

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ МОЛДОВЫ
ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ, ФИЗИОЛОГИИ И ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

**На правах рукописи:
УДК: [635.64:631.52]:575 (043.3)**

МАКОВЕЙ МИЛАНЬЯ ДМИТРИЕВНА

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ КУЛЬТУРНОГО И
МУТАНТНОГО ГЕНОФОНДОВ ТОМАТА
(*Solanum lycopersicum* L.), МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ**

411.04. Селекция растений и семеноводство

Автореферат диссертации на соискание ученой степени

доктора хабилитат биологических наук

Кишинев, 2023

Работа выполнена в *Лаборатории генетических ресурсов растений* Института генетики, физиологии и защиты растений Государственного Университета Молдовы

Научный консультант

ЛУПАШКУ Галина, доктор хабилитат биологических наук, профессор исследователь, член корреспондент АН Молдовы

Официальные оппоненты:

ГОНЧАРИУК Мария, доктор хабилитат сельскохозяйственных наук, профессор исследователь

ПЫНТЯ Мария, доктор хабилитат биологических наук, конференциар исследователь

БУТНАРУ Галлиа, доктор генетики и селекции растений, почетный профессор, доктор хонорис кауза. Университет естественных наук имени короля Михая I, Тимишоара, Румыния, член Румынской Академии Наук

МУНТЯНУ Некулай, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, Университет естественных наук «Ион Ионеску де ла Брад», Яссы, Румыния

Состав комиссии по публичной защите диссертации

АНДРОНИК Лариса – *председатель*, доктор хабилитат биологических наук, конф. исследователь

МИХНЯ Надежда – *секретарь*, доктор хабилитат биологических наук, конф. исследователь

ЛУПАШКУ Галина – *научный консультант*, доктор хабилитат биологических наук, профессор исследователь, член корреспондент АН Молдовы

ГОНЧАРИУК Мария – *оппонент*, доктор хабилитат сельскохозяйственных наук, профессор исследователь

ПЫНТЯ Мария – *оппонент*, доктор хабилитат биологических наук, конф. исследователь

БУТНАРУ Галлиа – *оппонент*, доктор генетики и селекции растений, почетный профессор, доктор хонорис кауза. Университет естественных наук имени короля Михая I, Тимишоара, Румыния, член Румынской Академии Наук

МУНТЯНУ Некулай – *оппонент*, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, Университет естественных наук «Ион Ионеску де ла Брад», Яссы, Румыния

Защита состоится **30. 11. 2023** г. в **10⁰⁰** час. на заседании Комиссии по публичной защите по специальности **411.04. Селекция растений и семеноводство** при Институте генетики, физиологии и защиты растений Государственного Университета Молдовы по адресу: MD-2002, ул. Пэдурий, 20, Кишинев, Республика Молдова

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Института генетики, физиологии и защиты растений Государственного Университета Молдовы и на веб-странице Национального агентства по обеспечению качества в образовании и исследованиях (apases.md)

Автореферат разослан «_____» _____ 2023

Секретарь Комиссии по публичной защите,

МИХНЯ Надежда, доктор хабилитат биологических наук, конференциар исследователь

Научный консультант,

ЛУПАШКУ Галина, доктор хабилитат биологических наук, профессор исследователь, член корреспондент АН Молдовы

Автор

МАКОВЕЙ М.Д.

© МАКОВЕЙ МИЛАНЬЯ, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ	4
ВВЕДЕНИЕ	7
1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	7
3. ОТБОР УСТОЙЧИВЫХ К СТРЕССОВЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА ПО МИКРОГАМЕТОФИТУ	9
4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ МУТАНТНЫХ ФОРМ ТОМАТА КАК ИСТОЧНИК НОВОЙ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ ПО СЕЛЕКЦИОННО–ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ	11
4.1. Особенности проявления и степень фенотипической выраженности маркерных генов на ранних стадиях онтогенеза	11
4.2. Генотипическая реакция пыльцы мутантных форм томата на действие стрессовых абиотических факторов (высокие, низкие температуры, засуха)	14
4.3. Потенциал мутантных форм по хозяйственно-ценным признакам	16
5. ГАМЕТНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ТОМАТА	18
5.1. Изменчивость морфологических признаков ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата у линий и гибридов F ₁ под действием стрессовых температур	18
5.2. Изменчивость и наследование содержания ДНК и дисперсии хроматина	20
5.3. Наследование устойчивости по признакам мужского гаметофита к высокой и низкой температурам гибридами F ₁	23
5.4. Доля влияния родительских форм на наследуемость устойчивости к температурным стрессам по признакам мужского гаметофита	24
5.5. Роль трансгрессий в селекции томата на устойчивость к высокой температуре	26
5.6. Селекционная ценность потомств поколений F ₃ и F ₄ , полученных из устойчивых по признакам пыльцы трансгрессивных рекомбинантов	28
5.7. Комбинированные отборы и их влияние на характер проявления признаков и интенсификацию селекционного процесса томата	29
5.8. Генотипические особенности районированных сортов томата	33
6. СЕЛЕКЦИЯ НА ГЕТЕРОЗИС – СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА	37
6.1. Прогнозирование эффективности подбора родительских форм	37
6.2. Создание исходного материала с функциональной стерильностью	42
6.3. Мутантные гены <i>ls</i> и <i>br</i> и формирование генетической изменчивости в гибридных популяциях F ₂ и F ₃	46
6.4. Многомаркерные линии томата и степень выраженности признаков, контролируемых генами <i>ls</i> и <i>br</i> в популяциях F ₃ – F ₅	51
6.5. Вариабельность качества и количества пыльцы у многомаркерных линий томата в зависимости от уровня закладки соцветия и высокой температуры	54
ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	58
БИБЛИОГРАФИЯ	62
СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ НА ТЕМУ ДИССЕРТАЦИИ	65
АННОТАЦИИ (русский, румынский, английский)	70

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Томат (*Solanum lycopersicum* L.) – наиболее потребляемая овощная культура в мире [36], обладающая высокими пищевыми, технологическими и вкусовыми качествами. В последнее время селекционерами достигнуты значительные успехи в создании высокопродуктивных сортов и гетерозисных гибридов F_1 , однако многие вопросы остаются нерешенными, в том числе касающиеся их устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды [42]. Актуальность проблемы усиливается и тем, что в Республике Молдова каждый 2-3-й год засушливый, сопровождаемый вирусными эпифитотиями, что приводит к интенсификации генетической эрозии культуры. Этим обусловлена необходимость разработки новых методов и технологий селекционного процесса для создания сортов и гибридов F_1 томата, соответствующих современным требованиям производителей и потребителей. Успех создания ценных генотипов в значительной степени зависит от научно обоснованного выбора исходного материала, который можно выделять из генетических коллекций, а также создавать искусственным путем за счет вовлечения в скрещивания генетически и географически отдаленных форм [15]. Особый интерес в этом плане представляют мутантные формы, полученные разными способами [14, 33]. Наличие большого количества легко идентифицируемых мутантных маркерных генов может способствовать решению широкого и разностороннего спектра задач практической селекции [3, 5, 21, 30]. Эффективность использования мутантных генов томата в процессе создания комплексных геноносителей, сортов и гибридов томата зависит от наличия информации по характеру проявления и степени фенотипической выраженности мутантных маркеров в зоне возделывания культуры [33]. От степени их изученности и окультуренности во многом зависит прогнозирование селекционного процесса и эффективность его проведения [15].

В настоящее время весьма актуальна проблема интенсификации и оптимизации селекционного процесса, предусматривающая комбинированное использование методов классической селекции с современными (молекулярные, гаметные, биотехнологии и др.). Особенно интересны в этом плане гаметные технологии, которые позволяют быстро и эффективно прорабатывать большие популяции пыльцы на искусственно созданных стрессовых фонах, способствуя интенсификации селекционного процесса по выделению и отбору устойчивых генотипов на ранних и самых уязвимых этапах онтогенеза растений [29, 46, 48, 50]. Исследования, связанные с экологическим контролем развития пыльцы как на этапах её формирования [40, 51, 54], так и функционирования зрелой пыльцы [19, 22, 23, 35, 41, 53, 57], свидетельствуют о её генотипоспецифической реакции на разные стрессовые факторы, приводящие к распределению микрогаметофитов на группы [29, 30, 35, 58]. Для эффективного сочетания методов классической селекции с гаметными отборами необходимы более глубокие знания особенностей изменчивости и наследования признаков пыльцы гибридами F_1 в зависимости от уровня устойчивости их родительских форм и действия экологических факторов [17, 24], доли влияния родительских форм и их взаимодействия на наследуемость признаков к высоко- и низкотемпературным

стрессам гибридами F_1 [28], рекомбинационной трансгрессивной изменчивости в F_2 и селекционной ценности потомств поколений $F_3 - F_5$, полученных от устойчивых рекомбинантов [25, 27]. Решению этих и целого ряда других важных задач были посвящены наши исследования.

Цель исследований. Выявление генетического потенциала культурных и мутантных форм томата на гаметофитном и спорофитном уровне путем анализа изменчивости и наследуемости устойчивости к стрессовым абиотическим факторам и других хозяйственно-ценных признаков для создания нового исходного материала, и высокопродуктивных сортов, и гибридов.

Задачи исследований:

- Создать и оптимизировать искусственные стрессовые фона (высокие, низкие температуры, засуха) для скрининга устойчивости мутантных и других образцов томата по признакам мужского гаметофита в условиях *in vitro*.
- Изучить генетический потенциал культурного и мутантного генофондов томата как источника новой зародышевой плазмы на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с одновременной оценкой характера проявления и степени фенотипической выраженности биологических, хозяйственно-ценных и мутантных маркерных признаков, провести их дифференциацию и классификацию.
- Провести многокомпонентные скрещивания, в том числе с использованием генотипов, носителей мутантных генов для создания гибридных популяций, их изучения и разработки эффективных методов селекции.
- Изучить закономерности изменчивости и наследования биологических, цитохимических и других признаков пыльцы гибридами F_1 , детерминирующих устойчивость к абиотическим стрессовым факторам с последующей оптимизацией способов подбора родительских форм для получения устойчивых к высоким и низким температурам генотипов.
- Определить долю влияния родительских компонентов и их взаимодействия на наследуемость признаков жаро- и холодостойкость пыльцы гибридами F_1 .
- Разработать метод отбора трансгрессивных рекомбинантов из расщепляющихся популяций F_2 по признакам жаростойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок, определить селекционную ценность потомств устойчивых рекомбинантов в поколениях F_3-F_5 .
- Разработать методы комбинированных отборов в сочетании традиционной классической селекции с гаметными технологиями.
- На основе разработанных методов отбора и оценки создать:
 - а) исходный материал нового поколения с высоким потенциалом устойчивости к одному или одновременно к 2–3-м стрессовым абиотическим факторам в сочетании с комплексом других хозяйственно-ценных признаков для разных направлений селекции;
 - б) исходный материал томата с мутантными маркерными признаками для использования в гетерозисной селекции;

- Создать новые сорта и гибриды томата с разным сочетанием хозяйственно-ценных признаков, включая мутантные маркерные и устойчивость к стрессовым абиотическим факторам.

Гипотеза исследований. Наличие в культурном и мутантном генофондах томата генотипов с разной устойчивостью к стрессовым абиотическим факторам в сочетании с другими хозяйственно-ценными признаками, их оценка и изучение позволят разработать методологию подбора родительских форм для гибридных комбинаций, раскрыть их генетический потенциал variability и наследования признаков с целью создания ценного исходного материала, новых сортов и гетерозисных гибридов томата.

Методы исследований. В основе исследований лежат методы культивирования пыльцы томата в условиях *in vitro* [8] для определения устойчивости к абиотическим стресс-факторам (высокие, низкие температуры, засуха) [29], характера изменчивости и наследования этих признаков, рекомбинационной и трансгрессивной изменчивости [11, 12, 14]. Изучали характер проявления, и степень фенотипической выраженности мутантных генов согласно правилам номенклатуры генов томата [14, 59]. Проводили классические – *простые, реципрокные, сложные ступенчатые* скрещивания. Для изучения морфологических и цитохимических признаков ядер генеративных и вегетативных клеток пыльцы томата готовили цитологические препараты [18]. Классифицировали образцы по разработанной нами шкале устойчивости [29]. Изучали влияние комбинированных отборов с использованием традиционных методов и гаметных технологий на интенсификацию селекционного процесса томата [29]. Для статистической обработки данных и их графического представления использовали дисперсионный, кластерный, корреляционный и другие компьютерные программные пакеты – *Statgraf, Statistica 7, Excell*.

Основные научные положения, выносимые на защиту:

- Создание и оптимизация искусственных стрессовых фонов (высокие, низкие температуры, засуха) для диагностики устойчивости образцов томата по признакам мужского гаметофита в условиях *in vitro*.
- Генетический потенциал культурного и мутантного генофондов томата как источник новой зародышевой плазмы по комплексу хозяйственно-ценных признаков, включая устойчивость к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры, засуха).
- Закономерности наследования устойчивости к стрессовым абиотическим факторам по признакам мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, устойчивость к высокой и низкой температурам по прорастанию пыльцы и длине трубок) в F_1 и анализ потомств в динамике поколений F_2 , F_3 , F_4 и т.д.
- Теоретическое обоснование подбора родительских форм в многокомпонентных скрещиваниях для получения устойчивых к абиотическим стрессам (высокие, низкие температуры) гибридных потомств томата по признакам муж-

ского гаметофита: устойчивость по пыльце, длине пыльцевых трубок, морфологическим и цитохимическим признакам ядер V и G клеток пыльцы томата.

- Комплексное использование методов пыльцевой и традиционной селекции и его влияние на интенсификацию селекционного процесса.
- Исходный материал для гетерозисной селекции томата.
- Новые сорта, гибриды F₁ и линии томата, в том числе многомаркерные.

Новое научное направление исследований, выдвигаемое для защиты:

Разработка и использование гаметофитных технологий на всех этапах селекционного процесса для повышения эффективности выявления и отбора генотипов с высокими показателями устойчивости к абиотическим стрессам (высокие, низкие температуры и засуха) в сочетании с выраженными фенотипическими характеристиками по спорофиту.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ВВЕДЕНИЕ. Представлено обоснование направления исследований, дана краткая характеристика работы, включая цель, задачи, гипотезу и методологию исследования. Показана научная и практическая новизна полученных результатов, их практическая значимость и выносимые на защиту положения.

1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Показано, что проблема селекции томата на экологическую пластичность остается одной из ключевых направлений фундаментальных и прикладных исследований. Выявлен всевозрастающий интерес к созданию сортов и гибридов, сочетающих в генотипе признаки скороспелости, урожайности, качества плодов и устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам. Неуклонно возрастает интерес к поиску, идентификации, отбору и созданию новых генетических источников, пополнение ими генофондов, которые позволят решать многие вопросы практической селекции томата. Отмечен высокий интерес к применению маркер-ориентированных, гаметных и других современных методов в сочетании с классическими, которые способствуют выведению селекции томата на качественно новый уровень. Все это подтверждает актуальность и научную обоснованность выбранного нами направления исследований.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При проведении исследований учитывали место и условия выращивания экспериментального материала. Подробно представлены и описаны методы, использованные в процессе проведения опытов на разных стадиях онтогенеза растений. Разработаны и оптимизированы искусственные стрессовые фоны (высокие, низкие температуры, засуха) для скрининга и изучения генетического потенциала культурного и мутантного генофондов томата (*Solanum*

lycopersicum L.) по признакам пыльцы [29]. Предложен метод определения адаптивного потенциала генотипов томата к высокой температуре [26]. Разработана шкала устойчивости с учетом критерия двух признаков мужского гаметофита, которая позволяет дифференцировать и систематизировать результаты скринингов обширных коллекций по типу и степени выраженности признаков, детерминирующих устойчивость (Табл.1).

Таблица 1. Шкала устойчивости с учетом критерия двух признаков мужского гаметофита: устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок

№ группы	Устойчивость		Характеристика устойчивости генотипа
	По прорастанию пыльцы, %	до длина пыльце- вых трубок (д.о.м.)	
	Значения групп, %		
I	0 – 11	0 – 20	неустойчивый
II	12 – 23	21 – 41	с низкой устойчивостью
III	24 – 35	42 – 62	с относительной устойчивостью
IV	36 – 47	63 – 83	устойчивый
V	48 – 59	84 – 104	высокоустойчивый
VI	60 и >	105 и >	сверхустойчивый
VII	0 – 23	63 и >	низкая устойчивость пыльцы и > высо- кая по длине трубок
VIII	48 и >	0 – 31	высокая устойчивость пыльцы и < низ- кая по длине трубок

Разработан коэффициент стрессоустойчивости [47], который объединяет два параметра в одном показателе и дает полное представление об устойчивости генотипа к конкретному стрессогенному фактору.

$$K_{сту} = \frac{P_{оп} \times L_{оп}}{P_k \times L_k} \times 100\%$$

где: ***K_{сту}*** – коэффициент стрессоустойчивости, выраженный в %; ***P_{оп}*** – количество проросших пыльцевых зерен в опыте, шт.; ***L_{оп}*** – длина пыльцевых трубок в опыте (д.о.м.); ***P_к*** – количество проросшей пыльцы в контроле, шт.; ***L_к*** – длина пыльцевых трубок в контроле (д.о.м.).

Разработана схема организации работы с генофондом мутантных форм томата, которая охватывает все этапы и фазы жизненного цикла каждого мутантного генотипа (Рис.1).



Рис. 1. Схема организации работы с коллекцией мутантных форм томата

3. ОТБОР УСТОЙЧИВЫХ К СТРЕССОВЫМ ТЕМПЕРАТУРНЫМ ФАКТОРАМ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА ПО МИКРОГАМЕТОФИТУ

Отражены результаты скрининга коллекционного материала на устойчивость к высокой и низкой температурам на одной из наиболее уязвимых стадий онтогенеза – зрелый мужской гаметофит (пыльца). Скрининг коллекционных и селекционных образцов томата (85 генотипов) на высокотемпературный стресс проводили с использованием режима воздействия на их пыльцу температурой 45°C в течение 6 часов. Выявлена высокая индивидуальная реакция пыльцы каждого генотипа к исследованному фактору. Разработанный нами коэффициент стрессоустойчивости, позволил систематизировать и распределить их на соответствующие типу и уровню устойчивости группы (Табл. 2). Наибольший

интерес представляют генотипы 3, 4 и 5-й групп, характеризующиеся как устойчивые, высокоустойчивые и сверхустойчивые соответственно. Они перспективны для использования в селекции в качестве доноров устойчивости.

Таблица 2. Характеристика образцов культурного генофонда томата по степени их устойчивости к высокотемпературному стрессу

Группа устойчивости	Вариант	Жизнеспособность пыльцы, %	Жаростойкость пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, (д.о.м.)	Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %	Коэффициент устойчивости к стрессу
1	Контроль Опыт	30,2 ± 2,4 9,3 ± 0,7	30,8	79,0 ± 1,1 32,5 ± 0,4	40,5	12,7
2	Контроль Опыт	37,8 ± 1,4 22,5 ± 1,2	53,3	59,0 ± 1,3 50,0 ± 0,9	83,9	44,7
3	Контроль Опыт	31,0 ± 2,0 25,4 ± 2,2	81,9	52,0 ± 0,5 47,0 ± 0,7	84,6	72,0
4	Контроль Опыт	27,3 ± 1,7 25,3 ± 2,0	87,6	32,5 ± 0,3 31,5 ± 0,8	97,0	84,9
5	Контроль Опыт	25,2 ± 1,4 25,3 ± 1,7	100,0	30,0 ± 0,6 32,5 ± 0,9	108,3	116,6

Оценке на устойчивость к низкотемпературному стрессу были подвергнуты 96 образцов томата путем проращивания их пыльцы на фоне низкой положительной температуры +6°C в течение 24 часов на искусственной питательной среде, содержащей 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты в условиях *in vitro*. Процент прорастания пыльцы у исследованных генотипов сильно варьировал – от 1,4% до 76,2%. Такой разброс показывает, что разные образцы неоднозначно реагируют на данный стресс-фактор в период прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. По реакции изученных образцов на холодостресс большая часть (59 генотипов) выделены в первые три группы: неустойчивых, низко- и среднеустойчивых образцов. Лимиты значений признаков в пределах групп очень высокие (Табл. 3). Одновременно выделены генотипы с высокой внутрипопуляционной однородностью по прорастанию пыльцы и росту пыльцевых трубок, что характеризует их как высоко- и сверхустойчивые (4 и 5 группа).

Таблица 3. Группы устойчивости по реакции пыльцы генотипов томата на низкую температуру (+6°C/24 часа)

Группы устойчивости генотипов	Количество генотипов в группе	Лимиты значений коэффициентов устойчивости по группам
1. Неустойчивые	28	0 – 21
2. Среднеустойчивые	31	28 – 50
3. Устойчивые	15	51 – 73
4. Высокоустойчивые	12	78 – 100
5. Сверхустойчивые	10	101 – 132

Влияние срока хранения пыльцы при низкой температуре на её качество. Изучали способность пыльцы томата (16 генотипов) сохранять оптимальный процент жизнеспособной и функциональной пыльцы при длительном (в течение 60 суток) хранении её на фоне низкой температуры (+6°C). Установлено, что отдельные генотипы сохраняли высокую жизнеспособность пыльцы (10,0-12,0%), которая при прорастании после длительного хранения формировала длинные трубки (28-36 д.о.м.) [49]. Это указывает на эффективность использования данного метода для отбора устойчивых селекционно-ценных форм томата по признакам микрогаметофита. Он также может широко применяться при промышленном семеноводстве гетерозисных гибридов томата в случае необходимости хранения пыльцы для многократного использования в опылениях.

4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ МУТАНТНЫХ ФОРМ ТОМАТА КАК ИСТОЧНИК НОВОЙ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ ПО СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

4.1. Особенности проявления и степень фенотипической выраженности маркерных генов на ранних стадиях онтогенеза.

Представлены результаты всестороннего изучения особенностей проявления маркерных признаков, контролируемых мутантными генами на разных стадиях онтогенеза – *сеянцы, рост, цветение, плод, семена*. Описаны **маркерные гены, контролирующие синтез антоциана**, идентифицированные в день появления всходов **по окраске гипокотиля**.

Ранняя их идентификация дает возможность отбора нужных генотипов, позволяет контролировать гибридность рассадного материала и, тем самым, значительно сократить объем и продолжительность проводимых экспериментов. Выделена группа мутантных форм (16 генотипов), на гипокотиле которых отсутствует антоциановая окраска, в нее вошли: Мо 588 (*aa*); Мо 305 (*aw*); Мо 343 (*aw*); 581 (*ag*); Мо 585 (*al*); Мо 651 (*al*); Мо 787 (*a, hl*); Мо 952 (*bls*) и многомаркерные мутантные линии: Мо 500 (*wo, d, aw, c, m-2*); Мо 504 (*aw, bk, d, o, p, s, wo*); Мо 632 (*ag, h, t, u, pl, e*); Мо 638 (*V-2, c, a, u, ut, gs, gf, u, ms*); Мо 755 (*aa, wv, d*); Мо 779 (*ms-31, l, bu, dl, al*); Мо 851 (*clau, di, inc, ag*); Мо 924 (*lg, vi, y*). Сильный антоциановый пигмент был отмечен на 32 мутантных формах (от интенсивно фиолетового до темно-бордового, переходящего в черный), остальные характеризовались разной степенью проявления признака (Рис. 2, *а*). Высокая разнородность мутантных форм по специфике проявления признака указывает на целесообразность активного их вовлечения в селекционно-генетические исследования [30].

Изучение и анализ характера проявления **маркерных генов семядолей и первых настоящих листьев** в пределах генофонда также выявил их большое разнообразие (Рис. 2, *б*). Различия по степени нарушения формы, окраски семядольных и первых настоящих листьев (ярко-желтые, желтые, бело-желтые, желто-зеленые, серо-белые, светло-зеленые и др.), контролируются большим количеством мутантных генов: – *aut, apn, alb; afl, gil, Cu, cg, c, dt, fu, inf, inta,*

lur⁺; *lut*; *ltf*; *lg-2*, *Me*, *marm*, *marm*², *marm*³, *nv*, *oc*, *Op*, *pu*², *pl*, *res*, *ru*, *sf*, *sy*, *syv*, *Tor*, *ver*, *vo*, *V-5*⁺, *wv*, *Xan*⁺; *Xan-4*.

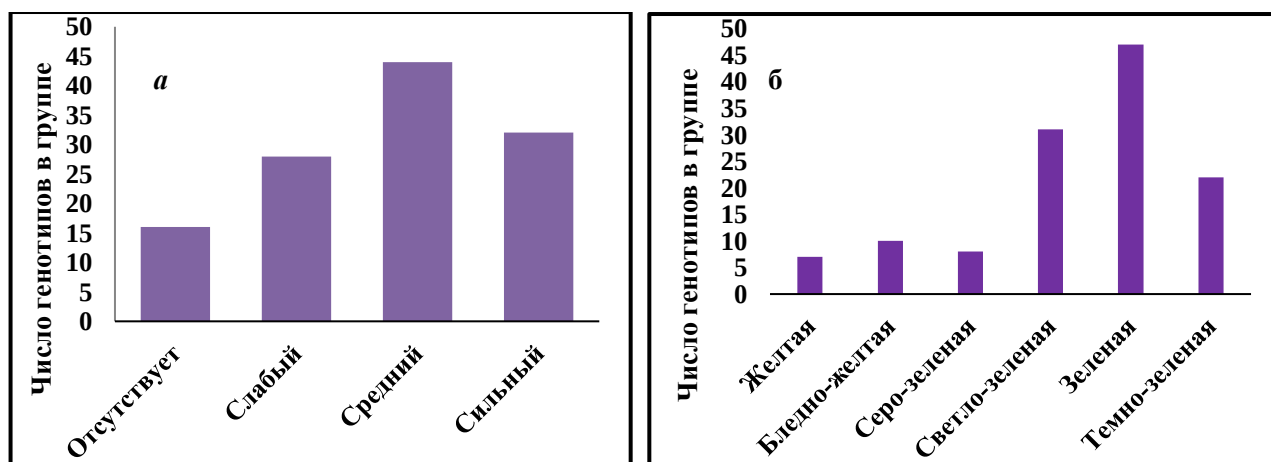


Рис. 2. Распределение мутантных форм томата на группы: а) – по проявлению антоциана на гипокотиле; б) – по окраске семядольного листа

Вариации *по форме, окраске, типу листовой пластинки, степени рассеченности, наличию долей и долек между основными листьями, а также гофрированность и степень опушения* у взрослого растения контролируется следующими генами: *fu*; *me*; *div*; *dt*; *res*; *aut*; *d*; *Op*; *m-2*; *coa*; *Ver*; *inc*; *c*; *a*; *lut*; *ch*; *marm*; *Wo*^m; *Ven*; *wt*; *nv*; *l-2*; *wd*; *Xan*⁺; *Xa-3*; *bls*; *ful*; *mua*; *alf*; *spl*; *ag*; *ta*; *inta*; *apn*; *lur*; *pl*; *per*; *ug-6*; *clau*; *oc*; *alb*; *ig*; *vo*; *etf*; *lg*; *Tor*; *bul*; *V-3*; *hl*; *syv*; *Cu*; *e*; *ra*. Следуя характеру проявления и степени фенотипической выраженности этих признаков, для эффективного использования мутантных форм, носителей этих генов в селекции они распределены на соответствующие группы (Рис. 3).

Признаки репродуктивной системы и мутантные гены, контролирующие характер их проявления. Различия между мутантными формами по величине цветка, количеству его частей, соотношению долей чашки и числа

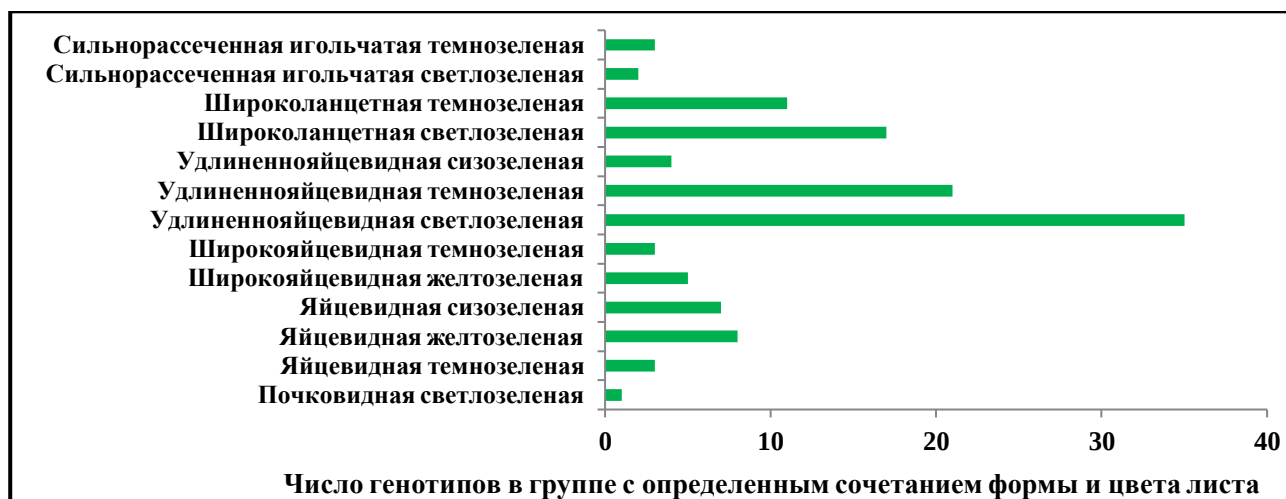


Рис. 3. Распределение коллекционных мутантных форм томата по форме и окраске листьев

долей венчика, их длины (лепестков цветка и чашечки), наличие опушения и окраске цветков, являющихся главными отличительными признаками изученных мутантов, достаточно выражены. В коллекции есть мутантные формы с сильно разветвленными (*s*, *mult*, *mur*, *mux*, *mua*), уменьшенными (*hg*, *di*), одноцветковыми (*uf*) и фасциированными соцветиями. Выявлены и описаны мутантные формы с разными типами стерильности – Mo544 (*ds*), Mo(*ex*), Mo 432 (*Ge*), Mo638 (*ms*), Mo787 (*ms-2*), Mo779 (*ms-31*), Mo732 (*psu*), Mo504 (*s*), Mo732 (*ste*), Mo738 (*ste*), Mo756 (*st*), Mo822 (*spl*). Они обладают значительной изменчивостью в отношении числа элементов околоцветника и андроея. Доли чашечки по длине могут быть короче долей венчика, равны или значительно больше их. Эти гены представляют особый интерес для целенаправленного и активного их вовлечения в процесс создания стерильных форм томата для гетерозисной селекции. Согласно степени фенотипической выраженности признаков репродуктивной системы, образцы мутантного генофонда (125 форм) дифференцированы и систематизированы на группы (Табл. 4).

Таблица 4. Разнообразие мутантных форм томата по проявлению признаков репродуктивной системы

Степень проявления признака	Лимиты значений признаков	Количество генотипов в группе
Высота закладки первого соцветия		
Лист, над которым расположено 1-е соцветие	4 - 5	15
	6 - 8	33
	9 - 12	59
	13 и выше	23
Тип соцветия		
С единичными цветками	от 1 до 3	6
Простой тип соцветия	от 4 до 10 цветков	59
Простой тип соцветия с сильным опушением	от 1 до 7 цветков	11
Промежуточный (1-2-х осевые)	от 10 до 18 цветков в соцветии	32
Сложный (3-4-х осевые)	от 19 и более (до 60 цветков)	15
Размер и окраска цветка		
Малочленные – пять долей	Светло-желтые мелкие неопушенные	3
	Светло-желтые мелкие опушенные	6
	Светло-желтые крупные неопушенные	13
	Светло-желтые крупные опушенные	11
	Желтые мелкие опушенные	15
	Желтые крупные опушенные	41
Многочленные – более 5-ти долей	Желтые мелкие, без опушения	12
	Желтые крупные, опушенные	24

4.2. Генотипическая реакция пыльцы мутантных форм томата на действие стрессовых абиотических факторов

Представлены результаты проведенной впервые оценки устойчивости мутантных форм томата (125 генотипов) на искусственно созданных стрессовых фонах (высокая, низкая температуры, засуха) по комплексу признаков мужского гаметофита: жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок. Анализ генотипоспецифической реакции пыльцы мутантных форм томата на действие разных стрессовых факторов позволила дифференцировать и систематизировать их на соответствующие шкале устойчивости группы (Рис. 4). На разных стрессовых фонах одни и те же мутантные формы неоднозначно реагировали на действие стрессогенного фактора. Например, с летальной реакцией на действие одного стресс-фактора, тогда как на фоне другого отмечается высокая устойчивость, а на третьем выявляется высокая внутривнутрипопуляционная изменчивость по характеру прорастания пыльцы и способности, проросших на фоне стресса пыльцевых зерен формировать трубки, достаточной для оплодотворения длины.

Исследованиями не установлено какой-либо зависимости типа и уровня устойчивости по признакам пыльцы от маркерных генов, носителями которых являются мутантные формы. Например, одни многомаркерные мутанты – Мо 500, Мо 519, Мо 632, Мо 924 характеризуются высокой устойчивостью пыльцы по обоим признакам ко всем факторам, тогда как другие – Мо 308, Мо 451, Мо 638 демонстрируют очень высокую чувствительность как по прорастанию пыльцы, так и способности её формировать длинные трубки на всех искусственно созданных стрессовых фонах.

Результаты оценки образцов мутантного генофонда томата по характеру и степени проявления признаков мужского гаметофита, характеризующих их устойчивость к разным стрессовым абиотическим факторам, позволили выделить мутантные формы нескольких *генетически* обусловленных типов:

- Мутантные формы томата, характеризующиеся **высокой устойчивостью пыльцы ко всем изученным стрессовым факторам (высокие, низкие температуры, засуха).**

- Мутантные формы, с **одинаково высокой ответной реакцией их пыльцы (чувствительностью) на действие обозначенных выше стресс-факторов.**

- Мутанты, сочетающие **устойчивость к высокой и низкой температурам.**

- Мутанты, сочетающие **устойчивость к высокой температуре и засухе.**

- Мутанты, сочетающие **высокую устойчивость к низкой температуре и засухе.**

- Мутантные формы, пыльца которых устойчива **только к высокой температуре.**

- Мутантные формы с высокоустойчивой пылью **только к низкой температуре.**

- Мутантные формы, пыльца которых высокоустойчива **только к засухе.**

– **Мутантные формы томата с высокой внутрипопуляционной изменчивостью** изученных признаков пыльцы на разных искусственно созданных стрессовых фонах:

а) генотипы, у которых на фоне стрессовых факторов прорастает незначительное количество пыльцевых зерен, но проросшие формируют очень длинные, равномерные пыльцевые трубки;

б) генотипы с активно и быстро прорастающими пыльцевыми зернами, но при этом проросшие на фоне стрессовых факторов пыльцевые зерна, не могут формировать пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины (три диаметра пыльцевого зерна) [8].

Это позволяет нам сделать о том, что устойчивость к трем разным стрессовым абиотическим факторам (высокая, низкая температуры, засуха) детерминруется разными генетическими системами, выявляя различия даже внутри одного мутантного образца по двум разным признакам пыльцы: прорастание и способность проросших пыльцевых зерен формировать трубки достаточной для оплодотворения длины.

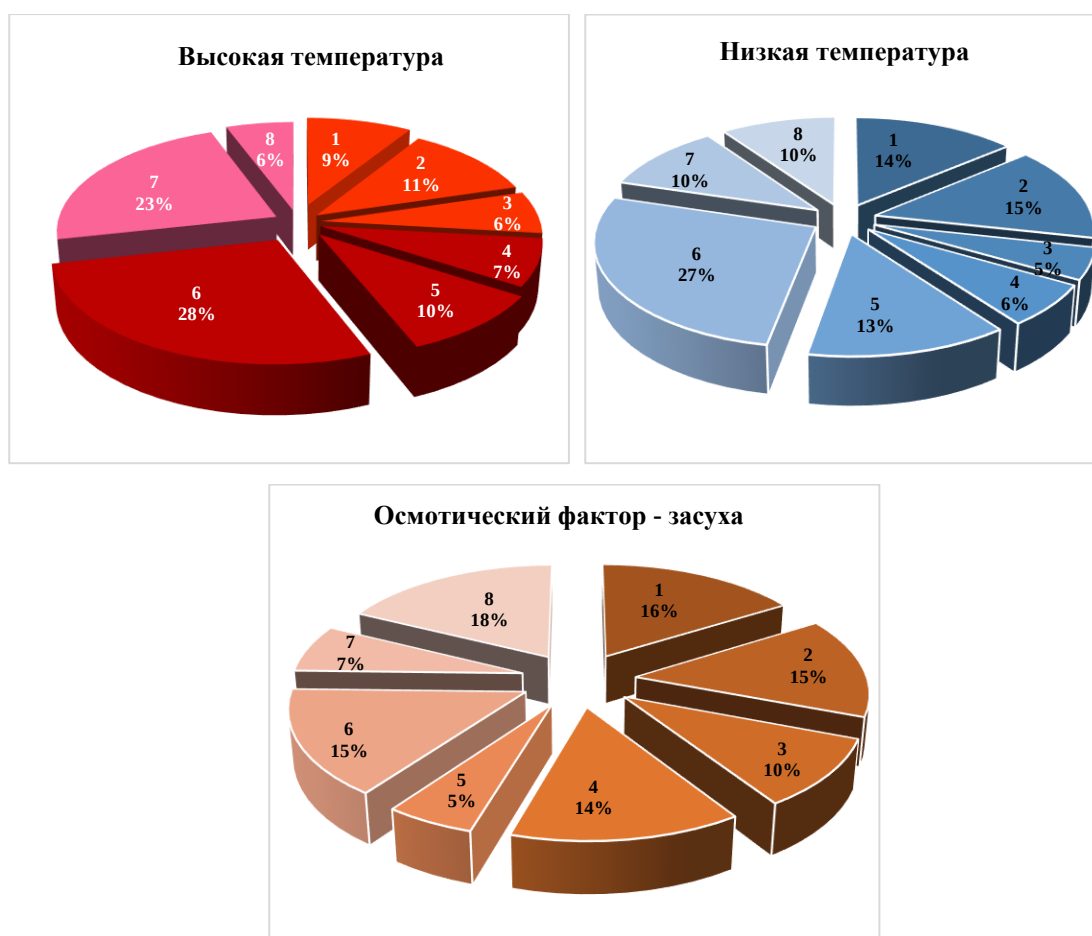


Рис. 4. Распределение мутантных форм томата на группы по степени устойчивости их пыльцы к высокой, низкой температурам и засухе

Примечание: 1 – неустойчивые формы; 2 – слабоустойчивые по обоим признакам пыльцы; 3 – среднеустойчивые; 4 – устойчивые; 5 – высокоустойчивые; 6 – сверхустойчивые; 7 – формы неустойчивые по прорастанию пыльцы и устойчивые по длине пыльцевых трубок; 8 – устойчивые по прорастанию пыльцы и неустойчивые по длине пыльцевых трубок

Анализ влияния условий внешней среды на степень изменчивости признаков пыльцы при выращивании растений мутантных форм томата в разные годы (2011-2014), показал неоднозначную реакцию, однако показатели признаков при этом оставались в пределах нормы реакции, характерной для конкретного генотипа. Это указывает на целесообразность и эффективность использования искусственных стрессовых фонов для оценки, выявления и отбора устойчивых генотипов по признакам мужского гаметофита на начальных этапах развития растений и селекционного процесса.

4.3. Потенциал мутантных форм томата по хозяйственно-ценным признакам

Тип роста растений и продолжительность вегетации. Разнообразие по форме куста в основном связано с размером растения (*d*, *dd*, *dmp*, *dmd*, *ssp*, *sp*, *sp*⁺, *sp*[±]), числом боковых побегов (*ls*), степенью их разветвления (*atn*, *bu*, *br*, *cg*, *bip*, *com*, *sd*, *bls*, *wd* и др.). С учетом характера проявления и степени фенотипической выраженности признаков, контролируемых этими генами, и продолжительности вегетационного периода, мутантные формы нами были систематизированы на группы: **индетерминантные:** раннеспелые (98-108 дней), среднеспелые (110-118 дней), позднеспелые (121-134 дня); **детерминантные:** ультрараннеспелые (89-99 дней), раннеспелые (104-109 дней), среднеспелые (110-118 дней), позднеспелые (121-137 дней) и ультрапозднеспелые (154-158 дней); **полудетерминантные:** раннеспелые (102-109 дней), среднеспелые (110-117), позднеспелые (121-132 дней); **супердетерминантные:** ультрараннеспелые (87-98 дней), раннеспелые (100-109 дней), среднеспелые (111-119 дней); **карликовые формы:** ультрараннеспелые (79-99 дней), раннеспелые (101-109 дней), средние – (112-119 дней) и позднеспелые – (121-147 дней). Это своеобразный генотип томата, детерминирующий широкий спектр жизненных форм с разными типами роста и сроком созревания плодов, который может быть использован как исходный материал этих признаков при решении теоретических и задач практической селекции открытого и защищенного грунта.

Идентификация и систематизация мутантных форм по признакам плода. Изученный нами генотип широко представлен маркерными генами, контролирующими разные признаки плода [30]. **Окраска плода** связана с большим количеством мутантных генов: *o*, *at*, *ep*, *dg*, *gf*, *hp*, *t*, *u*, *ug*, *Ip*, *l*, *r*, *sh*, *y*, детерминирующих характер и интенсивность окраски созревающего плода, и выраженность различий у зрелых плодов. Содержание **ликопина** и **β – каротина** в плодах контролируется генами β , β^c , β^{og} , *Del*. Изменяя биохимический, а особенно пигментный состав плодов, эти гены влияют не только на окраску, но также на вкусовые, диетические и товарные качества плодов [1, 43, 55]. Наиболее сильно гены окраски влияют на пигментный состав плодов, при этом одни мутантные гены – *r*, *at*, *sh* понижают общее содержание каротиноидов [60], тогда как другие – *hp*, *hp-1*, *hp-2*, *Ip*, *dg* повышают его [61], а третьи – β , β^c , *Del*, *t*, *gs*, *fg* изменяют их состав и соотношение, не влияя на общее содержание. Большую ценность для улучшения химического состава плодов имеет ген β , повышающий

содержание β -каротина – основного предшественника витамина А. Формы с геном β в результате замещения ликопина β -каротином имеют оранжевую или красно-оранжевую окраску плодов [39, 55]. **Мясистость** и высокую **упругость** плодам придают гены *pat* и *pat-2*. Использование их в селекции улучшает плодобразование и размер плода, особенно при выращивании в неблагоприятных условиях. **Степень опушения** разных частей растения, включая плоды, определяется генами *Ln*, *p*, *vi*, *Wo^m*. Невызревающие плоды имеют мутантные формы, которые являются носителями генов *rin*, *nor*, *alc*. Признак – **форма плода** у томата, как и окраска, является одной из основных характеристик при селекции новых сортов относительно их направления и назначения [1]. Специфичность коллекции по форме плода придает наличие в ней другой группы генов – *O^l*, *o*, *obl*, *el*, *n*. **Поверхность плода** у изученных форм гладкая или в разной степени ребристая, вершина плода гладкая, иногда вытянута в более или менее острый носик. Согласно степени фенотипической выраженности этих признаков, описаны мутантные гены, контролирующие характер их проявления – *ep*, *o*, *el*, *crl*, *f*, *y*, *bk*, *lc*, *O^l*, *n*, *n-2*, *ck*, *anr*, *ptb* [30]. Идентифицированы и систематизированы мутантные формы томата **по числу, форме, окраске, структуре семенных камер, модификации созревания плодов и наличию семян в них**, контролируемые генами – *an*, *aw*, *e*, *ds*, *Ge*, *at*, *Bog*, *Lc*, *Ip*, *Del*, *Abg*, *at*, *gf*, *Gr*, *hp-1*, *lo*, *loc*, *Nr*, *r*, *t*, *fi*, *bs* [30]. С учетом характера проявления признаков плода для целенаправленного использования их в селекции они распределены на следующие группы:

I группа – плоды округлой формы разной интенсивности окраски (16 разновидностей по цветовой гамме окраски плода): 1 – красные; 2 – интенсивно красные; 3 – морковно-красные; 4 – оранжевые; 5 – желтые и грязно-желтые; 6 – розовые; 7 – белые; 8 – темно-зеленые и зелено-желтые; 9 – интенсивно зеленые опушенные; 10 – красно-бордовые, переходящий в черные; 11 – коричнево-черные; 12 – красные с розовыми полосками; 13 – розовые с желтыми полосками; 14 – красные с желтыми полосками; 15 – зеленые с желтыми полосками; 16 – оранжевые с розовыми полосками.

II группа – плоды сплюснутые (разделена на три разновидности по характеристике поверхности плода в сочетании с окраской плода): **А** – *гладкая поверхность* (1 – ярко-красные, 2 – темно-красные, 3 – зеленые); **Б** – *полуребристая поверхность* (1 – красные, 2 – интенсивно-красные); **В** – *сильноребристая* (1 – красные, 2 – темно-красные, 3 – интенсивно-розовые с оранжевыми полосками).

III группа – плоды продолговатые (разделена на пять подгрупп по форме плода): **А** – *грушевидные* (1 – красные, 2 – лимонно-желтые, 3 – интенсивно-оранжевые, 4 – розовые); **Б** – *сливовидные* (1 – красные, 2 – оранжевые, 3 – цвет банана); **В** – *цилиндрические* (1 – красные, 2 – оранжевые); **Г** – *сердцевидные* (красные, розовые); **Д** – *эллипсоидные* (1 – красные). Это неисчерпаемый источник зародышевой плазмы, который открывает широкие возможности для активного использования их при создании новых сортов и гибридов томата разного направления и назначения, в том числе декоративных.

Как считает автор более 500 мутантных форм томата [33], для целенаправленного и эффективного их использования в селекционно-генетических исследованиях необходимо наличие информации о степени фенотипической измен-

чивости маркерных признаков в зоне возделывания культуры. Проведенные нами исследования [30] показали, что проявление и надежность идентификации мутантных генов одновременно зависят как от особенностей генотипа, так и условий внешней среды. Установлено, что разные маркерные признаки в нерегулируемых климатических условиях (в поле), проявляются неоднозначно. Наиболее подвержено действию факторов среды наличие антоциана на гипокотиле у мутантов, а также его содержание на различных частях растения (*a*, *aa*, *aw*, *at*, *al*, *ag*, *bls*, *cla*, и др). В одних случаях антоциановый пигмент сильно выражен, в других он не обнаруживается. Аналогичная ситуация выявлена по модификации волосков, контролируемых генами – *h*, *hl*, *hr*, *hrt*, *hs*, *vi*, *Ln* и др. В определенной степени это относится и к мутантам с необычной окраской и формой плода с неравномерной пятнистостью и некрозом листьев (*Abg*, *af*, *at*, *B*, *bk*, *coa*, *ctr*, *cul*, *dg*, *alb*, *v-2*, *imp^{dia}*, *psu* и др). Широкий спектр изменчивости по характеру и степени фенотипического проявления отмечен по маркерам стерильности (*ex*, *ex-2*, *ps*, *ps-2*, *s*, *sl-2*, *st*, *ste*) и генам (*mip*, *mux*, *mua*, *ms-2*, *uf*), контролирующим тип соцветия и количество цветков на них. Другая группа маркерных генов: *alb*, *ch*, *cv*, *lur*, *lut*, *marm*, *spl*, *scf* очень хорошо идентифицируется на стадии семядольного листа и на протяжении роста и развития рассады в теплице, но после высадки растений на постоянное место в поле, признаки исчезают. Многие маркерные признаки идентифицируются только на определенной стадии роста и развития (всходы, семядоли, первые настоящие листья, цветение, полное созревание плодов и др.), что подтверждает рекомендации автора об эффективности их использования в практической селекции только при наличии информации о степени фенотипического их проявления.

Всестороннее изучение генофонда мутантных форм томата (мутантных генов), показало, что они являются уникальным источником новой зародышевой плазмы, детерминирующий широкий спектр жизненных форм, который может целенаправленно и активно использоваться для решения теоретических и практических задач селекции (создание исходного материала нового поколения, линий, сортов и гетерозисных гибридов), а также инструментом (объектом) для проведения фундаментальных генетических, физиологических и биохимических исследований [30].

5. ГАМЕТНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ТОМАТА

5.1. Изменчивость морфологических признаков ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата у линий и гибридов F₁ под действием стрессовых температур.

Приводятся результаты изучения морфологических признаков – диаметр, периметр, площадь в ядрах **вегетативных (V)** и **генеративных (G)** клеток пыльцы томата при воздействии на неё высокой (45°C) и низкой температурами (+7°C) у родительских линий (P₁ и P₂) и их гибридов F₁. Показано, что ядра V и G клеток по-разному реагируют на действие высокой и низкой температур. Пер-

вопричиной их разной реакции может быть структура: ядра V клеток вакуализированные, крупные, в отличие от ядер G клеток, которые плотнее и мельче. Отличаются ядра V и G клеток пыльцы у гомозиготных и гетерозиготных генотипов и по составу наследственных факторов.

Установлено, что ядра V клеток в популяциях всех гибридов F₁ по морфологическим признакам более однородны, чем у их родительских форм. И, наоборот, по признакам ядер G клеток, в особенности в опытных вариантах, изменчивость выше в популяциях F₁.

Кластеризация генотипов по характеру проявления морфологических признаков **ядер V клеток** пыльцы при 25°C (контроль) выявила следующее распределение: в 1-й кластер вошли генотипы со средними значениями признаков (диаметр, периметр, площадь ядер), во 2-й с низкими, и в 3-й с высокими. При воздействии на пыльцу температурой 45°C степень сходства между генотипами меняется, и они оказываются в разных кластерах. Тогда как температура 7°C особого влияния на изменчивость признаков ядер V клеток не оказывает, степень сходства между генотипами относительно контроля почти не меняется (Рис. 5). Характер проявления признаков ядер V клеток пыльцы в F₁ преимущественно определяется отцовской формой.

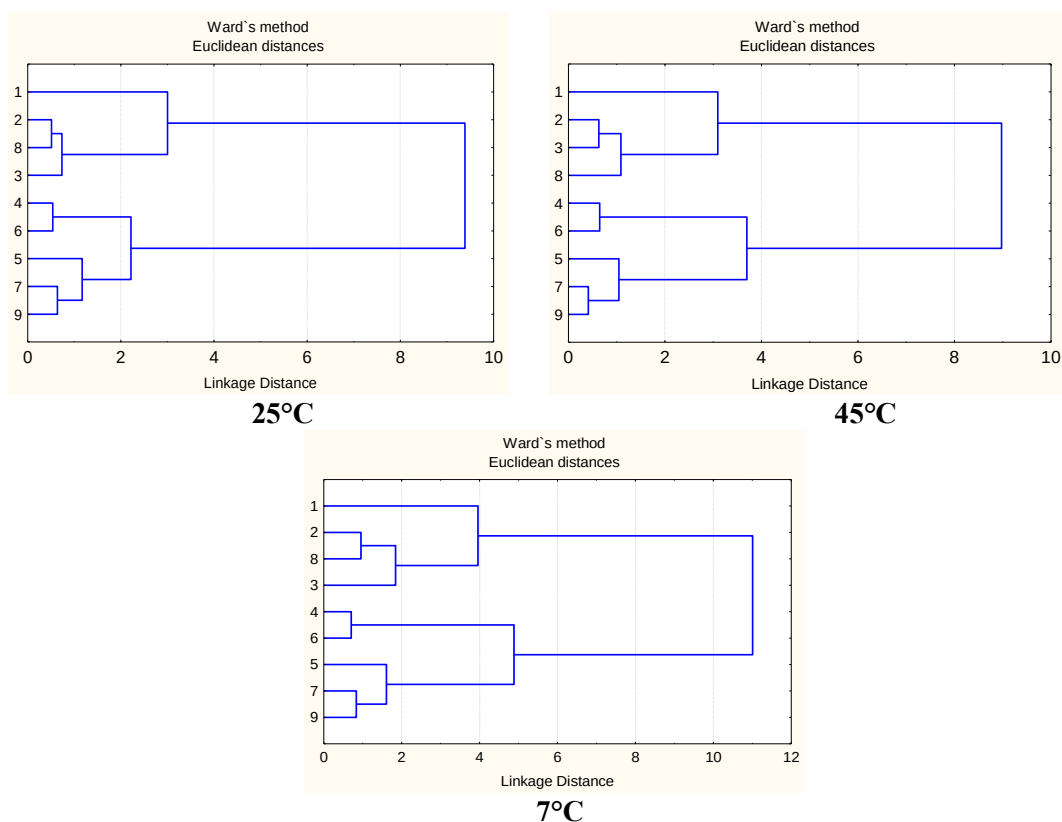


Рис. 5. Дендрограмма сходства исходных форм и гибридов F₁ томата по морфологическим признакам ядер V клеток пыльцы при высокой и низкой температурах: 1. Л 187(1); 2. Л 965; 3. F₁ Ирок; 4. Л 187(2); 5. Л 828; 6. F₁ Красная стрела; 7. Л 965; 8. Л 214; 9. F₁ Северный экспресс

Анализ морфологических признаков **ядер G** клеток пыльцы на трех разных фонах (25°C, 45°C, 7°C) показал более высокую их изменчивость. Кластеры имели выраженные показатели признаков (Рис. 6). Например, в контроле (25°C) величина и характер проявления признаков определяется влиянием отцовской формы у всех гибридов, тогда как в вариантах с температурами 45°C и 7°C обнаруживается высокое влияние материнских форм. Реакция исходных форм и гибридов F₁ томата по морфологическим признакам на действие стрессовых факторов проявляется дифференцировано. В то же время генотипы в популяциях от разных комбинаций по признакам ядер **G** клеток на обоих фонах (45°C и 7°C) имели схожее распределение в кластеры (Рис. 6). Вероятно, отбор на устойчивость к одному фактору может привести к повышению толерантности к другому.

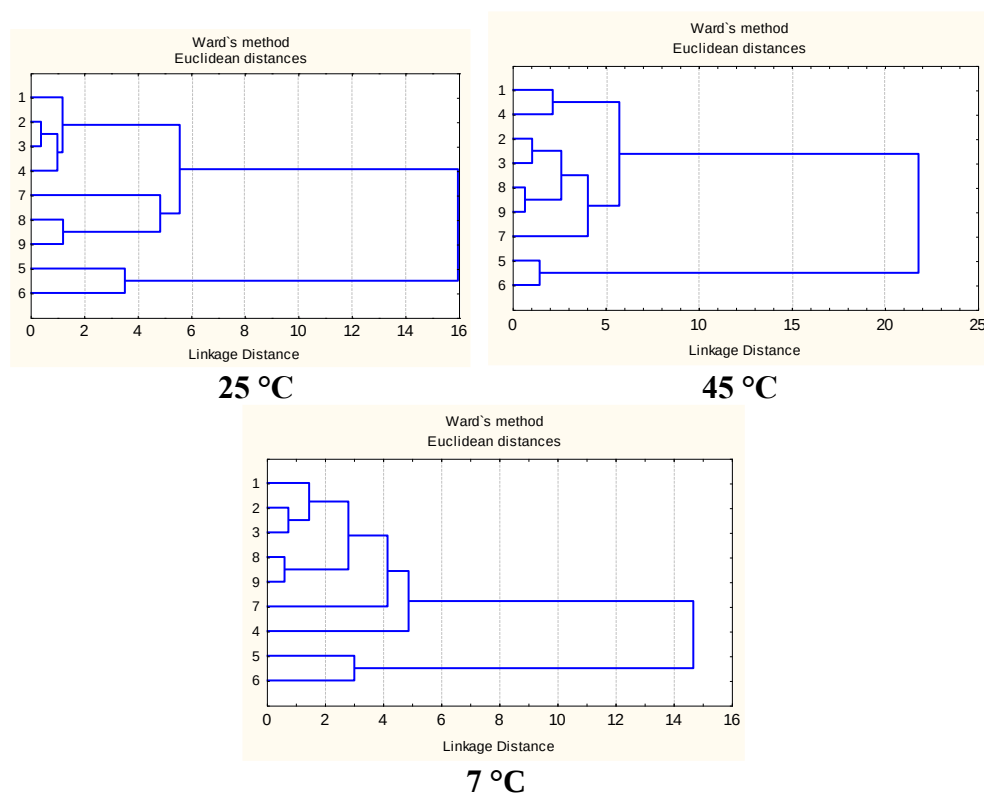


Рис. 6. Дендрограмма сходства исходных форм и гибридов F₁ томата по морфологическим признакам ядер G клеток пыльцы при высокой и низкой температурах: 1. Л 187(1); 2. Л 965; 3. F₁ Ирок; 4. Л187(2); 5. Л828; 6. F₁ Красная стрела; 7. Л965; 8. Л214; 9. F₁ Северный экспресс

5.2. Изменчивость и наследование содержания ДНК и дисперсии хроматина

Изучали влияние высокой (45°C) и низкой (7°C) температур на характер проявления и изменчивость цитохимических показателей (содержание ДНК и дисперсия хроматина) ядер *вегетативных (V)* и *генеративных (G)* клеток пыльцы гибридов F₁ томата и их родительских форм (три гибридные комбинации).

По содержанию ДНК в ядрах V и G клеток пыльцы наблюдались четкие различия между гибридами и их родительскими формами. Особенно выражены эти различия на фоне стрессовых температур. Возможно, это связано с тем, что гаметы гетерозисных генотипов могут быть разных типов и различными по составу наследственных факторов. Следовательно, они по-разному реагируют на стрессовые температуры, тем самым создавая более широкий спектр изменчивости. Поскольку ядро G клетки является носителем наследственной информации, то это указывает на широкую связь между геномными изменениями, в том числе связанными с гибридизацией, тогда как ядро вегетативной клетки является запасующей с высокой метаболической активностью.

Значительные дифференцированные различия выявлены между родительскими формами и их гибридами F₁ в ядрах как (V), так и (G) клеток пыльцы по дисперсии хроматина, характеризующей его функциональную активность. Увеличение его показателя указывает на более компактную структуру и снижение его активности [34].

Не установлено какой-либо определенной закономерности влияния использованных температурных стресс-факторов на изменчивость признаков «содержание ДНК и дисперсия хроматина». Проявление этих признаков у гибридов F₁ томата преимущественно определялась генотипическими особенностями родительских форм.

Относительным показателем термоустойчивости генотипов может служить соотношение содержания ДНК в ядрах V и G клеток пыльцы (G/V), которое характеризует процесс синтеза ДНК [13]. Здесь необходимо отметить, что пыльцу мы получали от растений, выращенных в теплице, где температура в летний период превышала 30°C, поэтому соотношение G/V в контроле уже фактически характеризует её устойчивость, а последующее её прогревание создавало дополнительный стресс. Установлено, что устойчивость пыльцы всех трех гибридов F₁ к изученным температурным стрессам (45°C и 7°C) была или ниже, чем у устойчивой родительской формы, или совпадала с менее устойчивой формой (Табл. 5). Это свидетельствует о том, что исходные линии характеризуются разной генетической устойчивостью. Следовательно, при гибридизации, кроме учета показателей устойчивости мужского гаметофита, необходимо подбирать исходные линии с высокой комбинационной способностью и идентичной устойчивостью к температурным стрессам.

Таблица 5. Соотношение содержания ДНК в ядрах G и V клеток пыльцы у исходных линий и гибридов F₁ томата под воздействием различных температур

Гибрид F ₁	t = 25°C (контроль)			t = 45°C			t = 7°C		
	P ₁	P ₂	F ₁	P ₁	P ₂	F ₁	P ₁	P ₂	F ₁
Ирок	1,20	1,15	1,09	1,28	1,04	0,96	1,38	1,21	1,19
Красная стрела	1,14	1,09	1,18	1,23	0,91	0,85	1,32	1,08	1,08
Северный экспресс	1,35	1,25	1,24	1,31	1,21	1,31	1,01	1,22	1,06

Одновременно провели анализ влияния генотипа и температурных факторов на варьирование содержания ДНК в ядрах V и G клеток пыльцы. Установили, что доля влияния взаимодействия двух факторов на изменчивость количества ДНК в варианте с высокой температурой значительно выше по G – клетке и составляет 78,4% против 47,4% по V – клетке (Табл. 6). На фоне низкой температуры, как по V, так и G – клетке влияние взаимодействия факторов «генотип x температура» достаточно высокое и составляет 62,6% и 60,6% соответственно (Табл. 6). Это свидетельствует о резервах отбора устойчивых к данному стрессу форм с искомыми показателями адаптивности.

Доля влияния генотипа, температуры и их взаимодействия на изменчивость признака дисперсия хроматина несколько иная. Высокая изменчивость дисперсии хроматина отмечена при взаимодействии этих факторов в варианте использования для обработки пыльцы высокой температуры (45°C) по V – клетке - 66,1%, тогда как по G – клетке только на 38,6% и на 23,1% определяется генотипом. На фоне низкой температуры доля влияния генотипа (32,8% V – клетка и 32,1% G – клетка) и температуры (32,8% V – клетке и 44,8% G – клетке) высокая (Табл. 6), что и обусловило более четкую дифференциацию генотипов. Вероятно, устойчивость пыльцы связана с функциональной активностью хроматина.

Таблица 6. Доля влияния различных факторов на содержание ДНК и дисперсию хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы под влиянием температурных стрессов

Фактор	Содержание ДНК				Дисперсия хроматина			
	t = 45°C		t = 7°C		t = 45°C		t = 7°C	
	клетка		клетка		клетка		клетка	
	V	G	V	G	V	G	V	G
Генотип	16,0	18,3	23,2	29,3	9,0	23,1	32,8	32,1
Температура	23,4	4,1	8,1	1,8	5,9	9,4	32,8	44,8
Взаимодействие «генотип x температура»	47,4	78,4	62,6	60,6	66,1	38,6	26,6	10,0

Таким образом, проявление цитохимических признаков: содержание ДНК и дисперсия хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы у всех изученных гибридов F₁ томата было либо промежуточным, либо приближалось к менее устойчивой родительской форме, что свидетельствует *о рецессивном характере наследования устойчивости к изученным температурным стресс-факторам*. Аналогичные результаты получены и другими авторами [6, 56], которые у гибридов F₁ кукурузы выявили геномные изменения, указывающие на нестабильность содержания ядерной ДНК. Также показано, что у межлинейных гибридов с высоким гетерозисом количество ядерной ДНК было на уровне среднеродительского, тогда как у F₁ с низким гетерозисом количество ДНК было выше примерно на 5% [37]. Высокая изменчивость содержания ДНК в зависимости от условий среды установлена на аллополиплоидных гибридах тритикале и пшеницы [2, 4].

5.3. Наследование устойчивости по признакам мужского гаметофита к высокой и низкой температурам гибридами F₁ томата

Изучали наследование устойчивости по признакам мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок) к высокой (45°C) и низкой (7°C) температурам гибридами F₁, полученными путем прямых и рецiproкных скрещиваний линий с разными типами и уровнем устойчивости. Установлено, что при скрещивании двух устойчивых линий (Л187 x Л828) по изученным признакам в гибридах F₁ как по жаростойкости, так и холодостойкости отмечается отрицательное сверхдоминирование (депрессия) у прямых и рецiproкных гибридов (Табл. 7), что указывает на рецессивный характер этих признаков.

В комбинации гибрида (Л187 x Л965), где один из родительских компонентов устойчив к обеим температурам, а другой высокочувствителен, отмечается отрицательное доминирование и сверхдоминирование по жаро- и холодостойкости пыльцы. Такая же закономерность выявлена по устойчивости пыльцевых трубок (Табл. 7). Вывод о рецессивном характере устойчивости по этим признакам справедлив и в данном варианте.

У гибридов F₁, где обе родительские формы (Л558 x Л965) восприимчивы к высокой и низкой температурам, наблюдается сверхдоминирование по жаростойкости пыльцы и устойчивости пыльцевых трубок. По признаку «холодостойкость пыльцы» при прямом скрещивании отмечено промежуточное наследование, при рецiproкном – доминирование лучшего родителя (Табл. 7). Сильнее выражены показатели на фоне высокой температуры. Можно предположить, что эти линии являются близкородственными по происхождению, скрещивание которых приводит к объединению их аллелей и усилению устойчивости в F₁.

Таблица 7. Характер наследования устойчивости к высокой и низкой температурам гибридами F₁ томата по признакам мужского гаметофита

Гибридная комбинация	Коэффициент наследования признаков – Н _p					
	Свежая пыльца		Жаростойкость		Холодостойкость	
	1	2	3	4	5	6
Л187 × Л828	- 1,4	+ 2,0	- 0,55	- 1,5	- 6,0	- 7,1
Л828 × Л187	- 1,6	+ 3,3	- 1,21	- 2,65	- 5,2	- 7,2
Л187 × Л965	+ 3,9	+ 6,4	- 0,71	- 0,86	- 1,0	- 153,8
Л965 × Л187	- 1,5	+ 3,7	- 0,82	- 0,30	- 0,70	- 139,6
Л558 × Л965	- 1,2	- 0,06	+ 16,4	+ 2,2	+ 0,33	- 0,94
Л965 × Л558	- 5,5	- 0,13	+ 26,9	+ 2,8	+ 1,0	- 1,20
Л469 × Л186	+ 1,5	+ 0,89	+ 1,43	+ 24,0	+ 4,9	+ 0,06
Л186 × Л469	+ 0,4	+ 0,56	+ 3,0	+ 79,6	+ 8,3	+ 1,4
Л965 × Л214	- 1,0	- 0,33	+ 1,1	+ 0,28	+ 41,0	+ 0,42
Л214 × Л965	- 0,5	- 0,06	- 0,18	+ 3,3	+ 12,8	- 0,68
Л189 × Л965	- 2,6	+ 0,6	+ 67,7	+ 4,48	+ 0,69	- 3,7
Л965 × Л189	- 2,0	- 1,0	+ 49,8	+ 0,40	- 0,94	- 9,4

Примечание. Нумерация в заголовке таблицы: 1. Жизнеспособность свежесобранной пыльцы; 2. Длина пыльцевых трубок; 3. Жаростойкость по прорастанию пыльцы; 4. Жаростойкость по длине пыльцевых трубок; 5. Холодостойкость по прорастанию пыльцы; 6. Холодостойкость по длине пыльцевых трубок

Прямые и рецiproкные гибриды F_1 (Л469 х Л186 и Л186 х Л479), полученные с использованием родительских форм с одинаково средними показателями устойчивости по признакам мужского гаметофита к стрессовым температурным факторам образуют пыльцу более жаростойкую, чем их исходные формы. Это касается и признаков «холодостойкость и устойчивость пыльцевых трубок». Вероятно, линии (469 и 186), использованные в данной комбинации скрещивания, также обладают разными парами эквивалентных генов устойчивости, объединение которых в одном геноме у гибридов F_1 приводит к усилению проявления признаков, характеризующих устойчивость генотипов.

Существенных различий в зависимости от направления скрещиваний в F_1 не отмечено. Установленные закономерности наследования гибридами F_1 устойчивости к высокой и низкой температурам по признакам мужского гаметофита при скрещивании форм с контрастным и равным уровнем устойчивости также свидетельствуют о *рецессивном характере наследования признаков к стрессовым температурным факторам*, что согласуется с выводом, сделанным в разделе 5.2 и заключениями других авторов [17, 24, 52]. Полученные результаты представляют большой интерес для практического применения в селекции томата и могут служить предпосылкой для обоснованного подбора родительских пар при гетерозисной селекции.

5.4. Доля влияния родительских форм томата на наследуемость устойчивости к температурным стрессам по признакам мужского гаметофита

Влияние родительских форм на проявление признаков жаро- и холодостойкости в F_1 определяли путем компонентного анализа в двухфакторном комплексе с вычислением коэффициента наследуемости в широком смысле (h^2). Оценку и анализ родительских форм и их гибридов F_1 (14 комбинаций) на устойчивость к высоким температурам проводили на жестких температурных фонах: 35°C; 38°C; 45°C и 48°C с разной временной экспозицией действия на пыльцу: 3, 5 и 7 часов. Холодостойкость определяли путем проращивания пыльцы в условиях *in vitro* на фоне пониженных температур +6°C и +10°C. Вычисляли долю влияния каждого родителя и их взаимодействия на наследуемость устойчивости по пыльце [28].

В целом, при воздействии на пыльцу температурами 35°C, 38°C, 45°C и 48°C с временными экспозициями 5 и 7 часов значительным было влияние взаимодействия материнской и отцовской форм (А х В) на наследуемость гибридами F_1 признака «жаростойкость пыльцы» F_1 . При индивидуальной оценке каждой комбинации F_1 определяющим было влияние материнских форм (А), особенно в том случае, где в качестве материнского компонента используется более устойчивая форма.

Установили, что проявление признака «жизнеспособность свежесобранной пыльцы – контроль» в F_1 , определяется взаимодействием материнских и отцовских форм (А х В).

Обработка пыльцы гибридов F_1 температурой 35°C в течение 5 часов выявила значительное влияние на проявление признака в F_1 материнской формы (55,4%). При более длительной временной экспозиции воздействия на пыльцу

(7 часов) эти значения меняются. Такая же закономерность выявляется и при температурном режиме 38°C, где при более продолжительном воздействии на пыльцу (7 часов) усиливается влияния взаимодействия (А х В) родительских форм на проявление устойчивости – 68,0% (Табл. 8).

Воздействие на пыльцу температурой 45°C в течение 5 часов также показывает, что устойчивость гибридов F₁ преимущественно определяется материнским компонентом (52,4%). Тогда как увеличение временной экспозиции до 7 часов приводит к уменьшению доли влияния материнского компонента (А) и усилению влияния взаимодействия материнских и отцовских форм (Табл. 8).

Существенное влияние на наследуемость признака в F₁ при температуре 48°C с разной продолжительностью действия на пыльцу (5 и 7 часов) оказывает взаимодействие (А × В) факторов с коэффициентами 61,6% и 71,2%. Доля влияние отцовских форм (В) во всех вариантах исследований была несущественной (Табл. 8).

Таблица 8. Наследуемость признака «жаростойкость пыльцы» гибридами F₁

Компоненты скрещивания	h ² , %				
	25°C – 3 часа (контроль)	35°C	38°C	45°C	48°C
	5 часов				
А ♀	12,4	55,5	44,0	52,4	28,6
В ♂	16,2	7,5	15,2	9,2	7,2
А × В (♀ × ♂)	66,7	35,1	39,3	37,9	61,6
	7 часов				
	А ♀	12,4	37,6	21,9	35,9
	В ♂	16,2	9,4	10,0	9,5
	А × В (♀ × ♂)	66,7	52,7	68,0	54,4
Примечание: ♀ – Л 5 и Л 7; ♂ – Л 302, Л 304, Л 305, Л 311, Л 324, Л 327 и с.Виза					

Во втором блоке приводится анализ наследуемости признака «холодостойкость пыльцы» гибридами F₁ от разных комбинаций, который показывает высокую долю влияния материнской формы (А) – 40,6% на фоне более низкой температуры (+6°C). Этот показатель снижается до 18,0% на температурном фоне +10°C (Табл. 9), но при этом доля взаимодействия материнская х отцовская формы (А х В) очень высокая. В изученных комбинациях гибридов F₁ в обоих вариантах опыта (+6°C и +10°C) существенным оказалось влияние взаимодействия (А × В) с соответствующими коэффициентами – 55,7% - 78,8% (Табл. 9).

Таблица 9. Наследуемость признака «холодостойкость пыльцы» гибридами F₁

Компоненты скрещивания	h ² , %		
	25° С – 3 часа (контроль)	10° С – 24 часа	6° С – 24 часа
А♀	31,6	18,0	40,6
В♂	4,6	3,2	3,6
А × В (♀ × ♂)	62,5	78,8	55,7
Примечание: ♀ – Линии 5 и 7; ♂ – Л 302, Л 304, Л 305, Л 311, Л 324, Л 327, с. Виза			

Установлено, что в комбинациях гибридов F_1 (14 пар) как по жаростойкости, так и холодостойкости пыльцы доля влияния отцовских форм на наследуемость признаков несущественна. Значительным оказалось действие материнских (А) форм и их взаимодействие с отцовскими (А х В). В данном эксперименте показатель наследуемости – это не только характеристика изученных признаков, но и искусственно созданных стрессовых фоновых условий, в которых проводилось изучение родительских форм и их гибридов F_1 .

5.5. Роль трансгрессий в селекции томата на устойчивость к высокой температуре

Приводятся результаты анализа расщепляющихся популяций F_2 (9 комбинаций), полученных с использованием родительских форм, в равной степени устойчивых к высокой температуре (45°C) по комплексу признаков мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине трубок). Мерой вариации изученных признаков служил показатель средней дисперсии (S^2) по гибридной семье [12]. Показано, что внутрипопуляционная изменчивость по признакам пыльцы по каждой комбинации разная: высокая S^2 –8015, S^2 –5848, S^2 –5764, S^2 –5035; средняя S^2 –4645; S^2 –4620, S^2 –4502 и низкая S^2 –2647; S^2 –1702. В расщепляющихся популяциях F_2 выявлены генотипы с крайними отклонениями значений признаков, а именно: уступающих обоим родительским формам; на уровне среднеродительского признака; превышающих или уступающих одному из родителей; и трансгрессивные рекомбинанты, которые по жаростойкости пыльцы и устойчивости трубок превосходят обоих родителей. На рисунках 7 а, б, в, г представлен характер внутрипопуляционной трансгрессивной изменчивости по признакам пыльцы у гибридов с контрастной дисперсией (S^2) по семье.

В комбинации гибрида F_2 (Л15 х Л305) с самой высокой дисперсией по семье (S^2 –8015) выявлен и широкий спектр внутрипопуляционной изменчивости. По жаростойкости пыльцы показатели варьируют от 1,0 до 89,9%. Выявлена высокая частота встречаемости генотипов (50,8%) с низкими значениями признака (1,0 - 29,9%). Средние значения (30,0% - 49,9%) имели 32,3%, и только 16,9% отличались высокой жаростойкостью пыльцы (50,0 - 89,9%). В популяции нет генотипов с крайне высокими показателями признака (90,0% - 109,9%) (Рис. 7, а). Анализ признака «устойчивость пыльцевых трубок» показал, что 53,8% генотипов распределились на классы со средним и высоким значениями (39,9%-69,9%). В популяции не выявлено генотипов с крайне низкими значениями признака (0-9,9%), но отмечены единичные с крайне высокими показателями (100-119,9%). Из этой популяции выделены только два рекомбинанта, у которых совпадают высокие показатели по обоим признакам, и они выше, чем у исходных форм. В популяции выявлено много жаростойких генотипов по пыльце, но неустойчивых по длине трубок и наоборот (Рис. 7, а).

Внутрипопуляционная рекомбинационная изменчивость по обоим признакам пыльцы достаточно высокая и в комбинации F_2 – Л17 х Л126 с дисперсией по семье S^2 –2647, которая в три раза ниже, чем в рассмотренной выше. В попу-

ляции много генотипов (9,2%) с крайне высокой жаростойкостью пыльцы (от 90,0 до 109,9%), и много рекомбинантов (26,1%), превышающих лучшего родителя по устойчивости пыльцевых трубок (90,0 - 119,9%). Из диаграммы (Рис. 7, б) четко видно, что кривая распределения генотипов внутри популяции смещена в сторону классов с высокими значениями обоих признаков (50,0% - 89,9%), частота встречаемости которых составляет 61,2%, и только 12,7% имели низкий (10-29,9%) и средний (30-49,9%) показатель признака (Рис. 7, б). Нет генотипов с крайне низкими значениями (1-9,9%). Встречаемость трансгрессивных рекомбинантных форм с высоким совпадением значений обоих признаков «жаростойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок» в этой комбинации выше, чем в остальных.

Широкий спектр внутрипопуляционной изменчивости отмечен и по комбинации Л7 х с. Церос (S^2 -5764) по обоим признакам пыльцы (Рис. 7, в). Генотипы представлены всеми классами: 28,7% с крайне низкой жаростойкостью пыльцы (1-9,9%); средние значения (19,9-39,9%) имели 45,2%; и в классы с высоким (40 - 89,9%) и очень высоким (90-119%) значением признака распределились 23,1% и 2,9% соответственно. По «устойчивости пыльцевых трубок» 33,6% генотипов имеют крайне низкие значения (от 1 до 19,9%), в то время, как частота встречаемости трансгрессивных рекомбинантных форм по длине трубок (50-89,9%), составляет 41,3%. Крайне высокие значения признака (90-119%) имели 8,6% генотипов (Рис. 7 в). Однако, рекомбинантных форм с высоким совпадением значений показателей обоих признаков, которые были бы выше, чем у лучшего родителя, или на его уровне, не выявлено.

По характеру изменчивости признаков популяция гибрида F_2 —Л5 х Л324 (S^2 —5848) кардинально отличается от рассмотренных выше (Рис. 7, г). Отмечена очень высокая частота встречаемости генотипов, которые распределились на классы с крайне низкими (1 - 19,9%), низкими (20 - 39,9%) и средними (40 - 49,9%) значениями признаков. Но именно из этой популяции выделены рекомбинантные формы, которые по обоим признакам пыльцы превышают лучшего родителя или находятся на его уровне. После обработки их пыльцы высокой температурой она быстро прорастает, формируя трубки, устойчивость которых выше, чем в контроле (100 - 119,9%). Следовательно, показатель этого признака нужно использовать в качестве основного критерия при отборе устойчивых генотипов.

Индивидуальный анализ внутрипопуляционной рекомбинационной изменчивости по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине трубок» у комбинаций с резко выраженными различиями дисперсии (S^2) по семье показал, что не из всех популяций выщепляются трансгрессивные рекомбинанты, даже если их родительские формы характеризуются высокой устойчивостью. Из 9-ти расщепляющихся популяций F_2 удалось отобрать 23 генотипа, в геноме которых сочетаются генетические факторы, обеспечивающие на фоне стрессовой температуры высокую жизнеспособность пыльцы, её устойчивость, а также отвечающие за рост пыльцевых трубок и их устойчивость. С учетом выявленной вариабельности двух признаков пыльцы рекомендуется отборы на данной стадии онтогенеза проводить при высоком совпадении их характеристик.

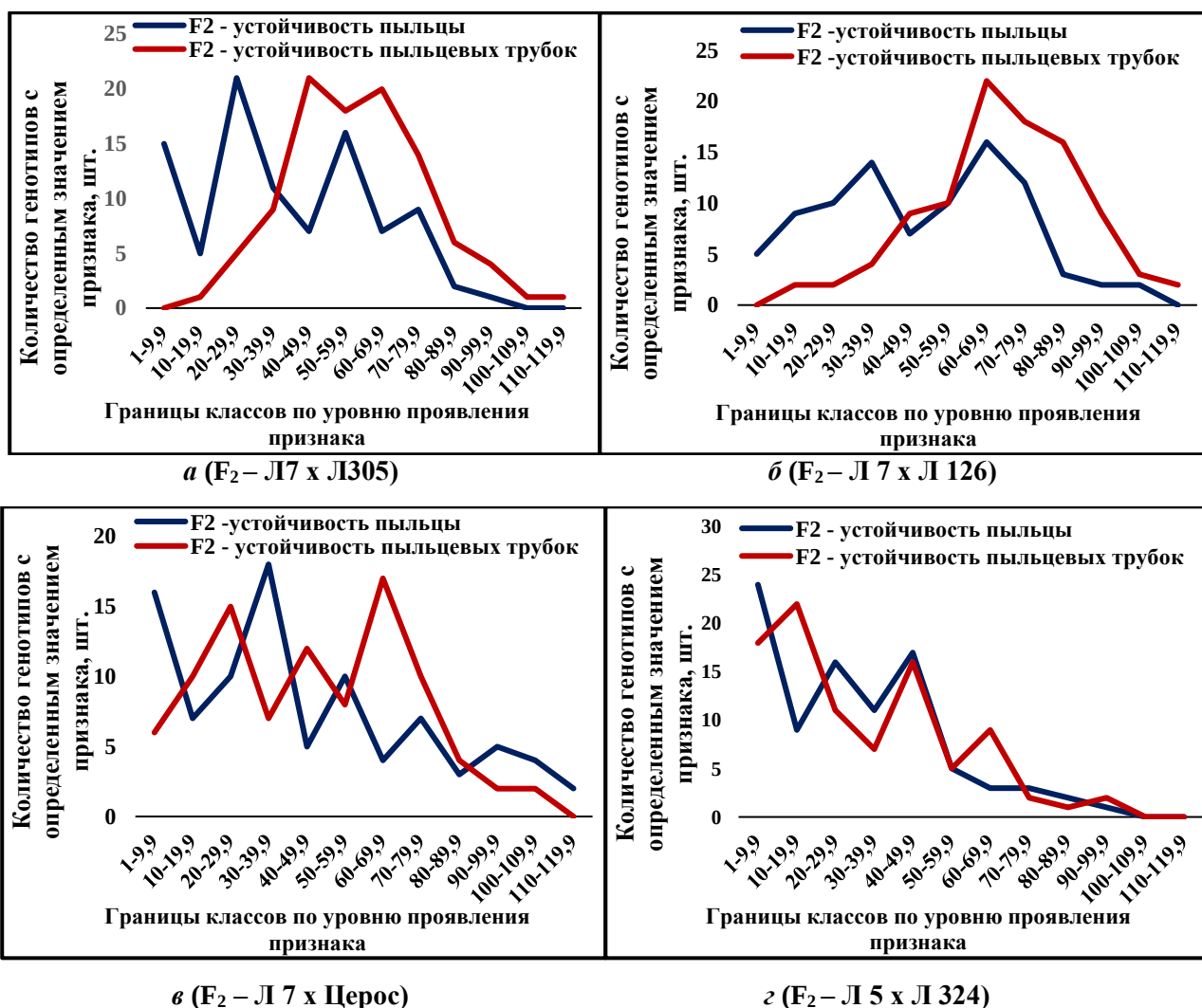


Рис. 7. Генотипическая структура расщепляющихся популяций F₂ по частоте встречаемости генотипов томата с определенным значением признаков: жаростойкость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пылевых трубок

5.6. Селекционная ценность потомств поколений F₃ и F₄, полученных из трансгрессивных рекомбинантов, устойчивых по признакам пыльцы

Реакцию гибридных популяций на отбор (R), как одну из важнейших характеристик их селекционной ценности [9], определяли в F₃ и F₄ по соотношению средних значений признаков всей популяции ($X_{вп}$) и у отобранных потомств ($X_{оп}$) в предыдущем поколении. Установили фактический сдвиг количественной выраженности признака при отборе. Отсчет поколений вели по растению, отобранному в предыдущей генерации. Семена лучших растений, выделенных в F₂, использовали для получения популяций F₃, а из F₃, отбирали лучшие для формирования потомств генерации F₄.

Анализ селекционной ценности по реакции гибридных популяций на отбор (R) показал, что фактический сдвиг по жаростойкости пыльцы в F₃ относительно F₂ невелик (0,92), и ещё ниже в F₄ к F₂ – 0,65 (Табл. 10). Гетерогенность гибридных

ных популяций разных комбинаций по жаростойкости пыльцы в поколениях F₃ и F₄ остается высокой. Эффективным отбор был в F₃ относительно F₂ только по комбинациям Л7 х Л305 и Л7 х Церос (Табл. 10), но в F₄ у них отмечен сдвиг показателей в меньшую сторону. Поскольку оценка гибридных популяций проводится в разные годы, то очевидно, что при смене условий формирования пыльцы не все лучшие потомства, отобранные в F₂, были таковыми в следующем поколении, но из популяций от разных комбинаций выделялись жаростойкие формы. Несколько выше сдвиг показателей в динамике поколений F₂, F₃ и F₄ от разных гибридных комбинаций был по устойчивости пыльцевых трубок 0,99 (F₃ к F₂) и 1,15 (F₄ к F₂). Наиболее выраженный положительный сдвиг в сторону высоких значений по данному признаку в F₃ и F₄ относительно F₂ отмечен у трех комбинаций (R – 1,91, 1,29 и 1,08) (Табл. 10). Однородность этих популяций по наличию в них генотипов с высокой устойчивостью пыльцевых трубок указывает на эффективность проведения отборов с учетом критерия данного признака в динамике поколений F₂, F₃ и F₄.

Таблица 10. Реакция гибридных популяций F₃, F₄ на отбор в F₂ по признакам пыльцы

Гибридная комбинация	F ₂ , % (средняя по популяции конкретной гибридной комбинации)	Коэффициент эффективности отборов в гибридных потомствах в динамике поколений			
		F ₃	F ₄	F ₃ / F ₂	F ₄ /F ₂
	Жаростойкость пыльцы гибридных популяций в динамике поколений				
Л 7 × Л 305	45,8	1,50	0,86	0,92	0,65
Л 7 × Л 126	63,7	0,50	0,35		
Л 7 × Церос	53,4	1,11	0,76		
Л 5 × Л 324	51,5	0,86	0,69		
Л 7 × Лидер	67,7	0,45	0,37		
Л 5 × Церос	43,3	0,54	0, 33		
Устойчивость пыльцевых трубок генотипов в гибридных популяциях					
Л 7 × Л 305	44,4	1,76	1,91	0,99	1,15
Л 7 × Л 126	81,1	0,96	0,98		
Л 7 × Церос	64,8	1,16	1,29		
Л 5 × Л 324	112,4	0,59	0,84		
Л 7 × Лидер	86,7	0,89	1,08		
Л 5 × Церос	51,2	0,67	0,76		

Представленные результаты показывают, что селекционная ценность потомств поколений F₃ и F₄, полученных из трансгрессивных рекомбинантов F₂, по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок» не столь выражена, как ожидалось. Вероятно, характер их проявления отражает совокупность многих генотипических и фенотипических черт, проявляющихся на разных стадиях онтогенеза растений, что также указывает и на полигенную природу признаков.

5.7. Комбинированные отборы и их влияние на характер проявления признаков и интенсификацию селекционного процесса томата

Комбинирование методов традиционной, классической селекции с гаметными отборами нацелено на увеличение генотипической изменчивости в попу-

ляциях для отбора высокопродуктивных и устойчивых генотипов. Проводили поэтапное чередование оценки и отбора на разных стадиях онтогенеза под влиянием высоких температур (спорофит - 43°C и гаметофит - 45°C), с одновременным учетом некоторых хозяйственно-ценных признаков (длина периода вегетации, высота закладки первого соцветия, скороспелость, урожайность и др.). Изучены и проанализированы 11 гибридных комбинаций.

Начиная от F₁, формирование и оценку потомств генераций до F₅ проводили с использованием трех методических подходов: **1** – *поэтапное чередование спорофитно-гаметофитных отборов* под воздействием высокой температуры (**опыт-1**); **2** – *только гаметофитные отборы* с использованием для опыления термообработанной пыльцы (45°C) (**опыт-2**); **3** – традиционные отборы при самоопылении по высокому показателю изученных признаков (**контроль**). Критерием служил селекционный индекс [14], который позволяет оценить качество линий, определить эффективность проведенных отборов и их влияние на интенсификацию селекционного процесса.

Показано, что поэтапное чередование отборов по спорофиту и гаметофиту под действием высокотемпературных режимов (43°C и 45°C) на ранних этапах (F₁-F₃) приводит к получению более устойчивых и продуктивных потомств в F₅-F₇ по сравнению с использованием только гаметофитных отборов, и эти различия заметнее относительно линий, полученных с использованием традиционных отборов (контроль).

Оценка линий генерации F₅- F₇ на стадии спорофита (проращение семян и длина проростка) по их ростовой реакции на высокотемпературное воздействие показывает, что выделенные с использованием чередования спорофитно-гаметофитных отборов, имеют более высокую устойчивость относительно линий, выделенных с использованием других двух методов. Особенно это выражено по признаку «длина проростка» (Рис. 8 а, б).

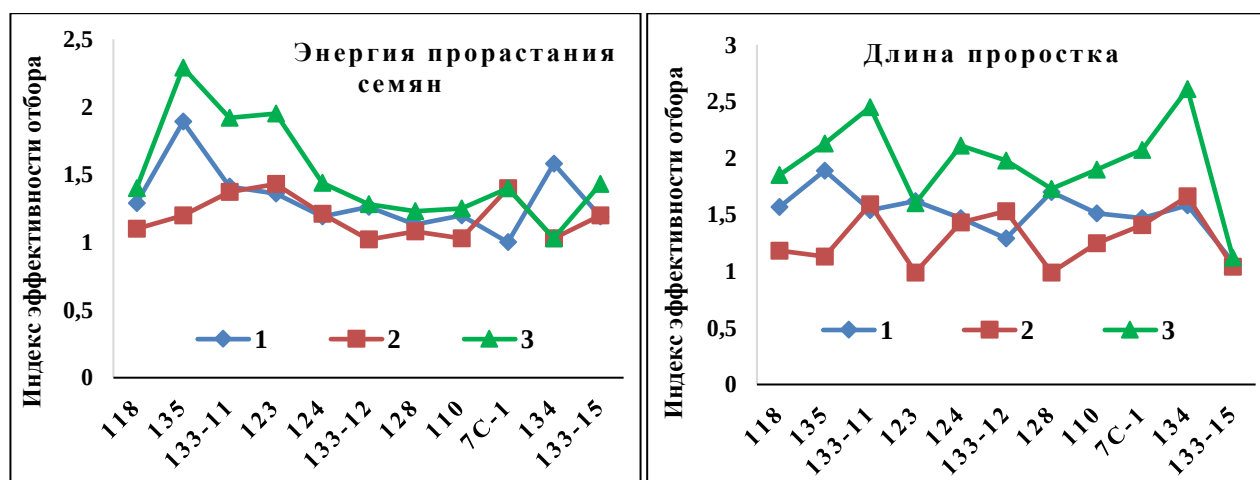


Рис. 8. Индексы эффективности отборов по энергии прораствания семян (а) и длине проростка (б)

Примечание: **1 ряд** – между спорофитно-гаметофитным и только гаметофитным отборами; **2 ряд** – индекс эффективности между гаметофитным и вариантом контроля; **3 ряд** – чередование спорофитно-гаметофитных отборов относительно контроля.

Анализ линий, выделенных из популяций одних и тех же комбинаций, но разными методами отбора по признакам мужского гаметофита (прорастание пыльцы и длина трубок), не выявил однозначного влияния метода отбора (Рис. 9 а, б). Наиболее выражены различия по признакам, а также линиям, выделенным из разных гибридных комбинаций. Пыльца линий, полученных от спорофитно-гаметофитных отборов, менее устойчива к высокой температуре, чем линий от гаметофитных отборов. Однако, проросшая пыльца линий от спорофитно-гаметофитных отборов формирует более длинные трубки (91-214 д.о.м.), чем пыльца линий от гаметофитных (67-121 д.о.м.). Самые короткие трубки (44,3-87,5 д.о.м.) отмечены у линий в варианте контроля. Одновременно следует отметить, что по признакам мужского гаметофита некоторые линии имеют равные значения, независимо от использованного метода отбора для их получения (Рис. 9 а, б).

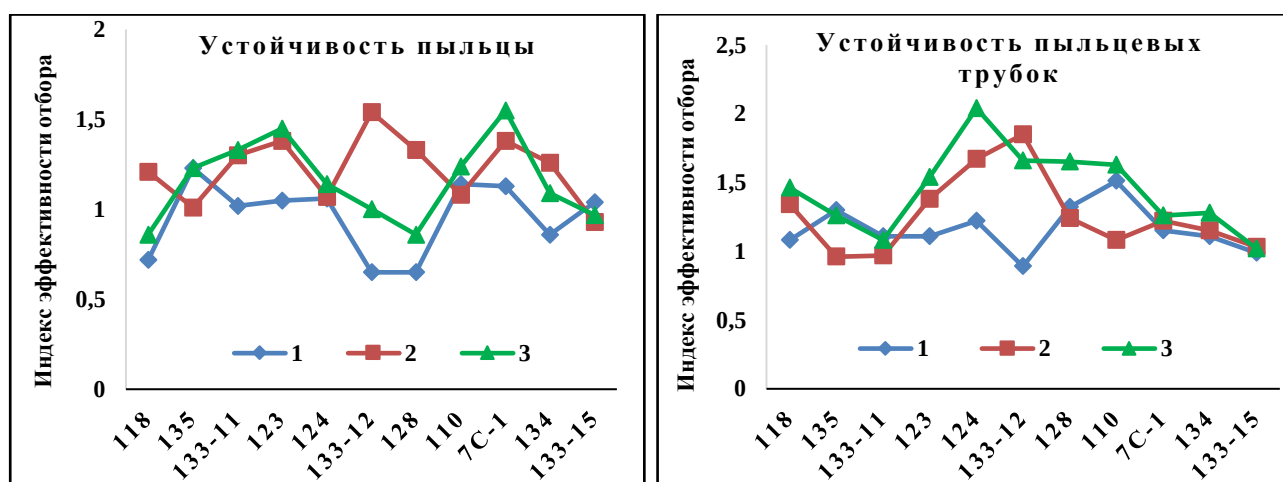


Рис. 9. Индексы эффективности отборов по устойчивости пыльцы (а) и длине пыльцевых трубок (б)

Примечание: 1 ряд – между спорофитно-гаметофитным и только гаметофитным отборами; 2 ряд – индекс эффективности между гаметофитным и вариантом контроля; 3 ряд – индексы чередования спорофитно-гаметофитных отборов относительно контроля.

Стабильный характер проявления и высокое совпадение устойчивости в популяциях потомств F_5 - F_7 у линий от разных комбинаций на фоне высокой температуры по спорофиту (прорастание семян и длина проростков) и сильная изменчивость по признакам мужского гаметофита (устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок) в динамике поколений свидетельствует о том, что роль диплоидного поколения в формировании устойчивости к высокой температуре более выражена, чем гаплоидного.

Эффективность комбинированного использования методов традиционной селекции с гаметными отборами установлена и по некоторым хозяйственно-ценным признакам.

У линий 110/1 и 118/1, выделенных с использованием чередования спорофитно-гаметофитных отборов, **продолжительность вегетационного периода** была короче, чем у линий от гаметофитных на 10 и 11 дней соответственно и на 9 и 8 дней по сравнению с контролем. По другим линиям, эти различия не столь выражены (от 1 до 5 дней). Анализ признаков **высота закладки первого соцветия**

тия и длина междоузлий показал, что линии: 133-11/1, 133-12/1, 124/1, 110/1 и 7/1 от спорофитно-гаметофитных отборов имели высоту закладки первого соцветия на 1-2 листа ниже, чем линии от других вариантов отбора. Сильнее выражены эти различия по линиям 110/1, 118/1 и 124/1, выделенным из комбинаций от скрещивания ультрараннеспелых, ранне- и среднеранних форм. Отмечено влияние спорофитно-гаметофитных отборов и на длину междоузлий у линий 133-11/1 и 133-12/1, тогда, как у линий, выделенных из популяций одних и тех же комбинаций, но двумя другими методами (гаметофитные, традиционные) таких различий не установлено.

Учет элементов плодообразования: число цветков на первых пяти соцветиях и количество завязавшихся плодов из них в зависимости от уровня положения соцветия на растении выявил сдвиг показателей средних значений признаков как в зависимости от характеристик родительских форм, использованных в скрещиваниях, так и метода их селекции. Процент осыпания цветков у линий (118/1, 124/1, 110/1, 7/1) от спорофитно-гаметофитных отборов был ниже, а, значит, плодообразование выше, что подтверждается высокими индексами 1,32; 1,43; 1,21; 1,29 относительно линий, выделенных в контроле (Табл. 11). Выше они – 1,15; 1,20; 1,13; 1,17 и относительно линий от гаметофитных отборов. Практически равные индексы (1,14; 1,18; 1,07; 1,11) при сравнении линий в варианте гаметофитного отбора с контролем (Табл. 11). Вероятно, для этих линий направленность чередования отборов на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит) на фоне высокой температуры послужило мощным фактором в выработке адаптивности, связанной с генетической и средовой дифференциацией линий.

Другая группа линий: 135/1/2/к, 123/1/2/к, 128/1/2/к и 133-15/1/2/к имеет низкое плодообразование, за счет высокой осыпаемости цветков на верхних соцветиях (4-6-м). Несмотря на это, между линиями имеются значительные различия относительно метода отбора, с использованием которого они получены (Табл. 11).

Таблица 11. Плодообразование и общая урожайность у новых линий томата, полученных с использованием разных методов отбора

№ линии	Осыпание цветков и плодообразование, индексы эффективности методов отбора			Общая урожайность, индексы эффективности отбора		
	а:б	–	а:в – б:в	а:б	–	а:в – б:в
Л118/1/2/к	1,15	:	1,32 : 1,14	1,05	:	1,13 : 1,03
135/1/2/к	1,10	:	1,20 : 1,07	1,07	:	1,09 : 0,98
133-11/1/2/к	1,10	:	1,06 : 0,96	1,04	:	1,07 : 1,04
123/1/2/к	1,14	:	1,09 : 0,96	1,07	:	1,06 : 0,99
124/1/2/к	1,20	:	1,43 : 1,18	1,08	:	1,14 : 1,06
133-12/1/2/к	1,01	:	1,04 : 1,03	1,06	:	1,12 : 1,05
128/1/2/к	1,03	:	1,02 : 0,99	1,00	:	1,01 : 1,01
110/1/2/к	1,13	:	1,21 : 1,07	1,09	:	1,11 : 1,03
7-1/1/2/к	1,17	:	1,29 : 1,11	1,04	:	1,05 : 1,01
134/1/2/к	1,13	:	1,12 : 0,99	1,06	:	1,09 : 1,03
133-15/1/2/к	1,03	:	0,94 : 0,92	1,03	:	1,02 : 0,99

Примечание: *опыт-1* (а-спорофитно-гаметофитные отборы); *опыт-2* (б - гаметофитный отбор); *контроль* (в - традиционные отборы по высокому значению показателей признаков)

Так, линия 135/1 отличается более высокой и равномерной завязываемостью плодов по всем соцветиям, чем линии от гаметофитного (135/2) и традиционного (135/к) отборов. Аналогичные результаты получены и по линиям 123/1, 123/2 и 123/к с соответствующими индексами – 1,14 : 1,09 : 0,96. Практически равные индексы при всех трех методах отбора по завязыванию плодов установлены у линий 133-12/1/2/к (1,01 : 1,04 : 1,03) и 128/1/2/к (1,03 : 1,02 : 0,99), при этом не выявлено влияния метода отбора на этот признак у линий 133-15/1/2 (Табл. 11).

По **общей урожайности** линии, выделенные из одной и той же комбинации, но разными методами также сильно различаются между собой (Табл. 11). Линии 124/1 и 133-12/1 от спорофитно-гаметофитных отборов формируют общий урожай на 9,9 и 7,1 т/га больше, чем выделенные в контроле. Разница общей урожайности у линий 134/1; 133-11/1; 118/1; 7/1; Л123/1 и 135/1 относительно контрольных составила 4,7 т/га; 3,9 т/га; 3,6 т/га; 2,5 т/га; 2,4 т/га и 2,0 т/га соответственно. При сопоставлении общей урожайности между линиями от спорофитно-гаметофитных отборов и полученных в варианте только гаметофитных, очевидно, что ее показатель ниже (от 0,3 т/га до 6,0 т/га), но больше на 0,3 - 3,9 т/га, чем в контроле. Выше показатели в варианте гаметофитных отборов по сравнению с контролем только у линий 124/2 на 3,9 т/га, 133-12/2 на 3,1 т/га, 133-11/2 и 134/2 на 1,4 т/га, 118/2 на 1,3 т/га. Между остальными линиями различия не столь выражены – от 0,1 до 0,9 т/га. Подтверждением этому являются индексы эффективности методов отбора (Табл. 11).

Различия между линиями по изученным признакам как в репродуктивной фазе в процессе формирования элементов продуктивности, так и общего урожая, дают полное представление об устойчивости их к высокой температуре в полевых опытах. Это подтверждает дифференцирующую способность методов отбора.

Оценка, анализ и отбор генетически разнокачественного селекционно-ценного материала с использованием сочетания традиционных методов селекции с гаметными отборами в динамике гибридных поколений F₁-F₇ привели к созданию комплексных геноносителей важных признаков (более 100 линий), многие из которых используются для проведения селекционно-генетических исследований и в качестве доноров хозяйственно-ценных признаков. Другие проходят тестирование в контрольном и питомнике конкурсного испытания, а некоторые линии прошли Государственное испытание, районированы и внесены в Каталог сортов растений Республики Молдова [38].

5.8. Генотипические особенности районированных сортов томата

Общая характеристика сортов. Комплексный подход к исследованиям с одновременной оценкой устойчивости к температурным стрессам и хозяйственно-ценных признаков позволил получить новые линии и сорта томата: *MilOranj*; *MaKrista*; *Stefani*; *Vivat*; *Prichindel*; *Cireașca*; *Matriona*; *Dimetra*, *Ilica*, *Petramak* с оптимальным и оригинальным сочетанием морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков.

Сорта разного срока созревания: раннеспелые (87-93 дня), среднеранние (105-110 дней) и среднеспелые (112-117 дней) предназначены для потребления в

свежем виде. Они отличаются по типу роста растений. Например, сорта *Prichindel* (dd) и *Cireaşca* (ssp), имеющие карликовый и супердетерминантный рост, относятся к декоративно-деликатесным мелкоплодным (10-18 г) формам томата и предназначены для выращивания в лоджиях и на балконе, а также по уплотненной схеме (8-10 раст/м²) в открытом грунте. Сорт *Dimetra* имеет очень компактный штамбовый тип куста и относится к группе ультрараннеспелых форм. Они удачно сочетают морфо-биологические характеристики с устойчивостью к абиотическим стресс-факторам и наиболее распространенным болезням.

Другая группа сортов салатного типа для любителей – *MilOranj*, *MaKrista*, *Stefani*, *Ilica*, *Petramak* с супердетерминантным, детерминантным и индетерминантным типами роста. Они формируют от 4 до 7 соцветий на главном стебле, причем первые чередуются через два листа, а остальные располагаются один за другим, и рост основного стебля завершается кистью. Особенно отличаются индетерминантный малопасынковый слаборослый сорт *Stefani* с короткими междоузлиями и раннеспелый детерминантный сорт *Vivat*. Плоды этой группы сортов с оранжевой и розовой окраской разной интенсивности имеют презентабельный вид и высокие вкусовые качества. Два красноплодных сорта – *Matriona* (среднеранний) и *Mary Gratefully* (среднеспелый) имеют округлые гладкие плоды и стабильную урожайность. Они обладают высокой устойчивостью к низкой положительной температуре на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит), пригодны для раннего безрассадного культивирования.

Устойчивость сортов томата к стрессовым абиотическим факторам по признакам пыльцы. Целенаправленная селекция на устойчивость к высоким, низким температурам и засухе, позволила нам получить сорта с различным сочетанием и уровнем проявления устойчивости по признакам мужского гаметофита – устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок (Рис. 10 а, б). Сорта *MaKrista*, *Matriona*, *Ilica*, *Petramak* характеризуются одинаково высокой устойчивостью ко всем трем стрессовым факторам по обоим признакам пыльцы. Пыльца сорта *MilOranj* хорошо прорастает на фоне высокой и низкой температур (47,6% и 48,3%), одновременно формируя и длинные трубки (48-53 д.о.м.). Тогда как на фоне осмотического стресс-фактора (который имитирует засуху) по прорастанию пыльца показатель высокий (63,5%), но при этом проросшие пыльцевые зерна не могут формировать трубки достаточной для оплодотворения длины (12 -20 д.о.м.) (Рис. 10 а, б).

Высокой устойчивостью по прорастанию пыльцы на разных стрессовых фонах (54,1% – жара, 77,7% – холод, 63,6% – засуха) характеризуется сорт *Stefani* (Рис. 10 а), но при этом сильно выражены различия по характеру формирования пыльцевых трубок. На фоне осмотического стресса проросшие пыльцевые зерна не могут формировать трубки достаточной для оплодотворения длины, тогда как на фоне высокой и низкой температур пыльца, прорастая, формирует очень длинные трубки – 90 д.о.м (70,2%) и 79 д.о.м (77,7%) соответственно. Оценка устойчивости к низкотемпературному фактору (+10°C) на стадии спорофита по длине зародышевого корешка также выявила высокую устойчивость (88,6%). Совпадение показателей признаков, характеризующих их устойчивость на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит) согласо-

ется и с высокой урожайностью при его выращивании в ранней культуре в не-обогреваемых пленочных теплицах. Положительно реагирует сорт *Stefani* и на выращивание при высоких температурах в открытом и защищенном грунте.

Сорт *Vivat* отличается высокой устойчивостью к низкой температуре по обоим признакам (58,0% и 79,8% соответственно), тогда как устойчивость к засухе и высокой температуре по обоим признакам низкая (Рис. 10 а, б). Обратная реакция пыльцы на действие этих стресс-факторов выявлена у сортов *Prichindel* и *Cireaşca*. Они неустойчивы к низкой температуре и высокоустойчивы к жаре и засухе. Удачное сочетание морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков с устойчивостью обеспечивает им стабильное прохождение межфазных подпериодов вегетации и реализацию генетически заложенного потенциала продуктивности с высоким качеством плодов в условиях высокотемпературных режимов.

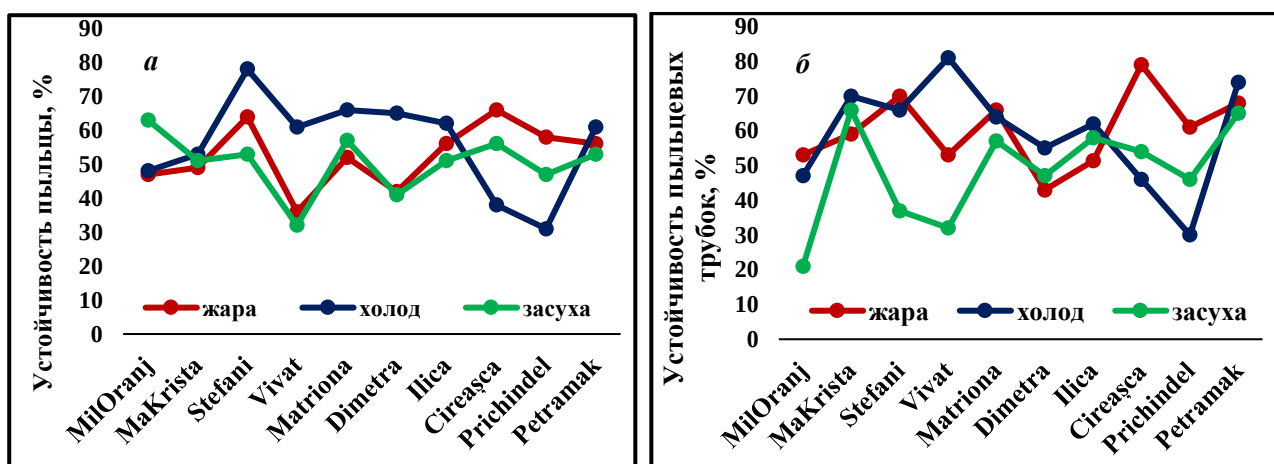


Рис. 10. Устойчивость новых сортов томата к стрессовым абиотическим факторам: а) по прорастанию пыльцы; б) по длине пыльцевых трубок

Продуктивность и биохимические характеристики сортов томата.

Оценку и сравнительный анализ новых сортов томата проводили с использованием в качестве стандартов для сортов: *MilOranj*, *MaKrista*, *Stefani* и *Matriona* районированные сорта – Солярис и Юлиана. Для сортов *Vivat*, *Dimetra* и *Ilica* стандартом служил сорт *Peto*. Результаты, полученные по сортам *Cireaşca* и *Prichindel*, сравнивали с известным сортом Барнаульский консервный, который служил отцовским компонентом в комбинациях скрещивания, из которых были выделены сорта. Данные по учету общей, товарной и ранней урожайности сортов (X_{cp}) за три года (2015-2017) представлены на рисунке 11.

У сорта *MilOranj* урожайность в три разных по климатическим условиям года была выше, чем у обоих стандартных образцов (Рис. 11). Формирование раннего урожая, который приравнивается к полученному с первых 3-х соцветий также превышал их показатели. Плоды плотные, крупные (до 300 г) с нежной интенсивно оранжевого цвета мякотью с высоким содержанием сухих веществ (5,78%) и общего сахара (4,98%). Высокой урожайностью характеризуется и сорт *MaKrista* – 66,1 т/га против 52,2 т/га (1-й стандарт) и 58,0 т/га (2 стандарт). Плоды имеют великолепный вкус за счет высокого содержания сухих веществ 5,2% и общего сахара 5,0%, интенсивно розовые, крупные 140-200 г, плотные,

долго хранятся на растении (20-25 дней) не смягчаясь (ген *por*). Другой сорт *Stefani* с высокой урожайностью (74 т/га) и товарностью плодов (96,1%), у которого почти треть урожая приходится на первые три соцветия (27,5 т/га). Отличается крупными розовыми плодами (на 1-х кистях до 500-700 г) и длительной отдачей урожая (до 78 дней).

Превышают стандартные образцы по общей и товарной продуктивности и сорта *Matriona* и *Petramak* (Рис. 11). Они отличаются меньшей ответной реакцией на средовые факторы, формируя стабильно высокий урожай в разные по климатическим условиям годы (*Matriona* – 2015 - 67,5 т/га; 2016 - 65,8 т/га; 2017 - 66,3 т/га и *Petramak* – 64,9 т/га; 68,4 т/га и 64,3 т/га соответственно). Плоды сорта *Matriona* крупные (140-200 г), красные с сахаристой нежной мякотью и высоким содержанием сухого вещества (5,8%) и общего сахара (5,04%). Исключительные характеристики имеет и сорт *Petramak* с интенсивно розовыми плотными плодами, обладающими высокими вкусовыми качествами и содержащими от 5,0 до 5,7% сухого вещества и от 4,8 до 5,4% общего сахара. Представленные сорта отличаются высокой завязываемостью плодов при высокотемпературных режимах и сильной засухе.

Несколько иные характеристики имеют раннеспелые сорта *Vivat*, *Dimetra* и *Ilica* (Рис. 11). Они супердетерминантного типа роста. Плоды массой от 90 до 140 г с высокими вкусовыми качествами разные по окраске – розовые, красные и оранжевые. Растения с компактными, чередующимися через каждые 1-2 листа соцветиями, с одновременным созреванием плодов на них и ранней и дружной отдачей урожая.

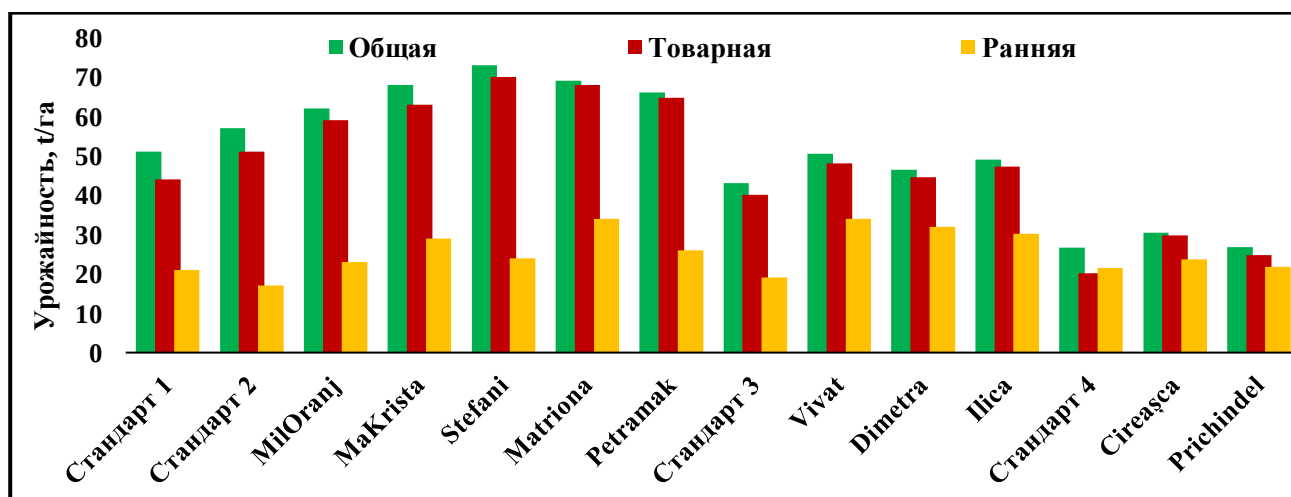


Рис. 11. Урожайность сортов томата (среднее за три года с $HCP_{05} = 4,03$ т/га для сортов со стандартами 1 – Солярис и 2 – Юлиана; $HCP_{05} = 2,16$ т/га для сортов со стандартом 3 – Пето; $HCP_{05} = 1,12$ т/га для сортов Cireaşca и Prichindel со стандартом 4 – Барнаульский консервный).

Сорта – *Prichindel* и *Cireaşca* относятся к группе декоративно- деликатесного типа. Они предназначены для любителей, обладают высокой урожайностью, характерной для форм такого типа (*Prichindel* от 250 до 350 г/раст., *Cireaşca* от 400 до 750 г/растение). Внешняя презентабельность этих сортов

обеспечивается за счет компактного декоративного вида самих растений, формы соцветий, а также формы, массы и окраски плодов. Отличаются высокой завязываемостью плодов в условиях высокотемпературных режимов и засухи.

Созданные сорта отличаются способностью реализовать генетически заложенный потенциал продуктивности с высокой товарностью плодов в условиях внешней среды, отличных от оптимальных. Характеризуются выровненными по окраске, форме, массе и цветовой гамме плодами, обладают прекрасными вкусовыми качествами. Они районированы и внесены в Каталог сортов Республики Молдова [38] и защищены патентами Государственного агентства по интеллектуальной собственности РМ (Табл. 12).

Таблица 12. Районированные сорта томата

Название сорта	Период вегетационного периода	Масса плода, г	Год районирования	Авторы
Mary Gratefully (B)	106-113	80-100	2014	Михня Н., Грати В., Лупашку Г., Ботнарь В., Маковей М.
MilOranj (Br)	113-117	200-300	2014	Маковей М.Д. , Гусева Л.И., Беляев П., Ботнарь В.Ф.
MaKrista (Br)	114-119	140-200	2014	Маковей М.Д. , Гусева Л.И., Беляев П., Ботнарь В.Ф., Лупашку Г. А.
Stefani (Br)	111-117	200-500	2015	Маковей М.Д. , Гусева Л.И., Беляев П., Ботнарь В.Ф., Штефырц А.А.
Vivat (Br)	90-98	90-120	2016	Маковей М.Д. , Гусева Л.И.
Prichindel (Br)	79-85	12-16	2016	Маковей М.Д. , Гусева Л.И., Ботнарь В.Ф.
Cireașca (Br)	90-97	10-12	2018	Маковей М.Д.
Matriona (Br)	106-111	110-140	2019	Маковей М.Д. , Ботнарь В.Ф., Ганя А.
Dimetra (Br)	96-100	80-100	2020	Маковей М.Д. , Ботнарь В.Ф.
Iliuca (Br)	104-107	90-110	2020	Маковей М.Д. , Ботнарь В.Ф.
PetraMak (Br)	110-115	120-180	2022	Маковей М.Д.
F₁ Ingstar	113-117	100-120	в ГСИ с 2022	Маковей М.Д. , Лупашку Г.А., Ганя А.
F₁ RozaMak	110-115	110-120	в ГСИ с 2022	Маковей М.Д. , Лупашку Г.А., Ганя А.

6. СЕЛЕКЦИЯ НА ГЕТЕРОЗИС – СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА

6.1. Прогнозирование эффективности подбора родительских форм

В настоящее время явление гетерозиса приобрело огромное производственное значение. В основе создания гетерозисных гибридов томата должно лежать наличие генетически изученного материала [44] и непрерывный поиск доноров таких признаков как стерильность, высокая репродуктивность (качество и количество пыльцы), органичное сочетание морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессовым факторам, скороспелость, продуктивность с высокой комбинационной способностью [7, 10, 16, 20, 29]. Особый интерес в этом плане представляет наличие доноров с определенным генетическим контролем (мутантные ге-

ны) и выраженным фенотипическим эффектом их проявления, идентификация которых на ранних этапах онтогенеза позволяет определить гибридные растения [30]. Нами для прогнозирования эффективности подбора родительских пар в процессе создания гетерозисных гибридов F₁ томата проводилась гибридизация между формами, не имеющими резко выраженных отличий и, наоборот, с использованием мутантных и полумутантных форм, сильно различающимися по фенотипу и генотипу (Табл. 13).

В схему скрещиваний были включены полумутантные линии с разным набором мутантных генов: Л 8 (*sp*⁺, *u*, *nor*); Л 28 (*sp*⁺, *Mi*, *Tm-2*, *rin*); Л 111 (*sp*⁺, *nor*, *j-2*); Л 1185 (*dw*, *u*, *al*); Л 135 (*sp*, *y*, *br*); Л 202 (*sp*⁺, *bk*, *u*, *ep*); Л 11069 (*sp*⁺, *nor*, *br*, *Tm-2*^a, *ls*, *j*), непосредственно мутантные формы – Мо 409 (*sp*, *nv*), Мо 443 (*ssp*, *ls*), Мо 446 (*sp*⁺, *o*, *r*), Мо 632 (*ag*, *h*, *t*, *l*, *u*, *pl*, *lg*); высокопродуктивные сорта собственной селекции – MaKrista, MilOranj, Stefani, и селекции ПНИИСХ Загадка, Факел, Райское наслаждение и Дикая роза, также являющиеся носителями маркеров – *sp*, *s*, *u*, *nor*, *rin*, *t*, *j-2*) (Табл. 13).

Таблица 13. Схема подбора родительских форм для скрещивания на этапе создания гибридов F₁ и последующего анализа характера наследования признаков

Генотип растений исходных родительских форм		
Комбинации гибридов	Материнская форма	Отцовская форма
Л 11069 x Л 111	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>Tm-2</i> ^a , <i>ls</i> , <i>br</i> , <i>j-2</i>	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>
Л 111 x Л 11069	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>Tm-2</i> ^a , <i>ls</i> , <i>br</i> , <i>j-2</i>
Л 111 x Л 8	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i>
Л 8 x Л 111	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i>	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>
Л 8 x Л 11069	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i>	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>Tm-2</i> ^a , <i>ls</i> , <i>br</i> , <i>j-2</i>
Л 111 x Л 28	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> , <i>Mi</i> , <i>g</i> , <i>Tm-2</i> , <i>rin</i>
Л 28 x Л 111	<i>sp</i> , <i>Mi</i> , <i>g</i> , <i>Tm-2</i> , <i>rin</i>	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>
Л 111 x Факел	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i>
Л 111 x Makrista	- // -	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i> , <i>rin</i> ,
Л 111 x MilOranj	- // -	<i>ssp</i> , <i>u</i> , <i>t</i> , <i>rin</i>
Л 111 x Л 1185	- // -	<i>dw</i> , <i>u</i>
Л 1185 x Л 111	<i>dw</i> , <i>u</i>	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>
Л 1185 x Makrista	- // -	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i> , <i>rin</i> ,
Л 11069 x Л 28	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>Tm-2</i> ^a , <i>ls</i> , <i>br</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> ⁺ , <i>Mi</i> , <i>Tm-2</i> , <i>rin</i>
Л 11069 x Райское наслажд.	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>loc</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>s</i>
Л 11069 x Дикая роза	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>ep</i> , <i>loc</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>s</i>
Л 11069 x Stefani	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i>
Л 111 x Райское наслажд.	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> ⁺ , <i>loc</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>s</i>
Л 111 x Дикая роза	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>ep</i> , <i>loc</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>s</i>
Л 111 x Мо 443	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>ssp</i> , <i>ls</i>
Мо 443 x Makrista	<i>ssp</i> , <i>ls</i>	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i> , <i>rin</i> ,
Мо 443 x MilOranj	<i>ssp</i> , <i>ls</i>	<i>ssp</i> , <i>u</i> , <i>t</i> , <i>rin</i>
Мо 446 x Загадка	<i>sp</i> ⁺ , <i>op</i> , <i>u</i> ⁺	<i>ssp</i> , <i>u</i> ,
Мо 446 x Райское наслажд.	- // -	<i>sp</i> ⁺ , <i>loc</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>s</i>
Факел x Мо 632	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i>	<i>ssp</i> , <i>ag</i> , <i>h</i> , <i>t</i> , <i>l</i> , <i>u</i> , <i>pl</i> , <i>lg</i>
Факел x Л 135	<i>sp</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i>	<i>sp</i> , <i>u</i> ⁺ , <i>j</i>
Л 111 x Мо 409	<i>ssp</i> , <i>nor</i> , <i>u</i> , <i>hp-1</i> , <i>j-2</i>	<i>sp</i> , <i>nv</i>

Изучали наследование и эффект гетерозиса относительно хозяйственно-ценных признаков у гибридов F_1 . Показали, что наследование признака **продолжительность вегетационного периода** гибридами F_1 (прямые-реципрокные) от скрещивания форм, где оба родителя являются носителями одного гена лёжкости *nor* – Л11069 х Л111; Л111 х Л8; Л111 х Л28, шло по типу положительного доминирования при прямых скрещиваниях ($h_p = 1,0-0,87$) и сверхдоминирования при реципрокных ($h_p = 1,2-1,8-2,3$) (Табл. 14) со средним эффектом гетерозиса по всем комбинациям – 116,7%, 120,4%, 105,6% и 154,3% (Табл. 15). Тогда как в комбинации Л 111 × Л 28 и наоборот Л 28 × Л 111, где родительские формы являются носителями двух разных генов – *nor* и *rin*, у прямых и реципрокных гибридов установлено положительное сверхдоминирование $h_p = 2,0 - 2,3$ (Табл. 14). Одновременно выявлен и высокий эффект гетерозиса 168,6% и 208,4%, соответственно (Табл. 15). Из этого следует, что два разных гена лёжкости в гетерозиготе сильнее задерживают созревание плодов. Аналогичные данные были получены и другими авторами [20, 21].

В комбинациях с мутантной формой Мо 443 – Мо 443 х MaKrista, продолжительность вегетационного периода наследуется в F_1 по типу положительного сверхдоминирования ($h_p = + 2,0$), тогда как у Мо443 х MilOranj по отрицательному сверхдоминированию ($h_p = - 1,8$) (табл. 14), при среднем эффекте гетерозиса по этим комбинациям 101,4% и 99,8% соответственно (Табл. 15).

При скрещивании мутантной формы Мо 446 с раннеспелым сортом Загадка у гибрида F_1 отмечено промежуточное наследование ($h_p = + 0,35$), тогда как в комбинации с позднеспелой формой (Райское наслаждение) - отрицательное неполное доминирование ($h_p = - 0,56$) родителя с более длинным периодом вегетации (Табл. 14).

Особый интерес вызывает гибридная комбинация сорта Факел с много-маркерной мутантной формой Мо 632, где в три разных года исследований (2014, 2015, 2016) отмечается устойчивое отрицательное сверхдоминирование ($h_p = - 3,1 - - 4,2 - - 3,8$ соответственно), то есть родительской формы с более коротким периодом вегетации. Также выявлен отрицательный гетерозис практически по всем изученным признакам – 87,1%, 52,2%, 90,7%, 90,4% соответственно, а по толщине перикарпия – 100,3% (Табл. 15).

Признак «*продолжительность вегетационного периода*» наследуется гибридами F_1 от промежуточного с отклонениями в сторону отрицательного или положительного до сверхдоминирования, как в сторону положительного, так и отрицательного (Табл. 14).

Результаты учета и анализа характера проявления и наследования признака **число цветков на одно соцветие** показали, что степень доминирования (h_p) варьирует в широких пределах – от отрицательного сверхдоминирования до положительного доминирования (Табл. 14). У 61,2% комбинаций гибридов F_1 отмечено промежуточное наследование признака. Отрицательное сверхдоминирование имели 5 гибридов F_1 (Л11069 х Дикая роза, Л111 х Райское наслаждение, Л11069 х Stefani, Л111 х Дикая роза и Факел х Мо 632). Это гибридные комбинации, где одна из исходных форм имеет 2-х, иногда 3-х осевые соцветия, которые наследуются по доминантному типу (Табл. 14). Поскольку урожайность зависит не столько от числа цветков, сколько от **количества завязавшихся плодов**

на соцветии и их средней массы, индивидуальный анализ этих признаков при выращивании гибридов F₁ и их родительских форм в течение 3-х лет (2014-2016) позволил выявить особенности их проявления. Например, в комбинациях гибридов Л111 х Л28 и Л28 х Л111, Л111 х MilOranj, Мо446 х Загадка отмечается положительное доминирование ($h_p = 0,95 - 0,64 - 0,85$ и $0,55$ соответственно), и положительное сверхдоминирование у комбинации Л111 х MaKrista ($h_p = 1,05$) (Табл. 14). У этих гибридов средний эффект гетерозиса по годам исследований достаточно высокий и составляет 107,8%, 131,6%, 121% и 126,3% соответственно (Табл. 15). Стабильно высокий гетерозис у них отмечается и по другим признакам. Промежуточное наследование признака **количество плодов на соцветии** выявлено у 62,0% комбинаций. Отрицательное сверхдоминирование имело место только у гибрида F₁ с участием мутантной формы Мо 632 ($h_p = -1,86$) (Табл. 14). Анализ признака **масса плода** показал, что у 33,2% гибридов F₁ выявлено положительное сверхдоминирование, у остальных – промежуточное наследование. Исключение составляет гибрид F₁ – Факел х Мо 632, где установлено отрицательное сверхдоминирование ($h_p = - 2,38$) по массе плода и отрицательное доминирование ($h_p = - 0,51$) по толщине перикарпия (Табл. 14).

Таблица 14. Наследование селекционно-ценных признаков гибридами F₁ томата

Комбинация гибрида	Степень доминирования h_p (среднее за 2014-2016 гг.)				
	Признаки				
	Продолжительность вегетационного периода	Число цветков на соцветии	Количество плодов на соцветии	Масса одного плода	Толщина перикарпия плода
Л 11069 х Л 111	+ 0,6	+ 0,2	+ 0,45	+ 2,0	+ 1,8
Л 111 х Л 11069	+ 1,2	- 0,35	- 0,17	+ 2,4	+ 3,2
Л 111 х Л 8	+ 0,54	+ 0,62	+ 0,21	- 0,81	+ 0,72
Л 8 х Л 111	+ 1,8	+ 0,22	+ 0,02	- 0,68	+ 0,57
Л 111 х Л 28	+ 2,0	+ 0,13	+ 0,95	+ 1,4	+ 4,1
Л 28 х Л 111	+ 2,3	+ 0,24	+ 0,64	+ 1,7	+ 3,5
Л 111 х Факел	+ 0,56	+ 0,15	+ 0,20	+ 0,60	+ 0,38
Л 111 х MaKrista	- 1,32	+ 0,40	+ 1,05	+ 1,40	+ 1,12
Л 111 х MilOranj	- 1,0	+ 0,25	+ 0,85	+ 2,1	+ 7,4
Л 111 х Л 1185	+ 0,64	+ 0,11	+ 0,48	- 0,32	- 0,41
Л 11069 х Р.Н.	- 0,81	- 0,50	- 0,14	- 0,61	- 0,57
Л 11069 х Д.Р.	- 0,9	- 1,38	- 0,21	- 0,80	- 0,33
Л 11069 х Stefani	+ 0,42	- 1,1	- 0,63	- 0,27	- 0,61
Л 111 х Р.Н.	+ 0,5	- 1,31	- 0,04	- 0,74	+ 0,12
Л 111 х Д.Р.	+ 0,64	- 4,0	- 0,42	- 0,25	+ 0,03
Мо 443 х MaKrista	+ 2,0	- 0,5	+ 0,27	- 0,40	- 0,28
Мо 443 х MilOranj	- 1,8	- 0,28	+ 0,4	- 0,25	- 0,54
Мо 446 х Загадка	+ 0,35	+ 0,12	+ 0,55	- 0,40	+ 0,14
Мо 446 х Р.Н.	- 0,56	- 0,86	+ 0,07	+ 0,53	+ 1,0
Факел х Мо 632	- 3,70	- 3,0	- 1,86	- 2,38	- 0,51
Л 111 х Мо 443	+ 1,8	+ 0,23	+ 0,17	+ 0,5	+ 0,02
Л 111 х Мо 409	+ 0,53	- 0,47	- 0,4	+ 0,48	- 0,51

Большая часть гибридов (63,0%) наследовали признак *толщина перикарпия* по типу положительного доминирования и сверхдоминирования, у остальных 37,0% он наследовался промежуточно (Табл. 14). Наиболее высокие показатели по толщине перикарпия (0,60-0,90 см) выявлены у гибридов F₁ – Л111 х MilOranj, Л111 х Makrista, Л111 х Л28 и Л28 х Л111 и Л 111 х Л11069. Отрицательное доминирование и сверхдоминирование чаще отмечалось в комбинациях, где в качестве одной из родительских форм используется немутантная форма с полусложным соцветием и очень крупными плодами (Л11069 х Райское наслаждение, Л11069 х Дикая роза, Л11069 х Stefani). От отрицательного сверхдоминирования (депрессии) до положительного доминирования изученные признаки наследуются в комбинациях с мутантными формами Мо 409, Мо 443 и Мо 446, особенно это выражено в комбинации с многомаркерным мутантом Мо 632 (Табл. 14).

Стабильно положительное доминирование и сверхдоминирование изученных признаков по годам исследований отмечается у гибридов F₁ с полумутантными линиями: Л11069 х Л111 и наоборот Л111 х Л11069, Л111 х Л28, Л111 х MaKrista и Л111 х MilOranj. У этих гибридов F₁ по всем признакам имеет место высокий эффект гетерозиса (Табл. 15).

Таблица 15. Эффект гетерозиса (X) по селекционно-ценным признакам у гибридов F₁

Комбинации гибридов	Эффект гетерозиса (X, % – среднее за 2014-2016 гг.)				
	Признаки				
	Продолжительность вегетационного периода	Число цветков на соцветии	Количество плодов на соцветии	Масса одного плода	Толщина перикарпия плода
Л 11069 х Л 111	116,7	100,1	124,5	204,1	156,7
Л 111 х Л 11069	120,4	92,4	97,3	223,7	204,6
Л 111 х Л 8	105,6	112,7	103,3	98,4	104,2
Л 8 х Л 111	154,3	109,4	100,2	92,3	103,8
Л 111 х Л 28	168,6	103,1	107,1	138,6	166,7
Л 28 х Л 111	208,4	110,2	131,6	141,4	164,8
Л 111 х Факел	98,6	94,1	102,4	112,3	93,7
Л 111 х Makrista	96,1	131,2	126,3	140,7	116,2
Л 111 х MilOranj	99,1	113,3	121,0	186,8	226,3
Л 111 х Л 1185	103,2	99,7	107,2	96,2	90,1
Л 11069 х Р.Н.	93,1	84,3	90,0	93,5	96,2
Л 11069 х Д.Р.	100,2	68,7	86,3	91,4	98,0
Л 11069 х Stefani	96,4	100,1	97,8	92,7	101,2
Л 111 х Р.Н.	100,3	90,4	98,2	96,7	100,4
Л 111 х Д.Р.	102,0	77,2	88,4	96,6	99,7
Мо 443 х Makrista	101,4	80,2	93,8	95,2	94,2
Мо 443 х MilOranj	99,2	94,7	100,4	90,1	98,8
Мо 446 х Загадка	101,1	104,5	109,7	88,2	96,3
Мо 446 х Р.Н.	92,3	81,4	96,3	102,7	102,0
Факел х Мо 632	87,1	52,2	90,7	90,4	93,6
Л 111 х Мо 443	132,4	102,3	100,4	96,7	100,3
Л 111 х Мо 409	111,2	69,8	77,0	100,3	102,4

Выраженное отрицательное сверхдоминирование (депрессия) установлено по изученным селекционно-ценным признакам у гибрида F₁ Факел х Мо 632: h_p = -3,7

– продолжительность вегетационного периода; $h_p = -3,0$ – число цветков на растении; $h_p = -1,86$ – количество завязавшихся плодов; $h_p = -2,38$ – средняя масса плода и $h_p = -0,51$ – толщина перикарпия (табл. 14). Депрессия по характеру проявления этих признаков была стабильно выраженной в три разных года исследований. Возможно это связано с плейотропным влиянием большего числа мутантных генов (*ag, h, t, l, u, pl, lg*), носителем которых является мутантная форма Мо 632.

Анализ проявления признаков продуктивности в F_1 показал, что у комбинаций – Л11069 х Л111, Л111 х Л8, Л111 х Л28, Л111 х MaKrista, Л111 х MilOranj, Мо 446 х Загадка и Л111 х Мо 409 повышенная продуктивность (гетерозис) достигалась за счет увеличения количества плодов на растении и их средней массы. В комбинациях Л111 х Л11069 и Мо 446 х Райское наслаждение – за счет увеличения только средней массы плодов, а у F_1 – Л111 × Л1185 и Мо 443 х MilOranj за счет увеличения количества плодов от числа цветков. Они рекомендуются для выращивания в открытом и защищенном грунте в Республике Молдова.

Выделены и другие комбинации (Л11069 х Райское наслаждение, Л11069 х Дикая роза, Л11069 х Stefani), у которых по компонентам продуктивности отмечен отрицательный гетерозис. Можно предположить, что за счет сцепления генов (*sp⁺, u, nor, Tm-2^a, ls, br*), носителем которых является линия 11069, с генами позднеспелости и полусложным соцветием вторых компонентов этих гибридов и обусловлен отрицательный эффект. Предположение [21] о том, что гены позднеспелости угнетающе влияют на скороспелость, общую продуктивность, массу плода, дружность их созревания и на другие хозяйственно-ценные признаки подтверждается и нами, по отдельным гибридам F_1 .

Показано, что степень доминирования и уровень гетерозисного эффекта у разных комбинаций F_1 по исследованным селекционно-ценным признакам определяется генетическими особенностями использованных в скрещиваниях родительских форм и спецификой взаимодействия их геномов.

6.2. Создание исходного материала с функциональной стерильностью

Во втором блоке скрещиваний использовались формы с разными типами стерильности: Микадо (*ps-positional sterile*), Л 1751 (*pis-pistilate*), Л 1132 (*ms 10³⁵- male sterile*) с маркерным картофельным листом (*c*), Л 708/69 (*ps-2*) со штамбовым типом куста (*d*), а также линии 1151 и 11069, которые характеризуются частичной стерильностью (17,8% - 11,2%) и являются носителями генов «*ls*» (*lateral suppressor*) и *br* (*brachytic*). С их участием получено 8 комбинаций гибридов: Л 1132 × Л 708/69; Л 1132 × Л 1751; Микадо × Л 708/69; Л 1751 × Микадо; Л 1151 × Л 708/69; Л 11069 × Л 708/69; Л 708/69 × Л 1751; Л 11069 × Л 1751. При анализе расщепляющихся популяций F_2 и F_3 , учитывали степень проявления признаков репродуктивной системы: тип соцветия, тип цветения, тип стерильности цветка (положение пестика относительно тычиночной колонки), величину цветка и количество его долей. Одновременно изучали степень выраженности хозяйственно-ценных признаков – продолжительность вегетации, тип роста и габитус растений, размер, форма, окраска плода.

Спектр генотипической изменчивости в популяциях F₂ по характеру проявления признаков, определяющих тип стерильности. В расщепляющихся популяциях F₂ от разных комбинаций скрещивания выявлена высокая внутрипопуляционная гетерогенность по признакам: тип соцветия и строение цветка. Выделены два класса генотипов – с простыми (5-9 цветков) и сложными соцветиями (от 11 до 40 цветков). По характеру положения столбика относительно тычиночной колонки, числа элементов околоцветника и андроеца выявлен широкий спектр изменчивости внутри каждой комбинации (Табл. 16).

Высокая рекомбинационная изменчивость по типу стерильности отмечена в популяции Л1132 × Л708/69, из которой выщепилось 11 растений. Три из них имели сложное соцветие со 100%-й стерильностью цветков, другие 8 растений характеризовались простым соцветием в сочетании с разными типами стерильности, но только 5 из них соответствовали поставленной задаче по характеру положения пестика относительно тычиночной колонки (Табл. 16). Большая часть изученных цветков (36,5%) имели в разной степени деформированные бледные тычинки с небольшим количеством сморщенной пыльцы. Наряду с ними описаны 16,3% цветков с коротким пестиком и деформированной тычиночной колонкой со стерильной пыльцой, 19,4% цветков имели высоко выступающий длинный пестик и высоко жизнеспособную пыльцу, и только 4,0% отличались полным отсутствием тычиночной колонки (sl) или имели единичные тычинки, склеенные к пестiku. Остальные 23,8% цветков были фертильными с высоко жизнеспособной пыльцой (58,3%) (Табл. 16). В расщепляющейся популяции F₂ этой комбинации выявлена высокая разнородность по типу роста растений: штамбовые (ФМС), индетерминантные и детерминантные с картофельным листом (ФМС), детерминантные с картофельным листом и нормально развитыми цветками, высокопродуктивные с однородными плодами, а также формы с картофельным листом, сложным многократно разветвленным соцветием, мелкими бледно желтыми цветками с высоко выступающим пестиком, стерильной пыльцой и желтыми плодами (редкое сочетание).

В расщепляющейся популяции от комбинации Л1751 × сорт Микадо спектр изменчивости по наличию стерильных форм разных типов значительно уже. Выделено семь растений с однородной кистью, цветками без деформаций, выступающим из бутона пестиком на стадии лимонно-желтого цвета, то есть до цветения. Большая часть (71,2%) проанализированных цветков имели высоко выступающий пестик (2-3 мм) (Табл. 16). Этот тип стерильности наиболее интересен для гетерозисной селекции, так как самоопыление не происходит из-за неастрескиваемости пыльников. Есть мнение [31], что у таких цветков при температуре 35°C и выше происходит самопроизвольное растрескивание пыльников. Высокая изменчивость по соотношению длинно- и короткостолбчатых цветков у растений выявлена в популяции Л1751 × Л708/69. Длинностолбчатых цветков с нормально развитой тычиночной колонкой (функциональная стерильность) в популяции было 53%. Длинный пестик, но короткие склеенные тычинки отмечены у 14,8% цветков и 16,5% цветков имели короткий столбик с разной степенью деформации тычинок (Табл. 16). Выделены 5 растений с незначительной изменчивостью по величине цветка и положению столбика отно-

сительно тычиночной колонки в пределах одного соцветия и соцветий в зависимости от яруса их положения на главном стебле растения. В гибридных комбинациях (Л11069 × Л 708/69 и Л 1151 × Л 708/69), где в качестве материнской формы использовались линии с частичной стерильностью (11,2-17,8%), формообразовательный процесс по типам и степени проявления стерильности был значительно уже. В F₂ происходило расщепление на фертильные, полустерильные и единичные высоко стерильные растения (Табл. 16).

Таблица 16. Расщепление в популяциях гибридов F₂ по проявлению стерильности разных типов

Комбинации гибридов F ₂	Количество изученных цветков, (шт)	Цветки на растении с разными типами положения столбика, %				
		Короткий пестик, высокое положение тычиночной колонки, жизнеспособная пыльца	Длинный пестик, жизнеспособная пыльца (ps)	Длинный пестик, деформированные и склеенные бледно-желтые тычинки (ex-2)	Короткий пестик, деформированная тычиночная колонка (ex)	Длинный пестик, тычинки склеены к пестику с отрастаниями или полным отсутствием тычинок (pis)
Л1132 × Л 708/69	252	23,8	19,4	36,5	16,3	4,0
Л1751 × Микадо	220	20,3	71,2	0	3,1	5,4
Л1751 × Л 708/69	200	15,7	53,0	14,8	16,5	0
Л11069 × Л 708/69	159	62,7	25,8	7,2	6,3	0
Л1151 × Л 708/69	194	62,9	17,5	19,6	0	0

Полученные результаты показывают сложный характер наследования составных частей цветка, указывая на необходимость селекции форм с определенным сочетанием длины столбика и тычинок. Для селекции особый интерес представляют формы, у которых пестик имеет умеренную длину в сочетании с короткой тычиночной колонкой.

Следующим этапом является изучение *степени выраженности признаков стерильности у потомств генерации F₃*, полученных от выделенных в F₂ растений. Уровень стерильности оценивали путем подсчета числа завязавшихся плодов от свободного опыления [31]. Отмечено сильное расщепление в популяциях F₃ от растений, выделенных в F₂ из комбинации Л 1132 × Л 708/69. В то же время, популяции F₃, сформированные из двух других растений (17/16 и 18/16), выделенных из этой же гибридной комбинации, проявили высокую степень стерильности независимо от яруса положения соцветия на растении и цветков в соцветиях (Табл. 17). Высокая степень стерильности выявлена в популяциях F₃ от растений, отобранных в F₂ из комбинаций Л1751 × Микадо и Л1751 × Л 708/69, где в F₃ выделены линии с оптимальным сочетанием длины пестика и тычиночной колонки. Из комбинации Л1751 × Микадо выделены две линии 27/16 и 33/16, уровень стерильности которых почти 100% по всем соцветиям. Другие линии – 44/16, 45/16 получены из F₃ от комбинации Л1751 × Л708/69 (Табл. 17).

Таблица 17. Завязывание плодов у стерильных форм томата в популяциях F₃, в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле растения

№ генотипа	Процент завязывания плодов в зависимости от яруса расположения соцветия от свободного опыления					
	Соцветия					
	1	2	3	4	5	6
9/16 (Л1132хЛ 708/69)	0,02	0,01	0,02	0,05	0,04	-
11/16 (Л1132хЛ 708/69)	0	0,02	0,02	0,04	0,03	-
17/16 (Л1132хЛ 708/69)	0	0	0,01	0	0	-
18/16 (Л1132хЛ 708/69)	0,01	0	0,01	0,04	0	-
27/16 (Л1751хМикадо)	0	0	0	0,01	0	-
33/16 (Л1751хМикадо)	0	0	0	0,01	0,01	0
44/16 (Л1751хЛ708/69)	0,01	0,01	0	0,02	0,02	0
45/16 (Л1751хЛ708/69)	0	0	0	0,01	0,02	0,03

Всего выделено 8 перспективных линий, которые в два разных года проявили высокий уровень стерильности по проценту завязавшихся плодов от свободного опыления 86 - 99%. Пять линий (18/6, 27/16, 33/16, 44/16 и 45/16) имеют функциональную стерильность, другие три (9/16, 11/16, 17/16) характеризуются ровными соцветиями с длинностолбчатыми цветками и разной степенью деформаций отдельных тычинок и всей тычиночной колонки.

Морфобиологическая характеристика стерильных линий поколения F₄.

При отборе стерильных форм особое внимание уделяли и наличию взаимодополняемых признаков: тип роста, характер стеблеобразования, длина междоузлий и признаки плода. Выделенные линии имеют простой тип соцветия. Минимальное количество цветков на соцветии (от 3 до 5) имеют Л 11/16 и Л 18/16, наибольшее (7,5 штук) соцветия Л 33/16 (табл. 18), но число их может варьировать в зависимости от уровня положения соцветия на растении. Например, у Л 33/16 по мере повышения уровня соцветия на растении наблюдается их разветвление с наличием большего числа цветков, у других линий бывает наоборот (9/16 и 45/16). Одни линии (9/16, 11/16, 17/16/ 18/16, 27/16/ 44/16) имеют детерминантный тип роста с высотой главного стебля от 59 до 90 см. (табл. 18), другие – 33/16 и 45/16 относятся к полудетерминантным формам. У Л 33/16 большая часть изученных растений (53%) после формирования 5-6 соцветий прекращали свой рост. Наряду с ними выделяются растения (11,7%), которые завершали рост основного стебля на более ранних стадиях (4-5 соцветий); дальнейший рост их продолжался за счет боковых побегов (пасынков). Аналогичные результаты получены и по Л 45/16, у которого 50% растений прекращали рост после образования 5-6 соцветий, что свидетельствует о влиянии условий среды на проявление признака *полудетерминантный тип роста*. Линии отличаются и по признакам плода: одни – 9/16, 11/16, 17/16, 18/16 имеют красные, гладкие, плоскоокруглой, округло-овальной формы, средних размеров и среднераннего срока созревания; другие – 27/16 и 33/16 с крупными ин-

тенсивно розовой окраски плодами; третьи – 44/16 и 45/16 с интенсивно красными, округлой формы плодами (Табл. 18). Эти линии с благоприятным сочетанием хозяйственно-ценных признаков и разными типами стерильности представляют особый интерес для гетерозисной селекции.

Таблица 18. Морфобиологическая характеристика линий томата поколения F₄ с разными типами стерильности (среднее 2014-2016 гг.)

Линии	Длина вегетационного периода (дней)	Число соцветий на стебле (шт)	Число цветков на соцветии (шт)	Число листьев между соцветиями (шт)	Высота растений (см)	Масса плода (г)
9/16	107 ± 1,4	4 - 5	4 - 5	2,1 - 1,4	70 - 80	68
11/16	104 ± 0,9	4	3 - 5	2,0 - 1,4	65 - 86	80
17/16	106 ± 1,2	3 - 4	4 - 5	2,0 - 1,0	59 - 81	75
18/16	106 ± 1,7	3 - 4	4 - 5	2,2 - 1,2	60 - 76	65
27/16	117 ± 1,9	4 - 5	5 - 7	2,0 - 1,5	81 - 90	120
33/16	115 ± 1,1	5 - 7	5 - 7 - 9	2,5 - 1,8	95 - 110	125
44/16	102 ± 1,3	5 - 6	5 - 7	2,1 - 1,5	71 - 90	110
45/16	104 ± 2,1	6-8	5 - 9	2,4 - 2,0	89 - 118	98

6.3. Мутантные гены *ls*, *br* и формирование генетической изменчивости в гибридных популяциях F₂ - F₃

Для создания гетерозисных гибридов с низкой пасынкообразующей способностью и короткими междоузлиями, способных эффективно использовать не только общую площадь культивационных сооружений, но и вертикальную, нами в селекционный процесс были включены генотипы (Л 11069 – *sp*⁺, *ls*, *br*, *j-2*, *Tm*^{2a} и Мо 443 – *ssp*, *ls*), которые являются носителями генов *ls* (*lateral suppressor*) и *br* (*brachytic*) контролирующих интенсивность формирования боковых побегов (пасынков) и длину междоузлий. С использованием этих форм и линий, имеющих набор ценных количественных и качественных признаков – Л28, Л111, Л187, Л828, Л556 с разной побегообразующей способностью, обладающих генами – *sp*⁺, *sp*[±], *sp*, *ssp*, *u*, *nor*, *rin*, *j-2*, и высокопродуктивных, крупноплодных сортов MilOranj, MaKrista, Факел в результате проведенных скрещиваний была создана серия экспериментальных гибридных комбинаций: Л11069 × Л111, Л11069 × Л828, Л11069 × Л187, Л11069 × Л28, Л11069 × Л556, Мо443 × MaKrista, Мо443 × MilOranj и Мо443 × Факел.

Анализ гибридов первого поколения (F₁) выявил 100%-е доминирование побегообразующей способности культурных родительских форм. Размер боковых побегов был разным и находился в прямой зависимости от степени их развития у культурных родительских форм. Признак «длина междоузлий» наследовался по промежуточному типу. Различия между гибридами F₁ по признакам репродуктивной системы находились в прямой зависимости от генотипических особенностей линий, вовлеченных в скрещивания.

Рекомбинационная изменчивость в расщепляющихся мутантно-линейных и мутантно-сортовых популяциях F₂ по признакам, контролируемым генами ls и br.

Изучали расщепляющиеся популяции F₂ от разных гибридных комбинаций: Л11069 х Л187; Л11069 х Л828; Л11069 х Л556; Л11069 х Л28; Л11069 х Л111 – 1-я группа, полученные от скрещивания индетерминантных и полудетерминантных форм и 2-я группа: Мо443 х с. MaKrista, Мо443 х с. MilOranj и Мо443 х с. Факел от скрещивания детерминантных форм. Анализировали четыре признака: интенсивность формирования боковых побегов; длина междоузлий; морфологические нарушения в строении цветка и масса плода (по 150 растений в каждой комбинации). С учетом характера и степени проявления в пределах каждого признака рассматривались несколько показателей:

– *Интенсивность формирования боковых побегов (пасынков)*: **1** – высокая степень (от 100 до 71%, когда на каждом узле или через 1 образуется пасынок), **2** – средняя (от 70-40 %, через каждые 2-3 узла), **3** – низкая (40-10 %, на 4 узла один пасынок) и **4** – очень низкая (<10%, нет пасынков или единичные редуцированные);

– *Длина междоузлий*: **1** – длинные междоузлия (от 9,1 см до 12,5 см и выше), **2** – междоузлия средней длины (от 6,1 см до 9,0 см), **3** – короткие (<6,0 см);

– *Морфологические нарушения в строении цветка* (в целом структуры цветка, отдельных его элементов, включая гетеростилию): **1** – высокая степень (от 100 до 70%), **2** – средняя (70-40%), **3** – низкая, (40-10%), **4** – нормально развитые цветки (<10%);

– *Масса плода*: **1** – от средних до крупных (120-71 г), **2** – от средних до мелких (70-40 г), **3** – от мелких до очень мелких (40-10 г).

Выявлен широкий спектр внутрипопуляционной рекомбинационной изменчивости у всех гибридных комбинаций по всем изученным признакам (Рис. 12 а, б).

В популяциях гибридов 1-й группы частота встречаемости генотипов, формирующих боковые побеги в каждом узле растения или через один, в зависимости от гибридной комбинации очень высокая и варьирует от 30,7 до 60,4%, средняя по группе 46%. Генотипов без пасынков или формирующих единичные побеги в популяции каждой комбинации очень мало – 4,8%, 1,4%, 2,3%, 8,3% и 7,4% соответственно (Рис. 12 а).

Учет и анализ признака *длина междоузлий* показал, что 60% генотипов в популяциях имели междоузлия средней длины (от 6,1 до 9 см), а значит больше соцветий на стебле. Длинные междоузлия (10,6-12,5 см и 9,8-12,5 см) формировали 36,5% в расщепляющейся популяции от комбинации Л11069 х Л556 и 47,8% – в комбинации Л11069 х Л111, тогда как растений с очень короткими междоузлиями (<6 см) в этих гибридных популяциях наблюдалось незначительное количество (в среднем 5,8%). Широкий спектр изменчивости отмечен по *морфологии цветка* (Рис. 12 а). Меньше всего генотипов – 11,4 и 8,4% - с разного рода деформациями цветков выявлено в популяциях гибридов Л11069 х Л556 и Л11069 х Л111, нормально развитые цветки имели – 42,3 и 56,4% генотипов соответственно. Диаметрально противоположные данные получены по комбинациям Л11069 х Л828 и Л11069 х Л187, в популяциях которых 65,9% и 41,5% генотипов характеризова-

лись нарушениями в сильной и средней степени строения цветка или отдельных его элементов. Примерно у 1/3 генотипов отмечена гетеростилия и даже партенокарпия. Следовательно, завязываемость плодов была слабой, семян в них вообще нет или их очень мало (до 25 штук), что указывает на наличие плеiotропных эффектов. Выделены и растения с единичным или полным отсутствием пасынков с короткими междоузлиями (от 22,7 до 50,1% соответственно).

В популяциях гибридов первой группы преимущественная часть генотипов формировали мелкие плоды (от 40 до 70 г). Размах изменчивости в популяциях от разных комбинаций достаточно широк. Крупные плоды имели 69,5% генотипов в популяции от комбинации Л11069 х Л 28 и 32,1% генотипов в комбинации Л11069 х Л111.

У гибридов F₂ второй группы в популяциях обнаруживается много генотипов, которые формируют пасынки через каждые 2-3 узла (Рис. 12 б). Не выявлено растений без боковых побегов в популяции от комбинации Мо443 х сорт Факел. Низкий процент генотипов (2,6 и 3,4%), формирующих 1-2 слабаразвитых редуцированных боковых побега, выявлен и в популяциях – Мо443 х MaKrista и Мо443 х MilOranj. Большая часть генотипов в популяциях гибридов этой группы имели короткие междоузлия (Рис. 12 б).

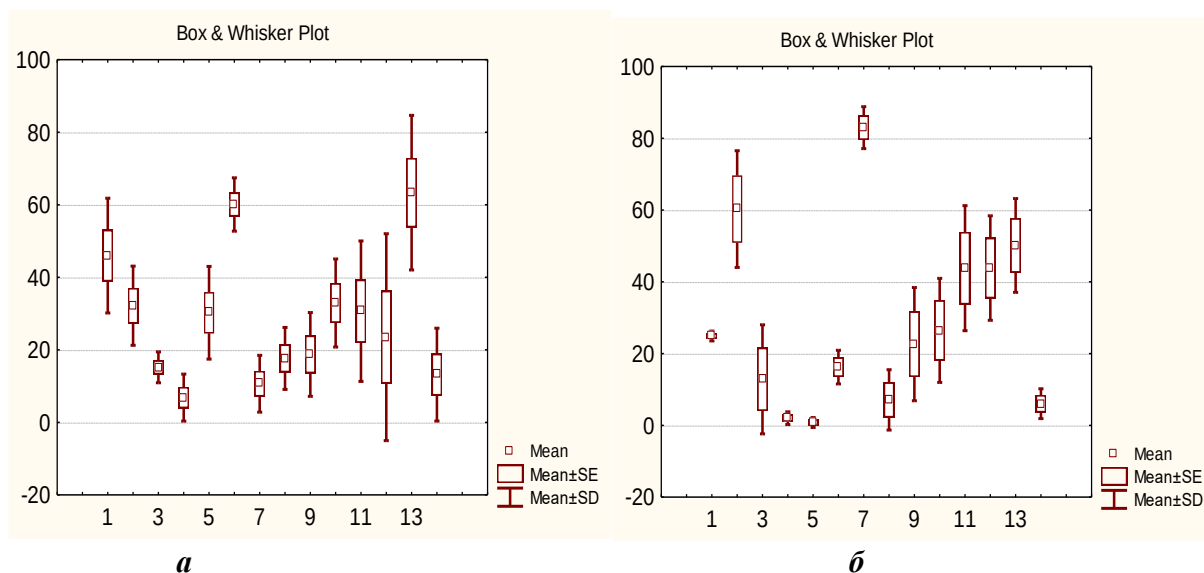


Рис. 12. Рекомбинационная изменчивость по признакам, контролируемым мутантными маркерными генами *ls* и *br* в расщепляющихся популяциях F₂ от скрещивания с линией 11069 (а) и с мутантной формой Мо 443 (б)

Примечание: Признаки – 1. Высокая степень образования боковых побегов (100-71%). 2. средняя (70-41%). 3. низкая (40-10%). 4. очень низкая (<10%); 5. Длинные междоузлия (12,5-9,1 см). 6. междоузлия средней длины (9,0-6,1 см). 7. короткие междоузлия (<6 см); 8. Высокая степень морфологических нарушений в строении цветков (100-71%). 9. средняя степень морфологических нарушений (70-41%). 10. низкий уровень нарушений в строении цветков (40-10%). 11. нормально развитые цветки (<10%); 12. Масса плода, от средних до крупных (120-71 г). 13. от средних до мелких (70-40 г). 14 от мелких до очень мелких (40-10 г).

Вероятно, генетическая детерминированность данного типа роста этих форм и предопределила характер его проявления. Установлены значительные различия как между гибридными комбинациями, так и спектру внутривопуляционной

изменчивости по степени нарушений в строении цветков. Например, в популяциях F₂ – Мо443 х МаКриста и Мо443 х Факел частота встречаемости генотипов с нормально развитыми цветками высокая (60,2% и 45,7%), тогда как в популяции Мо443 х с. MilOranj их меньше – 25,5%, а частота встречаемости генотипов с разного типа деформациями цветка и его элементов, в том числе стерильных, составляет 56,7%. По массе плода спектр изменчивости уже – в популяциях преобладали генотипы с более крупными и однородными плодами (Рис. 12 б).

Широкий спектр внутрипопуляционной рекомбинационной изменчивости по степени проявления признаков, контролируемых мутантными генами *ls* и *br* в F₂, выявил необходимость систематизации генотипов с определенным сочетанием признаков в кластерном комплексе. Для генотипов, выделенных в отдельные кластеры, характерно очень сложное сочетание признаков (Рис. 13 а, б), но одновременно установлены и внутрипопуляционные сходства и различия. Они достаточно выражены как по изученным признакам и их сочетанию в одном генотипе, так и популяциями гибридов, полученных от скрещивания индетерминантных (1-ая группа) и детерминантных форм (2-ая группа).

По первой группе гибридов в самый многочисленный первый кластер вошли генотипы с сильной побегообразующей способностью (от 71 до 100%, практически на узле каждого листа растения), междоузлиями средней длины (6,1-9,0 см), мелкими и средней массы плодами (41-70 г) (Рис. 13 а). Такое сочетание признаков свидетельствует о неоднозначном влиянии этих генов на их проявление в данных потомственных популяциях. В зависимости от побегообразующей способности родительских форм в большей или меньшей степени эти признаки детерминируются культурным геномом. Во второй кластер вошли генотипы с более сложным сочетанием признаков: средняя степень образования боковых побегов (41-70%) с длинными междоузлиями (9,1-12,5 см), меньшим числом морфологических отклонений в строении цветков (0-40%) и крупными плодами (до 120 г). В 3-й кластер распределились генотипы с наиболее сложным сочетанием признаков – это низкая пасынкообразующая способность (один на 4 узла) или полное их отсутствие на главном стебле (0-40%), короткие междоузлия (<6 см), высокая степень нарушений в строении цветков (от 41 до 100%) и мелкие плоды (от 10 до 40 г) (Рис. 13 а). Из вышеизложенного следует вывод – *чем меньше образуется боковых побегов и короче междоузлия на растении, тем больше морфологических отклонений в строении цветков и мельче плоды. Это указывает на множественный (плейотропный) эффект от влияния генов *ls* и *br* в силу их недостаточной окультуренности, или же эти побочные эффекты обусловлены сцеплением этих генов с другими, которые оказывают косвенное влияние, усиливая характер проявления мутантных признаков.* У томата плейотропно действуют многие мутантные гены, контролирующие значимые селекционно-ценные признаки [21, 32], подавление их отрицательных эффектов возможно при более активном окультуривании мутантных форм, носителями которых они являются.

Кластеризация генотипов 2-й группы гибридов, полученных с мутантной формой Мо 443 (*ls*), выявила аналогичную, разную степень сходства и различий между генотипами в расщепляющихся гибридных популяциях, по определен-

ному сочетанию признаков в том числе, в зависимости от характеристик использованных в скрещиваниях родительских форм. Согласно степени проявления признаков и их определенного сочетания, в одном генотипе они также распределены на три кластера (Рис. 13 б).

Наиболее интересными представляются генотипы третьего кластера со средней степенью формирования боковых побегов (41-70%), с короткими междоузлиями (<6 см), нормально развитыми цветками и массой плодов от средних до крупных (от 70 до 140 г).

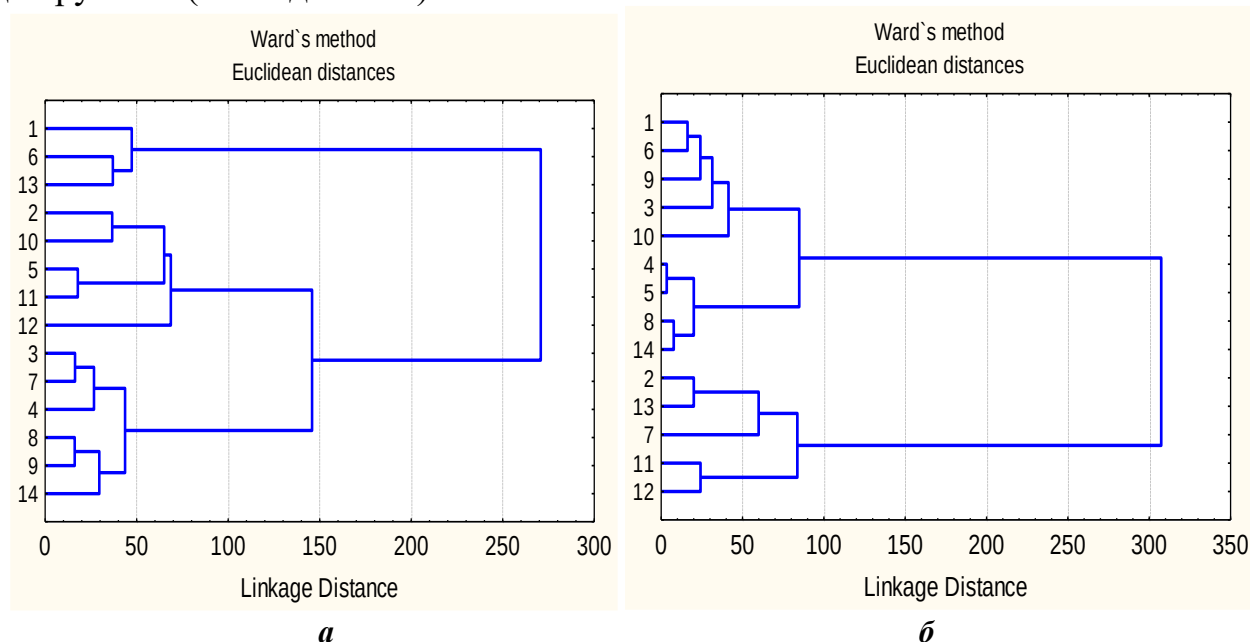


Рис. 13. Дендрограммы сходства и различий генотипов с определенным сочетанием признаков, контролируемых мутантными маркерными генами, выделенных из расщепляющихся популяций разных гибридных комбинаций с *Л 11069* (а) и с мутантной формой *Мо 443* (б)

Примечание: Признаки – 1. Высокая степень образования боковых побегов (100-71%). 2. средняя (70-41%). 3. низкая (40-10%). 4. очень низкая (<10%); 5. Длинные междоузлия (12,5-9,1 см). 6. междоузлия средней длины (9,0-6,1 см); 7. короткие междоузлия (<6 см); 8. Высокая степень морфологических нарушений в строении цветков (100-71%). 9. средняя степень морфологических нарушений (70-41%). 10. низкий уровень нарушений в строении цветков (40-10%). 11. нормально развитые цветки (<10%); 12. Масса плода, от средних до крупных (120-71 г). 13. от средних до мелких (70-40 г). 14 от мелких до очень мелких (40-10 г).

Выявленная высокая рекомбинационная изменчивость по характеру проявления и степени выраженности признаков, контролируемых генами *ls* (*lateral suppresser*) и *br* (*brachytic*) в расщепляющихся популяциях F_2 , и кластеризация генотипов с определенным набором признаков показали, что два гена *ls* и *br* оказывают более сильное отрицательное влияние на проявление признаков репродуктивной системы, чем один ген *ls*, что свидетельствует об их комплементарном действии.

Дисперсионный анализ генотипической изменчивости в потомствах F_2 от разных комбинаций (8) по параметрам изученных признаков (4) с разной степенью проявления (14 показателей), контролируемых мутантными генами *ls* и *br*, показал превышение межкластерной дисперсии над внутрикластерной (Табл. 19). Это свидетельствует о значительных различиях между проанализированными гибридными

комбинациями и высокой внутрипопуляционной рекомбинационной изменчивости внутри каждого из них по характеру проявления и степени выраженности изученных признаков, а также об успешной дифференциации и систематизации генотипов, согласно набору признаков, с определенным значением показателей в кластеры (Табл. 19). Их систематизация на основе селекционной ценности позволит оптимизировать программы при создании нового исходного материала.

Таблица 19. Дисперсионный анализ генотипической изменчивости в расщепляющихся популяциях F₂ по признакам, контролируемым генами *ls* и *br*

Гибридные комбинации F ₂	Межкластерная дисперсия	df	Внутрикластерная дисперсия	df	F	P
<i>комбинации – «индетерминантные x индетерминантные»</i>						
11069 x 187	4763,371	2	1419,867	11	18,45141	0,000306
11069 x 828	4284,437	2	2577,780	11	9,14136	0,004585
11069 x 556	8005,041	2	10,53,736	11	41,78250	0,000007
11069 x 28	2616,694	2	1733,123	11	8,30398	0,006338
11069 x 111	3347,385	2	1649,203	11	11,16334	0,002251
<i>комбинации – «детерминантные x супердетерминантные»</i>						
Mo443 x MaKrista	6024,723	2	1553,766	11	21,32623	0,000164
Mo443 x MilOranj	5093,761	2	2428,767	11	11,53494	0,001994
Mo 443 x Facel	8916,381	2	2945,368	11	16,64991	0,000470

6.4. Многомаркерные линии томата и степень выраженности признаков, контролируемых генами *ls* и *br* в популяциях F₃ - F₅.

В третьем поколении в потомствах генотипов, выделенных в F₂ из разных комбинаций гибридов первой группы, отмечено расщепление по всем признакам. Наиболее выражено это в формировании боковых побегов и морфологическим отклонениям в строении цветков в потомстве F₃ от комбинации Л11069 × Л556 (расщепление было аналогичным популяции F₂), что свидетельствует о нестабильности генетических систем исходных форм, а также побочных эффектах от генов *ls* и *br*, обусловленных сцеплением с другими генами, усиливающими проявление мутантных признаков. В популяциях F₃ от комбинаций Л11069 x Л187 и Л11069 x Л828 было больше генотипов полукультурного типа с мелкими плодами (32-45 г), единичными боковыми побегами и выраженными отклонениями в строении цветка. Одновременно выщепились и генотипы с признаками линий культурного типа (больше боковых побегов среднего размера, длинные междоузлия, более крупные плоды). Выведенные потомства по селектируемым признакам в F₃ получены из генотипов, выделенных из популяций Л11069 x Л28 и Л11069 x Л111. Линии 28 и 111 имеют полудетерминантный тип роста (*sp*[±]) и являются носителями генов лежкости *rin* и *nor*. Из популяций F₃ этих комбинаций выделено больше генотипов (линий), удачно сочетающих ограниченное формирование пасынков, короткие и средней длины междоузлия, нормально развитые цветки, среднего размера и крупные плоды, и стабильное проявление этих признаков в F₄.

Более выровненные популяции по степени проявления признаков в потомствах F_3 формируют генотипы, выделенные из гибридных комбинаций 2-й группы. Стабильный характер проявления селективируемых признаков отмечен в популяциях от Мо 443 × MaKrista и Мо 443 × Факел. Сильное расщепление по признакам репродуктивной системы установлено в популяциях потомств F_3 от генотипов из комбинации Мо 443 × MilOranj.

Ценными в селекционном отношении являются многомаркерные линии 196, 197, 204, 224, 228 (Табл. 20), полученные в F_4 от комбинаций – Л11069 х Л28 и Л11069 х Л111. Растения полудетерминантного типа роста, среднеспелые (101-110 дней), с длиной главного стебля 110-138 см, образующие слабые самоограничивающие рост боковые побеги. Число пасынков на главном стебле составляет от 3,0 до 6,4 шт. на 18,2-21,7 узлов, междоузлия средней длины – от 6,7 до 9,6 см (Табл. 20). Эти линии в F_4 и F_5 в два разных по климатическим условиям года (2015, 2016) показали стабильный характер проявления анализируемых признаков, хотя в некоторых потомствах выщеплялись малоплодные растения, но без боковых побегов. Габитус растений характеризуется приподнятым–полустоячим стеблем с хорошим соотношением листовой массы и плодов. Окраска листьев темно-зеленая, разной формы: яйцевидные, удлинненно-яйцевидные, широколанцетные. Выявлены различия и по форме и морфологии цветка: нормально развитые и цветки с полным венчиком, но сросшимися в трубочку лепестками.

Другая группа линий – 186, 205, 237, 241, 10/16 – потомство генотипов, выделенных из гибридных комбинаций Л11069 х Л 187, Л11069 х Л828 и Л11069 х Л556. Они имеют индетерминантный тип роста с оптимальным сочетанием селективируемых признаков (Табл. 20). Например, линия 186 формирует ограниченное число боковых побегов на растении (3,3-3,8 штук на 28,8-32,9 узла), имеет крупные и плотные плоды (110 г и более). Идентичные характеристики выделяют линию 237. Слабым индетерминантным ростом, близким к полудетерминантному, но не самоограничивающимся с частым расположением соцветий, характеризуются линии 205, 241 и 10/6. У них на 21,4 - 29,4 узлов (листьев) приходится 3,8 - 6,1 боковых побегов, а на некоторых узлах отмечены от 3 до 7 очень мелких, редуцированных пасынка (3-4 см).

Из комбинаций с мутантной формой Мо 443 (*ls*) выделены линии (110, 164, 178, 181, 183, 188, 193, 195) супердетерминантного и детерминантного типов роста, с выровненными соцветиями, нормально развитыми цветками, низкой пасынкообразующей способностью, плотными и однородными по форме и окраске плодами (Табл. 20). Это указывает на то, что исходная мутантная форма (Мо 443) по данным признакам имела большую полигенную обеспеченность, так как ген *ls* не оказывает сильного отрицательного влияния на их проявление. Анализ популяций потомств поколений F_4 и F_5 показывает, что в 2016 году, по сравнению с 2015 годом, характер проявления признаков был стабильным (Табл. 20).

Таблица 20. Показатели признаков, контролируемых генами *ls*, *br* у новых многомаркерных линий томата и стабильность их проявления в поколениях F₄ (2015 год) и F₅ (2016 год)

№ линии (генотип)	Среднее число междоузлий на растении, шт		Средняя длина междоузлий, см		Количество боковых побегов на растении, шт		Количество соцветий на растении, шт		Продуктивность, кг/делянку		Масса плода, г	
	2016	%, к 2015	2016	%, к 2015	2016	%, к 2015	2016	%, к 2015	2016	%, к 2015	2015	2016
Л 110 (<i>ssp</i> , <i>u</i> , <i>j</i> , <i>ls</i> , <i>nor</i> , <i>br</i>)	7,0	100,1	6,8	97,1	4,1	136,2	4,3	97,7	9,4	90,3	91,7	106,4
Л 183 (<i>ssp</i> , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>ls</i>)	6,8	97,0	6,4	91,4	3,0	115,3	3,7	115,5	10,2	102,5	81,0	70,5
Л 188 (<i>ssp</i> , <i>u</i> , <i>t</i> , <i>ls</i>)	9,0	100	7,0	97,2	3,3	97,3	4,1	124,5	9,7	104,3	68,0	80,7
Л 164 (<i>sp</i> , <i>u</i> , <i>ls</i> , <i>j-2</i> , <i>rin</i>)	10,1	98,0	8,5	98,8	3,1	103,0	5,4	101,9	11,6	97,7	68,6	75,8
Л 178 (<i>sp</i> , <i>u</i> , <i>ls</i>)	9,0	96,6	9,0	91,6	4,2	89,4	4,7	104,4	13,8	100,3	94,7	101,0
Л 181 (<i>sp</i> , <i>hp-2</i> , <i>j-2</i> , <i>u</i>)	10,3	97,0	8,1	87,7	3,2	91,4	4,5	102,4	12,6	97,9	78,0	88,6
Л 193 (<i>sp</i> , <i>ls</i> , <i>u</i> , <i>nor</i>)	9,6	91,4	8,5	88,2	3,1	103,3	5,1	124,3	11,9	92,2	64,3	73,2
Л 195 (<i>sp</i> , <i>u</i> , <i>ls</i> , <i>nor</i>)	10,1	96,2	7,0	97,1	3,5	95,8	4,2	105,0	13,5	101,5	65,0	76,0
Л 196 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ps</i> , <i>r</i> , <i>c</i> , <i>ls</i> , <i>br</i>)	21,2	100,7	9,6	110,2	3,0	115,3	4,6	109,5	12,3	99,7	67,0	78,4
Л 197 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>t</i> , <i>rin</i>)	21,3	87,3	8,6	89,7	5,1	83,7	6,1	96,8	14,6	95,6	85	92
Л 228 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>u</i> , <i>ex</i>)	21,7	88,2	9,0	100	6,4	78,3	7,4	98,2	12,9	96,6	63,7	76,2
Л 234 (<i>sp</i> ⁺ , <i>u</i> , <i>nor</i> , <i>ls</i> , <i>br</i>)	21	115,3	6,7	94,8	3,4	77,3	7,1	110,9	14,7	113,7	74,6	86,8
Л 186 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>br</i> , <i>u</i> , <i>nor</i>)	30,1	101,0	8,3	100	3,8	106,6	11,5	121,3	21,7	103,3	111,3	119,3
Л 205 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>u</i>)	29,4	104,6	9,0	86,3	5,3	106,0	9,8	101,2	18,6	99,8	43,8	61,5
Л 237 (<i>sp</i> ⁺ , <i>rin</i> , <i>ls</i> , <i>u</i>)	28,2	102,4	10,5	98,0	4,4	104,7	9,4	100,8	19,1	95,6	72,8	89,2
Л 241 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>u</i> , <i>rin</i>)	28,4	88,0	8,8	105,6	6,1	101,8	8,9	96,7	15,9	103,5	112	118,3
Л 10 16 (<i>sp</i> ⁺ , <i>ls</i> , <i>gs</i> , <i>rin</i>)	21,4	87,3	8,4	96,7	5,2	92,8	7,0	94,6	11,0	96,5	20	14,5

Создан исходный материал (многомаркерные линии) с разным сочетанием генов (sp^+ , $sp^\pm$, sp , ssp , rin , nor , ls , br , pis , ex , sl и др.), формирующих ограниченное число боковых побегов (пасынков) с короткими междоузлиями, разных по типу роста и габитусу растений, продолжительности вегетационного периода, с разным типом соцветий и стерильности, обеспечивающих возможность их размножения, а также по размерам, форме, окраске и качеству плодов. Эти линии соответствуют задачам исследований и включены в рабочие программы для изучения их комбинационной способности и создания гибридов F_1 томата.

6.5. Вариабельность качества и количества пыльцы у многомаркерных линий томата в зависимости от уровня закладки соцветия и высокой температуры

Маркерные признаки (ssp , sp , sp^+ , $sp^\pm$, br , ls , pis , nor , rin , u , gs , j , $j-2$), носителями которых являются созданные линии, легко идентифицируются в открытом и защищенном грунте (теплица) на разных стадиях роста и развития растений. Ограничением активного включения их в селекционные программы может быть качество их пыльцы, поскольку они получены от скрещивания форм носителей гена ls , который сцеплен с морфологическими отклонениями в строении цветка. Поэтому изучали фертильность и жизнеспособность пыльцы, морфологические особенности пыльцевых зерен, пыльцевую продуктивность, влияние уровня закладки соцветия на растении и высокой температуры на изменчивость этих признаков, так как от них зависят репродуктивные и воспроизводительные функции.

Изучение и анализ популяций пыльцы многомаркерных линий по соотношению стерильных и фертильных пыльцевых зерен в них показал высокую фертильность почти у всех линий (от 70,4 до 96,1%). Оценка жизнеспособности пыльцы, которая характеризует оплодотворяющую способность пыльцевого зерна, не выявила прямой связи между фертильностью и жизнеспособностью. Например, Л234 при фертильности пыльцы 93,6% имеет жизнеспособность 16,7%, тогда как у Л204 с фертильностью (78,5%) жизнеспособность пыльцы составляет 45,9%. У линий 196 и 228 с самой низкой фертильностью пыльцы жизнеспособность на уровне 19,9% и 30,0% соответственно. Из этого следует, что в популяциях пыльцы изученных линий, пыльцевых зерен, способных прорасти и произвести оплодотворение, значительно меньше, чем фертильных. Одновременно проводили оценку пыльцы многомаркерных линий томата на устойчивость к высокой температуре и засухе. Установлены генотипоспецифические различия между линиями по реакции их пыльцы на действие высокой температуры и осмотического фактора (имитирующего засуху). Относительно реакции пыльцы линий к действию высокотемпературного фактора показатели в пределах группы значительно варьировали от 18,0% у Л234 и до 83,1% у Л193. Выраженными различия были и по прорастанию пыльцы исследуемых линий на фоне осмотического фактора – от 0,1% у Л183 до 55,9 у Л110. Дисперсионный анализ источников вариабельности устойчивости пыльцы к изученным стрессовым факторам выявил долю влияния генотипа, факторов стресса и их взаимодействия в общей изменчивости признаков (Рис. 14).

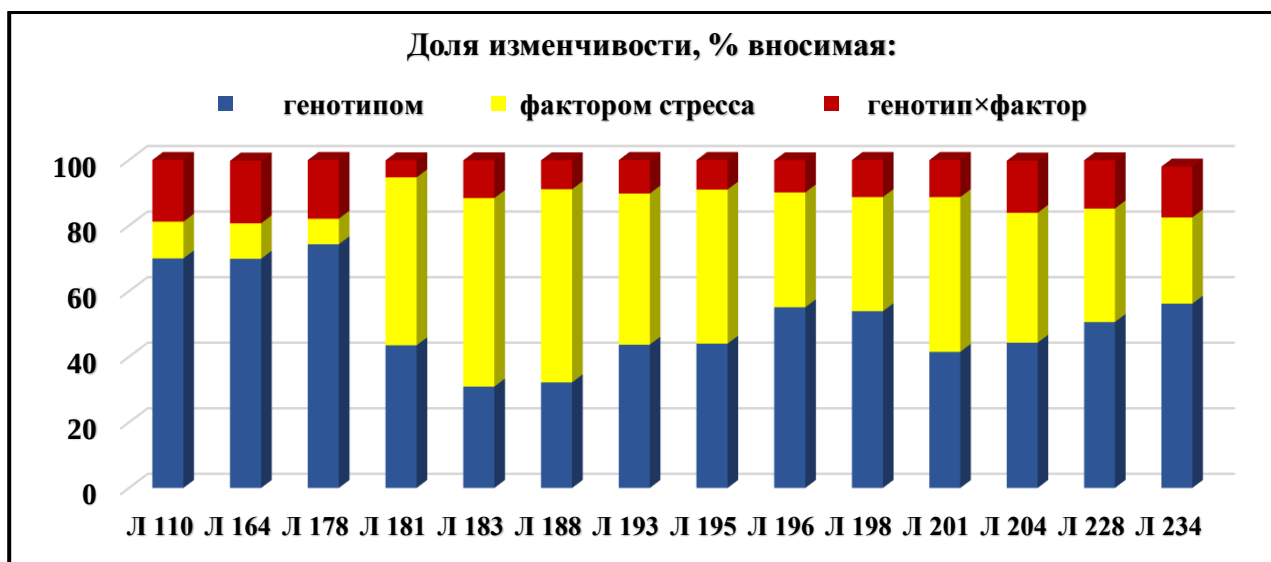


Рис. 14. Факторный анализ источников варибельности устойчивости пыльцы у многомаркерных линий к абиотическим стрессам

В дополнение к этим характеристикам изучали *влияние уровня закладки соцветия на главном стебле растения на жизнеспособность пыльцы и её устойчивость к высокой температуре*. Установлены различия по жизнеспособности свежесобранной пыльцы (контроль) как между линиями, так и в зависимости от уровня закладки соцветия.

Пыльца, полученная из цветков соцветий нижнего яруса (1-2 кисти), имела высокую жизнеспособность (55,2% - 40,6%), на 3-4-ом соцветиях этот показатель ещё выше (64,3% - 58,8%), в два и более раза ниже (14,5% - 26,0%) на 5-ом и 6-ом соцветиях. У всех изученных линий высокой жизнеспособностью характеризовалась пыльца, полученная из цветков соцветий среднего яруса (3-4), а самая низкая отмечена у всех линий на соцветиях верхнего яруса растения (Рис. 15 а). По признаку «длина пыльцевых трубок» установлена такая же закономерность (Рис. 15 б).

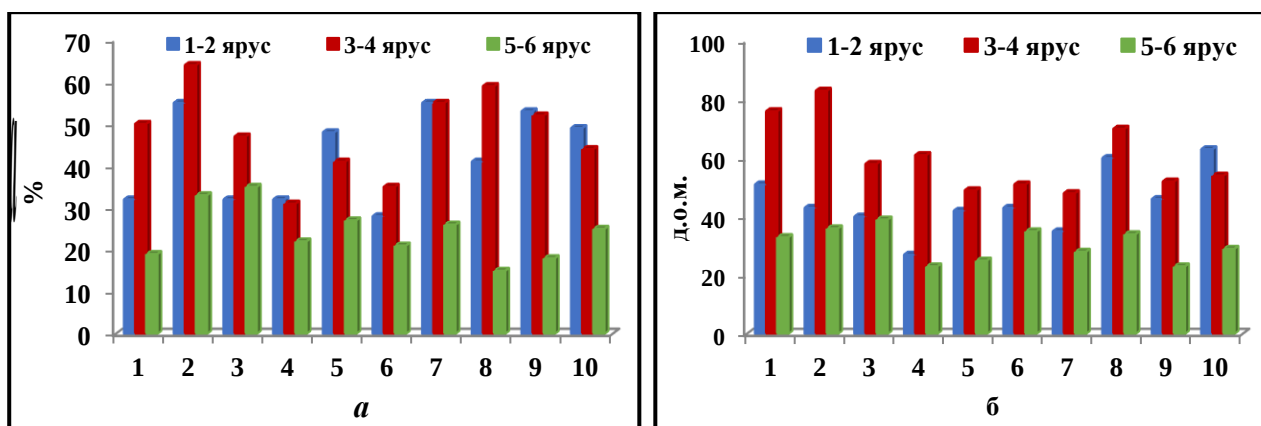


Рис. 15. Показатели признаков пыльцы у линий в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле вегетирующего растения (контроль): а – жизнеспособность пыльцы, %; б – длина пыльцевых трубок, д. о. м.

Здесь следует отметить, что соцветия среднего яруса (3-4) формируются и цветут при наиболее благоприятных условиях внешней среды, тогда как соцветия верхних ярусов (5-6) подпадают в критические условия в плане температурного режима и дефицита влаги.

Несколько иные закономерности установлены при обработке пыльцы линий, полученной из цветков соцветий разных ярусов, температурой 45°C в течение 8 часов с последующим проращиванием в условиях *in vitro*. Установлена дифференцированная реакция пыльцы разных линий на высокотемпературное воздействие и, в особенности, в зависимости от яруса положения соцветия на растении (Рис. 16 а, б). Анализ признака «устойчивость пыльцевых трубок» показал, что пыльца из цветков соцветий верхнего уровня (5-6) после термообработки (45°C) быстрее прорастает (Рис. 16 а) одновременно формируя очень длинные трубки (Рис. 16 б), тогда как в контроле они были самые короткие (Рис. 15 б). Это указывает на то, что пыльца цветков соцветий верхнего яруса, которая формировалась при высоких температурах, в популяциях имеет большее количество устойчивых гамет, которые, прорастая, одновременно формируют и длинные трубки, способные обеспечить оплодотворение при высокотемпературных режимах.

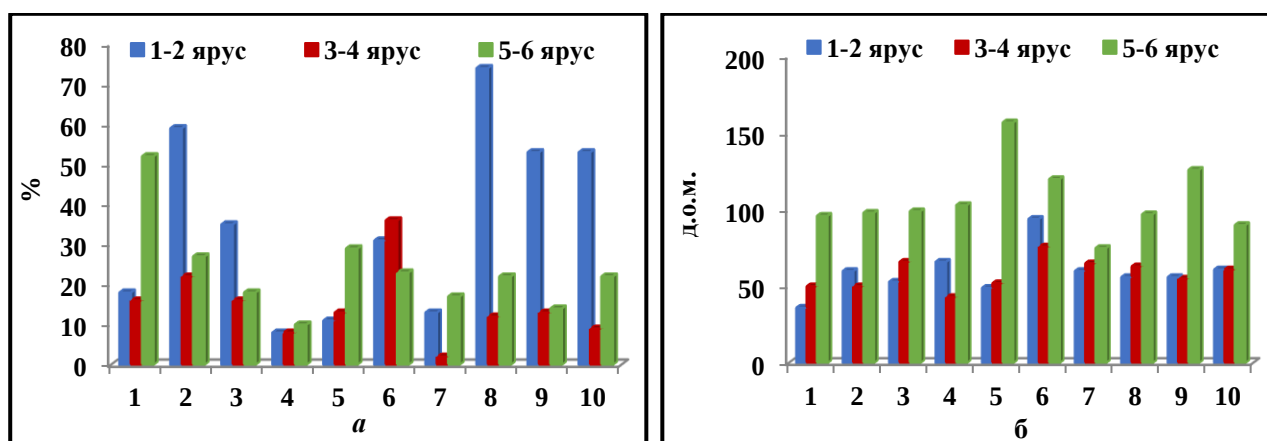


Рис. 16. Изменчивость показателей признаков пыльцы у линий томата в зависимости от уровня положения соцветия и высокотемпературного действия: а – по проращению пыльцы, %; б – по способности проросших после высокотемпературной обработки пыльцевых зерен формировать длинные трубки, д.о.м.

Изучение и анализ *морфобиологических особенностей пыльцевых зерен у линий томата до и после термообработки в зависимости от уровня закладки соцветия* выявил особенности, характерные для каждой линии, как в зависимости от местоположения соцветия, так и реакции на температурный стресс (Табл. 21). Определенной закономерности по изменчивости признака «размер пыльцевых зерен» в зависимости от уровня положения соцветия на растении и реакции пыльцы линий на высокую температуру не установлено. Различия детерминируются генотипическими особенностями линий. Одни (1, 2, 10) формируют крупные зерна на всех соцветиях растения, но сильно реагируют на высокую температуру, уменьшаясь в размерах. Другие (6, 7), наоборот, имея очень

мелкую пыльцу, вообще не реагируют на действие высокой температуры. Одновременно выделены и линии (5 и 8), пыльцевые зерна которых уменьшаются в размерах по мере повышения уровня соцветия на растении, эта закономерность сохраняется и после высокотемпературного воздействия (Табл. 21).

Таблица 21. Размеры пыльцевых зерен у линий томата до и после обработки высокой температурой относительно яруса расположения соцветия на главном стебле растения

Линии	Диаметр пыльцевых зерен свежесобранной пыльцы (микрометры)			Диаметр пыльцевых зерен после термообработки (микрометры)		
	Соцветия			Соцветия		
	1-2	3-4	5-6	1-2	3-4	5-6
1. Л 166	28,9±0,11	30,0±0,14	30,0±0,12	22,0±0,20***	29,0±0,16*	27,0±0,11***
2. Л 167	30,0±0,18	32,9 ±0,16	28,0±0,14	30,0±0,19	27,6±0,19***	27,6±0,17
3. Л 168	26,0±0,20	27,0 ±0,16	27,4±0,18	26,0±0,11	25,0±0,18***	27,0±0,14
4. Л 169	25,0±0,16	26,3 ±0,21	22,0±0,20	23,0±0,17**	23,0±0,15***	22,0±0,15
5. Л 170	29,0±0,15	28,0 ±0,11	27,0±0,17	25,0±0,14***	24,0±0,19***	22,0±0,12***
6. Л 171	20,0±0,10	21,0 ±0,13	20,0±0,10	21,0±0,10*	20,0±0,13*	21,1±0,17**
7. Л 172	23,0±0,15	23,0 ±0,14	24,0±0,13	23,2±0,18	22,6±0,21	24,0±0,13
8. Л 173	33,1±0,21	26,0 ±0,15	23,0±0,11	29,0±0,18***	25,6±0,19*	22,4±0,12*
9. Л 174	26,1±0,17	21,0 ±0,11	25,0±0,15	26,1±0,15	20,8±0,23	24,9±0,11
10. Л 175	28,0±0,10	29,0 ±0,18	29,0±0,21	19,6±0,10***	20,0±0,13***	23,0±0,09***
Различия достоверны: * - на 0,05%-ном уровне, ** - 0,01% и *** 0,001%						

По признаку «*пыльцевая продуктивность*», который имеет особое значение для линий томата, используемых в гетерозисной селекции в качестве опылителей, выявлены достоверные различия как между изученными линиями, так и внутри них по способности продуцировать определенный объем пыльцы на цветок в зависимости от уровня закладки соцветия на растении. Высокой пыльцевой продуктивностью характеризуются линии 7 (172) и 10 (175), причем эти две линии имеют разные характеристики по размеру пыльцевых зерен (7-мелкие, 10-крупные). Низкие значения отмечены у линий 1 (166), 3 (168) и 6 (171) (Табл. 22). Установлено, что количество продуцируемой пыльцы в цветках от первого соцветия к последнему уменьшается. Больше пыльцы образуется в цветках соцветий среднего яруса (3-4), которая высоко жизнеспособна и, прорастая, формирует самые длинные пыльцевые трубки (Рис. 15 а, б).

Различия между линиями по пыльцевой продуктивности и проценту рабочей (функциональной) пыльцы, определяемой по количеству продуцируемой пыльцы и её жизнеспособности, также достаточно выражены. Они существенны и относительно местоположения соцветия на растении и наиболее выражены между средним (3-4) и верхним ярусами (5-6) (Табл. 22).

Всесторонний анализ многомаркерных линий томата выявил влияние уровня закладки соцветия на растении и высокотемпературного фактора на характер проявления признаков мужского гаметофита, но степень их изменчивости детерминирована генотипическими особенностями изученных линий

Таблица 22. Пыльцевая продуктивность и объем рабочей пыльцы у линий томата в зависимости от местоположения соцветия на растении

Линии	Пыльцевая продуктивность, мг/цветок				Процент рабочей (функциональной) пыльцы			
	Уровень расположения соцветия на вегетирующем растении							
	1-2	3-4	5-6	Среднее	1-2	3-4	5-6	Среднее
1. Л 166	0,311	0,314	0,395	0,340	9,8	15,7	7,3	10,9
2. Л 167	0,564	0,571	0,509	0,548	31,1	36,6	16,5	28,1
3. Л 168	0,396	0,434	0,318	0,382	12,7	22,6	11,6	15,6
4. Л 169	0,660	0,702	0,612	0,658	21,2	20,2	13,3	18,2
5. Л 170	0,531	0,546	0,404	0,494	25,3	18,2	11,0	18,2
6. Л 171	0,276	0,309	0,268	0,284	7,7	10,8	5,7	8,1
7. Л 172	1,081	1,280	1,020	1,127	59,2	70,8	26,5	52,2
8. Л 173	0,840	0,760	0,893	0,831	34,1	44,7	12,9	30,6
9. Л 174	0,712	0,686	0,511	0,636	37,5	35,4	9,2	27,4
10. Л 175	1,280	1,420	1,296	1,332	62,5	61,9	32,4	52,3
Среднее	0,665	0,720	0,623	0, 667				
НСР ₀₅	0, 043			0,094				

Одновременно установлено, что каждой линии свойственна генетически детерминированная индивидуальная изменчивость показателей разных признаков мужского гаметофита: жизнеспособность пыльцы, длина пыльников трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы, устойчивость по длине пыльников трубок, размеры пыльцевых зерен, пыльцевая продуктивность и процент рабочей (функциональной) пыльцы величина которых одновременно зависит от возрастных особенностей растения, факторов среды, но при этом разные признаки одного генотипа варьируют в неравной степени, имея определенные пределы. Все признаки мужского гаметофита и каждый в отдельности при их анализе обнаруживают большой компонент изменчивости, зависящий от факторов внешней среды, что особенно важно знать при использовании этих линий в гетерозисной селекции в качестве отцовского компонента.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Общие выводы

1. Созданы и оптимизированы искусственные стрессовые фона (высокие и низкие температуры, засуха) для оценки устойчивости коллекционных и селекционных образцов томата по признакам мужского гаметофита (пыльцы) в условиях *in vitro*; разработаны шкала устойчивости для дифференциации, систематизации результатов скрининга и схема организации исследований генетического потенциала мутантного генофонда (гл. 2, [146]).

2. Разработан метод определения адаптивного потенциала генотипов томата к высокотемпературному стрессу с использованием жестких режимов: 38°C; 45°C; 48°C и временных экспозиций разной длительности – 3, 5 и 7-и часовое воздействие на пыльцу растений, который может широко и эффективно использоваться в селекции при отборах устойчивых форм, на начальных этапах (гл. 3, [130]).

3. Установлено, что пыльца генотипов томата способна выдерживать действие низкой температуры (+6°C) длительное время (60 суток), сохраняя сравнительно высокий процент жизнеспособной (10,0-12,0%), функциональной (длина трубок 28-36 д.о.м.) пыльцы, что указывает на эффективность метода для отбора устойчивых по микрогаметофиту форм и использования его в семеноводстве гетерозисных гибридов при необходимости хранения пыльцы для проведения многократных опылений (гл. 3, [339]).

4. Скрининг устойчивости одномаркерных и многомаркерных мутантных форм томата (125 образцов) к трем стрессовым абиотическим факторам – высокая, низкая температуры, засуха по комплексу признаков мужского гаметофита показал, что устойчивость к ним детерминирована разными генетическими системами, выявляя различия даже в пределах одной мутантной формы *по прорастанию пыльцы и формированию пыльцевой трубки достаточной для оплодотворения длины* (гл. 4, [134]).

5. Показан потенциал генофонда мутантных форм томата по селекционно-ценным признакам: *на стадии всходов, семядольных и первых настоящих листьев*, контролируемых большим числом генов (*a, aa, aw, ag, al, hl, ls* в фазе всходов) и (*aut, apn, alb; gil, Cu, cg, inta, Ln, lur; ltf; lg-2, Me, marm, nv, pu², pl, res, sf, sy, V-5/⁺, Wo^m* – семядольного и первых листьев); *по росту и габитусу растений* – *sp⁺; sp[±]; sp; ssp; d; dd; dmd wd, ls, atn, bu, br, cg, bip; длине вегетационного периода* от ультрараннеспелых (83-99 дней) до ультрапозднеспелых (131-158 дней); *стерильности* – *ex, ps, ps-2, pi, pi-2, sl, sl², ch, glf, cs-2, Ge; генам, контролирующим плотность, окраску, форму, размер, камерность плодов* – *rin, nor, alc, u, gs, gf, f, bk, ck, anr, ptb, at, β, Lc, Ip, Del, Abg, hp-1, lo, loc* и др., детерминирующий широкий спектр жизненных форм и представляющий большой интерес и ценность в качестве новой зародышевой плазмы для решения задач практической селекции и проведения фундаментальных исследований (гл. 4, [135]).

6. Выявлено, что проявление морфологических (диаметр, периметр, площадь) и цитохимических признаков (количество ДНК, плотность хроматина) ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы у гибридов F₁ зависит как от характеристик родительских форм, так и действия температурных стресс-факторов на пыльцу (45 °C и +7 °C), которое почти у всех исследованных гибридов F₁ томата было промежуточным, либо значение приближалось к менее устойчивой родительской форме, что свидетельствует о рецессивном характере их наследования (гл. 5, [123, 126]).

7. Установлены закономерности наследования (h_p) устойчивости к высокой и низкой температурам гибридами F₁ томата по признакам мужского гаметофита. Анализ их наследуемости (h²) показал, что устойчивость гибридов F₁ определяется материнскими формами, при более высоком уровне и длительном воздействии на пыльцу стрессогенного фактора усиливается влияние взаимодействия родительских компонентов, при этом вклад отцовских форм несущественный. Это может служить базой для обоснованного подбора родительских пар при создании высокоустойчивых сортов и гетерозисных гибридов (гл. 5, [127, 132]).

8. Разработан метод отбора устойчивых трансгрессивных рекомбинантов из расщепляющихся популяций F_2 томата по комплексу признаков мужского гаметофита на фоне высокой температуры (45°C) на основе особенностей сочетания признаков, выраженных в показателе средней дисперсии по гибридной семье (S^2), что позволяет выделить устойчивые рекомбинанты и проводить отборы на ранних этапах селекции, учитывая при этом и другие хозяйственно-ценные признаки (гл. 5, [128, 149]).

9. Научно обоснована эффективность комбинированного использования методов гаметной и традиционной селекции с принципом поэтапного чередования отборов по спорофиту и гаметофиту на фоне высокотемпературных стрессов (43°C и 45°C) на ранних этапах в F_1 , F_2 , F_3 , которая приводит к интенсификации селекционного процесса и получению в F_4 - F_6 потомств (линий) более устойчивых, продуктивных, с коротким периодом вегетации, низкой закладкой первого соцветия, меньшей осыпаемостью цветков и высокой завязываемостью плодов в условиях высоких температур (гл. 5, [146, 148]).

10. Выявлена высокая рекомбинационная изменчивость по характеру проявления и степени фенотипической выраженности признаков, контролируемых мутантными генами *ls* (*lateral suppresser*) и *br* (*brachytic*) в расщепляющихся популяциях F_2 , кластерный анализ которых показал, что совместное их действие (*ls* и *br*) оказывает более сильное отрицательное влияние на проявление признаков репродуктивной системы, чем один ген *ls*, что свидетельствует об их комплементарном действии (гл. 6, [135]).

11. Установлено, что чем меньше образуется боковых побегов и короче междоузлия на растении томата, тем больше морфологических отклонений в строении цветков и мельче плоды, что указывает на множественный плеiotропный эффект генов *ls* и *br* в силу их недостаточной окультуренности. Отрицательные эффекты также могут быть детерминированы их сцепленностью с другими генами, усиливающими степень проявления мутантных признаков (гл. 6, [135]).

12. Созданы многомаркерные линии (>50) с оригинальным сочетанием признаков, контролируемых генами: sp^+ , $sp^{\pm}$, *sp*, *ssp*, *c*, *rin*, *nor*, *ls*, *br*, *pis*, *ex*, *sl*, *gs*, *hp-1*, *j-2*, *j*, проявляющиеся на разных стадиях онтогенеза, характеризую тип роста и архитектуру растения, длину междоузлий, побегообразующую способность (беспасынковые, малопасынковые), репродуктивную систему (тип стерильности), признаки плода (размер, форма, окраска, товарность) и в целом продуктивность. Выявлено, что качество пыльцы, пыльцевая продуктивность и процент функциональной пыльцы у этих линий зависит от яруса закладки соцветия на растении и действия высокотемпературного фактора, но степень изменчивости показателей признаков определяется генотипом (гл. 6, [135, 150]).

13. Дифференцирующая способность разработанных методических подходов относительно оценки устойчивости к абиотическим стрессовым факторам по признакам мужского гаметофита, изучение изменчивости и наследования признаков в комбинациях с разным сочетанием культурных и мутантных форм томата, анализ их потомств (F_1 - F_{10}) на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит) позволили получить более 100 линий – геноносителей ценных для

селекции признаков, новые сорта – *MaKrista*, *MilOranj*, *Stefani*, *Prichindel*, *Vivat*, *Dimetra*, *Ilica*, *Cireașca*, *Matriona*, *Petramak* (гл. 5 [151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160]), а также гетерозисные гибриды, два из которых – *Ingstar* и *Rozamak* проходят тестирование в Государственной Комиссии по Сортоиспытанию Республики Молдова (гл. 6, [161, 162]).

Практические рекомендации

1. Рекомендуется вовлекать в селекционный процесс в качестве новой зародышевой плазмы мутантные формы томата, способствующие расширению спектра генотипической изменчивости в популяциях, позволяя тем самым решать многие задачи: получать формы растений с новой архитектоникой (отличающихся по детерминантности, одностебельных, с укороченными междоузлиями и др.), разных по структуре репродуктивных органов, с разной окраской, формой, массой плодов и длительным сохранением товарных качеств.

2. Для интенсификации селекционного процесса при создании раннеспелых, и сортов более поздних сроков созревания, способных реализовать генетически заложенный потенциал продуктивности в условиях высоких температур, рекомендуется использовать комбинированные методы с поэтапным чередованием спорофитно-гаметофитных отборов с одновременной оценкой устойчивости и хозяйственно-ценных признаков.

3. При подборе родительских пар для скрещивания для создания устойчивых к высокой и низкой температурам гетерозисных гибридов томата в качестве материнского компонента рекомендуется использовать стрессоустойчивые генотипы, у гибридов с участием таких форм отмечается более высокий адаптивный потенциал.

4. При проведении скрещиваний и, в особенности, при репродукции гетерозисных гибридов и промышленном гибридном семеноводстве, рекомендуется учитывать положение цветка на соцветии и соцветия на главном стебле растения у отцовского компонента, так как возрастные изменения в сочетании с особенностями погодных условий отражаются на характере проявления признаков мужского гаметофита (пыльцы).

5. В качестве источников селекционно-ценных признаков для гетерозисной селекции рекомендуются к использованию многомаркерные линии: с разными типами стерильности, обеспечивающими возможность их размножения, разные по типу роста и продолжительностью вегетационного периода с ограниченным побегообразованием, короткими междоузлиями, отличающиеся по размеру, форме, окраске, товарности плодов и целому ряду других хозяйственно-ценных признаков, включая урожайность.

6. Рекомендуются к выращиванию:

а) в производственных условиях открытого грунта и необогреваемых пленочных теплицах сорта салатного назначения индетерминантного и детерминантного типов роста – *Stefani*, *MaKrista*, *MilOranj*, *Matriona*, *Petramak*, *Vivat*, *Dimetra*, *Ilica* (крупноплодные с розовыми, оранжевыми и красными плодами);

б) в лоджиях, на балконах и открытом грунте по уплотненной схеме сорта декоративного типа – *Prichindel* и *Cireașca* (плоды мелкие – для потребления в свежем виде, декорирования блюд и цельноплодного консервирования);

в) в теплицах интенсивного типа высокотехнологичные индетерминантного типа роста, среднеранний и среднеспелый гетерозисные гибриды томата F₁ – *Ingstar* и *Rozamak*.

БИБЛИОГРАФИЯ

1. АВДЕЕВ, А.Ю. Спонтанные мутации томата по размеру, форме, массе плода и эволюции признака. В: *Доклады РАСХН*. 2014. № 1. с. 16-19. ISSN: 0869 – 6128.
2. АЛИЕВ, Р. Т., ГАДЖИЕВА, П. И., ДЖАВАДОВА, Л. Г. и др. Изменение структурного состояния ДНК в листьях пшеницы в связи с засухой В: *3-й Съезд Всероссийского общества физиологов растений*. С.-Петербург, 24-29 июня, 1993. Вып. 1. с. 5.
3. БЕКОВ, Р.Х. *Создание исходного материала томата с использованием генетических маркеров и эффективные пути его применения в селекции*: Дисс. докт с.-х. наук. Москва. 2012. 461 с.
4. БОЙКО, Е. В., БАДАЕВ, И. С., МАКСИМОВ, Н. Т., ЗЕЛЕНИН, А. В. Изменение количества ДНК при аллополиплоидизации (Закономерности становления и организации генома злаков). Сообщение 1. В: *Генетика*. 1988. 24, № 1. с. 89-97. ISSN: 0016 – 6758.
5. БОЧАРНИКОВА, Н.И. *Генетическая коллекция мутантных форм томата и её использование в селекционно-генетических исследованиях*. Москва. 2011. 120 с. ISBN: 978-5-901695-46-3.
6. ВОЛКОВ, Р.А, КОСТЫШИН, С.С, МИРОШНИЧЕНКО, Г.П. Изменения повторяющихся последовательностей ДНК растений при межвидовой гибридизации. In: *Общая биология*. 1989. Т. 50, № 4. с. 446-457. ISSN: 0044 – 4596.
7. ГАНЕВА, Д., ДАНАИЛОВ, Ж. Успехи болгарской гетерозисной селекции томата. В: *Селекция семеноводство овощных культур*. Москва. 2015. с. 201-208. ISBN: 978-5-901695-65-4.
8. ГОЛУБИНСКИЙ, И.Н. *Биология прорастания пыльцы*. Киев: Наукова думка, 1974. 368 с.
9. ГУСЕВА, Л.И. *Методы селекции томата для интенсивных технологий*. Кишинев. 1989. 223 с. ISBN: 5-376-00180-6.
10. ДАНАИЛОВ, Ж. *Селекция и семеноводство на домати – история, методы, постижения и тенденции*. Изд-во Марин Дринов при Болгарской АН, 2012. 265 с.
11. ДОСПЕХОВ, Б.А. *Методика опытного дела*. Москва. 1985. 416 с. ISBN: 978-5-458-23540-2.
12. ДРАГАВЦЕВ, В.А Новые подходы к экспрессной оценке генетической (аддитивной) дисперсий свойств продуктивности растений. В: *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 2. с. 427-436. ISSN: 2079 – 0597.
13. ЕРМАКОВ, И.П., МОРОЗОВА, Е.М., КАРПОВА, Л.В. О содержании ДНК в ядрах мужского гаметофита некоторых цветковых растений. В: *Доклады АН СССР*. 1990. 251. № 4. с. 1023-1024. ISSN: 0869 – 5652.
14. ЖУЧЕНКО, А.А. *Генетика томатов*. Кишинев. 1973. 664 с.
15. ЖУЧЕНКО, А. А. *Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации*. Москва. 2012. 581 с. ISBN: 978-5-85941-452-9.
16. ИГНАТОВА, С.И., БАБАК, О.Г., БАГИРОВА, С.Ф. Создание высококопиновых гибридов томата для теплиц с использованием традиционных методов селекции и молекулярных маркеров. В: *Овощи России*. 2020. № 5. с. 22-28. ISSN: 2072 – 9146.
17. КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., АНТРОПЕНКО, Н.Ю., ПУГАЧЕВА, И.Г. Изучение наследования урожайности и холодостойкости томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) В: *ИНАН Беларуси (Серия Аграрных наук)*. 2007. № 4. с. 68-72. ISSN: 1817 – 7204.

18. КРАВЧЕНКО, А.Н. Методика приготовления цитологических препаратов для их анализа на «Морфокванте» В: *Рекомбиногенез: его значение в эволюции и селекции*. Мат. Всес. конф., 22-24 октября 1985. Кишинев: Штиинца. 1986. с. 264-265.
19. КРАВЧЕНКО, А.Н., ЛЯХ, В.А., ТОДЕРАШ, Л.Г., и др. *Методы гаметной и зиготной селекции томатов*. Кишинев. 1988. 140 с. ISBN: 5-376-00414-7.
20. КРАВЧЕНКО, В.А. Гетерозис в селекции томата. В: *Сборник науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции*. Ленинград: ВИР. 1991. Т. 145. с. 37-40. ISSN: 0202 – 3628.
21. КУЗЕМИНСКИЙ, А.В. *Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата*. Харьков. 2004, 391 с. ISBN: 966-8431-00-6.
22. ЛЫСКО, И.А. *Особенности функционирования репродуктивной системы видов рода *Lycopersicon Tourn.** Дисс. канд. биол. наук. Москва. 2013. 156 с.
23. ЛЯХ, В.А., СОРОКА, А.И. Пыльцевой отбор как способ интенсификации селекции масличных культур. В: *Науково-технічний бюллетень Інституту олійних культур НААНУ*. 2014. № 20. р. 72-80. ISSN: 2078 – 7316.
24. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Изучение наследования устойчивости к температурному стрессу у гибридов F₁ по признакам мужского гаметофита. В: *Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни*. 2008. № 3 (306). с. 57 - 66. ISSN: 1857 – 064X.
25. **МАКОВЕЙ, М.Д.**, КРАВЧЕНКО, А.Н. Анализ гибридов F₂ томата по признакам мужского гаметофита и отбор лучших рекомбинантов. В: *Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур*. Межд. н-практ. конф. Москва. 2008. Т. 2. с. 171-175.
26. **МАКОВЕЙ, М.Д.**, ИГНАТОВА, С.И. Характер проявления адаптивности по признакам мужского гаметофита томата к температурному стрессу при выращивании растений в разные годы. В: *Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур*. II Межд. научн. - практ. конф. Москва. 2010. Т.1. с. 391 - 400. ISBN: 978-5-901695-42-5.
27. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Селекционная ценность гибридных популяций томата, полученных из трансгрессивных рекомбинантов устойчивых к температурному стрессу. В: *Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни*. 2010. № 1 (310). с. 53 - 61. ISSN: 1857 – 064X.
28. **МАКОВЕЙ, М. Д.** Доля влияния родительских компонентов скрещивания на наследуемость устойчивости к температурным стрессам у томатов. В: *Известия Академии наук Молдовы, Науки о жизни*. 2011. № 1 (313). с. 88-94. ISSN: 1857 – 064X.
29. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Селекция томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с использованием гаметных технологий. Кишинев. 2018. 473 с. ISBN: 978-9975-56-565-3.
30. **МАКОВЕЙ, М.Д.** *Потенциал мутантных форм томата для селекционно-генетических исследований*. Tipografia “Print-Caro” 2022. 208 p. ISBN 978-9975-165-22-8.
31. УЗУН, И. В. Изучение функциональной мужской стерильности у томата и методы ее определения В: *Селекция на адаптивность и создание нового генофонда в современном овощеводстве (VI Квасниковские чтения)*. Межд. научно-практ. конф. ВНИИО. Москва. 2013. с. 321-324. ISBN: 978-5-902946-19-9.
32. ЧЕСНОКОВ, Ю.В., КОСОЛАПОВ, В.М., САВЧЕНКО, И.В. Морфологические генетические маркеры у растений. В: *Генетика*. 2020. Т. 56. № 12. с. 1366-1377. ISSN: 0016 – 6758.
33. ШТУББЕ, Г. О связях между естественным и искусственно полученным многообразием мутантных форм и о некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений. В: *Генетика*. 1966. № 11. с. 9-30. ISSN: 0016 – 6758.
34. ШУЛАЕВ, В.К. *Структура хроматина клеток мужского гаметофита в связи с их функциональной активностью*. Автореф. дисс. к. б. н. Кишинев. 1985. 19 с.
35. ANOKHINA, V. The use of gametophytic selection for differentiation of lupin tolerance to stress. /V. Anokhina, V. Duksina, I Sauk. In: *Proceeding of the 13th International Confer. Lupin*. Poznan, Polan. 6-10 June 2011. pp. 285-287. ISBN: 978-605-9831-95-6.
36. AtlasBig. com (2018-2020). <https://www.atlasbig.com/en-ie/countries-by-tomato-production>

37. BIRADAR, D.P., RAYBURN, A. L. Heterosis and nuclear DNA content in maize In: *Heredity*. 1993. Vol. 71, No 3. pp. 300-304. ISSN: 0018 – 067X.
38. CATALOGUL SOIURILOR de PLANTE a REPUBLICII MOLDOVA *pentru anii* – 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2022. Chişinău.
39. CONG, B., TANKSLEY, S.D. FW2.2 and cell cycle control in developing tomato fruit: a possible example of gene co-option in the evolution of a novel organ. In: *Plant Molecular Biology*. 2006. 62. pp. 867-880. ISSN: 0167 – 4412.
40. DE STORME, N, GEELEN, D. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. In: *Plant Cell Environ*. 2014. No 37(1). pp. 1-18. ISSN: 1532 – 298X (web).
41. DOMINGUES, E. Breeding tomato for pollen tolerance to low temperatures by gametophytic selection /Domingues, J. Cuartero, R. Fernandez-Munoz In: *Euphytica*. 2005. Vol. 142. Iss. 3. pp. 253- 263. ISSN: 1573 – 5060.
42. KANG, M.S. Breeding: Genotype-by-environment interaction. In: R.M. Goodman (ed.). *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. New York: Marcel-Dekker; 2004. pp. 218-221. ISBN: 0491334386.
43. KIMURA, S. Tomato (*Solanum lycopersicum*): A Model Fruit-bearing Crop. In: *Emerging Model Organisms: Laboratory Manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2008. Vol. 1. pp. 119-138. ISBN: 978-0879698720.
44. KHOTYLEVA, L.V., KILCHEVSKY, A.V., SHAPTURENKO, M.N. Theoretical aspects of heterosis. In: *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016. №. 20(4). pp. 482-492. ISSN: 2500 - 0462.
45. LUSSER, M., PARISI, C., PLAN, D., RODRIGUEZ-CEREZO, E. Deployment of new biotechnologies in plant breeding. In: *Nature biotechnology*. 2012. No 30. pp. 231-239. ISSN: 1087 – 0156.
46. LYAKH, V.A. Influence of pollen heating on the quality of resulting sporophyte generation in sunflower /V.A. Lyakh, N. V. Gasenko, A.I. Soroka. In: *Helia*. 1998. Vol. 21. Iss. 29. pp. 103-108. ISSN: 2197 – 0483.
47. IGNATOVA, S., **MAKOVEI, M.** Development and use of abiotic stress tolerance coefficient in tomato breeding. In: *XVIIIth EUKARPIA Meeting on Genetics and Breeding on Tomato. Vegetable Section. Tomato Working - Abstracts*. Avignon 2014. pp. 22-25.
48. MAISONNEUVE, B., HOGENBOOM, N.G., DEN NIJS A.P.M. Pollen selection in breeding tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) for adaption to low temperature. In: *Euphytica*. 1986. Vol.35. No. 3. pp. 983-992. ISSN: 1573 – 5060.
49. **MAKOVEI M.** Impact of the term of storage of tomato pollen at low temperature on its quality. In: *XIth International Congress of Geneticists and Breeders from the Republic of Moldova. Abstract Book*. Chisinau, 2021, p. 98. ISBN: 978-9975-933-56-8.
50. MASCARENHAS, G.P., MITCHEL ALTSHULER. The response of pollen to high-temperatures and its potential applications. In: *Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding*. (Ed. Mulcahy D.L., Ottaviano Ercole). New-York. 1982. P. 3-8. ISBN-10: ISBN: 978-0444007384.
51. MULCAHY, D.L., MULCAHY, G.B., ROBINSON, R.W. Evidence for postmeiotic genetic activity in pollen og Cucurbita Species. In: *J. of Heredity*. 1979. V.70. No. 6. pp. 365-368. ISSN: 0022–1503.
52. MORISHIMA, H. Inheritance of low temperature resistance at the young seedling stage in rice. In: *Annual Report of the National Instute of Genetics*. Jap. 1991, No. 42. pp. 103-104. ISSN: 0077–4995.
53. OTTAVIANO, E., SARI-GORLA, M. Gametophytic and sporophytic selection. In: *Plant Breeding Principles and Prospects*. Chapman and Hall, 1993. pp. 333-352. ISBN: 978-0412433900.

54. PFAHLER, P.L. Comparative effectiveness of pollen genotype selection in Higher plants. In: *Polen: Biology and Implications for Plant Breeding*. N.Y. 1982. pp. 361-366. ISBN: 978-0444007384.
55. RAIGON, D. Eggplant relatives as sources of variation for developing new rootstocks: Effects of grafting on eggplant yield and fruit apparent quality and composition. In: *Scietia Horticulturae*. 2011. Vol. 128, Issue 1. pp. 112-119. ISSN: 0304 – 4238.
56. RAUBURN, A. L., BIRADAR, D. P., BULLOCK, D. G.T., McMURPHY, I. M. Nuclear DNA content in F₁, hybrids of Maize In: *Heredity*. 1993. V.71, No 3. pp. 294-300. ISSN: 0018 – 067X.
57. SALEM, MA, KAKANI, VG, KOTI, S, REDDY, KR. Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperatures. In: *Crop Science*. 2007. No 47. pp. 219-231. ISSN: 1435 – 0653.
58. SALTANOVICI, T.; ANTOCI, L. Evidențierea genotipurilor de tomate rezistente la stresul hidric prin analiza grăuncioarelor de polen. *Mat. conf. șt. intern. (ediția a VI-a) «Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor»*. Chișinău. 2017. pp. 68-71. ISBN: 978-9975-56463-2.
59. TANKSLEY, S.D., MUTSCHLER, M.A. Linkage map of the tomato (*Lycopersicon esculentum* L). In: *Genetic maps*. 1989. pp. 6.3 - 6.15. ISSN: 0738 – 5269.
60. TANKSLEY, S.D. The genetic, developmental and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. In: *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16. pp. 181-189. ISSN: 1040 – 4651.
61. WANN, E.V., JORDAN, E.L., PRESSEY, R., LYON, B.G. Efect of mutant genotype *hp*, *og^c* and *dg*, *og^c* on tomato fruit quality. In: *J. Amer. Hort. Sci.* 1985. V. 110. pp. 212-215. ISSN: 0003 – 1062.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ НА ТЕМУ ДИССЕРТАЦИИ

1. Книги по специальности

1.1. Книги по специальности моноавтор

МАКОВЕЙ, М.Д. *Селекция томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с использованием гаметных технологий*. Кишинев: Print-Caro, 2018. 473 с. ISBN 978-9975-56-565-3

МАКОВЕЙ, М.Д. *Морфобиологические основы выращивания томата*. Кишинев: Print-Caro, 2021. 156 с. ISBN 978-9975-56-841-8

МАКОВЕЙ, М.Д. *Потенциал мутантных форм томата для селекционно-генетических исследований*. Кишинев: Print-Caro, 2022. 208 с. ISBN 978-9975-165-22-8

2. Статьи в научных журналах

2.1. в международных журналах, котируемых в SCOPUS

МАКОВЕЙ, М.Д., КРАВЧЕНКО, А.Н., ИГНАТОВА, С.И. Изменчивость содержания ДНК и дисперсии хроматина в ядрах генеративных клеток пыльцы при воздействии температурного фактора. В: *Сельскохозяйственная биология*. Москва. 2001. № 3. с. 67-72. ISSN 0131 – 6397.

MAKOVEI Milania, LUPASCU Galina. Formation recombination of variability in tomato F₂ population with the participation mutant marker genes. In: *Bulgarian Journal of Agricultural Science* (expediat pe 31 mai 2023)

MAKOVEI Milania, LUPASCU Galina. Variability of morphological traits of tomato vegetative and generative pollen cell nuclei in lines and F₁ hybrids under stress temperatures. In: *Acta Agriculturae Slovenica* (expediat pe 25 iulie 2023, nr. registrar 15085)

2.2. в зарубежных журналах

МАКОВЕЙ, М.Д., Игнатова, С.И. Микрогаметофитный отбор при селекции томата на устойчивость к стрессам. В: *Картофель и овощи*. Москва. 2010. № 1. с. 27-28. ISSN: 0022 – 9148.

SÎROMEATNICOV, I., COTENCO, E., CIOBANU, R., JACOTĂ, A., ȘVEȚ, Ș., **МАКОВЕЙ, М.** The efficiency of natural bioregulators in the selection of valuable tomato genotypes. In: *Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii și comunicări. Științele Naturii*. 2010. T. 26. N.1. pp. 19-24. ISSN: 1454 + 6914.

МАКОВЕЙ, М. Д. Внутрипопуляционная вариабельность в потомствах F₃ и F₄ томата полученных от рекомбинантов F₂ устойчивых к высокой температуре по признакам мужского гаметофита. В: *Овоцы России*. Москва. 2019. № 4. с. 37-43. ISSN: 2072 – 9146.

МАКОВЕЙ, М. Д. Метод отбора и его влияние на интенсификацию селекционного процесса. В: *Овоцы России*. Москва. 2020. № 5. с. 21-25. SSN: 2072 – 9146.

МАКОВЕЙ М.Д. Характер воздействия мутантных генов на проявление селекционно-ценных признаков у томата. В: *Агрофизика*. Санкт-Петербург, 2022. № 2. с. 13-20. ISSN: 2222 – 0666. DOI: 10.25695/AGRPH.2022.02.03.

2.3. в профильных журналах из Национального Регистра с указанием категории

МАКОВЕЙ, М.Д. Влияние опыления предварительно прогретой пылью на устойчивость гибридов F₁ томатов. В: *Известия Академии Наук Молдовы. Биологические, химические и сельскохозяйственные науки*. 2003. № 2. с. 94-97. ISSN: 1857–064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М. Д. Изучение наследования устойчивости к температурному стрессу у гибридов F₁ по признакам мужского гаметофита. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2008, nr. 3(306), pp. 57-66. ISSN: 1857–064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М., ГРАТИ, М., МИХНЯ, Н., ГРАТИ, В. Скрининг культурного генофонда томатов на устойчивость к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы. In: *Știința Agricolă*, 2009, nr. 2, pp. 18-22. ISSN: 1857–0003 (Cat. B).

MIHNEA, N., GRATI, M., **МАКОВЕЙ, М.,** JACOTĂ, A. Potențialul genetic de rezistență la arșiță al soiurilor și liniilor valoroase de tomate. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 2009, nr. 2(308), pp. 64-69. ISSN: 1857–064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М. Д. Селекционная ценность гибридных популяций томатов, полученных из трансгрессивных рекомбинантов, устойчивых по признакам пыльцы. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2010. N.1 (310). pp. 53-61. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Доля влияния родительских компонентов скрещивания на наследуемость устойчивости к температурным стрессам у томатов. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2011, N.1 (313), pp. 88-94. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Генетическая разнородность мутантных форм томата по устойчивости мужского гаметофита к жаре, засухе и холоду. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2012, N. 2 (317), pp. 76-84. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д., ГАНЯ, А. И. Мутантные формы томатов, как источники хозяйственно ценных признаков для селекции. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2012, N. 2 (317), pp. 91-100. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Современные тенденции в селекции томата. În: *Agricultura Moldovei*. 2014. N. 3-4, p. 34-37. ISSN 0582 5229 (Cat. C).

МАКОВЕЙ, М.Д., ГАНЯ, А.И. Генетический потенциал коллекции мутантов томата и его значение для решения задач практической селекции. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2015. N. 1(325), pp. 110-119. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Генотипическая вариабельность по основным селекционно-ценным признакам в потомстве сортолинейного гибрида томата. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2016. N. 2 (329), pp. 61-69. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д., БОТНАРЬ, В.Ф. Новые сорта томата с комплексом хозяйственно-ценных признаков для выращивания в условиях Молдовы. In: *Știința Agricolă*. 2016. N. 1. pp. 60-65. ISSN: 1857 – 0003 (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Прогнозирование эффективности подбора исходных родительских форм при создании гетерозисных гибридов F₁ томата путем определения степени доминиро-

вания селекционно-ценных признаков. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2017. N.1 (331), pp. 73-82. ISSN: 1857–064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д., БОТНАРЬ, В.Ф. Создание исходного материала томата с функциональной стерильностью для использования в гетерозисной селекции. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2017. N. 2 (332), pp. 76-85. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Изменчивость признаков мужского гаметофита у перспективных линий томата в зависимости от уровня закладки соцветия на вегетирующем растении. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele Vieții*. 2017. N. 3 (333), pp. 96-106. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Сравнительный анализ эффективности использования сочетания традиционных и нетрадиционных методов отбора в селекции томата. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2018. N.3 (336), pp. 115-124. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

МАКОВЕЙ, М.Д. Изменчивость некоторых признаков пыльцы у мутантных форм томата под действием абиотических стрессов. In: *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2019. N. 1 (337), pp. 81-91. ISSN: 1857 – 064X (Cat. B).

3. Статьи в сборниках материалов международных и национальных научных конференций

МАКОВЕЙ, Милания. Создание стерильных форм томата для гетерозисной селекции. In: *International Congress of Geneticists and Breeders from the Republic of Moldova*, Ediția 10, 28 June - 1 Iuliy 2015, Chisinau, Republic of Moldova: 2015, pp. 153-154. ISBN 978-9975-4126-1-2.

МАКОВЕЙ, Милания. Фенотипическая изменчивость субкомпонентов урожайности у мутантных форм томата. In: *Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor: conferință științifică internațională*, Ediția 6, 23-24 octombrie 2017, Chișinău. Chișinău: Tipogr. "PrintCaro", 2017, pp. 132-136. ISBN 978-9975-56-463-2.

МАКОВЕЙ, Милания. Генотипические особенности линий томата носителей мутантных маркерных генов. In: *Horticultură, Viticultură și vinificație, Silvicultură și grădini publice, Protecția plantelor: Simpozionului Științific Internațional „Horticultura modernă – realizări și perspective”*, 1-2 octombrie 2018, Chișinău, Republica Moldova: Universitatea Agrară de Stat din Moldova, 2018, Vol. 47, pp. 137-142. ISBN 978-9975-64-296-5.

МАКОВЕЙ, Милания. Метод отбора и его влияние на получение жаростойких потомств томата на разных стадиях онтогенеза. In: *Horticultură, Viticultură și vinificație, Silvicultură și grădini publice, Protecția plantelor: Simpozionului Științific Internațional „Horticultura modernă – realizări și perspective”*, 1-2 octombrie 2018, Chișinău, Republica Moldova: Universitatea Agrară de Stat din Moldova, 2018, Vol. 47, pp. 142-148. ISBN 978-9975-64-296-5.

MAKOVEY, Milania. Peculiar features of the inheritance of the trait vegetation duration by F₁ hybrids derived from crossing of RIN and NOR mutant gene forms. In: *Biotehnologii avansate – realizări și perspective: Simpozionul științific național cu participare internațională*, Ediția 5, 21-22 octombrie 2019, Chișinău, Republica Moldova: Centrul Editorial-Poligrafic al USM, 2019, p. 163. ISBN 978-9975-56-695-7.

МАКОВЕЙ, Милания. Приоритетные направления в селекции томата и генотипические особенности сортов, предназначенных для выращивания в условиях Молдовы. In: *Știință, educație, cultură*, 15 februarie 2020, Comrat, Republica Moldova: Universitatea de Stat din Comrat, 2020, Vol.1, pp. 388-395. ISBN 978-9975-83-091-1.

МАКОВЕЙ, Милания. Селекция на гетерозис и частота повторяемости типов наследования основных хозяйственно-ценных признаков томата гибридами F₁. In: *Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective*, Ediția 4, 26-27 iunie 2019, Balti, Republic of Moldova: Tipogr. „Indigou Color”, 2020, pp.73-78. ISBN 978-9975-3382-6-4. 16.

MAKOVEY, Milania. Impact of the term of storage of tomato pollen at low temperature on its quality. In: *International Congress of Geneticists and Breeders from the Republic of Moldova*,

Ediția 11, 15-16 iunie 2021, Chișinău, Republica Moldova: Centrul Editorial-Poligrafic al Universității de Stat din Moldova, 2021, p. 98. ISBN 978-9975-933-56-8.

МАКОВЕЙ, Милания. Использование мутантных генов томата при селекции на гетерозис. In: *Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor*, Ediția 7, 4-5 octombrie 2021, Chișinău: Tipogr. "PrintCaro", 2021, pp. 229-232. ISBN 978-9975-56-912-5.

МАКОВЕЙ, Милания, ГАНЯ, Анатолий. Разнородность мутантной коллекции томата по типу роста и габитусу растений. In: *Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor*, Ediția 7, 4-5 octombrie 2021, Chișinău: Tipogr. "PrintCaro", 2021, Ediția 7, pp. 233-236. ISBN 978-9975-56-912-5.

МАКОВЕЙ, Милания. Влияние уровня закладки соцветия на показатели пыльца томата и её устойчивость к высокой температуре. In: *Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective*, Ediția 6, 20-21 mai 2022, Bălți. Balti, Republic of Moldova: Tip. Indigou Color, 2022, pp. 84-87

MAKOVEY, Milania. The splitting of traits controlled by *Ls* and *Br* genes in F₂ populations of tomato. In: *Biotehnologii avansate – realizări și perspective*, Ediția 6, 3-4 octombrie 2022, Chișinău. Chișinău, Republica Moldova: Centrul Editorial-Poligrafic al USM, 2022, pp. 306-308. ISBN 978-9975-159-81-4.

MAKOVEY, Milania. Phenotypical variability of fetal traits in mutant tomato forms. In: *Life sciences in the dialogue of generations: connections between universities, academia and business community*, Ediția 2, 29-30 septembrie 2022, Chișinău. Chișinău, Republica Moldova: Moldova State University, 2022, R, p. 47. ISBN 978-9975-159-80-7.

MAKOVEY, Milania. Using mutant *ls* and *br* genes of tomato to create a new source material. In: *Life sciences in the dialogue of generations: connections between universities, academia and business community*, Ed. 2, 29-30 septembrie 2022, Chișinău. Chișinău, Republica Moldova: Moldova State University, 2022, p. 48. ISBN 978-9975-159-80-7.

МАКОВЕЙ, Милания. Мутантные формы томата и их значение для селекционно-генетических исследований. In: *Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective*, Ediția 7, 19-20 mai 2023, Bălți. Balti, Republic of Moldova: Bons Offices, 2023, pp. 88-93. ISBN 978-9975-81-128-6.

MAKOVEI, Milania. The genotypic reaction of pollen of mutant tomato forms, to the action of stressful abiotic factors. *Second International Scientific Conference "Plants Stress and Adaptation"* dedicated to the 125th anniversary of the birth of Prof. F.P. Matskov Kharkov, June 7-8, 2023. P. 138-139.

MAKOVEI, Milania. Mutant genes controlling traits of the reproductive system of tomato. *The National Conference with international participation "Natural sciences in the dialog of generation"*. The conference will be held in Chisinau, on 14-15 September 2023 ABSTRACT BOOK. P. 50. ISBN 978-9975-3430-9-1

Патенты на сорта растений томата

MIHNEA, N., GRATI, V., LUPAȘCU, G., BOTNARI, V., **MAKOVEI, M.** Brevet pentru soi de plantă. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul MARY GRATEFYLLY. MD 149 din 2014.01.31. In: *BOPI* nr. 5, 2014, p. 42. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., GUSEVA, L., BELEAEV, P., BOTNARI, V., LUPAȘCU, G. Brevet pentru soi de plantă. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul MAKRISTA. MD 157 din 2014.06.30. In: *BOPI* nr. 6, 2014, p. 46. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., GUSEVA, L., BELEAEV, P., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de plantă. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul MILORANJ. MD 158 din 2014.06.30. In: *BOPI*, nr. 6, 2014, p. 46. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., GUSEVA, L., BELEAEV, P., BOTNARI, V., ȘTEFÎRȚĂ, A. Brevet pentru soi de plantă. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul STEFANI. MD 159 din 2014.06.30. In: *BOPI*, nr. 4, 2014, p. 46. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., GUSEVA, L., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de plantă. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul *PRICHINDEL*. MD 242 din 2017.08.31. In: *BOPI*, nr. 4, 2017. p. 48. ISSN:1810 – 7095.

MAKOVEI, M., GUSEVA, L., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de planta. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul *VIVAT*. MD 243 din 2017.08.31. In: *BOPI*, nr. 4, 2017, p. 49. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M. Brevet pentru soi de planta. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul *CIREAȘCĂ*. MD 307 din 2019.12.31. In: *BOPI*, nr. 8, 2019, p. 63. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., BOTNARI, V., CANEA, A. Brevet pentru soi de planta. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) *MATRIONA*. MD 309 din 2019.12.31. In: *BOPI*, nr. 8, 2019, p. 63. ISSN:1810 – 7095.

MAKOVEI, M., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de planta. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul *DIMETRA*. MD 372 din 2021.05.18. In: *BOPI*, nr. 7, 2021, p. 66. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de planta. TOMATE (*S. lycopersicum* L.) Soiul *ILICA*. MD 375 din 2021.05.18. In: *BOPI*, nr. 7, 2021, p. 66. ISSN: 1810 – 7095.

MAKOVEI, M. *Cereri de brevet depuse la AGEPI* TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *PETRAMAK – V 2020 0013 din 24. 07. 2020*

MAKOVEI, M., LUPAȘCU, G., GANEA, A. *Cereri de brevet depuse la AGEPI TOMATE* (*Solanum lycopersicum* L.) Гибрид F₁ **ROZAMAK** Nr. Cererii: **575 din 2022. 04. 13.**

MAKOVEI, M., LUPAȘCU, G., GANEA, A. *Cereri de brevet depuse la AGEPI* TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) Гибрид F₁ **INGSTAR** Nr. Cererii: **576 din 2022. 04. 13.**

АННОТАЦИЯ

МАКОВЕЙ Миланья Дмитриевна, «Генетический потенциал культурного и мутантного генофондов томата (*Solanum lycopersicum* L.), методы исследования и использования в селекции».
Диссертация на соискание ученой степени доктора хабилитат биологических наук,
Кишинев, 2023

Структура диссертации: введение, 6 глав, общие выводы и рекомендации, список литературы из 437 наименований, 10 приложений, 256 страниц основного текста, 49 таблиц, 44 рисунка. Полученные результаты опубликованы в 172 научных работах.

Область исследования: Селекция растений и семеноводство.

Ключевые слова: томат, генофонд, селекция, устойчивость, мужской гаметофит, абиотические стресс-факторы, изменчивость, наследование, мутантные гены, гетерозис, линии, сорта.

Цель исследования: выявление генетического потенциала культурных и мутантных форм томата на гаметофитном и спорофитном уровне путем анализа изменчивости и наследуемости устойчивости к стрессовым абиотическим факторам и других хозяйственно-ценных признаков для создания нового исходного материала, высокопродуктивных сортов и гибридов.

Задачи: создать и оптимизировать искусственные стрессовые фона (высокие, низкие температуры, засуха) для *скрининга* мутантных и других генотипов томата по признакам мужского гаметофита в условиях *in vitro*; изучить генетический потенциал культурного и мутантного генофондов томата как источника новой зародышевой плазмы на устойчивость к абиотическим стрессам с одновременной оценкой проявления биологических, хозяйственно-ценных и мутантных маркерных признаков; получить новые гибридные популяции; изучить изменчивость и наследование гибридами F₁ биологических, цитохимических и других признаков пыльцы, детерминирующих устойчивость к стресс-факторам для последующей оптимизации способов эффективного подбора родительских пар и получения устойчивых генотипов; определить долю влияния родительских форм и их взаимодействия на наследуемость признаков жаро- и холодостойкость пыльцы гибридами F₁; разработать метод отбора устойчивых трансгрессивных рекомбинантов из популяций F₂ по признакам мужского гаметофита; разработать методы комбинированных отборов в сочетании традиционной селекции с гаметными технологиями; создать исходный материал с мутантными маркерными признаками для гетерозисной селекции; создать высокопродуктивные и устойчивые к стрессовым абиотическим факторам сорта и гибриды томата с разным сочетанием хозяйственно-ценных признаков, включая мутантные маркерные.

Научная новизна и оригинальность работы: впервые изучена коллекция одно- и многомаркерных мутантных форм томата на устойчивость к абиотическим стрессам (высокая, низкая температуры, засуха) по признакам мужского гаметофита. Показано, что устойчивость к этим стресс-факторам детерминирована разными генетическими системами. Выявлены особенности изменчивости и закономерности наследования цитохимических, биологических и хозяйственно-ценных признаков томата гибридами F₁ в зависимости от генотипа и условий среды; Разработана методология интенсификации селекции при комплексном использовании гаметных и классических подходов.

Основные результаты для науки и практики: 1) получен исходный материал нового поколения с разным сочетанием устойчивости к трем абиотическим стрессорам (высокие, низкие температуры, засуха), включая комплекс хозяйственно-ценных и маркерных признаков; 2) научно обоснована значимость сочетания методов пыльцевой и классической селекции; 3) созданы новые сорта (11), гетерозисные гибриды (2) и генетически разнокачественные селекционные линии томата (>50).

Теоретическая значимость работы. Установлены: 1) лимиты изменчивости и закономерности наследования биологических, цитохимических и некоторых мутантных маркерных признаков под действием высоких и низких температур, позволяющие определить уровень адаптивности генотипов и оптимизировать подбор пар для скрещивания; 2) доля влияния родительских форм на устойчивость гибридов F₁ к высокой и низкой температурам; 3) особенности трансгрессивной изменчивости в популяциях F₂ и возможность раннего прогнозирования эффективности отборов устойчивых рекомбинантов и селекционная ценность их потомств в поколениях F₃-F₄.

Прикладная значимость. Получены гибридные популяции (более 140) с широким спектром изменчивости селекционно-ценных признаков. Созданы линии, сорта и гетерозисные гибриды F₁ томата, отличающиеся по типу роста и архитектонике куста, формой, цветом и массой плода, с разным сочетанием маркерных признаков – *dw*, *ssp*, *sp*, *sp*[±], *sp*⁺, *rin*, *nor*, *ex*, *ps*, *hp*, *ls*, *br*, *j-2* и другие.

Внедрение научных результатов. Созданный исходный материал, сорта и гибриды F₁ томата включены в селекционные программы некоторых лабораторий Института генетики, физиологии и защиты растений Государственного Университета Молдовы и Российской Федерации для получения новых форм томата; используются в активных коллекциях Лаборатории генетических ресурсов растений (ИГФиЗР, ГУМ), а также внедрены в различные производственные и фермерские хозяйства.

ADNOTARE

MAKOVEI Milania, "Potențialul genetic al genofondurilor tomatelor de cultură și mutante (*Solanum lycopersicum* L.), metode de cercetare și utilizare în ameliorare".

Teză de doctor habilitat în științe biologice, Chișinău, 2023

Structura tezei: introducere, 6 capitole, concluzii generale și recomandări, bibliografia cuprinde 437 titluri, teza este completată cu 10 anexe, are 256 pagini de text, 49 de tabele, 44 figuri. Rezultatele obținute sunt publicate în 172 lucrări științifice.

Domeniul de cercetare: Ameliorarea plantelor și producerea semințelor.

Cuvinte cheie: tomate, genofond, ameliorare, rezistență, micro-gametofit factori abiotici de stres, variabilitate, eritabilitate, gene mutante, heterozis, linii, soiuri.

Scopul cercetărilor: evidențierea potențialului genetic al cultivarelor de tomate și a mutațiilor la nivel gametofitic și sporofitic, prin analiza variabilității și eritabilității rezistenței la factori abiotici nefavorabili și altor caracteristici agronomice valoroase în vederea creării materialului inițial nou, a soiurilor și a hibrizilor performanți.

Obiectivele studiului: crearea și optimizarea fondurilor artificiale de stres (temperaturi ridicate, scăzute, secetă) pentru *screening*-ul rezistenței formelor mutante și altor genotipuri de tomate pe baza caracterelor gametofitului mascul în condiții de *in vitro*; cercetarea potențialului genetic al genofondului tomatelor de cultură și a celor mutante în calitate de sursă nouă de germoplasmă pentru rezistență la factori abiotici de stres, cu estimarea concomitentă a manifestării caracterelor biologice, agronomice valoroase și marker mutații; efectuarea încrucișărilor între mai mulți părinți, inclusiv cu utilizarea genelor mutante, pentru crearea populațiilor hibride; studiul variabilității și eritabilității caracterelor biologice, citochimice și altor caractere ale polenului la hibrizii F₁ care determină rezistența la factorii de stres abiotic pentru optimizarea ulterioară a procedurilor de selecție a genitorilor și obținerea genotipurilor rezistente; determinarea ratei de influență a formelor parentale și interacțiunii acestora asupra eritabilității caracterelor de rezistență a polenului la temperatură ridicată și scăzută în generația F₁; elaborarea metodei de selecție a recombinanților transgresivi rezistenți din populațiile F₂ pe baza caracterelor gametofitului mascul; elaborarea metodelor de selecție combinată prin asocierea metodelor tradiționale cu tehnologiile gametice; crearea materialului inițial la tomate cu caractere mutante marcate, pentru utilizare în selecția heterotică; crearea soiurilor și hibrizilor de tomate cu producție ridicată și rezistență la factorii de stres abiotic ce îmbină caractere agronomice valoroase, inclusiv marker mutant.

Noutatea și originalitatea științifică: pentru prima dată a fost studiată o colecție de forme mutante cu un singur marker și multimarker la tomate în vederea decelării rezistenței la factori de stres abiotic (temperaturi ridicate, scăzute, secetă) pe baza caracterelor gametofitului mascul. S-a demonstrat că rezistența la arșiță, frig și secetă este determinată de diferite sisteme genetice. Au fost: i) elucidate particularitățile variabilității și legitățile eritabilității caracterelor citochimice, biologice și agronomice valoroase, în dependență de genotip și condițiile de mediu; ii) elaborată metodologia de eficientizare a procesului de ameliorare la tomate prin asocierea procedurilor de selecție gametică și clasică.

Rezultatele principale noi pentru știință și practică. A fost: i) obținut material inițial de nouă generație cu asociere diferită a rezistenței la trei factori de stres abiotic (temperaturi ridicate și scăzute, și secetă), inclusiv a complexelor de caractere agronomice valoroase și însușiri marker ale mutațiilor; ii) este argumentată științific importanța utilizării asociate a metodelor de selecție gametică și clasică; iii) sunt create soiuri (11), hibrizi heterotici (2) și linii ameliorate de tomate, diverse din punct de vedere genetic (>50).

Semnificația teoretică. Au fost: i) stabilite limitele variabilității și legitățile eritabilității caracterelor biologice, citochimice și ale unor însușiri marker ale mutațiilor sub influența temperaturilor ridicate și scăzute, ceea ce a făcut posibilă stabilirea nivelului de adaptabilitate a genotipurilor de tomate și s-a optimizat selecția formelor parentale pentru încrucișare; ii) a fost demonstrată rata de influență a formelor parentale asupra rezistenței hibrizilor F₁ la arșiță și la frig; iii) au fost elucidate particularitățile variabilității transgresive în populațiile F₂, fiind demonstrată posibilitatea de prevedere timpurie a eficienței de selecție a recombinanților rezistenți și valoarea ameliorativă a descendenților în generațiile F₃-F₄.

Valoarea aplicativă. Au fost obținute populații hibride de tomate (mai mult de 140) cu un spectru larg al variabilității caracterelor agronomice valoroase. Au fost create soiuri și hibrizi heterotici F₁ de tomate pentru teren deschis și protejat, ce se evidențiază prin tipul de creștere, arhitectura plantei, forma, culoarea, greutatea fructului și asociere diversă a caracterelor marker ale mutațiilor – *dw*, *ssp*, *sp*, *sp*⁺, *sp*⁺, *rin*, *nor*, *ex*, *ps*, *hp*, *ls*, *br*, *j-2* etc.

Implementarea rezultatelor științifice. Materialul inițial, soiurile și hibrizii F₁ de tomate nou create, au fost incluse în programele de ameliorare ale unor laboratoare ale Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor din cadrul Universității de Stat a Republicii Moldova și în Federația Rusă, pentru obținerea unor noi forme de tomate; se mai folosesc în colecțiile de lucru ale Laboratorului Resurse Genetice Vegetale (IGFPP, USM) și sunt cultivate în diverse gospodării individuale și de fermieri.

ANNOTATION

**MAKOVEI Milania, " Genetic potential of the cultivated and mutant gene pool of tomato (*Solanum lycopersicum* L.), methods of research and use in breeding
Doctor habilitatus thesis in biological sciences, Chisinau, 2023**

Structure of the thesis: introduction, 6 chapters, general conclusions and recommendations; the bibliography includes 437 titles, the thesis is completed with 10 annexes, has 256 text pages, 49 tables, 44 figures. The results are published in 172 scientific works.

Research area: Plant breeding and seed production.

Key words: tomato, gene pool, breeding, resistance, micro-gametophyte, abiotic stress factors, variability, heritability, mutant genes, heterosis, lines, varieties.

The aim of the research: identification of the genetic potential of tomato cultivars and mutants at the gametophytic and sporophytic level by analyzing the variability and heritability of the resistance to unfavorable abiotic factors and other economically valuable traits in order to develop new initial material, high performance varieties and hybrids.

Study objectives: development and optimization of artificial stress backgrounds (high, low temperatures and drought) for resistance *screening* of mutant forms and other tomato genotypes based on the traits of the male gametophyte under *in vitro* conditions; studies on the genetic potential of the gene pool of cultivated and mutant tomatoes as a new source of germplasm to enhance the resistance to abiotic stress factors, with the simultaneous assessment of the manifestation of biological, economically valuable, and mutant marker traits; carrying out crosses between several parents including the use of mutant genes to produce new hybrid populations; studies on the variability and inheritance by F₁ hybrids of the biological, cytochemical, and other traits of the pollen that determine the resistance to abiotic stress factors for the subsequent optimization of the selection procedures of the parents and production of resistant genotypes; estimation of the rate of the influence of parental forms and their interaction on the heritability of pollen heat and cold resistance traits in F₁; development of the selection method of resistant transgressive recombinants from F₂ populations based on the traits of the male gametophyte; development of combined selection methods simultaneously employing traditional ones and gametic technologies; development of tomato initial material with mutant marker traits to be used in heterotic breeding; development of tomato varieties and hybrids with high producing capacity and resistance to abiotic stress factors that combine economically valuable traits, including mutant marker ones.

Scientific novelty and originality: for the first time, a collection of tomato single- and multi-marker mutant forms has been evaluated for the resistance to abiotic stress factors (high, low temperatures, drought) based on male gametophyte traits. The resistance to above factors has been shown to be determined by different genetic systems. Have been: i) elucidated the particular features of variability and heritability of cytochemical, biological, and economically valuable traits depending on genotype and environmental conditions; ii) developed a methodology to make the tomato breeding process more efficient by combining gametic and classical selection approaches.

Principal results for science and practice. i) New generation initial material with different combination of resistance to three abiotic stress factors (high and low temperatures, and drought), including complexes of economically valuable traits and mutant marker properties. ii) The importance of combined employment of gametic and classical breeding methods has been scientifically substantiated. iii) Varieties (11), heterotic hybrids (2), and improved tomato lines have been developed, that are diverse genetically (>50).

Theoretical significance. i) The limits of variability and heritability of biological and cytochemical traits and some marker properties of mutants under the influence of high and low temperatures have been estimated, which allowed the assessment of adaptability level in tomato genotypes and the optimization of parental form selection for crossings. ii) The rate of parental influence on drought and cold resistance in F₁ hybrids has been demonstrated. iii) The peculiar features of transgressive variability in F₂ populations have been found, allowing early prediction of the selection efficiency of resistant recombinants and the breeding value of the offspring in F₃-F₄.

Application value. Tomato hybrid populations (more than 140) with a wide range of variability of economically valuable traits have been developed. F₁ heterotic varieties and hybrids of tomato which differ in the growth type, plant architectonics, shape, color, fruit weight, and diverse combination of mutant marker traits – *dw*, *ssp*, *sp*, *sp*⁺, *sp*⁺, *rin*, *nor*, *ex*, *ps*, *hp*, *ls*, *br*, *j-2*, etc. have been developed for open and protected soil.

Implementation of scientific results. The newly developed tomato initial material, varieties, and F₁ hybrids have been included in the breeding programs of some laboratories of the Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection of the State University of the Republic of Moldova and in the Russian Federation to produce new forms of tomatoes; they are still used in the working collections of the Plant Genetic Resources Laboratory (IGFPP, USM) and are cultivated in various individual households and by farmers.

МАКОВЕЙ МИЛАНЬЯ ДМИТРИЕВНА

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ КУЛЬТУРНОГО И МУТАНТНОГО
ГЕНОФОНДОВ ТОМАТА (*Solanum lycopersicum* L.), МЕТОДЫ
ИССЛЕДОВАНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ**

411.04 Селекция растений и семеноводство.

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора хабилитат биологических наук,

Aprobat spre tipar: 10.09.2023
Hârtie offset. Tipar digital
Coli de tipar.: 2

Formatul hârtiei A4
Tiraj 60 ex
Comanda nr. 162

Tipografia Print - Caro
MD -2069 Chişinău, str. Columna, 170