вдалими лише при схрещуванні близьких видів *S. melongena* і *S. ovigerum*. Останній іноді вважають напівкультурною формою *S. melongena* [67]. Близькими видами, або підвидами у межах групи *S. aetyiopicum,* є *S. aetyiopicum* gr. aculeatum і *S. aetyiopicum* gr. Gilo (*S. gilo*). Схрещування між ними були успішними при використанні *S. aetyiopicum* gr. aculeatum як материнської форми. Одержані результати в цілому узгоджуються з наявними літературними даними [67]. Вірогідність утворення недорозвиненого насіння підтверджує доцільність застосування біотехнологічних методів, наприклад, ембріокультури для одержання міжвидових гібридів F_1 з метою подальшої інтрогресії ознак від дикорослих видів у геноми культурних форм.

У перцю було отримано F_1 (*C. chacoense*/*C. annuum*), (*C. frutescens*/*C. annuum*), (*C. pendulum*/*C. baccatum*). Відсоток успішної гібридизації – до 5 %. На відміну від баклажана й томата, у цьому випадку материнським компонентом схрещування є дикорослий вид. Як результат, не виключається інтрогресія більш адаптивної зародкової плазми, зокрема у вигляді плазмагенів. Обмежена схрещуваність у роді *Capsicum* L. пояснюється еволюційно відпрацьованими механізмами несумісності. Завдяки дії таких механізмів близькі види займають ареали, що перекриваються або контактують на периферії [75].

При гібридизації томата *L. esculentum* з напівкультурними різновидами успіх схрещування становив до 15 %. Значно нижчим (0,3–1 %) він був при залученні *L. minutum* і *S. pennellii*. Подолання несумісності між *L. esculentum* і *L. chilense* здійснено способом ембріокультури. Як материнську форму було використано мутантну лінію Mo638 (носій генів *v-2, gf, clau, c, a, u, v, r, gs*), люб'язно надану доктором сільськогосподарських наук Н. І. Бочарніковою (ВНДІСНОК) (рис. 1.1).

Батьківською формою був вид *L. chilense* Dun. (Abt. Genbank, Leibnits-Institut für Pflanzegenetik und Kulturphlanzeforschung (Gatersleben)). Цей вид є носієм генів високого вмісту в плодах аскорбінової кислоти, вітамінів групи В, стійкості до несприятливих біо- й абіотичних чинників [18]. Так, за даними лабораторії аналітичних

а *б*

Рис. 1.1. **Листок, суцвіття і плоди *Lycopersicon chilense*** (*а*) **і лінії Мо638** (*б*)

вимірювань ІОБ НААН, у плодах такого зразка накопичувалося до 10,6 % сухої речовини, 6,2 – загального цукру, 0,73 % – кислот, що титруються, і 80 мг/100 г – вітаміну С [76].

Гібридні рослини вирізнялися розгалуженою китицею. У більшості випадків домінували ознаки дикорослої форми, проте вже у F_1 маса плоду зростала порівняно з *Lycopersicon chilense* у 2–3 рази [76] (рис. 1.2).

Водночас уміст біологічно цінних компонентів знижувався. Так, частка сухої речовини становила 6,3 %, цукрів – 5, кислот, що титруються, – 0,53 %. Вочевидь, це пов'язано зі збільшенням середньої

Рис. 1.2. **Листок, суцвіття й плоди міжвидового гібрида F_1** (*L. esculentum/L. chilense*)

маси плоду. Вміст аскорбінової кислоти був на рівні 46,7 мг/100 г (у кращих сортів і гібридів F_1 – 20–25 мг/100 г).

Вже у третьому поколінні окремі трансгресивні рослини відрізнялись умістом сухої речовини до 13,9 %, загального цукру – до 9 і вітаміну С – до 116 мг/100 г.

1.2.1. Прояв морфологічних та кількісних ознак у батьківських форм і міжвидових гібридів $F_{1–5}$ баклажана

До гібридизації було залучено види роду *Solanum* L. – джерела стійкості проти хвороб в'янення (*S. aetyiopicum*, *S. incanum, S. macrocarpon, S. sysimbriifolium*), павутинного кліща (*S. macrocarpon*, *S. aethiopicum*, *S. sysimbriifolium*), посухостійкості (*S. anguivi* і *S. marginatum*), холодостійкості (*S. sysimbriifolium*), низького вмісту соланіну в плодах (*S. sysimbriifolium*, *S. ovigerum*) [67–69]. Прояв ознак у міжвидових гібридів F_1 баклажана істотно відрізнявся порівняно з батьківськими формами. Так, у рослин міжвидових гібридів на основі материнської форми *S. melongena* і батьківських – *S. aethiopicum* group aculeatum (рис. 1.3), group Shum і group Gilo висота рослин зростала відносно культурного сорту.

Зменшення значень даної ознаки по відношенню до однієї або двох батьківських форм було властиве F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*), (*S. melongena*/*S. macrocarpon*), (*S. melongena*/*S. ovigerum*) (*табл. 1.2*).

Крім того, у рослин окремих комбінацій спостерігали відмінності від однієї або двох батьківських форм за діаметром куща або кількістю ярусів листків. Для ознак продуктивності виявлено протилежний

Рис. 1.3. **Міжвидовий гібрид F_1** (*S. melongena* (сорт Фіалка)/*S. aethiopicum* group aculeatum)

Таблиця 1.2. **Прояв кількісних ознак у батьківських форм і міжвидових гібридів F_1 баклажана** (2008–2010 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківські форми, F_1	Ознака ($\bar{x}$), см		
		висота рослини, см	діаметр куща, см	кількість ярусів закладки листків, шт.
S. melongena (сорт Фіалка)	P_1	69	67	5,7
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group aculeatum)	P_2	107	69	7,3
	F_1	102*	77*	7,5♀*
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Shum)	P_2	87	77	5,7
	F_1	107*	80♀*	6,0
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Gilo)	P_2	93	63	8,7
	F_1	79*	58♀*	5,5♂*
F_1 (Фіалка/*S. macrocarpon*)	P_2	57	62	5,0
	F_1	63*	45*	5,4
F_1 (Фіалка/*S. ovigerum*)	P_2	48	50	6,3
	F_1	58*	50♀*	5,0*
F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*)	P_1	115	87	9,0
	P_2	88	57	7,7
	F_1	75*	89♂*	12,0*
$НІР_{0,05}$ для комбінацій схрещування		6,3	5,1	0,5
$НІР_{0,05}$ для батьківських форм та F_1		4,5	6,6	0,6

* Відмінності між гібридом F_1 і батьківськими формами, ♀* материнським і ♂* батьківським компонентами схрещування достовірні при $p<0,05$.

ефект – істотне зниження маси плоду порівняно з культурним сортом (*табл. 1.3*).

Незважаючи на це, у гібридних рослин F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* aculeatum group), (Фіалка/*S. aethiopicum* group Shum) і (Фіалка/*S. ovigerum*) маса плоду порівняно з дикорослим батьківським компонентом була істотно більшою. Так, у F_1 (Фіалка/*S. ovigerum*) вона становила 70 г, що пояснюється високим ступенем спорідненості батьківських форм. Як наслідок, плоди відрізнялися за довжиною, а у F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Gilo) спостерігали гетерозис за кількістю плодів.

Гамма-опромінення стимулювало розвиток вегетативних органів (*табл. 1.4*). Так, опромінення в дозі 130 Гр призводило до збільшення висоти рослини та діаметра куща у трьох міжвидових гібридів баклажана, 60 Гр – у F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Shum) та

Таблиця 1.3. **Прояв ознак продуктивності у батьківських форм і міжвидових гібридів F_1 баклажана** (2008–2010 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківські форми, F_1	Ознака ($\bar{x}$)			
		довжина плоду, см	маса плоду, г	кількість плодів на рослину, шт.	маса плодів, на рослину, шт.
S. melongena (сорт Фіалка)	P_1	9,3	181,0	4,7	851
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group aculeatum)	P_2	1,8	7,3	9,0	66
	F_1	3,1*	37,0*	5,2	192♀*
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Shum)	P_2	1,0	2,5	42,0	105
	F_1	1,7*	4,3♀*	16,2*	70♀*
F_1 (Фіалка/*S. aethiopicum* group Gilo)	P_2	4,1	20,1	6,0	121
	F_1	3,2*	15,4♀*	19,9*	306*
F_1 (Фіалка/*S. macrocarpon*)	P_2	1,3	23,0	8,0	184
	F_1	1,0♀*	2,1*	5,4	11*
F_1 (Фіалка/*S. ovigerum*)	P_2	3,5	35,0	5,0	175
	F_1	7,0*	70,3*	8,0	562*
F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*)	P_1	1,8	9,8	9,3	91
	P_2	2,0	11,0	6,0	66
	F_1	2,0	10,0	3,0	30
$НІР_{0,05}$ для комбінацій схрещування		0,5	9,3	5,0	118
$НІР_{0,05}$ для батьківських форм та F_1		0,6	12,0	6,5	164

* Відмінності між гібридом F_1 і ♀ материнським компонентом схрещування достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 1.4. **Вплив γ-опромінення насіння на прояв кількісних ознак у міжвидових гібридів F_1 баклажана** (2008–2010 рр.)

Гібрид F_1	Варіант опромінення	Ознака ($\bar{x}$), см	
		висота рослини	діаметр куща
Фіалка/*S. aethiopicum* group aculeatum	Контроль	101,5	77,0
	60 Гр	110,5	82,5
	130 Гр	117,5*	102,5*
Фіалка/*S. aethiopicum* group Shum	Контроль	107,0	80,0
	60 Гр	124,0*	108,0*
	130 Гр	117,7*	108,0*
Фіалка/*S. aethiopicum* group Gilo	Контроль	79,0	58,0
	60 Гр	92,0*	66,0
	130 Гр	105,0*	85,0*
$НІР_{0,05}$ для гібридів F_1		10,6	13,3
$НІР_{0,05}$ для варіантів опромінення		10,4	13,8

* Відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

Рис. 1.4. **Рослини F_1 (*S. melongena*/*S. macrocarpon*)**

(Фіалка/*S. aethiopicum* group Gilo) – зростала лише висота рослини. За іншими ознаками, такими як кількість та маса плодів, позитивних ефектів не виявлено, за винятком F_1 (*S. melongena*/*S. macrocarpon*), де завдяки обробці у дозі 80 або 130 Гр було одержано не лише гібридні рослини (у разі підвищення схожості насіння), а й плоди у невеликій (1–4) кількості (рис. 1.4).

У більшості рослин (*S. melongena*/*S. aethiopicum*) насіння (до 5 шт. на плід) формувалося лише наприкінці вегетаційного періоду. В іншого міжвидового гібрида F_1 – (*S. linnaeum/S. incanum* (L., або group C)) плодоутворення на першому році життя не спостерігали взагалі. З метою спроби подолання безпліддя, ці рослини F_1, як і рослини видів *S. marginatum* і *S. anguivi*, взимку зберігали у вегетаційних посудинах, навесні пересаджували у ґрунт неопалюваної скляної теплиці (рис. 1.5). У результаті на другому й третьому роках життя утворювалися плоди, які відрізнялися від батьківських форм лише за відтінками й елементами забарвлення [77].

а *б*

Рис. 1.5. **Міжвидовий гібрид F_1 (*S. linnaeum/S. incanum*) другого року життя:**
а – гілка з плодом; *б* – загальний вигляд

Варто зазначити, що рослини міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) характеризувалися проявом гетерозису за вегетативною масою, розсіченням листкової пластинки на 1/2 її поверхні (у *S. linnaeum* – до серединної жилки, у *S. incanum* – розсічення не більше 1/4 листкової пластинки), проміжними опушенням й інтенсивністю антоціанової пігментації стебла.

Робота з міжвидовими гібридами $F_{2–5}$ полягала у проведенні добору за сукупністю господарсько-цінних ознак. Кращі рослини визначали за масою плодів на рослину, середньою масою плоду, забарвленням плодів (відтінки фіолетового, починаючи з третього покоління), формою плоду (округлою, овальною, видовженою, бажано з відсутньою ребристістю), ранньостиглістю (більшою кількістю плодів у стані біологічної стиглості на початку вересня, починаючи з третього покоління), кольором м'якуша і відсутністю гіркоти (в четвертому–п'ятому поколінні), стійкістю проти хвороб в'янення. Водночас здійснювали цитологічне оцінювання ідентифікованих рослин та добирали для подальшої роботи такі, що мають порівняно з іншими низьку частоту порушень мейозу на стадіях профази I – телофази II, підвищену частоту хіазм. Так, у F_2 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum) забарвлення плоду було зеленим зі смугами, жовтогарячим у біологічній стиглості (рис. 1.6) [78]. Його середня маса варіювала від 15 до 66 г (рис. 1.7). У F_3 середня маса одного плоду збільшувалася до 28 г, причому у кращих рослин вона дорівнювала 84,7 г. У четвертому і п'ятому поколіннях відбувалося подальше підвищення значень цієї ознаки.

У F_5 у найкращих рослин маса плоду дорівнювала 149 г (на рівні культурного сорту). Як наслідок, маса плодів на рослині зростала у п'ятому поколінні до 683 г (рис. 1.8).

Рослини іншої популяції F_2 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum) за розмірами, формою,

Рис. 1.6. **Плід рослини F_2 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum)**

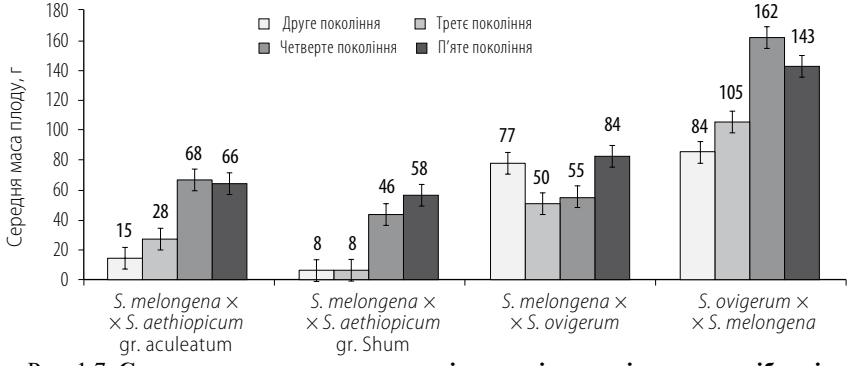


Рис. 1.7. **Середня маса плоду залежно від покоління у міжвидових гібридів F_2–F_5 баклажана** (2009–2012 рр.):
$НІР_{0,05}$ для комбінацій схрещування – 21 г, для поколінь – 23 г

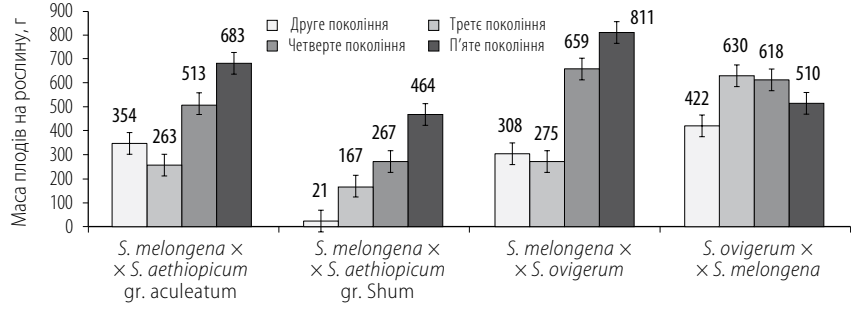


Рис. 1.8. **Залежність маси плодів та її лімітів від покоління у міжвидових гібридів F_2–F_5 баклажана** (2009–2012 рр.):
$НІР_{0,05}$ для комбінації схрещування – 125 г, для поколінь – 148 г

забарвленням плодів, габітусом, морфологічними особливостями листкової пластинки нагадували дикорослу батьківську форму *S. aethiopicum* gr. Shum (рис. 1.9).

Рис. 1.9. **Плід рослини F_2 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum)**

Плоди масою до 8,7 г утворювалися у невеликій кількості, тому їх загальна маса була незначною. У третьому поколінні цей показник істотно не змінювався, проте маса плодів на рослину зростала в середньому до 167 г (а у окремих рослин – до 267 г). У наступних поколіннях маса плодів збільшувалася до 464 г, середня маса плоду – до 58 г. Порівняння розщеплюваних популяцій (*S. melongena/S. ovigerum*) та (*S. ovigerum/S. melongena*) свідчить про переваги використання дикорослого виду як материнської форми, оскільки у п'ятому поколінні ознаки плоду були практично на рівні культурного виду. У потомстві F_5 реципрокного гібрида середня продуктивність однієї рослини становила 811 г (у сорту Фіалка – 946 г). Одержані результати пояснюються еволюційною та генетичною спорідненістю *S. melongena* і *S. ovigerum*.

Кількість плодів залежала тільки від гібридної комбінації. Винятком були розщеплювані популяції F_2 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum), де середня кількість плодів становила 23 шт. (максимальна – 44 шт.). У F_5 вона знижувалася до 4,8 шт. і була на рівні культурного сорту (*табл. 1.5*). У поколіннях F_2 і F_3 (*S. melongena/S. ovigerum*) та (*S. ovigerum/S. melongena*) відмінності за кількістю плодів були недостовірними.

Забарвлення плодів було білим, у біологічній стиглості – жовтим (рис. 1.10). У $F_{4–5}$ (*S. ovigerum/S. melongena*) їх кількість зростала у 2–3 рази порівняно з потомками від зворотного схрещування.

На відміну від попередньої ознаки довжина плоду залежала від покоління. У F_5 вона

Рис. 1.10. **Рослини F_3 (*S. ovigerum/S. melongena*)**

Таблиця 1.5. **Прояв ознак «кількість плодів на рослину» та «довжина плоду» у міжвидових розщеплюваних популяціях баклажана F_2–F_5** (2009–2012 рр.)

Комбінація схрещування	Покоління	Ознака ($\bar{x}$)					
		кількість плодів на рослину, шт.			довжина плоду, см		
		min	max	середнє	min	max	середнє
S. melongena	–	4	6	5,5	9,0	11,5	10,1
S. melongena/ *S. aethiopicum* gr. aculeatum	F_2	21	44	23,6	5,6	5,9	5,7*
	F_3	2	25	9,4	5,5	7,4	6,1*
	F_4	3	18	7,8	4,0	11,0	6,7*
	F_5	2	11	10,0	8,0	14,0	10,3
S. melongena/ *S. aethiopicum* gr. Shum	F_2	2	4	2,6	1,9	5,6	2,4
	F_3	2	22	20,9	2,1	7,5	4,1*
	F_4	2	8	5,8	1,0	13,0	9,6*
	F_5	2	8	7,9	8,0	14,0	10,4*
S. melongena/ *S. ovigerum*	F_2	3	5	4,0	6,3	7,7	6,8
	F_3	3	8	5,5	5,4	6,6	6,4
	F_4	2	6	12,0	2,0	15,0	10,3*
	F_5	2	7	9,7	8,0	12,0	9,2*
S. ovigerum/ *S. melongena*	F_2	3	6	5,0	6,0	6,6	6,5
	F_3	5	9	6,0	6,1	7,7	7,1
	F_4	1	25	4,0	5,0	12,0	8,6*
	F_5	3	17	9,7	6,0	12,0	9,0*
$НІР_{0,05}$ по досліду				7,3	–		3,3
$НІР_{0,05}$ для комбінацій/поколінь				3,8/–	–/–		–/1,5

* Відмінності від F_2 достовірні при $p<0,05$.

вже досягала рівня культурного сорту (максимальні значення – 14–15 см).

Діаметр плоду достовірно залежав як від комбінації, так (у більшому ступені) і від покоління (*табл. 1.6*). Його мінімальні значення спостерігали в $F_{2–3}$ (*S. melongena*/*S. aethiopicum* gr. aculeatum) і (*S. melongena*/*S. aethiopicum* gr. Shum). Вдвічі більший діаметр із незначними коливаннями виявлено у $F_{2–3}$ (*S. melongena/S. ovigerum*) і (*S. ovigerum/S. melongena*), що пояснюється, вірогідно, яйцеподібною його формою у батьківських форм. У наступних поколіннях величина досліджуваної ознаки зростала в 1,5–3 рази.

Висота рослини залежала як від комбінації (у більшому ступені), так і від покоління. Наприклад, окремі рослини F_2 (*S. melongena/*

Таблиця 1.6. **Прояв ознак «діаметр плоду» та «висота рослини» у міжвидових розщеплюваних популяціях баклажана F_2–F_5** (2009–2012 рр.)

Комбінація схрещування	Покоління	Ознака ($\bar{x}$), см					
		діаметр плоду			висота рослини		
		min	max	середнє	min	max	середнє
S. melongena	–	5,3	6,6	6,2	49,7	105,3	69,3
S. melongena/ *S. aethiopicum* gr. aculeatum	F_2	1,4	3,6	2,4	110,0	220,0	130,0
	F_3	2,3	3,8	2,5	115,6	130,0	129,0
	F_4	3,0	7,0	4,5*	84,0	101,0	95,2*
	F_5	6,0	8,0	6,7*	69,0	96,0	85,4*
S. melongena/ *S. aethiopicum* gr. Shum	F_2	2,3	2,7	2,6	81,3	146,0	107,0
	F_3	2,0	2,5	2,1	49,0	52,0	48,0*
	F_4	6,0	9,0	7,5*	54,0	72,0	62,2*
	F_5	6,0	13,0	8,7*	50,0	68,0	64,0*
S. melongena/ *S. ovigerum*	F_2	4,0	4,7	4,3	58,0	73,0	59,3
	F_3	3,5	4,9	3,6	62,0	75,0	69,0
	F_4	5,0	8,0	6,1*	51,0	82,0	67,1
	F_5	2,0	8,0	4,9	56,0	79,0	72,3
S. ovigerum/ *S. melongena*	F_2	4,4	5,0	4,5	38,7	82,3	68,0
	F_3	4,7	5,1	5,0	45,0	69,0	59,0
	F_4	4,0	9,0	6,8*	41,0	73,0	62,0
	F_5	5,0	8,0	6,6*	52,0	78,0	67,0
$НІР_{0,05}$ для комбінацій/поколінь				0,8/1,1	–		2,0/15,8

* Відмінності від F_2 достовірні при $p<0,05$.

S. aethiopicum gr. aculeatum) досягали 220 см, (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum) – 146 см. У F_5 висота зменшувалася до рівня 64–85 см (у культурного сорту – до 69,3 см).

У популяціях $F_{2–5}$ (*S. melongena/S. ovigerum*) і (*S. ovigerum/S. melongena*) висота рослини була відносно стабільною. Середні значення перебували на рівні культурного сорту. Подібними до материнського компонента схрещування у F_5 були також забарвлення і форма плоду (рис. 1.11).

Загалом у процесі добору за господарсько-цінними ознаками у міжвидових розщеплюваних популяціях баклажана відбувалося збільшення маси плодів на рослині та середньої маси плоду. Незважаючи на часткове збереження особливостей дикорослої батьківської форми в окремих випадках (рис. 1.12), його індекс, забарв-

Рис. 1.11. **Рослина F_5 (*S. ovigerum/S. melongena*)**

Рис. 1.12. **Рослина F_5 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum)**

лення, щільність та колір м'якуша у F_5 наближалися до культурного сорту. Понад 50 % рослин мали білий м'якуш без гіркоти. При цьому до 40 % кращих рослин міжвидового походження вже відрізнялися ранньостиглістю (утворення 3–6 плодів у стадії біологічної стиглості на початку вересня). Виявлені закономірності прояву ознак поруч із відносною стійкістю проти фузаріозного в'янення (на рівні 7 балів) свідчить про значні запаси потенційної та доступної для добору мінливості у міжвидових гібридів баклажана. В окремих випадках не виключено можливість подолання негативних кореляцій, що важливо при створенні принципово нового вихідного матеріалу.

Так, наприклад, ознаки «середня маса плоду» і «кількість плодів на рослину» в гібридному поколінні F_6 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum) корелювали негативно ($r = -0{,}43$). Проте згідно з графіком функціонального простору модулів ознак рослини, яким відповідають точки у правому верхньому куті, відрізняються пропорційним типом утворення макроознак (рис. 1.13) [79].

Тобто можлива ідентифікація форм, у яких із зростанням середньої маси плоду відбувається збільшення кількості плодів, а не нав-

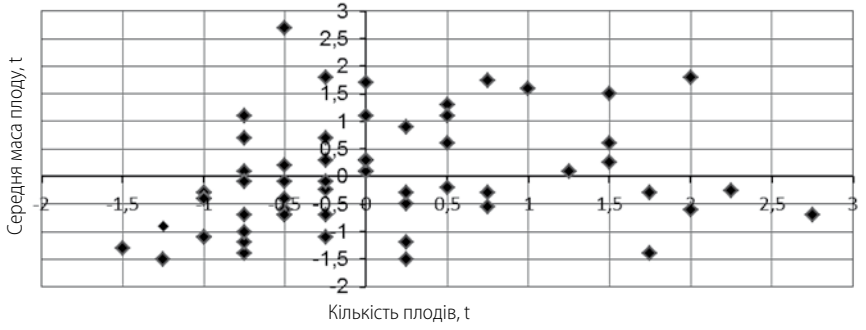


Рис. 1.13. **Графік функціонального простору модулів ознак «кількість плодів на рослину – середня маса плоду» в F_6 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum)**

а *б*

Рис. 1.14. **Рослини F_6 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum)**:
а – ідентифікована рослина перспективної лінії Павлотас із плодом масою 781 г;
б – рослини потенційної вирівняної лінії

паки. Так, у 2013 р. ідентифіковано рослину з масою плодів 1880 г та їх кількістю 5 шт. (рис. 1.14). М'якуш – білий з прозеленню на поперековому розрізі біля шкірочки.

Гіркота слабка. Забарвлення плоду фіолетове, колючки на квітколожі відсутні. Насичений колір листків наприкінці вегетації, їх тургор є непрямим доказом високого рівня неспецифічної стійкості. Довжина плодів дорівнювала 14–15 см, діаметр – 7–11 см. Крім одержання істотної різноманітності, не виключається можливість закладки ліній, оскільки окремі родини F_6 вже відрізнялися вирівняністю за формою, розмірами та забарвленням плодів (рис. 1.14).

1.2.2. Особливості міжвидових гібридів $F_{1–5}$ перцю

Представники роду *Capsicum* L., які використовували для гібридизації, характеризуються високим вмістом аскорбінової кислоти (*C. frutescens*), сухої речовини (*C. chinense* і *C. pendulum*), капсаїцину (*C. chinense* і *C. eximium*), стійкістю проти вірусних хвороб (*C. frutescens*, *C. pendulum, C. baccatum*, *C. chinense*), низьких позитивних температур (*C. praetermissum* і *C. eximium*) [57, 60, 64].

Прояв ознак у міжвидових гібридів перцю мав свої особливості (*табл. 1.7*). Так, довжина плоду збільшувалася відносно дикорослого компонента, а у гібрида F_1 (*C. pendulum*/*C. baccatum*) займала проміжне положення. Маса плоду зростала порівняно з дикорослою формою, але була значно меншою, ніж у культурного сорту. У гібрида між еволюційно спорідненими дикорослими видами (*C. pendulum*/*C. baccatum*) [75] за цією ознакою спостерігали гетерозис. Рослини міжвидових гібридів відрізнялись товщиною перикарпію на рівні 1 мм, високим ступенем гіркоти, достигали раніше батьківських форм. Плоди мали конічну форму і червоне забарвлення. Розвиток вегетативних органів був значним (рис. 1.15).

Прояв господарсько-цінних ознак у міжвидових гібридів $F_{2–5}$ (*C. frutescens*/*C. annuum*) мав певні особливості [80]. Так, достовірна

Таблиця 1.7. **Прояв кількісних ознак у батьківських форм і міжвидових гібридів F_1 перцю** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківська форма, F_1	Ознака ($\bar{x}$)			
		довжина плоду, см	маса плоду, г	кількість плодів на рослину, шт.	маса плодів на рослину, г
C. chacoense/ *C. annuum*	P_1	1,2	1,4	75,2	105,3
	P_2	7,8	85,0	6,4	544,0
	F_1	2,0*	3,0♀*	39,0*	117,0♀*
C. frutescens/ *C. annuum*	P_1	1,5	2,5	19,8	49,5
	F_1	3,4*	4,8♀*	24,3♀*	116,6♀*
C. pendulum/ *C. baccatum*	P_1	6,1	7,1	49,7	352,8
	P_2	3,0	5,8	45,2	263,3
	F_1	4,4*	11,0	66,8*	734,8*
$НІР_{0,05}$ для комбінацій		–	4,5	14,0	52,0
$НІР_{0,05}$ для батьківських форм та F_1		0,6	8,0	10,0	69,0

* Відмінності між гібридом F_1 і ♀ материнським компонентом достовірні при $p<0,05$.

а *б*

Рис. 1.15. **Міжвидові гібриди (*C. frutescens*/*C. annuum*)** (*а*) **і (*C. pendulum*/*C. baccatum*)** (*б*)

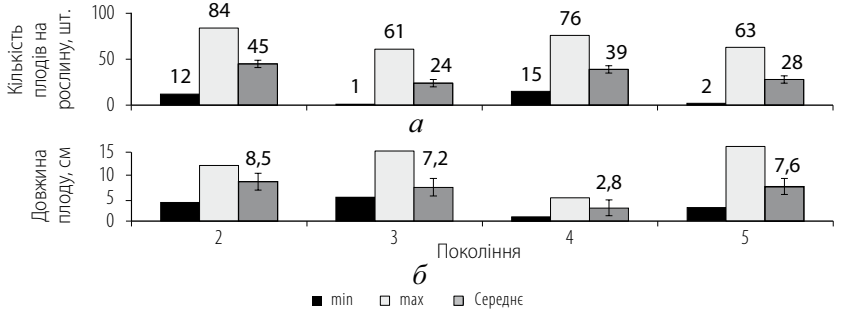


Рис. 1.16. **Прояв ознак «кількість плодів на рослину» і «довжина плоду» у міжвидових популяціях $F_2–F_5$ (*C. frutescens*/*C. annuum*)** (2008–2011 рр.):
$НІР_{0,05}$ для кількості плодів – 5,9, для довжини плоду – 4,6

залежність від покоління була виявлена для ознак «кількість плодів на рослину» та «довжина плоду» (рис. 1.16).

У F_2 розмах першої ознаки становив від 12 до 84 шт. В подальшому мінімальна та максимальна кількість практично не змінювались, проте середнє знижувалось від 45 до 28 (втричі більше, ніж у культурного виду). Довжина плоду знаходилась на рівні культурного сорту, за винятком F_4. Максимальне значення становило від 12 до 16 см (у *C. annuum* – до 12 см).

На відміну від міжвидових гібридів баклажана, ознаки продуктивності, такі як маса плодів на рослині та середня маса плоду, від покоління не залежали. В F_2 (*C. frutescens*/*C. annuum*) у окремих рослин зберігався гетерозис, кращі з них утворювали до 2,6 кг плодів

Таблиця 1.8. **Прояв ознак «маса плодів на рослину» та «середня маса плоду» в міжвидових популяціях F_2–F_5 (*C. frutescens*/*C. annuum*)** (2008–2011 рр.)

Покоління	Ознак ($\bar{x}$), г					
	маса плодів на рослину			середня маса плоду		
	min	max	($\bar{x}$)	min	max	($\bar{x}$)
F_2	125	2600	871	8	36	19,0
F_3	118	637	364	7	56	15,6
F_4	105	1156	764	11	36	19,6
F_5	31	1291	338	8	84	18,9
C. annuum						
–	451	893	624	67	102	78,0

Примітка. Залежність середніх значень ознак від покоління недостовірна.

(*табл. 1.8*). Значний розмах для загальної маси плодів на рослині зберігався й у $F_{4–5}$. Так, окремі генотипи формували плодове навантаження 1156–1291 г. Стебла таких рослин часто не витримували великої маси плодів (рис. 1.17).

Відносно сталими ознаками були діаметр плоду та товщина перикарпію. Незважаючи на це, у окремих рослин останній становив до 5 мм, що є необхідною умовою для переробки.

Середня маса плоду в F_5 так і залишилася на рівні 19 г, поступаючись *C. annuum* більш ніж у 4 рази. Але її найбільше значення (84 г) вже наближалося до культурного виду (рис. 1.18).

Рис. 1.17. **Рослина F_5 (*C. frutescens*/*C. annuum*) з високою масою плодів та дружністю їх достигання**

Уміст аскорбінової кислоти варіював від 94 до 400 мг/100 г (у сортів культурного генофонду – до 300), сухої речовини – від 7 до 13,4 % (у культурних сортів на рівні 7–11 %), загального цукру – від 3,7 до 6,9 %

Рис. 1.18. **Рослина F_5 (*C. frutescens*/*C. annuum*) з видовженим плодом, який за формою та масою наближається до культурного сорту**

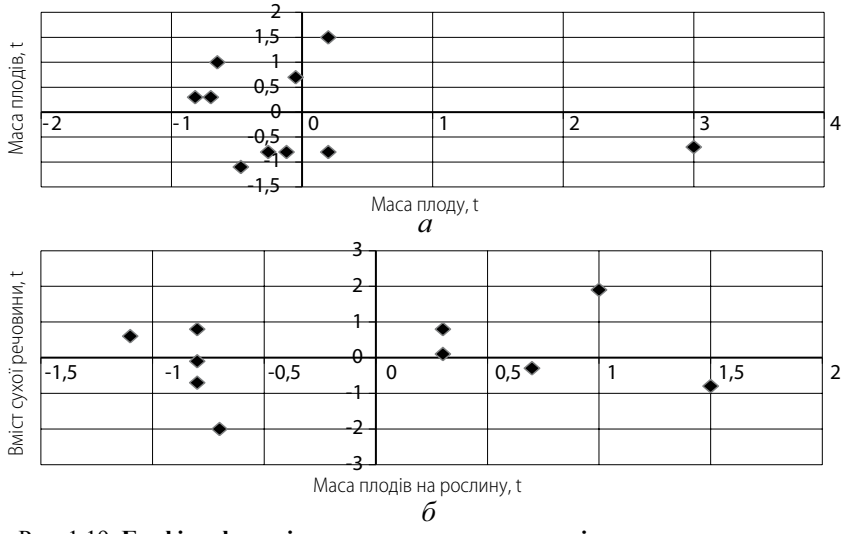
(у культурних сортів на рівні 5–6 %). Враховуючи складність процесу підвищення середньої маси плоду (на відміну від баклажана) зі збереженням високої врожайності, а також якості актуальним залишається питання ідентифікації рослин з так званим пропорційним типом формування макроознак (при збільшенні однієї зростає величина іншої ознаки).

Вирішення поставленої задачі здійснювали з використанням метрик функціонального простору модулів ознак, де на координатній площині розташовані нормовані значення [79]. Рослини, значення яких розташовані в правому верхньому куті координатної площини, відповідають зазначеній вище моделі.

Наприклад, серед кращих генотипів розщеплюваних популяцій можливе існування таких, що утворюють високу масу плодів на рослині поруч зі зростанням середньої маси плоду. Не виключена можливість збільшення вмісту сухої речовини разом з високою продуктивністю (рис. 1.19).

Зі зростанням маси плодів можна збільшити, або принаймні не втратити вміст моноцукрів. Так, ряд рослин відповідали пропорційному типу розвитку за цими ознаками, але для ознак «середня маса плоду – вміст цукрів» наявність позитивної кореляції практично неможлива (рис. 1.20).

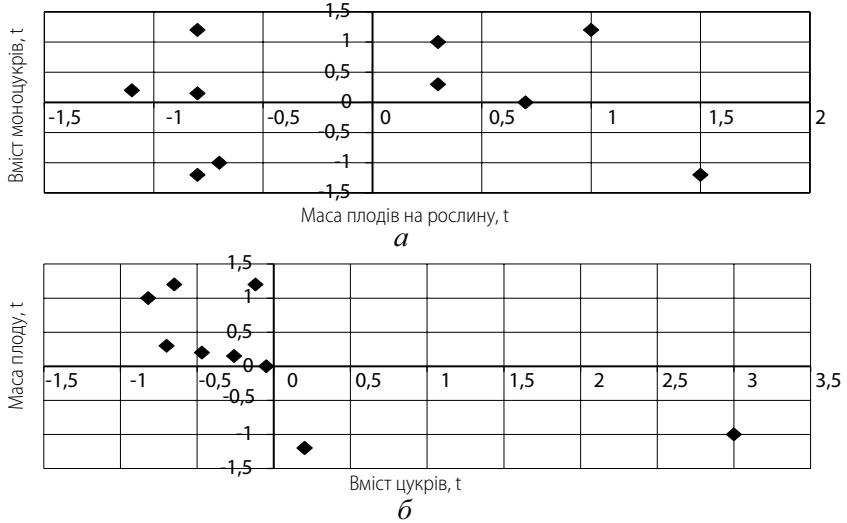
Таким чином, у міжвидових популяціях (*C. frutescens*/*C. annuum*) за умови добору цілком можливе підвищення господарсько-цінних ознак до рівня культурних форм і вище зі збереженням цінних біохі-



а

б

Рис. 1.19. **Графіки функціонального простору модулів ознак «середня маса плоду – маса плодів на рослину»** (*а*) **і «маса плодів на рослину – уміст сухої речовини на рослину»** (*б*) **для кращих рослин міжвидових популяцій (*C. frutescens*/*C. annuum*)**



а

б

Рис. 1.20. **Графіки функціонального простору модулів ознак «уміст моноцукрів – маса плодів на рослину»** (*а*) **і «маса плоду – вміст цукрів»** (*б*) **для кращих рослин міжвидових популяцій (*C. frutescens*/*C. annuum*)**

мічних ознак плоду, але це потребує тривалої роботи із залученням додаткових методів оцінювання.

1.2.3. Господарсько-цінні ознаки ліній томата, одержаних складною міжвидовою гібридизацією

Одним із підходів підвищення вмісту біологічно-цінних компонентів у плодах томата є створення складної зародкової плазми із залученням 4–6 дикорослих видів [81]. До схрещувань залучали види роду *Lycopersicon* Tour., яким властиві високий уміст біологічно цінних компонентів у плодах (*L. esculentum* var. *pimpinellifolium*, var. *cerasiforme*, var. *pimpinellifolium*, *L. hirsutum*, *L. minutum*, *L. chilense*, *L. cheesmanii typicus* R., *S. pennellii*), стійкість проти фітофторозу (var. *cerasiforme*, var. *racemigerum*), холодостійкість (*L. chilense*) [6, 14, 18]. Цим методом отримано низку ліній F_8 з високим умістом біологічно цінних компонентів [82] (*табл. 1.9*).

Уміст аскорбінової кислоти був вищим порівняно з культурними сортами в 1,5–2 рази, сухої речовини – на 10–20 %, а плодове наван-

Таблиця 1.9. **Результати біохімічної оцінки плодів рослин ліній томата, створених на основі складних міжвидових схрещувань** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Вміст у плодах			
	сухої речовини, %	кислот, що титруються, %	цукру, %	аскорбінової кислоти, мг/100 г
F_2 (Mo500/*S. pennellii*)/F_2 (Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. minutum*	7,40	0,64	4,80	41,70
F_2 (Mo500/*S. pennellii*)/F_2 (Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/Атласний	7,35	0,66	4,72	38,03
F_2 (Mo500/*S. pennellii*)/F_2 (Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. esc.* var. *cerasiforme*/Факел	8,30	0,70	5,54	46,36
ВС-Mo (Mo500/*L. minutum*)/F_3 (Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Кременчуцький	7,20	0,67	4,83	31,37
ВС-Mo (Mo500×*L. minutum*)/F_3 (Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Атласний	7,0	0,58	4,46	34,37
F_2-F_1 (Mo500/*L. esc.* var. *cerasiforme*)/F_2 (Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Чайка	6,65	0,52	4,37	42,75
$НІР_{0,05}$	0,81	0,10	0,40	3,40

Рис. 1.21. **Рослини ліній томата складного міжвидового походження**

таження вже свідчить про доцільність залучення створених форм до селекційного процесу, наприклад, для створення сортів «черрі» або коктейльного типу (рис. 1.21).

Так, рослини одержаних ліній формували до 950 г плодів на перших трьох китицях, у двох генотипів середня маса плоду дорівнювала 37–40 г. Кількість плодів на перших китицях при цьому змінювалася від 23 до 41 (*табл. 1.10*). Доцільно зазначити, що для томата (як і для перцю) важливим завданням інтрогресивної селекції залишається збереження біохімічних ознак плодів при збільшенні його маси.

Основними перешкодами для цього, на думку ряду авторів, є:

- обмежені можливості продукційного процесу;
- тісне зчеплення генів, що контролюють негативні й позитивні ознаки, диспропорційний тип формування макроознак;
- існування ліміту, до якого можливе збільшення маси плоду та збереження високого вмісту біологічно-цінних компонентів;
- співвідношення елементів будови плоду. Так, у томата більша частина сухої речовини знаходиться у перикарпії, а кислот, що титруються, – у локулярній рідині.

Таким чином, гібридизація між культурними та дикорослими видами томата, перцю й баклажана часто ускладняється несумісністю видів, безпліддям гібридів F_1. Для подолання часткової стерильності доцільне продовження тривалості життя або γ-опромінення насіння в дозах 80 і 130 Гр. За умови добору в міжвидових гібридів $F_{2–5}$ баклажана відбувається збільшення середньої маси плоду зі збереженням високої продуктивності. Подібний ефект відсутній у перцю,

Таблиця 1.10. **Кількісна характеристика окремих компонентів урожайності у ліній томата, створених на основі складних міжвидових схрещувань** (для перших трьох китиць на рослині, 2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Показник					
	маса плодів, г	кількість плодів, шт.	кількість плодів на китицях, шт.			середня маса плоду, г
			1	2	3	
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. minutum*	850	41	16	11	14	20,7
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/Атласний	750	34	8	11	15	22,1
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. esc.* var. *cerasiforme*/Факел	350	39	17	18	4	9,0
ВС-Mo(Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Кременчуцький	950	23	4	8	11	37,0
ВС-Mo(Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Атласний	250	20	4	8	8	12,5
F_2-F_1(Mo500/*L. esc.* var. *cerasiforme*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Чайка	850	23	8	7	8	40,0
$НІР_{0,05}$	179	14	–	–	–	10,4

проте окремі рослини розщеплюваних популяцій відрізняються пропорційним типом формування господарсько-цінних ознак, наприклад, маси плодів та вмісту сухої речовини і цукрів. Отже, для певної оптимізації інтрогресивної селекції, зокрема селекції на якість, на нашу думку, потрібно в комплексі застосовувати методи індукованого рекомбіногенезу, постійно контролювати біохімічні показники плоду. З метою поєднання в генотипі низки ознак (на прикладі томата) доцільно розробляти і застосовувати схеми схрещувань із залученням 6–8 видів. Не менш важливою є цитологічне оцінювання для ідентифікації цитогенетично стабільних форм.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. *Жученко А. А.* Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). Москва: Изд-во Рос. ун-та Дружбы народов, 2001. Т. 1. 2001. 780 с.
2. *Жученко А. А.* Биологизация и экологизация интенсификационных процессов в сельском хозяйстве. *Вестник ОрелГАУ*. 2009. № 3. С. 8–12.
3. *Жученко А. А., Король А. Б.* Рекомбинация в эволюции и селекции. Москва: Наука, 1985. 399 с.
4. *Бурлака О. М., Сорочинський Б. В.* Біофортифікація сільськогосподарських рослин. *Біотехнологія.* 2010. Т. 3. № 5. С. 31–42.
5. *Бухарова А. Р., Бухаров А. Ф.* Отдаленная гибридизация овощных паслёновых культур. Мичуринск: Изд-во МичГАУ, 2008. 274 с.
6. *Жученко А. А., Балашова Н. Н., Король А. Б. и др.* Эколого-генетические основы селекции томатов. Кишинев: Штиинца, 1988. 450 с.
7. *Грати М. И., Грати В. Г.* Перспективы использования отдаленной гибридизации в селекции томата. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2005. Вип. 51. С. 139–151.
8. *Кравченко В. А.* Створення нетрадиційних генотипів помідора. *Автохтонні та інтродуковані рослини*. 2010. № 6. С. 77–80.
9. *Самовол О. П., Кондратенко С. І.* Томат (генетичні основи селекції). Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2018. 447 с.
10. *Sifres A., Picó B., Blanca J. M. et al.* Genetic Structure of *Lycopersicon pimpinellifolium* (*Solanaceae*) Populations Collected after the ENSO Event of 1997–1998. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2007. V. 3. P. 359–377.
11. *Leiva-Brondo M., Valcárcel M., Cortés-Olmos C. et al.* Exploring alternative germplasm for the development of stable high vitamin C content in tomato varieties. *Scientia Horticulturae*. 2012. V. 133. P. 84–88.
12. *Ioannidi E., Kalamaki M. S., Engineer C. et al.* Expression profiling of ascorbic acid-related genes during tomato fruit development and ripening and in response to stress conditions. *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60 (2). P. 663–678.
13. *Di Matteo A., Sacco A., Anacleria M. et al.* The ascorbic acid content of tomato fruits is associated with the expression of genes involved in pectin degradation. *BMC Plant Biology*. 2010. № 10. P. 163.
14. *Самовол О. П.* Генетичний потенціал видів родів *Capsicum* L. і *Lycopersicon* T. та шляхи розширення спектру генотипової мінливості: автореф. дис. … д-ра с.-г. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Київ, 2004. 35 с.
15. *Kuti J., Konuru H.* Effects of genotype and cultivation environment on lycopene content in red-ripe tomatoes. *J. of the Science of Food and Agriculture.* 2005. V. 85. № 12. P. 2021–2026.
16. *Кузёменский А. В.* Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата. Харьков, 2004. 392 с.
17. *Kabelka E., Yang D., Fransis D.* Improved tomato fruit color within an inbred backcross line derived from *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum* involves the interaction loci. *J. Amer. Hort. Sci.* 2004. V. 129. P. 250–257.
18. *Leidl B., Labate J., Stommel J., Kole C.* Genetics, genomics and breeding of tomato. New York: CRS Press, 2013. 481 p.
19. *Passam H., Karapanos I., Bebeli P. et al.* A Review of recent research on tomato nutrition, breeding and post-harvest technology with reference to fruit quality. E*uropean J. of Plant Science and Biotechnology.* 2007. № 1. P. 1–21.
20. *Razdan K., Mattoo K.* Genetic improvement of *Solanaceae* crops. V. 2. Tomato. New York: CRS Press, 2008. 644 p.
21. *Балашова И. Т., Супрунова Т. П., Урсул Н. А. и др.* Последействие низкотемпературного стресса на ранних стадиях развития у исходного материала и гибридов F_1 томата. *Сельскохозяйственная биология.* 2008. № 3. С. 62–71.
22. *Arun J., Kohli U. K., Sharma S.* Screening tomato (*Lycopersicon esculentum*) genotypes for buckeye fruit rot (*Phytophthora nicotianae*) and quality traits of resistant donors. *Indian J. of Agricultural Science.* 2005. V. 75. № 10. P. 663–666.
23. *Indu Rani C., Veera-ragavathatham D., Sanjutha S.* Studies on Correlation and Path Coefficient analysis on Yield Attributes in Root Knot Nematode Resistant F_1 Hybrids of Tomato. *J. of Applied Sciences Research.* 2008. V. 4. № 3. P. 287–295.
24. *Кузёменский А. В.* Использование мутантных генов для повы-

шения качества плодов томата. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2005. Вип. 51. С. 198–212.
25. *Кузёменский А. В.* Особенности проявления гена *gs* (green stripe) и эффекты его неаллельного взаимодействия с генами повышенной пигментации плодов томата. *Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. Серія: Біологія.* 2006. Вип. 3. № 729. С. 81–87.
26. *Кузьоменський О. В.* Способи поліпшення хіміко-технологічних ознак гібридів першого покоління. *Вісник аграрної науки.* 2005. № 11. С. 54–58.
27. *Bedinger P., Chetelat R., McClure B. et al.* Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation. *Sex plant reprod*. 2012. V. 133. P. 84–88.
28. *Anderson L. K., Covey P. A., Larsen L. R. et al.* Structural Differences in Chromosomes Distinguish Species in the Tomato Clade. *Cytogenet. Genome Res.* 2010. V. 129. P. 24–34.
29. *Бухарова А. Р., Бухаров А. Ф.* Общность и специфика интрогрессивных процессов в родовых комплексах томата, перца, баклажана. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2009. № 6. С. 5–9.
30. *Paran E., E. van der Knaap. Genetic* and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *J. of Experimental Botany.* 2007. V. 23. P. 1–12.
31. *Tanksley S.* The Genetic, Developmental, and Molecular Bases of Fruit Size and Shape Variation in Tomato. *Plant cell.* 2004. № 6. P. 181–189.
32. *Víquez-Zamora M., Vosman B., H. van de Geest et al.* Tomato breeding in the genomics era: insights from a SNP array. *BMC Genomics*. 2013. V. 14. P. 354. URL: http://www.biomedcentral.com
33. *Rodríguez G., Pratta G., Liberatti D. et al.* Inheritance of shelf life and other quality traits of tomato fruit estimated from F_1's, F_2's and backcross generations derived from standard cultivar, nor homozygote and wild cherry tomato. *Euphytica*. 2010. V. 176. № 1. P. 137–147.
34. *Guichard S., Gary C., Leonardi C. et al.* Analysis of growth and water relations of tomato fruits in relation to air vapor pressure deficit and plant fruit load. *J. of Plant Growth Regulation*. 2006. V. 24. № 3. P. 201–213.

35. *Do P., Prudent M.* The Influence of Fruit Load on the Tomato Pericarp Metabolome in a *Solanum chmielewskii* Introgression Line Population. *Plant Physiology*. 2010. V. 154. P. 1128–1142.
36. *Zhang Y., Zhang A., Jiang J.* Gene expression patterns of invertase gene families and modulation of the inhibitor gene in tomato sucrose metabolism. *Genetics and Molecular Research.* 2013. V. 12. P. 3412–3420. URL: http://www.funpecrp.com.br
37. *Stevens R., Buret M., Duffé P. et al.* Candidate genes and quantitative trait loci affecting fruit ascorbic acid content in three tomato populations. *Plant Physiol.* 2007. V. 143 (4). P. 1943–1953.
38. *Akanbi A., Togun A., Olaniran O.* Phisico-chemical properties of eggplant (*Solanum melongena* L.) fruit in response to nitrogen fertilizer and fruit size. *Agricultural J.* 2007. V. 2. P. 140–148.
39. *Kanwar J., Jaiswal S., Saimbhi M. et al.* Studies on some physicochemical changes associated with fruit ripening in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Gurdeep Kaur. *Plant Foods for Human Nutrition* (*Formerly Qualitas Plantarum*). 2008. V. 25. № 3–4. P. 399–405.
40. *Cong B., Barrero L., Tanksley D.* Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. *Nature genetics*. 2008. V. 40. P. 800–804.
41. *Srivastava A., Handa A.* Hormonal Regulation of Tomato Fruit Development: A Molecular Perspective. *J. of Plant Growth Regulation.* 2005. V. 24. № 2. P. 67–82.
42. *Adalid A., Roselló S., Nuez F.* Evaluation and selection of tomato accessions (*Solanum* section *Lycopersicon*) for content of lycopene, *b*-carotene and ascorbic acid. *J. Food Compos. Anal*. 2010. V. 23. P. 613–618.
43. *Lenucci M. S., Caccioppola A., Durante M. et al.* Carotenoids content in ripe raw and processed (sauce) berries of high pigment tomato hybrids. *Acta Hortic*. 2007. V. 758. P. 173–179.
44. *Stommel J. R., Abbot J. A., Saftner R. A.* Cherry tomato breeding lines with high fruit β-carotene content. *HortScience*. 2005. V. 40. P. 1569–1570.
45. *Prohens J., Blanka J., Nuez F.* Genetic erosion, conservation and utilization of wild tomatoes from the Galapagos island. *Proc. XVII genetic section meeting* 30 March – 2 April. Castellano, Italy, 2005. P. 95–99.

46. *Olaiya C.* Bioregulators favourably affect the levels of vitamins and sugars in tomato fruit tissues. *Vegetable Crops Research Bulletin*. 2012. V. 75. № 1. P. 71–79.
47. *Amaresh C., Radha J., Sushil S.* Complexities of invertases controlling sucrose accumulation and retention in sugarcane. *Current science*. 2012. V. 102. № 6. P. 857–866.
48. *Nilan R. A.* Barley cytogenetics and breeding. *Mutations in Plant Breeding*. Vienna: IAEA, 1966. P. 177–185.
49. *Самовол А. П., Митенко И. Н., Шабетя О. Н.* Селективная элиминация и спектр генотипической изменчивости. Сообщение 1. Особенности селективной элиминации гамет и зигот у гибридов F_1 (баклажаны) с разной онтогенетической приспособленностью и пути ее снижения. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 1999. Вип. 43. С. 43–52.
50. *Kulkarni M., Deshpande U.* RAPD based fingerprinting of tomato genotypes for identification of mutant and wild cherry specific markers. *African J. biotechnology*. 2006. № 1. P. 192–200.
51. *Expósito-Rodríguez M., Borges A., Borges-Pérez A., Pérez J.* Selection of internal control genes for quantitative real-time RT-PCR studies during tomato development process. *BMC Plant Biology*. 2008. V. 8. P. 131–136.
52. *Aazami A., Torabi M., Jalili E. In vitro* response of promising tomato genotypes for tolerance to osmotic stress. *African J. of Biotechnology*. 2010. V. 9(26). P. 4014–4017.
53. *Boavida L., McCormick S.* Temperature as a determinant factor for increased and reproducible *in vitro* pollen germination in *Arabidopsis thaliana. The Plant J.* 2007. V. 52. P. 570–582.
54. *Кильчевский А. В., Антропенко Н. Ю., Пугачева И. Г.* Изучение корреляционных связей между признаками спорофита и гаметофита томата в диаллельных скрещиваниях. *Современное состояние и перспективы развития селекции и семеноводства овощных культур*. Москва: ВНИИССОК, 2005. Т. 2. С.150–152.
55. *Кильчевский А. В., Антропенко Н. Ю., Пугачева И. Г.* Результаты циклической гаметофитной и спорофитной селекции томата на холодоустойчивость и продуктивность. *Весци Нацыянальной акадэміі навук Беларусі*. *Серыя аграрных навук.* 2007. № 2. С. 53–57.

56. *Lecomte L., Gautier A., Luciani A. et al.* Recent advances in molecular breeding: the example of tomato breeding for flavour traitsю. *Acta Horticulturae*. 2009. V. 637. P. 234–238.
57. *Tilahun S., Paramaguru P., Rajamani K.* Capsaicin and ascorbic acid variability in chilli and paprika cultivars as revealed by HPLC analisys. *J. Plant Breeding and Genetics.* 2013. V. 1. № 2. P. 85–89.
58. *Azeez L., Adeoye M. D., Majolagbe T. A. et al.* Antioxidant Activity and Phytochemical Contents of Some Selected Nigerian Fruits and Vegetables. *American J. of Chemistry*. 2012. V. 2. P. 209–213.
59. *Giuffrida D., Dugo P., Torre G. et al.* Characterization of 12 *Capsicum* varieties by evaluation of their carotenoid profile and pungency determination. *Food Chem.* 2012. V. 4. P. 794–802.
60. *Reyes-Escogido M. de Lourdes, Gonzalez-Mondragon E., Vazquez-Tzompantzi E.* De Lourdes Reyes-Escogido M. Chemical and pharmacological aspects of capsaicin. *Molecules*. 2011. V. 16. P. 1253–1270.
61. *Thul S. T., Lal R. K., Shasany A. K. et al.* Estimation of phenotypic divergence in a collection of *Capsicum* species for yield-related traits. *Euphytica*. 2009. V. 168. P. 189–196.
62. *Скляревська В. В., Черненко К. М., Черненко В. Л. та ін*. Патогенез перцю солодкого. *Овочівництво і баштанництво*. 2005. Вип. 50. С. 198–205.
63. *Mijatovic M., Zecevic B., Ivanovic M., Obradovic A.* Diseases of pepper in Serbia and results of breeding for resistance. *Folia Horticulturae*. 2005. V. 17. P. 53–60.
64. *Wang D., Bosland P.* The genes of *Capsicum. HortSci.* 2006. V. 41. P. 1169–1187.
65. *Moscone E. A., Scaldaferro M. A., Grabiele M. et al*. The evolution of chilli-peepers (*Capsicum-Solanaceae*): a cytogenetic perspective. *Acta Hort*. 2007. V. 745. P. 137–170.
66. *Abu N., Ngozi E., Uguru M., Obi I.* Genotypic stability and correlation among quantitative characters in genotypes of aromatic pepper grown over yearsю. *African J. of Biotechnology*. 2013. V. 12. P. 2792–2801.
67. *Sękara A., Cebula S., Kunicki E.* Cultivated eggplants – origin, breeding objectives and genetic resources, a review. *Folia horticulture.* 2007. V. 19/1. P. 97–114.

68. *Lebeau A., Daunay M.-C., Frary A. et al.* Bacterial Wilt Resistance in Tomato, Pepper, and Eggplant: Genetic Resources Respond to Diverse Strains in the *Ralstonia solanacearum* Species Complex. *Phytopatology*. 2011. V. 101. № 1. P. 154–165.
69. *Dias M., Conceição I., Abrantes I., Cunha M. Solanum sisymbriifolium* – a new approach for the management of plant-parasitic nematodes. *European J. of Plant Pathology*. 2012. V. 133. № 1. P. 171–179.
70. *Masateru O., Nishimura K., Keita S. et al.* Steroidal glycosides from the underground parts of *Solanum sodomaeum.* Chem. Pharm. Bull. 2006. V. 54. № 2. P. 230–233.
71. *Chao F., Yang Zhi Rong, Liu Du Chen et al.* Analysis of eggplant linkage map using SRAP molecular markers. Southwest China *J. of Agricultural Sciences.* 2010. V. 23. № 5. P. 1591–1594.
72. *Topino L., Acciari N., Mennella G. et al.* Introgression breeding of eggplant (*Solanum melongena* L.) by combining biotechnological and conventional approaches. *Proceedings of the 53rd Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress*. Torino, 2009. P. 3.
73. *Bletsos F., Roupakias D., Tsaktsira M., Scaltsoyjannes A.* Production and characterization of interspecific hybrids between three eggplant (*Solanum melongena* L.) cultivars and *Solanum macrocarpon* L. *Scientia Horticulturae*. 2004. V. 1. P. 11–21.
74. *Монтвід П. Ю., Гонченко-Рибчуновська О. О.* Схрещуваність при міжвидовій гібридизації у баклажана. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб.;УААН; Інститут овочівництва і баштанництва. 2010. Вип. 56. С. 149–154.
75. *Самовол О. П., Монтвід П. Ю., Костромітін В. А.* Пре- і постсингамна несумісність в роді *Capsicum*. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2009. Вип. 55. С. 290–297.
76. *Самовол А. П., Монтвид П. Ю., Мирошниченко В. П. и др*. Межвидовая гибридизация как метод трансгрессивной селекции. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2010. Вип. 56. С. 355–361.
77. *Монтвід П. Ю.* Вікова залежність перебігу мейозу у міжвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. *Цитологія і генетика*. 2011. № 5. С. 23–28.
78. *Монтвід П. Ю.* Поведінка хромосом при гібридизації *Solanum melongena* з *Solanum aethiopicum* aculeatum group. *Вісник Львівського університету. Серія: Біологічна.* 2010. Вип. 55. С. 81–86.
79. *Литун П. П., Кириченко В. В., Петренкова В. П., Коломацкая В. П.* Адаптивная селекция: теория и технология на современном этапе. Харьков, 2007. 263 с.
80. *Монтвід П. Ю.* Поведінка хромосом у доборів з міжвидових популяцій F_3 і F_4 *Capsicum frutescens* L. × *Capsicum annuum* L. *Вісник Харківського національного аграрного університету*. *Серія: Біологія*. 2010. Вип. 3. С. 78–83.
81. *Самовол А. П., Монтвид П. Ю., Пилюгина Е. Б. и др.* Улучшение культурного генофонда томата как результат индуцирования формообразовательного процесса при межвидовой гибридизации. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2005. Вип. 50. С. 183–185.
82. *Самовол О. П., Монтвід П. Ю., Черкаський О. М., Граті В. Г., Граті М. І.* Якісні показники мейозу як критерій гомозиготизації ліній розщеплюваних популяцій томата. *Вісник харківського національного університету імені В. М. Каразіна.* 2007. № 788. *Серія: Біологія*. Вип. 6. С. 59–65.

Розділ 2 Загальний огляд особливостей перебігу процесу мейозу

2.1. МЕЙОЗ І ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ

Одним із головних джерел комбінаційної та мутаційної мінливості є мейоз. У мейозі відбувається вільне комбінування хромосом, обмін їх фрагментами (кросинговер), утворення генних, хромосомних та геномних мутацій [1].

Важливою подією мейозу є рекомбінація, яка відбувається у пахітені профази першого поділу. На наступних етапах профази I починається відштовхування гомологів, у процесі якого у бівалентів залишаються місця перехресту та зчеплення хромосом, або хіазми. Для формування хіазм необхідно, щоб партнерами по рекомбінації були гомологічні хромосоми, між якими відбувся кросинговер, але не конверсія [2]. Таким чином, локалізація хіазм часто збігається із сайтами кросинговеру, відповідає їх кількості та розподілу [3]. Більш того, в останні часи зросла актуальність дослідження частоти та розподілу цих структур для одержання інтегральної характеристики кросинговеру через критичний аналіз гіпотези терміналізації [4–6]. Так, Дарлінгтон звернув увагу на локалізацію хіазм поблизу теломер. Дослідник припустив, що під час переходу від діакінезу до метафази I вони рухаються в напрямку дистальних районів хромосом (терміналізуються). Гіпотеза терміналізації пояснювала високу частоту час мейозу [2].

Подальші експерименти на рослинних і тваринних біологічних хіазм у теломерних регіонах хромосом, а також – її зменшення під об'єктах довели, що упродовж диплотени, діакінезу, метафази I положення хіазм не змінюється. Дослідження з використанням гетероморфних бівалентів (що мають цитологічні маркери – гетерохроматинові вузлики) здійснено на *Allium flavum*. У результаті автори не спостерігали очікуване внаслідок руху хіазм перетворення гетероморфних бівалентів на гомоморфні.

Під час аналізу диференціально забарвлених сестринських хроматид у *Locusta migratoria* та миші виявлено випадкове їх залучення у процес кросинговеру. Положення хіазми завжди збігалося з точкою обміну між сестринськими хроматидами, що також свідчить проти терміналізації [2].

У результаті подальших досліджень було сформульовано правило термінального піка. Тобто обміни можуть бути локалізованими у будь-яких локусах хромосом, але найчастіше вони відбуваються поблизу теломер [3]. Вважають, що таке явище зумовлене не генетичним значенням рекомбінації, а її механікою, оскільки контакт між гомологами та ядерною оболонкою здійснюється саме дистальними регіонами [4].

Відомо, що бівалент до стадії метафази I зберігається саме завдяки кросинговеру. Не виключено, що це забезпечує можливість редукційного поділу. Так, між гомологічними хромосомами повинна утворюватися сила опору як протидія силі натягу веретена. Вона виникає тільки за наявності хіазми. Крім того, хіазма забезпечує правильну орієнтацію гомологів у метафазній пластинці. Отже, у нормі діє правило одного облігатного обміну (або хіазми), за відсутності якого не виключені зміни хромосомних чисел, що призводить до порушення генетичного балансу, загибелі гамет та організму в цілому [2].

Правило термінального піка пояснює, чому утворення інтерстиціальних (по обидва боки яких є хроматиди) хіазм завжди відбувається з меншою частотою. Саме низькою вірогідністю їх формування зумовлене вивільнення нетрадиційних рекомбінантів у наступному поколінні [7].

Кількість обмінів як на бівалент, так і на мейоцит контролюється інтерференцією. Її значення полягає в обмеженні розсіювання рекомбінаційної мінливості без необхідності, регулюванні зайвих витрат енергії на процеси «розриву–з'єднання». Однак кросоверний обмін у безпосередній близькості від іншого обміну може повністю анулювати його ефект. Інтерференція через центромеру практично відсутня [2].

Інтерференція відбувається за участі синаптонемального комплексу який, вірогідно, забезпечує передачу сигналу заборони від кросоверної ділянки до найближчих потенційних регіонів обміну. Так, у мутантів *S. cerevlsiae zip1* зазначена структура не утворюється. Як наслідок, інтерференція повністю відсутня. Частота обмінів у багато разів перевищує середньопопуляційну у *S. pombe* й *A. nidulans*, що нездатні утворювати синаптонемальний комплекс [6].

У середньому на регіон хромосоми довжиною 50 сМ припадає один обмін. Враховуючи максимальну довжину хромосом рослин родини пасльонові 120 сМ, утворення нетипових бівалентів, що в більшості випадків мають три хіазми (типу «8»), статистично маловірогідне. Наявність таких бівалентів пов'язують зі зниженням інтерференції хіазм, їх більш вільним розподілом [7, 8].

В окремих випадках, наприклад, у клопів, у біваленті утворюється не більше двох хіазм. Це пов'язано з особливостями будови хромосом, що мають дифузну центромеру. Як наслідок, нитки веретена поділу прикріпляються по всій її довжині або в декількох ділянках, а біваленти з кількістю хіазм три і більше зазнають жорсткого негативного добору. Однак не виключається вплив центромери на обмеження кон'югації [9].

Таким чином, рекомбінація має велике значення для нормального мейотичного поділу клітини та збереження каріотипу [10]. Описане явище еволюційно консервативне і відоме практично для всіх еукаріот [11]. Винятком є так званий ахіазматичний мейоз. Він поширений у *Protozoa*, наприклад, кокцидій, грегарін, форамініфер, а також у більш розвинених безхребетних тварин із гетерогаметним визначенням статі. У рослин ахіазматичний мейоз властивий тільки *Fritillaria japonica* group (родина *Lilinaceae*). Синапсис гомологічних хромосом та їх правильна сегрегація відбувається у разі збереження синаптонемального комплексу до метафази і навіть анафази першого поділу. У самців дрозофіли у цих процесах певна роль належить також гомології прицентромерних гетерохроматинових регіонів і високій точності сегрегації гетерологічних хромосом [12].

Не виключено, що ахіазматичний мейоз має адаптивне значення, зберігаючи коадаптовані блоки генів та знижуючи розсіювання генетичної мінливості. Цій гіпотезі суперечить факт наявності різних стратегій адаптації у популяціях видів з таким типом мейозу [12].

Рекомбінація тісно пов'язана з процесами реплікації та репарації двониткових розривів. Низку порушень в анафазі I – мости і фрагменти – називають обмінними, оскільки вони утворюються внаслідок ненормального перебігу процесу «розрив – з'єднання» під час кросинговеру, що призводить до утворення «U-конфігурації» замість «X-конфігурації». Отже, частота таких структур може характеризувати перебіг цього процесу [9–12].

Локальну характеристику кросинговеру можна отримати аналізом розщеплення за зчепленими маркерними генами в F_2 [11]. Крім того, з'являється можливість простежити відхилення від менделівського співвідношення, а також – у випадку локалізації в різних хромосомах – від незалежного успадкування на рівні «квазізчеплення» та «квазівідштовхування» [11]. Обидва методи мають свої переваги та недоліки. Так, оцінка за частотою та розподілом хіазм дає змогу одержати інтегральну характеристику обмінів, деякою мірою прогнозувати рівень потенційної мінливості без урахування дії диференційної елімінації гамет і зигот [2, 11]. Більш локальний аналіз доступний, коли хромосоми несуть цитологічний маркер (наприклад, другий біваленту томата утворює ядерце) [8]. Цитологічне дослідження рекомбінації доступне для широкого кола видів, зокрема з недостатньо розробленими генетичними картами [2, 13].

Оцінювання частоти кросинговеру на основі генетичного аналізу дає змогу виявити реальні частоту і спектр рекомбінантів для окремих локусів [86], проте за дії селективної елімінації часто неможливо простежити вплив обраного чинника на цей параметр [14].

Рекомбінаційні параметри істотно варіюють у межах репродуктивної системи рослини та її окремих частин [15]. На думку О. О. Жученка (мол.), раціональною одиницею обліку в такому випадку слугує окремий плід або пуп'янок [15]. Так, найбільшу різноманітність за кількісними ознаками у томата спостерігали у потомстві, що одержано з насіння плоду нижнього ярусу [16]. З використанням маркерів *hl* і *a*, які ідентифікуються на ранніх стадіях розвитку, виявлено негативну кореляцію між частотою рекомбінації та віком рослини [16]. Наступні дослідження підтвердили залежність частоти рекомбінації в локусах *bls-sf*, *m-2-c*, *sy-bls*, *Wo-d*, *Wo-aw*, *aw-d* від номера (генеративного ярусу) суцвіття, в локусах *aw-d* і *m-2-c* – від місця розташування плоду в китиці [17]. Варто зазначити, що такі відмін-

ності з більшою вірогідністю спостерігали у варіантах дії рекомбіногенного чинника [15].

Аналогічний ефект – перевагу першого качана порівняно з іншими виявлено для кукурудзи [18]. Залежність частоти рекомбінації або хіазм від габітусу рослин відома для жита й вики [15], відсутня для гороху [19].

У розщеплюваних популяціях перцю і баклажана, одержаних з насіння плодів різних ярусів, спостерігали відмінності за проявом кількісних ознак [20]. Найбільшу різноманітність за ознаками продуктивності виявлено у потомствах, одержаних з насіння плодів першого ярусу [21]. Цей ефект залежав від ступеня пристосованості F_1 до зниженого вологозабезпечення та підвищеної густоти [22]. Так, у потомствах низькопристосованих гібридів F_1 баклажана, що отримано з насіння нижніх генеративних органів, спостерігали найбільшу частоту селекційно-цінних форм та підвищену різноманітність за ознаками «кількість плодів на рослину» та «маса плодів на рослину». Паралельно у рослин F_1 фіксували зниження частоти хіазм, зокрема інтерстиціальних, та нетипових бівалентів із збільшенням генеративного ярусу [23]. Істотні зміни досліджених параметрів у несприятливих умовах виявлено в мейоцитах нижніх пуп'янків винятково у низькопристосованих гетерозигот [23]. У цьому випадку автори не виключають можливість збільшення частоти обмінів з метою вивільнення додаткового спектру генотипної мінливості як вірогідного механізму генетичної адаптації [23].

Вікову залежність перебігу профази мейозу виявлено для томата [24]. Так, частота хіазм була найбільшою для пуп'янків другого ярусу. В мейоцитах пиляків інших ярусів залежно від віку та погодних умов відбувався перерозподіл обмінів у межах окремих хромосом [24]. Відмінностей за складом бівалентів та частотою хіазм у рослин другого року не виявлено [25]. Подібний ефект спостерігали у *Lolium multiflorum* [26]. Не виключено, що насіння плодів перших суцвіть (генеративних ярусів) слід переважно використовувати у селекційній роботі для збільшення виходу селекційно цінних форм і подолання небажаних кореляційних зв'язків [16]. Відмінності за частотою рекомбінації або мінливістю у наступному поколінні залежать від статі [27, 28], розташування насіння в межах плоду [29]. Вірогідно, що це пов'язано з різною доступністю для запліднення

насіннєвих бруньок [30]. Загалом, з більшою вірогідністю запліднюються насіннєві бруньки, розташовані в межах апікальної частини плоду, оскільки шлях пилкової трубки у цьому випадку найкоротший [31]. Однак у різних зонах зав'язі виявлено насіннєві бруньки з різною здатністю до запліднення. На думку Mustafa і Stosser [15, 30], у томата у верхній секції зав'язі всі насіннєві бруньки мали розміри 0,4 мм та високу здатність до запліднення. У середині зав'язі частина насіннєвих бруньок мала розмір 0,2 мм, у базальній частині їх кількість наближувалася до 100 %.

Градієнти частоти хіазм виявлено у межах пиляка у томата [32], тюльпана [33], жита [34], баклажана [35]. Так, у томата, тюльпана, баклажана кількість хіазм на мейоцит знижувалась від вільного кінця до основи, для жита спостерігали протилежний ефект [32–35]. Крім того, у жита чіткий прояв такого градієнта спостерігали у гомозиготних рослин. Дисперсія частоти хіазм між секціями була у 4 рази вищою, ніж між окремими пиляками [32]. У томата відмінності за частотою рекомбінації при запиленні пилком, що виділено з різних секцій пиляка (апікальна частина, середина, основа), підтверджені з використанням маркерного аналізу, що свідчить проти терміналізації хіазм як можливої причини нерівномірного їх розподілу [31, 32].

Автори формулюють різні гіпотези щодо механізмів неоднозначного розподілу кросоверних подій у межах репродуктивної системи рослини та її окремих структур. Загальноприйнята гіпотеза свідчить на користь залежності частоти рекомбінації від віку [36]. Як правило, її найбільші значення спостерігають у молодих організмів, що підтверджено на модельних об'єктах [36] та людині [37]. Так, у численних дослідженнях на дрозофілі, які було розпочато Бріджесом, установлено, що у молодих самиць репродуктивного віку частота кросинговеру максимальна, у подальшому спостерігали її хвилеподібні коливання з піками на 11- і 25-ту добу після вильоту [1]. Не виключається підвищення цього параметра у сенільній стадії розвитку [38]. Аналогічні коливання виявлено для томата [1]. Проте причини підвищеної частоти рекомбінації у більш розвинених рослин кукурудзи не з'ясовані [1].

Відомо, що квітки або суцвіття розвиваються з різним часовим інтервалом. Мейоцити вільного кінця пиляка, наприклад у томата, перебувають на більш ранніх стадіях мейозу порівняно з тими, що

знаходяться в його середині або основі [32]. Це підтверджено з використанням диплотенно-діакінезного індексу [32]. Таким чином, у мейоцитів, що вступили до мейозу першими, була найменша частота хіазм, останніми – найбільша [32]. Можливість специфічного розподілу обмінів підтверджена під час цитологічного аналізу мікроспороцитів, гетерозиготних за парацентричною інверсією рослин кукурудзи. У такому випадку виявлено тенденцію до кластерізації клітин з кросинговером у зоні з цитологічним маркером. На думку авторів, різні елементи геному мали різну чутливість до дії рекомбіногенного чинника, а також була наявною певна асинхронність в ядрі. Зроблено висновок, що клітини зі спільною локалізацією можуть бути більш подібними, перебувати в однакових умовах і характеризуватися більшою вірогідністю обмінів у відповідних частинах геному [39].

З іншого боку, відмінності за рекомбінаційними параметрами пояснюються нерівномірним розподілом живильних речовин або фітогормонів. Такі градієнти широко трапляються серед рослинних видів – існує, наприклад, нерівномірна транспортна активність ксилеми [40], різна ефективність транспірації в різних зонах крони [41], закономірний розподіл фітогормонів у межах пагона [42]. У багатьох рослин існує так званий секторний транспорт [15], а у томата кожний листок забезпечує асимілятами окремі плоди [15]. Загалом на цей момент відомо, що трофічні та регуляторні чинники впливають на частоту рекомбінації, відхилення від норми викликає збільшення кількості кросоверних обмінів у більшості видів [43]. Так, у рослин, пиляк яких видовжений і основою прикріплений до тичинкової нитки, надходження асимілятів відбувається поступово – спочатку в основу, потім у його медіальну секцію. Тобто у межах вільного кінця концентрація живильних речовин мінімальна, що, не виключено, сприяє підвищенню частоти рекомбінації та хіазм [15]. Крім того, внаслідок обмеження репродуктивного навантаження відбувається збільшення частоти кросоверних обмінів [44]. Це добре узгоджується з тим, що під час утворення перших плодів репродуктивне навантаження (кількість інших плодів, а також квіток) мінімальне [45].

Особливе положення генеративного органу нижнього ярусу може бути пов’язаним зі зниженням селективної елімінації нетрадиційних рекомбінантів, що призводить до розширення спектру мінливості у наступному поколінні [15]. Так, за несприятливих умов гормональна

та ферментативна регуляція під час утворення плодів відбувається таким чином, що лише в окремих з них зберігається більша атрагуюча здатність відносно асимілятів [15]. Не виключено, що під «позитивним» контролем у такому випадку залишаються ті плоди, що близькі до достигання та утворюють більшу кількість насіння [15]. Більш того, пилок з високою життєздатністю (на прикладі окремих рослин лісових порід та кукурудзи) продукують саме пиляки квіток нижніх ярусів [46].

Підвищення частоти рекомбінації може бути пов’язано з процесом генетичної адаптації. Так, за несприятливих умов перші плоди мають більшу вірогідність достигання, а пилок, сформований у мейоцитах вільного кінця пиляка, у зв’язку з особливостями будови квітки, часто має високу вірогідність запилення [45]. У результаті не виключено утворення більшого спектру мінливості, зокрема адаптивних рекомбінантів [43]. На думку О. О. Жученка (мол.), існує еволюційно відпрацьований механізм, що каналізує мінливість у межах рослини. Він, залежно від архітектури репродуктивної системи, а також пристосованості до умов зовнішнього середовища, виконує роль компенсаторного контролю у процесі перетворення генотипної мінливості в онтогенезі [15]. Дію такого механізму, вочевидь, спрямовано на генетичну адаптацію – внаслідок можливе утворення генотипів, що містять найбільш вдалі сполучення структурних генів та їх модифікаторів, комплексів генів адаптації [47].

Аналіз порушень мейозу використовують у генетичних та селекційних дослідженнях з метою визначення відносної цитогенетичної стабільності [48], добору генотипів з відповідним ступенем плоїдності [49], наслідків хромосомних порушень [50], причин стерильності міжвидових гібридів [51–53] та трансгенозу [54]. Дослідження хромосомних аберацій та порушень на більш пізніх стадіях поділу клітини обов’язкові під час аналізу причин стерильності. Так, у рослин лінії перцю з чоловічою стерильністю (носії гена *ms*) у профазі I мейозу частка материнських клітин пилку із 12-ма бівалентами становила не більше 69 %. В інших мейоцитах з різною частотою були наявні унівалєнти, три- і тетраваленти. Незважаючи на наявність порушень на більш пізніх фазах поділу (мости в анафазі I, мікроядра в телофазі I і II та ін.), частка тетрад сягала 97 %. Деградація мікроспор починалася одразу після цієї стадії [55].

У лісових порід під час добору в процесі насінництва доцільний контроль перебігу мейозу, оскільки в окремих випадках кращі рослини мають зміни плоїдності або істотну частку порушень, що ускладнює передачу господарсько-цінних ознак [48]. Слід враховувати також особливості мейозу під час штучного розмноження рослин, оскільки частота і спектр аберацій зростають [48].

Хромосомні мутації – транслокації, інверсії, дуплікації, делеції відіграють значну роль в еволюції. Саме з транслокаціями пов'язують істотну різноманітність в окремих родинах рослин. Тому вплив хромосомних мутацій на подальший перебіг мейозу та гаметогенез здійснюють з метою визначення їх наслідків у наступному поколінні, можливих шляхів елімінації [56].

Динаміка порушень, або зміни їх частоти на стадіях першого і другого поділів окремо відображують також реакцію на дію несприятливих чинників середовища [57], ефективність роботи системи репарації [58].

У міжвидовій гібридизації дослідження мейозу використовують з метою визначення відносин у межах родини для уточнення класифікації, незважаючи на існування новітніх методів [59], у процесі інтрогресивної селекції або при штучному створенні нових культур (тритикале, маїсінте та ін.) [60]. Так, контроль цілісності генотипу у тритикале здійснюється як на рівні перебігу як профази I, так і більш пізніх стадій. Менша частота аберацій свідчить про ефективність заміщення хромосом та відносну цитогенетичну стабільність [61].

Низку аналогічних досліджень здійснено при міжвидовій гібридизації в родині *Solanaceae*. Одним із найкращих об'єктів для цитогенетичного аналізу в родині є перець, розміри метафазних хромосом – до 4 мк. У видів *C. baccatum* та *C. chinence* з низькою частотою трапляються унівалєнти. Мейоз *C. baccatum* вирізнявся більшою часткою порушень на стадіях першого поділу порівняно з *C. chinence*. У мейоцитах рослин останнього утворювалися мікроядра [62]. Іноді спостерігали мости та фрагменти в анафазі I і II, несинхронність поділу, а також наслідки цитоміксису [62].

Перебіг мейозу у гібрида F_1 (*C. frutescens*/*C. annuum*) вирізнявся утворенням унівалентів, несинхронним розходженням хромосом на стадіях першого поділу, порушенням хромосомних чисел в окремих мейоцитах і навіть пилкових зернах, унаслідок чого фертильність

пилку і кількість насіння у плодах помітно знижувалася [62]. У рослин окремих комбінацій схрещування (як запилювачі були залучені різні сорти *C. annuum*) частка тетравалентів становила до 1,6 %, з невеликою частотою спостерігали гексаваленти, відсоток мостів в анафазі I дорівнював 23–30 % [62].

У другому поколінні практично всі рослини мали кількість хромосом 2n = 24, в основному завдяки низькій життєздатності пилку і зародків з аберраціями [62, 63]. Не виключена наявність однієї або двох транслокацій, однієї інверсії й окремих незначних відмінностей, які порушують гомологію хромосом видів *C. annuum* і *C. frutescens* [63]. При гібридизації з різновидністю *C. annuum* var. *glabrisculum* кількість аберацій у F_2 збільшувалася порівняно з F_1 [64]. У результаті схрещування *C. frutescens* з іншим культурним видом – *C. baccatum* – спостерігали порушення мейозу в першому і другому поколіннях, асоціацію хромосом у вигляді тетравалента й утворення унівалентів [64]. Більш того, взаємодія негомологічних хромосом (злиття на рівні гетерохроматинових регіонів) трапляється в окремих випадках і у батьківських видів *C. annuum* та *C. frutescens* [65]. Як результат, спостерігали істотне зниження якості пилку. Так, у (*C. frutescens*/*C. baccatum*) його фертильність не перевищувала 15,5 %, збільшуючись у реципрокного гібрида до 46–54 %. Висока фертильність (до 84 %) була властива F_1 (*C. frutescens*/*C. annuum*) [65].

У гібрида (*L. esculentum/L. chilense*), одержаного через культури незрілих зародків, у пахітені й на більш пізніх стадіях мейозу не виявлено аномальної поведінки хромосом та інших порушень. Фертильність пилку була зниженою (на рівні 50 %). Незважаючи на це, плоди утворювалися. Розподіл кількісних ознак у потомстві відрізнявся від нормального [66]. У соматичних гексаплоїдних гібридів (*L. esculentum*/*L. peruvianum*) спостерігалася в цілому аналогічна картина – розподіл конфігурацій хромосом мав випадковий характер, а тетраваленти утворювалися у незначній кількості, внаслідок чого частота хіазм порівняно з батьківськими формами практично не змінювалася [67]. Загалом порушення рекомбінації у міжвидових гібридів F_1 томата спостерігали вже у пахітені. Так, у гібрида першого покоління (*L. esculentum*/*S. pennellii*) асинапсис виявлено в 1,2 % мейоцитів, у F_1 (*L. esculentum*/var. *pimpinellifolium*) нерівномірний кросинговер – у 0,9 % материнських клітин пилку. Транслокації були

наявними у F_1 (*L. esculentum*/*L. chmielewskii*), що пояснюється, вірогідно, еволюційною віддаленістю компонентів схрещування [67].

В іншій роботі зроблено спробу пошуку зон у межах геному томата, де відбувається обмеження кросинговеру при схрещуванні з різними видами. Як материнські форми для гібридизації залучали лінії, що несуть зчеплені маркерні гени на хромосомах 2, 3, 4, 6, 11. Батьківськими компонентами схрещування слугували *L. esculentum* var. *pimpinellifolium* і var. *racemigerum*, *L. cheesmanii* var. *minor*, *L. minutum*, *L. hirsutum* var. *glabratum*, *S. pennellii*. Визначали характер кон'югації хромосом у пахітені, частоту хіазм на мейоцит в діакінезі, частоту кросинговеру за маркерними локусами у F_2. З'ясувалося, що кон'югація погіршувалася лише в окремих зонах бівалентів, що свідчить про відносну гомологію компонентів схрещування. Частота хіазм знижувалася порівняно з внутрішньовидовими гібридами. Як результат, в окремих локусах зменшувалася частота кросинговеру, компенсаторно збільшуючись в інших сегментах. Автори не спостерігали чіткої залежності ступеня пригнічення кросинговеру від таксономічної віддаленості. Зроблено висновок про доцільність визначення рекомбінаційної схильності дикорослих форм з метою обрання відповідної стратегії селекційного процесу. Так, для окремих міжвидових гетерозигот частота хіазм перевищувала батьківські форми. У потомстві гібрида F_1 між еволюційно віддаленими *L. esculentum* і *L. hirsutum* можливі значні коливання частоти рекомбінації залежно від сортів *L. esculentum*, залучених до гібридизації [2, 68].

Цитогенетичні дослідження в роді *Solanum* обмежені завдяки невеликим розмірам хромосом – до 2 мк [69].

У процесі дослідження мітотичних хромосом у корінцях у семи різновидів та двох внутрішньовидових гібридів виявлено їх подібність [70]. Автор роботи ідентифікував одну пару супутніх хромосом. Інші хромосоми відрізнялись розташуванням центромери, а геноми різновидів – співвідношенням мета- і субметацентричних хромосом [71]; усі різновиди було розділено на чотири групи, що мають:

- 16 метацентричних і 8 субметацентричних хромосом;
- 14 метацентричних і 10 субметацентричних хромосом;
- 12 метацентричних і 12 субметацентричних хромосом;
- 8 метацентричних і 8 субметацентричних хромосом.

Тобто 8 метацентричних і 8 субметацентричних хромосом постійні, а інші 8 визначають відмінності за групами. Було одержано гібриди з проміжними каріотипами [69]. За будовою пахітенних хромосом культурні та дикорослі види баклажана займають окрему групу [69].

У рослин F_1 (*S. incanum*/*S. melongena*) виявлено невелику частку мейоцитів з порушеннями, фертильність пилку була на рівні 60 % [71].

Мейоз міжвидового гібрида F_1 (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum) був нерегулярним завдяки утворенню порушень як на ранніх, так і на пізніх стадіях [72]. У профазі I спостерігали мультиваленти, в анафазі I і II – мости, часто з фрагментами. Крім того, з високою частотою відбувалася несинхронність поділу [72]. Дані щодо фертильності пилку у гібрида F_1 (*S. melongena*/*S. aethiopicum* gr. aculeatum) є неоднозначними; не виключена можливість її варіювання від 10 до 38–49 % [69–72]. У F_2 відбувалося зростання фертильності до 68 %, що вказує на підвищення регулярності мейозу. Автори не виключають доцільності контролю кон'югації хромосом як необхідну умову для подальшого отримання гомозиготних генотипів з комплексом ознак екологічної стійкості [72]. Порушення мейозу з різною частотою виявлено і для інших міжвидових гібридів баклажана [73–81]. Так, на Філіппінах широко розповсюджений вид *S. cumingii* (*S. incanum* L.), який має дрібні плоди, стійкий проти бактеріального в'янення. Міжвидовий гібрид з культурним баклажаном *S. melongena* L. вирізнявся нормальним перебігом мейозу, високою фертильністю пилку, що свідчить про високий рівень гомології досліджуваних геномів [82].

Дослідження при схрещуванні *S. melongena* L. з *S. intergrifolium* (*S. aethiopicum* L.) виявили, що гібриди першого покоління вели себе по-різному, залежно від походження дикорослого компонента схрещування. Так, гібриди з багатоплідною формою добре цвіли, але схрещування в іншому напрямі призводили до осипання пуп'янків у 98 % випадків [83]. Високу стерильність відмічено у дослідах із схрещування *S. melongena* з *S. intergrifolium, S. gilo* (*S. aethiopicum* gr. Gilo)*, S. aethiopicum, S. incanum*, *S. indicum* (*S. anguivi* Lam.) [84]. Згідно з іншими даними 11 досліджених видів баклажана виділено у 3 групи: а) *S. melongena, S. macrocarpon, S. incanum,* б) *S. intergri-*

folium, S. gilo, S. nodiflorum, в) *S. indicum, S. torvum, S. sisymbriifolium, S. toxicarum* [69–73]. Схрещування у межах груп видів «а» і «б» були сумісними, тоді як у межах групи «в» – несумісними. Види групи «в» були несумісними з видами груп «а» і «б», за винятками *S. melongena* з *S. intergrifolium, S. torvum, S. indicum* [74–77], які мали відносно високий відсоток фертильності пилку. Таким чином, дані щодо міжвидових відносин у роді *Solanum* залишаються дискусійними, а найбільший інтерес мають ті роботи, в яких проаналізовано причини несумісності та запропоновано шляхи її подолання.

Результати щодо особливостей перебігу мейозу в більш пізніх інтрогресивних поколіннях одержано лише для декількох видів [82, 85] незважаючи на те, що цитогенетична стабілізація є важливою умовою для одержання константних форм міжвидового походження [85].

2.2. МЕЙОЗ ПРИ МІЖВИДОВІЙ ГІБРИДИЗАЦІЇ У ТОМАТА, ПЕРЦЮ І БАКЛАЖАНА

Відомо, що основним джерелом потенційної та доступної для добору мінливості, пов'язаної з рекомбіногенезом (рекомбінацією хромосом і, відповідно, генів), при внутрішньо- і міжвидовій гібридизації, є мейоз [43]. Дослідження особливостей мейозу у міжвидових гібридів є важливим етапом інтрогресивної селекції, оскільки дає змогу визначити ймовірну причину стерильності (безпліддя), ефекти мутагенних або рекомбіногенних чинників, спрогнозувати прояв мінливості в наступному поколінні, обрати напрями подальшої роботи [43, 85, 86]. Крім того, часткова негомологічність хромосом міжвидових гібридів призводить до цитогенетичної нестабільності вихідного матеріалу. Так, зменшена частота хіазм, наявність унівалентів свідчать про погіршену кон'югацію хромосом, низька частота інтерстиціальних хіазм вказує на обмеження обмінів у «заборонених» (часто прицентромірних) зонах. Однак зі зниженням частоти рекомбінації можливе вищеплення генотипів, подібних батьківським компонентам схрещування, що ускладнює інтрогресію цінних ознак [2]. Крім того, певною перешкодою для створення константних форм є тривала генетична стабілізація (до 10 років і більше). Це вказує на доцільність постійного цитологічного моніторингу в поколіннях міжвидових гібридів, зокрема для окремих рослин. У зв'язку з обмеженістю подібних досліджень, особливо у овочевих культур, розв'язанню поставлених задач присвячено наступний підрозділ.

2.2.1. Мейоз у міжвидових гібридів $F_{1–5}$ перцю

У цьому та наступних підрозділах, а також у розділі 3 цитологічне оцінювання мейозу у внутрішньо- і міжвидових гібридів перцю, баклажана та їх вихідних форм і гомозиготних ліній томата міжвидового походження і кавуна проводили на етапі раннього діакінезу профази I за такими параметрами, як: кількість відкритих, кільцевих, нетипових бівалентів (з трьома хіазмами), унівалентів, тривалентів і тетравалентів на мейоцит, а також частоту інтерстиціальних хіазм і сумарну, використовуючи при цьому мікроскоп «Микмед-1» (збільшення ×1350). На наступних стадіях досліджували частоту основних порушень мейозу – передчасних відходжень унівалентів (хромосом) до полюсів у метафазі I і II, мостів в анафазі I і II, фрагментів в анафазі I і II, мікроядер у телофазі I і II (збільшення×600–800). Досліджували 5 рослин кожного виду та гібрида, 100 мейоцитів як на стадії профази, так і на інших стадіях мейозу.

Достовірність різниці між батьківськими формами і гібридом F_1, контролем та дослідом, поколіннями $F_{1–5}$, а також пуп'янками першого і четвертого ярусів за кількістю нетипових бівалентів, унівалентів, три- і тетравалентів на мейоцит визначали із застосуванням критеріїв Краскела-Уолліса [85]. За кількістю відкритих і кільцевих бівалентів, частотою хіазм (зокрема інтерстиціальних) – t-критерію Ст'юдента [86]. Відсоток порушень мейозу порівнювали на основі U-критерію для часток варіанта [85]. Множинні порівняння здійснювали з урахуванням поправки Bonferroni C. E. [87].

Згідно з результатами наших досліджень мейоз у міжвидових гібридів F_1 перцю вирізнявся відносно низькою частотою порушень.

У профазі I утворювалася мінімум одна хіазма на бівалент (*табл. 2.1*), у а рослин F_1 (*C. pendulum/C. baccatum*) сумарна частота хіазм була на рівні батьківських форм.

За частотою інтерстиціальних хіазм гібриди перевищували принаймні одну батьківську форму, а (*C. frutescens/C. annuum*) – обидві.

Таблиця 2.1. **Перебіг профази I у міжвидових гібридів F_1 перцю** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківська форма, F_1	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових біваленів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
C. frutescens/C. annuum	P_1	2,63	14,88	0,37
	P_2	3,70	16,49	0,09
	F_1	4,56*	13,94*	0,20*
C. chacoense/C. annuum	P_1	2,69	14,46	0,19
	F_1	2,41 ♂*	13,69*	0,07♀*
C. pendulum/C. baccatum	P_1	2,66	14,61	0,25
	P_2	1,60	14,40	0
	F_1	2,58 ♂*	14,62	0,02

* Відмінності між гібридом F_1 і батьківськими формами, ♀* материнським або ♂* батьківським компонентом схрещування достовірні при $p<0,05$.

Кількість нетипових біваленів залежала лише від комбінації схрещування, проте по досліду було виявлено достовірні відмінності від материнської або материнської і батьківських форм у (*C. frutescens/C. annuum*) і (*C. chacoense/C. annuum*) відповідно. Унівалєнти утворювалися у (*C. frutescens/C. annuum*) і (*C. pendulum/C. baccatum*) у кількості від 0,05 до 0,90 на мейоцит (*табл. 2.2*).

Ці структури виявлено також у *C. frutescens,* можливо, внаслідок несприятливих умов у скляній неопалюваній теплиці. Так, найбільша зафіксована температура в період від 12 до 14 год станови-

Таблиця 2.2. **Кон'югація хромосом у видів і міжвидових гібридів F_1 перцю** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківська форма, F_1	Кількість на мейоцит			
		біваленів	унівалентів	тривалентів	тетравалентів
C. annuum	P_2	12,0	0	0	0
C. frutescens/ C. annuum	P_1	11,55	0,90	0	0
	F_1	11,96 ♀*	0,05 ♀*	0,02	0
C. chacoense/ C. annuum	P_1	12,0	0	0	0
	F_1	12,0	0	0	0
C. pendulum/ C. baccatum	P_1	12,0	0	0	0
	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	11,55*	0,83*	0,01	0

* Відмінності між гібридом F_1 і ♀* материнським компонентом схрещування достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 2.3. **Перебіг профази I у міжвидових гібридів F_1 перцю залежно від γ-опромінення** (2006–2008 рр.)

Гібрид F_1	Варіант опромінення	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових біваленів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
C. frutescens/ C. annuum	Контроль	2,70	14,71	0,15
	60 Гр	4,56*	13,94*	0,20
C. chacoense/ C. annuum	Контроль	2,94	14,14	0
	130 Гр	2,41*	13,69*	0,07
C. pendulum/ C. baccatum	Контроль	2,58	14,62	0,02
	60 Гр	3,0	13,98*	0,12

* У цій та наступній таблицях відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

ла 55 °С. Тетраваленти не утворювалися взагалі, поява тривалентів була випадковою.

Гамма-опромінення насіння спричинило зміни перебігу мейозу у міжвидових гібридів. Так, варіювання сумарної частоти хіазм залежало лише від варіанта опромінення. Цей параметр істотно знижувався у варіантах досліду (*табл. 2.3*). Кількість нетипових біваленів, що мають одну інтерстиціальну й дві термінальні хіазми (рис. 2.1), не залежала від комбінації схрещування та варіанта опромінення.

Кількість біваленів у міжвидових гібридів перцю знижувалася за впливу опромінення, за винятком F_1 (*C. pendulum/C. baccatum*) (*табл. 2.4*).

Таким чином, загальним ефектом γ-опромінення для міжвидових гібридів F_1 перцю є зниження частоти хіазм і зростання кількості унівалентів. Не виключено, що це пов'язано з руйнівним впливом на синаптонемальний комплекс і антирекомбіногенною дією. Як наслідок, у гібридів F_1 (*C. frutescens/C. annuum*) і (*C. chacoense/C. annuum*) кількість унівалентів зрос-

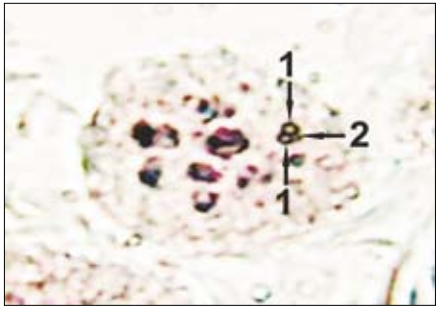


Рис. 2.1. **Нетиповий бівалент (з трьома хіазмами) у мейоциті гібрида F_1 (*C. frutescens/C. annuum*) (800/):**

1 – термінальна хіазма;
2 – інтерстиціальна хіазма

Таблиця 2.4. **Кон'югація хромосом у міжвидових гібридів F_1 перцю за впливу γ-опромінення** (2006–2008 рр.)

Гібрид F_1	Варіант опромінення	Кількість на мейоцит			
		біваленти	уніваленти	тривалентів	тетравалентів
C. frutescens/ C. annuum	Контроль	11,96	0,06	0,02	0
	60 Гр	11,22*	1,12*	0	0,06*
C. chacoense/ C. annuum	Контроль	12,0	0	0	0
	130 Гр	11,31*	0,98*	0	0,10*
C. pendulum/ C. baccatum	Контроль	11,55*	0,83*	0,04	0
	60 Гр	11,94	0,04	0	0,02

тала, а у F_1 (*C. pendulum/C. baccatum*) – знижувалася. Зміни кількості тетравалентів (рис. 2.2) на мейоцит за впливу γ-опромінення були достовірними. Зростання такого параметра виявлено у F_1 (*C. frutescens/C. annuum*) і (*C. chacoense/C. annuum*). Проте утворення тривалентів у F_1 (*C. frutescens/C. annuum*) і (*C. pendulum/C. baccatum*) у варіанті без опромінення було випадковим.

Підвищена кількість порушень зберігалася у ранніх міжвидових поколіннях. Так, у рослин $F_{2–4}$ (*C. frutescens/C. annuum*) у профазі I спостерігали уні-, три- і тетраваленти (рис. 2.3).

Варіювання кількості три- і тетравалентів достовірно від покоління не залежало. Кількість унівалентів знижувалася у F_5 від 2 до 0,16, що свідчить про поступову нормалізацію перебігу мейозу. Як наслідок, зростала частота хіазм до значень, властивих вирівняним формам (*табл. 2.5*).

Рис. 2.2**. Мейоцит на стадії діакінезу в міжвидового гібрида F_1 (*C. frutescens/C. annuum*), який містить 4 біваленти, 8 унівалентів і 2 тетраваленти (1350′):**

1, 2 – тетраваленти (типу «ланцюжок» і «зигзаг» відповідно); *3* – відкритий бівалент з термінальною хіазмою; *4* – кільцевий бівалент з інтерстиціальною та термінальною хіазмами

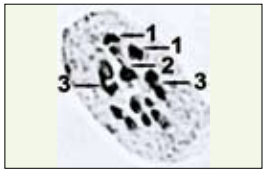


Рис. 2.3. **Мейоцит на стадії діакінезу в рослини гібрида F_2 (*C. frutescens/C. annuum*), який містить 9 унівалентів, 2 біваленти, тривалент і 2 тетраваленти (800′):**

1 – бівалент; *2* – тривалент; *3* – тетравалент, інше – уніваленти

Таблиця 2.5. **Особливості перебігу профази I мейозу у рослин гібридів F_2–F_5 (*C. frutescens/C. annuum*),** 2008–2011 рр.

Покоління	Показник	Частота або кількість на мейоцит					
		хіазм		уні-валентів	три-валентів	тетра-валентів	нетипових біваленів
		сумарна	інтерстиціальних				
F_2	Lim_{min}	11,04	1,19	0,52	0	0	0
	Lim_{max}	13,40	2,36	4,22	0,20	0,20	0,09
	$\bar{x}$	12,10	1,84	2,0	0,05	0,06	0,02
F_3	Lim_{min}	11,27	1,57	0,28	0	0	0
	Lim_{max}	13,90	2,72	3,88	0,14	0,02	0,14
	$\bar{x}$	13,01*	2,20	1,41	0,020	0,003	0,07
F_4	Lim_{min}	12,85	1,70	0,22	0	0	0
	Lim_{max}	14,78	2,42	2,33	0,07	0	0,17
	$\bar{x}$	13,73*	2,23	0,70*	0,009	0	0,04
F_5	Lim_{min}	13,10	2,07	0	0	0	0
	Lim_{max}	15,67	3,87	0,44	0	0	0
	$\bar{x}$	14,49*	2,98*	0,16*	0	0	0

* Відмінності від F_2 достовірні при $p<0,05$.

У третьому поколінні кількість унівалентів знижувалася, проте у окремих рослин у середньому на мейоцит їх утворювалося до 3,88 (рис. 2.4, див. *табл. 2.5*). У профазі I мейозу у окремої частки рослин F_5 уніваленти були відсутніми, а їх максимальна кількість дорівнювала 0,44 у середньому на мейоцит.

Якщо характеризувати конкретні рослини, то певна їх кількість вирізнялася високою часткою біваленів, інші, навпаки, мали велику

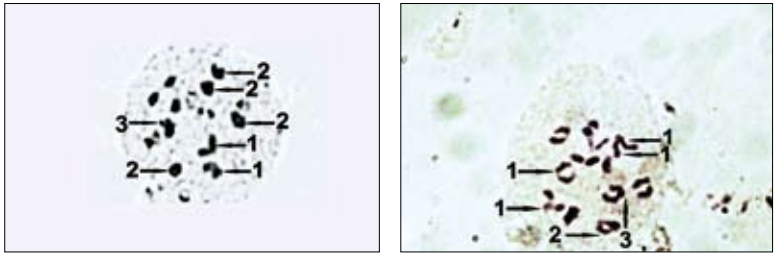


Рис. 2.4. **Мейоцити рослин гібрида F_3 (*C. frutescens/C. annuum*) на стадії діакінезу (800′):**

1 – відкритий бівалент з однією термінальною хіазмою; *2* – кільцевий бівалент з двома термінальними хіазмами; *3* – тривалент; інші – уніваленти

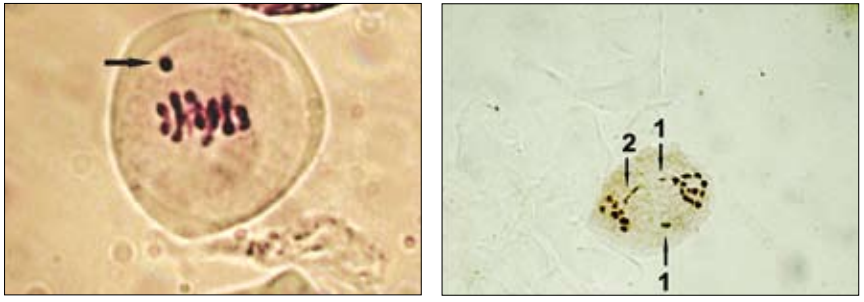
частоту унівалентів. Низка форм займали проміжне положення. Так, наприклад, у F_3 і F_4 окремі рослини мали кількість бівалентів на рівні 11,85–11,89, що свідчить про покращення кон'югації хромосом. Для інших вірогідним було утворення не менше одного унівалента на мейоцит або невеликої кількості тетравалентів поряд із середньою або високою частотою унівалентів.

Таким чином, окремі рослини відрізнялися менш стабільним мейозом, зниженою частотою рекомбінаційних обмінів, що обов'язково слід враховувати під час добору.

Загалом у міжвидових поколіннях гібридів перцю відбувається цитогенетична стабілізація – покращується кон'югація хромосом. Як наслідок, збільшується частота хіазм, знижується кількість унівалентів (див. $\bar{x}$ показники у $F_{4–5}$, *табл. 2.5*). Вірогідно, це пов'язано з обмеженням каналізації, збільшенням генетичної різноманітності та призводить до успішної інтрогресії ознак від дикорослого виду.

Подібну динаміку спостерігали для порушень на більш пізніх стадіях. Так, у четвертому і п'ятому поколіннях більш ніж утричі зменшувалася кількість викидів хромосом у метафазі I (*табл. 2.6,* рис. 2.5). Частка мостів в анафазі I та мікроядер у телофазі I достовірно не залежала від покоління. Кількість фрагментів у F_5 була вдвічі меншою порівняно з F_2.

Цілком аналогічну тенденцію виявлено в другому поділі. Так, кількість викидів хромосом у метафазі II (*табл. 2.7*, рис. 2.7) у третьому поколінні збільшувалася лише на рівні тенденції.



а *б*

Рис. 2.5. **Викид хромосоми у метафазі I** (*а*)**, фрагменти в анафазі I** (*б*) **у F_2 (*C. frutescens/C. annuum*) (800/):**

1 – ацентричний фрагмент; *2* – центричний фрагмент

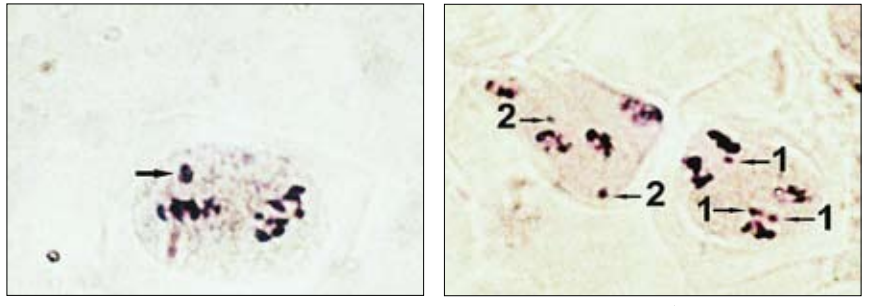
Таблиця 2.6. **Порушення мейозу окремо для стадій I поділу в міжвидових розщеплюваних популяціях $F_2 – F_5$ (*C. frutescens/C. annuum*),** 2008–2011 рр.

Покоління	Кількість порушень (%) на стадіях			
	метафази I	анафази I		телофази I
	викидів	мостів	фрагментів	мікроядер
F_2	25	5	12	18
F_3	21	11	8	12
F_4	10	7	12	14
F_5	7	4	6	5

Рис. 2.6. **Мікроядро в телофазі I у F_2 (*C. frutescens/C. annuum*) (800/)**

Таблиця 2.7. **Порушення мейозу окремо для стадій II поділу й у сумі в міжвидових популяціях $F_2–F_5$ (*Capsicum frutescens/C. annuum*),** 2008–2011 рр.

Покоління	Кількість порушень (%) на стадіях				
	метафази II	анафази II		телофази II	сумарна
	викидів	мостів	фрагментів	мікроядер	
F_2	14	5	15	11	13,1
F_3	21	9	11	13	13,3
F_4	8	2	14	6	9,1
F_5	8	5	8	8	6,4



а *б*

Рис. 2.7. **Викид хромосоми в метафазі II** (*а*)**, фрагменти в анафазі II, мікроядра в телофазі II** (*б*) **у рослини F_2 (*C. frutescens/C. annuum*) (800/):**

1 – фрагмент в анафазі II; *2* – мікроядро в телофазі II

Зниження частоти таких аномалій відносно F_2 виявлено у F_4 і F_5. Не виключено, це пов'язано із покращенням кон'югації у профазі I.

Відсоток мостів, фрагментів та мікроядер (див. рис. 2.7) достовірно не залежав від покоління. Отже, у F_5 відбувалася відносна цитогенетична стабілізація.

2.2.2. Мейоз у міжвидових гібридів $F_{1–5}$ баклажана

Динаміка змін частоти порушень у міжвидових гібридів баклажана була подібною порівняно з перцем (*табл. 2.8*). Так, усі досліджені гетерозиготи мали погіршену кон'югацію хромосом і, як наслідок, знижену частоту хіазм порівняно з батьківськими формами. Частота інтерстиціальних хіазм також достовірно відрізнялася від однієї (як правило, материнської) чи обох батьківських форм. Це стосується і кількості нетипових бівалентів.

Внаслідок неповної гомологічності хромосом у міжвидових гібридів утворювались уні- й тетраваленти (*табл. 2.9*).

Утворення тривалентів спостерігали у *S. ovigerum/S. melongena*, проте відмінність від батьківських форм було недостовірним, тобто їх поява випадкова.

Таблиця 2.8. **Перебіг профази I у видів і міжвидових гібридів F_1 баклажана** (2008–2010 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківська форма, F_1	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
S. melongena	P_1	3,10	16,0	0,20
S. melongena/S. ovigerum	P_2	1,73	14,20	0,13
	F_1	1,57♀*	13,14*	0,14♀*
S. ovigerum/S. melongena	P_1	1,73	14,20	0,13
	P_2	3,10	16,0	0,20
	F_1	2,10*	13,50*	0*
S.melongena/S. aethyiopicum gr. Cumba	P_2	2,72	14,20	0
	F_1	2,50♀*	12,20*	0,10*
S. melongena/S. aethyiopicum gr. Shum	P_2	2,81	14,71	0,02
	F_1	1,90*	11,40*	0,10*
S. melongena/S. aethyiopicum gr. aculeatum	P_2	2,72	14,20	0,03
	F_1	2,49♀*	12,20*	0,10*

* Відмінності між гібридом F_1 і батьківськими формами, ♀* материнським або ♂* батьківським компонентом достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 2.9. **Кон'югація хромосом у видів і міжвидових гібридів F_1 баклажана** (2008–2010 рр.)

Комбінація схрещування	Батьківська форма, F_1	Кількість на мейоцит			
		бівалентів	унівалентів	тривалентів	тетравалентів
S. melongena	P_1	12,0	0	0	0
S. melongena/S. ovigerum	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	11,28*	1,14	0	0,14*
S. ovigerum/S. melongena	P_1	12,0	0	0	0
	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	11,30*	1,30	0,30	0
S. melongena/S. aethyiopicum gr. Cumba	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	10,90*	1,80	0	0,10*
S. melongena/S. aethyiopicum gr. Shum	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	10,20*	3,60	0	0
S. melongena/S. aethyiopicum gr. aculeatum	P_2	12,0	0	0	0
	F_1	10,90*	1,80	0	0,10*

* Відмінності між гібридом F_1 і вихідними формами достовірні при $p<0,05$.

Гамма-опромінення насіння спричинило зміни перебігу мейозу у міжвидових гібридів. Так, у *S. melongena/S. ovigerum* і гібрида від зворотного схрещування сумарна частота хіазм знижувалася порівняно з контролем (*табл. 2.10*).

Таблиця 2.10. **Перебіг профази I у видів і міжвидових гібридів F_1 баклажана залежно від γ-опромінення** (2008–2010 рр.)

Гібрид F_1	Варіант опромінення	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
S. melongena/S. ovigerum	Контроль	1,57	13,14	0,14
	60 Гр	1,77	12,63*	0*
	130 Гр	1,70	12,42*	0,14
S. ovigerum/S. melongena	Контроль	2,10	13,50	0
	60 Гр	1,80*	11,0*	0,30*
	130 Гр	1,64*	11,17*	0,18*
S. melongena/S. aethyiopicum gr. Cumba	Контроль	2,50	12,20	0,10
	60 Гр	2,20*	12,20	0,30*

* Відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

Зниження частоти інтерстиціальних хіазм виявлено у (*S. ovigerum/S. melongena*) і (*S. melongena/S. aethyiopicum* gr. Cumba). У останнього гібрида за впливу опромінення сумарна частота залишалася без змін.

Кількість нетипових бівалентів зростала порівняно з контролем у (*S. ovigerum/S. melongena*) і (*S. melongena/S. aethyiopicum* group Cumba). Таким чином, кон'югація хромосом погіршувалася, але в окремих випадках можливе зниження інтерференції хіазм.

Кількість бівалентів і унівалентів, на відміну від три- й тетравалентів, залежала як від комбінації схрещування, так і від дози опромінення насіння (*табл. 2.11*).

Загалом опромінення призводило до зниження кількості бівалентів, за винятком варіанта 60 Гр (*S. melongena/S. ovigerum*). Щодо унівалентів – ефект був неоднозначним. Так, опромінення у дозі 60 Гр спричиняло збільшення їх кількості у *S. ovigerum/S. melongena*, зниження – в інших досліджених гібридів. Дія вищої дози (130 Гр) пов'язана, навпаки, із достовірним підвищенням кількості унівалентів, можливо, у разі руйнівної дії на різних рівнях організації геному. Одержані результати пояснюють стимулювальною або депресивною дією γ-опромінення [88], істотною різницею ступеня спорідненості компонентів схрещування [89].

У 2009–2012 рр. проведено дослідження мейозу в міжвидових поколіннях F_2–F_5 [90]. Загалом варіювання частоти інтерстиціальних хіазм та сумарної залежало від покоління, меншою мірою – від комбінації схрещування. Так, у міжвидових гібридних популяціях (*S. melongena/S. ovigerum*), (*S. ovigerum/S. melongena*), (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum) простежувалося достовірне зростання частоти хіазм на мейоцит уже у F_3, (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. aculeatum) – у F_4 (*табл. 2.12*).

У F_5 сумарна частота хіазм збільшувалася до 13,90–15,20. Для $F_{4–5}$ (*S. ovigerum/S. melongena*) цей параметр був істотно більшим порівняно з потомками від зворотного схрещування. Динаміка змін частоти інтерстиціальних хіазм на мейоцит була подібною, за винятком міжвидових популяцій (*S. melongena/S. ovigerum*), де істотних відмінностей між поколіннями не виявлено. Серед потомків від зворотного схрещування частота інтерстиціальних хіазм істотно зростає від 1,40 у F_2 до 3,05 у F_5. Цілком подібний ефект виявлено для популяцій (*S. melongena/S. aethiopicum* gr. Shum) і (*S. melongena/S. aethiopicum*

Таблиця 2.11. **Кон'югація хромосом у видів і міжвидових гібридів F_1 баклажана залежно від γ-опромінення** (2008–2010 рр.)

Гібрид F_1	Варіант опромінення	Кількість на мейоцит			
		біва-лентів	уні-валентів	три-валентів	тетра-валентів
S. melongena/S. ovigerum	Контроль	11,28	1,14	0	0,14
	60 Гр	11,38	0,88	0,13	0
	130 Гр	10,85	1,28	0,14	0,14
S. ovigerum/S. melongena	Контроль	11,30	1,30	0,30	0
	60 Гр	10,60	1,70	0,10	0,20
	130 Гр	10,44	2,36*	0	0,18
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. Cumba	Контроль	10,90	1,80	0	0,10
	60 Гр	10,60	1,10	0,10	0,30

* Відмінність від контролю достовірна при $p<0,05$.

Таблиця 2.12. **Перебіг профази I у міжвидових гібридів F_2–F_5 баклажана** (2009–2012 рр.)

Комбінація схрещування	Покоління	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
S. melongena/S. ovigerum	F_2	2,50	12,20	0,10
	F_3	2,36	13,61	0,09
	F_4	2,51	13,56	0,08
	F_5	2,65	13,90	0,10
S. ovigerum/S. melongena	F_2	1,40	12,10	0,20
	F_3	2,50*	13,75	0,03
	F_4	2,59	13,78	0,08
	F_5	3,05	14,65	0,20
S. melongena/S. aethyiopicum gr. Shum	F_2	1,84	11,42	0,07
	F_3	2,56*	13,56*	0,06
	F_4	3,48	15,24	0,15
	F_5	3,45	15,20	0,20
S. melongena/S. aethyiopicum gr. aculeatum	F_2	1,28	12,27	0
	F_3	1,74	12,38	0,01
	F_4	2,95*	14,39*	0,22
	F_5	2,90	15,0	0,21

* Відмінності між поколіннями (F_2 і F_3, F_4) достовірні при $p<0,05$.

gr. aculeatum). Збільшення частоти хіазм свідчить про поступову нормалізацію перебігу мейозу, про що свідчить також динаміка змін частки унівалентів, три- та тетравалентів. Так, кількість унівалентів та бівалентів залежала від комбінації схрещування і покоління (*табл. 2.13*) [90].

З невеликою частотою у ранніх поколіннях спостерігали три- і тетраваленти, відсоток яких не залежав від зазначених вище факторів. У четвертому або п'ятому поколінні кількість унівалентів дорівнювала 0–0,10, а бівалентів – 11,95–12,0, що свідчить про відносну цитогенетичну стабільність. Як результат, частота порушень на більш пізніх стадіях мейозу також знижувалася. Наприклад, у (*S. melongena/S. ovigerum*) у I поділі кількість викидів, мостів, мікроядер зменшувалася вже у третьому поколінні, фрагментів – у четвертому (*табл. 2.14*).

Достовірні зміни кількості таких порушень виявлено у третьому або четвертому поколінні і для інших гібридів баклажана. Подібний ефект – зниження частоти окремих порушень, спостерігали у II поділі (*табл. 2.15*).

Таблиця 2.13. **Кон'югація хромосом у міжвидових популяціях баклажана** (2009–2012 рр.)

Гібрид F_1	Покоління	Кількість на мейоцит			
		бівалентів	унівалентів	тривалентів	тетравалентів
S. melongena/ S. ovigerum	F_2	10,90	1,80	0	0,10
	F_3	11,70	0,60	0	0
	F_4	11,95	0,10	0	0
	F_5	12,0	0	0	0
S. ovigerum/ S. melongena	F_2	10,0	2,80	0	0,30
	F_3	11,90	0,20	0	0
	F_4	11,95	0,10	0	0
	F_5	12,0	0	0	0
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. Shum	F_2	11,44	1,12	0	0
	F_3	11,75	0,50	0	0
	F_4	11,70	0,60	0	0
	F_5	11,95	0,10	0	0
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. aculeatum	F_2	10,36	2,82	0,09	0
	F_3	11,36	0,98	0,02	0,08
	F_4	11,86	0,28	0	0
	F_5	11,95	0,10	0	0

Таблиця 2.14. **Порушення мейозу окремо для I поділу в міжвидових гібридів F_2–F_5 баклажана** (2009–2012 рр.)

Комбінація схрещування	Покоління	Кількість порушень (%) на стадіях			
		метафази	анафази		телофази
		викидів	мостів	фрагментів	мікроядер
S. melongena/ S. ovigerum	F_2	18	14	8	16
	F_3	9	5	7	11
	F_4	8	3	3	7
	F_5	5	2	4	4
S. ovigerum/ S. melongena	F_2	22	9	15	14
	F_3	7	5	12	6
	F_4	4	2	0	6
	F_5	3	1	4	4
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. Shum	F_2	15	8	14	13
	F_3	11	5	12	8
	F_4	6	1	7	7
	F_5	4	0	5	3
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. aculeatum	F_2	24	8	13	16
	F_3	13	10	8	11
	F_4	6	2	5	8
	F_5	5	2	4	6

Таблиця 2.15. **Порушення мейозу окремо для другого поділу й у сумі в міжвидових гібридів F_2–F_5** (2009–2012 рр.)

Комбінація схрещування	Покоління	Кількість порушень (%) на стадії II поділу				
		метафази	анафази		телофази	сумарна
		викидів	мостів	фрагментів	мікроядер	
S. melongena/ S. ovigerum	F_2	23	10	5	10	13,5
	F_3	11	1	5	8	7,1
	F_4	5	0	2	5	4,1
	F_5	5	2	1	7	3,8
S. ovigerum/ S. melongena	F_2	17	3	10	16	13,3
	F_3	10	5	8	10	7,9
	F_4	10	0	2	8	4,0
	F_5	5	0	2	5	3,0
S. melongena/ S. aethyiopicum gr Shum	F_2	10	5	16	12	11,6
	F_3	10	7	10	10	8,4
	F_4	8	0	3	3	4,4
	F_5	5	1	1	4	2,9
S. melongena/ S. aethyiopicum gr. aculeatum	F_2	20	3	11	14	13,6
	F_3	19	5	8	14	13,4
	F_4	8	4	5	7	5,6
	F_5	6	3	3	5	4,3

Лише відсоток мікроядер не залежав від комбінації, достовірно знижуючись у поколіннях. Таке зниження розпочиналося у F_3 або F_4 порівняно з F_2. У результаті сумарна частота порушень у F_5 перебувала у межах норми на рівні 2,2–3,8 % (у F_2 – 11,6–13,6 %). Виявлена динаміка, вочевидь, є результатом правильної сегрегації хромосом унаслідок їх повноцінного синапсису, адекватної кількості кросоверних обмінів на біваленті, що підтверджується високою достовірною кореляцією між сумарною частотою хіазм та порушень мейозу (r = –0,87).

Незважаючи на наявність порушень мейозу в міжвидових гібридів F_1, частка нормальних тетрад дорівнювала 98–99 %, а фертильність пилку – 61–75 %.

Як і в перцю, у баклажана слід звертати увагу на особливості мейозу окремих рослин. Так, у F_3 (*Solanum melongena/S. aethyiopicum* aculeatum group) кількість унівалентів була на рівні 0,98, а найбільша кількість бівалентів – до 11,36 на мейоцит (див. *табл. 2.13*). Таким чином, загальною закономірністю для перцю і баклажана є поступове покращення кон'югації хромосом та зниження частоти порушень, що призводить до цитогенетичної стабілізації у п'ятому поколінні.

2.2.3. Ідентифікація вирівняних ліній томата міжвидового походження з використанням цитогенетичного аналізу

Одним із підходів до підвищення вмісту біологічно-цінних компонентів у плодах томата є створення складної зародкової плазми із залученням до схрещування 4–6 дикорослих видів [91]. Таким чином нами отримано низку ліній F_8 з умістом біологічно-цінних компонентів в 1,1–2 рази вищим порівняно з культурними сортами [92].

У зв'язку зі складним походженням створених ліній було проведено аналіз мейозу. Так, найбільшу частоту хіазм мав зразок ВС-Mo500 (Mo500/*L. minutum*)/F_3 (Mo500/*S. pennellii*)/(*L. hirsutum*/Кременчуцький), що свідчить про нормальну кон'югацію хромосом (*табл. 2.16*). Рослини вирізнялася середньою масою плоду 37 г і достатньо високими біохімічними показниками. Ще у двох форм частота хіазм наближалася до 14. Частота інтерстиціальних хіазм варіювала від 1,42 до 2,38 на мейоцит. Нетипові біваленти були відсутні у рослин лінії

Таблиця 2.16. **Результати цитологічного оцінювання ліній томата, створених на основі складних міжвидових схрещувань** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів
	інтерстиціальних	сумарна	
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/ *L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. minutum*	2,0	13,40	0,20
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/ *L. esc.* var. *pimpinellifolium*/Атласний	1,44	13,86	0,11
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. esc.* var. *cerasiforme*/Факел	1,44	12,86	0
ВС-Mo (Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/ *S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Кременчуцький	1,88	14,39	0,25
ВС-Mo (Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/ *S. pennellii*)/*L.hirsutum*/Атласний	2,38	13,87	0,13
F_2-F_1(Mo500/*L. esc.*var. *cerasiforme*)/F_2(Mo500/ *L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/(Mo500/ *S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Чайка	1,42	13,27	0

(F_2 (Mo500/*S. pennellii*)/F_2 (Mo500/*L. minutum*)/var. *pimpinellifolium*/ var. *cerasiforme*/Факел).

Частота порушень на стадіях першого поділу була відносно низькою, кількість фрагментів і відставань хромосом в анафазі I не залежали від комбінації, а частка мостів дорівнювала 1–4 % (*табл. 2.17*), що свідчить про достатню гомологію хромосом, нормальний перебіг кросинговеру [93].

З невеликою частотою спостерігали викиди хромосом у метафазі I і II, що вказує на задовільний стан веретена поділу [94]. У другому поділі окремі порушення, залежно від генотипу, були відсутніми (*табл. 2.18*). Не виключено, це пов'язано з достатньою гомологією хромосом, ефективністю роботи системи репарації пошкоджень [95].

Таким чином, створення вихідного матеріалу пасльонових культур на міжвидовій основі ускладнюється у разі не лише несумісності або безпліддя гібридів першого покоління, а й часткової негомологічності хромосом, що призводить до порушення нормального перебігу мейозу і тривалої цитогенетичної стабілізації [63]. Так, наприклад, при гібридизації *C. frutescens* з *C. annuum* не виключається наявність однієї або двох транслокацій, інверсії та інших відмінностей, що по-

Таблиця 2.17. **Прояв порушень мейозу на стадіях I поділу у ліній томата, створених на основі складних міжвидових схрещувань**
(середнє за 2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Кількість порушень (%) на стадіях				
	метафази I (викидів)	анафази I			телофази I (мікроядер)
		мостів	фрагментів	відставань	
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. minutum*	1	2	2	1	2
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/Атласний	4	4	0	0	1
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. esc.* var. *cerasiforme*/Факел	1	1	1	0	2
ВС-Мо (Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Кременчуцький	5	2	1	1	1
ВС-Мо(Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Атласний	3	4	1	0	1
F_2–F_1(Mo500/*L. esc.* var. *cerasiforme*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Чайка	1	1	2	4	4

Таблиця 2.18. **Прояв порушень мейозу на стадіях II поділу у ліній томата, створених на основі складних міжвидових схрещувань** (2006–2008 рр.)

Комбінація схрещування	Кількість порушень (%) на стадіях				
	метафази II (викидів)	анафази II			телофази II (мікроядер)
		мостів	фрагментів	відставань	
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. minutum*	1	0	0	0	1
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/Атласний	0	0	0	0	0
F_2(Mo500/*S. pennellii*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/*L. esc.* var. *cerasiforme*/Факел	0	0	0	2	0
ВС-Мо (Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Кременчуцький	4	1	4	2	5
ВС-Мо(Mo500/*L. minutum*)/F_3(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Атласний	0	0	0	0	0
F_2–F_1(Mo500/*L. esc.* var. *cerasiforme*)/F_2(Mo500/*L. minutum*)/*L. esc.* var. *pimpinellifolium*/(Mo500/*S. pennellii*)/*L. hirsutum*/Чайка	1	0	0	0	1

рушують гомологію хромосом [63]. Перебіг мейозу порушується також при схрещуванні з іншими сумісними видами, крім утворення унівалентів, тривалентів і тетравалентів, можлива також ектопічна кон'югація – взаємодія негомологічних хромосом (як правило, злиття на рівні гетерохроматинових регіонів) [64].

Незважаючи на це, у світовій практиці, як правило, визначення особливостей мейозу при міжвидовій гібридизації обмежується першим і другим поколіннями [65].

На основі виявлених закономірностей теоретично обґрунтовано схему створення вихідного матеріалу з використанням цитогенетичного моніторингу при міжвидовій гібридизації у баклажана і перцю (рис. 2.8). Так, кращі рослини міжвидових гібридів $F_{2–4}$ можна умовно поділити на дві групи. До першої групи належать рослини, які мають відносно невисоку частку унівалентів порівняно з іншими та частоту хіазм, що наближається до культурного або дикорослого виду. У цьому випадку добір за фенотипом ефективний навіть у другому поколінні, а вже у F_6 можлива ідентифікація вирівняних форм для прискореного створення ліній. Крім того, у потомствах зразків з високою частотою хіазм, зокрема інтерстиціальних, не виключено формування підвищеної різноманітності за кількісними ознаками [6]. У результаті покращення рекомбінації збільшується також вірогідність подолання каналізації, або розщеплення на кінцеві форми, подібні до батьківських.

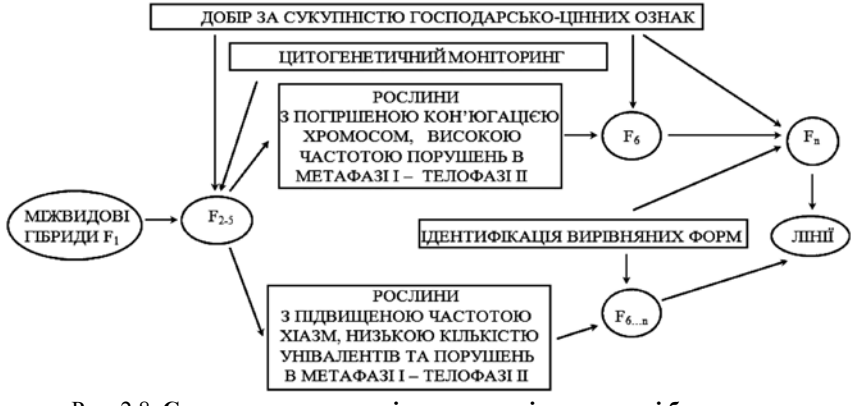


Рис. 2.8. **Схема створення вихідного матеріалу перцю і баклажана на міжвидовій основі з використанням цитогенетичного моніторингу**

Утворення унівалентів свідчить про наявність інверсій і транслокацій між гомологічними (гомеологічними) хромосомами як наслідок їх часткової невідповідності в результаті гібридної природи генотипу.

Однак не виключено погіршення синапсису у разі впливу підвищеної температури на синаптонемальний комплекс у нестійких форм [96]. Проте добір за сукупністю господарсько-цінних ознак і фіксацію пуп'янків для цитологічного оцінювання проводили наприкінці серпня – в середині вересня, коли середньодобова температура у скляній неопалювальній теплиці дорівнювала 20–24 °С, що зменшує вірогідність утворення унівалентів внаслідок дії несприятливих чинників.

Рослини другої групи вирізняються значним відсотком унівалентів, наявністю три- і тетравалентів, низькою частотою хіазм. Ці форми заслуговують на увагу лише у випадку певної селекційної цінності.

Генотипи з відносно високою частотою порушень на стадіях профази I – телофази II також потребують подальшої роботи з ідентифікації рослин з нормальною поведінкою хромосом у випадку, коли вони відрізняються за сукупністю корисних ознак. Згідно з результатами наших досліджень ідентифікувати зразок із регулярним мейозом з більшим успіхом можна у четвертому поколінні. Складність пошуку селекційно-цінних форм у F_2 зумовлена передсім високою частотою аберацій, з одного боку, а з іншого, – проміжним типом успадкування ознак розміру і маси плоду, а також, не виключено, високим рівнем гетерозису в другому поколінні. Враховуючи цитогенетичну стабільність і достатню різноманітність за корисними ознаками у F_5, у цьому та наступних гібридних поколіннях можливий добір вже без цитогенетичного моніторингу з подальшим закладанням ліній.

Отже, для певної оптимізації інтрогресивної селекції, зокрема селекції на якість, необхідно у комплексі застосовувати методи індукованого рекомбіногенезу, постійно контролювати біохімічні показники плоду під час добору, аналізувати перебіг мейозу на рівні покоління в цілому та за необхідності – в окремих рослин.

2.3. РОЗПОДІЛ ЦИТОЛОГІЧНИХ ПАРАМЕТРІВ У МЕЖАХ РЕПРОДУКТИВНОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН

Варіювання рекомбінаційних параметрів у межах репродуктивної системи та окремих генеративних органів залишається дослідженим недостатньо [2, 15]. Так, особливості розподілу хіазм у мейоцитах за довжиною пиляка визначено лише для чотирьох рослинних видів – жита, тюльпана [15], томата *L. esculentum* [32], гібридів F_1 баклажана *S. melongena* [23]. Між тим, використання для запилення пилку секції пиляка з найбільшим рівнем рекомбінаційних параметрів може призводити до розширення спектру генотипної мінливості в наступних поколіннях, що вкрай важливе для оптимізації селекційного процесу [31]. Не менш важливим є визначення особливостей прояву частоти кросинговеру або розподілу хіазм за ярусами генеративних органів, оскільки варіювання рекомбінаційних параметрів у межах репродуктивної системи рослини призводить до втрати селекційно-цінних генотипів у потомствах гібридів F_1. У цьому контексті актуальним питанням є також дослідження вікових особливостей рекомбінації [1, 15, 23], зокрема у процесі подолання безпліддя міжвидових гібридів F_1 завдяки продовженню онтогенезу. Розкриттю поставлених питань присвячено цей підрозділ.

2.3.1. Вікова залежність мейозу у видів і міжвидових гібридів F_1

Незважаючи на те, що овочеві рослини родини пасльонових використовують в однорічній культурі, в природі вони часто є багаторічними. На наш погляд, це є однією з причин безпліддя у частини видів або міжвидових гібридів на першому році життя. Так, в окремі роки досліджень дикорослі види баклажана *S. marginatum* і *S. anguivi* не утворювали плодів. Для їх репродукції застосовували штучне продовження онтогенезу – рослини восени пересаджували у вегетаційні посудини з метою перезимівлі з подальшим висаджуванням у ґрунт скляної теплиці навесні (рис. 2.9).

Загалом раніше сформульовану гіпотезу щодо залежності мейозу від віку організму [1] було підтверджено. Так, у *S. marginatum* час-

Рис. 2.9. **Рослина *S. marginatum* другого року життя з плодами**

тота хіазм залежала від віку, істотно зростаючи на другому і третьому році онтогенезу (*табл. 2.19*).

На першому році життя максимальні значення цього параметра спостерігали у мейоцитах пуп'янка нижнього ярусу, на другому – четвертого, на третьому відмінності між ярусами були недостовірними. Відмінності за роками простежували і для частоти інтерстиціальних хіазм. Висока частота хіазм на першому році життя пояснюється, можливо, віком (рослини були «фізіологічно молодими») [97]. Реакція рослин на несприятливі умови підтверджується утворенням унівалентів внаслідок порушення кон'югації хромосом, зниженням кількості бівалентів (*табл. 2.20*). Утворення три- і тетравалентів було випадковим. Уже у липні другого року онтогенезу на рослинах зав'язувалося від 3 до 10

Таблиця 2.19. **Перебіг профази I у *S. marginatum* залежно від віку** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
1	1	3,33	14,20	0,17
	4	1,55	12,36 #	0
2	1	0,80*	9,80*	0
	4	1,88	14,04*#	0,14
3	1	2,39*	15,09*	0
	4	2,81*	14,83*	0

* У цій і *табл. 2.20, 2.22* відмінності між цим та першим роком, # за ярусами достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 2.20. **Кон'югація хромосом у *S. marginatum* залежно від року життя** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Кількість на мейоцит			
		бівалентів	унівалентів	тривалентів	тетравалентів
1	1	12,0	0	0	0
	4	10,22*#	3,56*#	0	0
2	1	9,30	4,60	0	0,20
	4	9,78	0,86*#	2,70	0
3	1	12,0	0	0	0
	4	12,0	0	0	0

плодів з насінням. Продовження життя рослин виду *S. marginatum* ще на один рік супроводжувалося подальшим розвитком вегетативної частини, утворенням більшої кількості плодів. Подібні результати одержано нами на другому році життя у іншого виду – *S. anguivi* [97]. На наш погляд, для успішних досліджень з репродукції та гібридизації такі види слід вирощувати у багаторічній культурі в умовах опалювальних вегетаційних споруд.

Плодоутворення наприкінці вегетаційного періоду спостерігали також для окремих міжвидових гібридів. Так, сумісно з лабораторією біотехнології за допомогою ембріокультури було одержано гібрид між несумісними видами *L. esculentum* (лінія Mo638) і *L. chilense*. Мейоз рослин F_1 (*L. esculentum/L. chilense*) відрізнявся зниженою частотою хіазм (у материнської форми вона становила 15,94, батьківської – 15,25) [98].

Проте зі збільшенням ярусу сумарна частота хіазм зростала. Для частоти інтерстиціальних хіазм, навпаки, виявлено протилежний ефект (*табл. 2.21*).

Гібрид F_1 баклажана (*S. melongena/S. macrocarpon*), що вважається частково безплідним, також утворював плоди наприкінці вегетаційного періоду. Сумарна частота хіазм у цього гібрида істотно збільшувалася у пиляках пуп'янків четвертого ярусу. Одержання сходів та рослин стало можливим тільки після γ-опромінення гібридного насіння у дозах 7 або 15 кР. У профазі I міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum*/*L. chilense*) утворювалися уні-, три- і тетраваленти (*табл. 2.22*, рис. 2.10).

Кількість унівалентів була найбільшою у пиляках пуп'янків першого ярусу, три- і тетравалентів – від віку рослин не залежала. Як наслідок, кількість бівалентів на мейоцит для четвертого ярусу ге-

Таблиця 2.21. **Перебіг профази мейозу у міжвидових гібридів F_1 томата і баклажана залежно від ярусу пуп'янка** (2009 р., 2011 р.)

Гібрид F_1	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
L. esculentum/ L. chilense	1	2,22	11,20	0,06
	4	1,45	11,95	0,11
S. melongena/ S. macrocarpon	1	1,09	11,48	0
	4	1,24	12,96	0

Таблиця 2.22. **Кон'югація хромосом у міжвидових гібридів F_1 томата і баклажана залежно від ярусу пуп'янка** (2009 р., 2011 р.)

Гібрид F_1	Ярус пуп'янка	Кількість на мейоцит			
		бівалентів	унівалентів	тривалентів	тетравалентів
L. esculentum/ *L. chilense*	1	9,59	3,65	0,08	0,36
	4	10,24	1,64	0,13	0,43
S. melongena/ *S. macrocarpon*	1	10,63	2,10	0,08	0,10
	4	11,51	0,98	0	0

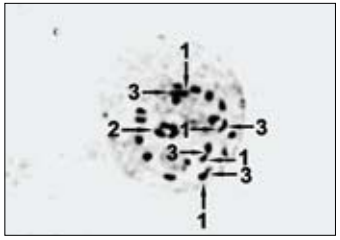


Рис. 2.10. **Мейоцит міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum*/*L. chilense*) на стадії діакінезу, який містить 4 біваленти, 13 унівалентів, 1 тривалент (1350′):**

1 – відкритий бівалент; *2* – тривалент; *3* – термінальна хіазма; інше – уніваленти

Таблиця 2.23. **Перебіг профази I мейозу у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/ *S. incanum*) залежно від ярусу пуп'янка і року життя** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		Інтерстиціальних	сумарна	
1	1	0,46	8,72	0,08
	4	0,24	10,28#	0,10
2	1	1,17*	11,31*	0,44
	4	1,61*	12,74*#	0,09
3	1	0,93*	12,29*	0,16
	4	1,47*	12,95*#	0,25

* У цій і *табл. 2.24* відмінності між цим і першим роком, # за ярусами достовірні при $p<0,05$.

неративних органів достовірно збільшувалася. Цілком аналогічні закономірності спостерігали і для гібрида між представниками іншого роду – (*S. melongena*/*S. macrocarpon*).

В іншого міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum* (L., або group C)) плодоутворення на першому році життя не спостерігали взагалі. З метою спроби подолання стерильності гетерозиготні рослини, як і рослини видів *S. marginatum* і *S. anguivi* взимку зберігали у вегетаційних посудинах, навесні пересаджували у ґрунт неопалювальної скляної теплиці. Для цього гібрида виявлено чітку вікову залежність перебігу мейозу. Так, сумарна частота хіазм зростала на другому і третьому роках життя (*табл. 2.23*). Варто зазначити, що генеративні органи першого ярусу фіксували на першому році 3 серпня, четвертого – 28 вересня.

Рис. 2.11. **Материнські клітини пилку міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/ *S. incanum*) на стадіях діакінезу профази I і метафази I (1350′, 800′):**

1 – відкритий бівалент з однією термінальною хіазмою; *2* – кільцевий бівалент з двома термінальними хіазмами; *3* – викиди хромосом; *4* – тетравалент; інше – уніваленти

На другому році життя цвітіння почалося раніше. Так, перші пуп'янки з'явилися 17 червня. Початок плодоутворення відповідав початку вересня, що і зумовило дату фіксації наступних пуп'янків (9 серпня). На другому році повністю аналогічний ефект виявлено для частоти інтерстиціальних хіазм. Крім бівалентів, в профазі I у цього гібрида утворювалися уніваленти, триваленти, тетраваленти (рис. 2.11).

Кількість унівалентів залежала як від року життя, так і від ярусу пуп'янка. Її зниження відбувалося наприкінці першого року життя та досягало максимуму у вересні другого та третього років на початку плодоутворення. Цілком аналогічний ефект – поступове зниження кількості зі збільшенням віку рослин – виявлений для тетравалентів.

Частка тривалентів достовірно залежала від року, але залишилася без достовірних змін у мейоцитах пуп'янків різних ярусів (*табл. 2.24*). Як наслідок, кількість бівалентів збільшувалася з віком, що свідчить про покращення кон'югації хромосом. Головний внесок у варіювання частоти хіазм, біва-

Таблиця 2.24. **Кон'югація хромосом у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/ *S. incanum*) залежно від ярусу пуп'янка і року життя** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Кількість на мейоцит			
		біва-лентів	уніва-лентів	трива-лентів	тетра-вален-тів
1	1	7,15	5,20	0,07	1,10
	4	9,40 #	3,0#	0,14	1,0
2	1	8,60*	4,66*	0,11	0,50*
	4	10,53*#	1,84*#	0,03*	0,16*#
3	1	10,82*	2,12*	0*	0,12*
	4	11,10*	1,72*	0*	0,02*

лентів, три- і тетравалентів належить року життя. Від ярусу пуп'янка більшою мірою залежало варіювання кількості унівалентів.

Зв'язок особливостей перебігу мейозу з віком рослин міжвидових гібридів спостерігали також на рівні порушень. Основною аномалією у рослин F_1 (*L. esculentum* Mill./*L. chilense* Dun.) на стадії метафази I були викиди хромосом. На стадії анафази I утворювалися мости (рис. 2.12). Відсоток викидів хромосом у метафазі I не залежав від ярусу (рис. 2.13).

Кількість мостів в анафазі I також залежала від віку, проте її частка для першого ярусу була меншою порівняно з четвертим.

Це – єдині винятки; за іншими типами порушень спостерігали чітку вікову залежність. Як наслідок, сумарна частота аномалій у межах першого ярусу була вищою майже у 2,5 раза порівняно з четвертим. Для іншого порушення в анафазі I – фрагментів частота також є найбільшою для мейоцитів пуп'янків першого ярусу.

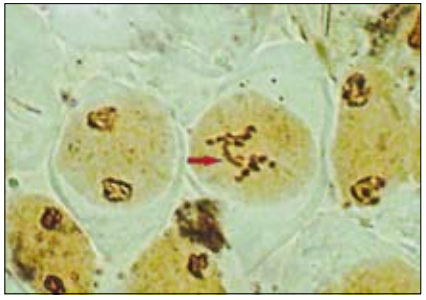


Рис. 2.12. **Міст і фрагмент в анафазі I у міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum* Mill./*L. chilense* Dun.) (800/)**

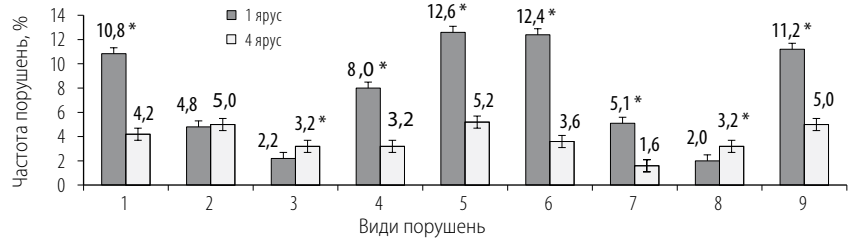


Рис. 2.13. **Залежність частоти порушень мейозу** (%) **у міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum/L. chilense*) від генеративного ярусу:**

порушення мейозу: 1 – сумарна частота порушень; *2* – частота викидів хромосом у метафазі I; *3* – частота мостів в анафазі I; *4* – частота фрагментів в анафазі I; *5* – частота мікроядер у телофазі I; *6* – частота викидів хромосом у метафазі II; *7* – частота мостів в анафазі II; *8* – частота фрагментів в анафазі II; *9* – частота мікроядер у телофазі II. * Відмінності для першого і четвертого ярусів достовірні при $p<0,05$

Відомо, що мости й фрагменти в анафазі I є так званими обмінними порушеннями [1]. Їх утворення пов'язують зі змінами нормального перебігу кросинговеру, а саме процесу «розрив–з'єднання» [1]. Тобто утворення таких аберацій свідчить про зниження точності такого процесу й надає інтегральну характеристику разом із показниками якісної та кількісної частоти хіазм і бівалентів. Відособлення хромосомного матеріалу, як правило, супроводжується формуванням мікроядер у телофазі (рис. 2.14).

Частка таких аномалій для першого поділу цілком залежала від віку рослин. Подібна залежність була властивою і для викидів хромосом у метафазі II (рис. 2.15). Відсоток цих порушень у мейоцитах пуп'янків першого ярусу більш ніж втричі перевищував значення аналогічного параметра для четвертого ярусу.

Вікова залежність простежувалася також для мостів в анафазі II. На відміну від мостів в анафазі I, в цьому випадку спостерігали істотне зниження частоти таких аномалій із зростанням віку гібридних рослин. Для фрагментів виявлено зворотну залежність.

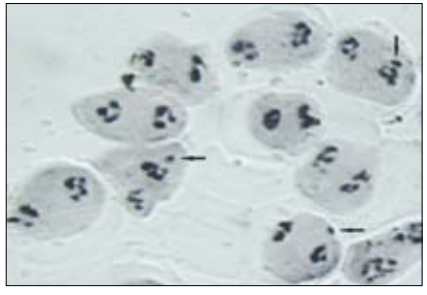
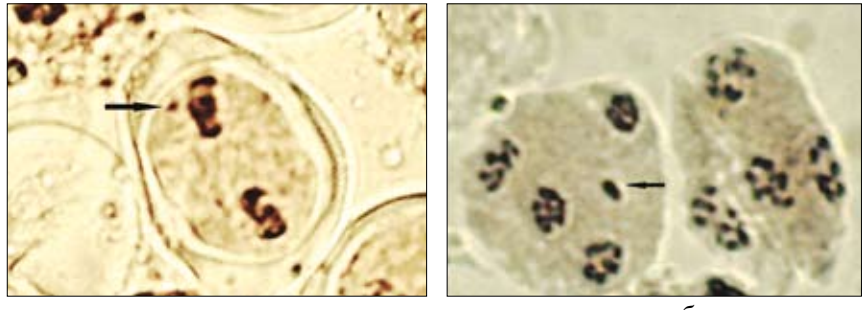


Рис. 2.14. **Утворення мікроядер у телофазі I у міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum/L. chilense*) (600/)**



а *б*

Рис. 2.15. **Викид хромосоми в метафазі II** (*а*)**, утворення мікроядра в телофазі II** (*б*) **у міжвидового гібрида F_1 (*L. esculentum/ L. chilense*) (800/)**

Частота мікроядер у телофазі ІІ мейоцитів пиляків пуп'янків першого ярусу більш ніж удвічі перевищувала значення для четвертого ярусу (див. рис. 2.15). У цілому, спостерігали істотне зниження загальної частоти порушень мейозу в пуп'янках у період плодоутворення, що приблизно відповідає четвертому генеративному ярусу.

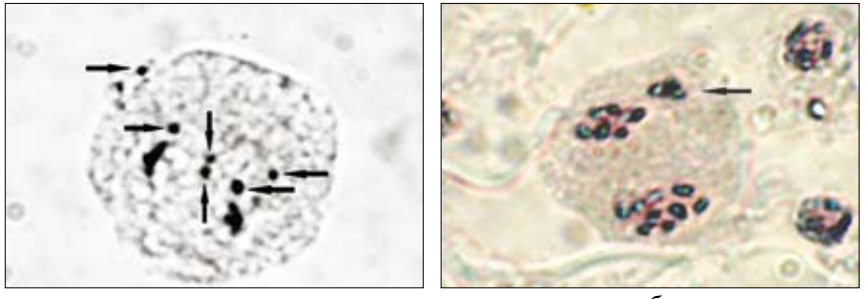
Залежність частоти аномалій мейозу від віку рослин доведена для міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) упродовж трьох років життя. Так, викиди хромосоми у метафазі І дорівнювали 25–30 % на початку утворення пуп'янків (відповідає першому ярусу їх закладаня на рослині). Незважаючи на це, в серпні, на початку вересня, щороку (початок плодоутворення, четвертий ярус) частота таких порушень достовірно знижується майже у півтора раза (*табл. 2.25*).

Відносна кількість мостів і фрагментів в анафазі І була низькою. Частота появи мостів була низькою, а її максимальні значення виявлені на другому році життя для першого ярусу. Кількість фрагментів достовірно залежала тільки від ярусу, достовірно знижуючись упродовж вегетаційного періоду на першому і другому роках життя. Крім того, для анафази І виявлено наявність відставань хромосом на екваторі. Іноді такі порушення супроводжувалися викидами хромосомного матеріалу, що вказує на процес цитоміксису і має значення для обмеження кількості мутацій [99] та відновлення фертильності пилку [100] (рис. 2.16).

Таблиця 2.25. **Порушення мейозу на стадіях І поділу у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) залежно від ярусу пуп'янка і року життя** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Кількість порушень (%) на стадіях				
		метафази І	анафази І			телофази І
		викидів	мостів	фрагментів	відставань	мікроядер
1	1	28,6	0,6	2,4	21,8	20,6
	4	20,0	0,8	0,6*	16,8	19,0
2	1	30,0	1,6*#	2,8	8,4*	19,4
	4	19,2 #	0,4	0,8*	8,6*	15,0#
3	1	25,0	0,5	1,6	9,4*	18,2
	4	16,0 #	0,8	0,5	7,1*	13,0#

* У цій і *табл. 2.26* відмінності між цим і першим роком, # відмінності за ярусами достовірні при $p<0,05$.



а *б*

Рис. 2.16. **Відставання та викиди хромосом в анафазі І** (*а*)**, мікроядро в телофазі І** (*б*) **у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) (800/)**

Частка відставань знижувалася на другому і третьому роках життя. Зменшення із зростанням ярусу виявлено для мікроядер у телофазі І. Під час плодоутворення на третьому році життя частка таких порушень знижується порівняно з початком цвітіння на першому році. Виявлені закономірності простежуються на стадіях другого поділу, а також – для сумарної частоти (*табл. 2.26*).

Кількість мостів і фрагментів в анафазі ІІ (рис. 2.17) не залежала від року життя та ярусу. Частота відставань в анафазі ІІ, мікроядер у телофазі ІІ поступово знижувалася від першого до третього року, відсоток викидів – наприкінці вегетації.

Загалом у досліджених міжвидових гібридів відбувалася стабілізація мейозу зі збільшенням віку рослин. Як результат, фертильність пилку зростала до 74 %.

Таблиця 2.26. **Частота порушень мейозу на стадіях ІІ поділу і сумарна у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) залежно від ярусу пуп'янка і року життя** (2008–2010 рр.)

Рік життя	Ярус пуп'янка	Кількість порушень (%) на стадіях					
		метафази ІІ	анафази ІІ			телофази ІІ	сумарна
		викидів	мостів	фрагментів	відставань	мікроядер	
1	1	20,4	0,4	1,0	18,8	17,2	21,9
	4	14,0#	0,2	0,4	16,0	14,4	16,0#
2	1	16,4*	2,4	0	16,9	6,6*	16,9*
	4	13,6	0,6	0	11,5*#	4,4*	11,5*#
3	1	11,2*	0,2	0	16,0*	4,8*	8,7*
	4	14,0	0,2	0	8,4*#	3,1*	6,3*

а *б*

Рис. 2.17. **Міст і несинхронність поділу** (*а*)**, фрагменти та викид в анафазі II** (*б*) **у міжвидового гібрида F_1 (*S. linnaeum*/*S. incanum*) (800′)**

Частота відставань в анафазі II, як і мікроядер у телофазі II, поступово знижувалася від першого до третього року, відсоток викидів – наприкінці вегетаційного періоду. Отже, у досліджених міжвидових гібридів з віком відбувалася стабілізація мейозу. Як результат, фертильність пилку зростала до 74 %.

Не виключено також, що погіршення кон'югації хромосом частково пов'язане з дією високих температур (під час утворення перших пуп'янків максимальна температура становила до 55 °С). Отже, одержані результати підтверджують гіпотезу про залежність мейозу та процесів рекомбінації від віку рослин, зокрема при штучному продовженні онтогенезу. Таким чином, у досліджених безплідних або частково безплідних міжвидових гібридів F_1 упродовж онтогенезу покращується кон'югація та сегрегація хромосом, у результаті відбувається підвищення фертильності пилку, що сприяє утворенню плодів з насінням.

2.3.2. Частота хіазм у внутрішньовидових гібридів F_1 перцю і баклажана в онтогенезі за впливу ґрунтової посухи

Незважаючи на теоретичне і практичне значення питань, що стосуються розподілу рекомбінаційних подій у межах репродуктивної системи рослини, вони дотепер розроблені недостатньо. Так, окремі генеративні органи можуть відрізнятись різною рекомбінаційною сприйнятливістю, тобто реакцією на дію рекомбіногенного чинника. Не виключається, що це пов'язано зі стратегіями генетичної адаптації. Вважається також, що частота рекомбінації в середньому на рослину має порогові значення у зв'язку з енерговитратністю процесу кросинговеру, а також – обмеженням зайвої генетичної мінливості [15, 21, 24].

Раніше проведені власні дослідження, а також роботи інших авторів у цілому підтверджують гіпотезу про залежність перебігу мейозу від віку рослин [1]. Проте згідно з гіпотезою Мазера частота хіазм у межах мейоцитів окремого кластеру у відповідь на дію рекомбіногенних чинників може залишатися без змін; певні зміни можливі на рівні розподілу й локалізації кросоверних подій. Раніше виявлені нами результати щодо змін частоти хіазм у відповідь на дію ґрунтової посухи [21] свідчать про можливість варіювання частоти хіазм у межах окремих складових репродуктивної системи рослини без істотних змін у середньому. Для підтвердження гіпотези проведено низку досліджень на гібридах перцю і баклажана.

Рослини F_1 вирощували у посудинах Вагнера. Контрольні рослини перебували в оптимальних умовах. Рослини варіантів досліду в період формування першого або третього ярусів генеративних органів переводили на режим зниженого забезпечення вологою, а пуп'янки, які були на стадії передмейозу, етикетували й на відповідній стадії мейозу збирали та фіксували.

Згідно з результатами досліджень [101] закономірним було збільшення цитологічних параметрів за впливу під час розвитку перших пуп'янків (*табл. 2.27*).

Варто зазначити, що у гібридів F_1 баклажана (Алмаз/Shifeji) і (Алмаз/Фіалка) внесок у варіювання частоти інтерстиціальних хіазм та сумарної дії на пуп'янок певного ярусу був неістотним. Достовірних змін частоти хіазм, зокрема інтерстиціальних, за впливу в процесі розвитку пуп'янка третього ярусу не виявлено. Цілком аналогічні ефекти спостерігали в іншого гібрида за винятком прояву частоти інтерстиціальних хіазм (*табл. 2.28*).

На відміну від рослин комбінації (Алмаз/Shifeji) вертикальна залежність частоти хіазм існувала у варіанті контролю, а кількість нетипових біваленті й інтерстиціальних хіазм зростала під час впливу на пуп'янки третього ярусу. Незважаючи на це, середньозважені значення сумарної частоти хіазм для кожного варіанта залишалися без істотних змін [101]. У цілому, подібні ефекти виявлено у гібридів перцю. Так, у рослин F_1 (Надія/Дружок) частота хіазм під час впливу

Таблиця 2.27. **Розподіл хіазм у межах репродуктивної системи гібрида F_1 баклажана (Алмаз/Shifeji) за впливу зниженої вологозабезпеченості при формуванні пуп'янків різних ярусів вертикального закладання**
(2005–2006 рр.)

Варіант досліду	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
Контроль	1	2,02	13,50	0,02*
	2	1,80	13,30	0,02
	3	1,33	13,35	0
Вплив при формуванні пуп'янка першого ярусу	1	2,50#	15,35*#	0,19*#
	2	1,02	12,80	0,02
	3	1,02	12,70*	0,02
Вплив при формуванні пуп'янка третього ярусу	1	1,70	13,50	0,05#
	2	1,70	13,45	0,07#
	3	1,70	13,25	0

* Відмінності від контролю, # між першим та іншими ярусами достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 2.28. **Розподіл хіазм у межах репродуктивної системи гібрида F_1 баклажана (Алмаз/Фіалка) за впливу зниженої вологозабезпеченості при формуванні пуп'янків різних ярусів вертикального закладання**
(2005–2006 рр.)

Варіант досліду	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		інтерстиціальних	сумарна	
Контроль	1	2,45 *	14,60 *	0,05 *
	2	1,90	13,60	0
	3	1,80	13,25	0
Вплив при формуванні пуп'янка першого ярусу	1	3,65 *#	16,20 *#	0,50 *#
	2	1,85	13,50	0,12
	3	1,50	12,75	0
Вплив при формуванні пуп'янка третього ярусу	1	2,15	14,45 *	0,04
	2	1,95	13,75	0
	3	2,65 * #	13,45	0,10 * #

* У цій і *табл. 2.29, 2.30* відмінності від контролю, # між першим та іншими ярусами достовірні при $p<0,05$.

в процесі розвитку першого пуп'янка зростала і достовірно знижувалася у мейоцитах генеративних органів третього ярусу (*табл. 2.29*).

Достовірних відмінностей під час впливу в процесі розвитку третього пуп'янка не виявлено. Подібні ефекти визначено для іншого гібрида (*табл. 2.30*).

Таблиця 2.29. **Розподіл хіазм у межах репродуктивної системи гібрида F_1 перцю (Надія/Дружок) за впливу зниженої вологозабезпеченості при формуванні пуп'янків різних ярусів вертикального закладання**
(2007–2009 рр.)

Варіант досліду	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит	
		інтерстиціальних	сумарна
Контроль	1	3,41#	15,23#
	2	2,67	14,32
	3	2,59	14,0
Вплив при формуванні пуп'янка першого ярусу	1	4,12*#	16,57*#
	2	2,13	13,78
	3	1,87#	13,23#
Вплив при формуванні пуп'янка третього ярусу	1	3,32*	15,46*
	2	2,59	14,24
	3	2,62	14,03

Таблиця 2.30. **Розподіл хіазм у межах репродуктивної системи гібрида F_1 перцю (Надія/Голубок) за впливу зниженої вологозабезпеченості при формуванні пуп'янків різних ярусів вертикального закладання**
(2007–2009 рр.)

Варіант досліду	Ярус пуп'янка	Частота хіазм на мейоцит	
		інтерстиціальних	сумарна
Контроль	1	3,76 #	15,57 #
	2	3,0	15,0
	3	2,79	13,45
Вплив при формуванні пуп'янка першого ярусу	1	4,59*#	16,86*#
	2	2,85	14,90
	3	1,81*	12,67
Вплив при формуванні пуп'янка третього ярусу	1	3,96#	15,73#
	2	2,97	15,12
	3	2,67	13,28

Доцільно зазначити, що у перцю на відміну від баклажана чітких змін кількості нетипових бівалентів за умов дії та післядії ґрунтової посухи не спостерігали. Таким чином, у досліджених гібридів F_1 перцю солодкого і баклажана за умов впливу несприятливого чинника відбувається зростання частоти хіазм, зокрема інтерстиціальних, у пиляках пуп'янків першого ярусу та зниження – у пиляках інших ярусів.

2.3.3. Розподіл хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у представників родини *Solanaceae* L.

Згідно з результатами досліджень максимальні значення сумарної частоти хіазм у видів трьох досліджених родів спостерігалися у межах верхівки (апікальної секції або вільного кінця) пиляка [102–104]. Так, у десяти досліджених представників роду *Solanum* L. в усіх без винятків випадках найбільші значення сумарної частоти хіазм виявлено в мейоцитах саме цієї секції (рис. 2.18).

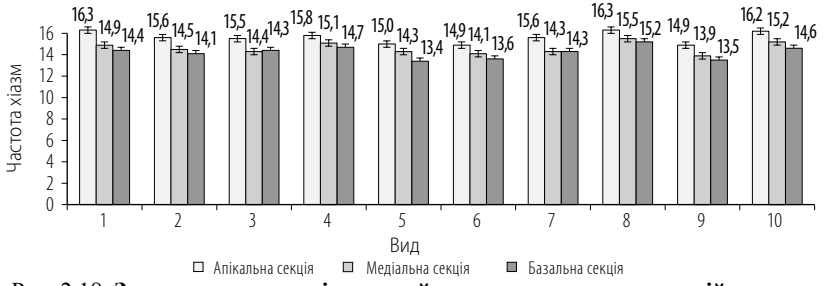


Рис. 2.18. **Загальна частота хіазм у мейоцитах поперекових секцій пиляка у видів роду *Solanum* L.** (2006–2008 рр.):

1. Види: *1 – S. melongena* (сорт Фіалка); *2 – S. aetyopicum* group aculeatum; *3 – S. Aethiopicum* group Shum; *4 – S. aetyiopicum* group Gilo; *5 – S. linnaeum*; *6 – S. incanum* group C; *7 – S. macrocarpon*; *8 – S. incanum* group A; *9 – S. sisymbriifolium*; *10 – S. anguivi.*
2. Відмінності для видів і зон пиляка достовірні при $p<0,05$

Відмінності між серединою та основою цієї генеративної структури в більшості випадків не достовірні, за винятком *S. linnaeum*. Найбільші значення сумарної частоти хіазм спостерігали у *S. melongena*, *S. incanum* group A, *S. anguivi*. За частотою інтерстиціальних хіазм існування градієнта зберігається (рис. 2.19).

Винятками були види *S. aetyiopicum* group Gilo, *S. incanum* group A, *S. anguivi*, де відмінності між вільним кінцем та іншими секціями пиляка або його серединою, відсутні. Найбільші значення дослідженого цитологічного параметра виявлено у *S. macrocarpon*, наймен-

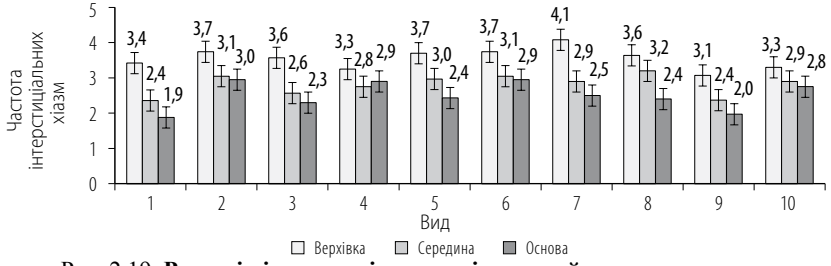


Рис. 2.19. **Розподіл інтерстиціальних хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у видів роду *Solanum* L.** (2006–2008 рр.):

1. Види: *1 – S. melongena* (сорт Фіалка); *2 – S. aetyopicum* group aculeatum; *3 – S. aethiopicum* group Shum; *4 – S. aetyiopicum* group Gilo; *5 – S. Linnaeum*; *6 – S. incanum* group C; *7 – S. macrocarpon*; *8 – S. incanum* group A; *9 – S. sisymbriifolium*; *10 – S. anguivi*.
2. Відмінності для видів і зон пиляка достовірні при $p<0,05$

ші – у *S. sisymbriifolium*. Внесок виду та секції пиляка у варіювання сумарної частоти хіазм та частоти інтерстиціальних хіазм приблизно однаковий (на рівні 22–29 %).

Нетипові біваленти були наявними у мейозі 7 з 10-ти досліджених видів роду *Solanum* L. у кількості від 0,01 до 0,32 на мейоцит.

Зниження кількості бівалентів з трьома хіазмами від вільного кінця до основи пиляка виявлено лише у *S. melongena*, *S. linnaeum*, *S. macrocarpon*, *S. anguivi*. Ці види вирізнялися найбільшою кількістю нетипових бівалентів порівняно з іншими. Відмінності між серединою та основою пиляка були недостовірними. Слід зазначити, що варіювання такого параметра залежало у більшому ступені (30,2 %) від секції пиляка; достовірний, але незначний вплив (6 %) виявлено для виду.

Загалом подібний розподіл хіазм виявлено в роді *Capsicum* L. Так, сумарна частота хіазм була найбільшою у мейоцитах вільної секції пиляка незалежно від дослідженого виду (рис. 2.20).

Це підтверджено на рівні одностороннього дисперсійного аналізу Краскела-Уолліса [85] – внесок виду в загальне варіювання ознаки у цьому випадку недостовірний порівняно із секцією пиляка, внесок якої достовірний і значний (38 %). Істотні відмінності між серединою та основою існували лише у рослин видів *C. frutescens* і *C. chinence*.

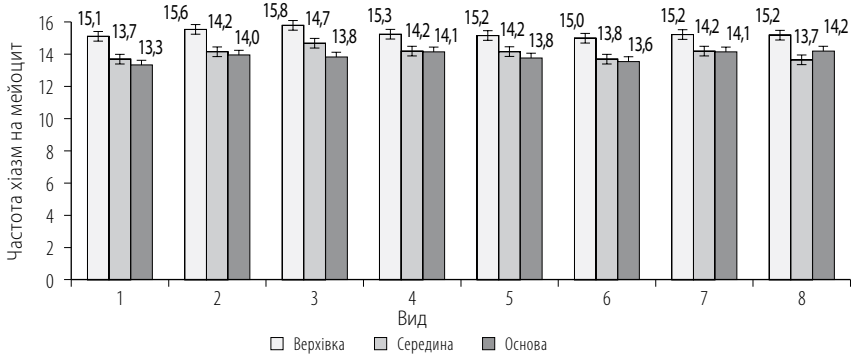


Рис. 2.20. **Розподіл хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у видів роду *Capsicum* L.** (2006–2008 рр.):

1. Види: *1 – C. annuum* (сорт Голубок); *2 – C. praetermissum*; *3 – C. frutescens*; *4 – C. pendulum*; *5 – C. chacoence*; *6 – C. eximium; 7 – C. baccatum*; *8 – C. chinence.*
2. Відмінності для видів і зон пиляка достовірні при $p<0,05$

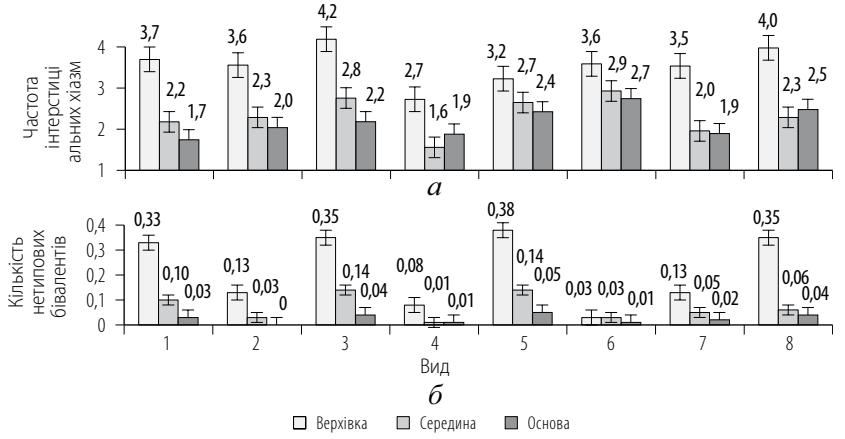


Рис. 2.21. **Розподіл інтерстиціальних хіазм** (*а*) **і нетипових бівалентів** (*б*) **у мейоцитах поперекових зон пиляка у видів роду *Capsicum* L.** (2006–2008 рр.):

1. Види: *1 – C. annuum* (сорт Голубок); *2 – C. praetermissum*; *3 – C. frutescens*; *4 – C. pendulum*; *5 – C. chacoence*; *6 – C. eximium*; *7 – C. baccatum*; *8 – C. chinence*.
2. Відмінності за частотою інтерстиціальних хіазм для видів і зон пиляка достовірні при $p<0,05$.
3. Відмінності за кількістю нетипових бівалентів на мейоцит для зон пиляка достовірні при $p<0,05$

Подібний ефект виявлено для частоти інтерстиціальних хіазм (рис. 2.21). Цей параметр варіював залежно як від зони пиляка, більшою мірою, так і від дослідженого виду. Найбільші значення частоти інтерстиціальних хіазм у межах апікальної секції пиляка у *C. chacoence* і *C. chinence*. Проте у *C. chacoence* відмінності між вільним кінцем та серединою пиляка були відсутніми (між вільним кінцем та основою пиляка достовірні).

Основними типами бівалентів були відкриті й кільцеві. Нетипові біваленти виявлено у кількості від 0 до 0,38. Градієнт від вільного кінця до основи пиляка за цим параметром зберігався, за винятком видів *C. pendulum*, *C. eximium* і *C. baccatum*. Як і у випадку сумарної частоти хіазм, достовірний внесок у варіювання показника виявлено лише для зони пиляка.

Зазначені вище ефекти в цілому виявлено у досліджених представників роду *Lycopersicon* T. Як і у видів родів *Capsicum* L. і *Solanum* L., найбільшою частота хіазм була у мейоцитах апікальної секції (верхівки) пиляка (рис. 2.22).

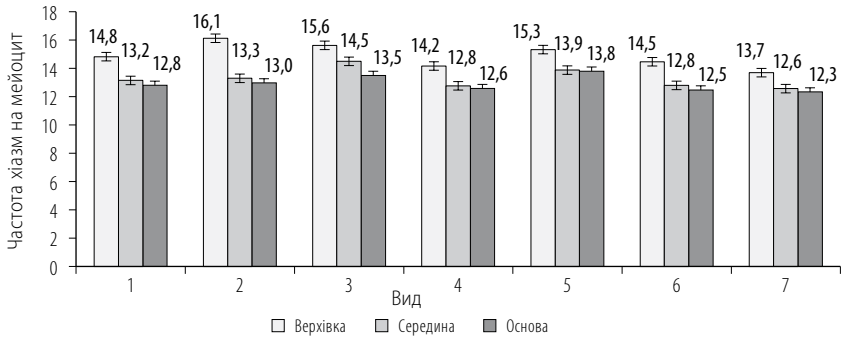


Рис. 2.22. **Розподіл хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у видів роду *Lycopersicon* Tourn** (2005–2007 рр.):

1. Види: *1 – L. esculentum* (сорт Атласний); *2 – L. esculentum* var. *cerasiforme*; *3 – L. esculentum* var. *pimpinellifolium*; *4 – L. esculentum* var. *racemigerum*; *5 – L. chilense*; *6 – L. hirsutum*; *7 – L. cheesmanii typicus* R.
2. Відмінності для видів і зон пиляка достовірні при $p<0,05$

Як і у перцю, на відміну від баклажана значення сумарної частоти хіазм у культурного виду *L. esculentum* займають проміжне положення порівняно з іншими, у напівкультурних різновидів вони максимальні, а мінімальні – у *L. cheesmanii typicus* R. Внесок обох досліджених факторів у варіювання ознаки достовірний та істотний, проте вплив секції пиляка більш ніж удвічі вищий порівняно з дослідженими видами.

Градієнт з частоти інтерстиціальних хіазм на відміну від перцю і баклажана існував у всіх без винятку досліджених видів томата (рис. 2.23).

Відмінності між серединою та основою пиляка були недостовірними. Варіювання істотно залежало від секції пиляка.

Водночас із частотою інтерстиціальних хіазм до утворення нетрадиційних рекомбінантів може призводити поява нетипових бівалентів з трьома хіазмами, що пояснюється як статистичними причинами, так і можливістю обмінів у «заборонених» зонах хромосом [1]. Так, аналогічне підтвердження існування градієнта з кількості нетипових бівалентів від вільного кінця до основи пиляка виявлено у 6-ти досліджених видів томата, за винятком *L. esculentum* var. *cerasiforme*.

Отже, для трьох родів родини пасльонових установлено зниження цитологічних параметрів, що характеризують рекомбінацію,

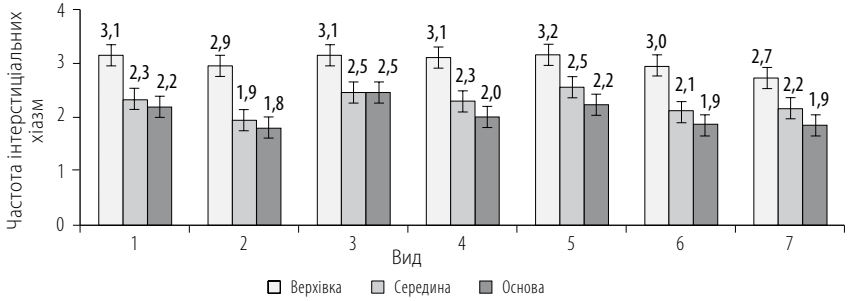


Рис. 2.23. **Розподіл інтерстиціальних хіазм у мейоцитах поперекових зон пиляка у видів роду *Lycopersicon* Tourn** (2005–2007 рр.):

1. Види: *1 – L. esculentum* (сорт Атласний); *2 – L. esculentum* var. *cerasiforme*; *3 – L. esculentum* var. *pimpinellifolium; 4 – L. esculentum* var. *racemigerum*; *5 – L. chilense*; *6 – L. hirsutum*; *7 – L. cheesmanii typicus* R.
2. Відмінності по інтерстиціальним хіазмам для зон пиляка достовірні при $p<0,05$

у межах пиляка. Існування такого градієнта узгоджується з результатами, одержаними раніше для інших видів [32].

Формування градієнта з частоти хіазм у межах пиляка має низку причин. Так, на думку А. А. Жученка, одним із можливих механізмів формування спрямованих змін частоти рекомбінації у межах репродуктивної системи або її структур є генетично запрограмована диференціація в процесі онтогенезу, яка робить свій внесок у детермінацію частоти кросинговеру внаслідок еволюційно відпрацьованої послідовності надходження асимілятів у репродуктивні органи [15]. Дійсно, розташування тичинкової нитки та видовжена форма пиляка призводить до того, що асиміляти спочатку надходять у його основу, а потім – у середину, надалі – у клітини апікальної частини [17]. Взагалі, існування градієнтів з трофічних та регуляторних речовин виявлено для багатьох рослинних об'єктів [37–39]. Таким чином, їх концентрація мінімальна в секції, де спостерігали максимальну частоту хіазм. Відомо, що відхилення від норми часто пов'язано із зростанням частоти кросинговеру [43]. Це не узгоджується з протилежними результатами, одержаними на житі [34], проте цілком підтверджує дані, отримані на томаті [32], тюльпані [33], баклажані [35].

Інша відома гіпотеза не виключає вікової залежності прояву рекомбінаційних подій: дійсно, згідно з літературними даними найбільша частота хіазм властива мейоцитам, що вступають у мейоз

першими, у рослин родини пасльонових вони перебувають у секції вільного кінця пиляка, у жита – в його основі [15]. Також відомо, що просторово угруповані («кластеризовані») материнські клітини пилку відрізняються подібними цитологічними параметрами [39]. Проте слід враховувати також, що пилок, сформований у межах апікальної частини пиляка, часто має більшу вірогідність опинитися на приймочці та здійснити запилення. Згідно з результатами наших досліджень саме у мейоцитах цієї зони найбільшою є не лише частота хіазм, а й частота інтерстиціальних хіазм та кількість нетипових бівалентів – структур, що пов'язують із утворенням підвищеної генетичної різноманітності [102]. Це узгоджується з гіпотезою щодо підвищення частоти рекомбінації у самозапильних форм і, ймовірно, частково пояснює протилежні результати, отримані для перехреснозапильного виду – жита. Нерівномірний розподіл кросоверних подій може слугувати одним з механізмів контролю потенційної та доступної для добору мінливості. Інші виявлені випадки вікової залежності мейозу пояснюються, з одного боку, змінами ступеня розвитку рослин, а з іншого, – впливом чинників навколишнього середовища. Так, термограми на етапах початку цвітіння і початку плодоутворення істотно відрізнялися. На початку цвітіння середньодобова температура в теплиці істотно перевищувала такі показники в період плодоутворення, а максимальна становила до +55 °С. Саме із дією високих температур пов'язують пригнічення дії синаптонемального комплексу, підвищення стерильності мегаспор внаслідок інверсій та транслокацій, що призводить до виникнення унівалентів, стерильності мікро- і мегаспор [105]. Не виключено також, що підвищена температура призводила до погіршення метаболізму або передчасного старіння пилкових зерен, внаслідок чого спостерігали підвищену стерильність гібридів [106].

Утворення плодів та життєздатного насіння у міжвидових гібридів іноді пов'язують зі збільшенням віку рослин та їх ступенем розвитку [15]. Наявність градієнта з частоти інтерстиціальних хіазм (а у культурного томата – й сумарної) і порушень мейозу узгоджується з даними, одержаними для іншого виду родини пасльонових – баклажана [21]. Зниження частоти хіазм, виникнення унівалентів і асоціацій хромосом у міжвидових гібридів пов'язане, як правило, з гібридною природою генотипу, частковою негомологічністю хромо-

сом [107]. Зменшення регулярності мейозу за впливу γ-опромінення є наслідком його руйнівної дії на генетичний апарат, підвищення – результат рекомбіногенного ефекту [43].

До вікових належать також неоднозначні зміни частоти хіазм за впливу несприятливого (рекомбіногенного) чинника під час утворення пуп'янків різних ярусів. Так, існує думка про більшу рекомбінаційну сприйнятливість репродуктивних органів першого ярусу та обмеженість росту частоти рекомбінації в цілому на рослину [15]. Дійсно, плоди першого (нижнього) ярусу знаходяться у виключних умовах: їх кількість обмежена, а вірогідність достигання внаслідок більш ранньої появи значно більша. На думку А. А. Жученка, саме у зв'язку з цим утворення таких плодів знаходиться під «позитивним» контролем [15]. Згідно з нашими спостереженнями формування генеративних органів у гібридів баклажана і перцю розтягнуто на період до двох місяців. Тобто перші пуп'янки з'являються у I та II декадах червня, а останні – у I та II декадах серпня. Тому результати досліджень не можна пояснювати післядією екстремального чинника. Репродуктивна система рослини – єдине ціле, що, можливо, зумовлює різну рекомбінаційну сприйнятливість генеративних органів різних ярусів та зміни частоти хіазм у наступних пуп'янках під час рекомбіногенного впливу на перші. В цілому, це узгоджується з гіпотезою Мазера про можливість перерозподілу рекомбінаційних подій у межах бівалентів одного мейоцита або їх групи замість підвищення [101]. Таким чином, вікова залежність перебігу мейозу може бути наслідком дії еволюційно відпрацьованого механізму генетичної адаптації рослинних видів. З метою практичного використання виявлених закономірностей можливе запилення пилком, утворене в зонах пиляка з найбільшою частотою цитологічних параметрів рекомбінації, використання для одержання потомств перших плодів або продовження життя частково стерильних міжвидових гібридів для отримання життєздатного насіння.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. *Смирнов В. Г.* Цитогенетика. Москва: Высшая школа, 1991. 247 с.
2. *Жученко А. А., Король А. Б.* Рекомбинация в эволюции и селекции. Москва: Наука, 1985. 399 с.
3. *Nabeshima K., Villeneuve A. M., Hillers K. J.* Chromosome-Wide Regulation of Meiotic Crossover Formation in *Caenorhabditis elegans* Requires Properly Assembled Chromosome Axes. *Genetics.* 2004. V. 3. P. 1275–1292.
4. *Tease C.* Cytological detection of crossing-over in BudR substituted meiotic chromosomes using the fluorescent Gimsa technique. *Nature.* 1978. V. 22. № 56. P. 823–824.
5. *Carver B. F.* Wheat: science and trade. Ames: Wiley-Blackwell, 2009. 585 p.
6. *Богданов Ю. Ф., Коломиец О. Л.* Синаптонемный комплекс – индикатор динамики мейоза и изменчивости хромосом. Москва: КМК, 2007. 360 с.
7. *Жученко А. А., Комахин Р. А., Бочарникова Н. И. и др.* Разработка теоретических и экспериментальных моделей механизма индукции частоты и спектра рекомбинации у гетерозиготных растений. *Ориентированные фундаментальные исследования и их реализация в АПК России.* Санкт-Петербург, 2008. С. 27–28.
8. *Лисовская Т. П.* Влияние почвенной засухи на рекомбинацию и селективную элиминацию у томата: автореф. дис. … канд. биол. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Санкт-Петербург, 1994. 19 с.
9. *Emsveller H., Jones H.* Crossing-over, fragmentation and formation of new chromosomes in a Allium species hybrid. *Botanical Gazette.* 1938. V. 99. № 4. P. 25–29.
10. *Smith S.* Chromosome fragmentation produced by crossing-over in *Trillium erectum* L. *J. of Genetics.* 2012. V. 30. P. 227–232.
11. *Жученко А. А.* Роль мейотической рекомбинации в эволюции и селекции растений. Идентифицированный генофонд растений и селекция; под ред. Б. В. Ригина, Е. И. Гаевской. Санкт-Петербург: ВИР, 2005. С. 102–179.
12. *Agraval A., Hadany L., Otto S.* The Evolution of Plastic Recombination. *Genetics*. 2005. V. 171. № 1. P. 803–812.
13. *Юрлакова О. М., Монтвід П. Ю., Самовол О. П.* Зв'язок мікро-

гаметофітного добору й частоти хіазм у ліній томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2005. Вип. 50. С. 230–235.
14. *Король А. Б., Прейгель И. А., Прейгель С. И.* Изменчивость кроссинговера у высших организмов (методы анализа и популяционно-генетические модели). Кишинев: Штиинца, 1990. 403 с.
15. *Жученко А. А. (мл.)* Архитектура репродуктивной системы томата). Кишинев: Штиинца, 1990. 200 с.
16. *Алпатьев А. В., Юрьева Н. А.* Зависимость расщепления в гибридном потомстве F_2 томата от местоположения семян в плоде. *Тр. ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур*. 1975. С. 9–18.
17. *Жученко А. А. (мл.)* Генетический контроль распределения изменчивости в пределах гибрида F_1 томата. *Теоретическая и прикладная карпология.* Кишинев: Штиинца, 1989. С. 178–179.
18. *Griffing B., Langridge G.* Factors affecting crossing-over in tomato. *Austral. J. Biol.* 1963. V. 15. № 1. P. 17–27.
19. *Монтвід П. Ю.* Біоелектричні властивості ядерного геному залежно від ярусу листка й діаметра ядра у гібридів F_1 кавуна (*Citrullus lanatus*). *Фізіологія і біохімія культурних рослин.* 2010. Т. 42. № 3. С. 270–274.
20. *Монтвид П. Ю.* Зависимость характера спектра количественной изменчивости в F_2 от ярусности вертикальной закладки плодов у гетерозигот F_1 баклажана. *Вісник проблем біології і медицини*. 2002. № 7–8. С. 42–47.
21. *Монтвід П. Ю.* Онтогенетична пристосованість гібридів F_1 баклажана, перетворювальна функція мейозу і спектр генотипової мінливості в F_2: автореф. дис. … канд. біол. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Одеса, 2004. 16 с.
22. *Монтвид П. Ю., Самовол А. П.* Количественные и качественные различия хиазм по ярусам закладки генеративних органов у гибридов F_1 баклажана. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. 2002. Вип. 47. С. 7–8.
23. *Монтвід П. Ю.* Розподіл частоти хіазм за ярусами вертикальної закладки генеративних органів у гібридів F_1 баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю. *Біологія і валеологія.* 2002. Вип. 5. С. 88–94.

24. *Стрельникова С. Р.* Оценка частоты хиазм у диких видов, мутантных форм и гибридов F_1 томата: автореф. дис. … канд. биол. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Москва, 2001. 17 с.
25. *Strelnikova S. R*. Chiasma frequency distribution depending on the age in *L. pimpinellifolium*. *Report of the tomato genetics cooperative*. 2000. V. 50. P. 5–8.
26. *Crowley J. G.* Chiasma freguency and longevity in *Lolium multiflorum*. *Heredity.* 1969. V. 24. № 1. P. 181–188.
27. *Mank J.* The evolution of heterochiasmy: the role of sexual selectionand sperm competition in determining sex-specific recombination rates in eutherian mammals. *Genet. Res. Camb*. 2009. V. 91. P. 355–363.
28. *Lynn A. Sex, Schrump S., Hunt P*. Not Genotype, Determines Recombination Levels in Mice. *J. Human Genetics*. 2005. V. 77. P. 670–675.
29. *Жученко А. А.* (*мл.*) Об анализе рекомбинации и селективной элиминации генотипов в плодах томатов. *Генетика.* 1986. Т. 22. № 8. С. 2082–2089.
30. *Mustafa M., Stosser R.* Die Samenanlagen bei der Tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in Beziehung zum Fruchtansatz. *Gartenbauwissenschaft.* 1986. № 51 (3). S. 113–117.
31. *Лях В. А.* Микрогаметный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений. *Цитология и генетика.* 1995. Т. 29. № 6. С. 76–82.
32. *Гавриленко Т. А.* Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата. *Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства.* 1985. № 155. С. 53–55.
33. *Couzin D. A., Fox D. P.* Variation in chiasma frequency during tulip anther development. *Chromosoma.* 1974. V. 46. P. 173–179.
34. *Jones G. H.* Correlated components of chiasma variation and the control of chiasma distribution in rye. *Heredity.* 1974. V. 32. № 3. P. 375–387.
35. *Монтвид П. Ю., Самовол А. П., Грати М. И.* Изменчивость частоты хиазм в пределах пыльника у гибридов F_1 баклажана с разной онтогенетической приспособленностью. *Вісник проблем біології і медицини.* 2002. № 5. С. 22–27.
36. *Portin P.* Retraction: effect of temperature shock treatment on cross-

ing over in the *mus309* mutant, deficient in Dna double-strand break repair, of *Drosophila melanogaster* suggests a two-phase control of crossover formation and interference. *Hereditas.* 2010. V. 77. № 6. P. 217–234.
37. *Lamb N. E., Shaffer J., Feingold E., Sherman S.* Association between maternal age and meiotic recombination for trisomy 21. *Am. J. Hum. Genet.* 2005. V. 76. P. 91–99.
38. *Тоцкий В. Н., Хаустова Н. Д.* Возрастные особенности приспособленности мутантов дрозофилы и мух дикого типа. *Биологические механизмы старения: тезисы докл. VI междунар. симпоз.* (26–29 мая 2004, г. Харьков). Харьков, 2004. С. 66.
39. *Maguire M. P.* Clustering of specific crossovers in maize microsporocytes. *Genetics.* 1976. V. 82. № 1. P. 19–24.
40. *Бенькова В. Е., Бенькова А. В.* Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы. *Лесоведение.* 2006. № 4. С. 28–36.
41. *Коробова А. В., Васинская А. Н., Ахиярова Г. Р.* Зависимость распределения цитокининов в растениях от скорости транспирации. *Физиология растений*. 2013. Т. 60. № 2. С. 184–191.
42. *Геращенков Г. А., Рожкова Н. А.* Участие фитогормонов в регуляции пола растения. *Физиология растений.* 2013. Т. 60. № 5. С. 634–648.
43. *Жученко А. А.* Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы); в 2 т. Москва: Изд-во Рос. ун-та Дружбы народов, 2001. Т. 1. 2001. 780 с.
44. *Жученко А. А. (мл.), Кирияк П. В., Базга Е. А*. Комплексная оценка пыльцы на внутривидовом гибриде томата с регулированием репродуктивной загрузки при пониженных температурах. *Рекомбиногенез, его значение в эволюции и селекции*. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 224–227.
45. *Боос Г. В., Бадина Г. В., Буренин В. М.* Гетерозис овощных культур. Москва: Агропромиздат, 1990. 223 с.
46. *Пугачева А. В.* Особенности прорастания пыльцы *Lilium hybridum* hort. в связи с местоположением цветка на растении. *Промышленная ботаника.* 2009. № 9. С. 194–199.
47. *Тоцький В. М.* Генетика. Одеса: Астропринт, 2008. 710 с.
48. *Гаврилов И. А., Буторина А. К.* Цитогенетика тсуги канадской в условиях интродукции в Воронежской области. *Лесоведение.* 2005. № 5. С. 60–65.
49. *Седышева Г. А., Седов Е. Н., Горбачева Н. Г.* Сравнительная характеристика микроспорогенеза у полиплоидных форм яблони. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2010. № 1. С. 48–51.
50. *Шамина Н. В.* Диагностикум аномалий растительного мейоза по его продуктам. *Цитология.* 2006. Т. 48. № 6. С. 486–494.
51. *Adamowski E. V., Pagliarini M. S., Valle C. B.* Meiotic behavior in three interspecific three way hybrids between *Brachiaria ruziziensis* and *B. brizantha* (*Poaceae: Paniceae*). *J. of Genetics.* 2008. V. 87. P. 33–38.
52. *Богданова В. С., Галиева Э. Р.* Нарушения мейоза как проявление ядерно-цитоплазматической стерильности при скрещивании подвидов овощного гороха. *Генетика.* 2009. Т. 45. № 5. С. 623–627.
53. *Xie Q., Kang H., Sparkes D. L. et al.* Mitotic and meiotic behavior of rye chromosomes in wheat – *Psathyrostachys huashanica* amphiploid × triticale progeny. *Genetics and Molecular Research.* 2013. V. 12 (3). P. 2537–2548. URL: www.funpecrp.com.br
54. *Сидорчук Ю. В*. Динамика микротрубочкового цитоскелета в аномальном мейозе у трансгенных растений табака (*N. tabacum* L.): автореф. дис. … канд. биол. наук: спец. 03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология. Новосибирск, 2010. 18 с.
55. *Кравченко А. Н., Лях В. А., Тодераш Л. Г. и др.* Методы гаметной и зиготной селекции томатов. Кишинев: Штиинца, 1988. 152 с.
56. *Моцный И. И., Чеботарь С. В., Сударчук Л. В. и др.* Идентификация замещения (1B)1R и транслокации 1BL.1RS у интрогрессивных линий озимой пшеницы цитологическим и молекулярно-генетическим методами. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 1. С. 216–223.
57. *Pozzobon M., K. de Souza, S. de Carvalho, Reifschneider F.* Meiose e viabilidade polínica em linhagens avançadas de pimento. *Hortic. Bras.* 2011. V. 12 (3). P. 87–95.
58. *O. da Ines, F. Degroote, C. Goubely et al.* Meiotic Recombination in Arabidopsis Is Catalysed by DMC1, with RAD51 Playing

a Supporting Role. *Plos genetics*. 2013. V. 9. URL: http://www.plosgenetics.org
59. *Bohs L., Stern S.* An explosive innovation: Phylogenetic relationships of *Solanum* section *Gonatotrichum* (*Solanaceae*). *PhytoKeys*. 2012. V. 8. P. 89–98. URL: http://www.ncbi.nlm.nih.gov
60. *Ларченко К. А., Хроменко В. О., Марченко Р. І.* Індукована мінливість елітної генетичної плазми кукурудзи в селекції на ранньостиглість. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2004. № 5. С. 437–443.
61. *Дубовец Н. И., Сычева Е. А., Соловей Л. А. и др*. Рекомбинантный геном злаков – закономерности формирования и роль в эволюции полиплоидных видов. *Генетика.* 2008. Т. 44. № 1. С. 54–61.
62. *Souza M., Santana T., Sudré P., Rodrigues R.* Meiotic irregularities in *Capsicum* L. species. *Crop Breeding and Applied Biotechnology.* 2012. V. 12. P. 138–144.
63. *Panda R. S., Kumar O. A., Raja Rao K. G.* Cytogenetic Studies of Some F_1 Hybrids between Wild and Cultivated Taxa of *Capsicum* L. *Cytologia*. 2004. V. 69. № 2. P. 203–208.
64. *Monteiro K., Pereira T., de Campos K.* Reproductive characterization of interspecific hybrids among Capsicum species. *Crop Breeding and Applied Biotechnology.* 2011. V. 11. P. 241–249.
65. *Falusi O. A.* Interchromosomal connections and metaphase 1 clumping in meiosis of two *Capsicum* Linn. species in Nigeria. *African J. of Biotechnology*. 2006. V. 5 (22). P. 2066–2068.
66. *Rick C. M.* Differential zygotic lethality in a tomato species hybrid. *Genetics*. 1963. V. 48. P. 1497–1507.
67. *Canady M., Chetelat Y. Ji R.* Homeologous Recombination in *Solanum lycopersicoides* Introgression Lines of Cultivated Tomato. *Genetics*. 2006. V. 174. P. 1775–1788.
68. *Жученко А. А., Балашова Н. Н., Король А. Б. и др*. Эколого-генетические основы селекции томатов. Кишинев: Штиинца, 1988. 450 с.
69. *Турков В. Д., Юрченко В. В., Боос Г. В., Казакова А. А.* Атлас кариотипов овощных растений. Ленинград: ВНИИР им. Н. И. Вавилова; Ин-т биолог. физ. АН СССР, 1971. 31 с.
70. *Shi-bin Wu., Zheng-li Zi.* Chromosome morphology studies of wild and crop eggplants. *Acta. Bot. Sin.* 1985. V. 27. № 4. P. 361–369.

71. *Szinay D., Wijnker E., van den Berg R. et al.* Chromosome evolution in *Solanum* traced by cross-species BAC-FISH. *New Phytologist.* 2012. V. 195. № 3. P. 688–698.
72. *Oyelana O., Nwangburuka C.* Correlation Between Meiotic Behaviour and Species Reproductive Performance and Ecological Spread: A Case Study of Eight *Nigerian Solanum* L. Species. *International J. of Plant Breeding and Genetics.* 2013. V. 7. P. 65–75.
73. *Knapp S., Vorontsova M., Prohens J.* Wild Relatives of the Eggplant (*Solanum melongena* L.: *Solanaceae*): New Understanding of Species Names in a Complex Group. *PloS One.* 2013. V. 8. P. 1–33. URL: http://www.ncbi.nlm.nih.gov
74. *Oyelana O. A., Ugborogho R. E.* Phenotypic variation of F_1 and F_2 populations from three species of *Solanum* L. (*Solanaceae*). *African J. of Biotechnology*. 2008. V. 7. P. 2359–2367.
75. *Kirti P. B., Rao B. G.* Cytogenetic studies on the F_1 hybrid *Solanum indicum* × *Solanum torvum*. *Theoretical and applied genetics*. 1981. V. 59. P. 303–306.
76. *Rao S. V., Rao B. G.* Studies on the incompatibilities among spinous *Solanum* species. VI. Cytogenetic studies on *Solanum indicum var. multiflora* × *Solanum surattense* F_1 hybrids. *Incompatibility newsletter.* 1981. V. 13. P. 109–110.
77. *Kirti P. B., Rao B. G.* Chromosome pairing in reciprocal hybrids of *Solanum integrifolium* and *Solanum indicum var. multiflora*. *Caryologia.* 1980. V. 33. P. 289–294.
78. *Wanjari K. B., Khapre P. R.* Genetic studies in an interspecific cross between *Solanum melongena* L. and *Solanum indicum* L. *Plant Breeding Papers*. 1977. V. 2. P. 11–25.
79. *Rajasekaran S*. Cytology of the hybrid *Solanum indicum* L. × *S. melongena* var. *insanum* Prain. *Cur. Sci.* 1970. V. 39. P. 22.
80. *Siddiqui B. A., Mujeeb-ur-Rehman.* Interrelationship between *Solanum incanum* and *Solanum melongena* along with their interspecific hybrid. *J. of the Indian Botanical Society*. 1998. V. 77. № 1–4. P. 91–93.
81. *Kenya B. U., Zarasco J. F.* Crossability and cytological studies in *Solanum macrocarpon* and *Solanum linnaeum*. *Euphitica.* 1995. V. 86. № 1. P. 5–18.
82. *Kirti P. B., Rao B. G.* Cytological studies of *Solarium integrifolium*

with *Solanum melongena* and *Solanum melongena var. insanum* F_1 hybrids. *Genetica.* 1982. V. 52. № 2. P. 127–131.
83. *Бухарова А. Р., Бухаров А. Ф.* Общность и специфика интрогрессивных процессов в родовых комплексах томата, перца, баклажана. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета.* 2009. № 6. С. 5–9.
84. *Topino L., Acciari N., Mennella G. et al.* Introgression breeding of eggplant (*Solanum melongena* L.) by combining biotechnological and conventional approaches. *Proceedings of the 53rd Italian Society of Agricultural Genetics Annual Congress*. Torino, 2009. P. 3.
85. *Орлов А. И.* Прикладная статистика. Москва: Экзамен, 2004. 656 с.
86. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. Москва: Высшая школа, 1990. 352 с.
87. *Bonferroni C. E.* Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Pubblicazioni del R. Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze.* 1936. № 8. P. 3–62.
88. *Аниськина М. В.* Влияние ионизирующей радиации на рост и развитие растений *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh. *Вестник Инта биологии Коми науч. центра УрО РАН*. 2004. №11. С.15–16.
89. *Jorgensen P., Edgington N., Schneider B. et al.* The size of the nucleus increases as yeast cells grow. *Mol. Biol. Cell.* 2007. V. 18. P. 3523–3532.
90. *Монтвід П. Ю.* Поведінка хромосом при гібридизації *Solanum melongena* з *Solanum aethiopicum* aculeatum group. *Вісник Львівського університету. Серія Біологічна*. 2010. Вип. 55. С. 81–86.
91. *Спосіб* створення вихідного матеріалу для селекції томата: пат. 38759 Україна, МПК A 01 H1/04. Самовол О. П., Монтвід П. Ю., Черкаський О. М., Юрлакова О. М., Горобець В. М.; заявник і патентовласник Інститут овочівництва і баштанництва НААН. № u200803351; заявл. 17. 03. 2008; опубл. 12.01.2009, Бюл. № 1.
92. *Самовол А. П.* Значение дикого генофонда томатов для селекции на повышение в плодах биологично ценных компонентов. Сохранение и использование генофонда в селекции овощных и плодово-ягодных культур на юге России: тез. докл. и выст. на Междунар. науч.-практ. конф. Крымск (Краснодарский край), 2000. С. 32–33.
93. *Самовол О. П., Монтвід П. Ю., Черкаський О. М. та ін.* Якісні показники мейозу як критерій ступеню гомогенізації міжвидових розщеплюваних популяцій томата. *Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. Серія Біологія*. 2007. № 788. С. 59–64.
94. *Trivedi A., Ahmad I.* Genotoxicity of chrysotile asbestos on *Allium cepa* L. meristematic root tip cells. *Current Science.* 2013. V. 105. № 6. P. 781–786.
95. *Кравец Е. А., Михеев А. Н., Овсянникова Л. Г., Гродзинский Д. М.* Критический уровень радиационного повреждения апикальной меристемы корня и механизмы ее восстановления у *Pisum sativum*. *Цитологія і генетика.* 2011. Т. 4. № 1. С. 24–34.
96. *Maril L., Chiriak G.* The role of viral infection in inducing variability in virus-free progeny in tomato. *J. Integr. Plant. Biol.* 2009. V. 51 (5). P. 476–488.
97. *Монтвід П. Ю.* Вікова залежність перебігу мейозу у *Solanum anguivi* Lam., *Solanum marginatum* L. і міжвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. *Факторы экспериментальной эволюции организмов.* Киев: Логос, 2010. С. 406–411.
98. *Монтвід П. Ю., Самовол О. П., Мірошниченко В. П.* Перебіг мейозу у міжвидового гібрида F_1 *Lycopersicon esculentum* Mill.× ×*Lycopersicon chilense* Dun. *Цитологія і генетика.* 2011. № 2. С. 16–21.
99. *Кравец Е. А.* Цитомиксис, его природа, значение и цитологические последствия. *Цитология и генетика*. 2012. Т. 46. № 3. С. 75–85.
100. *Кравец Е. А.* Роль цитомиксиса и гаплонтного отбора в нормализации фертильности пыльцевых зерен *Hordeum distichum* после воздействия УФ-В-облучения. *Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів.* 2011. Т. 9. № 2. С. 217–226.
101. *Монтвід П. Ю.* Компенсаційний розподіл хіазм в межах репродуктивної системи гібридів F_1 *Solanum melongena* L. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 2006. Вип. 2. С. 61–65.
102. *Монтвід П. Ю.* Розподіл хіазм в мейоцитах поперекових секцій пиляка у дикорослих видів баклажана. *Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна*. *Серія Біологія*. 2010. Вип. 11. № 905. С. 105–111.

103. *Монтвід П. Ю.* Розподіл хіазм в межах пиляка у представників роду *Capsicum* L. *Цитологія і генетика.* 2009. № 3. С. 10–14.
104. *Монтвід П. Ю.* Мінливість частоти хіазм в межах пиляка у напівкультурних різновидів і дикорослих видів томата. *Вісник Харківського національного аграрного університету*. *Серія Біологія*. 2007. Вип. 1. С. 95–101.
105. *Sacata T., Higashitany A.* Male Sterility Accompanied with Abnormal Anther Development in Plants – Genes and Environmental Stress Reference to High Temperature Injury. *International J. Plant Developmental Biology.* 2008. V. 2. P. 42–51.
106. *Tadashi S., Higashitani A.* Male sterility accompanied with abnormal anther development in plants-genes and environmental stress with special reference to high temperature injuri. *International J. of Plant Biology.* 2008. V. 2. P. 42–51.
107. *Монтвід П. Ю.* Вікова залежність перебігу мейозу у міжвидового гібрида F_1 *Solanum linnaeum* L. × *Solanum incanum* L. *Цитологія і генетика.* 2011. № 5. С. 23–28.

Розділ 3

Мейоз у гібридів F_1 кавуна залежно від ступеня пристосованості в онтогенезі

На основі власних досліджень та з урахуванням попередніх робіт О. О. Жученком було сформульовано гіпотезу про буферну роль високої онтогенетичної пристосованості [1]. Згідно з цією гіпотезою генотипи з більшим потенціалом модифікаційної мінливості утворюють наступне покоління з меншим проявом рівня рекомбінаційної і спектра генотипної мінливості у змінних умовах середовища. Сформульована гіпотеза підтверджена на обмеженій кількості рослинних видів – кукурудзі [2], томаті, перці [3], баклажані [4]. Недостатньо вивченим залишається прояв цитогенетичних параметрів, що характеризують рекомбінацію. Так, частота і розподіл хіазм інтегрально характеризують рекомбінаційний процес, утворення обмінних порушень віддзеркалює точність процесу «розрив – з'єднання», а нетипових бівалентів – свідчить про зниження інтерференції обмінів [2, 5, 6]. Для успішного використання виявлених закономірностей у генетико-селекційних дослідженнях інших видів слід враховувати, що способи оцінювання за ступенем пристосованості в онтогенезі можуть відрізнятися.

Згідно з класичними поглядами для створення цінного вихідного матеріалу слід використовувати лише високогетерозисні гібриди F_1 або «геніальну зародкову плазму» [7]. Проте внаслідок дії механізмів генетичної адаптації не виключено утворення цінних генотипів у поколіннях саме низькопристосованих гетерозигот [8]. Виявлений ефект покладено в основу низки нетрадиційних методів, способів і біологічних прийомів оптимізації селекційного процесу [8]. Тому завданням було дослідження цитогенетичних особливостей гібридів F_1 кавуна з найбільшим та найменшим ступенем пристосованості в онтогенезі.

3.1. ВИБІР СХЕМИ РОЗМІЩЕННЯ РОСЛИН ГІБРИДІВ F_1 КАВУНА ДЛЯ АДЕКВАТНОГО ОЦІНЮВАННЯ ЗА СТУПЕНЕМ ОНТОГЕНЕТИЧНОЇ ПРИСТОСОВАНОСТІ

Для оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості гібридів F_1 кавуна потрібно було модифікувати методику, розроблену для овочевих пасльонових видів рослин [9]. Оскільки в її основу покладено конкуренцію рослин в умовах підвищеної густоти і зниженого вологозабезпечення (на рівні 45 % ПВ), змінам підлягали схема розміщення рослин та об'єм посудин Вагнера. На відміну від прототипу, була обрано гексагональну схему, що забезпечує однакове оточення для рослини кожної гібридної комбінації та майже однакові умови конкуренції порівняно з методом латинських квадратів [10].

Густоту, або відстань між рослинами, враховуючи більш інтенсивний розвиток кореневої системи, обирали на рівні 3×3 і 4×4 см, об'єм посудин – 5 і 8 л. Для підвищення точності досліду використовували гібриди на основі спільної материнської форми, проте в окремих випадках було зроблено спробу оцінити гібриди F_1 на основі різних материнських форм.

Таблиця 3.1. **Прояв ознак у рослин гібридів F_1 кавуна у посудинах Вагнера об'ємом 5 л за схеми розміщення 3×3 см** (2006 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	1,9	14,8	7,5	3,5	Середня
Фотон/Північне сяйво	1,3	13,5	5,0	0,5	Низька
Фотон/Огоньок	1,3	13,5	5,0	0,5	»
Фотон/Борчанський	2,3	13,3	4,8	1,0	Середня
Фотон/The sun	1,5	12,3	5,3	1,3	»
Фотон/Восход	2,0	19,8	9,3	6,8	»
Фотон/T.s-2	2,7	19,8	9,3	6,8	Висока
$НІР_{0,05}$	–	–	2,6	3,9	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	2,2	15,5	6,3	2,8	Середня
Оранж/Огоньок	2,8	32,3	12,5	7,3	Висока
Оранж/Sweet DH	2,1	16,0	7,0	3,5	Середня
Широнінський/Гібрид № 7	2,1	15,6	6,0	1,2	Низька
Огоньок/Форма 4 цл	1,8	24,2	8,0	5,6	Середня
Первачок/Широнінський	1,8	15,7	5,7	2,3	»
Гарний/F_2 (8562)	1,7	14,8	5,3	2,3	»
$НІР_{0,05}$	–	8,0	3,2	4,4	–

Як критерії оцінювання використовували ознаки вегетативної (маса та висота рослини, кількість листків) і генеративної (кількість пуп'янків) компонент (що характеризує дарвінівську пристосованість). Гібриди з найбільшими значеннями ідентифікували як високопристосовані, найменшими – як низькопристосовані.

Згідно з результатами досліджень при використанні обраних схем дослідження гібриди першого покоління вирізнялися різним проявом ознак. Так, за розміщення з густотою 3×3 см у посудинах 5 л як низькопристосовані ідентифіковано F_1 (Фотон/Північне сяйво) і (Фотон/Огоньок), (Широнінський/Гібрид № 7), високопристосовані – (Фотон/T.s-2) і (Фотон/Восход) (Оранж/Огоньок) (*табл. 3.1*). За використання обраної схеми відмінності між високо- та низькоадаптивними гетерозиготами або стандартним гібридом були достовірними, прояв ознак – зкорельованим. Зміна вектора пристосованості спостерігали при застосуванні вегетаційних посудин більшого об'єму (*табл. 3.2*).

Таблиця 3.2. **Прояв ознак у рослин гібридів F_1 кавуна у посудинах Вагнера об'ємом 8 л за схеми розміщення 3×3 см** (2006 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	2,1	25,0	6,0	2,3	Середня
Фотон/Північне сяйво	2,2	19,5	6,8	5,8	»
Фотон/Огоньок	2,4	18,5	5,6	3,0	»
Фотон/Борчанський	2,5	14,7	5,3	2,7	»
Фотон/The sun	2,6	26,0	5,9	4,7	»
Фотон/Восход	2,3	20,8	8,0	7,1	Висока
Фотон/T.s-2	2,0	18,2	5,2	1,2	Низька
$НІР_{0,05}$	–	–	–	3,3	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,9	24,5	11,0	8,5	Середня
Оранж/Огоньок	2,7	24,1	12,8	8,5	»
Оранж/Sweet DH	1,9	20,6	6,2	2,2	Низька
Широнінський/Гібрид № 7	3,5	33,0	13,0	9,2	Висока
Огоньок/Форма 4 цл	1,8	23,5	7,5	5,5	Середня
Первачок/Широнінський	1,4	12,3	5,8	2,8	»
Гарний/F_2 (8562)	1,7	14,7	5,3	2,3	»
$НІР_{0,05}$	1,5	11,0	3,2	4,8	–

Проте використання схеми 4×4 см за об'єму вегетаційних посудин 8 л було недоцільним через низьку кількість досліджуваних рослин та життєздатність. При розміщенні рослин у таких умовах зміна вектора пристосованості відбувалася також, але лише в окремих випадках підтверджено результати, одержані за вирощування рослин у посудинах об'ємом 5 л та густоті 3×3 см (*табл. 3.3*).

Паралельно було проведено аналіз даних вегетаційного досліду та результатів польового оцінювання. При порівнянні загальної і товарної врожайності, довжини вегетаційного періоду, стійкості проти фузаріозного в'янення у польових дослідах у відповідних гібридів з даними вегетаційного досліду виявлено достовірні позитивні кореляції: висота рослин (у жорстких умовах посудин Вагнера) – загальна продуктивність (маса плодів) на одній рослині r = 0,66±0,12,

Таблиця 3.3. **Прояв ознак у рослин гібридів F_1 кавуна у посудинах Вагнера об'ємом 8 л за схеми розміщення 4×4 см** (2006 р.)

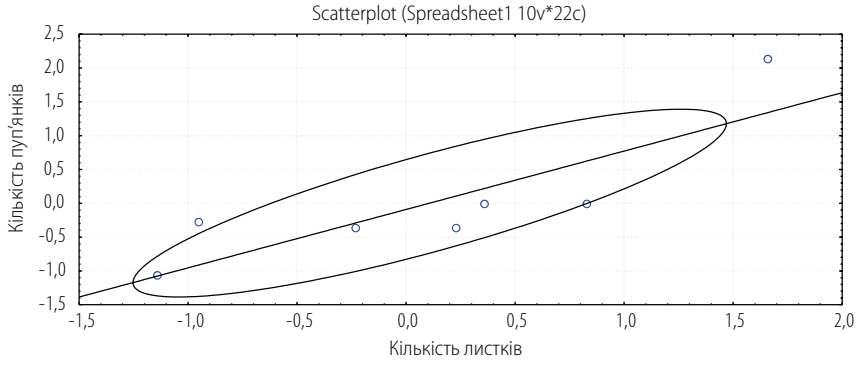
Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	4,2	27,0	7,8	9,7	Висока
Фотон/Північне сяйво	2,5	18,6	3,2	3,0	Низька
Фотон/Огоньок	2,7	26,5	12,0	8,8	Середня
Фотон/Борчанський	3,9	18,9	5,6	5,1	»
Фотон/The sun	2,9	25,0	7,0	5,4	»
Фотон/Восход	2,6	26,8	9,0	6,8	»
Фотон/T.s-2	2,9	28,2	10,5	11,8	Висока
$НІР_{0,05}$	–	–	5,6	–	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	1,6	19,7	5,0	4,7	Низька
Оранж/Огоньок	2,3	20,0	5,0	2,0	»
Оранж/Sweet DH	3,7	31,0	8,0	2,5	Середня
Широнінський/Гібрид № 7	5,4	39,5	11,5	8,5	Висока
Огоньок/Форма 4 цл	2,4	39,0	9,0	4,0	Середня
Первачок/ Широнінський	2,9	19,5	6,5	4,5	»
Гарний/F_2 (8562)	2,5	16,0	6,0	3,3	»
$НІР_{0,05}$	1,4	14,6	–	3,7	–

кількість листків (у жорстких умовах посудин Вагнера) – загальна продуктивність (маса плодів на одній рослині) r = 0,63±0,14, кількість пуп'янків (у жорстких умовах посудин Вагнера) – загальна продуктивність (маса плодів) на одній рослині r = 0,70±0,14, висота рослин (у жорстких умовах посудин Вагнера) – товарна продуктивність (маса товарних плодів) однієї рослини r = 0,76±0,14, кількість листків (у жорстких умовах посудин Вагнера) – товарна продуктивність (маса товарних плодів) на одній рослині r = 0,80±0,15, кількість пуп'янків (в жорстких умовах посудин Вагнера) – товарна продуктивність (маса товарних плодів) на одній рослині r = 0,80±0,15 [11]. Достовірні зв'язки встановлено саме для схеми 3×3 см з об'ємом ґрунту 5 л. Крім того, в таких умовах ознаки гібридних рослин тісно корелювали між собою порівняно з іншими схемами. Вони були позитивними, становили від 0,37 до 0,67, у більшості випадків достовірно перевищували значення коефіцієнтів кореляцій для інших схем. Отже, крім ідентифікації наборів гібридів першого покоління за ступенем конкурентоспроможності в онтогенезі, оцінювання в умовах зниженого вологозабезпечення доцільно застосовувати для попереднього добору ранньостиглих гібридів F_1 кавуна з метою зменшення обсягів подальших польових досліджень.

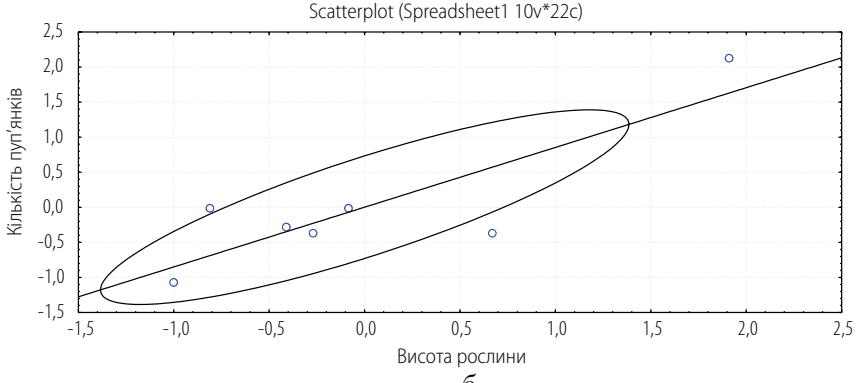
Зазначене підтверджується також на основі методу модулів функціонального простору ознак. На рис. 3.1 у середині овалу незалежно від розташування лінії регресії знаходяться зразки з проявом нормованих ознак, які характеризуються адаптивною нормою.

У правому верхньому куті (сектор «Б») кожного з двох графіків знаходиться точка, яка відповідає гібриду з високою онтогенетичною пристосованістю. Таке розташування свідчить про пропорційний тип мікропроцесу (утворення макроознаки «онтогенетична пристосованість») та вихід за межі адаптивної норми, тобто нададаптивність. Для прикладу наводимо модулі функціональних просторів ознак «кількість пуп'янків – кількість листків» і «кількість пуп'янків – висота рослини» для одного з наборів гібридів кавуна (рис. 3.1).

У 2007 р. зроблено спробу обліку чоловічих і жіночих квіток у рослин F_1 кавуна для уточнення генеративної компоненти пристосованості. З'ясувалося, що в окремих випадках ця ознака може бути використана як допоміжна, оскільки іноді високопристосовані комбінації мають більшу кількість жіночих квіток порівняно з іншими.



а



б

Рис. 3.1. **Метрики функціонального простору модулів ознак «кількість листків – кількість пуп'янків»** (*а*) **і «кількість пуп'янків – висота рослини»** (*б*) **для набору із 7 гібридів F_1 кавуна**

Крім того, формування жіночих квіток водночас із чоловічими відбувалося не для кожної комбінації і навіть не кожного року. У 2007 р. як високопристосовані ідентифіковано гібриди F_1 (Чорногорець/F_1 Лінія ms), (Чорногорець/Lubenica ns 44) і (Гарний/Чорногорець), низькоадаптивні – (Чорногорець/Огоньок), (Гарний/Орфей) і (Гарний/Лінія ms) (*табл. 3.4*).

Доцільність використання схем, застосованих у 2006 і 2007 рр., підтверджено для ідентифікації гібридів з різним ступенем адаптивності в онтогенезі упродовж наступних років. Так, у 2008 р. високо-

Таблиця 3.4. **Результати оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,5	14,5	2,2	0,8	Середня
Чорногорець/Chocolike WR-65	4,0	15,2	2,9	3,4	»
Чорногорець/Лінія ms	4,5	17,5	3,7	4,0	Висока
Чорногорець/Огоньок	3,8	11,8	1,2	0,3	Низька
Чорногорець/Місцевий (Хакасія)	3,5	15,0	2,6	3,0	Середня
Чорногорець/Sugar baby	4,0	19,0	5,2	4,0	Висока
Чорногорець/Lubenica ns 44	4,0	20,0	4,3	3,8	»
$НІР_{0,05}$	–	3,6	1,9	–	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,5	14,5	2,2	0,8	Середня
Гарний/Worten delight	3,5	14,3	1,4	0,8	»
Гарний/Орфей	3,0	14,2	1,1	0,4	Низька
Гарний/Лінія ms	3,2	13,0	1,5	0,3	»
Гарний/Jatum	3,3	15,7	1,8	1,0	Середня
Гарний/Чорногорець	4,0	16,3	2,6	2,5	Висока
Гарний/Sugar baby	4,0	13,5	2,0	1,1	Середня
$НІР_{0,05}$	–	–	–	1,4	–

пристосованими F_1 були (Чорногорець/Борчанський), (Огоньок/Форма 4 цл), а низькопристосованими – (Чорногорець/Биковський), (Чорногорець/Зоряний), (Огоньок/№ 5 F_1) (*табл. 3.5*).

У 2009 р. високоадаптивними були F_1 (Гарний/Орфей) і (Чорногорець/Первачок), (Чорногорець/Sugar baby), а низькоадаптивними – (Гарний/Грибовський) і (Чорногорець/№ 5) (*табл. 3.6*).

Варто зазначити, що в цьому і наступних роках для другого набору гібридів було використано гібриди, одержані на основі різних материнських форм. Серед них у 2010 р. високопристосованими до умов посудин Вагнера був гібрид F_1 (Lubenica 44/Гарний), низькопристосованим – ((Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський) (*табл. 3.7*).

Для набору на основі спільної материнської форми високопристосованим був F_1 (Огоньок/№ 5), низькопристосованим – (Огоньок/Чорногорець).

Таблиця 3.5. **Результати оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	4,0	10,6	3,6	3,6	Середня
Чорногорець/№ 5 F_1	5,3	8,2	4,2	9,8	»
Чорногорець/Борчанський	4,4	16,6	5,2	15,2	Висока
Чорногорець/Місцевий (Хакасія)	3,3	9,8	3,8	5,2	Середня
Чорногорець/Биковський	3,5	8,8	3,6	2,2	Низька
Чорногорець/Зоряний	3,1	9,6	3,8	1,6	»
Чорногорець/Лінія ms	4,2	9,8	3,8	4,0	Середня
$НІР_{0,05}$	–	3,0	–	3,3	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,3	10,4	4,2	2,6	Середня
Огоньок/Пастушок	2,6	12,6	4,2	6,4	»
Огоньок/Борчанський	3,3	11,4	4,2	4,8	»
Огоньок/Чорногорець	2,8	8,8	4,0	9,8	»
Огоньок/№ 5 F_1	3,7	6,8	3,2	0,6	Низька
Огоньок/Форма 4 цл	3,6	14,8	4,6	16,2	Висока
Огоньок/Восход	3,0	11,2	4,0	6,0	Середня
$НІР_{0,05}$	–	4,9	–	6,1	–

Таблиця 3.6. **Результати оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	4,0	22,8	3,8	3,2	Середня
Гарний/Орфей	5,3	25,1	4,6	7,1	Висока
Гарний/Чорногорець	4,4	23,8	4,0	3,2	Середня
Гарний/Warthen delight	3,3	22,3	3,8	3,8	»
Гарний/Jatum	3,5	23,0	4,3	3,8	»
Гарний/Грибовський	3,1	22,0	3,4	2,1	Низька
Гарний/Charleston grow	4,2	22,7	3,5	3,3	Середня
$НІР_{0,05}$	–	–	0,9	–	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,3	19,4	2,7	1,7	Середня
Чорногорець/Огоньок	2,6	20,2	3,0	2,2	»
Чорногорець/Первачок	3,3	22,7	3,8	4,7	Висока
Чорногорець/№ 5 F_1	2,8	20,4	2,8	1,2	Низька
Чорногорець/Sugar baby	3,7	22,2	3,5	3,2	Висока
Чорногорець/Лінія ms	3,6	19,0	3,2	2,6	Середня
Чорногорець/Гарний	3,0	19,4	3,5	1,6	»
$НІР_{0,05}$	–	–	–	1,4	–

Таблиця 3.7. **Результати оцінювання за ступенем онтогенетичної пристосованості** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Маса рослини, г	Висота рослини, см	Кількість, шт.		Пристосованість
			листків	пуп'янків	
Перший набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	3,7	27,6	3,6	4,8	Середня
Огоньок/Форма 4 цл	3,2	27,8	3,4	6,0	»
Огоньок/Борчанський	3,7	28,3	3,3	4,7	»
Огоньок/Пастушок	4,4	29,4	3,6	3,2	»
Огоньок/Чорногорець	3,4	22,0	3,2	2,4	Низька
Огоньок/№ 5 F_1	5,2	31,8	4,2	10,2	Висока
Огоньок/Восход	3,8	25,8	3,8	4,2	Середня
$НІР_{0,05}$	0,8	4,0	–	2,5	–
Другий набір гібридів F_1					
Обрій (стандарт)	4,6	28,0	3,6	4,6	Висока
(Lubenica 44/Лінія ms)/ Широнінський	2,4	14,2	3,0	0,6	Низька
Lubenica 44/Гарний	3,7	24,8	3,2	4,1	Висока
Lubenica 44/Лінія ms	3,6	24,4	3,2	1,8	Середня
Lubenica 44/Широнінський	2,8	26,6	3,8	2,8	»
ГА 48/Борчанський	2,8	23,8	3,8	3,2	»
ГА 48/Широнінський	3,0	23,2	3,4	2,8	»
$НІР_{0,05}$	–	6,3	–	–	–

Таким чином, для адекватного оцінювання гетерозигот F_1 кавуна оптимальною схемою є розміщення рослин гексагональним способом у посудинах Вагнера об'ємом 5 л із густотою 3×3 см.

3.2. РОЗПОДІЛ ХІАЗМ У МЕЖАХ ПИЛЯКА У ГІБРИДІВ F_1 КАВУНА З РІЗНОЮ ОНТОГЕНЕТИЧНОЮ ПРИСТОСОВАНІСТЮ

Розподіл хіазм у межах пиляка у кавуна залежав від пристосованості в онтогенезі [12]. Так, частота інтерстиціальних хіазм у високопристосованих гібридів у 2008 р. не знижувалася від його апікальної частини до основи (*табл. 3.8*).

У профазі утворювалося 11 бівалентів. Зниження сумарної частоти хіазм від апікальної до базальної секції відбувалося у рослин

Таблиця 3.8. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з високою онтогенетичною пристосованістю** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Чорногорець/ Борчанський	Контроль	В	1,17	14,29	0,12
		С	2,75*	13,38*	0,12
		О	1,75	12,50*	0,12
	Дослід	В	1,24	14,17	0,23
		С	2,88*	13,38*	0,13*
		О	2,13*#	12,75*	0,25*#
Огоньок/ Форма 4 цл	Контроль	В	1,80	12,0	0,10
		С	1,80	12,80*	0,20*
		О	1,60	13,20*	0,10
	Дослід	В	1,90	12,40	0,20#
		С	2,10 #	13,0*	0,20
		О	1,90	13,30*	0,10*

* У цій і *табл. 3.9–3.13* відмінності між цією та апікальною секціями, # від контролю достовірні при $p<0,05$. В – верхівка; С – середина; О – основа.

F_1 (Чорногорець/Борчанський) незалежно від умов. У рослин другої комбінації виявлено протилежний ефект. Для низькопристосованих гетерозигот спостерігали інші закономірності. У гібридів F_1 (Чорногорець×Биковський) і (Огоньок/№ 5 F_1) відбувалося зниження частоти інтерстиціальних хіазм у районі основи пиляка (*табл. 3.9*). У всіх без винятку випадках виявлено градієнт з сумарної частоти хіазм (зменшення у напрямі від вільного кінця до основи) та кількості нетипових бівалентів. За несприятливих умов частота інтерстиціальних хіазм і сумарна у низькоадаптивних гетерозигот F_1 на відміну від високоадаптивних, як правило, в апікальній та медіальній зонах пиляка зростала.

Прояв градієнта з частоти хіазм (максимальні його значення у межах вільного кінця) виявлено й у 2009 р. досліджень (*табл. 3.10*). В усіх без винятку випадках мав місце градієнт як сумарної частоти хіазм, так і кількості нетипових бівалентів (зменшення у напрямі від вільного кінця до основи). На відміну від високоадаптивних гетерозигот F_1 у низькоадаптованих за несприятливих умов вирощування як сумарна частота хіазм, так і частота інтерстиціальних хіазм мала тенденцію до зростання в апікальній та медіальній зонах.

Таблиця 3.9. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з низькою онтогенетичною пристосованістю** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Чорногорець/ Биковський	Контроль	В	2,20	13,93	0,24
		С	1,96*	13,03*	0,07*
		О	1,25*	12,77*	0,03*
	Дослід	В	2,86#	14,82#	0,44#
		С	2,37*#	13,59*#	0,14*
		О	1,16*	12,45*#	0,03*
Чорногорець/ Зоряний	Контроль	В	2,72	14,82	0,40
		С	2,60	12,53*	0,13*
		О	2,75	13,05*	0,05*
	Дослід	В	3,19	15,46#	0,55
		С	2,73	13,26*#	0,26*
		О	2,85	13,40*#	0,05*
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	В	2,85	14,15	0,30
		С	2,91	12,58*	0,08*
		О	2,31*	12,31*	0,04*
	Дослід	В	3,15#	15,65#	0,35*
		С	3,66*#	13,75*#	0,17*
		О	2,41*	12,68*#	0,09*

Таблиця 3.10. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з високою онтогенетичною пристосованістю** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Гарний/Орфей	Контроль	В	2,56	13,0	0
		С	2,13*	12,43*	0
		О	1,76*	12,10*	0
	Дослід	В	2,38	13,0	0,03
		С	2,62	12,79	0,26
		О	2,19*#	12,16*	0
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	В	2,72	13,46	0
		С	2,56	12,73*	0
		О	2,33*	12,43*	0
	Дослід	В	2,90	13,33	0,03
		С	2,33*	12,60*	0,23
		О	2,54*	12,74*	0

Незважаючи на ступінь онтогенетичної пристосованості, чіткі відмінності між верхівкою та іншими секціями цієї структури простежувалися за несприятливих умов, особливо за частотою інтерстиціальних хіазм; за кількістю нетипових біваленів такий ефект виявлено у F_1 (Чорногорець/№ 5 F_1) (*табл. 3.11*).

Таблиця 3.11. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з низькою онтогенетичною пристосованістю** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових біваленів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Чорногорець/ № 5 F_1	Контроль	В	2,50	13,22	0,07
		С	2,36	12,97*	0*
		О	1,90*	12,76*	0*
	Дослід	В	3,31#	14,89#	0,17#
		С	2,93*#	13,72*#	0,07*
		О	2,64*#	13,71*#	0*
Гарний/ Грибовський	Контроль	В	3,36	14,13	0,10
		С	2,13*	12,76*	0,03
		О	2,26*	12,36*	0
	Дослід	В	3,57	15,26#	0,17
		С	2,43*	12,80*	0
		О	2,42*	12,33*	0

За сумарною частотою хіазм достовірні відмінності були у варіанті досліду незалежно від комбінації, контролю – у гібридних рослин (Чорногорець/№ 5 F_1).

У 2010 р. у нададаптивної категорії F_1 нетипові біваленти були відсутніми. Зниження частоти інтерстиціальних хіазм спостерігалися лише у гібрида (Огоньок/№ 5 F_1) у досліді.

Градієнт із сумарної частоти хіазм існував у обох гібридів першого покоління в оптимальних і несприятливих умовах (*табл. 3.12*). У низькопристосованих гібридів F_1 прояв такого градієнта спостерігали незалежно від умов вирощування (*табл. 3.13*). Загалом аналогічний ефект, за винятком варіанта контролю, у рослин F_1 (Огоньок/ Чорногорець), установлено для інтерстиціальних хіазм. У досліді в цього гібрида частота нетипових біваленів достовірно зменшувалася від вільного кінця пиляка до його основи. Отже, у високопристо-

Таблиця 3.12. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з високою онтогенетичною пристосованістю** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових біваленів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	В	2,0	14,0	0
		С	2,19	14,65*	0
		О	2,45*	12,51*	0
	Дослід	В	2,84#	15,0#	0
		С	2,12*	14,25*#	0
		О	2,22*#	14,0*#	0
Lubenica 44/ Гарний	Контроль	В	3,12	15,58	0
		С	2,87	14,73*	0
		О	2,69	14,25*	0
	Дослід	В	2,56	14,48#	0
		С	2,43	14,0*#	0
		О	2,98	14,28*	0

Таблиця 3.13. **Прояв частоти хіазм у межах пиляка у гібридів F_1 кавуна з низькою онтогенетичною пристосованістю** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Зона пиляка	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових біваленів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Огоньок/ Чорногорець	Контроль	В	2,61	15,36	0
		С	2,45	14,47*	0
		О	2,14	14,36*	0
	Дослід	В	4,25#	16,80#	0,25
		С	2,73*#	15,63*#	0,06
		О	2,69*#	15,17*#	0,04
(Lubenica 44/ Лінія ms)/ Широнінський	Контроль	В	4,21	15,13	0,15
		С	2,19*	14,76*	0,01
		О	2,09*	13,84*	0
	Дослід	В	4,94#	16,26#	0,09
		С	3,28*#	16,0*#	0
		О	3,36*#	14,33*#	0

сованих гетерозигот на відміну від низькопристосованих градієнт із сумарної частоти хіазм, частоти інтерстиціальних хіазм і нетипових біваленів часто був відсутнім, а нетипові біваленти в окремих варіантах не утворювалися взагалі (рис. 3.2).

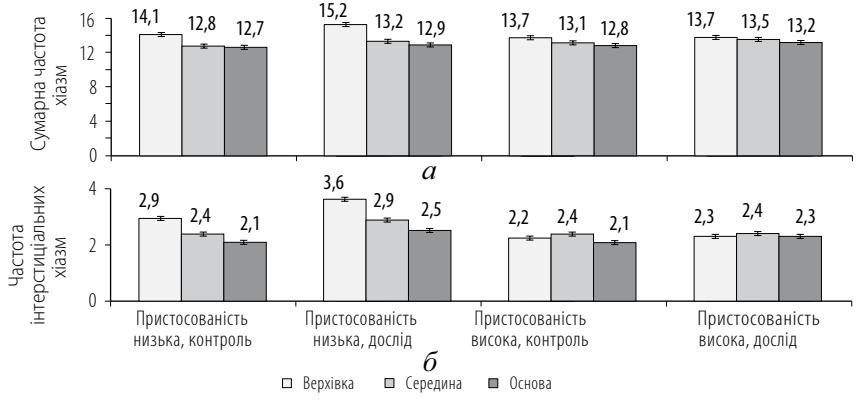


Рис. 3.2. **Сумарна частота хіазм** (*а*) **та частота інтерстиціальних хіазм** (*б*) **у мейоцитах поперекових секцій пиляка у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю** (2008–2010 рр.)

Виявлені закономірності в цілому добре узгоджуються з даними, отриманими раніше для баклажана – виду з іншим типом запилення [7], і пояснюються, не виключено, зв'язком частоти інтерстиціальних хіазм та нетипових бівалентів із утворенням нетрадиційних рекомбінантів [13], що може бути додатковим механізмом генетичної адаптації. Кавун є перехреснозапильним видом, а відтак у процесі генетичної адаптації провідна роль належить вільному комбінуванню генів [14]. За несприятливих умов не виключена загибель значної частки пилку в зоні вільного кінця пиляка, що обмежує зайве розсіювання потенційної мінливості.

3.3. Розподіл хіазм за ярусами репродуктивних органів у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю

Залежність частоти хіазм від ярусу вертикальної закладки генеративних органів (чоловічих пуп'янків) чітко простежувалася у рослин низькопристосованих гібридів, особливо за несприятливих умов (*табл. 3.14*) [15].

Так, для комбінації (Чорногорець/Огоньок) на контролі максимальна сумарна частота хіазм була у межах пуп'янків другого ярусу, за несприятливих умов простежувалося чітке зниження цього по-

Таблиця 3.14. **Розподіл хіазм за ярусами вертикальної закладки чоловічих пуп'янків у гібридів F_1 кавуна з низькою онтогенетичною пристосованістю** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Ярус	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Чорногорець/ Огоньок	Контроль	1	0,89	12,68	0
		2	1,71*	13,56*	0
		3	1,0	12,85	0
		4	1,08	12,89	0
		5	0,94	12,11*	0
	Дослід	1	3,26#	15,27#	0
		2	2,08*#	14,0*	0
		3	4,11*#	12,17*#	0
		4	1,49*#	12,0*#	0
		5	0,88*	11,29*#	0
Гарний/ Орфей	Контроль	1	2,26	12,87	0
		2	1,57*	12,49*	0
		3	1,49*	12,10*	0,05*
		4	1,73*	12,22*	0
		5	1,66*	12,16*	0
	Дослід	1	2,97#	14,35#	0,17#
		2	2,11*#	12,39*#	0*
		3	2,25*#	12,0*	0*#
		4	2,0*#	11,45*	0,07*#
		5	1,83*#	11,29*#	0,03#

* У цій і *табл. 3.15–3.17* відмінності між цим і першим ярусом, # від контролю достовірні при $p<0,05$.

казника зі збільшенням ярусу. Подібний ефект виявлено для іншого низькопристосованого гібрида (*табл. 3.15*).

Так, для комбінації (Чорногорець/Лінія ms) відмінності на контролі були достовірними між першим та третім–п'ятим пуп'янками, проте у досліді максимальні значення частоти хіазм спостерігалися у межах пуп'янків другого і третього ярусів. Подібні закономірності виявлено для інших високопристосованих F_1. Виявлена залежність у цілому простежувалася й у 2009 р. (*табл. 3.16*).

Проте закономірні зміни досліджуваних параметрів залежно від ярусу у F_1 (Чорногорець/Лінія ms) і (Чорногорець/Sugar baby) відсутні. У іншого низькопристосованого гібрида зниження частоти

Таблиця 3.15. **Розподіл хіазм за ярусами вертикальної закладки чоловічих пуп'янків у гібридів F_1 кавуна з високою онтогенетичною пристосованістю** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Ярус	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Чорногорець/ Лінія ms	Контроль	1	1,86	13,0	0
		2	1,69	13,11	0
		3	1,95	12,25*	0
		4	2,89*	11,87*	0
		5	1,12*	11,99*	0
	Дослід	1	1,99	12,82	0
		2	2,87*#	14,17*#	0
		3	2,40*#	13,80*#	0
		4	2,0#	11,24*#	0
		5	1,17*	11,45*#	0
Гарний/ Чорногорець	Контроль	1	1,44	11,97	0
		2	1,59	11,85	0
		3	2,04*	12,66*	0
		4	2,0*	13,05*	0
		5	1,68*	11,41*	0
	Дослід	1	1,67#	11,56	0
		2	3,09*#	13,55*#	0,11
		3	2,0*	12,0*#	0
		4	2,11*	12,24*#	0
		5	1,78	11,49	0

Таблиця 3.16. **Прояв частоти хіазм у межах пуп'янків першого і четвертого ярусів вертикальної закладки на рослині у гібридів F_1 кавуна** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Ярус	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
1	2	3	4	5	6
Онтогенетична пристосованість низька					
Чорногорець/ № 5 F_1	Контроль	1	2,22	12,96	0,02
		4	1,51*	12,40*	0,04
	Дослід	1	2,92#	14,11#	0,08
		4	2,20*#	12,20*#	0
Чорногорець/ Лінія ms	Контроль	1	2,58	13,10	0,04
		4	1,89	12,60	0
	Дослід	1	2,86	13,12	0,06
		4	2,58	13,11	0,04

Закінчення табл. 3.16

1	2	3	4	5	6
Онтогенетична пристосованість висока					
Гарний/ Орфей	Контроль	1	2,15	12,51	0
		4	2,09	12,07	0
	Дослід	1	2,40	12,66	0,10
		4	2,31	12,15*	0
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	1	2,50	12,88	0
		4	1,98	12,90	0
	Дослід	1	2,59	12,88	0,09
		4	2,20	12,66	0,02

хіазм спостерігали незалежно від умов, високопристосованого – у досліді. Відмінності за сумарною частотою хіазм за ярусами у низькопристосованих гібридів зберігалися й у 2010 р. (*табл. 3.17*). Для інтерстиціальних хіазм такий градієнт виявлено за вирощування у посудинах Вагнера ((Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський). Відмін-

Таблиця 3.17. **Прояв частоти хіазм у межах пуп'янків першого і четвертого ярусів вертикальної закладки на рослині у гібридів F_1 кавуна** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Ярус	Частота хіазм на мейоцит		Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			інтерстиціальних	сумарна	
Онтогенетична пристосованість низька					
Огоньок/ Чорногорець	Контроль	1	2,40	14,73	0
		4	2,98	14,12*#	0
	Дослід	1	3,22	15,87	0,12
		4	2,37	15,01*#	0
(Lubenica 44/ Лінія ms)/ Широнінський	Контроль	1	2,83	14,58	0,05
		4	2,29*	13,77*#	0
	Дослід	1	3,86#	15,53	0,03
		4	2,12*	14,44*#	0
Онтогенетична пристосованість висока					
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	1	2,21	13,72	0
		4	2,03	14,33*	0
	Дослід	1	2,39	14,42*#	0
		4	2,27	14,0#	0
Lubenica 44/ Гарний	Контроль	1	2,89	14,85	0
		4	2,17	14,04*	0
	Дослід	1	2,66	14,25#	0
		4	2,47	14,37#	0

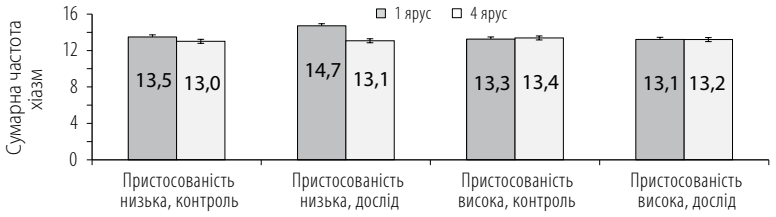


Рис. 3.3. **Розподіл хіазм за генеративними ярусами у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю** (2007–2010 рр.)

ності за проявом нетипових бівалентів були відсутніми. Аналогічні закономірності у високопристосованих гетерозигот спостерігали лише у F_1 (Lubenica 44/Гарний) у варіанті контролю та (Огоньок/№ 5 F_1) – досліду.

Отже, зниження цитологічних параметрів, що характеризують процес рекомбінації, у межах генеративних ярусів вірогідне у гібридів F_1 кавуна незалежно від ступеня пристосованості, проте у низькоадаптивних F_1 такий градієнт існує в більшої частини варіантів, особливо за несприятливих умов (рис. 3.3).

3.4. ПОРУШЕННЯ МЕЙОЗУ У ГІБРИДІВ F_1 КАВУНА ЗАЛЕЖНО ВІД СТУПЕНЯ ОНТОГЕНЕТИЧНОЇ ПРИСТОСОВАНОСТІ

Іншим параметром, що характеризує перебіг мейозу, слугує прояв та частота порушень. Причиною їх утворення є, з одного боку, аномалії під час утворення веретена поділу, а з другого – хромосомні (хроматидні) мутації, а також (для так званих обмінних порушень) – зміни нормального перебігу процесу «розрив – з'єднання» під час кросинговеру [16].

У 2007 р. для низькопристосованих гібридів, на відміну від частини високопристосованих, були наявні викиди хромосом у метафазі I незалежно від умов вирощування (*табл. 3.18*). Закономірним було також збільшення частоти мостів, а для гібрида F_1 (Гарний/Орфей) – і фрагментів за несприятливих умов. Як наслідок, зростав відсоток мікроядер. У високоадаптивних гетерозигот частота викидів хромосомного матеріалу зростала за впливу підвищеної густоти та зниженого вологозабезпечення лише у F_1 (Чорногорець/Sugar baby). В

Таблиця 3.18. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій I поділу** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадії							
		метафази I		анафази I				телофази I	
		n	викидів хромосом	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Чорногорець/ Огоньок	Контроль	200	1,0	100	0	1,0	0	100	1,0
	Дослід	100	1,0	200	1,5*	1,0	0,50*	100	3,0*
Гарний/ Орфей	Контроль	200	1,0	100	1,0	0	0	200	1,5
	Дослід	300	1,66	300	3,0*	0,33*	0,33*	100	4,0*
Онтогенетична пристосованість висока									
Чорногорець/ Лінія ms	Контроль	200	1,0	100	0	2,0	2,0	100	3,0
	Дослід	100	1,0	100	1,0*	1,0*	1,0	100	4,0
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	100	0	100	0	1,0	1,0	200	2,0
	Дослід	200	0,50*	200	0,5*	0,5	0	200	1,5
Гарний/ Чорногорець	Контроль	100	0	100	1,0	0	1,0	200	0,5
	Дослід	100	0	100	1,0	1,0*	1,0	100	1,0*

* У цій і *табл. 3.19* відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

мейозі іншого гібрида – F_1 (Гарний/Чорногорець) – такі порушення були відсутніми взагалі, у F_1 (Чорногорець/Лінія ms) їх частота не залежала від умов.

Як наслідок, у інадаптивних гетерозигот, на відміну від високопристосованих (за винятком рослин комбінації схрещування (Гарний/Чорногорець)), у 2007 р. істотно зростала частота мікроядер за вплив у несприятливих чинників. Таким чином, дані цього року свідчать про більшу чутливість веретена поділу та кросинговеру низькопристосованих гібридів до несприятливих умов підвищеної густоти та зниженого вологозабезпечення порівняно з високопристосованими, про що свідчить в окремих випадках викидів хромосом у метафазі I утворення мостів у анафазі I. Подібна залежність частоти порушень від ступеня пристосованості була закономірною і для II поділу. Так, зміни відсотка викидів хромосом у II поділі були аналогічні порівняно з I (*табл. 3.19*).

Закономірні зміни стосувалися і частоти мостів в анафазі II – збільшення їх кількості за несприятливих умов спостерігали у обох низькопристосованих F_1. Проте частота фрагментів у гібрида F_1 (Чорногорець/Огоньок) не змінювалася, а у F_1 (Гарний/Орфей) за не-

Таблиця 3.19. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій II поділу** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадії							
		метафази II		анафази II				телофази II	
		n	викидів хромосом	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Чорногорець/ Огоньок	Контроль	200	0,5	100	0	1,0	0	200	0,50
	Дослід	100	1,0*	100	1,0*	1,0	0	200	1,0*
Гарний/ Орфей	Контроль	100	1,0	100	0	1,0*	0	300	0,33
	Дослід	100	2,0*	100	1,0*	0	1,0*	200	1,66*
Онтогенетична пристосованість висока									
Чорногорець/ Лінія ms	Контроль	200	0,50	100	0	0	0	300	0,33
	Дослід	200	0,50	100	1,0*	0	0	300	0,66*
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	100	1,0	200	3,0*	0,5*	2,0*	100	2,0*
	Дослід	100	1,0	100	1,0	0	1,0	200	0,50
Гарний/ Чорногорець	Контроль	100	2,0*	100	0	0	0	200	0
	Дослід	100	1,0	100	0	2,0*	0	200	1,0*

сприятливих умов вони були відсутніми взагалі, що було характерним також для досліджених високоадаптивних гібридів. Утворення відставань хромосом на екваторі виявлено лише у двох гібридів, зростання частоти цього порушення за несприятливих умов спостерігали у рослин комбінації (Гарний/Орфей) (пристосованість низька), зниження – (Чорногорець/Sugar baby) (пристосованість висока). Загалом для низькопристосованих гібридів закономірним було збільшення середньої частоти порушень для I і II поділів за несприятливих умов, причому майже втричі. Зниження відсотка порушень у II поділі спостерігалося у варіантах контролю та досліду (*табл. 3.20*).

Частота і динаміка аномалій мейозу в 2008 р. в цілому узгоджувалася з результатами попереднього року, проте мали свої особливості. Так, достовірне збільшення відсотка викидів хромосом спостерігали лише у одного із трьох низькопристосованих гібридів F_1 (*табл. 3.21*).

Аналогічні зміни частоти мостів і фрагментів виявлено відповідно у двох із трьох інадаптивних гібридів, відставань – у рослин F_1 (Чорногорець/Зоряний) і (Огоньок/№ 5 F_1). Як наслідок, в умовах підвищеної густоти і зниженого вологозабезпечення зростала частка мікроядер (у гібридів (Чорногорець/Биковський) і (Чорногорець/

Таблиця 3.20. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю у I, II поділах і середньозважена для I і II поділів** (2007 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Кількість порушень (%) на стадіях					
		I поділу		II поділу		I та II поділів	
		n	порушень	n	порушень	n	порушень
Онтогенетична пристосованість низька							
Чорногорець/Огоньок	Контроль	400	1,0	500	0,60	900	0,78
	Дослід	400	2,25*	400	1,25#	800	1,75*
Гарний/Орфей	Контроль	500	1,25	500	0,60	1000	0,90
	Дослід	700	2,86*	400	1,75*#	1100	2,45*
Онтогенетична пристосованість висока							
Чорногорець/Лінія ms	Контроль	400	2,0	600	0,33#	1000	1,0
	Дослід	300	2,66	600	0,66#	900	1,33
Чорногорець/Sugar baby	Контроль	400	1,0	400	3,50#	800	1,75*
	Дослід	600	1,0	400	1,0*	1000	1,0
Гарний/Чорногорець	Контроль	400	0,75	400	0,50	800	0,63
	Дослід	300	1,25	400	1,25	700	1,29*

* Відмінності між контролем та дослідом, # між I і II поділами достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 3.21. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій I поділу** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадіях							
		метафази I		анафази I				телофази I	
		n	викидів	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Чорногорець/ Биковський	Контроль	200	0,5	100	0	0	0	100	1,0
	Дослід	100	1,0*	200	1,50*	1,0*	0	100	2,0*
Чорногорець/ Зоряний	Контроль	200	1,0	200	1,0	0	0	100	1,0
	Дослід	200	1,5	200	1,0	0,5*	0,5*	100	2,0*
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	100	1,0	200	0,5	0	0	100	1,0
	Дослід	100	1,0	100	2,0*	1,0*	1,0*	100	1,0
Онтогенетична пристосованість висока									
Чорногорець/ Борчанський	Контроль	200	1,0*	100	1,0	0	1,0	100	1,0*
	Дослід	100	0	100	1,0	0	1,0	100	0
Огоньок/ форма 4 цл	Контроль	100	0	100	0	1,0	0	200	0,5
	Дослід	200	0,5*	200	0,5*	1,0	1,0*	200	0,5

* У цій і *табл. 3.22* відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

Зоряний). Зміни частоти порушень у високопристосованих F_1 часто мали протилежний характер. Так, у рослин F_1 (Чорногорець/Борчанський) частка викидів і мікроядер знижувалася за несприятливих умов, у F_1 (Огоньок/Форма 4 цл), навпаки, відсоток викидів, мостів і відставань зростав.

У II поділі встановлені тенденції в цілому зберігалися (*табл. 3.22*).

Частота забігань в умовах конкуренції зростала у низькоадаптивних гібридів F_1 (Чорногорець/Биковський) і (Огоньок/№ 5 F_1), мостів – (Чорногорець/Биковський), фрагментів – (Чорногорець/Зоряний) і (Огоньок/№ 5 F_1), відставань – (Чорногорець/Зоряний), мікроядер – (Чорногорець/Биковський) і (Чорногорець/Зоряний). У високопристосованих F_1 за впливу зниженого вологозабезпечення і підвищеної густоти кількість таких ефектів була значно меншою – зростав відсоток викидів і фрагментів у гібрида (Чорногорець/Борчанський), мікроядер – (Огоньок/Форма 4 цл), проте у останнього гібрида частка таких аберацій збільшувалася, навпаки, в оптимальних умовах. Як наслідок, у інадаптивних гібридів у середньому для окремих поділів і в сумі частота порушень за несприятливих умов була істотно більшою (*табл. 3.23*).

Таблиця 3.22. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій II поділу** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадії							
		метафази II		анафази II				телофази II	
		n	викидів	N	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Чорногорець/ Биковський	Контроль	100	0	100	0	1,0	0	200	1,0
	Дослід	100	2,0*	100	2,0*	1,0	0	200	3,0*
Чорногорець/ Зоряний	Контроль	100	1,0	100	0	0	0	200	0,5
	Дослід	100	1,0	100	0	1,0*	1,0*	200	2,0*
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	100	0	100	1,0	0	0	200	1,0
	Дослід	100	1,0*	100	1,0	1,0*	0	200	1,0
Онтогенетична пристосованість висока									
Чорногорець/ Борчанський	Контроль	200	0	100	0	0	0	200	1,0
	Дослід	200	0,5*	100	0	1,0*	0	200	1,0
Огоньок/ Форма 4 цл	Контроль	100	1,0*	200	0,5*	0	0	200	0,5
	Дослід	100	0	100	0	0	0	200	1,0*

Таблиця 3.23. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю окремо для I, II поділів і сумарна** (2008 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Кількість порушень (%) на стадіях					
		I поділу		II поділу		I та II поділів	
		n	порушень	n	порушень	n	порушень
Онтогенетична пристосованість низька							
Чорногорець/ Биковський	Контроль	400	0,25	400	0,75	800	0,50
	Дослід	400	1,75*	400	2,50*	800	2,12*
Чорногорець/ Зоряний	Контроль	400	1,25	400	0,75	800	1,0
	Дослід	500	2,20*	400	1,75*	900	1,88*
Огоньок/ № 5 F_1	Контроль	400	0,75	400	0,75	800	0,75
	Дослід	300	2,0*	400	1,25	800	1,63*
Онтогенетична пристосованість висока							
Чорногорець/ Борчанський	Контроль	400	1,0	500	0,20#	900	0,56
	Дослід	300	0,66	500	1,0	900	0,78
Огоньок/ Форма 4 цл	Контроль	400	0,50	500	0,60*	900	0,56
	Дослід	600	1,17*	400	0,25#	1000	0,80

* Відмінності між контролем та дослідом, # між I і II поділами достовірні при $p<0,05$.

Незважаючи на це, високопристосовані гібриди вирізнялися ефективною роботою систем репарації, про що свідчить істотне зменшення відсотка аномалій на стадіях II поділу.

У 2009 р. закономірності, виявлені для низькопристосованих гібридів, підтверджено на рівні F_1 (Гарний/Грибовський) (*табл. 3.24*).

В іншого інадаптивного гібрида зміни відбувалися на рівні тенденції, проте частота мікроядер, навпаки, знижувалася за несприятливих умов. Доцільно зазначити, що у високопристосованих F_1 спостерігали зростання частоти передчасних відходжень, мостів і фрагментів (у гібрида (Чорногорець/Sugar baby)) в таких умовах, але на більш пізній стадії частка мікроядер була незмінною або зменшувалася. Зниження відсотка мікроядер у інадаптивних гібридів за впливу ґрунтової посухи й конкуренції відбувалося і на стадії телофази II поділу (*табл. 3.25*).

Такі самі зміни були властиві для викидів і фрагментів (Чорногорець/№ 5 F_1), а також – мостів (Гарний/Грибовський). Неоднозначний напрям змін частоти порушень був властивий для рослин високопристосованих F_1. Так, поруч із збільшенням відсотка викидів хромосом, фрагментів у (Чорногорець/Sugar baby) частка мікроядер

Таблиця 3.24. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій І поділу** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадіях							
		метафази І		анафази І				телофази І	
		n	викидів	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Гарний/ Грибовський	Контроль	500	1,40	500	1,40	0,40	0	500	1,50
	Дослід	500	3,20*	500	3,40*	2,0*	0	500	3,80*
Чорногорець/ № 5	Контроль	390	1,80	457	1,30	1,10	0	500	2,20
	Дослід	500	1,60	500	1,20	1,0	0	500	1,30*
Онтогенетична пристосованість висока									
Гарний/ Орфей	Контроль	400	1,50	333	0,90	0,90	0	500	2,60*
	Дослід	500	2,40*	453	1,54*	1,32	0	500	1,60
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	396	1,0	488	1,0	0,61	0	500	1,0
	Дослід	500	1,60*	500	0,60*	1,60*	0	500	1,20

* У цій і *табл. 3.25* відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 3.25. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій ІІ поділу** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадіях							
		метафази ІІ		анафази ІІ				телофази ІІ	
		N	викидів	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Гарний/ Грибовський	Контроль	500	2,0	500	0,80	0,80	0	500	2,0
	Дослід	500	1,30	500	2,20*	1,10	0	500	3,60*
Чорногорець/ № 5	Контроль	452	1,50	314	1,30	0,70	0	500	0,80
	Дослід	500	2,0*	500	0,80	0,40	0	500	2,0*
Онтогенетична пристосованість висока									
Гарний/ Орфей	Контроль	400	1,50	333	0,90	0,90	0	500	2,60*
	Дослід	500	2,40*	453	1,54	1,32	0	500	1,60
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	396	1,0	488	1,0	0,61	0	500	1,0
	Дослід	500	1,60*	500	0,60	1,60*	0	500	1,20

зростала (Гарний/Орфей) або залишалася без достовірних змін (Чорногорець/Sugar baby). Загалом у 2009 р. чіткої залежності особливостей динаміки порушень від онтогенетичної пристосованості не спостерігали; у низькопристосованих гетерозигот було можливе істотне зниження її частоти у ІІ поділі або у варіанті досліду (Гарний/

Таблиця 3.26. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю окремо для І, ІІ поділів і сумарна** (2009 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Кількість порушень (%) на стадіях					
		І поділу		ІІ поділу		І та ІІ поділів	
		n	порушень	n	порушень	n	порушень
Онтогенетична пристосованість низька							
Гарний/ Грибовський	Контроль	1233	2,0	1469	0,95#	2702	1,43
	Дослід	1453	2,20	1486	0,21*#	2939	1,20
Чорногорець/ № 5 F_1	Контроль	1484	1,14	1318	1,51	2802	1,32
	Дослід	1500	1,67	1500	1,60	3000	1,63
Онтогенетична пристосованість висока							
Гарний/ Орфей	Контроль	1500	1,60	1500	1,86	3000	1,73
	Дослід	1500	4,13*	1500	2,93*#	3000	3,53*
Чорногорець/ Sugar baby	Контроль	1347	2,15	1266	1,34#	2613	1,76
	Дослід	1500	1,80	1500	1,46	3000	1,63

* Відмінності між контролем та дослідом, # між І та ІІ поділом достовірні при $p<0,05$.

Грибовський) або, навпаки, зростання за несприятливих умов у високопристосованого гібрида (Гарний/Орфей) (*табл. 3.26*).

У 2010 р. за впливу зниженого вологозабезпечення і конкуренції у низькопристосованого гібрида F_1 (Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський) зростала частота мостів, викидів хромосом і фрагментів, (Огоньок/Чорногорець) – фрагментів і мікроядер (*табл. 3.27*). В останнього гібрида напрям змін відсотка викидів хромосом і мостів був протилежним. У високопристосованих гібридів мейоз вирізнявся стабільністю – так, у F_1 (Lubenica 44/Гарний) частота порушень достовірно не змінювалася залежно від умов. Незважаючи на це, у іншого високоадаптивного гібрида (Огоньок/№ 5 F_1) частка передчасних відходжень, фрагментів і мікроядер за впливу конкуренції та зниженого вологозабезпечення зростала. Варто зазначити, що відставання в анафазі І упродовж останніх двох років досліджень були відсутніми взагалі (див. *табл. 3.24, 3.27*). Неоднозначні зміни відсотка порушень залежно від онтогенетичної пристосованості спостерігали й у 2010 р. Так, його збільшення (для мостів, фрагментів і мікроядер) за несприятливих умов було характерним для F_1 (Огоньок/Чорногорець) (*табл. 3.28*). У іншого інадаптивного гібрида мейоз був стабільним – змін за впливу несприятливих чинників не спостерігали. Неоднозначними зміни були у рослин високопристосованих

Таблиця 3.27. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій І поділу** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадіях							
		метафази І		анафази І				телофази І	
		n	викидів	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Огоньок/ Чорногорець	Контроль	500	1,40*	215	2,30*	2,30	0	500	1,40
	Дослід	500	2,0	348	1,40	1,10*	0	500	4,0*
(Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський	Контроль	500	2,0	310	1,29	1,61	0	500	2,40
	Дослід	500	3,0*	426	1,90*	2,11*	0	500	2,0
Онтогенетична пристосованість висока									
Огоньок/№ 5 F_1	Контроль	500	1,45	254	1,60	2,0	0	500	1,0
	Дослід	500	2,40*	340	1,10	1,40*	0	500	1,50*
Lubenica 44/ Гарний	Контроль	500	2,0	400	1,25	1,0	0	500	2,0
	Дослід	500	2,0	317	1,60	0,90	0	500	2,0

* У цій і *табл. 3.28* відмінності від контролю достовірні при $p<0,05$.

Таблиця 3.28. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю для окремих стадій ІІ поділу** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Частота порушень на стадіях							
		метафази ІІ		анафази ІІ				телофази ІІ	
		n	викидів	n	мостів	фрагментів	відставань	n	мікроядер
Онтогенетична пристосованість низька									
Контроль	Контроль	500	1,40	195	0	0	0	500	1,40
	Дослід	500	2,40*	137	0	0,70*	0	500	2,0*
(Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський	Контроль	500	2,0	338	0,88	1,21	0	500	1,80
	Дослід	500	2,0	264	1,10	1,10	0	500	2,20
Онтогенетична пристосованість висока									
Огоньок/№ 5 F_1	Контроль	500	1,0*	120	1,70	0	0	500	0,40
	Дослід	500	0,40	235	2,10	0	0	500	1,0*
Lubenica 44/Гарний	Контроль	500	0,80	200	0,50	0	0	500	1,0
	Дослід	500	1,0	157	1,30*	0,60	0	500	0,20*

гетерозигот. Так, у гібрида F_1 (Огоньок/№ 5 F_1) частка мостів за несприятливих умов не змінювалася, мікроядер, навпаки, зростала.

У рослин іншої комбінації (Lubenica 44/Гарний) відсоток мостів також збільшувався, проте знижувалася кількість мікроядер.

Таблиця 3.29. **Частота порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю окремо для І, ІІ поділів і сумарна** (2010 р.)

Гібридна комбінація F_1	Варіант	Кількість порушень (%) на стадіях					
		І поділу		ІІ поділу		І та ІІ поділів	
		n	порушень	n	порушень	n	порушень
Онтогенетична пристосованість низька							
Огоньок/Чорногорець	Контроль	1215	1,98	1195	1,17#	2410	1,58
	Дослід	1348	1,85	1137	2,0*	2485	1,92
(Lubenica 44/Лінія ms)/Широнінський	Контроль	1310	2,30	1338	1,94	2648	2,12
	Дослід	1426	2,10	1264	2,20	2690	2,15
Онтогенетична пристосованість висока							
Огоньок/№ 5 F_1	Контроль	1254	1,20	1120	0,71	2374	0,91
	Дослід	1340	1,94*	1235	1,10#	2575	1,52*
Lubenica 44/Гарний	Контроль	1400	1,78	1200	0,83#	2600	1,31
	Дослід	1317	1,89	1157	0,69#	2474	1,29

* Відмінності між контролем і дослідом, між І та ІІ поділом достовірні при $p<0,05$.

Незважаючи на це, у 2010 р. в інадаптивних гібридів відсоток порушень на стадіях ІІ поділу порівняно з І знижувався тільки в оптимальних умовах або був незмінним (*табл. 3.29*). За винятком варіанта контролю Огоньок/№ 5 F_1, у рослин високопристосованих гетерозигот кількість порушень у ІІ поділі істотно знижувалася.

Але за несприятливих умов для F_1 (Огоньок/№ 5 F_1) було характерне збільшення їх частоти І поділі та в сумі.

Отже, аналізуючи дані за 4 роки досліджень, можна зробити висновок, що низькопристосованим гібридам F_1 кавуна властиве підвищення частоти порушень незалежно від їх типу і поділу в умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення. Такі зміни у високоадаптивних гетерозигот мали неоднозначний характер – за несприятливих умов можливе збільшення частоти одних порушень і зниження інших, проте, як правило, відсоток аномалій мейозу знижувався на стадіях ІІ поділу. В цілому, середні значення частоти порушень для І поділу зростали в умовах конкуренції та зниженого забезпечення вологою незалежно від ступеня адаптивності й достовірно не відрізнялися у високо- та низькопристосованих гібридів. На стадіях ІІ поділу, а також – для сумарної частоти порушень цей ефект виявлено лише для низькопристосованих F_1 (рис. 3.4).

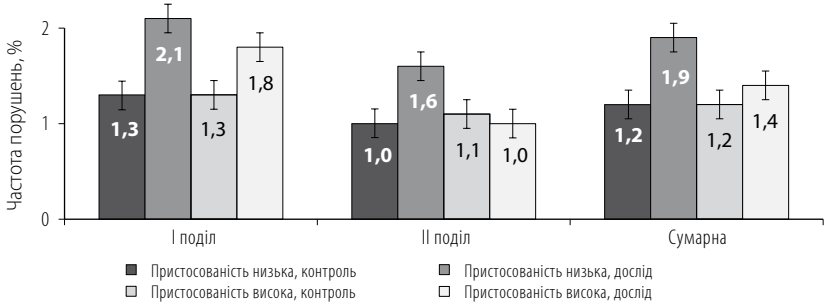


Рис. 3.4. **Частота і динаміка порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю** (2007–2010 рр.)

Певним протиріччям (на рівні середніх) є достовірне зниження відсотка порушень у II поділі порівнянніо з I у низькопристосованих гібридів, що не узгоджується з даними, отриманими раніше для томата і баклажана [7, 8]. Можливо, це пояснюється іншими стратегіями генетичної адаптації у перехреснозапильних рослин, до яких належить кавун, порівняно з факультативно самозапильними (томат, баклажан) [14].

Суперечливі, на перший погляд, можливі зміни вектора пристосованості (протилежний ступінь адаптивності в онтогенезі однієї й тієї самої комбінації) пояснюються оточенням гібридами з іншим генетичним середовищем (більшим ступенем пристосованості). Це добре узгоджується з даними, отриманими раніше для видів родини пасльонові. Так, у томата при вирощуванні одного й того самого набору гетерозигот у різні часові періоди низькопристосовані гібриди F_1 змінювали ступінь адаптивності на середній або високий [17]. При цьому нададаптивність в умовах посудин Вагнера тісно корелювала з проявом гетерозису за раннім урожаєм [18]. Подібні кореляції встановлено нами і для кавуна, що доводить правильність вибору методу оцінювання. Це підтверджують також результати щодо біоелектричної оцінки гетерозигот з різною пристосованістю в онтогенезі, оскільки величина електронегативності клітинних ядер часто пов'язана з рівнем гетерозису або адаптивності [19].

Зворотний зв'язок частоти хіазм із ярусом пуп'янка та чіткий прояв такого градієнта в низкопристосовних гібридів добре узгоджується з результатами, одержаними раніше для баклажана [7]. Загалом прояв рекомбінаційних параметрів залежно від архітектури репродуктивної системи залишається дослідженим недостатньо, так, їх залежність від ярусу плоду встановлена, крім баклажана, лише для томата [20], гороха [21]. Відмінності між високо- та низькоадаптивними гібридами у цьому випадку пояснюються, можливо, різною адаптивною реакцією на дію ґрунтової посухи. Наприклад, у гібридів томата в таких умовах спостерігали різний ступінь пристосувальної перебудови пероксидазних спектрів [8]. Оскільки чинники, що впливають на рекомбінацію, поділяють на зовнішні та внутрішні, зумовлені генотипним середовищем і фізіологічним станом рослин, не виключено, що це є одним з механізмів, який полягає в основі відмінностей між високо- та низькопристосованими гібридами [14]. На думку О. О. Жученка (мол.), репродуктивну системи рослин, її архітектуру слід розглядати з точки зору існування механізму генетичної адаптації, що каналізує вивільнення додаткового спектра генотипової мінливості [20]. Так, у рослин кавуна, зазвичай, утворюється не більше 2–3 плодів, при цьому перший має більший розмір, обнасіненість та високу вірогідність достигання. Перші чоловічі квітки утворюються раніше або синхронно з жіночими. Тому більша частота хіазм у мейоцитах пиляків таких пуп'янків може свідчити про підвищення частоти кросинговеру і мати певне значення для генетичної адаптації з метою подальшого зростання пристосованості в онтогенезі та виживання в цілому [14]. Варто зазначити, що кавун як перехреснозапильний вид має іншу можливість філогенетичної адаптації у разі вільного комбінування генів внаслідок перезапилення [14]. Можливо, цим і пояснюється відсутність чіткого градієнта з частоти хіазм і структур, що пов'язані із вивільненням додаткового спектра мінливості – інтерстиціальних хіазм, нетипових біваленів [5]. Слід підкреслити, що залежність перебігу мейозу від генеративного ярусу у міжвидових гібридів часто мала протилежний вектор. Це пояснюється його нестабільністю у фізіологічно молодих рослин, оскільки залежність особливостей цього процесу від віку підтверджена для багатьох видів [5]. Адаптивне значення, не виключено, має також градієнт з частоти хіазм у межах пиляка, механізми утворення якого важливо і для експресії генів генетичної адаптації. Зауважимо, що напрям такого градієнта (збільшення значень частоти хіазм у межах вільного кінця або верхівки пиляка) добре узгоджується з результатами, одержаними для окремих видів родини

пасльонові [7], тюльпана, проте не відповідають закономірностям, що встановлено для перехреснозапильного виду – жита [22–24]. Не виключено, це пояснюється відмінностями у будові пиляка. Так, пиляк жита має іншу будову та шлях надходження живильних речовин. З іншого боку, не виключені неодночасний початок процесу мейозу у материнських клітин пилку, що розташовані в різних секціях пиляка та, як наслідок, вікова залежність такого процесу [20].

Неоднозначна динаміка порушень мейозу, на наш погляд, є також наслідком різного ступеня адаптивності. Це підтверджується на рівні біоелектричних властивостей клітинних ядер. Так, вважається, що підвищений заряд ядра може бути пов'язаним з менш тісною взаємодією хромосом, що призводить до їх кращого розходження та, як наслідок, меншої частоти порушень [25]. У високоадаптивних гібридів робота системи репарації, можливо, більш ефективна [18]. Збільшення частоти аберацій у цьому випадку, ймовірно, пов'язано із її гіперфункціонуванням [26].

Загалом, аналізуючи узагальнені значення цитологічних параметрів, що характеризують рекомбінацію, можна зробити висновок, що у низькопристосованих гібридів F_1 кавуна в умовах зниженого вологозабезпечення та конкуренції, а також порівняно з високопристосованими, зростають кількість фрагментів, нетипових бівалентів і сумарна частота хіазм (*табл. 3.30*).

Останній показник порівняно з адаптивними гібридами є достовірно більшим і в контролі. Таким чином, рослини низькопристосованих F_1 характеризуються меншою точністю кросинговеру, більш випадковим розподілом обмінів та істотно вищою їх частотою. У ви-

Таблиця 3.30. **Частота обмінних порушень та кон'югація хромосом у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю** (2007–2010 рр.)

Пристосованість F_1	Варіант	Частота обмінних порушень			Частота хіазм на мейоцит	Кількість нетипових бівалентів на мейоцит
		досліджено клітин	мостів, %	фрагментів, %		
Висока	Контроль	1875	0,96	1,01	13,04	0,03
	Дослід	2210	1,04*	1,22	13,04	0,06
Низька	Контроль	2182	1,15#	0,87	14,94#	0,05#
	Дослід	3274	1,65*#	1,06	16,24*#	0,15*#

* У цій і *табл. 3.31* відмінності від контролю та досліду, # між високо- і низькопристосованими гібридами достовірні при $p<0,05$.

сокопристосованих гібридів, крім того, реакція на вплив досліджених чинників часто неоднозначна. Подібна ситуація була змодельована на гібридах F_1 баклажана, залежність перебігу мейозу яких від ступеня онтогенетичної пристосованості була детально досліджена нами раніше [4]. Упродовж 2003–2005 рр. було отримано аналогічні результати. Проте на відміну від кавуна зростання сумарної частоти хіазм (на рівні середнього) у варіанті досліду відбувалося незалежно від ступеню адаптивності до зниженого вологозабезпечення та конкуренції [27]. Незважаючи на це, дані щодо збільшення частки обмінних порушень і нетипових бівалентів у кавуна та баклажана аналогічні [16, 27]. Таким чином, зниження точності процесу «розрив–з'єднання», а також інтерференції обмінів у низькопристосованих гібридів F_1, вочевидь, може бути загальним явищем, а збільшення кількості обмінів може залежати як від комбінації схрещування, так і від особливостей генетичної адаптації конкретного виду (рис. 3.5).

У результаті дії встановлених механізмів не виключені відмінності за різноманітністю кількісних ознак у наступних поколіннях, що підтверджено даними польових досліджень (*табл. 3.31*). Так, у потомствах низькопристосованих гібридів середнє значення усіх досліджених ознак було достовірно більшим порівняно з потомствами

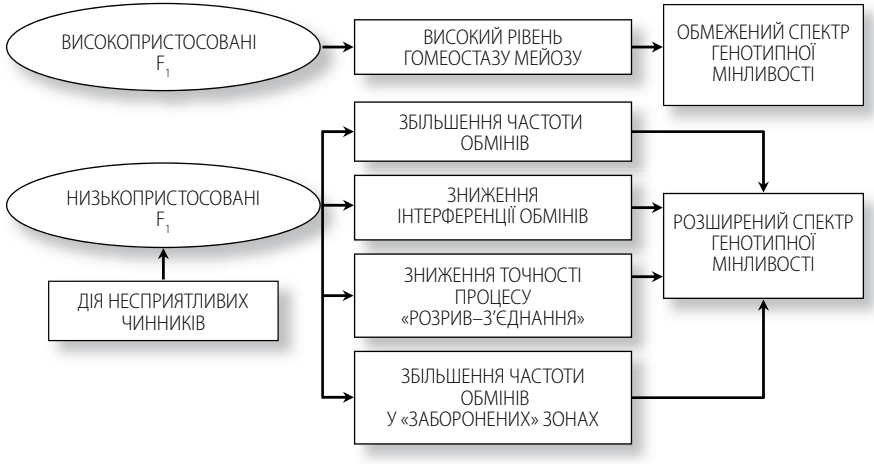


Рис. 3.5. **Гіпотетична схема цитогенетичного механізму реалізації генотипної мінливості у гібридів F_1 з високою та низькою онтогенетичною пристосованістю**

Таблиця 3.31. **Прояв кількісних ознак у F_2 – потомствах F_1 з високою та низькою онтогенетичною пристосованістю** (2010–2012 рр.)

Пристосованість F_1	Варіант	$x \pm m_x$	σ^2	min	max
***Загальна кількість плодів на рослині**, шт.*					
Висока	Контроль	1,8±0,1*	0,31	1	3
	Дослід	1,4±0,1	0,25	1	2
Низька	Контроль	2,5±0,4#*	1,49#	1	5
	Дослід	1,6±0,1	0,56	1	3
Маса плоду, г					
Висока	Контроль	964±65	349280#*	190	2140
	Дослід	1107±60*	165650	376	2340
Низька	Контроль	998±51	148250	240	1926
	Дослід	1680±67#	200700*	820	2310
***Маса плодів на рослині**, г*					
Висока	Контроль	1607±131	913936*	339	2370
	Дослід	1535±110	553540	752	3050
Низька	Контроль	2566±190#	2411809#*	240	5010
	Дослід	1750±110	749950	230	2920
***Діаметр плоду**, см*					
Висока	Контроль	11,1±0,1	10,89*	7	18
	Дослід	13,3±0,2*	2,56	11	16
Низька	Контроль	11,4±0,5	9,10*	7	14
	Дослід	13,9±0,2#*	2,43	10	16

високопристосованих F_1 у контролі (для кількості і маси плодів на рослині) або досліді (для маси та діаметра плоду).

Це стосується також різноманітності ознак «кількість плодів» та «маса плодів на рослині». Перевага потомків низькопристосованих гібридів була за лімітом кількості та маси плодів. Збільшення різноманітності, середнього або ліміту в контролі порівняно з дослідом пояснюється, напевно, посиленням елімінації рекомбінантів [3].

Отже, потомства низькопристосованих гібридів F_1 доцільно застосовувати у трансгресивній селекції з метою розширення доступного для добору різноманітносття, а використання високоадаптивних гібридів може бути доцільним у селекції на гетерозис або стійкість. Наприклад, рослини F_2 Гарний/Орфей у польових умовах мали стійкість проти фузаріозного в'янення до 7 балів.

Таким чином, високо- та низькопристосовані гібриди кавуна відрізнялися за особливостями перебігу мейозу. Градієнти з частоти хіазм за генеративними ярусами та секціями пиляка з більшою вірогідністю спостерігали у низькопристосованих гетерозигот F_1. Частка порушень мейозу в інадаптивних гібридів F_1 збільшувалася в умовах конкуренції та зниженого вологозабезпечення незалежно від поділу. Як результат, у випадку низької адаптивності F_1 в онтогенезі вірогідне збільшення різноманітності та максимального значення господарсько-цінних ознак.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. *Жученко А. А.* Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика. Москва: Просвещение-Юг, 2010. 485 с.
2. *Жученко А. А., Король А. Б.* Рекомбинация в эволюции и селекции. Москва: Наука, 1985. 399 с.
3. *Самовол А. П., Митенко И. Н., Шабетя О. Н.* Селективная элиминация и спектр генотипической изменчивости. Сообщение 1. Особенности селективной элиминации гамет и зигот у гибридов F_1 (баклажаны) с разной онтогенетической приспособленностью и пути ее снижения. *Овочівництво і баштанництво*: міжвід. темат. наук. зб. УААН; Інститут овочівництва і баштанництва. 1999. Вип. 43. С. 43–52.
4. *Монтвід П. Ю.* Онтогенетична пристосованість гібридів F_1 баклажана, перетворювальна функція мейозу і спектр генотипової мінливості в F_2: автореф. дис. … канд. біол. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Одеса, 2004. 16 с.
5. *Смирнов В. Г.* Цитогенетика. Москва: Высшая школа, 1991. 247 с.
6. *Лисовская Т. П.* Влияние почвенной засухи на рекомбинацию и селективную элиминацию у томата: автореф. дис. … канд. биол. наук: спец. 03.00.15 – генетика. Санкт-Петербург, 1994. 19 с.
7. *Монтвид П. Ю.* Зависимость характера спектра количественной изменчивости в F_2 от ярусности вертикальной закладки плодов у гетерозигот F_1 баклажана. *Вісник проблем біології і медицини*. 2002. № 7–8. С. 42–47.

8. *Самовол А. П., Монтвид П. Ю., Корниенко С. И. и др.* Нетрадиционные методы селекции овощных и бахчевых видов растений. Киев: Аграрная наука, 2014. 95 с.
9. *Самовол А. П.* Прогноз уровня и спектра генотипической изменчивости в F_2 на основе оценки гетерозигот F_1 по степени онтогенетической приспособленности. Методические указания для культуры томатов. Кишинев: Ин-т генетики АН РМ, 1992. 32 с.
10. *Спосіб* ідентифікації гібридів F_1 кавуна за товарною продуктивністю: пат. 38793 Україна, МПК A 01 H1/04; Монтвід П. Ю., Самовол О. П., Сергієнко О. В.; заявник і патентовласник Інститут овочівництва і баштанництва НААН. – № u200708911; заявл. 02.08.2007; опубл. 26.01.2009, Бюл. № 2.
11. *Монтвид П. Ю., Сергиенко О. В.* Прогноз проявления хозяйственно-ценных признаков у гибридов F_1 арбуза на основе оценки по степени онтогенетической приспособленности: материалы II междунар. конф. Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур. Традиции и перспективы». Москва: ВНИИССОК, 2011. Т. 1. С. 432–439.
12. *Монтвід П. Ю.* Розподіл хіазм в мейоцитах поперекових секцій пиляка у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю. *Вісник Львівського університету.* Серія Біологічна. 2010. Вип. 54. С. 187–193.
13. *Богданов Ю. Ф., Коломиец О. Л.* Синаптонемный комплекс – индикатор динамики мейоза и изменчивости хромосом. Москва: КМК, 2007. 360 с.
14. *Жученко А. А.* Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы); в 2 т. Москва: Изд-во Рос. ун-та Дружбы народов, 2001. Т. 1. 780 с.
15. *Монтвід П. Ю.* Розподіл хіазм в мейоцитах пуп'янків різних ярусів у гібридів F_1 кавуна. *Науковий вісник Ужгородського національного університету.* Серія Біологія. 2010. Вип. 28. С. 69–72.
16. *Монтвід П. Ю.* Динаміка порушень мейозу у гібридів F_1 кавуна з різною онтогенетичною пристосованістю. *Аграрні вісті.* 2009. № 2. С. 32–34.
17. *Самовол А. П., Монтвид П. Ю.* Индуцированное изменение кроссинговера, уровня рекомбинации и «квазисцепления» в классах гетерозигот F_1 с разной онтогенетической приспособленностью.

Факторы экспериментальной эволюции организмов. Київ: Логос, 2006. Т. 3. С. 369–374.
18. *Самовол А. П.* Генетический потенциал родов *Capsicum* L. и *Lycopersicon* Tourn. и пути расширения спектра доступной для селекции генотипической изменчивости: дис. … д-ра с.-х. наук: 03.00.15. Харьков 2004. 388 с.
19. *Монтвід П. Ю.* Біоелектричні властивості ядерного геному залежно від ярусу листка й діаметра ядра у гібридів F_1 кавуна (*Citrullus lanatus*). *Фізіологія і біохімія культурних рослин.* 2010. Т. 42. № 3. С. 270–274.
20. *Жученко А. А.* (*мл.*). Архитектура репродуктивной системы томата. Кишинев: Штиинца, 1990. 200 с.
21. *Дишлер В. Я.* Влияние актиномицина Д на частоту рекомбинаций у гороха. *Цитология и генетика.* 1986. № 6. С. 416–421.
22. *Лях В. А.* Микрогаметный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений. *Цитология и генет*ика. 1995. Т. 29. № 6. С. 76–82.
23. *Гавриленко Т. А.* Особенности поведения хромосом при развитии пыльников у томата. *Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства.* 1985. № 155. С. 53–55.
24. *Couzin D. A., Fox D. P.* Variation in chiasma frequency during tulip anther development. *Chromosoma.* 1974. V. 46. P. 173–179.
25. *Vrhovac I., Hrascan R., Franekic J.* Effect of 905 MHz microwave radiation on colony growth of the yeast *Saccharomyces cerevisiae* strains FF18733, FF1481 and D7. *Radiol Oncol.* 2010. V. 44. P. 131–134.
26. *Богданова В. С., Галиева Э. Р.* Нарушения мейоза как проявление ядерноцитоплазматической стерильности при скрещивании подвидов овощного гороха. *Генетика.* 2009. Т. 45. № 5. С. 623–627.
27. *Монтвід П. Ю.* Особливості кросинговеру у гібридів F_1 баклажана (*Solanum melongena* L.) з різною онтогенетичною пристосованістю. *Вісник Харківського національного аграрного університету.* Серія Біологія. 2006. Вип. 1. С. 96–103.

НАУКОВЕ ВИДАННЯ

САМОВОЛ Олексій Петрович
КОНДРАТЕНКО Сергій Іванович
СЕРГІЄНКО Оксана Володимирівна
ХАРЕБА Олена Василівна

Овочеві ПАСЛЬОНОВІ та БАШТАННІ види рослин: цитогенетичні основи селекції

МОНОГРАФІЯ

Частина 1

Редактор *Т. В. Пономарьова*

Художнє оформлення
та комп'ютерна верстка *І. Г. Хорошого*

Коректор *І. М. Баланчук*

Підписано до друку 20.12.2022.
Формат 60×84/16. Папір офс. Гарнітура «Таймс». Друк офс.
Ум. друк. арк. 8,6. Обл.-вид. арк. 7,07.
Наклад 300 пр. Зам. №

Державне видавництво «Аграрна наука» НААН
Свідоцтво про державну реєстрацію № 4116 від 21.07.2011
вул. Васильківська, 37, м. Київ, 03022
Тел. (044) 257-85-27
E-mail: agrarnanauka@ukr.net

Віддруковано ФОП Лисенко М. М.
вул. Шевченка, 20, м. Ніжин, 16600
Тел. (04631) 9-09-95, (067) 441-21-24
E-mail: 90995@ukr.net