

УДК 575.222.73

UDC 575.222.73

 **ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ  
 ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧАСТОТЫ  
 РЕКОМБИНАЦИИ (*rf*) В ПОПУЛЯЦИИ F<sub>2</sub>  
 ГИБРИДОВ РАСТЕНИЙ ТОМАТА** **HYBRID ANALYSIS OF VARIABILITY OF  
 RECOMBINATION FREQUENCY (*RF*) IN THE  
 POPULATION OF F<sub>2</sub> TOMATO HYBRIDS**Лыско Ирина Анатольевна  
к.б.н.Lysko Irina Anatolievna  
Cand.Biol.Sci.Щербаков Николай Алексеевич  
к.с.-х.н.  
*Всероссийской научно-исследовательский  
институт биологической защиты растений,  
Краснодар, Россия*Scherbakov Nikolay Alexeevich  
Cand.Agr.Sci.  
*All-Russian Research Institute of Biological Plant  
Protection, Krasnodar, Russia*

Проведен анализ динамики изменчивости частоты рекомбинации в популяции расщепляющихся F<sub>2</sub> межвидовых и внутривидовых гибридов растений томата. Обнаружено, что частота рекомбинации зависит от компонентов скрещивания. Установлено, что мутантные формы Мо 393, Мо 628 и межвидовой гибрид F<sub>1</sub> Мо 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum* целесообразно использовать в селекционном процессе в качестве индуктора генотипической изменчивости

The analysis of the variability dynamics of recombination frequency in the population of splitting F<sub>2</sub> interspecific and intraspecific tomato hybrids has been carried out. It was discovered that recombination frequency depends on the components of cross breeding. It has been established that it is reasonable to use mutant forms of Mo 393, Mo 628 and interspecific hybrid F<sub>1</sub> Mo 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum* in selection process as an inductor of genotypic variability

Ключевые слова: ТОМАТ, ГИБРИД, ЧАСТОТА  
РЕКОМБИНАЦИИ, КРОССИНГОВЕР,  
ХРОМОСОМА, СЕГМЕНТ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ  
КАРТАKeywords: TOMATO, HYBRID,  
RECOMBINATION FREQUENCY, CROSSING-  
OVER, CHROMOSOME, SEGMENT, GENETIC  
MAP

Основным источником генотипической изменчивости у высших организмов является рекомбинация. Практически все сорта сельскохозяйственных растений и породы животных, а также значительная часть полезных штаммов микроорганизмов созданы с использованием рекомбинации. Изменение моногибридных расщеплений представляет определенный интерес для практической селекции как метод управления процессом формообразования.

К настоящему времени в научной литературе накоплены весьма многочисленные данные, указывающие на возможность отклонения расщеплений в F<sub>2</sub> от ожидаемых, вызванных изменением частоты и спектра мейотической рекомбинации под воздействием как экзо-, так и эндогенных факторов воздействия [1 – 6].

При сцепленном наследовании генов характер моногибридного расщепления в  $F_2$  зависит от многих факторов: расстояния между генами, частоты кроссинговера в микро- и макроспорах, типа гетерозиготы, наличия в генотипе перестроек хромосом и специфических мутаций; внешних условий – температуры, облучения и т.д. [7, 8].

Значительные отклонения моногибридных расщеплений от ожидаемых соотношений чаще всего наблюдаются при отдаленной гибридизации. При скрещивании отдаленных форм возможно проявление аномальной изменчивости, при которой кроссинговер может разделить очень тесно сцепленные участки и в результате возникает совершенно новое сочетание с «мутантным» фенотипическим проявлением [9 – 12]. При внутривидовых скрещиваниях нарушения в расщеплении могут быть обусловлены рядом причин, включающим пенетрантность, мейотический дрейф, элиминацию части гамет и др. В связи с этим могут меняться частоты кроссинговера между маркерными генами [7, 13].

Главной причиной изменчивости частоты рекомбинации является генотипическая среда, чем сильнее генетическое различие между исходными формами, тем меньше частота кроссинговера в маркированном сегменте [14, 15].

Цель настоящей работы заключалась в проведении анализа изменчивости частоты рекомбинации в популяции  $F_2$  межвидовых и внутривидовых гибридов растений томата.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) провести отбор маркерных мутантных форм томата с четким проявлением фенотипических признаков на ранней стадии онтогенеза;
- 2) оценить динамику рекомбинационной изменчивости расщепляющихся  $F_2$  гибридов потомства самоопыленных растений  $F_1$  гибридов;

- 3) выявить возможность индуцированного изменения генетической изменчивости рекомбинагенами.

### **Материалы и методы**

Экспериментальную работу выполняли в 2011 – 2012 гг. в лаборатории «Изучение и поддержание генетической коллекции томата», а также на экспериментальной базе ГНУ ВНИИ биологической защиты растений (г. Краснодар).

Для проведения исследований использовали дикие виды (*L. esculentum* var. *racemigerum* (Lange) Brezh., *L. hirsutum* var. *glabratum* С.Н. Mull.), мутантные формы (Мо 393, Мо 628, Мо 755), культурный сорт Марглоб и 8 полученных на их основе межвидовых и внутривидовых гибридов F<sub>2</sub>-растений томата.

Описание диких видов растений томата приведено по А.А. Жученко и др. [16], мутантных форм в соответствии с каталогом Н.И. Бочарниковой [17].

Расщепляющиеся гибридные комбинации F<sub>2</sub> выращивали в условиях защищенного грунта в лизиметрах. При достижении сеянцами фазы 3 – 4 настоящих листьев проводили идентификацию по маркерным признакам. Согласно методике Ю.И. Авдеева [18], анализировали не менее 50 – 100 растений одного исследуемого образца.

Частота рекомбинации рассчитывалась на основе идентификации проростков F<sub>2</sub> с использованием пакета статистических программ “Биостат”. Эта программа позволяет подсчитывать частоту рекомбинации методом максимального правдоподобия с учетом наиболее вероятных гипотез о причинах нарушений (жизнеспособность гамет, зигот, неполная пенетрантность маркеров) [19].

Математическую обработку экспериментальных данных маркерного анализа осуществляли на персональном компьютере по программам, разработанным А.Б. Королем и И.А. Прейгелем (ИЭГ АН Молдова, 1985).

При статистической обработке полученных результатов применяли критерии Стьюдента и  $\chi^2$  [20].

### Результаты исследований

В наших исследованиях у гибридов  $F_2$  растений томата анализ фенотипических маркерных признаков выявил отклонение их наследования от ожидаемого (3:1), так как экспериментальные значения  $\chi^2$  превышали критическую точку  $\chi^2_{st}=3,84$  (таблица 1).

Таблица 1 – Моногенное расщепление по отдельным признакам у гибридов  $F_2$  растений томата, ГНУ ВНИИБЗР (2011 – 2012 гг.)

№ п/п	Вариант	Количество растений в $F_2$ , шт.	Маркер	Соотношение расщеп. 3:1 D/R	Доля рецес., %	$\chi^2$ (3:1)
1	2	3	4	5	6	7
1	Марглоб × Мо 393	814	<i>c</i>	3,17	23,9±1,50	0,47
			<i>m-2</i>	3,05	24,7±1,51	0,04
2	Мо 393 × <i>L. esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	443	<i>c</i>	2,28	30,5±2,19	7,08
			<i>m-2</i>	3,14	24,2±2,03	0,17
3	Мо 393 × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	484	<i>c</i>	3,28	23,4±1,92	0,71
			<i>m-2</i>	12,44	7,4±1,19	79,61
4	Марглоб × Мо 755	814	<i>aa</i>	7,28	12,1±1,49	42,71
			<i>wv</i>	5,00	16,7±1,70	17,78
			<i>d</i>	3,75	21,0±1,86	4,01
5	Мо 755 × <i>L. esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	814	<i>aa</i>	5,73	14,9±1,25	44,59
			<i>wv</i>	5,96	14,4±1,23	49,02
			<i>d</i>	3,93	20,3±1,41	9,71

*Продолжение таблицы 1*

1	2	3	4	5	6	7
6	Мо 755× <i>L. hirsutum</i> <i>var. glabratum</i>	290	<i>aa</i>	7,79	11,4±1,86	28,69
			<i>wv</i>	2,05	32,8±2,76	9,31
			<i>d</i>	3,75	21,0±2,39	2,43
7	Марглоб × Мо 628	580	<i>e</i>	3,33	23,1±1,75	1,11
			<i>ful</i>	2,77	26,6±1,83	0,74
			<i>hl</i>	4,86	17,1±1,56	19,46
			<i>a</i>	7,53	11,7±1,34	54,52
8	Мо 628 × <i>L. esculentum var.</i> <i>racemigerum</i>	659	<i>e</i>	1,80	35,7±1,87	39,94
			<i>ful</i>	1,30	43,4±1,93	118,98
			<i>hl</i>	2,33	30,1±1,79	8,95
			<i>a</i>	3,54	22,0±1,61	3,16

*Примечание.* Теоретический ожидаемый  $\chi^2=3,84$ .

Так, у гибрида Мо 393× *L. hirsutum var. glabratum* по маркерному гену *m-2* это значение составило 79,61; у Мо 393 × *L. esculentum var. racemigerum* в сегменте *c* – 7,08; у Мо 755× *L. hirsutum var. glabratum* в сегменте *aa* – 28,69; *wv* – 9, 31; у Мо 755× *L. esculentum var. racemigerum* в этом же сегменте – 49,02; в сегменте *aa* – 44,59; *d* – 9,71; у Марглоб × Мо 755 в сегменте *aa* – 42,71; *wv* – 17,78. У гибрида Мо 628 × *L. esculentum var. racemigerum* по маркерному гену *e* значение  $\chi^2$  составило 39,94; в сегменте *ful* – 118,98; *hl* – 8,95; у Марглоб × Мо 628 в этом же сегменте – 19,46; *a* – 54,52.

При анализе частоты мейотической рекомбинации (*rf*) в комбинациях скрещивания диких видов с мутантными формами обнаружены некоторые отклонения от значений классической генетической карты (таблица 2).

Таблица 2 – Частота кроссинговера у межвидовых и внутривидовых гибридов F<sub>2</sub> растений томата, ГНУ ВНИИБЗР (2011-2012 гг.)

Вариант	Кол-во раст., шт.	Рекомбинация в сегментах, %					
		<i>c – m-2</i> (27)	<i>t<sub>cm</sub></i>				
Марглоб × Мо 393	814	24,8±2,84					
Мо 393 × <i>L. esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	443	32,5±4,67	1,40				
Мо 393 × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	484	37,5±4,56	2,35*				
		<i>aa – wv</i> (9)	<i>t<sub>cm</sub></i>	<i>wv – d</i> (29)	<i>t<sub>cm</sub></i>	<i>aa – d</i> (20)	<i>t<sub>cm</sub></i>
Марглоб × Мо 755	814	4,2±1,28		16,9±2,82		14,5±2,58	
Мо 755 × <i>L. esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	814	5,7±1,14	0,90	14,7±1,98	0,62	16,4±2,11	0,56
Мо 755 × <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	290	8,8±2,72	1,54	27,8±2,43	2,96 **	13,3±3,15	0,29
		<i>e – ful</i> (42)	<i>t<sub>cm</sub></i>	<i>hl – a</i> (20)	<i>t<sub>cm</sub></i>		
Марглоб × Мо 628	580	30,3±3,93		25,1±3,13			
Мо 628 × <i>L. esculentum</i> var. <i>racemigerum</i>	659	32,7±4,45	0,4	58,6±7,15	4,29 ***		

Примечание: \*, \*\*, \*\*\* – отличия от *L. esculentum* (Марглоб) значимы при P>0,05; 0,01 и 0,001 соответственно. Критические табличные значения коэффициентов Стьюдента для P-0,95 – t-1,96; для P-0,99 – t-2,58; для P-0,999 – t-3,29.

*Хромосома 2.* По второй хромосоме в сегменте *wv – d* у межвидовых гибридов F<sub>2</sub> в комбинациях скрещивания с мутантной формой Мо 755, частота кроссинговера изменялась от 14,7 ± 1,98 до 27,8 ± 2,43 (рисунок 1). При этом у гибрида F<sub>2</sub> Мо 755× *L. hirsutum* var. *glabratum* значение *rf*

приближено, но меньше значения генетической карты. У гибридов F<sub>2</sub> Мо 755 × *L. esculentum* var. *racemigerum* и Марглоб × Мо 755 отмечено значимое уменьшение частоты кроссинговера в 2 раза и их значение составило  $14,7 \pm 1,98$  и  $16,9 \pm 2,82$  соответственно.

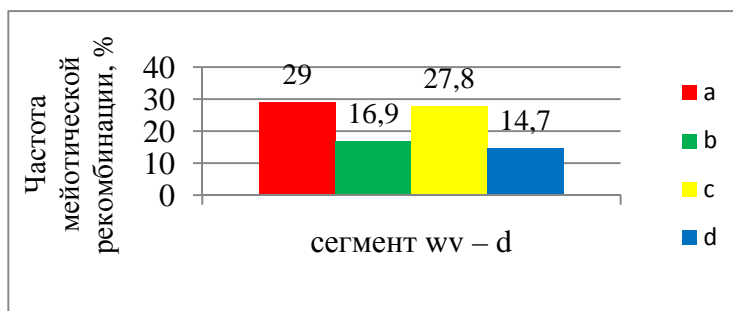


Рисунок 1 – Частота мейотической рекомбинации (*rf*) в сегменте «*wv - d*» 2-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 755: а) генетическая карта; б) Марглоб × Мо 755; в) Мо 755 × *L. hirsutum* var. *glabratum*; д) Мо 755 × *L. esculentum* var. *racemigeru*.

Анализ частоты расщепления *rf* между генами *aa - wv* локализованными во 2-ой хромосоме показал, что частота кроссинговера изменялась от  $4,2 \pm 1,28$  до  $8,8 \pm 2,72$ . При этом у гибрида F<sub>2</sub> Мо 755 × *L. hirsutum* var. *glabratum* значение *rf* на уровне контроля (рисунок 2). У гибридов F<sub>2</sub> Мо 755 × *L. esculentum* var. *racemigerum* и Марглоб × Мо 755 частоты кроссинговера достоверно значительно ниже значения генетической карты.

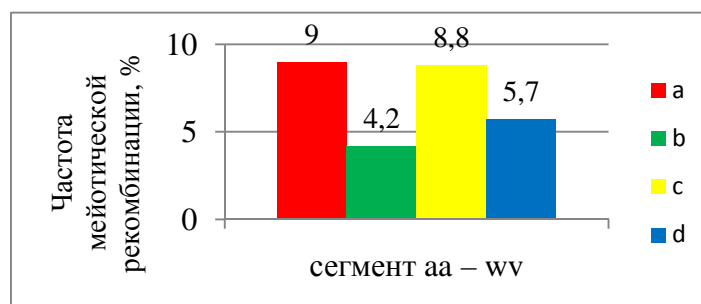


Рисунок 2 – Частота мейотической рекомбинации ( $rf$ ) в сегменте « $aa - wv$ » 2-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 755: а) генетическая карта; б) Марглоб  $\times$  Мо 755; в) Мо 755  $\times$  *L. hirsutum* var. *glabratum*; д) Мо 755  $\times$  *L. esculentum* var. *racemigerum*

При анализе  $rf$  в сегменте  $aa - d$ , локализованном во второй хромосоме показал, что у межвидовых гибридов  $F_2$  в комбинациях скрещивания диких видов с мутантной формой Мо 755 частота кроссинговера достоверно отличалась от значений генетической карты и варьировала от  $13,3 \pm 3,15$  до  $16,4 \pm 2,11$  (рисунок 3).

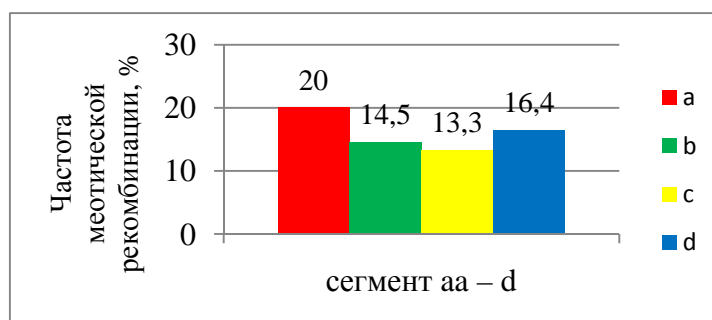


Рисунок 3 – Частота мейотической рекомбинации ( $rf$ ) в сегменте « $aa - d$ » 2-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 755: а) генетическая карта; б) Марглоб  $\times$  Мо 755; в) Мо 755  $\times$  *L. hirsutum* var. *glabratum*; д) Мо 755  $\times$  *L. esculentum* var. *racemigerum*

*Хромосома 4.* Анализ частоты расщепления  $rf$  в сегменте  $e - ful$ , локализованном в четвертой хромосоме показал, что частота мейотической рекомбинации в потомстве межвидовых гибридов  $F_2$  достоверно отличалась от значений генетической карты и была существенно ниже (рисунок 4).



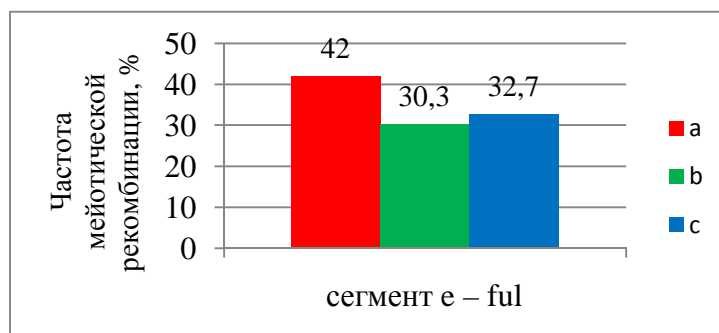


Рисунок 4 – Частота мейотической рекомбинации ( $rf$ ) в сегменте « $e - ful$ » 4-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 628: а) генетическая карта; б) Марглоб  $\times$  Мо 628; с) Мо 628  $\times$  *L. esculentum* var. *racemigerum*

*Хромосома 6.* Анализ частоты  $rf$  между маркерными локусами  $c - m-2$ , локализованными в хромосоме 6 показал, что у межвидовых гибридов  $F_2$  в комбинациях скрещивания диких видов с мутантной формой Мо 393 частота кроссинговера достоверно значительно выше, чем у контроля. У гибридов  $F_2$  Мо 393  $\times$  *L. hirsutum* var. *glabratum* и Мо 393  $\times$  *L. esculentum* var. *racemigerum* его значение составило  $37,5 \pm 4,56$  и  $32,5 \pm 4,67$  соответственно. У гибрида  $F_2$  Марглоб  $\times$  Мо 393 частота кроссинговера была приближена к значению генетической карты и равнялась  $24,8 \pm 2,84$  (рисунок 5).

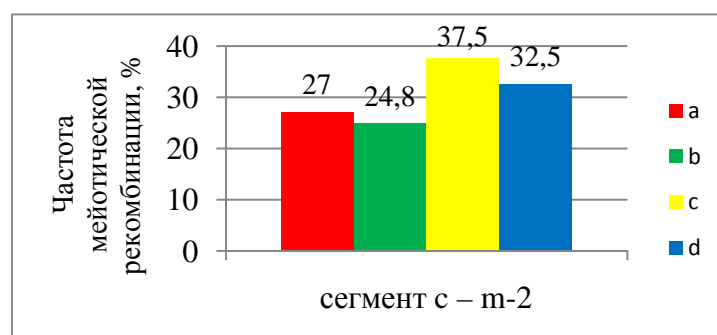


Рисунок 5 – Частота мейотической рекомбинации ( $rf$ ) в сегменте « $c - m-2$ » 6-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 393: а) генетическая карта; б) Марглоб  $\times$  Мо 393;

с) Мо 393 × *L. hirsutum* var. *glabratum*; d) Мо 393 × *L. esculentum* var. *racemigerum*

*Хромосома 11.* При анализе частоты мейотической рекомбинации в 11 хромосоме *rf* в сегменте *hl – a* достоверно выше, чем у контроля. При этом у гибрида F<sub>2</sub> Марглоб × Мо 628 значение *rf* приближено, но больше значения генетической карты. У Мо 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum* отмечено увеличение частоты кроссинговера более чем в 2 раза и его значение составило 58,6 ± 7,15 (рисунок 6).

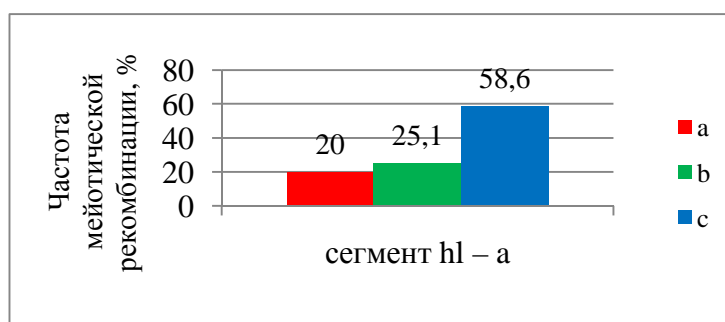


Рисунок 6 – Частота мейотической рекомбинации (*rf*) в сегменте «*hl – a*» 11-й хромосомы в комбинациях скрещиваний между дикими видами и мутантной формой Мо 628: а) генетическая карта; б) Марглоб × Мо 628; с) Мо 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum*

Таким образом, частота рекомбинации между разными парами локусов может значительно варьировать в различных гибридных комбинациях. Анализ моногибридных расщеплений маркерных локусов в F<sub>2</sub> выявил, что частота кроссинговера в большинстве сегментов (2, 4, 6) у исследуемых гибридов F<sub>2</sub> чаще значительно уменьшается и даже в несколько раз. Более низкие значения *rf* имели гибриды F<sub>2</sub>, по сравнению с контролем, где в качестве отцовской формы использовали мутантные формы или *L. esculentum* var. *racemigerum*. Исключением были гибриды F<sub>2</sub> Мо 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum* и Марглоб × Мо 628, у которых

наблюдалось компенсаторное существенное увеличение *rf* относительно контроля. В случаях, когда мутантная форма Мо 393 выступала в качестве материнской формы частота мейотической рекомбинации увеличивалась. Дикий вид *L. hirsutum* var. *glabratum* не оказывал существенного влияния на частоту рекомбинации. У гибридов F<sub>2</sub> с отцовской формой *L. hirsutum* var. *glabratum* значение частоты рекомбинации приближено к контролю.

Для увеличения частоты рекомбинации в селекционном процессе целесообразно использовать мутантные формы Мо 393, Мо 628 и межвидовой гибриды F<sub>1</sub> Мо 628 × *L. esculentum* var. *racemigerum*.

#### Список литературы:

1. Mather K. Species crosses in *Antirrhinum*. I. Genetic isolation of the species *Majus*, *Gluti-nosum* and *Oronlium*./ Heredity. 1947. Vol. 1. P. 175-186.
2. Stephens S.G. Genetics. 1961. Vol. 46. № 2. P. 1438-1500.
3. Король А.Б., Прейгель И.А., Прейгель С.И. Изменчивость кроссинговера у высших организмов. Кишинев: Штиинца, 1990. 404 с.
4. Anderson L. K., Reeves A., Webb L. M., Ashley C.M. Distribution of crossovers on mouse chromosomes using immuno-fluorescent localization of MLH1 protein/ Genetics. 1999. V. 151. P. 1569-1579.
5. Богданов Ю.Ф. Изменчивость и эволюция мейоза/ Генетика. 2003. Том 39. №4. С. 453-473.
6. Akhunov, E.D., Goodyear A.W., Geng S., Echaliere B. et al. The organization and rate of evolution of wheat genomes are correlated with recombination rates along chromosome arms/ Genome Res. 2003. V. 13. P. 753–763.
7. Жученко А.А. Генетика томатов. Кишинев: Штиинца, 1973. 663 с.
8. Жученко А.А.мл. Архитектура репродуктивной системы томата. Кишинев: Штиинца, 1990. 201 с.
9. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
10. Stebbins G.L. The cytological analysis of species hybrids/ Botanical Review. 1945. V. 11. P. 463-485.
11. Rogers J.C. The inheritance of photoperiodic response and tillering in maize-teosinte hybrids/ Genetics. 1950. V. 35. P. 513-540.
12. Rick C.M. Further studies on segregation and recombination in backcross derivatives of a tomato species hybrid/ Biol. Zbl. 1972. V.91. №.2. P. 209-220.
13. Harland S.C. The genetical conception of the species/ Biology Reviews. 1963. V. 11. №1. P. 83 – 112.
14. Ananiev E.V., Riera-Lizarazu O., Rinesand H.W., Phillips R.L. Oat-maize chromosome addition lines: A new system for mapping the maize genome/ Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 3524-3529.
15. Mezard C. Meiotic recombination hotspots in plants/ Biochem. Soc. Transact. 2006. V. 34. P. 531-534.

16. Дикие виды и полукультурные разновидности томатов и использование их в селекции/ А.А. Жученко, Е.Я. Глущенко, В.К. Андрищенко и др. – Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1974. 139 с.
17. Бочарникова Н.И. Генетическая коллекция мутантных форм томата и ее использование в селекционно-генетических исследованиях/ ВНИИССОК. М.: Издательство ВНИИССОК, 2011. 120 с.
18. Авдеев Ю.И. Генетический анализ растений. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет», 2004. 379 с.
19. Жученко А.А., Король А.Б. Индуцированное увеличение изменчивости частоты кроссинговера в F<sub>2</sub> у томатов// Цитология и генетика. 1981. Т. 15. № 3. С. 23-28.
20. Литтл Т.М., Хиллз Ф.Дж. Сельскохозяйственное опытное дело. Планирование и анализ. М.: Колос, 1981. 320 с.

### References

1. Mather K. Species crosses in Antirrhinum. I. Genetic isolation of the species *Majus*, *Glutinosum* and *Oronlium*./ *Heredity*. 1947. Vol. 1. P. 175-186.
2. Stephens S.G. *Genetics*. 1961. Vol. 46. № 2. P. 1438-1500.
3. Korol' A.B., Prejgel' I.A., Prejgel' S.I. *Izmenchivost' krossingovera u vysshih organizmov*. Kishinev: Shtiinca, 1990. 404 s.
4. Anderson L. K., Reeves A., Webb L. M., Ashley S.M. Distribution of crossovers on mouse chromosomes using immuno-fluorescent localization of MLH1 protein/ *Genetics*. 1999. V. 151. P. 1569-1579.
5. Bogdanov Ju.F. *Izmenchivost' i jevoljucija mejoza*/ *Genetika*. 2003. Tom 39. №4. S. 453-473.
6. Akhunov, E.D., Goodyear A.W., Geng S., Echaliere B. et al. The organization and rate of evolution of wheat genomes are correlated with recombination rates along chromosome arms/ *Genome Res*. 2003. V. 13. P. 753–763.
7. Zhuchenko A.A. *Genetika tomatov*. Kishinev: Shtiinca, 1973. 663 s.
8. Zhuchenko A.A. *ml. Arhitektura reproduktivnoj sistemy tomata*. Kishinev: Shtiinca, 1990. 201 s.
9. Zhuchenko A.A., Korol' A.B. *Rekombinacija v jevoljucii i selekcii*. M.: Nauka, 1985. 400 s.
10. Stebbins G.L. The cytological analysis of species hybrids/ *Botanical Review*. 1945. V. 11. P. 463-485.
11. Rogers J.C. The inheritance of photoperiodic response and tillering in maize-teosinte hybrids/ *Genetics*. 1950. V. 35. P. 513-540.
12. Rick C.M. Further studies on segregation and recombination in backcross derivatives of a tomato species hybrid/ *Biol. Zbl*. 1972. V.91. №.2. P. 209-220.
13. Harland S.C. The genetical conception of the species/ *Biology Reviews*. 1963. V. 11. №1. P. 83 – 112.
14. Ananiev E.V., Riera-Lizarazu O., Rinesand H.W., Phillips R.L. Oat-maize chromosome addition lines: A new system for mapping the maize genome/ *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1997. V. 94. P. 3524-3529.
15. Mezard C. Meiotic recombination hotspots in plants/ *Biochem. Soc. Transact*. 2006. V. 34. P. 531-534.
16. Дикие виды и полукультурные разновидности томатов и использование их в селекции/ А.А. Жученко, Е.Я. Глущенко, В.К. Андрищенко и др. – Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1974. 139 с.

17. Bocharnikova N.I. Geneticheskaja kollekcija mutantnyh form tomata i ee ispol'zovanie v selekcionno-geneticheskikh issledovanijah/ VNISSOK. M.: Izdatel'stvo VNISSOK, 2011. 120 s.
18. Avdeev Ju.I. Geneticheskij analiz rastenij. Astrahan': Izdatel'skij dom «Astrahpnskij universitet», 2004. 379 s.
19. Zhuchenko A.A, Korol' A.B. Inducirovannoe uvelichenie izmenchivosti chastoty krossingovera v F<sub>2</sub> u tomatov// Citologija i genetika. 1981. T. 15. № 3. S. 23-28.
20. Littl T.M., Hillz F.Dzh. Sel'skohozjajstvennoe opytное delo. Planirovanie i analiz. M.: Kolos, 1981. 320 s.