

ОБНАРУЖЕНИЕ СПОНТАННОГО МУТАГЕНЕЗА, ОБУСЛОВЛЕННОГО МОБИЛЬНЫМИ ГЕНЕТИЧЕСКИМИ ЭЛЕМЕНТАМИ, ОТНЕСЕННЫМИ К КЛАССУ ТРАНСПОЗОНОВ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК, И СЕЛЕКЦИЯ ПАСЛЕНОВЫХ КУЛЬТУР

Авдеев Ю.И.¹ – доктор с.-х. наук, профессор, зав. отделом селекции и биотехнологии овощных культур

Авдеев А.Ю.² – кандидат с.-х. н., с.н.с.

¹Астраханский государственный университет
г. Астрахань, ул. Татищева, 20 А

²Всероссийский НИИ орошаемого овощеводства и бахчеводства
г. Камызяк, 416341, ул. Любича, 16
E-mail: vniiob@kam.astranet.ru; agrovnedzao@mail.ru

На пасленовых культурах обнаружен спонтанный мутагенез, обусловленный мобильными генетическими элементами, отнесенными авторами к классу транспозонов половых клеток (ТПК). Их перемещения по геному приводят к моногенным мутационным изменениям на уровне целого организма. Мутагенная функция ТПК продемонстрирована на многократных примерах моногенных точечных мутаций гена окраски эпидермиса плода томата: у+ -у -у+. Перемещения ТПК в хромосоме «включают – выключают» ген у, меняя состояние его аллелей: доминантное – рецессивное – доминантное на уровне всего растения. Обнаруженное ТПК у пасленовых культур отличается от ранее открытых у растений контролируемых элементов, вызывающих только химерную соматическую пятнистость. Использование ТПК-мутантов позволяет ускорить селекционный процесс. С применением спонтанного мутагенеза создано шесть сортов.

Ключевые слова: спонтанные мутации, томат, транспозоны, МГЭ, гены, транспозиции, пасленовые культуры, мутагенез, сорта.

Введение.

Известно, что мутантные, или генетические изменения в геномах организмов могут возникать спонтанно или при искусственном индуцировании [6, 18, 23]. Наследственные изменения, произошедшие в результате одной мутации, могут быть разными и охватывать от одного признака или небольшого их числа до многих качественных и количественных показателей растения [1,15,27,28]. При индуциро-

ванном мутагенезе частота мутаций возрастает [19-23]. Однако при использовании физических и химических факторов на растения имеет место жесткое воздействие на генотип, что ведет к ослаблению жизнеспособности растений, значительной разбалансированности генома, цепному мутированию тесно сцепленных генных комплексов [19,22]. Спонтанные мутации, как правило, возникают с невысокой частотой [18,19], которая у эукариот на 1 по-

коление составляет лишь 1 : 10⁵-10⁶ и зависит как от конкретных генов, так и от отдельных организмов [16]. Основной причиной их возникновения являются внутригеномные мутаторы – мобильные генетические элементы (МГЭ), активность которых возрастает в стрессовых условиях среды [16,25].

У эукариот в качестве МГЭ могут выступать контролируемые элементы, транспозоны, провирусы, ретротранспозоны, плазмиды и, вероятно, в мень-

шей степени другие генетические структуры [16,20,25]. Эти мобильные генетические элементы могут быть инсерциями в хромосомах, подавлять действие доминантных генов, вызывать их структурные изменения, рекомбинации, дупликации, делеции, хромосомные перестройки. Каждому типу МГЭ присущи свои специфические особенности влияния и взаимодействия с генотипом хозяина. Имеются основания считать, что использование естественного механизма мутаций благоприятствует ускоренному созданию хозяйственно ценных новых форм растений [1,28,9], так как часто удается наблюдать спонтанные моногенные мутации признаков [1-5]. Однако особенности их возникновения и наследования остаются мало изученными, несмотря на то, что отмеченное явление представляет не только теоретический, но и практический интерес для селекции.

Условия, материалы и методы. Опыты, учёты и наблюдения проводили в аридных условиях Астраханской области (АО) на селекционном поле

ВНИИОБ. Особенность климатических условий региона состоит в ежегодных летних высоких стрессовых экстремальных дневных температурах до 40-44°C и нагреве почвы до 65°C, низкой относительной влажности воздуха, которая опускается в полдень до 14-16%.

В качестве исходного материала использованы коллекционные и селекционные линии томата, баклажана и перца, выращиваемые в селекционном процессе на площади 2-3 га. Их количество колеблется по годам от 500 до 900. У всех трех культур выделяли спонтанные мутанты, но более детально их исследовали у томата, генетика признаков которого хорошо изучена [29,31]. Технология посева, посадки и ухода за растениями общепринятая для условий региона при искусственном орошении [14]. Учитывали количество и спектр спонтанных мутаций, делали отборы хозяйственно ценных форм и их описание.

Критериями отбора мутаций являлось:

1) Обнаружение единичных растений – генетических новообразований, в

которых был изменен один или несколько отличимых от исходной формы признаков. Обращали внимание на то, что мутантное растение сохраняет основной комплекс признаков исходной формы.

2) В потомстве мутанта отсутствуют признаки, не свойственные исходной форме, кроме мутантных. Это исключает вероятность гибридного происхождения мутанта.

Результаты и обсуждение исследований. На селекционном поле в течение более 20 лет фиксировали и выделяли у многих линий и сортов единичные спонтанные моногенные или точковые мутации, которые возникали чаще по **окраске плода:** красный → малиновый, красный → желтый; малиновый → желтый, молочно-бурый (незрелый мутант *nor*) → розово-молочный плод; **форме и размеру плода:** увеличение или уменьшение диаметра по высоте или длине или изменение индекса формы, **размеру растения:** увеличение или уменьшение длины стебля; **типу растения:**



обыкновенный → картофельный, штамбовый; различным свойствам плода: твердая консистенция → мягченая, наличие зеленого пятна в основании плода → его отсутствие. Они были описаны нами в ряде публикаций [1-5,21]. Описанные мутации являются точковыми, или моногенными и обусловлены изменением в аминокислотном составе одного белка, продуцируемого посредством одного гена. Как известно из законов генетики, один ген обуславливает образование одного фермента (белка), хотя имеются редкие исключения, когда за образование одного белка отвечают два гена [24]. Частота спонтанных мутаций, как правило, была в пределах 1-2 на 30-50 тыс. растений и отличалась по отдельным признакам и в разные годы. Это в 20-67 раз чаще, чем обычно свойственно эукариотам, в том числе растениям. Упомянутая частота возникновения мутаций растений, достигающая до 0,007%, проявлялась по отношению ко всем растениям селекционного поля. В тоже время, по отношению к конкретным размножаемым сортам или совокупности растений размножаемых линий одного образца она была значительно выше: в пределах 0,11-0,35%. Повышенную частоту мутаций в конкретных генотипах мы объясняем накоплением в геномах селекционных линий МГЭ в результате ежегодных отборов растений, отличающихся по каким-либо хо-

зяйственно и биологически ценным признакам [4,5], а также летними экстремальными высокими температурными условиями Астраханской области. Вызывая заметные генетические изменения у отдельных растений в линиях, МГЭ попадали с ними в отборы и накапливались в селекционном процессе. Широкое распространение вирусов в АО могло способствовать переносу МГЭ между растениями, так как подобное явление у эукариот давно известно [17,25].

Хотя большинство спонтанных мутаций визуально сохраняли исходный комплекс признаков, все же во многих случаях при измерении и подсчетах показателей растений некоторые различия обнаруживаются по ряду количественных признаков при сравнении с исходными линиями [1,2,3]. Частота спонтанных мутаций у томата и перца, как правило, возрастала у полученных мутантов, особенно заметно по окраске плода. Ряд мутантов были стабильными. Но у многих мутантов появились реверсии моногенных признаков. У томата ревертировали признаки: малиновый – красный плод, желтый – красный, полосатая – однородная его окраска, низкий – высокий куст, удлинённый – округлый плод и другие. Реверсии появлялись со значительно большей частотой (до 2-15%), чем мутации. Возникновение моногенных спонтанных мутаций и появление спонтанных

моногенных реверсий привело нас к выводу, что наблюдаемые 3 генетических изменения состояния генотипа (доминантное – рецессивное – доминантное) на моногенных уровнях наследования признака являются наиболее характерным свойством внутригеномных мутаторов – МГЭ, относимых к классу транспозонов. Закономерные генетические изменения растений доказывают их перемещение в геноме. Как известно, к транспозонам, в отличие от ретротранспозонов, относят перемещающиеся непосредственно как ДНКовые элементы хромосом [20, с.132]. К транспозонам также относят и контролирующие элементы (КЭ) [24, с.481], которые при перемещении вызывают соматические генетические изменения у растений. При inserции транспозона в locus доминантного гена следует спонтанная рецессивная мутация, а при транспозиции, т.е. excизии и перемещении транспозона в другой locus, у наблюдаемых растений-реверсий восстанавливается доминантность гена. Такое явление перемещения inserций цитологически и генетически было исследовано и описано для КЭ, которые индуцируют соматическую химерную пятнистость зерна кукурузы [30]. Аналогичная закономерность перемещения МГЭ и проявления спонтанных мутантных признаков зафиксирована и у *Drosophila melanogaster*, у которой 80% спонтанных мутаций вызва-

Реверсии мутантного признака окраски эпидермиса плода томата при размножении мутантных растений, отобранных у разных сортов

Год учета	Сорт, в котором произошла мутация "бесцветный эпидермис"	Количество размноженных растений мутанта	Количество растений с реверсией признака "желтый эпидермис"	Процент возникших ревертантов
2008	Супергол	28	4	14,3
2008	Рановик	60	9	15,0
2008	Праздничный	55	6	10,9
2009	Супергол	88	8	9,1
2010	Классический	44	2	4,5
2010	Форвард	52	1	1,9

ны инсерциями, т.е. перемещениями мобильных элементов [20].

Доминантные реверсии у томата, как правило, проявлялись при размножении рецессивного мутанта, но могли появляться в размножаемых поколениях. При удалении реверсий, а также потомств растений мутантов, которые выщепляют реверсии, мы получали мутантные сорта со стабильным проявлением признака, которые сохраняют его уже более 10 лет [7,8,10-13].

Более подробно происхождение и поведение спонтанных мутаций и реверсий нами проанализировано на признаках томата – красная и малиновая окраска плода, которые возникают чаще других. Доминантный признак – красная окраска плода томата обусловлен геном жёлтого эпидермиса $Y(y+)$, а его рецессивная аллель – бесцветный эпидермис геном y , который придаёт плоду малиновую окраску. Спонтанные малиновоплодные мутанты были получены у многих красноплодных сортов. Частота их возникновения составляла от 1:300 до 1:1250, т.е. в пределах 0,08-0,33% или в среднем 0,21%. Такая частота доказывает высокую активность внутригеномных мутаторов, которые мы связываем с транспозонами. Мутанты сохраняли и размножали как растения, представляющие селекционный и хозяйственный интерес.

Эти мутанты в потомстве «выщепляли» исходные красноплодные варианты растений от 2 (один случай) до 4,5-15% (табл.) или в среднем 9,28%.

В 2008 году малиновоплодный Рановик в отдельных потомствах «выщепил» из 60 растений 9 красноплодных, Праздничный Малиновый из 55 – 6 красноплодных. Одна линия Супергол Малиновый из 28 растений в 2008 году «выщепила» 4, а вторая в 2009 году – 8 из 88 растений с красными плодами. В 2010 потомство малиновоплодной линии мутанта из сорта Классический из 44 растений «выщепило» 2 красноплодных растения. В предыдущие годы отдельные линии малиновоплодного мутанта, полученного из сорта Моряна,

в потомстве «выщепляли» по 3-6 красноплодных растений из 60. Во всех наблюдаемых случаях ревертанты по комплексу остальных признаков полностью или близко соответствовали исходным мутантам. Перечисленные выше сорта имеют цветки, короткий столбик которых спрятан в плотной колонке пыльников, что практически исключает случайные переопыления. Сам анализ аллельных линий исходной и мутантной исключает возможность участия гибридизации в их происхождении. Инсерция транспозона в locus гена $y+$ томата может иметь плейотропный эффект. В частности, малиновая окраска плода у сорта Супергол Малиновый возникла вместе с увеличением длины растения, числа междоузлий, но сохранились форма, размер плода, тип кисти, бессочлененность плодоножки, устойчивость к болезням. У остальных мутантов, кроме окраски плода, другие изменения не были заметны.

Наблюдаемые по окраске плода спонтанные мутации и последующие реверсии с восстановлением первоначального признака относятся к моногенным или точковым, так как происходят в одном гене.

Как известно, к точковым мутациям относят 3 генетических изменения гена: 1) делеции; 2) замена пары оснований (транзиции и трансверсии); 3) инсерции или включения, способные перемещаться у эукариот из одного сайта хромосомы в другой [24]. Поскольку у томата гомозиготы по делециям летальны, то они не могут быть связаны с рассматриваемым явлением. Дубликации генов, повторы нуклеотидов в регуляторных областях, а также вставки нуклеотидов, вызывающие сдвиг рамки считывания, и другие структурные изменения генома, хотя и ведут к появлению мутаций, но их фенотипическое проявление другого типа как при мутациях, так и при реверсиях генома. По этой причине перечисленные структурные изменения в связи с точковыми моногенными мутациями, отмеченными в опытах, нами

не рассматривается. На модели точковых мутаций гена $y+ - y - y+$ остаётся рассмотреть только два варианта изменений структуры доминантного гена. Первый из них – замена пары оснований. Этот процесс в естественных условиях происходит с низкой частотой, но возрастает при индуцированном мутагенезе. Особенностью реверсий или репараций при точковых мутациях, связанных с заменой пар оснований, является то, что они всегда происходят закономерно с более низкой частотой, чем сами мутации [16,20] и ревертанты при этом появляются в 10 раз реже, чем сами мутации [24]. При втором варианте точковых мутаций изменение доминантного признака в рецессивный происходит из-за инсерций или включений, которые у эукариот, как и у прокариот, способны к перемещениям. Реверсии к доминантному гену происходят при удалении инсерций из локуса рецессивного гена. При этом частота транспозиций инсерций может возрастать во много раз, что зависит, как уже отмечалось, от условий среды. В наблюдаемых нами случаях точковых мутаций многих генов частота реверсий всегда превосходила частоту самих мутаций. На многократно изученном гене окраски плода это превосходство составило 44,2 (9,28% : 0,21%) раза.

Таким образом, рассмотренные разные критерии отличий моногенных точковых мутаций и реверсий генов к доминантному типу позволяют сделать однозначный вывод о том, что мутации генов: доминантный – рецессивный – доминантный ($y+ - y - y+$), повторенные на многих сортообразцах, являются отражением результата перемещения инсерций, т.е. транспозиций мобильных генетических элементов, в частности, транспозонов. Транспозоны или подвижные ДНК-элементы хромосом – неотъемлемая часть спонтанного мутационного процесса. Инсерция транспозона в сайт гена $y+$ делает его рецессивным, а эксцизия и новая транспозиция приводит к восстановлению его доминантности.

Реверсии, или растения с восстановленным доминантным геном **y+**, являются в первом поколении размножаемого мутантного растения. Нестабильность рецессивных мутантов проявляется и у отдельных линий размножаемых растений (второе поколение мутанта). Выщепление доминантных мутаций в потомстве рецессивного растения или линии никак не может быть связано с гетерозиготностью рецессив/доминант, но оно, по-видимому, связано с расщеплением взаимодействующих определённых сочетаний транспозонов, как мы предполагаем, А и Б, где А-инсерция, а Б – её активатор.

Нашими опытами показано, что путем оценки потомств мутанта можно отобрать и размножить линии, у которых реверсий признака не отмечается. Повторяющиеся результаты опытов дают основание в ряде случаев предполагать существование ранее упомянутой автономной бинарной системы МГЭ у томата, состоящей из транспозона-А (Т-А) и транспозона-Б (Т-Б). Наличие Т-Б обуславливает перемещение Т-А по-

добно контролирующим элементам Ds и As, открытым В. McClintock [30]. Удаление ревертантов (по анализу потомств) стабилизирует рецессивный мутант, т.к. с ревертантами удаляется и элемент Т-Б. Этот прием использовался нами в селекции [4,9], хотя иногда могут быть сразу отобраны стабильные (без реверсий) мутации [1,2].

Изученный мутационный процесс, связанный с инсерциями и перемещениями транспозонов томата по фенотипическому проявлению существенно отличается от спонтанного мутационного эффекта контролирующих элементов (КЭ), описанных McClintock [30]. КЭ, как упоминалось, являются эндогенными мутаторами соматических тканей и проявляются в пятнистой химерности частей зерна или листьев кукурузы. В научной литературе также описаны КЭ соматической химерной пятнистости львиного зева, петунии, табака [25]. Можно предполагать наличие КЭ и у культуры томата, так как соматическая пятнистая химерность встречается на листьях, молочных и

зрелых плодах у некоторых коллекционных образцов, но до последнего времени она не исследовалась.

В наших опытах «включение-выключение» рецессивных генов происходило на уровне всего генома растения и поэтому было несомненно связано с перемещением транспозонов в клетках полового пути, т.е. до или при образовании половых клеток. Образовавшиеся половые клетки и зигота несут мутантный генотип, что оправдывает их название – транспозоны половых клеток (ТПК). Обнаруженные ТПК в геноме томата в отличие от соматических транспозонов или КЭ, можно отнести к растительным МГЭ другого типа, так как возникающие мутантные растения не являются химерами и представляют генетически однородный мутантный генотип. Присутствующие в геномах растений КЭ и ТПК в форме инсерций хромосом наследуются посредством полового процесса. Их перемещения (транспозиции) в случаях КЭ происходят в соматических тканях – органах растений, приводя к появлению секто-

Литература

1. Авдеев А.Ю. Спонтанный мутагенез у томата и особенности проявления признаков у мутантов. //Материалы международного симпозиума по селекции и семеноводству овощных культур ВНИИССОК. М.2005. -С.267-269.
2. Авдеев А.Ю. Селекция томата для разных целей использования, классификация сортов и технологии выращивания в Нижнем Поволжье. Астрахань, 2012. -211 с.
3. Авдеев А.Ю. Характеристика спонтанных мутаций томата в сравнении с исходными формами //Матер. межд. н.-п. конференции молодых ученых и аспирантов. Астрахань. 2008. -С.5-9.
4. Авдеев А.Ю., Авдеев Ю.И., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П. Селекция томата с малиновоокрашенными плодами, обладающими высокой устойчивостью к растрескиванию //Матер. межд. н.-п. конференции: Аграрная наука – основа успешного развития АПК и сохранения экосистем. Т.2. 2012. -С.8-10.
5. Авдеев А.Ю., Авдеев Ю.И., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П. Метод селекции томата с малиновыми плодами, обладающими высокой устойчивостью к растрескиванию // Матер. межд. н.-п. конференции «Орошаемое овощеводство и бахчеводство в развитии адаптивно-ландшафтных систем Юга России». Изд. РАСХН – ВНИИОБ. Астрахань. 2012. -С.76-78.
6. Авдеев Ю.И. Селекция томата. Кишинев. -1982. -282 с.
7. Авдеев Ю.И., Авдеев А.Ю., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П. Патент на сорт томата Малиновка № 3196 от 13.09.2006 г.
8. Авдеев Ю.И., Авдеев А.Ю., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П. Патент на сорт томата Карат №3203 от 13.09.2006 г.
9. Авдеев Ю.И., Авдеев А.Ю., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П. Использование спонтанных мутаций в селекции паслёновых культур// Астраханский вестник экологического образования. 2012.-№4(22).-С.162-173.
10. Авдеев Ю.И., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П., Авдеев А.Ю. Патент на сорт томата Юрьевский №1011 от 09.10.2002 г.
11. Авдеев Ю.И., Иванова Л.М., Кигашпаева О.П., Авдеев А.Ю. Патент на сорт томата Клеопатра №3139 от 13.09.2006 г.
12. Авдеев Ю.И., Кигашпаева О.П., Иванова Л.М., Авдеев Ю.И. Патент на сорт баклажана Сосулька №4314 от 11.11.2008г.

риальных химер, поэтому их можно называть соматическими транспозонами. Понятие ТПК вводится для отличия характера проявления его мутаций от КЭ (СТ). Транспозиции инсерций ТПК, присутствующих в геноме томата, являются причиной спонтанных моногенных точковых мутаций, наследуемых на уровне всего организма, и потому эта причина не может быть не привязана к половым клеткам. При мутации гена **y+** в рецессивный **y** все плоды растения несут рецессивный признак, а в случае реверсии гена все плоды растения оказываются с доминантным признаком.

Анализ доступной нам научной литературы показал, что до последнего времени транспозоны половых клеток у растений и точковые моногенные мутации, связанные с их транспозициями, не исследованы и не описаны, хотя известны перемещения и различные эффекты от транспозиций МГЭ у дрозофилы *D.melanogaster* [24-26].

Спонтанные мутанты, вызванные перемещениями ТПК, могут иметь высокую хозяйственную ценность. Резуль-

тативность селекции на основе ТПК зависит от частоты их транспозиций, что в свою очередь обусловлено накоплением ТПК в геномах селекционного материала, а также индуцирующим влиянием экстремальных условий среды, и, вероятно, распространением вирусов.

Задача селекционера состоит в том, чтобы добиться стабилизации спонтанного мутационного изменения у отобранных растений. В результате селекции овощных культур с использованием спонтанных мутаций и отборов в поколениях создано 6 сортов пасленовых культур – 4 томата, 1 – баклажана и 1 перца сладкого [7-13], которые вошли в Госреестр селекционных достижений РФ и используются для возделывания фермерскими, крестьянскими и дачными хозяйствами.

Заключение. Проведенными исследованиями на пасленовых культурах обнаружен спонтанный точковый моногенный мутагенез растений, обусловленный внутригеномными мутаторами – мобильными генетическими элементами, отнесенными авторами к

классу транспозонов половых клеток (ТПК). Их перемещения в геноме, как правило, приводят к моногенным мутационным изменениям на уровне целого организма. Мутагенная функция ТПК продемонстрирована на многократных примерах мутаций гена окраски эпидермиса плода томата: **y+ -y -y+**. Перемещения ТПК в хромосоме «включают – выключают» ген **y**, меняя состояние его аллелей: доминантное – рецессивное – доминантное на уровне всего растения. Предполагается существование бинарной системы ТПК-А и ТПК-Б, при которой мутации появляются при наличии обоих компонентов, а стабилизация рецессивной мутации при инсерции только ТПК-А. Обнаруженные ТПК у пасленовых культур отличается от ранее открытых у растений контролируемых элементов, вызывающих только химерную соматическую пятнистость. Использование ТПК-мутантов позволяет ускорить селекционный процесс у растений и создать сорта с новыми хозяйственно ценными признаками.

Литература

13. Авдеев Ю.И., Иванова Л.М., Авдеев Ю.И., Кигашпаева О.П. Патент на сорт перца сладкого Оранж-Классик №3178 от 13.09. 2006г.
14. Авдеев Ю.И., Коринец В.В., Байрамбеков Ш. Б., Бочаров В.Н. и др. Рекомендации по возделыванию с.-х. культур при капельном орошении в Астраханской области. М. -2003. – 44 с.
15. Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика. Т.3. 1988. -254 с.
16. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика. М. 1985. -446 с.
17. Голубовский М.Д. Организация генома и формы наследственной изменчивости у эукариот // В кн. Молекулярный механизм генетических процессов: молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. М., Наука. -1985.-С.146-162.
18. Дубинин Н.П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. М. 1963. -239 с.
19. Дубинин Н.П. Общая генетика. М. Наука. 1986. – 559 с.
20. Жимулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск. 2007. -479 с.
21. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинёв. Штиинца. 1980. -588 с.
22. Коваленко Л.В., Захарченко Л.П., Волошина М.А. и др. Поведение транспозонов *hobo* и *P* в нестабильной линии yellow 2-717 *Drosophila melanogaster* и её производных после скрещиваний с лабораторной линией //Генетика.-Т.42.-2006.-№6.-С.748-756.
23. Лобашов М.Е. Генетика. Л. 1969. -752 с.
24. Льюин Б. Гены. Пер. с англ. под ред. Георгиева Г.П. М. Мир. 1987.- 544с.
25. Хесин Р.Б. Непостоянство генома. Наука. 1984. -472с.
26. Юрченко Н.Н., Коваленко Л.В., Захаров И.А. Мобильные генетические элементы: нестабильность генов и геномов// Вавиловский журнал генетики и селекции. Т.2.-2001.-С.261-270.
27. Avdeyev Y.I. Pleiotropic effect of *y-* gene //TGC Report, №31. Devis. USA. 1981.P.2.
28. Avdeyev Y.I., Kigashpaeva O.P., Avdeyev A.Y. Mutation of fruit diameter //TGC Report №53. University of Florida. USA. 2003. P.9-10.
29. Chetelat R., Rick C.M. Revised list of monogenic stocks //TGC Report. №58. 2008. P.42-62.
30. McClintock B. Controlling element and the gene //Cold Spring Harbor Symposium. Quant. Biol. V21. 1956. 197 p.
31. Rick C.M., Mutschler M., Tanksley S. Linkage maps of the tomato //TGC Report №3. 1987. P.5-34.