ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ МОЛДОВЫ

ИНСТИТУТ ГЕНЕТИКИ, ФИЗИОЛОГИИ И ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

На правах рукописи:

УДК: [635.64:631.52]:575 (043.2)

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

Диссертация доктора хабилитат биологических наук

Научный консультант: ЛУПАШКУ Галина Алексеевна,
доктор хабилитат биол. наук,
профессор исследователь,
член-корреспондент АН Молдовы.

Автор: МАКОВЕЙ Миланья Дмитриевна

КИШИНЕВ, 2023

UNIVERSITATEA DE STAT DIN MOLDOVA

INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR

Cu titlu de manuscris:

CZU: [635.64:631.52]:575 (043.2)

MAKOVEI Milania

POTENȚIALUL GENETIC AL GENOFONDURILOR TOMATELOR DE CULTURĂ ȘI MUTANTE (S*olanum lycopersicum* L.), METODE DE CERCETARE ȘI UTILIZARE ÎN AMELIORARE

411.04. AMELIORAREA PLANTELOR ȘI PRODUCEREA SEMINȚELOR

TEZĂ de doctor habilitat în științe biologice

Consultant științific: LUPAȘCU Galina,
doctor habilitat în științe biologice,
profesor cercetător,
membru corespondent al AȘM

Autor: MAKOVEI Milania

CHIȘINĂU, 2023

© Маковей Миланья Дмитриевна, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

АННОТАЦИЯ (русский, румынский, английский) 7

СПИСОК ТАБЛИЦ И РИСУНКОВ..... 10

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ (приложение 1) .....

ВВЕДЕНИЕ……..... 16

1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ..... 31
1.1. Происхождение, краткая характеристика и классификация томата..... 31
1.2. Рост и развитие растений томата в зависимости от условий выращивания..... 36
1.3. Репродуктивный потенциал растений томата по морфо-биологическим особенностям пыльцевых зерен..... 39
1.4 Роль гаметофитного отбора в селекции растений на устойчивость к стрессогенным факторам..... 42
1.5. Основные направления селекции томата и требования к сортам и гибридам..... 49
1.6. Селекция на гетерозис..... 55
1.7. Иходный материал и его значение для селекции томата..... 61
Выводы к главе 1..... 63

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ……..... 64
2.1. Материал для проведения исследований..... 64
2.2. Место и условия проведения опытов..... 65
2.3. Фенологические наблюдения и особенности проявления некоторых количественных признаков томата..... 69
2.4. Определение устойчивости томата к стрессовым абиотическим факторам..... 72
2.5. Гибридизация и определение наследования и наследуемости признаков устойчивости томата к высокой и низкой температурам в поколении F_1..... 81
2.6. Статистический анализ экспериментальных данных..... 83
Выводы к главе 2..... 84

3. ОТБОР УСТОЙЧИВЫХ К СТРЕССОВЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА ПО МИКРОГАМЕТОФИТУ..... 85
3.1. Скрининг культурного генофонда томата на устойчивость к высокой температуре по признакам мужского гаметофита..... 86
3.2. Адаптивный потенциал генотипов томата на температурных фонах разной степени жесткости и продолжительности действия..... 88
3.3. Устойчивость образцов культурного генофонда томата на действие низких положительных температур по признакам мужского гаметофита..... 95
3.4. Оценка и анализ показателей признаков, характеризующих устойчивость генотипов томата к низкой температуре на стадии спорофита (семена)..... 98
3.5. Влияние срока хранения пыльцы томата при низкой температуре на её качество..... 101
Выводы к главе 3..... 104

4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ МУТАНТНЫХ ФОРМ ТОМАТА КАК ИСТОЧНИК НОВОЙ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ ПО ОСНОВНЫМ СЕЛЕКЦИОННО–ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ……..... 106
4.1. Особенности проявления и степень фенотипической выраженности мутантных маркерных генов на ранних стадиях онтогенеза..... 106
4.2. Генотипоспецфическая реакция пыльцы мутантных форм томата на действие стрессовых абиотических факторов (высокие, низкие температуры, засуха) 113
4.3. Влияние условий выращивания растений мутантных форм томата на изменчивость признаков мужского гаметофита..... 131
4.4. Потенциал мутантного генофонда томата по типу роста, габитусу растений и продолжительности вегетационного периода……..... 139
4.5. Идентификация и систематизация мутантных форм по признакам плода..... 143
4.6. Изменчивость морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков у мутантных форм томата под влиянием условий внешней среды и маркерных генов..... 150
Выводы к главе 4..... 161

5. ГАМЕТНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ТОМАТА..... 163
5.1. Изменчивость морфологических признаков ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата у линий и гибридов F_1 под действием стрессовых температур..... 164
5.2. Изменчивость и наследование содержания ДНК и дисперсии хроматина в ядрах генеративных (G) и вегетативных (V) клеток пыльцы томата под действием температурных факторов.....……..... 169
5.3. Наследование устойчивости к высоко- и низкотемпературным стрессам гибридами F_1 по признакам мужского гаметофита……..... 174
5.4. Доля влияния родительских форм на наследуемость признаков устойчивости к температурным стрессам у томата..... 178
5.5. Роль трансгрессий в селекции томата на устойчивость к высоким температурам..... 181
5.6. Комбинированные методы отбора и их влияние на интенсификацию селекционного процесса томата..... 193
5.7. Генотипические особенности созданных и районированных сортов томата..... 207
Выводы к главе 5..... 211

6. СЕЛЕКЦИЯ НА ГЕТЕРОЗИС – СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА... 213
6.1. Прогнозирование эффективности подбора исходных родительских форм при создании гетерозисных гибридов F_1 томата..... 213
6.2. Создание исходного материала с функциональной стерильностью для использования в гетерозисной селекции томата……..... 221
6.3. Мутантные гены *ls, br* и формирование генетической изменчивости в гибридных популяциях поколений $F_1 – F_3$……..... 227
6.4. Многомаркерные линии томата и степень выраженности признаков, контролируемых мутантными генами *ls, br* в популяциях $F_3 – F_5$..... 237
6.5. Вариабельность качества и количества пыльцы у многомаркерных линий в зависимости от уровня закладки соцветия и высокой температуры……..... 244

Выводы к главе 6..... 251

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ..... 253

РЕКОМЕНДАЦИИ..... 255

БИБЛИОГРАФИЯ..... 257

ПРИЛОЖЕНИЯ..... 281

Приложение 1. Список сокращений 281
Приложение 2. Результаты дисперсионного анализа в пятифакторном комплексе..... 283
Приложение 3. Особенности проявления морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков у мутантных форм томата..... 284
Приложение 4. Морфобиологическая характеристика ядер вегетативных (V) и генеративных клеток (G) пыльцы томата у родительских форм и их гибридов F_1..... 295
Приложение 5. Характер проявления признака «содержание ДНК» в ядрах вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы тамата у гибридов F_1 и их родительских форм под влиянием стрессовых температурных факторов..... 297
Приложение 6. Наследование гибридами F_1 устойчивости к высокой и низкой температурам по признакам пыльцы..... 300
Приложение 7. Кластерный анализ *k-средних* генотипов, расщепляющихся гибридных популяций от разных комбинаций скрещивания с определенным сочетанием морфо-биологических признаков, контролируемых мутантными генами *ls* и *br*..... 303
Приложение 8. Районированные сорта томата..... 304
Приложение 9. Патенты на сорта..... 305
Приложение 10. Акты внедрения..... 349

ДЕКЛАРАЦИЯ ОБ ОТВЕТСТВЕННОСТИ..... 354

CV – АВТОРА..... 355

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 F_1 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 в F_1; разработать метод отбора устойчивых трансгрессивных рекомбинантов из популяций F_2 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 детерминируется разными генетическими системами. Выявлены особенности изменчивости и закономерности наследования цитохимических, биологических и хозяйственно-ценных признаков томата гибридами F_1 в зависимости от генотипа и условий среды. Разработана метододология интенсификации селекционного процесса 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 к жаре и холоду гибридов F_1; 3) особенности трансгрессивной изменчивости в популяциях F_2 и возможность раннего прогнозирования эффективности отборов устойчивых рекомбинантов и селекционная ценность их потомств в поколениях F_3-F_4.

Прикладная значимость. Получены гибридные популяции (более 140) с широким спектром изменчивости селекционно-ценных признаков. Созданы линии, сорта и гетерозисные гибриды F_1 томата, отличающиеся по типу роста и архитектонике куста, формой, цветом и массой плода, с разным сочетанием маркерных признаков – *dw, ssp, sp, sp$^{\pm}$, sp^{+}, rin, nor, ex, ps, hp, ls, br, j-2* и другие.

Внедрение научных результатов. Созданный исходный материал, сорта и гибриды F_1 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, heritabilitate, gene mutante, heterozis, linii, soiuri.

Scopul cercetărilor: evidențierea potențialului genetic al cultivarelor de tomate și a mutanților la nivel gametofitic și sporofitic, prin analiza variabilității și heritabilității rezistenței la factori abiotici nefavorabili și altor caracteristici agronomic 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 genofondurilor 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, agronomic valoroase și marker mutanți; efectuarea încrucișărilor între mai mulți părinți, inclusiv cu utilizarea genelor mutante, pentru crearea populațiilor hibride; studiul variabilității și heritabilității caracterelor biologice, citochimice și altor caractere al polenului la hibrizii F_1 care determină rezistența la factorii de stres abiotic pentru optimizarea ulterioară a procedeelor de selecție a genitorilor și obținerea genotipurilor rezistente; determinarea ratei de influență a formelor parentale și interacțiunii acestora asupra heritabilității caracterelor de rezistență a polenului la temperatură ridicată și scăzută în generația F_1; elaborarea metodei de selecție a recombinanților transgresivi rezistenți din populațiile F_2 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 agronomic 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 heritabilității caracterelor citochimice, biologice și agronomic valoroase, în dependență de genotip și condițiile de mediu; ii) elaborată metodologia de eficientizare a procesului de ameliorare la tomate prin asocierea procedeelor de selecție gametică și clasică.

Rezultatele principiale 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 agronomic valoroase și însușiri marker al mutanților; 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 heritabilității caracterelor biologice, citochimice și ale unor însușiri marker al mutanților sub influența temperaturilor ridicate și scăzute, ceea ce au 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 F_1 la arșiță și la frig; iii) au fost elucidate particularitățile variabilității transgresive în populațiile F_2, fiind demonstrată posibilitatea de prevedere timpurie a eficienței de selecție a recombinanților rezistenți și valoarea ameliorativă a descendenților în F_3-F_4.

Valoarea aplicativă. Au fost obținute populații hibride de tomate (mai mult de 140) cu un spectru larg al variabilității caracterelor agronomic valoroase. Au fost create soiuri și hibrizi heterotici F_1 de tomate pentru teren deschis și protejat, ce se evidențiază prin tipul de creștere, arhitectura plantei, forma, culoarea, greutatea fructului și asociere a caracterelor marker al mutanților – *dw, ssp, sp, sp*$^{\pm}$*, sp*$^{+}$*, rin, nor, ex, ps, hp, ls, br, j-2* etc.

Implementarea rezultatelor științifice. Materialul inițial, soiurile și hibrizii F_1 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 (S*olanum 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, microgametophyte, 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 F_1 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 F_1; development of the selection method of resistant transgressive recombinants from F_2 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 F_1 hybrids has been demonstrated. iii) The peculiar features of transgressive variability in F_2 populations have been found, allowing early prediction of the selection efficiency of resistant recombinants and the breeding value of the offspring in F_3-F_4.

Application value. Tomato hybrid populations (more than 140) with a wide range of variability of economically valuable traits have been developed. F_1 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$^{\pm}$, 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 F_1 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.

СПИСОК ТАБЛИЦ И РИСУНКОВ

Список таблиц

Таблица 1.1. Таксономические группы томата и синонимичные их названия..... 35
Таблица 2.1. Среднемесячные климатические условия (температура, количество выпавших осадков, влажность воздуха) в период вегетации растений по годам исследований 2003 - 2020 гг..... 68
Таблица 2.2. Реакция пыльцы разных образцов томата на высокотемпературное воздействие..... 74
Таблица 2.3. Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на фоне низкой температуры, разного уровня жесткости..... 75
Таблица 2.4. Характер прорастания пыльцы (%) у образцов томата на искусственных питательных средах с разными концентрациями сахарозы..... 76
Таблица 2.5. Шкала устойчивости к стрессовым абиотическим факторам с учетом критерия двух признаков мужского гаметофита: устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок..... 79
Таблица 3.1. Лимиты значений признаков пыльцы при распределении генотипов томатов по группам устойчивости к высокотемпературному стрессу….. 87
Таблица 3.2. Характеристика генотипов культурного генофонда томата по степени их устойчивости к высокой температуре…….. 88
Таблица 3.3. Средние показатели признаков пыльцы под действием температурных режимов разной степени жесткости и продолжительности в разные годы исследований..... 89
Таблица 3.4. Распределение коллекционных генотипов томата на группы устойчивости по реакции их пыльцы на низкотемпературное воздействие (+6˚С/24 час..... 96
Таблица 3.5. Лимиты значений признаков пыльцы, в пределах групп, характеризующих уровень устойчивости генотипов к низкой положительной температуре…..... 97
Таблица 3.6. Холодостойкость генотипов томата при проращивании их семян на фоне низкой температуры +10˚С в условиях Биотрона…..... 100
Таблица 3.7. Устойчивость образцов томата к низкотемпературному стрессу на разных стадиях онтогенеза..... 101
Таблица 4.1. Распределение мутантных форм томата по характеру проявления признаков репродуктивной системы..... 111
Таблица 4.2. Вариабельность показателей признаков пыльцы у мутантных форм томата с высокой степенью устойчивости ко всем факторам стресса под влиянием условий внешней среды при выращивании их растений в разные годы (2011, 2012, 2014 гг) 133
Таблица 4.3. Вариабельность показателей признаков пыльцы у мутантных форм с высокой чувствительностью к разным стрессовым факторам при выращивании их растений в разные годы..... 135

Таблица 4.4. Вариабельность признаков пыльцы у мутантных форм томата с высокой внутрипопуляционной гетерогенностью в разные годы исследований (2011, 2012, 2014 гг) 137
Таблица 4.5. Лимиты изменчивости морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков мутантных генотипов томата в разные годы исследований (2011 – 2014 гг) 153
Таблица 4.6. Характеристика мутантных форм по хозяйственно-ценным признакам, средние за 2011-2014 годы..... 156
Таблица 5.1. Кластерная дисперсия по морфологическим признакам ядер V клеток свежесобранной пыльцы, и обработанной высокой и низкой температурами..... 168
Таблица 5.2. Кластерная дисперсия по морфологическим признакам ядер G клеток свежесобранной пыльцы, и обработанной высокой и низкой температурами..... 168
Таблица 5.3. Содержание ДНК и дисперсия хроматина в ядрах вегетативных и генеративных клеток пыльцы гибридов F_1 томата и их родительских форм при воздействии различными температурными режимами и характер наследования этих признаков (hp) 172
Таблица 5.4. Соотношение содержания ДНК в ядрах G и V клеток пыльцевых зерен гибридов F_1 томата и их родительских форм при воздействии различными температурами..... 173
Таблица 5.5. Доля влияния различных факторов на содержание ДНК и дисперсию хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы генотипов томата под влиянием температурных стрессов……..... 173
Таблица 5.6. Характер наследования устойчивости к высокой и низкой температурам гибридами F_1 по признакам мужского гаметофита..... 177
Таблица 5.7. Коэффициенты наследуемости признака «жаростойкость пыльцы» гибридами F_1 179
Таблица 5.8. Наследуемость признака «холодостойкость пыльцы» гибридами F_1 180
Таблица 5.9. Дисперсионный анализ и характеристика расщепляющихся гибридных популяций F_2 по признакам пыльцы 182
Таблица 5.10. Характеристика гибридных потомств F_3, полученных от лучших рекомбинантов, выделенных в F_2 по комплексу признаков пыльцы..... 188
Таблица 5.11. Реакция гибридных популяций F_3, F_4 на отбор в F_2 по признакам пыльцы..... 189
Таблица 5.12. Изменчивость количественных признаков в потомствах F_4, полученных от растений F_3 с разным уровнем устойчивости к высокой температуре по признакам пыльцы 190
Таблица 5.13. Корреляции между признаками в поколении F_2..... 192
Таблица 5.14. Корреляционные связи между признаками в поколении F_3..... 192
Таблица 5.15. Корреляционные связи между признаками в поколении F_4..... 193

Таблица 5.16. Характеристика линий томата, полученных с использованием разных методов отбора по хозяйственно-ценным признакам..... 202
Таблица 5.17. Плодообразование у новых линий томата, отселектированных с использованием разных методов отбора 204
Таблица 5.18. Соотношение индекса эффективности отбора по признаку «общая урожайность» у линий, полученных с использованием разных методов селекции 206
Таблица 6.1. Схема подбора родительских форм для скрещивания на этапе создания гибридов F_1 томата и последующего анализа характера наследования признаков в первом поколении..... 214
Таблица 6.2. Особенности наследования морфобиологических и хозяйственно-ценных признаков гибридами F_1 томата..... 216
Таблица 6.3. Характер наследования компонентов продуктивности томата гибридами F_1 219
Таблица 6.4. Эффект гетерозиса (Х) по компонентам продуктивности у гибридов F_1 220
Таблица 6.5. Расщепление в популяциях гибридов F_2 по проявлению стерильности разных типов..... 224
Таблица 6.6. Завязывание плодов у стерильных линий томата в гибридных популяциях F_3 в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле растения..... 225
Таблица 6.7. Морфобиологическая характеристика новых линий томата с разными типами стерильности (среднее 2014-2015 гг) 226
Таблица 6.8. Дисперсионный анализ генотипической изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2 по признакам, контролируемым мутантными генами *ls* и *br*..... 237
Таблица 6.9. Показатели признаков, контролируемых генами *ls* и *br* у новых многомаркерных линий томата и стабильность их проявления в поколениях F_4 (2015 год) и F_5 (2016 год) 240
Таблица 6.10. Фертильность и жизнеспособность пыльцы у многомаркерных линий томата и её устойчивость к стрессовым факторам..... 242
Таблица 6.11. Размеры пыльцевых зерен у линий томата до и после термообработки, относительно яруса расположения соцветия на главном стебле растения..... 248
Таблица 6.12. Пыльцевая продуктивность и процент функционавльной пыльцы у линий томатав зависимости от местоположения соцветия на растении..... 250

Список рисунков

Рисунок 3.1. Вариабельность показателей признаков пыльцы по генотипам при взаимодействии комплекса факторов в разные годы исследований..... 90

Рисунок 3.2. Показатели признаков пыльцы при взаимодействии факторов «год х температура» 91

Рисунок 3.3. Средние показатели признаков пыльцы при взаимодействии факторов «год х временная экспозиция» и «год х признак» ……..... 92

Рисунок 3.4. Средние показатели по устойчивости пыльцы при взаимодействии «генотип х температура» 93

Рисунок 3.5. Показатели устойчивости пыльцы при взаимодействии «генотип х время» 94

Рисунок 3.6. Жизнеспособность пыльцы в зависимости от продолжительности её хранения при низкой положительной температуры (+6˚С) 104

Рисунок 3.7. Длина пыльцевых трубок, в зависимости от длительности хранения пыльцы в условиях низкой температуры (+6˚С) 104

Рисунок 4.1. Схема организации работы с коллекцией мутантных форм томата..... 107

Рисунок 4.2. Распределение мутантных форм томата на группы: *а)* – по проявлению антоциана на гипокотиле; *б)* – по окраске семядольного листа……..... 109

Рисунок 4.3. Распределение коллекционных мутантных форм томата на группы по форме и окраске листьев……..... 109

Рисунок 4.4. Разновидности мутантных форм томата: по величине и форме цветка, количеству долей лепестков цветка и околоцветника; соотношению длины лепестков цветка и чашечки……..... 112

Рисунок 4.5. Характер прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок у неустойчивых к высокой температуре мутантных форм томата..... 115

Рисунок 4.6. Прорастание пыльцы и формирование пыльцевых трубок у слабоустойчивых к высокотемпературному стрессу мутантных форм... 116

Рисунок 4.7. Особенности прорастания пыльцевых зерен и формирования трубок у мутантных форм со средней устойчивостью..... 116

Рисунок 4.8. Характер прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок у устойчивых по обоим признакам мутантных форм томата..... 118

Рисунок 4.9. Распределение мутантных форм томата на группы в зависимости от степени проявления устойчивости к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы……..... 119

Рисунок 4.10. Характер прорастания пыльцы на фоне низкой температуры..... 123

Рисунок 4.11. Распределение мутантных форм томата на группы согласно характера проявления устойчивости при проращивании их пыльцы на фоне низкой температуры..... 125

Рисунок 4.12. Характер прорастания пыльцевых зерен и формирования трубок на фоне осмотического стресса у генотипов устойчивых по длине пыльцевых трубок..... 127

Рисунок 4.13. Высокий процент прорастания пыльцевых зерен на фоне осмотического стресс-фактора, но короткие пыльцевые трубки..... 128
Рисунок 4.14. Распределение мутантных форм томата на группы по степени устойчивости их пыльцы к осмотическому стрессу (засухе)..... 128
Рисунок 4.15. Разнородность коллекции мутантных форм томата по типу роста растений..... 139
Рисунок 4.16. Разнородность мутантных форм томата по продолжительности вегетационного периода «всходы - созревание»..……..... 142
Рисунок 4.17. Разная степень выраженности радиальных полос на зеленых и зрелых плодах томата, контролируемых генами – *gs, gf, hp, t, ug, l, r, sh, y*..... 145
Рисунок 4.18. Разнородность мутантных форм томата по характеру проявления признаков плода 149
Рисунок 4.19. Изменчивость признака «масса плода» у мутантных форм томата в разные годы исследований..... 158
Рисунок 4.20. Изменчивость признака «общая урожайность» у мутантных форм по годам исследований……..... 159
Рисунок 4.21. Изменчивость признака «товарность плодов» у мутантных форм в зависимости от условий выращивания растений…..... 160
Рисунок 5.1. Дендрограмма сходства родительских форм и гибридов F_1 томата по морфологическим признакам ядер V клеток свежесобранной пыльцы, и обработанной высокой и низкой температурами…….... 166
Рисунок 5.2. Дендрограмма сходства родительских форм и гибридов F_1 томата по морфологическим признакам ядер G клеток свежесобранной пыльцы и обработанной высокой и низкой температурами…..... 167
Рисунок 5.3. Генотипическая структура расщепляющихся популяций F_2 по частоте встречаемости генотипов томата с определенным значением признаков: жаростойкость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок 185
Рисунок 5.4 Индексы эффективности отборов по энергии прорастания семян (а) и длине проростка (б)……..... 197
Рисунок 5.5. Индексы эффективности отборов по прорастанию пыльцы (*а*) и длине пыльцевых трубок (б)……..... 198
Рисунок 5.6. Устойчивость новых сортов томата к стрессовым абиотическим факторам..... 209
Рисунок 5.7. Урожайность созданных и районированных сортов томата..... 211
Рисунок 6.1. Рекомбинационная изменчивость по признакам, контролируемым мутантными маркерными генами *ls* и *br* в расщепляющихся гибридных популяциях полукультурной мутантной линией 11069..... 231
Рисунок 6.2. Рекомбинационная изменчивость по морфо-биологическим признакам в расщепляющихся гибридных популяциях от скрещивания с мутантной формой Mo 443..... 230
Рисунок 6.3. Кластерный анализ *k-средних* генотипов с определенным сочетанием набора морфо-биологических признаков в расщепляющихся гибридных популяциях от разных комбинаций

скрещивания с линией 11069..... 233
Рисунок 6.4. Кластерный анализ *k-средних* генотипов с определенным сочетанием признаков в расщепляющихся гибридных популяциях, полученных в комбинациях скрещивания с мутантной формой Mo 443 и культурными высокотехнологичными сортами..... 234
Рисунок 6.5. Дендрограмма сходства и различий генотипов с определенным сочетанием признаков, контролируемых мутантными маркерными генами, выделенных из расщепляющихся популяций разных гибридных комбинаций с линией 11069……..... 235
Рисунок 6.6. Дендрограмма сходства и различий генотипов с определенным сочетанием признаков, выделенных из расщепляющихся популяций разных гибридных комбинаций, полученных с мутантной формой Mo 443..... 236
Рисунок 6.7. Факторный анализ источников вариабельности устойчивости пыльцы у многомаркерных линий к абиотическим стрессам..... 243
Рисунок 6.8. Показатели признаков пыльцы у линий томата в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле растения..... 245
Рисунок 6.9. Изменчивость показателей признаков пыльцы у линий томата в зависимости от уровня положения соцветия на растении и действия высокотемпературного фактора..... 247

ВВЕДЕНИЕ

Овощеводство – отрасль сельского хозяйства, наиболее подверженная воздействию факторов внешней среды (преимущественно погодных условий), на долю которых приходится от 49 до 60% общей амплитуды колебаний урожайности вызванной совместным влиянием многих факторов [45].

Изменение климатических условий в последние десятилетия и требований рынка потребления овощных культур в настоящее время, определяют актуальность задач и новые направления селекции [232]. Выявление факторов, лимитирующих реализацию потенциала продуктивности и разработка путей стабилизации продукционного процесса, является одним из основных проблемм современных фундаментальных и прикладных исследований [274].

Исследованиями разных авторов показано, что с ростом достижений селекции на продуктивность, возросла и её вариабельность в зависимости от условий среды [78, 317]. Поэтому, на передний план выдвинулись задачи всестороннего изучения соотношения потенциальной продуктивности и экологической устойчивости, выявление новых закономерностей их изменчивости в процессе селекции, а также влияние методов отбора на формирование адаптивных реакций и продуктивности [72, 109]. Вопросам изучения закономерностей наследования и изменчивости признаков устойчивости к абиотическим стрессам должно уделяться первостепенное значение. Знание их может способствовать разработке нетрадиционных подходов [138], которые позволят ускорить селекционный процесс и наметить пути эффективного использования сочетания разных методов отбора при создании сортов и гибридов томата, способных реализовать генетически заложенный потенциал продуктивности в условиях среды отличных от оптимальных [146].

В силу сложности задач, стоящих перед современной селекцией, основное внимание должно уделяться созданию отвечающего требованиям исходного материала, вовлечению в селекционный процесс новых источников зародышевой плазмы с генетически закрепленным высоким уровнем устойчивости к конкретным экстремальным факторам среды и потенциальной продуктивности [136]. Главный акцент необходимо сосредоточить на научно обоснованном подборе исходного материала для проведения скрещиваний, предусматривающий знание особенностей изменчивости и наследования признаков репродуктивной системы, которые являются основными субкомпонентами высокой и стабильной продуктивности, в том числе под влинием условий среды [79, 146].

Выявление устойчивых форм важно не только на этапе поиска, но и позднее в селекционном процессе. Как правило, чаще всего они выделяются в F_2 и в популяциях гибридов F_3 [66, 128, 131]. Однако оценка уровня и выделение устойчивых форм в естественных условиях усложняется совокупностью действия комплекса стрессоров [98], что иногда делает её невыполнимой в полевых условиях. Поэтому для оценки устойчивости растений, наряду с действием естественных факторов необходимо их моделировать в лабораторных условиях, преимущество которых состоит в возможности регулирования уровня жесткости действия неблагоприятного фактора, на который ведется селекция (высокие, низкие температуры, засуха и др.) и, тем самым интенсифицировать оценку исходного материала и ускорить процесс селекции [94, 120,146].

При рассмотрении влияния эволюционных сил, действующих в популяциях высших растений, принципиально важно учитывать и роль мужского гаметофитного отбора [375]. По мнению многих авторов [289, 365, 129, 134, 431, 342, 271] специфические реакции пыльцы генотипов разных культур и сортов, их адаптационные механизмы зависят от стрессовых факторов внешней среды до и во время цветения. Влияние этих стрессоров в период формирования и развития мужских гамет и выхода их из пыльников часто связаны с резким снижением и потерями урожая [223]. Исследования, связанные с экологическим контролем развития пыльцы на ранних этапах [273] и функционирования зрелой пыльцы [100, 115, 276, 234] показывают её генотипоспецифические адаптивные реакции, приводящие к распределению микрогаметофитов на субпопуляции по характеру прорастания пыльцы и росту пыльцевых трубок в стрессовых условиях [146]. Поэтому, оценка и отбор на одной из наиболее уязвимых фаз развития растений – стадия зрелого мужского гаметофита предпочтительнее по сравнению с традиционными подходами, так как пыльца обычно имеется в большом количестве, и отбор может быть интенсифицирован [373, 375]. Следовательно, эти методы должны активно и органично внедряться в селекционный процесс для оценки и отбора устойчивых генотипов на ранних и самых уязвимых этапах роста и развития растений.

Интенсифицировать эффективность обновления сортового состава томата, соответствующего как меняющимся климатическим условиям, так и требованиям производителей и потребителей возможно при органичном использовании сочетания традиционных классических методов селекции с новыми, нетрадиционными. Они должны быть взаимодополняемы и направлены на увеличение генотипической изменчивости в популяциях, позволить наиболее полно раскрыть его генетический потенциал и, тем самым ускорить процесс оценки и создания новой устойчивой к абиотическим стрессам

зародышевой плазмы для эффективного использования в селекционных программах при создании сортов и гибридов томата как для открытого, так и защищенного грунта.

Научно обоснованный подбор исходного материала для проведения скрещиваний с одновременным использованием разных методов отбора является залогом успеха в селекции томата. В добавление к этому, знание закономерностей наследования и изменчивости биологических и хозяйственно-ценных признаков в зависимости от особенностей генотипа и действия факторов внешней среды расширяет возможности интенсификации селекционного процесса, нацеленного на создание новых форм томата со сложным набором хозяйственно-ценных признаков [148].

Однако для интенсивного развития этой отрасли и повышения его эффективности огромное значение имеет своевременное применение агротехнических мероприятий с учетом генотипических особенностей возделываемой культуры [3]. В связи с этим современные исследования должны быть нацелены на комплексное изучение взаимосвязей биологических, экологических и технологических условий в процессе роста и развития растений томата в зависимости от особенностей выращиваемых сортов и гибридов для реализации их генетически заложенной продуктивности [147].

В странах и регионах, где развито промышленное возделывание томата, как в открытом, так и защищенном грунте, селекционерами достигнуты значительные успехи в создании высокопродуктивных и технологичных сортов и гетерозисных гибридов F_1, но задачи, касающиеся повышения уровня экологической пластичности и стабильности, а также устойчивости к наиболее распространенным болезням, остаются нерешенными [78].

Актуальность проблемы усиливается еще и тем, что в последние два десятилетия каждый 2-й – 3-й год в Молдове засушливый и, как следствие жаркая и сухая погода, приводит к резкому снижению урожайности и качества получаемой продукции. Пагубность этих факторов усиливается и сопровождающими вирусными эпифитотиями, что приводит к интенсификации генетической эрозии культуры в целом. В связи с этим, как никогда, актуальны и востребованы исследования по разработке новых технологий селекционного процесса для создания сортов и гибридов F_1 томата с меньшей ответной реакцией на эти вызовы, адаптированных для экологической ниши Республики Молдова с искомым набором сложных хозяйственно-ценных признаков.

Величина урожая, которая является производным двух факторов – потенциальной продуктивности растений (сорта, гибрида) и устойчивости к неблагоприятным условиям, должны находиться под постоянным контролем селекционера. Опыт, накопленный учеными на протяжении многих лет, показывает, что потенциальная продуктивность и

устойчивость к стрессам трудносовместимые в одном генотипе [280]. Но, несмотря на всю сложность задач, некоторым авторам [74, 78, 89] удалось получить генотипы сочетающие высокие показатели величины и качества урожая с их экологической устойчивостью.

Эти сведения и, были взяты нами за основу при разработке, системы методов селекции томата, позволяющих значительно повысить эффективность работ, направленных на создание генетически разнообразного исходного материала, новых сортов и гетерозисных гибридов с более высокими показателями хозяйственно-ценных признаков, одновременно сочетающих устойчивость к абиотическим стресс-факторам.

Цель исследований. Выявление генетического потенциала культурных и мутантных форм томата на гаметофитном и спорофитном уровне путем анализа изменчивости и наследуемости устойчивости (высокая, низкая температуры, засуха) 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 использования в практической 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 использования в разных направлениях селекции;

б) исходный материал томата с мутантными маркерными признаками для использования в гетерозисной селекции как открытого, так и защищенного грунта;

- 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, позволит разработать методологию подбора родительских форм для гибридных комбинаций, раскрыть их генетический потенциал вариабельности 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 на искусственных питательных средах в условиях *in vitro* для определения устойчивости к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры, засуха) [59, 100, 146]. Одновременно используются и методы диагностики жаро- и холодостойкости на стадии спорофита [82, 189].

При работе с мутантными формами, проводили описание характера проявления и степени фенотипической выраженности маркерных признаков, контролируемых мутантными генами, согласно основным правилам номенклатуры генов томата [77, 46].

Для создания экспериментального селекционного материала использовали методы

межлинейных, линейно-сортовых, межсортовых, линейно-мутантных и мутано-сортовых гибридизаций – *парные простые* (А х Б), *реципрокные* (Б х А), *сложные ступенчатые* [(А х Б) х В] х Г скрещивания – классические, общепринятые для томата;

Приготовление цитологических препаратов для их анализа на автоматизированном комплексе «Морфоквант» проводили по методике, разработанной проффессором Кравченко [99]. Определение характера наследования признаков [77], рекомбинационной и трансгрессивной изменчивости [73], фенологическое описание характера проявления морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков [272] проводится классическими общепринятыми методами.

Полевые исследования и учеты продуктивности по методикам Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур [9].

Для статистической обработки данных и их графического представления использовали дисперсионный, кластерный, корреляционный и другие компьютерные программные пакеты – Statgraf, Statistica 7, Excell.

Научная новизна и оригинальность исследований.

Впервые изучена генетическая коллекция одномаркерных и многомаркерных мутантных форм томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры, засуха) по комплексу признаков мужского гаметофита, установлена специфичность реакции пыльцы каждого мутантного образца на разные стресс-факторы.

Разработана шкала с учетом критерия двух признаков: устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок, которая позволила дифференцировать и систематизировать мутантные формы на группы согласно степени и характера проявления признаков для последующего использования их в решении задач практической и теоретической селекции.

Показано, что устойчивость к трем разным стрессовым абиотическим факторам (высокая, низкая температуры, засуха) детерминируется разными генетическими системами, выявляя различия даже внутри одного мутантного образца по двум признакам пыльцы: прорастание и способность проросших на фоне стрессовых факторов пыльцевых зерен формировать трубки достаточной для оплодотворения длины.

Установлены лимиты изменчивости признаков мужского гаметофита (устойчивость по прорастанию пыльцы и способности проросших зерен на фоне стресса формировать длинные пыльцевые трубки) и субкомпонентов продуктивности (тип соцветия, число цветков на них, количество плодов на соцветии, средняя масса плода, урожайность, товарность плодов) в зависимости от генотипа и условий выращивания растений.

Выделены геноисточники индетерминантных и полудетерминантных одностебельных форм томата с короткими междоузлиями и низкой побегообразующей способностью, одновременно сочетающие хозяйственно-ценные признаки с мутантными (стерильность, лежкость плодов, отсутствие плодоножки, окраска, форма плода и другие).

Изучены и установлены закономерности наследования гибридами F_1 признаков (жизнеспособность пыльцы, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок, содержание ДНК и плотность хроматина в ядрах вегетативных и генеративных клеток пыльцы) характеризующих их устойчивость к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры) с учетом уровня устойчивости их родительских форм.

Показана доля влияния родительских компонентов на устойчивость к высокой и низкой температурам у гибридов F_1, а также характер наследования отдельных маркерных признаков, их значимость и ценность для практической селекции томата.

Выявлены особенности трансгрессивной изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2 по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок», показана возможность раннего прогнозирования эффективности отборов устойчивых трансгрессивных рекомбинантов в F_2 и селекционная ценность гибридных потомств в динамике поколений F_3 и F_4, полученных из устойчивых рекомбинантов.

Научно обоснована значимость комбинированного использования методов пыльцевой и традиционной классической селекции, позволяющая комплексно подходить к изучению экспериментального материала, наиболее полно раскрывая его генетический потенциал. Показано, что поэтапное чередование спорофитно–гаметофитных отборов на фоне высоких температур (43ºС-спорофит и 45ºС-гаметофит) повышает эффективность селекционного процесса, позволяя интенсифицировать процесс отбора новых форм томата с более коротким периодом вегетации, удачно сочетающих высокую продуктивность и качество плодов с устойчивостью к высоким температурам.

Созданы новые сорта (11) и гибриды F_1 (2) томата, различающиеся по типу роста и архитектонике растений, форме, цвету, массе плода, типу кисти и плодоножки с разным сочетанием маркерных признаков, предназначенных для потребления в свежем виде и промышленной переработки, а также выращивания в открытом и защищенном грунте.

Практическая значимость проведенных исследований.

Показано, что потенциал коллекции мутантных форм томата Института генетики, физиологии и защиты растений, представляет большой интерес для селекции в качестве источников новой зародышевой плазмы по комплексу хозяйственно-ценных признаков: 1) устойчивость к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры,

засуха); 2) тип роста; 3) декоративность; 4) раннеспелость; 5) окраска, форма, лежкость плодов; 6) стерильность; 7) ограниченное формирование боковых побегов (пасынков), длина междоузлий; 8) продуктивность и устойчивость к болезням и другие.

На основе различных геноисточников с использованием знаний о закономерностях изменчивости и наследования ряда селекционно–ценных признаков получены гибридные популяции (более 140) с широким спектром изменчивости по комплексу признаков, с одновременным учетом степени их устойчивости к высоким, низким температурам и засухе. Созданы перспективные генетически разнообразные селекционные линии томата (более 150), отличающиеся уровнем и типами устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды, обладающие комплексом хозяйственно-ценных признаков: раннеспелость в сочетании с высокой продуктивностью и дружной отдачей урожая, высокой завязываемостью плодов при высокотемпературных режимах с хорошим качеством плодов, устойчивых к наиболее распространенным заболеваниям культуры.

Созданы новые сорта и гибриды F_1 томата, предназначенные для выращивания в открытом и защищенном грунте, различающиеся по типу роста и архитектонике растений, форме, цвету и массе плода, с разным сочетанием мутантных маркерных признаков:

– скороспелые и среднеспелые сорта салатного типа для свежего потребления и переработки: ***Stefani, Miloranj, Makrista, Vivat, Matriona, Ilica, Dimetra, Petramak;***

– мелкоплодные скороспелые сорта, декоративного типа – ***Prichindel, Cireașca***, для выращивания по уплотненной схеме на террасах и в горшках на балконах и лоджиях;

– гетерозисные гибриды – ***Ingstar, Rozamak,*** для выращивания в пленочных и остекленных теплицах по интенсивным технологиям.

Все представленные сорта районированы и включены в Каталог сортов растений Республики Молдова, а гибриды F_1 под регистрационными номерами: 0845035 и 0845036 от 18.02.2022, проходят Государственное испытание.

Теоретическая значимость результатов исследований.

Разработан новый подход определения адаптивного потенциала генотипов томата к высокотемпературному стрессу с использованием жестких температурных режимов: 38˚С; 45˚С; 48˚С и временных экспозиций разной длительности – 3, 5 и 7 часов действия на пыльцу. Рекомендуется для широкого использования в селекционных программах при отборах на начальных этапах.

Показано, что пыльца генотипов томата способна выдержать действие низкой температуры (+6˚С) длительное время (60 суток), что позволяет выявить генетическую обусловленность устойчивости к данному стресс-фактору по изменчивости показателей

двух признаков мужского гаметофита жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевых трубок. Наиболее информативным критерием, позволяющим четко дифференцировать генотипы по реакции их пыльцы, как на действие высокотемпературных режимов, так и низкотемпературного фактора, является «устойчивость по длине пыльцевой трубки».

Показано, что стабильная передача признаков жаро- и холодостойкость пыльцы к гибридному потомству F_1, обеспечивается за счет материнских форм (А) и их взаимодействия с отцовскими формами (А х В). Выявленный характер наследуемости признаков устойчивости к стрессовым абиотическим факторам может быть предпосылкой для рационального планирования при подборе родительских пар для скрещивания и ориентировочного прогнозирования эффективности селекции.

Разработан метод отбора устойчивых к высокой температуре трансгрессивных рекомбинантов, из расщепляющихся гибридных популяций F_2 по комплексу признаков мужского гаметофита (пыльцы), который позволяет начать отборы на ранних этапах, способствуя интенсификации селекционного процесса.

Кластеризация генотипов, по результатам изучения характера проявления и степени выраженности признаков, контролируемых мутантными генами *ls* (*lateral suppresser*) и *br* (*brachytic*) в расщепляющихся популяциях F_2, показала, что два гена *ls* и *br* оказывают более сильное отрицательное влияние на характер проявления признаков репродуктивной системы, чем один ген *ls.* Установлено, что чем меньше образуется боковых побегов и короче междоузлия на растении, тем больше морфологических нарушений в строении цветка и мельче плоды. Это указывает на множественный плейотропный эффект от влияния генов *ls* и *br* в силу их недостаточной окультуренности. Также отрицательные эффекты могут быть детерминированы их сцепленностью с другими генами, усиливающих характер проявления мутантных признаков.

Основные научные положения, выносимые на защиту:

- Создание и оптимизация искусственно смоделированных 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).
- Особенности проявления и изменчивость признаков мужского гаметофита (пыльцы) и ряда признаков репродуктивной системы (тип соцветия, число

цветков, количество плодов на соцветии, средняя масса, товарность плода, общая урожайность) у одномаркерных и многомаркерных мутантных форм, в зависимости от генотипа и условий среды

- Закономерности наследования устойчивости к стрессовым абиотическим факторам по признакам мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, устойчивость к высоко- и низкотемпературным стресс-факторам по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок) в F_1 и анализ расщепляющихся потомств гибридных поколений F_2, F_3 и т.д.
- Теоретическое обоснование подбора исходных родительских пар в многокомпонентных скрещиваниях для получения устойчивых к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры) гибридных потомств томата по признакам мужского гаметофита: устойчивость по пыльце, длине пыльцевых трубок, морфологическим и цитохимическим признакам ядер вегетативных (V) и генеративных (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 F_1 и линии томата, в том числе многомаркерные.

Внедрение научных результатов: Созданный исходный материал, сорта и гибриды F_1, 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 Республики Молдова.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на различных Международных и национальных научных конференциях, выставках и семинарах по генетике, физиологии, селекции и семеноводству, технологии выращивания овощных культур: *XIII Meeting of the „EUCARPIA Tomato Working Group”,* Jerusalem, 19-23 January, 1997; Conf. șt. naț. *„Tehnologii avansate în pragul secolului XXI”*, Chişinău, 5 octombrie, 2000; Conf. naț. „*Probleme actuale ale geneticii, biotehnologii şi amiliorării”,* Chişinău, 20-21 octombrie, 2005; Межд. науч. конф. *„Инновационные технологии в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур”,* ВНИИССОК, Москва, 7-8 августа, 2006; Conf. șt. intern. *„Agricultura durabilă, inclusiv ecologică – realizări, probleme, perspective”,*

Bălţi, 21-22 iunie 2007; Conf. intern. *„Transfer de inovaţii în activităţile agricole în contextul Schimbării climei şi dezvoltării durabile”,* Chişinău, 11-12 noiembrie, 2009; II Межд. науч. конф. *„Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур. Традиции и перспективы”,* Москва, 2-4 августа, 2010; Межд. науч-практ. конф. посвященная 125-летию Н.И. Вавилова. *„Овощеводство будущего”,* Москва, 2012; XVIII Meeting of the EUKARPIA *„Meeting on Genetics and Breeding on Tomato”,* Vegetable Section, Avignon, 22nd – 25th april, 2014; XI Межд. симпозиум *„Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования”,* Пущино, 15-19 июня 2015; Межд. науч-практ. конф. *"Селекция и семеноводство овощных культур",* посвящённая 95-летию ВНИИССОК, *Москва*, 2015; Xth Inter. *„Congress of Geneticists and Breeders”,* Chisinau, 28 junie - 1 julie 2015); Conf. Intern. dedicated to the 70th anniversary of foundation of first research institutes of the ASM and the 55th inauguration of the Academy of Sciences of Moldova. *„Connections between universities Academia and business community”,* Chisinau, (March 25) 2016; Simp. șt. național. *„Biotehnologii avansate — realizări şi perspective”,* ediţia IV-a consocrat aniversării a 70 de ani de la crearea primelor instituţii de cercetare ale Academiei de Ştiinţe a Moldovei şi a 55-a de la inagurarea şi fondarea AŞM, Chişinău, 3-4 octombrie, 2016; III *Міжнародна науково-практ. конференція, присвячена 15-річчю створення VIECP.* Киев, (7 червня) 2017; Simp. șt. int. *„Horticultura modernă – realizări și perspective”,* dedicat aniversării a 85 de ani de la fondarea Universității Agrare de Stat din Moldova. Chișinău, (14 septembrie) 2018; Межд. науч-практ. конф. *«Вклад агрофизики в решение фундаментальных задач сельскохозяйственной науки»,* АФИ, Санкт-Петербург, 2019; Simpozionul șt. intern. (Ediția a V-a) *«Biotehnologii avansate – realizări și perspective»* Chișinău, 21-22 octombrie, 2019; XIth International *Congress of Genetics and Breeders from the Republic of Moldova.* Chisinau, 15-16 iunie, 2021; Conf. șt. intern. ediția a VII-a *„Genetica, Fiziologia și Ameliorarea Plantelor”* Chișinău, 4-5 octombrie, 2021. Conf. șt. naț. cu part. inter. *„Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, problem, perspective”* Bălți, 20-21 mai, 2022.

Международные выставки по современным технологиям и инновациям в Румынии (Cluj-Napoca, Iași, Timișioara, Ploiești) и Молдове (Ungeni, Chișinău), на ученом совете и методических комиссиях Института генетики, физиологии и защиты растений.

Исследования проводились в рамках нескольких институциональных проектов: **2001-2005 01.14.06F.** „Studierea rezistenței gametofitului mascul al plantelor cultivate la temperaturi stresante și salinizare, elaborarea unor tehnologii noi de obținerea a genotipurilor rezistente”; **2006-2010 06.407.009A.** ”Evaluarea de noi principii și tehnologii ameliorative, crearea de soiuri și hibrizi de plante cerealiere, leguminoase, legumicole și aromatice cu potențial

înalt de productivitate, rezistență ecologică și calitate sporită"; **2011-2014 11.817.04.08A.** „Conservarea *in situ* și *ex situ* a agrobiodiversității vegetale, managementul și utilizarea durabilă a resurselor genetice vegetale pentru alimentație și agricultură în Republica Moldova"; **2015-2020 15.817.05.15A.** „Elaborarea și managementul Sistemului național de conservare a agrobiodiversității vegetale pentru agricultură și securitatea alimentară a Republicii Moldova"; **2020-2023 20.80009.5107.11 "**Conservarea *ex situ* de lungă durată a resurselor genetice vegetale în Banca de gene cu utilizarea metodelor biologiei moleculare în testarea stării de sănătate a germoplasmei vegetale".

Публикации по теме диссертации. Основные результаты, опубликованы в 172 научных работах включая: 3 монографии, 7 статей в международных рецензируемых журналах, 17 в журналах, включенных в Государственный реестр, 75 в международных и национальных научных сборниках, 60 тезисов, 10 патентов и 11 авторских свидетельств на сорта томата.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Диссертация включает введение, 6 глав, основные выводы, рекомендации для науки и практики, библиография (437 источников), 10 приложений. Экспериментальная (базовая) часть состоит из 256 страниц, 49 таблиц и 44 рисунков.

Ключевые слова: томат, генофонд, селекция, устойчивость, мужской гаметофит (пыльца), стрессовые абиотические факторы, изменчивость, наследование, мутантные гены, маркерные признаки, гетерозис, линии, сорта.

В **введении** приводится обоснование выбранного направления исследований, изложена цель и подробно представлены задачи, показана научная и практическая новизна, полученных результатов и их практическая значимость.

В главе 1 **«Аналитический обзор литературы по теме диссертации»,** приводится глубокий анализ результатов зарубежных и отечественных исследований по теме диссертации, из которой следует, что проблема селекции томата на экологическую пластичность, остается одной из основных направлений фундаментальных и прикладных исследований. Выявлен всевозрастающий интерес к созданию сортов и гибридов, сочетающих в генотипе признаки скороспелости, урожайности, качества плодов и устойчивости к основным стрессам. Неуклонно возрастает интерес к поиску, идентификации и созданию новых генетических источников, пополнение ими генофондов, которые позволят решать многие вопросы практической селекции томата. Отмечен интерес в плане комплексного подхода к

исследованиям с применением современных методов, позволяющих вывести селекцию томата на качественно новый уровень по созданию сортов и гетерозисных гибридов томата с заданным комплексом признаков. Все это подтверждает актуальность и научную обоснованность выбранного нами направления исследований.

Глава 2. **«Материалы и методы исследований»,** включает место, условия и экспериментальный материал для проведения исследований. Подробно представлены и описаны методы, использованные в процессе проведения опытов на разных стадиях онтогенеза растений, обработки, анализа и систематизации экспериментальных данных.

В главе 3 **«Отбор устойчивых к стрессовым температурам генотипов томата по микрогаметофиту»** отражены результаты скрининга обширного коллекционного материала на устойчивость к высоко- и низкотемпературным стрессам на одной из наиболее уязвимых стадий онтогенеза – зрелый мужской гаметофит (пыльца). Выявлена генотипоспецифическая индивидуальная реакция пыльцы каждого генотипа к отдельно взятому фактору, что позволило классифицировать их на соответствующие типу и уровню устойчивости группы, для последующего использования в селекционных программах в качестве доноров устойчивости. Представлены результаты изучения адаптивного потенциала генотипов томата на высокотемпературных фонах разной степени жесткости и продолжительности действия. Показана возможность хранения пыльцы при низкой температуре, длительное время, что может эффективно использоваться для отбора устойчивых генотипов, а также в семеноводстве гетерозисных гибридов томата и при гибридизации в обычной селекции.

В главе 4 **«Генетический потенциал мутантных форм томата как источник новой зародышевой плазмы по основным селекционно-ценным признакам»** показаны результаты всестороннего изучения по характеру проявления и степени фенотипической выраженности мутантных маркерных признаков, контролируемых мутантными генами на разных стадиях онтогенеза – *сеянцы, рост, цветение, плод, семена.* Впервые проведена, и представлены результаты оценки мутантного генофонда томата (125 форм) на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам – высокая, низкая температуры, засуха с использованием комплекса признаков мужского гаметофита (пыльцы). Выделены мутантные формы с генетически детерминированной устойчивостью к одному, двум или сочетающие устойчивость ко всем стрессовым факторам. Показано, что устойчивость к

трем разным стрессовым абиотически факторам детерминируется разными генетическими системами. Выявлена высокая разнородность по морфо-биологическим и хозяйственно-ценным признакам: тип роста и архитектоника растений; декоративность (карликовые и штамбовые формы); окраска, форма, размер и качество плодов; раннеспелость; стерильность; ограниченное формирование боковых побегов (пасынков); длина междоузлий; продуктивность и устойчивость к наиболее распространенным болезням и другие. Показано, что генетический потенциал мутантных форм томата является одним из источников новой зародышевой плазмы детерминирующий широкий спектр жизненных форм с разным типом роста, структурой репродуктивной системы, высоко разнородной по признакам плода: окраске, форме, размерам, камерности, вкусовым и товарным качествам и срокам созревания, который может активно использоваться для решения теоретических и практических задач селекции, и служить инструментом (объектом) для проведения фундаментальных генетических, физиологических и биохимических исследований.

В главе 5 **«Гаметные технологии и их использование в селекционно-генетических исследованиях томата»** представлены результаты изучения особенностей изменчивости, наследования и наследуемости биологических, хозяйственно-ценных признаков в зависимости от особенностей генотипа и действия стрессовых абиотических факторов. Приводятся результаты изучения и анализа морфологических и цитохимических параметров (диаметр, периметр, площадь, плотность хроматина и содержание ДНК) в ядрах вегетативных и генеративных клеток пыльцы у гибридов F_1 и их родительских форм и характер их изменчивости под влиянием высоко- и низкотемпературных факторов. Показаны особенности наследования гибридами F_1 устойчивости по признакам пыльцы в зависимости от уровня устойчивости родительских компонентов к факторам отбора. Отражены результаты исследований роли трансгрессий в селекции и возможность раннего прогнозирования эффективности отборов устойчивых трансгрессивных рекомбинантов в F_2 по комплексу признаков пыльцы. Показано, что использование комбинированных отборов по спорофиту и гаметофиту на ранних этапах селекции (F_1-F_3) приводит к получению более устойчивых к высоким температурам потомств. Сочетание гаметофитных отборов с традиционными методами, эффективно и по ряду других хозяйственно-ценных признаков: продолжительность вегетационного периода; высота закладки первого соцветия; завязываемость плодов и в целом, общая урожайность. Приводится характеристика новых линий и сортов томата с оригинальным сочетанием морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков, способных в

неблагоприятных условиях внешней среды реализовать генетически заложенный потенциал продуктивности.

В главе 6 **«Селекция на гетерозис – создание исходного материала томата»** приводятся результаты изучения и анализа популяций гибридных комбинаций, полученных с использование в скрещиваниях генотипов, носителей мутантных маркерных генов, отвечающих за тип роста и архитектонику растения (*d, dd, dmp, dmd, ssp, sp, sp*$^{+}$, *sp*$^{\pm}$*)*, число боковых побегов (*ls*), степень их разветвления (*atn, bu, br, cg, bip*), контролирующих стерильность (*ex, ex-2, ps, ps-2, sl*), качество плодов (*rin, nor, alc*) и целый ряд других признаков. Показаны особенности наследования продолжительности вегетационного периода и признаков продуктивности гибридами F_1 от скрещивания форм, носителей генов *rin* и *nor*. Представлены результаты анализа расщепляющихся межлинейных, мутантно-линейных, мутантно-сортовых популяций F_2 по характеру проявления признаков, контролируемых мутантными генами *ls* и *br* и признаков стерильности, контролируемых генами *ex, ex-2, ps, ps-2*. Приводятся результаты всестороннего изучения полученных, комплексных геноносителей важных для селекции признаков: низкая побегообразующая способность; короткие междоузлия; разные типы стерильности; опылителей с высокой пыльцевой продуктивностью в сочетании с морфо-биологическими и хозяйственно-ценными признаками; устойчивых к абиотическим стресс-факторам; с высокой продуктивностью.

Новое научное направление исследований, выдвигаемое для защиты:

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

Основные выводы и **рекомендации,** констатируют результаты собственных исследований, аргументируя и подтверждая их теоретическую ценность и практическую значимость. **Библиография** включает 437 источников литературы по теме диссертации, включая наиболее важные научные работы автора (45).

Научное направление. ***Генетические ресурсы в селекции растений***

1. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Томат – растение пластичное, с широкой нормой реакции на факторы внешней среды. Характеризуется наличием 24 хромосом в соматических клетках. Экологии томата посвящено много научных работ, но большая часть их направлена на изучение вегетативного развития и оптимизации фотосинтетической деятельности. Между тем для получения высоких урожаев культуры необходимо создание благоприятных условий для прохождения всех стадий развития, ответственных за это. В первую очередь необходимо учитывать то, что чувствительность генеративной сферы растения к неблагоприятным условиям среды выше, чем вегетативной, а температурные интервалы, благоприятные для развития репродуктивных органов уже, чем для вегетативных. Цветок томата наиболее подвержен внешним воздействиям в периоды за 5-7 дней до распускания и 3-4 дня после, что соответствует VIII – X этапам органогенеза [108, 177]. Поэтому знание реакции различных генотипов на изменение условий среды на данных этапах является важным моментом в селекции томата как открытого, так и защищенного грунта.

1.1. Происхождение, краткая характеристика и классификация томата

Происхождение. Вопросам происхождения, распространения и классификации томата, а также его генетико-биологическим особенностям, посвящено большое количество монографий [14, 21, 48, 77], и огромное количество публикаций в мировой научной литературе. Исследованиями разных авторов показано, что родиной культурного томата являются Галапагосские острова и тихоокеанское побережье Южной Америки, захватывающая территории Перу, Боливии, Эквадора и Чили [244, 351].

Относительно родоначальной формы культурного томата, существуют различные предположения. Одни авторы (Muller, Luckwill, Jenkins, Брежнев и др.) считают, что это Lycopersicum *esculentum* var. *cerasiforme* (вишневидный томат), тогда как другие (Lehmann, Becker-Dillinger) рассматривают L. *pimpinellifolium* (смородиновидный томат) [цитируется по 77]. Весьма противоречивы мнения авторов и в отношении путей происхождения крупноплодных томатов [244, 351]. Одни в качестве возможного варианта образования крупного плода у томатов рассматривают фасциацию, которая возникла как мутантный признак в процессе эволюции культуры, тогда как другие считают, что гладкие крупноплодные томаты возникли в результате естественной гибридизации между смородиновидным (*pimpinellifolium*) и вишневидным (*cerasiforme)* томатами. Также есть

утверждение [308], что эволюция размера и формы плодов томатов выражалась в постепенном увеличении размеров и числа локул, семян, плаценты и мезокарпия, которое происходило вследствие многочисленных генных мутаций, в основном рецессивных. Это направление дало грушевидные, сливовидные, продолговатые и большое разнообразие сплющенных форм плодов томата. По мнению Д.Д. Брежнева увеличение размера плодов в процессе эволюции произошло в результате радиальной фасциации, увеличения числа и размера гнезд завязи, что в конечном итоге привело к образованию сравнительно крупных многогнездных ребристых плодов. В дальнейшем на основе этих форм, под влиянием уже искусственного отбора возникли сорта томата, плоды которых имели разную форму [48].

Экспериментально возможную роль мутаций в эволюции веса и формы плода томатов показал H.Stubbe [409]. Автор, на основе результатов собственных многолетних мутагенных обработок семян L. *esculentum* Mill и L. *esculentum* var. *pimpinellifolium*, сформулировал гипотезу о том, что эволюция томата от дикой к культурной форме происходила за счет последовательного накопления генных мутаций.

Длительное время в Европе томаты считались несъедобными и даже ядовитыми, а в каталогах большинства европейских семеноводческих фирм эта культура значилась не в разделе «овощи», а «декоративные растения». Только в конце XVIII – начале XIX в. томаты стали причислять к овощным культурам. Первоначально в Европе томаты как культурное растение стали выращивать в Испании, Португалии, Италии. В конце XIX в. их уже выращивали во многих странах не только Америки и Европы, но и Азии и Африки.

Краткая характеристика. В плодах томата содержатся углеводы, органические кислоты, минеральные соли, ароматические вещества и витамины – С, А, B_1, B_2, РР, К, I (ликопин) и β-каротин (провитамин А) и др. В зависимости от сорта и условий выращивания химический состав плодов томата колеблется в значительных пределах: сухие вещества – 4-9%, сахара – 1,5-6%, азотистые вещества – 0,5-1,5, органические кислоты – 0,3-0,8%, аскорбиновая кислота – 10-40 мг%, B_1 – 0,03 мг% - 0,09 мг%, B_2 – 0,02-0,06 мг%, каротин – 0,5-15 мг%, пектин – 0,1-0,3%, клетчатка – 0,25-0,9%, гемицеллюлоза – 0,10-0,20%. Растворимые сахара в плодах томата представлены глюкозой, фруктозой, сахарозой, раффинозой. Потребление 1-2 плодов практически полностью удовлетворяет суточную потребность человека в витаминах и минеральных веществах [21]. Томат имеет лечебные свойства и используется для очищения крови и лечения заболеваний пищеварительной системы. Особое внимание ученых привлекают ликопин (витамин I) и β-каротин (провитамин А). Это органические соединения, которые обладают антиоксидантными свойствами [240, 298]. Одновременно авторами в плодах

томата обнаружено наличие витамина U (S-метилметионина) – противоязвенного фактора, который оказывает антигистаминное действие, благодаря чему уменьшает симптомы пищевой аллергии, поллиноза, бронхиальной астмы. Все это подчеркивает ценность томатов в питательном и вкусовом отношениях.

Производство томата имеет большое экономическое значение, так как это одна из наиболее высокодоходных культур, которая определяет рентабельность отрасли в целом, в связи, с чем в настоящее время это самая распространенная овощная культура. По данным ФАОСТАТ [305], томат занимает в мире около 5,0 млн. га (4,867 млн. га) при средней урожайности около 200 ц/га. Томат широко применяется в качестве модельного объекта в различных фундаментальных, а также прикладных исследованиях, например, при получении гаплоидных и трансгенных растений, основанных на использовании метода культуры клеток и тканей *in vitro* [293].

Широкое распространение томата, и большой удельный вес в структуре валового производства овощей во многих странах мира объясняется высокой экологической пластичностью, то есть способностью расти и плодоносить в различных климатических зонах, высокой урожайностью, многоцелевым использованием плодов, высокой биологической ценностью плодов и быстрой механизацией основных процессов при её возделывании. Это стало возможным также и, благодаря большой селекционной работе ученых всего мира, которые создали огромное сортовое разнообразие, которое удовлетворяет требования сельскохозяйственного и промышленного производства.

Краткая классификация. Систематика рода *Lycopersicon* Tourn имеет длинную и долгую историю и весьма неоднозначна. Со времен появления томата и по настоящее время систематики не имеют единого мнения по отношению данной культуры к определенному роду (*Lycopersicon* или *Solanum*). Они описывались многими ботаниками на протяжении длительного времени, то их возводили до ранга отдельного рода *Lycopersicon*, то снова подчиняли в качестве вида роду *Solanum.* Как известно, растения *Lycopersicon* и *Solanum* обладая многими общими признаками, имеют существенные различия. Например, для рода *Lycopersicon* в строении цветка характерна рассеченная чашечка, глубоко надрезанный венчик, многочисленные тычинки и пыльники. Именно по этим признакам его можно отличить от *Solanum*. Это отличие в строении венчика томатов явилось веским основанием для Турнефора [1694] при выделении их из рода *Solanum* в особый род *Lycopersicon* в которую входили 9 видов, 7 из которых были различными сортами L. *esculentum* Mill. Однако, несмотря на это, принципы, положенные автором в основу классификации, были для того времени впервые научно-обоснованными.

Позднее в систематику рода *Lycopersicon* различные изменения и добавления вносили: Хейхер, [1711]; Кнаут, [1716]; Рупий, [1718]; Бургаев, [1727]; Linnei, [1751, 1762]; Miller [1768]; Dunal, [1813]; Riley, [1925]; Даскалов, Попова, [1941]; Luckwill, [1943]; Lehmann, [1953]. Rick [1951, 1963], Брежнев [1964] и др. [цит. по Жученко – 77].

Классификация рода *Lycopersicon* американского профессора C.M. Rick [1963], считалась наиболее полной. С учетом классификаций предложенных другими авторами и основываясь на своих исследованиях он описал девять видов: – L. *cheesmanii;* L. *chilense;* L. *chmielewskii;* L. *esculentum*; L. *hirsutum*; L. *parviflorum;* L. *pennellii;* L. *peruvianum;* L. *pimpinellifolium.* Эта систематика была принята в англо-американских государствах и долгие годы, а в некоторых странах и до сих пор придерживаются её.

В странах бывшего СССР, и в отдельных странах Европы того времени (Болгария, Венгрия, Чехословакия и др.), пользовались классификацией профессора Брежнева [1964]. В некоторых научных учреждениях России по настоящее время предпочтение отдается данной классификации, согласно которой род *Lycopersicon* Tourn. делится на 3 вида: 1) L. *peruvianum* BREZHEV, 2) L. *hirsutum* Humb. et Bonp., 3) L. *esculentum* Mill. В пределах каждого вида выделяются разновидности, как формы существования вида, которые отличаются друг от друга выраженными морфо-биологическими признаками. По мнению автора, в процессе эволюции рода *Lycopersicon* из общего предка выделились две филогенетические ветви, в одной из которых обособились растения со съедобными плодами, содержащими ликопин, а в другой, растения с несъедобными плодами, в составе каротиноидов которых ликопин отсутствует. К первой ветви автор относит вид L. *esculentum* Mill. с множеством разновидностей, а ко второй – виды L. *peruvianum* Brezh., L. *hirsutum* Humb. et Bonpl. и их разновидности. Автор подчеркивает, что красноплодные и зеленоплодные томаты в значительной степени отличаются по своим морфологическим, физиологическим, биохимическим и биологическим свойствам.

Весьма противоречивы в течение последних 200 лет мнения исследователей о таксономическом положении отдельных видов и разновидностей, относительно их классификации внутри рода *Lycopersicon*. Эти противоречия порой касаются и самого рода *Lycopersicon* [25, 44]. Американское общество таксономистов растений, на основе филогенетического подхода, опубликовало таксономическую монографию [367], где основной акцент ставится на разделение сложных комплексных видов на несколько самостоятельных подвидов, что увеличило их до 17. Однако, эта классификация тоже не получила широкого признания в научном сообществе, так как не отражает всю полноту видовых особенностей рода *Lycopersicon* Tourn.

Согласно современной таксономической системе классификации цветковых растений, разработанной «Группой филогении покрытосеменных» (*Angiosperm Phylogeny Group*) [228], томат относят к роду Паслён (*Solanum*), и классифицируют как – *Solanum lycopersicum* L. Авторы придерживаются филогенетического подхода, считая род *Licopersicon* – парафилетическим. В связи, с чем одни и те же растения имеют синонимичные названия (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Таксономические группы томата и синонимичные их названия

Русское название	**Традиционная классификация**	**Классификация APG II**
Томат обыкновенный	*Lycopersicon esculentum*	*Solanum lycopersicum*
Томат перуанский	*Lycopersicon peruvianum*	*Solanum peruvianum*
Томат смородиновидный	*Lycopersicon esculentum ssp. pimpinellifolium*	*Solanum pimpinellifolium*

На практике, многие ученые продолжают пользоваться традиционными названиями, тогда как в строго научной литературе чаще употребляется вариант классификации APG. Основой современных таксономических исследований является использование не только классических методов систематики, но и применение новых: генетических, цитологических, биохимических, математических и других методов, нацеленных на сотрудничество таксономистов с исследователями, занимающихся иммунологией, сравнительной физиологией, экологией, генетикой, биохимией, цитологией и др.

Особое внимание уделяется поиску и изучению новых видов и разновидностей, спонтанно появляющихся в разных географических зонах, а также изучению индивидуальной и экологической изменчивости каждого из видов рода, особенно в направлении механизмов репродуктивной изоляции отдельных биологических видов, популяционного анализа индивидуальной изменчивости. Какие бы исследования не проводились, создать «окончательную классификацию» всегда будет проблематично, но очень важно выделить в роде экономически ценные формы, которые могут явиться источниками новой зародышевой плазмы при селекции морфобиологических и хозяйственно-ценных признаков.

1.2. Рост и развитие растений томата в зависимости от условий выращивания

Создаваемые селекционерами сорта и гетерозисные гибриды томата должны быть универсальными, то есть способными формировать высокий урожай в различных условиях выращивания, быть устойчивыми к комплексу наиболее распространенных заболеваний, к абиотическим стрессам, производить достаточное количество высококачественной пыльцы в неблагоприятных температурных условиях и при их резких колебаниях [21]. Создать сорта с комплексом таких характеристик весьма сложный процесс без знаний и учета влияния факторов внешней среды на разных этапах онтогенеза растений [14].

Наиболее лимитирующими на всех фазах жизненного цикла растения являются температурные и другие антропогенные факторы [317, 426]. Особенно губительно влияние этих факторов на такие этапы как: споро- и гаметогенез, а также на прорастание и рост пыльцевых трубок [31, 231, 263, 366, 370]. Обычно высокие температуры ускоряют, а низкие, наоборот, замедляют эти процессы [100]. Имеются данные относительно того, что термоадаптивные реакции активно вегетирующих растений находятся под контролем транскрипционно-трансляционной системы [227, 273, 287, 324]. Предполагается, что в основе такого контроля лежат наследственные факторы ядра, и возможно цитоплазмы, а генетически обусловленные ресурсы растений к термическому закаливанию реализуются, прежде всего, через механизм индуцированного синтеза белка [336]. Например, стрессовые температуры могут резко изменить структуру нуклеиновых кислот и белков [257, 303, 364, 424, 425], которые в свою очередь обеспечивают специфичность ответной реакции растений на стрессовые температурные факторы. Работами некоторых авторов показано, что многие растения могут выдерживать давление стрессов, но, тем не менее, им требуется достаточно времени, чтобы противостоять и адаптироваться к ним [407]. В некоторых случаях высокий уровень повреждающего действия того или иного стрессового фактора вызывает изменения в транскрипции, которые выражаются в изменении выработки фитогормонов (этилен, гиббереллины, ауксин и др.), участвующих в определенных реакциях на холодовой стресс [325]. В ответ на высокую температуру активируются абсцизовая, салициловая кислота, а также этилен [320]. Конечные транскрипционные реакции на низкую и высокую температуры совершенно разные [239] так как на противодействие к ним включаются различные механизмы биофизических и гормональных сигналов, интегрированных в специфические реакции на конкретный стресс-фактор или комбинацию стрессов [219, 388].

Действие температуры на наследственную основу растения через изменение частоты и спектра рекомбинаций в мейозе создает предпосылки для генетической адаптации

растений к низким и высоким температурам [65]. Известно, что на этапах репродуктивного развития происходит значительная элиминация гамет и зигот. Этапы максимальной элиминации рекомбинантов у томата это: начало формирования мужского и женского гаметофитов, зрелая двуядерная пыльца, этап оплодотворения, эмбриогенез, прорастание семени [114, 287, 366]. Одновременно установлено, что существует возможность уменьшения процессов элиминации на всех этапах и расширение спектра генетической изменчивости в расщепляющихся поколениях за счет уменьшения степени конкуренции между ними путем нанесения ограниченного количества пыльцы [199]. Повышения жизнеспособности гамет и зигот с использованием БАВ [384, 100], а также культуры *in vitro,* которая используется в различных биотехнологических целях, в том числе для получения безвирусного материала [1, 50, 282]. Наряду с перестройкой генетической системы, отмечается и явление фенотипической адаптации в онтогенезе в пределах нормы реакции генотипа [22, 60, 130, 284, 415].

Проблема адаптации томата к высоко- и низкотемпературным стрессам является весьма важной и актуальной, на это указывает и тот факт, что всего лишь менее процента мировой коллекции сортов томатов и родственных им видов и разновидностей, имеют высокий уровень устойчивости, и способны образовывать плоды в условиях отличных от оптимальных [79]. Отсутствие устойчивости к высокотемпературным режимам является одной из главных причин потери плодов в результате осыпания цветков [40, 143, 267, 299, 300, 422]. Аналогичные результаты получены и на других культурах [343, 414].

Оптимальная температура для роста и развития растений томата, а также цветения и образования плодов +20-25°С днем и +15-18°С ночью. При температуре 26-30°С ассимиляции и другие процессы жизнедеятельности ослабевают. Температурные режимы 30°С и выше в сочетании с высокой влажностью значительно замедляют фотосинтез [207], приводят к нарушению мейоза [41], а также к потере жизнеспособности пыльцы или снижению способности пыльцевых зерен к прорастанию и росту пыльцевых трубок [196], и как результат, отсутствие оплодотворения и образование партенокарпических плодов [195].

Полная стерильность пыльцы томатов отмечена [223, 224, 251, 49] на фоне температурных показателей 33-45°С. Стерилизация пыльцы может происходить на разных стадиях её развития: от профазы мейоза до стадии зрелых микроспор. Нарушения в мейозе у гибридов приводят к образованию стерильной или слабофертильной пыльцы, жизнеспособность которой не превышает 5%. В зависимости от действия каких-то определенных факторов, можно учесть и определить аномалии пыльцы, вызванные внешними условиями, свойственные особенностям генотипа [247, 267]. Благодаря именно

сортоспецифическим реакциям пыльцевых зерен на воздействие факторов внешней среды, и проявляются биологические особенности его репродуктивной системы [12, 144].

Отрицательно влияют на рост и развитие растений томата, и низкие температуры. Например, температура +10-13°С в рассадный период приводит к снижению высоты закладки первого соцветия, увеличивается число цветков на первом и втором соцветиях, меняется форма и число разветвлений соцветия, оно становится тонким и ломким [41]. Низкие температуры могут привести к стерилизации пыльцы, вызывая нарушение метаболизма сахара в тапетуме [311], что в конечном итоге приводит к прекращению накопления крахмала (т.е. запасов энергии) в пыльцевых зернах [312, 358]. Взрослые растения при температуре ниже +12-15°С перестают цвести, а при температуре ниже +8-10°С останавливаются в росте. Вместе с тем растения томата могут выдерживать температуру +10-12°С в течение длительного времени (до 30 дней), но при этом корневая система не поглощает элементы питания в следствие чего происходит задержка роста, нарушение формирования генеративных органов и их функциональности [178]. Образовавшиеся плоды мелкие, деформированные с нарушениями окраски, без семян [147]. Одновременно это приводит и к снижению устойчивости растений к грибным и бактериальным болезням [5, 23 112]. Снижение температуры ниже −1°С приводит к гибели растений томата [18].

Отклонение температурных режимов от оптимальных губительно на всех этапах онтогенеза, так как обеспеченность питательными веществами определяет интенсивность роста и развития растений. Томаты могут расти на самых разнообразных почвах, но лучше при pH от 5,5 до 6,5. Однако, наиболее высокие урожаи, связанные с плодообразованием, отмечены на рыхлых почвах, с достаточным количеством питательных веществ в легко усвояемой растениями форме. Также показано, что с повышением температуры почвы количество поглощаемых растением веществ увеличивается. Например, при температуре выше +25°С фосфор усваивается хуже, а азот и калий – лучше [43]. Недостаток фосфора приводит к образованию мелких пустотелых плодов, особенно у форм томата с наличием зеленого плода у основания [147], но нарушения имеют место и при его избытке.

Наиболее сильное негативное влияние на рост и развитие растений отмечается при избытке азота, который выражается в нарушении морфологических признаков – стебли и листья становятся толстыми, ребристыми, сильно гофрированными. Репродуктивная система теряет свои функции – соцветия ветвятся, цветки деформируются и срастаются, пыльца становится стерильной. В некоторых случаях отмечается полная потеря урожая, а если и удается получить единичные плоды, это пуфики (мелкие бессемянные,

деформирование пустотелые плоды) [147]. Снижается устойчивость растений к болезням и к абиотическим стрессам, в частности к холоду.

Хорошая усвояемость калия оказывает большое влияние на водный, белковый и углеводный обмены, обеспечивая функционирование практически всех жизненных процессов, протекающих в растениях томата. Немаловажное значение на протяжении всего вегетационного периода следует уделять и роли микроэлементов. Для полноценного их усвоения и нормального роста, и развития растений, сумма активных температур (>10-16°С) должна составлять 1800-2000°С [44].

Таким образом, устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, в частности к температурным стрессам, должна стоять в основе селекционных программ, нацеленных на создание новых сортов и гибридов томата. Изучение характера проявления признаков, позволяющих контролировать продукционный процесс на наиболее уязвимых этапах развития растений, позволит определить их репродуктивный потенциал и выделить наиболее ценные генотипы [79]. Микро- и гаметогенез в этом плане могут рассматриваться как объект для оценки статуса адаптации генотипа к условиям среды [252], так как качество пыльцевых зерен является одним из важных показателей репродуктивной способности растений [313, 323] и определяющим моментом в формировании количества полноценных высококачественных семян. В связи с этим пыльцевой анализ по характерным морфологическим особенностям, её фертильности и жизнеспособности имеет ключевое значение при изучении сортоспецифической реакции пыльцы на различные биотические, абиотические и антропогенные факторы.

1.3. Репродуктивный потенциал растений томата по морфобиологическим особенностям пыльцевых зерен

Пыльцевое зерно – это мужской гаметофит растения. Зрелое пыльцевое зерно имеет две клетки: генеративную, которая должна поделиться после прорастания на рыльце пестика цветка, образуя две клетки – спермии, другая – вегетативная клетка, которая предназначена для осуществления регуляторных функций. Процесс спермиогенеза протекает в пыльцевой трубке.

Пыльца формируется внутри пыльника и может значительно варьировать по форме зерен, которая определяется числом и расположением проростковых пор: у крупных и шарообразных зерен – от нуля до множества апертур, удлиненных две, треугольных – три и т. д. [168]. Апертуры – основной морфологический признак пыльцевого зерна.

Пыльцевые зерна томатов, достаточно мелкие: диаметр их в среднем 24-25 мкм. Для *Solanum lycopersicum* L. характерно наличие трех бугорков экзины, расположенных меридиально, на одинаковых расстояниях друг от друга [59]. Другими авторами установлены сортовые различия в диаметре оси пыльцевых зерен. У разных генотипов томата они колебались: полярные 20,0-24,5 мкм; экваториальные 16,6-24,0 мкм. Пыльцевые зерна имели 3 поры, 3 борозды, и разнообразную форму: сфероидную, шаровидную, эллипсоидную, округлотреугольную с различной структурой экзины [196].

По данным многочисленных биохимических исследований, пыльца исключительно богата запасными питательными веществами – углеводами, белками, жирами, солями, органическими кислотами [30, 59, 104, 168, 311]. Особенно много в пыльце всевозможных физиологически активных веществ: витаминов, ферментов, гормонов и др. [31, 168, 213]. В пыльцевом зерне содержится около 20% белков, 37% углеводов, 4% липидов и такие витамины как: токоферол, аскорбиновая кислота, тиамин, рибофлавин, никотиновая кислота, пиридоксин, биотин, фолиевая кислота. В пыльце присутствуют 28 минеральных элементов, которые являются важными стимуляторами физиологических процессов в живом организме [31, 104, 213].

Цито- и гистохимические исследования зрелой пыльцы 70 видов покрытосеменных растений, принадлежащих к 41 семейству, показали большой размах изменчивости по содержанию физиологически активных веществ в пределах одного и того же вида и даже одного и того же пыльника, что свидетельствует о разнокачественности пыльцы. Особенно выражена гетерогенность в гибридных популяциях растений [31].

Качество пыльцевых зерен – один из важнейших факторов репродуктивной биологии [245, 323]. Действие содержащихся в пыльце запасных питательных и физиологически активных веществ на её прорастание, рост пыльцевых трубок и процессы оплодотворения, безусловно, комплексное и во взаимодействии с веществами рылец и пестиков приводит к конечному эффекту – оплодотворению и развитию завязей [59, 311]. Пыльцевое зерно, имеет всю генетическую информацию, необходимую для развития гаплоидного организма и слияния с женской гаметой. Изменение специфических морфобиологических, цитохимических свойств и биохимического состава пыльцы и рылец под воздействием температурных стрессов, отражается на нормальном прорастании пыльцы и оплодотворении [392, 402], и как следствие на реализации функционально-адаптивных процессов, обеспечивающих надежность воспроизводства популяций растений [31]. Следовательно, изучение влияния разных стрессовых факторов на качество мужского гаметофита и пыльцеобразующую способность растений, весьма важно.

На качество пыльцы влияет множество факторов – высокие, низкие температуры, засоленность почвы, поражение растений болезнями и вредителями и даже интродукция растений приводят к нарушению физиологических и биохимических процессов [312, 339]. Это в свою очередь, провоцирует аномальное развитие пыльцевых зерен, снижение её фертильности, и как следствие снижение репродуктивного потенциала, которое отражается на уровне и качестве получаемого урожая и семян [22, 304, 313, 345, 371, 384]. Одинаково губительное действие как высоких, так и низких температур на формирование мужских гамет выявлено в процессе репродуктивного развития на зерновых культурах [10, 241, 414]. Авторы отмечают высокую степень стерилизации пыльцы, плохое раскрывание пыльников, характеризующееся плотным закрытием локул, что препятствует рассеиванию пыльцы. Подобные результаты ранее были получены на рисе и томатах [343, 392]. Необходимость проведения анализа пыльцы для каждой сельскохозяйственной культуры, приобретает все большую актуальность. Это связано с вопросами адаптации генотипов, продуктивности, устойчивости к факторам среды или гибридной природой исследуемого объекта [418].

До недавнего времени пыльцевой анализ использовался, как метод определения плоидности растений при отдаленной гибридизации. В настоящее время ответная реакция пыльцы на действие неблагоприятных факторов внешней среды активно используется в практической селекции для выявления и отбора ценных, устойчивых генотипов [28, 146, 341, 354, 360, 375, 420].

Пыльца может быть использована и как инструмент для определения наиболее продуктивных цветков в соцветии [248, 309]. Есть результаты исследования особенностей прорастания пыльцы, выделенной из цветков разных частей в пределах одного соцветия в зависимости от сроков зацветания. Максимальный процент проросших пыльцевых зерен отмечен из цветков, собранных с нижней части соцветия, показатель ниже у цветков из средней части [113]. Другими исследованиями показано, что наиболее высокой пыльцевой продуктивностью, с выравненностью по размерам, форме, характеру прорастания и росту пыльцевых трубок отличалась пыльца, выделенная из цветков соцветий, расположенных на среднем ярусе вегетирующего растения. Использование этой пыльцы для опыления обеспечивает более высокое завязывание плодов и с большей осемененностью, чем растения, опыленные пыльцой, собранной с цветков соцветий нижних и верхних ярусов растений [144]. Такой пыльцевой анализ позволяет отбирать более продуктивные по пыльце цветки в пределах соцветия и соцветия в зависимости от места положения его на растении, для эффективного использования их в процессе гибридизации и, в особенности при размножении гетерозисных гибридов [150, 258].

Многие авторы отмечают высокое негативное влияние на качество пыльцы факторов антропогенного действия – применение гербицидов, засоленность почв, высокое содержание озона и углекислого газа в воздухе, уровень кислотности осадков, накопление тяжелых металлов в почве. Антропогенное загрязнение среды заметно снижает фертильность пыльцы, вызывает расширение спектра аномалий мужского гаметофита, влияет на морфологические особенности пыльцевого зерна, биохимический состав и его функциональность [39, 93, 183, 185, 231, 244, 310, 407].

Учитывая повышенную чувствительность мужских гамет к внешним факторам, пыльцевой тест стали применять при цитогенетическом мониторинге агроценоза. Метод фитоиндикации посредством учета абберантной пыльцы позволяет получать первичную информацию о степени генетической стабильности экосистемы и вида [212].

Из вышеизложенного видим, что причин образования разнокачественной пыльцы по разным характеристикам достаточно много. Знание их, и дальнейшее исследование роли генеративной сферы растений и, в особенности мужского гаметофита может быть весьма полезным при решении задач, связанных с величиной и качеством урожая, интродукции растений, а также при разработке программ селекционно-генетических исследований для получения устойчивых генотипов и выращивания их в определенных климатических и эколого-географических зонах.

1.4 Роль гаметофитного отбора в селекции растений на устойчивость к стрессогенным факторам

При рассмотрении влияния эволюционных сил, действующих в популяциях высших растений, как следует из вышеизложенного, всё большую значимость приобретает знание особенностей реакции мужского гаметофита по разным признакам на действие тех или иных факторов. Это может быть успешно использовано в качестве инструмента для выявления и отбора устойчивых генотипов на микрогаметофитном уровне, который как метод был предложен сравнительно недавно.

Пионерами работ искусственного отбора по пыльце были А.В. Алпатьев и Д.В. Тер-Аванесян, но впервые отбор на уровне мужского гаметофита теоретически был обоснован только в 1971 году [352]. В основе этого метода селекции лежит предложение, что отбор на устойчивость к конкретному экстремальному фактору, на гаплоидной фазе (популяции гамет), может обеспечить появление устойчивого спорофитного поколения. Особое значение придается именно возможностям мужского гаметофита растений,

потому, что мужские гаметы эволюционно менее защищены, чем женские, закрытые от непосредственных воздействий толстыми слоями соматических тканей. Кроме того, растения продуцируют значительно большее количество мужских гамет, но в формировании плодов участвуют только десятки, сотни пыльцевых зерен, преодолевших непосредственное влияние всевозможных стрессовых факторов [59], это значит, что мужские гаметы вовлечены в своеобразные природные селективные механизмы.

Другими исследованиями показано, что использование оценки и отбора на стадии зрелого мужского гаметофита предпочтительнее по сравнению с традиционными подходами, так как пыльца обычно имеется в большом количестве, и отбор может быть интенсифицирован [375]. С учетом этого и, выводов других авторов: Philouze, Maisonneuve, [376]; Leonard, Kinet, [327]; Кравченко, Лях и др., [100]; Салтанович и др., [184, 185]; Маковей, [120]; Балашова и др. [27]; Фотев и др. [208]; Степанов [193]; Коваль [94], Пивоваров и др. [173]; Бухарова и др. [50]; Lyakh [334] и др., значительное развитие получили исследования пыльцы на различные биотические и абиотические факторы среды. Способность пыльцы прорастать при низких [433] и высоких температурах [341] зависит от генотипа, причем такое различие сохраняется на уровне видов и сортов [120].

Эффективность проведения отборов на стадии мужского гаметофита по сравнению со спорофитной подтверждается исследованиями и других авторов [361]. Основные аргументы это: *во-первых***,** микроскопические размеры и численность популяций мужских гамет выше, чем спорофитов; в*о-вторых*, получить нужную генную комбинацию на стадии спорофита труднее, чем на стадии гаметофита, так как генотипические комбинации в фазе гаметофита меньше вследствие гаплоидного состояния генома и, *в-третьих,* гаплоидное состояние позволяет получить доступ к рецессивным генам. Это дает возможность проводить широкие исследования, в том числе в лабораторных условиях, где анализу может быть подвергнуто большое количество генотипов.

Способность пыльцы прорастать, и расти на искусственной питательной среде в условиях *in vitro*, дает возможность быстро и эффективно оценить, как жизнеспособность пыльцы, так и её реакцию на действие конкретного стрессового фактора. К числу безусловных преимуществ гаметофитного отбора следует отнести не только вовлечение в искусственный отбор огромного количества генотипов, но и возможность регулировать «жесткость» отбора в строго контролируемых условиях [94, 120, 174]. Эти характеристики пыльцы можно использовать и с целью создания генофондов, обладающих высоким потенциалом устойчивости или непосредственно в селекционном процессе при отборе устойчивых форм из гибридных популяций [128, 138]. Гаметофитные отборы дают

возможность ускорить селекционный процесс за счет неограниченного увеличения объема выборок и провести оценку и отборы на фонах любой степени жесткости в ранние периоды развития растений [146]. Это невозможно на других фазах жизненного цикла взрослых растений при выращивании их на больших площадях, в том числе и в связи с отсутствием возможности моделирования стрессовых фонов.

Другой важной задачей гаметной и, в том числе зиготной селекции является использование различных приемов, позволяющих предотвратить или ослабить элиминирующее действие естественного отбора. Это замена естественной, неуправляемой элиминации рекомбинантных гамет и зигот искусственно регулируемым отбором, позволяющим целенаправленно усиливать или ослабить его давление (за счет жесткости фона). К настоящему времени известны некоторые методы повышения фертильности пыльцы, получения из них гаплоидных растений, предотвращения гибели зародышей и увеличения всхожести семян. В их числе: использование ограниченного опыления [199, 385]; облучение пыльцы ультрафиолетом и создание «комфортных» условий при выращивании гибридных растений [374]; использование БАВ в том числе стероидных соединений с антиоксидантным действием витаминов B_1, B_6, культуры *in vitro* [100]. Как считают авторы за счет БАВ и УФ можно увеличить фертильность пыльцы на 5-10 и даже 25-30 % по сравнению с контролем. Биологически активные вещества и эндогенное регулирование особенно эффективны на этапах прорастания пыльцы, роста пыльцевых трубок в тканях пестика, развития зиготы, формирования и прорастания семян. В частности, выращивание *in vitro* 20-25-дневных зародышей межвидовых гибридов томата позволяет сохранить значительную часть обычно элиминирующих рекомбинантов. Аналогичные результаты получены и на других культурах [51, 114].

Интенсивность и направление отбора можно регулировать и за счет создания соответствующих искусственных экологических фонов, в том числе с разным уровнем жесткости и продолжительности действия стресса [89, 130, 366, 432]. Отбор на стадии гамет и зигот позволяет обеспечить целенаправленное улучшение, как вегетативных признаков спорофита, так и его репродуктивной системы [79]. Некоторые авторы считают, что для улучшения качества мужского гаметофита и повышения адаптивности репродуктивной системы к действию абиотических и биотических факторов в процессе отборов, особое значение имеют тип и диапазон генетической изменчивости в популяциях, которые связаны с жизнеспособностью пыльцы [316].

В качестве регулируемого фона «внутреннего» отбора может выступать и само гибридное растение (выращиваемое при разных температурах, влажности, освещенности,

уровнях обеспеченности элементами минерального питания, пораженности патогенами и др.) [148, 234, 365, 382, 431]. Генетически обусловленная гетерогенность в популяциях пыльцы разных культур, обуславливает разную конкурентоспособность микрогамет, выраженную в скорости роста трубок, что в свою очередь определяет генотипическую и модификационную разнокачественность зигот и семян даже в пределах одного колоса, початка, плода. Некоторые авторы [375] показали, что «внутренний» гаметофитный отбор происходит уже в периоды образования пыльцы, а внешний – при их прорастании и росте пыльцевых трубок. Направление и степень давления «внутреннего» отбора на элиминацию рекомбинантных гамет и зигот зависит от приспособленности гибридного растения, специфики его метаболизма, пораженности болезнями и вредителями [401].

За счет целенаправленного отбора можно повысить фертильность пыльцы и увеличить ее функциональность в неблагоприятных условиях внешней среды [101, 124], что важно для предотвращения осыпания репродуктивных органов и обеспечения устойчивого роста урожайности само- и перекрестноопыляющихся растений и получения достаточного количества качественных семян [173, 316]. Имеются данные, что действие низких температур в период прорастания пыльцы и оплодотворения приводит к изменению состава расщепляющихся популяций и по другим признакам: размеру, числу и интенсивности антоциановой окраски листьев, высоте закладки первой кисти и завязываемости плодов [77]. Это дает возможность отбирать спорофиты, с более высокой устойчивостью репродуктивных органов (показатель завязываемости плодов), так как именно этап формирования репродуктивных систем оказывается «критическим» в процессе онтогенетической адаптации растений и формирования урожая [79].

Ранее другими авторами было сделано предположение, что скорость роста пыльцевых трубок и качество спорофита может быть лимитировано такими первичными метаболическими процессами, как гликолиз, дыхание, синтез целлюлозы и каллозы. Ряд ферментов, включенных в эти спорофитные метаболические процессы, обнаружены и в пыльце [250, 379]. Специфические примеры локусов, которые транскрибированы в обеих фазах жизненного цикла, хорошо проиллюстрированы *alcohol dehydrogenaza* – локусом у кукурузы, а также многими аллелями, известными как «гаметофитные факторы» [400]. Эффективным методом при изучении перекрывания двух фаз жизненного цикла у растений служит микроэлектрофорез. Его применение позволяет выявить локусы, транскрибированные в каждой фазе [410, 348]. Работы по изоферментам на кукурузе, томатах и других культурах демонстрируют, что некоторые гены, выраженные гаплоидным геномом пыльцы, также экспрессированы на одной или более стадиях

спорофита [249, 287, 324, 352, 395]. Например, у *Lycopersicon esculentum* Mill. в результате использования электрофореза установлено, что около 60% генов растений, контролирующих 18 из 30 изоферментов, экспрессируются как в пыльце, так и в спорофитном поколении [355]. Подобные результаты получены на кукурузе и тополе [379, 403]. Основываясь на экспериментальных данных об экспрессии части спорофитного генома в гаплоидной фазе, рядом исследователей было высказано предположение, что отбор устойчивых к экстремальному фактору среды генотипов на стадии гамет, может обеспечить получение спорофитов со сходной устойчивостью [355, 410]. Одновременно установлено, что эффективность гаметофитных отборов зависит, и от стадии развития пыльцы [403]. Одни авторы [431, 434], считают, что наиболее эффективен отбор на фоне пониженных температур в процессе прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок [88, 192]. Другие наоборот, показали, что у растений *Selene dioica* и *Mimulus guttatus,* отбор гамет устойчивых к солям меди и цинка оказался эффективнее на стадии созревания пыльцы, чем на стадии прорастания и роста пыльцевых трубок [396].

Из представленной выше информации следует, что к настоящему времени уже сформирован ряд направлений исследований, где активно используется отбор по признакам пыльцы. Это устойчивость к стрессовым абиотическим факторам и фитопатогенам, использование показателей популяций пыльцевых зерен как тест-системы для изучения адаптивности к эконише выращивания, коррекция мейоза при использовании БАВ для сохранения ценных рекомбинантных гамет на постмейотических этапах, отбор генотипов устойчивых к антропогенным факторам и др.

Спектр культур, на которых показана возможность отбора ценных генотипов на микрогаметофитном уровне достаточно широкий: томаты, перец, репа японская, свекла, морковь, кукуруза, подсолнечник, клещевина, лен, соя, пшеница, рис, табак и др.

Одними из первых детальное изучение и анализ устойчивости томата к низкой температуре, основанное на отборе гаплоидных генотипов проводили Zamir D. и др. [433, 434, 435]; Maisonneuve B. и др. [337, 338]. Возможность отбора холодостойких форм томата по признакам пыльцы на фоне низкотемпературного стресса показана и другими авторами [89, 119, 125, 172, 276]. Получены устойчивые генотипы при использовании гаметофитного отбора и на таких культурах как: кукуруза [37, 115], морковь [187]. Другими авторами получены холодостойкие гаплогенотипы листовой репы, разработана и предложена схема отбора устойчивых форм, а также создан сорт репы японской «Снегурочка» [193]. С использование микрогаметофитного отборов созданы, сорт сладкого перца «Памяти Жегалова» [174], ряд линий и сортов томата [136, 140].

Также гаметофитный отбор активно используется как способ интенсификации оценки и отбора ценных генотипов в селекции масличных культур [117, 148, 292]. Это лен [164], клещевина [165], рапс яровой [116], подсолнечник [200], горчица [106].

На основе пыльцевой оценки и анализа проводятся исследования по выявления и отбору ценных форм сои с целью создания высокоадаптивных сортов данной культуры для регионов с различной длиной дня [81, 362].

Проводится изучение коллекции сортов и гибридов табака, как результат, экспериментально было доказано, что отбор растений с одинаковыми биометрическими значениями, но различающиеся по доле основного типа пыльцы, приводит к идентификации и дифференциации потомств по биометрическим показателям [166].

На такой культуре как пеларгония, которая размножается преимущественно черенками, удалось провести отбор генотипов с стабильным пыльцеобразованием и высокой жизнеспособностью, что является очень ценным для селекционной практики при создании сортов пеларгонии, способных к семенному размножению [213].

Установлена высокая эффективность использования гаметофитного отбора для получения устойчивых к повышенным и пониженным температурам генотипов [196, 100, 146]. Оценка и анализ обширных коллекций культурного и мутантного генотипов томата выявил высокую генетическую разнородность по характеру прорастания пыльцы и, в особенности по росту пыльцевых трубок на фоне высоко- и низкотемпературных стрессов, а также засухи [129, 134, 135]. Показано, что отбор устойчивых форм наиболее эффективен по способности проросшей пыльцы, формировать длинные пыльцевые трубки. В качестве критериев оценки были использованы и такие показатели как: однородность пыльцевых зерен, целостность и их выравненность, в том числе в зависимости от места положения соцветия на главном стебле растения [150]. Анализ влияния отбора жаростойких форм в F_1 по признакам пыльцы на устойчивость популяций томата F_2 и их генетическую структуру показал возможность отбора трангрессивных рекомбинантов, значительно превышающих значения их исходных родительских форм [128, 131]. Аналогичные результаты получены и на других культурах [117].

Показатель прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в условиях *in vitro,* как критерий выявления новой зародышевой плазмы, обладающей высоким потенциалом устойчивости, как к высоким, так и низким температурам использовали на таких культурах как арахис и хлопок [314, 315]. Скрининг по пыльце на устойчивость к высокой температуре проводили и на сое [391]. Оценка жаро- и холодостойкости озимых сортов канолы (*Brassica napus*) по параметрам пыльцы показал возможность выявления

генотипов, обладающих высоким потенциалом устойчивости [399]. Авторы отмечают, что именно этап роста пыльцевых трубок является наиболее чувствительным к температурным стрессам, следовательно, его показатель нужно использовать для отбора устойчивых генотипов. Другой автор [300] подтверждая эти данные, одновременно акцентирует внимание, что пригодность пыльцы для отбора устойчивых форм, может быть стратегическим направлением в системе исследований с целью повышения стрессоустойчивости репродуктивной системы в целом.

Положительные результаты также были получены при отборе устойчивых форм по признакам пыльцы на картофеле [238] и кукурузе [289, 368]. Эффективность метода подтверждена и отбором селекционно-ценных линий кукурузы с высокой скоростью роста пыльцевых трубок в условиях водного стресса [428]. Аналогичные результаты получены и на томатах [2, 12]. Некоторым авторам с использованием отбора по гаметофиту удалось получить устойчивые к засолению почвы формы томата [185, 390, 429], кукурузы [394] и канолы (*Brassica napus*) [300]. Есть работы и по отбору засухоустойчивых форм [134, 226].

Селекция томата на устойчивость к пониженной освещенности с использованием гаметофитного отбора, позволила выявить формы, с высокой оплодотворяющей способностью пыльцы в зимне-весеннем обороте остекленных теплиц [84, 121].

В литературе имеются работы по изучению устойчивости мужского гаметофита к фитотоксинам на томатах [11, 377], капусте [301] и подсолнечнике [381]. Некоторыми авторами показано влияние вирусных фитопатогенов на морфофункциональные признаки мужского гаметофита томата [186]. Активно проводятся исследования и показана возможность, и непосредственное использование отборов по пыльце в селекции на устойчивость к возбудителям грибных болезней [11, 63, 170, 421].

Интересные результаты получены при изучении возможности использования гаметного отбора для повышения устойчивости к действию тяжелых металлов [264, 403], где установлена генотипоспецифическая реакция пыльцы на действие кадмия и свинца. Другим автором [76] установлено, что за счет опыления пыльцой, облученной высокими дозами радиации (1000-2000 Гр) обеспечивается передача небольшого количества генетического материала мужских гамет по типу «трансформации», вызывая появление гомозиготных растений с изменением лишь единичных признаков. Кроме того, некоторыми исследователями показана возможность определения содержания линоленовой кислоты в семенах *Brassica napus* L. путем анализа пыльцы [307], аналогичные работы проведены и на подсолнечнике [117].

Столь широкий спектр культур, на которых демонстрируется эффективность использования пыльцевого анализа, позволяет значительно расширить диапазон исследований и использования полученных результатов в селекционных программах по разным признакам пыльцы. Дифференциальная реакция генотипов на определенный фактор стресса свидетельствует о неоднородности их гомеостатических систем регулирования уровня устойчивости. Это является одной из важнейших характеристик, а значит, может активно использоваться при создании устойчивого исходного материала для последующего использования их в селекции томата в качестве доноров устойчивости.

Основываясь на вышеприведенной информации, и на результатах исследований других авторов, первостепенной задачей наших исследований, является ревизирование генофондов местных, мутантных и коллекций гибридных экспериментальных популяций, выявление форм с генетически закрепленным высоким уровнем устойчивости к высоко- и низкотемпературным стрессам, а также к засухе с использованием гаметных отборов.

1.5. Основные направления селекции томата и требования к сортам и гибридам

Изменение климата на планете, в том числе в европейской части континента [225, 332] приводит к снижению потенциальной продуктивности и качества возделываемых культур, что требует активного поиска новых геноисточников для создания более совершенных и толерантных к современным вызовам генотипов. В основе селекционных программ должно быть четкое определение показателей их основных признаков, так как отсутствие заранее определенных требований к создаваемым сортам и гибридам приводит к неоправданному дублированию в работе исследователей и, созданию сортов и гибридов, не отличающихся друг от друга. За счет технологичности сорта можно увеличить производительность труда по уходу за растениями и уборке урожая [32].

Для высокоэффективного культивирования томата в условиях Республики Молдова, необходимы сорта и гетерозисные гибриды F_1 отвечающие ряду требований: приспособленные к экологической нише; устойчивые к стрессовым абиотическим (высокие, низкие температуры, засуха, водный дефицит) и биотическим (к наиболее вредоносным патогенам) факторам; разных сроков созревания; с высокими вкусовыми качествами плодов; с благоприятным сочетанием морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков; различного технологического и потребительского назначения; пригодных для выращивания в открытом и защищенном грунте. Создание таких сортов и гибридов, довольно трудоемкая работа, которая требует значительного времени,

финансовых и трудовых затрат. Последовательный поиск комплексных подходов, начиная от создания исходного материала до получения сортов с заданными признаками должны быть приоритетной задачей любой селекционной программы. При этом важно, чтобы работа была нацелена не на сиюминутную выгоду, а на дальнейшее развитие селекционного процесса, создание сортов и гибридов нового поколения, способных противостоять современным вызовам и достойно конкурировать на рынке потребителя и производителя томатов [146].

Исходя из вышеизложенного, некоторые требования к сортам томатов на современном этапе могут быть условно объединены в группы показателей, от которых зависит уровень урожая, его качество и способы выращивания [15]. При создании сорта необходимо все время придерживаться целевой направленности в работе, использовать те или иные методы переноса разных признаков доноров в потомство. При подборе пар (генотипов) для проведения скрещиваний следует учитывать наличие у них взаимодополняющих признаков, необходимых для нового сорта, гибрида, а также многократный (постоянный) индивидуальный отбор линий с проверкой потомства [146].

С точки зрения *качества плодов* общими требованиями для всех сортов и гибридов томата является вкус и биологическая ценность (сахарокислотный индекс, содержание сухих веществ, витаминов и др.), гладкая поверхность, равномерная окраска плодов, меньше проводящей ткани, выровненная окраска мякоти плода [285, 378].

В каких бы условиях не выращивались томаты, получение качественных плодов во всех отношениях является первостепенной задачей. В настоящее время известны работы по молекулярному маркированию локусов, отвечающих за качество плодов. Например, сообщается [255] о мониторинге, где с использованием 130 ДНК – маркеров изучалось 38 признаков: масса, диаметр, окраска, прочность и эластичность плода, содержание сухих веществ, титруемая кислотность, pH, количество растворимых веществ, сахаров, ликопина, каротина, 12 ароматических веществ, органолептическая оценка вкуса (кислый, сладкий), аромат, текстура мякоти, прочность кожицы и другие. Установлено, что свыше 30% маркеров проявили связь с массой, 34 диаметром, окраской и прочностью плода и 6 – с содержанием ароматических веществ. Другие авторы [269] сообщают о разработке методов оценки томата по цвету, яркости и однородности окраски. Исследователями был опробован специальный анализатор, который давал возможность количественно оценить цвет и однородность окраски плодов. Одновременно голландскими учеными ведется селекция по улучшению вкусовых качеств томата и яркости окраски [406], где в качестве показателей они использовали кислотный баланс, сладость и аромат плодов.

Американскими учеными ведутся работы по характеристике качественных признаков плодов у сортов томата типа черри. Плоды оценивали по весу, форме, цвету, сухому веществу, концентрации растворимых веществ, титруемой (общей) кислотности и вкусовому индексу. Было установлено, что показатели практически всех признаков сильно изменяются в зависимости от места и времени выращивания [254, 378]. Не ослабевает интерес к такому важному признаку, как вкус плода. Селекция относительно него ведется в разных направлениях: сорта и гибриды, удовлетворяющие требования производителей и предназначенные для массового потребителя с более скромными финансовыми возможностями; и сорта, имеющие очень высокие вкусовые качества, за которые потребитель готов заплатить более высокую цену [55, 268].

Особый интерес и большой простор для творчества селекционеров представляет совершенствование морфологических признаков плода томата – *размер, форма, поверхность и цветовая гамма плодов.* Первостепенное значение имеет их предназначение [378]. Например, для цельноплодного консервирования требуются плоды более мелкие или среднего размера, как правило, это красные, прочные округлой, овальной или сливовидной формы [66, 176]. Для потребления в свежем виде, это столовые сорта от очень мелких (типа черри) до среднеплодных и очень крупных (бифы) с нежной и вкусной мякотью, разнообразной окраской от почти белой и зеленоватой, до желтой и оранжевой, розовой и малиновой, красной разных оттенков и от коричнево-фиолетовой до черной [169]. Для перевозки на большие расстояния лучше подходят среднеплодные сорта томата, способные сохранять высокие товарные и вкусовые качества в течение длительного времени, транспортабельные [14, 56].

К агробиологическим показателям сорта относятся – габитус и архитектоника растения, динамика плодоношения и длина вегетационного периода, урожайность, средний вес плода, их форма, окраска и устойчивость к расстрескиванию [32].

В связи с тем, что показатель числа плодов на растении является определяющим фактором величины урожая, большое значение при создании высокоурожайных сортов и гибридов имеет архитектоника растений, одностебельные с укороченными междоузлиями [54, 147]. Многомерная взаимосвязанная структура всех вегетативных органов растения, характеризующаяся такими количественными признаками как длина, ширина, толщина, объем, плотность листовой поверхности, тип ориентации и местоположение частей относительно друг друга и определяют эффективность фотосинтетической деятельности, сбалансированность процессов роста и развития и в конечном итоге урожайность и его качество. Этим определяется и степень адаптивности к абиотическим и биотическим стрессам, приспособленность к выращиванию в самых разных условиях, длительность

отдачи урожая, эффективность использования площади питания [277]. Во взаимосвязи находятся особенности развития признаков репродуктивной системы, способности генотипов образовывать и сохранять завязи в условиях пониженных, повышенных температур и засухи [6, 333]. Знание особенностей характера проявления этих признаков, позволяет с высокой достоверностью отбирать наиболее ценные формы в короткие сроки с использованием разных методических подходов [79, 146, 416].

Для выращивания в жилых помещениях ведется селекция на карликовый тип растений со штамбовым или ампельным расположением побегов [105, 133, 29, 175]. Это приближает культуру к декоративным компактным растениям со всем комплексом присущих им признаков и свойств [147]. Такими признаками обладают созданные нами сорта – Prichindel, Cireașca, Dimetra [154, 158, 156], которые совмещают в себе свойства товарного типа черри и декоративного комнатного растения.

Для выращивания в открытом грунте селекция нацелена на создание кустовых скороспелых форм, детерминантного типа [66, 97, 102, 140]. Это среднерослые растения с дружным созреванием плодов для разных направлений использования (свежее потребление, соки, томатопродукты). Одновременно огромный интерес представляют сорта и гибриды томата салатного назначения преимущественно крупных с разной окраской плодов [215], созданием которых активно занимаются селекционные центры разных стран мира (Нидерланды, Россия, Франция, Болгария, Германия, Турция, Израиль). Нами созданы и включены в Государстенный каталог растений Молдовы [4] сорта – MaKrista [151], MilOranj [152], Stefani [153], Matriona [159], Vivat [155], Ilica [157], Petramak [160], которые отличаются по форме, цветовой гамме и размерам плодов.

Для условий защищенного грунта необходимы высокорослые индетерминантного типа роста растений, легко подвергаемые формировке и подвязке [85,147], пригодные для выращивания в условиях с полным или частичным регулированием микроклимата, устойчивые к вирусным инфекциям и другим болезням томата [86, 277]. К настоящему времени, наибольшее разнообразие форм томата, создано для весенних необогреваемых теплиц [15]. Они отличаются особенностями по типу роста – детерминантные, полудетерминантные и индетерминантные, легко формируемые по различным схемам: один, два, три и более стебля [147]. Гетерозисные гибриды такого типа нами созданы и проходят Государственное испытание под названиями Ingstar и Rozamak [161, 162].

В настоящее время предпочтение дается созданию гибридов F_1 не только из-за гетерозиса, но и в пользу однородности по большому числу хозяйственно-ценных признаков, в том числе и, как защита от незаконного воспроизводства [253, 349].

Другим из наиболее актуальных направлений научных исследований в генетике и селекционной практике томата является *поиск и создание генотипов растений устойчивых к воздействию абиотических, биотических и анропогенных стрессовых факторов (высокие, низкие температуры, засуха, засоление, лимит минерального питания, поражение болезнями, загрязнение почвы гербицидами, пестицидами и тяжелыми металами).* Новые направления в селекции и достаточно активное развитие биотехнологии, молекулярной генетики, способствуют в методическом плане вывести селекцию растений на качественно новый уровень [349, 359, 383, 430]. В то же время, узкий генетический базис современных сортов и гибридов томата является серьезной преградой для их улучшения и поддержания высокой продуктивности. Причиной тому высокая чувствительность генетически однородных сортов к абиотическим и биотическим стрессам, а также постоянно возрастающие требования к качеству продукции [419].

Как известно, влияние условий внешней среды на формирование и проявление любого признака бывает двух видов [17]. Среда определяет: а) функционирующий аллельный набор признака из общего аллельного набора генотипа; б) конкретную реализацию признака. Есть мнение [71], что внешние условия являются оценивающим и отбирающим фактором, более точным и полноценным, чем самый опытный глаз селекционера. Следовательно, исследования в данном направлении должны быть комплексными и нацелены на изучение степени изменчивости как количественных, так и качественных признаков под влиянием того или иного неблагоприятного фактора среды, что позволит оптимизировать работу по поиску и выделению нужных геноисточников.

Многими исследователями активно изучается отзывчивость видов, разновидностей и сортов томата на стрессовые абиотические и другие факторы на разных стадиях онтогенеза с использованием принципиально разных методов: генетико-физиологическое тестирование [13, 61]; гаметофитный отбор на искусственно созданных стрессовых фонах [94, 100, 146]; биотехнологии (культура *in vitro*); гибридизации, с последующим непрерывным индивидуальным отбором растений, обладающих минимальным набором нежелательных признаков [14, 51, 53, 139]. Особенно важно для интенсификации селекционного процесса использование современных методов полевого фенотипирования растений с высокой пропускной способностью эксперимента [236, 369] и молекулярные тесты, позволяющие осуществлять генетический контроль, связанный с устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам [26, 359]. Контроль подобных сложных признаков обычно связывают и с так называемыми локусами количественных признаков или QTL (Quantitative Trait Loci) [217]. В то же время, идентифицировать QTL только на основе

классического фенотипического анализа довольно трудно [163]. Выявление хозяйственно ценных QTL является агрономически важной задачей, а их использование для улучшения возделываемых видов растений, требует установления точного месторасположения их на хромосомах, что на современном этапе развития генетики и селекции достигается с помощью молекулярных маркеров [219, 259, 389]. Все это имеет принципиальное значение при создании сортов и гетерозисных гибридов томата с заданными свойствами, способных обеспечивать хорошее завязывание плодов в условиях сильной засухи, засоления, повышенных и пониженных температур.

В данном контексте особенно следует отметить, что редко удается сочетать в одном сорте комплекс требуемых признаков, так как изменчивость показателей большого числа хозяйственно-ценных (количественных) признаков зависит не только от особенностей генотипа, но и находится в прямой зависимости от условий внешней среды, в которых выращиваются растения [78, 416]. Следовательно, при разработке селекционных программ и определении комплекса требований к создаваемым сортам, в первую очередь нужно учитывать наличие источников искомых признаков и характера изменчивости показателей этих селекционно-ценных признаков. Для объединения в одном генотипе желаемых признаков, на начальном этапе необходимо создать модель сорта с учетом показателей, обеспечивающих стабильность их проявления в условиях внешней среды отличных от оптимальных [14, 318].

Модель сорта – это теоретически достижимый идеальный тип растения, генетические возможности которого отвечают задачам селекции. Создание модели сорта необходимо рассматривать как один из этапов селекционного процесса, включающий обоснование генетических особенностей признаков и свойств растения, необходимых для получения сорта с нужными характеристиками для выращивания в конкретных условиях.

Она, может быть, простой, включающей 2-3 признака, и более сложной, когда новый сорт включает 5, 10, 15 и более признаков, отличающих его от существующих [21]. Сравнительное многообразие сортов (в зоне возделывания) создает условия для надежного повышения урожайности и качества продукции благодаря разному назначению их, что благоприятствует и росту концентрации производства продукции томата [78].

Следовательно, для интенсификации и повышения эффективности, проводимых исследований, в обозначенных направлениях селекции, необходимо в первую очередь заняться поиском генетических источников, пополнение ими генофондов, вовлечение их в селекционный процесс при создании новых сортов и гетерозисных гибридов с заданным комплексом признаков с использованием соответствующих методов их оценки и анализа.

1.6. Селекция на гетерозис.

Явление резкого повышения жизнеспособности «гибридов» у табака и других культур описал в 1766 г. русский ученый Иосиф Кельрейтер, позднее в 1911 году Дж. Шеллом было дано название данному явлению – «гетерозис». Обычно выделяют понятия «истинный» и «гипотетический» гетерозис. Под «истинным» понимается превосходство гибрида над лучшим из родителей по изучаемому признаку, «гипотетический» гетерозис выражает превосходство гибрида над средним значением признака у обоих родителей. В практической селекции также используется термин «конкурсный гетерозис», как превосходство одного гибрида в сравнении с другими гибридами при их испытании, хотя это не очень оправдано, поскольку природа такого превосходства не связана с преимуществом гибрида над исходными родительскими формами, а лишь сравнение между гибридами от разных комбинаций скрещивания [91].

A. Gustavson [297] предложил различать три типа гетерозиса в зависимости от характера его проявления у гибридов: соматический – более мощное развитие вегетативных органов растения, репродуктивный – повышенной фертильности, формировании более высокого урожая плодов и семян, адаптивный – в повышении приспособленности организмов к изменяющимся условиям среды.

Целесообразным использовать термины «положительный» и «отрицательный» гетерозис считает Mather K [1955]. В первом случае разница между гибридом и родителем с максимальным значением признака – положительная величина ($F_1 – P_1 > 0$). Во втором случае разница между гибридом и родителем с минимальным значением признака – отрицательная величина ($F_1 – P_2 < 0$). Такое деление вполне оправдано, поскольку не всегда целью селекционера является увеличение значения признака. В ряде случаев практический интерес представляют гибриды с минимальным значением признака как следствием отрицательного гетерозиса. К числу таких признаков можно отнести длину вегетационного периода в селекции на скороспелость, высоту растения в селекции на низкорослость (длина междоузлий), селекция на одностебельность (ограниченное формирование боковых побегов) на экологическую устойчивость и др.

Существуют три гипотезы, объясняющие генетическую природу гетерозиса, как одного из ярких феноменов биологии – доминирование, сверхдоминирование, эпистаз.

Гипотеза доминирования была предложена Davenport [270], затем развита Jones, [306]. Обосновал концепцию доминантных благоприятных факторов в гетерозисном эффекте Н.В. Турбин [201]. Он выделил три возможных варианта действия доминантных

генов: – подавляющее действие доминантных факторов в отношении вредных рецессивов, как разновидности аллельного взаимодействия; аддитивный эффект доминантных факторов; неаллельное взаимодействие (эпистаз).

Гипотеза сверхдоминирования объясняющая явление гетерозиса как преимущество гетерозиготы A_1A_2 над гомозиготами A_1A_1 и A_2A_2 была озвучена в начале 20-го века East и Hayes [266]. Авторы предположили, что в этом случае обе аллели выполняют несколько различные функции и взаимно дополняют друг друга. А значит, что эффект сверхдоминирования можно рассматривать как комплементарное взаимодействие аллелей в пределах одного локуса. Это предположение получило подтверждение в экспериментах по моногибридному гетерозису при скрещивании линий, различающихся только в одном локусе [408]. Согласно гипотезе сверхдоминирования, максимальный гетерозис достигается, как правило, при скрещивании неродственных особей при гетерозиготном состоянии большинства локусов, а степень его проявления зависит от функциональных различий аллелей каждого локуса. Позднее была разработана [202] теория генетического баланса, согласно которой гетерозис – это суммарный эффект фенотипически сходного действия разнородных генетических процессов. Доминирование и сверхдоминирование рассматриваются как элементы общей теории гетерозиса, дополняющие друг друга.

Другой из возможных причин гетерозиса является межаллельное взаимодействие (эпистаз). Существуют три основные формы эпистатического взаимодействия генов – аддитивно-аддитивный, аддитивно-доминантный и доминантно-доминантный. Разными авторами анализ роли эпистаза в проявлении гетерозиса показал, что при аддитивно-доминантном и доминантно-доминантном эпистазе изменяется проявление гетерозиса в отдельном локусе, т.е. внутрилокусный гетерозис является функцией генетического контроля [202]. При изучении гетерозиса с неаллельным взаимодействием генов, было установлено, что, хотя и существует корреляция между этими двумя явлениями, тем не менее, гетерозис может проявляться и при отсутствии неаллельного взаимодействия [91].
Каждая из предложенных концепций имеет недостатки, накладывающие определенные ограничения на возможность полной интерпретации механизмов формирования гетерозиса в F_1. Вероятно, все три типа генного действия (аддитивность, доминирование, эпистаз) совместно управляют конечным выражением гетерозисного эффекта, и гетерозис не может быть объяснен действием какой-либо одной генетической причины или каким-либо одним типом взаимодействия генов. Построение единой целостной теории для объяснения явления гетерозиса невозможно, так как эффект гетерозиса в разных случаях детерминируется различными причинами и, прежде всего, сложным взаимодействием

цитоплазмы, физиологических и биохимических факторов [68, 253]. Такого же мнения придерживаются и другие авторы, рассматривающие гетерозис, как суммарный эффект фенотипически сходного действия разнородных генетических процессов, считая, что в основе проявления форм гетерозиса лежат разные генетические причины [203].

Несмотря на отсутствие единой теории, раскрывающей механизм проявления гетерозиса, в настоящее время это явление имеет самое широкое применение в сельскохозяйственной практике. Впервые использование гетерозиса на практике было осуществлено на кукурузе (*Zea mays*), затем на свекле (*Beta vulgaris*), сорго (*Sorghum bicolor*), луке (*Allium cepa*), баклажанах (*Solanum melongena*), томатах (*Lycopersicum esculentum*), перце (*Capsicum*), рисе (*Oryza sativa*), хлопке (*Gossypium hirsutum*), подсолнечнике (*Helianthus annuus*) и рапсе (*Brassica napus*) [344]. Началом гибридной селекции считают 1920 год [265]. В 1924 г. были проданы первые несколько бушелей гибридных семян кукурузы [262] и в ее производстве начался стремительный переход от свободноопыляющихся сортов к гибридам. В штате Айова доля гибридов в производственных посевах выросла от менее чем 10 % в 1935 г. до более 90 % в последующие четыре года. К 1950 г. большинство высеваемых на территории США семян кукурузы были гибридными [265]. За счет использования в сельскохозяйственной практике гибридов этой культуры удалось увеличить сборы зерна на 15 %. К концу XX в. посевы F_1 кукурузы составляли уже 65 % от общей площади ее возделывания, что обеспечило четырехкратный прирост ее годового производства [279]. Широко возделываемый в странах Азии гибридный рис дал преимущество в 20-30% по сравнению с лучшими инбредными сортами, способствуя увеличению эффективности производства на 44 % [256]. В Китае, как одном из крупнейших мировых производителей рапса, его гибриды занимают 75 % от общих посевных площадей [290]. У такой важной зерновой культуры мира, как пшеница, гибриды обеспечивают превосходство в 10-25 % [302]. Несмотря на трудности производства гибридных семян, в 2012 г. посевы F_1 пшеницы в Европе достигли 250 тыс. га, с преимущественной долей Франции – основного монополиста в области производства химических агентов «стерилизации» (http://www.hybridwheat.net). Для сорго почти половина мировых посевов представлена гибридами с экономическим эффектом 35-40 % [279].

Что касается томата, ученые многих стран мира (Нидерланды, Болгария, Франция, Россия, Италия, Турция, Польша и др.), своими работами экспериментально доказали эффективность использования гетерозисных гибридов F_1 на практике. Преимущественно гетерозисной селекции заключается в создании гибридов F_1, обладающих высоким

эффектом гетерозиса по основным хозяйственным признакам – стабильной урожайности, скороспелости, качеству продукции [55, 56, 67, 103], устойчивости к болезням и высокой экологической пластичностью [86 91, 319]. Активное использование последние 15-20 лет гетерозисных гибридов F_1, привело к повышению урожайности на 25 - 50%. Гетерозис проявляется в конкретных комбинациях скрещивания и, не может быть предсказан заранее [278]. Для прогнозирования его следует учитывать степень доминирования или коэффициент наследуемости признаков. Гетерозис, как феномен превосходства гибрида над родителями по изучаемым признакам проявляется в конкретных, условиях среды и подвержен явлению взаимодействия генотипа и среды. Изучение родительских форм и их гибридов F_1 в различных условиях среды показывает, что тип наследования в конкретной комбинации может изменяться в широких пределах. Причина этого – выявленное явление переопределения генетической организации количественных признаков, которая при смене лимитирующих факторов приводит к смене спектра локусов, детерминирующих развитие признака [71]. В связи, с чем селекция на гетерозис, как и любая селекционная схема, должна быть экологически целенаправленна на конкретную совокупность сред (почвенно-климатические, агротехнические, специфику патогенов и вредителей в зоне возделывания и смену чередования абиотических стрессов в онтогенезе).

В настоящее время, главное направление в селекции томата как для защищенного, так и открытого грунта – создание гетерозисных гибридов, сочетающих скороспелость, высокую продуктивность с устойчивостью к абиотическим стресс-факторам и, групповой устойчивостью к болезням [86]. По данным В.А. Кравченко [103], в 80% случаев гибриды F_1 проявляют гетерозис по продуктивности, и до 80% по скороспелости. Другой автор [96] выявил высокий эффект гетерозиса у F_1 гибридов томата по комплексу признаков: урожайность, скороспелость, дружность созревания, выравненность плодов, компактность растения, степень облиственности, плотность плодов, устойчивость к растрескиванию, поражению фитофторозом и вершинной гнилью. Положительный гетерозис выявлен у межвидовых гибридов F_1 томата по признакам: размер плодов, размер листьев и длина стеблей [167]. Использование методов ДНК – маркеров [24], позволило авторам разделить исследуемые родительские генотипы на два кластера по генетической дивергенции и выявить, что использование в скрещиваниях генотипов, находящихся в разных кластерах, обеспечивает более высокий эффект гетерозиса по продуктивности растений. Также показана эффективность использования линий томата с маркерными признаками в гетерозисной селекции – по продуктивности, качеству плодов, дружности созревания, сохранения качества товарных плодов на растении [58]. Другое важное свойство томата

для гетерозисной селекции – партенокарпия [91], позволяющая повысить способность завязывать плоды в неблагоприятных условиях. Автором при использовании линий томата, сочетающих ФМС (функциональная мужская стерильность) и партенокарпию, получена серия гибридов томата для пленочных теплиц с различным габитусом, скороспелостью с высокой общей и товарной урожайностью. Одновременно другими авторами [83, 105] используя гены *rin, nor, alc* – задерживающие созревание плодов, получены гетерозисные гибриды с высокой товарной урожайностью и длительностью хранения их в нерегулируемых условиях в течение 45-75 дней. B.D. Dowker с соавторами [278] отметили, что такие ценные признаки, как раннеспелость, продуктивность, крупноплодность, высокое содержание сухого вещества лучше проявляются у F_1 гибридов, особенно когда используемые формы томата, обладающие этими ценными признаками, применяются в качестве материнского компонента. Также в качестве материнских форм рекомендовано выбирать образцы томата устойчивые к заболеваниям, с высокой плодообразующей способностью и большей мощностью растения. Весьма интересные данные получены и другими авторами [69], которые установили, что максимальное увеличение эффекта гетерозиса достигается при скрещивании форм из разных мест репродукции семян родительских компонентов, причем наиболее высокий эффект экологического гетерозиса обнаруживается на томатах при репродуцировании отцовской формы в географических пунктах, расположенных южнее места производства материнской формы. Есть и данные [139], из которых следует, что использование генетически и географически отдаленных форм, различающихся по морфологическим признакам в скрещиваниях, позволяет получить высокий гетерозисный эффект. Изучая характер наследования урожайности и холодоустойчивости томата, некоторые авторы [26, 80] пришли к выводу, что признаки ранней, товарной и общей урожайности наследуются по типу положительного сверхдоминирования и доминирования. Сверхдоминирование для признаков урожайность, число плодов на растении и средняя масса плода отмечают и другие авторы [398], одновременно указывая и на связь между проявлением гетерозиса и экологической стабильностью гибридов томата. Противоположное мнение имеют другие авторы [91] утверждая, что стабильность не всегда связана с эффектом гетерозиса. Она может проявляться и при промежуточном наследовании признака, а в отдельных случаях при отрицательном сверхдоминировании [127, 141]. Вот насколько противоречивы мнения разных авторов, относительно решения конкретных задач, определяющих эффект гетерозиса по хозяйственно-ценным признакам.

Немаловажным аспектом в гетерозисной селекции томата является использование линий с признаки стерильности в качестве материнских компонентов. Семеноводство гибридов F_1 без кастрации цветков является перспективным способом получения дешевых гибридных семян. Следовательно, создание и использование линий с разными типами стерильности в качестве материнских форм, позволит сократить время на производство гибридных семян и снизить затраты труда на опыление [49]

У томата признак функциональной мужской стерильности (ФМС), обусловленный морфологическими отклонениями от нормального строения цветка, включает различные типы ФМС – тип Джон Бер (*ps*), тип Врбчанский низкий (*ps-2*), лонгостилия (*ex, ex-2*), бестычинковость (*sl*) и другие [68, 206, 247, 278]. Разными авторами, в разное время, были предложены методы, основанные на использовании растений с пыльцевой мужской стерильностью, функциональной стерильностью и лонгостилией [40, 47, 49, 68]. Анализ и обобщение литературных данных показал, что наиболее перспективными в производстве гибридных семян являются формы с ФМС и длинностолбчатым строением цветка.

Другим признаком, который имеет определяющее значение при размножении гибридов F_1, это функциональность пыльцы линий, используемых в качестве отцовских компонентов [143]. Опыление, являясь одним из важнейших этапов в жизни растения, предшествующий оплодотворению, завязыванию плодов и семян, требует знания причин приводящих различного рода отклонениям в этот период. Поэтому, вопросам касающихся качества пыльцы, в том числе пыльцеобразующей способности генотипов, необходимо уделять особое внимание в процессе создания исходного материала, предназначенного для включения в схемы селекционных программ. Недостаток знаний характера проявления и степени выраженности признаков репродуктивной системы культуры [47, 77], с которой работает селекционер, является одной из основных причин недостаточного использования процессов гаметогенеза в гетерозисной селекции.

С учетом того, что явление гетерозиса имеет большое производственное значение и широко распространилось почти на все сельскохозяйственные культуры, первостепенное значение в процессе создания гетерозисных гибридов томата, должно уделяться изучению исходного материала и процессу подбора пар для скрещивания. Способствовать этому, может и использование в качестве исходного материала форм, с генетическим контролем признаков (мутантные маркерые гены) и выраженным фенотипическим проявлением морфо-биологических и селекционно-ценных признаков, стерильных линий, опылителей с высокой пыльцевой продуктивностью и комбинационной способностью (КС) в сочетании с устойчивостью к биотическим и абиотическим стресс-факторам [8, 67, 142].

1.7. Исходный материал и его значение для селекции.

Крупнейший вклад в разработку учения об *исходном материале* для селекции внес Н.И. Вавилов [52], который определил задачу мобилизации мировых ресурсов культурных и диких видов, положив в основу этой работы эколого-географические принципы. Он неоднократно отмечал, что успех селекции любой культуры, определяется исходным материалом, а именно его разнообразием и степенью изученности. Он же ввел понятие исходного материала – это разнообразие форм (виды, разновидности, формы, спонтанно возникшие в природе и созданные искусственно – гибридизацией, мутагенезом и рекомбиногенезом), применяемых для создания новых форм растений.

Развитию процесса экспериментального создания исходного материала, может способствовать гибридизации, которая обладает огромными возможностями за счет разнообразия форм, возникающих при сложном расщеплении, и в тех новых сочетаниях генов, которые появились в ряде последовательных поколений гибридов.

Учение об исходном материале для селекции дополняется работами другого ученого [202], который выдвигает гипотезу благоприятных доминантных факторов при подборе исходных форм в процессе получения гетерозисных гибридов.

Большое значение в этом контексте приобретают коллекции мировых генетических ресурсов растений, включая дикие виды, староместные формы и созданные на их основе современные селекционные сорта и линии. Они представляют собой важнейший резервуар природной генетической изменчивости, как следствие происходящих в достаточно протяженном временном промежутке эволюционно-генетических событий, таких как адаптация к стрессам и процесс окультуривания [346].

Особую ценность в качестве источников зародышевой плазмы представляет мутантный генофонд [77, 137, 221, 387]. Эти и другие авторы считают, что мутантные формы, полученные под воздействием химических и физических мутагенов, а также возникших спонтанно в природе под влиянием факторов внешней среды, коренным образом могут решить проблему исходного материала, позволяя вовлечь в селекцию разнообразный первичный материал в виде мутаций генов и хромосом. При этом сами мутации, это только исходный материал, и лишь пройдя строгую селекцию, а в ряде случаев и скрещивания, они могут положить начало новым сортам [211].

Одновременно следует отметить, что томат является одной из наиболее продвинутых культур, по результатам использования мутантных генов в практической селекции [33, 105, 46]. Постепенное насыщение генотипа культурного томата мутантными

признаками (детерминантный тип роста, карликовость, крупноплодность, различная окраска плода, отсутствие зеленого пятна, бесколенчатое сочленение и др.) позволило получить новые формы, с оригинальным сочетанием хозяйственно-ценных признаков, способствовавших решению ряда задач практической селекции.

Наши исследования, нацеленные на всестороннее изучение образцов генетической коллекции мутантных форм томата, показывают, что некоторые из них характеризуются, как высокоценные в хозяйственном отношении, в том числе имеющие несколько маркерных признаков [133, 135, 137]. Источником могут служить мутантные образцы, которые являются носителями генов: – *hp-1, Ip, og, r, t, y, sh, gf, dg, gs, B^c, B^{og}, rin, nor, alc,* контролирующих наиболее ценные признаки плода. Изменяя биохимический и, в особенности пигментный состав плодов, эти гены влияют не только на окраску, но и на вкусовые, диетические и товарные качества плодов [255, 285, 378]. Установлено, что доминантный ген «β» увеличивает содержание бета-каротина за счет ликопина, в то время как ген «*og»* аккумулирует большое количество ликопина [298]. Повышенное содержание ликопина и *B*-каротина имеют формы с геном «*gf»,* обуславливающим содержание некоторого количества хлорофилла в зрелых плодах, что придает им темный оттенок. Оригинальную окраску плодам придает и ген «*gs»,* вызывающий радиальную полосатость. Зрелые плоды имеют полосы в виде золотистых штрихов [16, 21] и характеризуются повышенным содержанием *B*-каротина. Все большее внимание селекционеров привлекают мутантные гены, задерживающие созревание плодов «*rin, nor, alc»*. Присутствие этих генов продлевает период хранения плодов и препятствует их перезреванию. В работах многих исследователей показано, что они имеют промежуточное наследование в F_1, а значит, могут успешно использоваться при создании гетерозисных гибридов томата [33, 64, 83]. Особый интерес представляют мутантные гены, характеризующие различия форм по признакам габитуса растений – *ssp, sp, $sp^{\pm}$, d, dw, flc, mps* с наличием или отсутствием антоциана – *a, aa, afl, ah, aw*. Наши исследования подтверждают данные авторов мутантных форм, идентифицирующихся по окраске и типу деформации листа – *yg, m, marm-1-2, ics, l, e c, ru, tf rf, hf;* по длине междоузлий – *var, br;* по типу побегообразования – *ls, tu*; различной степени опушения растений – *p, La, Wo, Wov* и многие другие. Идентифицировано множество мутантных генов, влияющих на размер и форму плода томата – *anr, bk, el, f, cif, g, lc, n, o, obl, pst, prun, Spf*. Широко используются в селекции и гены *j, j-2* и *$j\text{-}2^{in}$,* которые контролируют обрыв плодов (плодоножка без сочленения) [7, 66]. Особую значимость для томата имеют гены, отвечающие за устойчивость растений к наиболее вредоносным болезням – *Tm, Tm-2a* (вирус табачной мозаики), *Cf – Cf-6*

(различные расы бурой пятнистости), *Ve* (вертицилез), *Mi* (корневые нематоды), *F* (фузариоз). В коллекции представлены формы с различными типами стерильности – *ex, ps, ps-2, sl, ms.* Такое разнообразие маркерных генов, позволяет решать многие вопросы практической селекции, от выведения форм с новой архитектоникой (одностебельных, карликовых, с разной степенью облиственности, с укороченными междоузлиями) до создания сортов и гибридов с разной окраской, формой, плотностью и размером плодов. Одновременно следует отметить, что большая часть мутантных генов, имеющих явную практическую ценность, до настоящего времени не используются из-за недостаточной их изученности и, как считает Храпалова [211], окультуренности самих мутантных форм.

Это всего лишь небольшая часть примеров возможного использования мутантных генов для решения задач практической селекции. Изучение, расширение, обновление ассортимента геноисточников и непосредственное внедрение их в селекционные программы, позволит оптимизировать и ускорить процесс селекции, нацеленный на получение сортов и гетерозисных гибридов томата с органичным сочетанием признаков устойчивости (толерантности) и комплексом хозяйственно-ценных признаков.

Таким образом, проанализированные источники информации дают более полное понимание о состоянии исследований по теме диссертации, что указывает на актуальность проведения целенаправленной работы по правильному подбору генетических источников зародышевой плазмы, соответствующих поставленным задачам с использованием классических и современных методов их оценки.

Выводы к 1-й главе

Обширный аналитический обзор результатов зарубежных и отечественных исследований показал, что проблема селекции томата на экологическую пластичность, особенно устойчивость к температурным стрессам, остается одной из основных направлений современных фундаментальных и прикладных исследований. Выявлен всевозрастающий интерес к созданию сортов и гибридов, сочетающих в генотипе признаки скороспелости, урожайности, качества плодов и устойчивости к основным стрессам. Неуклонно возрастает интерес к поиску, идентификации и созданию новых генетических источников, пополнение ими генофондов, которые позволят решать многие вопросы практической селекции томата. Отмечено активное развитие молекулярной биологии и генетики, а также биотехнологии, которые представили селекционерам ряд современных методов, позволяющих вывести селекцию томата на качественно новый уровень по созданию сортов и гетерозисных гибридов с заданным комплексом признаков. Все это подтверждает актуальность и научную обоснованность выбранного нами направления исследований.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Материал для проведения исследований.

Экспериментальная работа выполнена в период с 1997 по 2022 годы, сначала в Лаборатории гаметной и клеточной селекции, затем продолжилась в лабораториях – Генетики и физиологии устойчивости и Генетических ресурсов растений, Института генетики, физиологии и защиты растений Республики Молдова.

Объектом исследований служили: коллекционные образцы (более 50 форм) Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова, полученные от И.Б. Гаранько (ВИР), коллекционные и селекционные образцы (более 200, в том числе включая 25 форм диких и полукультурных разновидностей), полученные от С.И. Игнатовой, Всероссийский научно исследовательский институт овощеводства (ВНИИО). Коллекционные образцы (более 50 форм), полученные от Л.И. Гусевой, Приднестровский научно исследовательский институт сельского хозяйства (ПНИИСХ). Генетическая коллекция одномаркерных и многомаркерных мутантов (125 форм – носители мутантных маркерных генов) и староместные сорта – 50 образцов из Лаборатории генетических ресурсов растений ИГФиЗР. Селекционные образцы (25 форм) из Лаборатории прикладной генетики ИГФЗР, полученные от М.И. Грати. Образцы зарубежной селекции – США, Голландия, Польша, Франция, Италия, полученые от докторов с.-х. наук – Р. Х. Бекова – ВНИИО и С. Ф. Гавриш – Институт защищенного грунта (Россия).

Экспериментальные гибридные популяции (более 350) разных поколений – F_1, F_2 и уже линейный материал поколений F_3 ($Л_3$) - F_{10} ($Л_{10}$), который получен в рамках рабочих программ как результат межлинейных, линейно-сортовых, межсортовых, сорто-мутантных, линейно-мутантных скрещиваний генетически и географически отдаленных форм с выраженными различиями по характеру проявления основных хозяйственно ценных признаков в разные годы – 1997, 1998, 2001, 2002, 2004, 2005, 2008 и каждый последующий до 2020 года и их родительские формы.

Гибридизация осуществлялась с использованием классических методов скрещивания: *простые* (А х Б); *реципрокные* (Б х А); *сложные ступенчатые* [(А х Б) х В] х Г; для ускоренного сочетания большего числа признаков в одном генотипе использовали *параллельные скрещивания* (А х Б : В х Г) затем F_1 х F_1 или F_2 х F_2 и т.д. Также проводили прямые, реципрокные скрещивания с использованием для опыления термообработанной пыльцы (45ºС/8 часов) [124]. При работе с экспериментальным гибридным и

селекционным материалом применяли индивидуальный *отбор*, с последующим чередованием *групповых* и *массовых отборов* согласно поставленных задач.

Полевые исследования проводили на растениях, выращенных как в открытом, так и защищенном грунте в сроки, принятые для климатической зоны Республики Молдова по рекомендациям Государственной комиссии по сортоиспытанию [9] и Международного дескриптора для рода *S. lycopersicum* L. [272]. Выращивали по 30-45 растений в трех повторностях на рендомизированно расположенных делянках.

Лабораторные исследования проводили на одной из наиболее уязвимых этапов развития растений – стадии зрелого мужского гаметофита по комплексу признаков пыльцы (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок и устойчивость по прорастанию пыльцы и способности проросших пыльцевых зерен формировать длинные пыльцевые трубки под давлением стресса). В качестве стресс-фактора для изучения и оценки, коллекционных образцов и селекционного материала использовали искусственно созданные стрессовые фона (высокие, низкие температуры, засуха) [раздел 2.4, 119, 146]. Одновременно оценивали устойчивость экспериментальных образцов и на стадии спорофита (прорастание семян и рост зародышевого корешка) на фоне высоко- и низкотемпературных стресс-факторов [57, 82].

2.2. Место и условия проведения опытов

Полевые исследования осуществлялись на опытных участках открытого грунта и в остекленных теплицах экспериментальной базы Института генетики, физиологии и защиты растений Республики Молдова.

Климатические условия в зоне проведения исследований. К неблагоприятным условиям в Республике Молдова в период выращивания культуры томата относятся ранние заморозки, высокие температуры и недостаток влаги в почве, который определяется количеством выпавших осадков за период активной вегетации растений.

Анализ температурных условий проводится, начиная с апреля месяца, так как посев семян экспериментальных образцов для выращивания в рассадной культуре осуществляется в необогреваемой теплице в последней декаде марта.

Среднемесячная температура воздуха, зафиксированная в апреле месяце приблизительно одинаковая по годам исследований. Наиболее высокая температура (17,5ºС) отмечена в 2013 году и 15,3ºС в 2018. Несколько ниже этот показатель в 2012 – +13,9ºС и 2016 – +13,5ºС, а в остальные годы среднемесячная температура в апреле была практически одинаковой и варьировала от +8,7 ºС до +11,8 ºС (табл. 2.1).

Значительно выше среднемесячная температура по годам исследований в сочетании с количеством выпавших осадков фиксируется в мае месяце. Самая высокая температура (21ºС) при полном отсутствии осадков отмечено в 2003 году. Такие же показатели зарегистрированы в июне месяце этого же года. Подробная информация по распределению среднемесячной температуры и количества выпавших осадков по годам в период проведения исследований, в месяцы, когда идет активный рост и развитие растений томата представлена в таблице 2.1.

По данным Государственной гидрометеорологической службы Республики Молдова за начало летнего сезона условно принимается переход средней температуры воздуха от 15ºС и выше, что в среднем отмечается по территории от 8 мая (Кахул) до 19 мая (Бричень). В отдельные годы в зависимости от особенностей синоптических процессов даты наступления лета могут сильно отклоняться от средней. Самое раннее лето по данным метеорологической службы отмечено на большей части страны в третьей декаде апреля (1968 г.), самое позднее – в первой декаде июня (1955, 1991 гг.).

Средняя температура воздуха за лето в Центральной части Республики Молдова составляет +18,1…+20,8ºС. Самым жарким было лето в 2007, 2012, 2015 и 2020 годы. Средняя температура в эти годы составила +22…+25ºС, что на 3-5ºС выше нормы. По среднемноголетним данным самые высокие температуры отмечены в июле (табл. 2.1).

Из летних месяцев наиболее жаркими являются июль – август, средняя многолетняя месячная температура воздуха в годы исследований составляет +21, 3…+26,9ºС (табл. 2.1). Самые высокие температуры воздуха за анализируемый период отмечались в августе – +42,4ºС (Фэлешть, 7 августа 2012 г.) и + 64ºС (Леово, 19 июля 2007 г.). Общее число дней с температурой воздуха (+30ºС и выше) за анализируемый период составляет 8-27, наибольшее 51 (2007 г.) и 62 дня (2012 г.). Число дней с температурой выше +35ºС составляет по территории 1-2 дня, наибольшее – 8 дней.

По количеству выпавших осадков (мм/м^2) в период проведения исследований также отмечаются значительные различия, как по месяцам, так и по годам (табл. 2.1).

Летом, по сравнению с другими сезонами, количество выпавших осадков колеблется в больших пределах. Суточный максимум осадков за лето составляет по территории страны 170-235 мм, но в отдельные годы этот показатель варьирует в широких пределах – от 37 мм (Кахул, 1924 г.) до 531 мм (Кишинев, 1948 г.).

За период проведения исследований, наименьшее количество осадков, выпавших с апреля по август месяц, отмечено в 2007 году – 74,2 мм, несколько выше этот показатель в 2012 – 135,7 мм, 2015 – 128,2 мм и 2020 – 108,7 мм.

Больше всего осадков зарегистрировано в 2005 (355,6 мм), 2006 (335,4 мм), 2010 (319,8 мм), 2016 (338,2 мм) и 2017 (368,8 мм). Наиболее равномерное выпадение осадков по месяцам отмечено в 2008 году (табл. 2.1). Среднемноголетние данные показывают, что наибольшее количество осадков в Центральной части Молдовы приходится на июнь-июль месяцы (табл. 2.1). Число дней с осадками за весь летний период (июнь–август) составляет в среднем 25–35 дней. В эти месяцы отмечаются частые кратковременные ливни, нередко сопровождающиеся грозами (в среднем за сезон 17–25 дней), а также градом (в среднем до 3–9 дней).

Наибольший ущерб культуре томата наносят сильные *засухи,* наблюдаемые на территории Молдовы через каждые два-три года. Высокие температуры в сочетании с минимальным количеством выпавших осадков определяют степень выраженности данного стрессового фактора для культуры томата.

Высокие температуры (+19,7ºС…+25,1ºС) с минимальным количеством осадков (45,1мм) в период вегетации растений отмечены в 2007, 2012, 2015 и 2020 годах, которые были самыми неблагоприятными за период исследований (табл. 2.1).

Благоприятные температурные условия (+18,1ºС…+20,7ºС) в сочетании с оптимальным количеством выпавших осадков (335,4 мм., 319,8 мм., 297,6 мм. и 298,3 мм) сложились в 2006, 2010, 2013 и 2014 годах (табл. 2.1).

В целом погодные условия летнего периода на территории Республики Молдова благоприятны для роста и развития томата. Требуемая оптимальная температура воздуха находится на уровне 19…23ºС. Влагообеспеченность в течение периода вегетации не превышает 45-50% от оптимальной (75-80%), а значит для успешного его выращивания на территории Молдовы необходимо орошение.

Наиболее высокие температуры, отмеченные по годам исследований, приходятся на месяцы – июнь, июль, август, когда идет активный рост и развитие растений томата (нарастание листьев, массовое цветение, завязывание, налив и созревание плодов). Период налива и созревания плодов томата в зависимости от особенностей генотипа длится в среднем 35-60 дней. В конце созревания плодов потребность во влаге сокращается. Обильные осадки в это время, отрицательно влияют на качество плодов, они растрескиваются, за счет чего снижается их товарность.

Массовая уборка плодов томата начинается, как правило, во второй половине июля и заканчивается в конце августа, а иногда в середине сентября. Во время уборочных работ сохраняется жаркая погода. Кратковременные ливневые осадки не создают больших помех в работе с данной культурой.

Таблица 2.1. Среднемесячные климатические условия (температура, количество выпавших осадков, влажность воздуха) в период вегетации растений по годам исследований – 2003 - 2020 гг.

Месяцы		Годы исследований																
		2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Апрель	Температура ºС	11,0	10,8	10,9	9,9	11,0	10,2	10,9	10,9	13,9	17,5	11,8	10,6	13,5	10,0	15,3	10,6	11,3
	Осадки (мм)	29,4	21,8	36,6	29,0	49,0	0,4	51,8	46,6	13,4	25,5	41,1	46,3	41,2	44,2	3,3	35,2	4,4
	Влажность, %	57,3	65,3	63,3	58,2	74,3	65,0	68,7	69,0	59,3	59,3	60,3	56,0	61,7	59,0	50	55,3	36,6
Май	Температура ºС	15,3	16,8	15,6	19,4	15,5	16,4	17,1	18,2	18,0	19,5	17,0	17,6	16,0	16,6	19,4	17,4	14,4
	Осадки (мм)	64,3	90,6	97,1	10,6	43,0	36,2	69,0	47,2	65,1	68,4	83,7	15,0	100,2	19,4	18,0	39,8	22,4
	Влажность, %	65,7	69,3	63,7	60,6	65,3	69,3	76,3	72,0	76,7	59,3	65,3	53,7	62,0	47	53	65	42,3
Июнь	Температура ºС	19,8	18,7	19,9	23,4	20,9	21,4	22,4	22,0	23,0	21,7	19,7	21,7	21,4	21,4	22,2	24,1	21,4
	Осадки (мм)	9,2	100,4	81,6	11,6	63,0	23,3	88,8	150,2	17,2	69,9	34,3	31,8	159,6	24,7	151,8	90,7	27,6
	Влажность, %	59,7	72,0	67,0	57,2	61,3	63,0	75,3	77,7	51,7	66,7	59,7	50,3	65,7	57	58	58	46,3
Июль	Температура ºС	22,2	23,0	22,1	25,3	22,2	24,0	24,7	24,8	25,9	21,9	23,3	24,4	23,5	22,6	22,7	22,4	23,2
	Осадки (мм)	48,0	12,4	53,0	0	50,0	41,0	63,0	31,8	65,2	88,1	85,1	26,4	6,6	26,8	120,6	33,7	36,7
	Влажность, %	68,8	68,7	57,7	45,2	58,0	63,7	79,3	78,0	49,3	61,0	58,3	51,3	50,0	56	64,3	55,3	55,3
Август	Температура ºС	21,4	21,9	22,1	23,8	23,2	20,6	26,9	24,1	23,0	22,7	23,5	24,7	23,3	23,8	24,6	23,9	23,4
	Осадки (мм)	34,6	130,4	67,1	23,0	50,7	46,0	47,2	11,0	24,6	45,7	54,1	8,7	30,6	7,1	0,6	15,6	1,5
	Влажность, %	92,0	74,0	63,3	64,6	57,7	63,3	71,0	68,7	48,3	52,7	51,3	43,7	52,3	50,0	47,3	48,7	44,7

2.3. Фенологические наблюдения и особенности проявления некоторых количественных признаков томата.

В теплице и в условиях открытого грунта (поле) на растениях томата проводили следующие наблюдения и учеты:

фенологические – дата посева, единичные и массовые всходы, начало (5-10%) и массовое цветение (70-80%), начало созревания (единичные плоды) и массовое созревание (70-80%), первый и последний сбор;

– высота закладки первого соцветия;

– число листьев между очередными соцветиями;

– форма и тип соцветия;

– количество соцветий на растении и цветков на соцветии, тип венчика;

– анатомические особенности цветка – положение пестика по отношению к тычиночной колонке (ниже уровня, на одном уровне, чуть выше, намного выше уровня тычиночной колонки);

– учет числа плодов по соцветиям на одном растении;

– средняя масса плода по соцветиям и в целом по растению;

– толщина стенки перикарпия плода, учет количества семенных камер и семян в них в зависимости от яруса расположения соцветия на главном стебле растения;

– учет урожая с 1 растения;

– учет урожайности с $м^2$ и с делянки;

– учет урожая первых 2-х сборов (отдача раннего урожая);

– учет общей урожайности;

– параметры плода в период массового плодоношения (масса, форма, окраска плодов, камерность, толщина перикарпия, количество семенных камер и семян в плодах, товарность плодов и др.);

– биохимические анализы плодов, которые проводились для ограниченного числа наиболее ценных образцов, при содействии профессора А.А.Штефырца.

Для оценки продолжительности вегетационного периода и в частности, выделения скороспелых образцов учитывались:

– число дней от начала цветения до завязывания плодов;

– число дней от завязывания плодов до их полного формирования (зелено-молочная спелость);

– число дней от полного формирования до начала созревания плодов (бурая спелость);

– число дней от начала созревания плода до полного созревания.

Учет плодов проводили подекадно – через каждые 10 дней после начала созревания, через 20 и 30 дней с последующим учетом всего (общего и товарного) урожая. Особое внимание при этих учетах обращалось на накопление на растениях бурых и зелено-молочных плодов (во времени и в пределах популяции конкретного образца). Такой тщательный учет и анализ проводится для получения более полной характеристики по продуктивности путем подсчета зрелых, бурых и зелено-молочных плодов в том числе и у мутантных, в особенности у многомаркерных форм и, по генотипам, выделенным из гибридных комбинаций, где в скрещиваниях использовался родительский компонент носитель генов задерживающих созревание плодов (*rin, nor, alc* и др.).

Избирательно проводили учет длительности сохранения товарных качеств зрелых плодов на растении. Для этого в каждом учетном образце маркировали по 5-10 растений. Одновременно учитывали: осыпаемость плодов до и во время уборки; прочность крепления плодов к плодоножке в зависимости от яруса положения соцветия на главном стебле растения; устойчивость плодов к размягчению на растениях и при хранении их (30 дней); растрескиваемость плодов на растениях.

Определяли: – тип роста растения (карлик, штамбовый, супердетерминантный, детерминантный, полудетерминантный, индетерминантный);

– высоту растения, габитус куста, его компактность, облиственность (слабая, средняя, сильная);

– среднее число боковых побегов на растении (пасынкообразующая способность).

Изучение морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков проводили согласно Международному дескриптору для рода S. *lycopersicum* L. [272].

Полевые исследования и учеты продуктивности проводились с использованием методик Государственного сортоиспытания – Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур [36].

Одномаркерные и многомаркерные мутантные формы. При работе с мутантными образцами на ранних этапах развития растений (от всходов до высадки растений в грунт на постоянное место) проводили фенологические наблюдения и учеты характера проявления мутантных маркерных генов, контролирующих синтез антоцианов *(a, aa, aw, al, ag),* которые могут быть идентифицированы в день появления всходов:

– дата посева, единичные и массовые всходы;

– наличие антоциана на гипокотиле;

– высота гипокотиля (мм);

– диаметр гипокотиля (мм);
– форма и окраска семядольных листьев;
– длина и ширина настоящих листьев (см); мозаичность, крапчатость;
– длина междоузлий (см);
– окраска черешка и листьев: желтая, оливковая, коричневая, голубовато-серая, голубовато-зеленая, желто-зеленая, зеленая с фиолетовым оттенком и др;

Наряду с мутациями, проявляющимися на стадии сеянцев, анализировали мутантную коллекцию на наличие геноносителей, контролирующих рост растений. В эту категорию мутаций входят все изменения, которые появляются после стадии сеянцев. Разнообразие коллекции по типу и форме куста в основном связано с размером растения, который определяется генами – *sp*$^{+}$*, sp, ssp, cpt, mnt, d, dd, br, bl, bls, dmt,* а также числом боковых побегов, контролируемых геном *ls* и степенью их разветвления (*atn, bu, cg* и др.).

Изучали вариации формы листа, которые проявляются в изменении формы и размера, относительно длины листовой пластинки, контролируемые маркерными генами – *Me, Cu, La, c, cp, cm, ics, inc, bip, ru, tp, var, wd, ics.*

Для включения в селекционные программы с целью создания стерильных линий изучали и анализировали мутантные образцы по особенностям проявления маркерных признаков, характеризующих стадию цветка и соцветия (сильно разветвленные соцветия – *s, mult, mup, mux, mua, cpa* или с очень уменьшенными соцветиями – *hg, di,* ограничивающих свой рост побегом). В эту группу следует отнести и большое количество генотипов смутациями стерильности – *ds, ex, ex*$^{+}$*, Ge, ms, ms-2, ms-31, s, psu, ps, ps-2, s, sl, ste, st, spl.* На разных этапах развития цветка изучали проявление разновидностей стерильности: тип соцветия, тип цветения венчика, размер и форма пыльника, отсутствие или небольшое количество пыльцы, стерильность пыльцы, положение пестика относительно тычиночной колонки. Одновременно анализировали изменение характера проявления этих признаков в зависимости от условий выращивания растений (в разные по климатическим условиям годы) и уровня положения соцветия на главном стебле растения.

Проводили всестороннее изучение геноносителей таких мутантных маркерных признаков плода как: время созревания (*rin, nor, nr, alc*), форма (*el, O*^{i}*, o*$^{i(2s)}$*, o, obl, n, bk, lo, Lc*) и окраска плода (*R, B, B*^{c}*, dg, gs, gf, t, r, r-2*, *sh, y*).

Ревизировали коллекцию и на наличие мутантных генов, обуславливающих бесколенчатое сочленение плодоножки – *j*$^{+}$*, j, j-2, j-2*^{in}.

Изучение и описание фенотипического проявления и степени выраженности мутантных маркерных признаков, систематизацию и их классификацию проводили в

соответствии с названием мутанта и букв-символов, следуя основным правилам номенклатуры генов томата [77].

Растения мутантных образцов выращивали посевом семян в лизиметры в теплице с последующей высадкой рассады в открытый грунт. В коллекционном питомнике по каждому образцу изучали 30 растений. Каждая мутантная форма описана по 50 признакам [272]. Для их дифференциациии по важнейшим морфо-биологическим и хозяйственно-ценным признакам использовали два вида скрининга: пассивный и активный.

Пассивный скрининг применяли для изучения морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков, в том числе продуктивность.

Активный скрининг для оценки, дифференциации и систематизации мутантных и других форм по характеру и степени их устойчивости к стрессовым абиотическим факторам (высокая, низкая температуры, засуха) на стадии зрелого мужского гаметофита.

2.4. Определение устойчивости томата к стрессовым абиотическим факторам.

Изучение устойчивости коллекционного (культурные и мутантные формы) и селекционного материала (начиная от F_1 до F_{10}) на устойчивость к стрессовым факторам (высокие, низкие положительные температуры и засуха) проводили на разных стадиях онтогенеза (спорофит – семена, гаметофит – пыльца) в лабораторных условиях с использованием искусственно моделированных стрессовых фонов.

Оценка по спорофиту. Оценивали устойчивость экспериментальных образцов по прорастанию семян и росту зародышевого корешка под давлением высоко- и низкотемпературного фактора. Исследования проводили с использованием общеизвестных методик, предложенных ВИР им. Н.И. Вавилова [82, 189].

Исследование способности семян экспериментальных образцов прорастать при низкой температуре (+10˚С) осуществляли в хладотермостатах КТЛК – 1250 и ХТ – 3/80.

Устойчивость к воздействию высоких температур оценивали по ростовой реакции проростков при проращивании семян на фоне температурного режима +43˚С в суховоздушном термостате ТС – 1/80 СПУ.

Контролем для сравнительного анализа служили семена, которые проращивали при температуре +25˚С.

Оценка по гаметофиту. Изучение экспериментального коллекционного и селекционного материала проводилась на стадии массового цветения растений.

Методической основой для оценки образцов томата к повышенным и пониженным температурам служили общеизвестные работы [100, 146]. Разработанные и используемые разными авторами методы не всегда соответствуют специфике исследуемого материала в силу его генетического и географического происхождения, включая экологическую нишу возделывания. Поэтому, модификация их является начальным этапом в процессе изучения и оценки обширных генетических коллекций, тем более, если это касается мутантных форм и селекционного материала, полученного на их основе.

Следуя этому, нами проведена работа по оптимизации существующих и созданию искусственных стрессовых фонов (высокие, низкие температуры, засуха) различной степени жесткости и анализ их действия на способность пыльцы прорастать и формировать пыльцевые трубки определенной длины на искусственной питательной среде в условиях *in vitro.* Установлены дифференцирующие режимы и временные экспозиции обработки пыльцы для последующей оценки и отбора устойчивых генотипов.

Для проведения исследований, свежесобранные цветки экспериментальных образцов томата слегка подсушивали при комнатной температуре на пергаментной бумаге в течение 30-40 мин. Затем легким встряхиванием высыпали пыльцу из пыльников, которую использовали для проведения опытов по нижепредставленным схемам.

– Жизнеспособность пыльцы определяли путем проращивания её в условиях *in vitro* на искусственной питательной среде, содержащей 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты [61]. Длину пыльцевых трубок определяли с использованием окуляр-микрометра.

– Для установления уровня ***высокотемпературного режима*** и временной экспозиции воздействия на пыльцу, который позволил бы идентифицировать и классифицировать изучаемые образцы по характеру и степени их устойчивости к данному стрессовому фактору анализировались пять режимов (табл. 2.2).

Свежесобранную пыльцу образцов делили на 5 частей: одну, сразу высевали на искусственную питательную среду, состоящую из 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты и, проращивали в условиях *in vitro* в течение 3-х часов, это служило контролем.

Остальные четыре подвергали высокотемпературной обработке с режимами – 40ºС, 45ºС, 50 ºС, 55ºС с использованием одинаковой временной экспозиции – 6 часов. По истечении установленного времени пыльцу, от каждого варианта в отдельности высевали на вышеназванную искусственную питательную среду и проращивали в течение 3-х часов.

По проценту проросшей пыльцы и способности проросших зерен формировать пыльцевую трубку достаточной для оплодотворения длины (3 диаметра пыльцевого зерна) [59] судили о дифференцирующей способности высокотемпературных режимов.

Из данных таблицы 2.2 видно, что температурный режим 55˚С/6 часов оказался летальным для пыльцы всех изученных образцов.

Сильное ингибирующее влияние на показатели обоих признаков пыльцы, оказывает и обработка пыльцы температурой 50˚С в течение 6 часов.

Температура 40˚С, время воздействия на пыльцу в течение 6 часов приводит к четкой дифференциации генотипов по % прорастания пыльцы, но по длине пыльцевых трубок различия не столь выражены, у отдельных форм она выше, чем в контроле.

Высокий дифференцирующий результат, показала обработка пыльцы образцов температурой 45ºС/6 часов. Различия достаточно выражены, как между изученными генотипами, так и относительно результатов, полученных в контроле по обоим признакам пыльцы. Поэтому в дальнейшем используется для оценки коллекционных и селекционных образцов на устойчивость к высокой температуре.

Таблица 2.2. Реакция пыльцы образцов томата на высокотемпературное воздействие

Генотип	Жизнеспособность пыльцы, % при температуре:				
	25˚С/3часа (контроль)	**40˚С/6часов**	**45˚С/6часов**	**50˚С/6часов**	**55˚С/6часов**
Ирок	37,6±0,4	26,4±1,1	8,5±0,1	3,0±0,02	0,1
Алена	16,7±0,2	16,1±0,4	7,6±0,2	1,8±0,01	0
Стриж	13,3±0,6	4,4±0,02	единичные	0	0
Карлсон	12,7±0,3	5,0±0,1	2,1±0,02	0	0
Ласточка II	20,0±0,7	11,5±0,4	5,5±0,2	1,0±0,01	0
Ласточка IV	16,7±0,5	9,0±0,3	1,9±0,04	0	0
Красная стрела	31,6±0,6	28,4±0,8	17,6±0,7	4,4±0,2	1,3
$X_{ср}$	**21,2**	**14,4**	**6,1**	**1,6**	**0,2**
	Длина пыльцевых трубок, в делениях окуляр-микрометра (д.о.м.)				
Ирок	44,7±1,3	42,3±2,3	34,6±1,8	10,1±0,5	2,0
Алена	51,3±0,9	54,0±1,7	52,6±1,6	16,2±0,4	0
Стриж	28,6±0,4	36,1±1,2	10,2±0,4	0	0
Карлсон	39,4±0,7	32,6±1,6	24,3±0,9	0	0
Ласточка II	26,7±1,0	26,4±1,9	13,8±0,3	1,9±0,1	0
Ласточка IV	49,2±1,6	20,1±1,1	20,4±1,1	0	0
Красная стрела	64,1±1,2	52,6±1,1	53,2±1,5	30,0±0,8	6,1
$X_{ср}$	**43,4**	**37,7**	**29,9**	**8,3**	**1,1**

– Реакцию экспериментальных форм томата на действие ***низких положительных температур*** определяли путем проращивания их пыльцы на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* с использованием 4-х режимов – 10˚С, 8˚С, 6˚С, 5˚С (табл. 2.3).

Свежесобранную пыльцу каждого образца делили на 5 частей и высевали на отдельные предметные стекла с искусственной питательной средой, состоящей из 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты, и помещали в чашки Петри.

Одну часть пыльцы проращивали в термостате с оптимальной температурой 25˚С в течение 3-х часов. Это служило контролем. Остальные четыре одновременно размещали в холодильные шкафы с указанными низкотемпературными режимами и проращивали в течение 24 часов. По проценту прорастания пыльцы и длине трубок на их судили о дифференцирующей способности каждого из них и степени устойчивости генотипов.

Искусственный низкотемпературный фон 5˚С, оказался самым жестким для пыльцы всех генотипов. Обратная реакция обнаруживается на фоне +10˚С/24 часа, где выявлен высокий процент прорастания пыльцы у всех генотипов, а длина пыльцевых была даже выше, чем в контроле, что указывает на некий стимулирующий эффект. Это подтверждает результаты полученные и другими авторами [100, 120]. Температурный фон +8˚С не выявляет значимых различий, относительно варианта +10˚С.

Таблица 2.3. Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на фоне низкотемпературного стресса разного уровня жесткости

Генотип	Жизнеспособность пыльцы, % при температуре:				
	25˚С / 3часа (контроль)	**10˚С / 24час**	**8˚С / 24часа**	**6˚С / 24часа**	**5˚С / 24часа**
Ирок	37,6±0,4	17,1±0,2	8,5±0,06	3,7±0,03	единичн.накл.пз
Алена	16,7±0,2	10,9±0,3	10,4±0,5	7,0±0,2	много накл. пз
Стриж	13,3±0,6	14,0±0,6	11,8±0,4	2,9±0,1	0
Карлсон	12,7±0,3	19,6±1,0	12,1±0,8	10,5±0,7	0
Ласточка II	20,0±0,7	12,5±0,4	9,2±0,3	6,5±0,3	0
Ласточка IV	16,7±0,5	29,3±1,1	22,9±1,4	17,7±0,9	единич. накл.пз
Красная стрела	31,6±0,6	22,7±1,3	14,6±1,1	9,4±0,4	много накл. пз
$X_{ср}$	**21,2**	**18,0**	**12,8**	**8,2**	-
	Длина пыльцевых трубок, в делениях окуляр-микрометра (д.о.м.)				
Ирок	44,7±1,3	54,6±2,2	48,7±1,7	36,4±0,8	1,5
Алена	51,3±0,9	47,3±1,3	31,6±0,8	12,1±0,5	3
Стриж	28,6±0,4	39,2±1,5	38,8±1,2	4,7±0,04	0
Карлсон	39,4±0,7	41,6±0,9	41,0±1,6	11,8±1,0	0
Ласточка II	26,7±1,0	33,2±1,3	34,4±1,2	20,6±0,9	0
Ласточка IV	49,2±1,6	66,5±1,9	58,9±1,6	45,1±1,7	0
Красная стрела	64,1±1,2	67,4±2,5	66,2±1,9	54,3±1,4	5
$X_{ср}$	**43,4**	**50,0**	**45,6**	**26,4**	**1,5**

Четкое дифференцирующее влияние по проценту прорастания пыльцы и длине пыльцевых трубок, как между анализируемыми генотипами, так и относительно контроля и других использованных холодовых режимов оказывает температура +6˚С/24 часа. Это свидетельствует об эффективности его использования для скрининга коллекций с целью выделения и создания устойчивого к низкой температуре исходного материала (табл. 2.3).

– Для скрининга коллекционных форм томата, пыльца, которых была бы способна прорастать на искусственной питательной среде, содержащей высокую концентрацию

сахарозы (имитирующей засуху), разрабатывалась методика на основе использования 5-ти разновидностей сред с высокой концентрацией сахарозы: 30%; 35%; 38%; 40% и 45% с одинаковым для всех содержанием борной кислоты – 0,006%. Пыльцу на всех средах проращивали в течение 5-ти часов (табл. 2.4.)

Различия на фоне ***осмотического стресса*** в зависимости от концентрации сахарозы в питательной среде сильно выражены. Реакция одного и того же генотипа по характеру проявления двух разных признаков пыльцы – прорастание и рост пыльцевых трубок неоднозначна. Искусственная питательная среда с концентрацией сахарозы 45%, оказалась летальной для пыльцы всех экспериментальных образцов (табл. 2.4).

Сильное ингибирующее влияние на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок оказывает и концентрация сахарозы – 40%, хотя у некоторых форм отмечается невысокий процент прорастания (4,7% - 6,0% - 7,2%) но при этом очень короткие (02 – 10,6 д.о.м.) сильно деформированные трубки. Питательные среды с концентрациями сахарозы 30% и 35%, выявляют больший дифференцирующий эффект между генотипами, относительно контроля, но нет существенных различий в показателях признаков между ними (табл. 2.4).

Таблица 2.4. Характер прорастания пыльцы (%) у образцов томата на искусственных питательных средах с разными концентрациями сахарозы

Генотип	**Жизнеспособность пыльцы, %**					
	Искусственная питательная среда и концентрация сахарозы в ней,%					
	15% (контроль) 3 часа	**30% 5 часов**	**35% 5 часов**	**38% 5 часов**	**40% 5 часов**	**45% 5 часов**
Ирок	37,6±0,4	24,0±1,3	13,3±0,3	10,0±0,4	2,6±0,2	0
Алена	16,7±0,2	10,2±0,4	8,1±0,4	3,1±0,2	0	0
Стриж	13,3±0,6	8,5±0,4	7,4±0,5	2.7±0,2	0	0
Карлсон	12,7±0,3	7,9±0,2	8,0±0,3	5,5±0,3	1,2±0,2	наклюн.
Ласточка II	20,0±0,7	18,7±0,7	12,8±0,3	11,4±0,4	7,2±0,4	0
Ласточка IV	16,7±0,5	14,1±0,4	16,2±0,6	10,6±0,3	6,0±0,2	0
Красная стрела	31,6±0,6	28,8±1,1	16,4±0,5	7,8±0,5	4,7±0,3	0
$X_{ср}$	**21,2**	**16,0**	**11,7**	**7,3**	**3,1**	**-**
	Длина пыльцевых трубок, в делениях окуляр-микрометра (д.о.м.)					
Ирок	44,7±1,3	31,0±1,7	34,7±1,4	27,4±1,5	03	0
Алена	51,3±0,9	38,6±1,4	12,4±0,7	09±0,2	0	0
Стриж	28,6±0,4	14,2±0,4	20,2±0,4	13,1±0,5	0	0
Карлсон	39,4±0,7	28,4±0,7	27,9±1,2	25,8±0,9	01	0
Ласточка II	26,7±1,0	30,1±0,9	20,2±0,6	21,0±1,3	02	0
Ласточка IV	49,2±1,6	26,2±0,7	38,7±1,7	35,0±2,3	05	0
Красная стрела	64,1±1,2	56,7±1,6	47,2±1,3	41,5±1,6	10,6±0,4	0
$X_{ср}$	**43,4**	**32,2**	**28,7**	**23,5**	**1,6**	**-**

Наиболее выражены различия в сравнении с контролем, как между генотипами, так и по изученным признакам при проращивании пыльцы на искусственной питательной среде с содержанием 38% сахарозы. Способность проросших в стрессовых условиях пыльцевых зерен, формировать длинные пыльцевые трубки – это залог высокого завязывания плодов. Следовательно, при отборе наиболее устойчивых генотипов, показатель признака «длина рыльцевых трубок» является наиболее важным критерием, чем проросшая пыльца, которая не способна формировать пыльцевые трубки достаточной длины. Этот вариант питательной среды (38%/5часов) в дальнейшем используется для оценки коллекционных образцов и отбора устойчивых к данному стрессу генотипов.

Таким образом, для оценки устойчивости ***к высоко- и низкотемпературным стрессам и засухе***, генетического потенциала культурного и мутантного генофондов, а также экспериментального селекционного материала по признакам зрелого мужского гаметофита (пыльцы) использовались следующие разработанные и оптимизированные искусственные стрессовые фона:

1. Устойчивость к высокотемпературному стрессу – режим ***45˚С/6 иногда 8 часов;***
2. Устойчивость к низкотемпературному стрессу определяли путем проращивания пыльцы на фоне ***+6˚С в течение 24 часов;***
3. Для оценки устойчивости к осмотическому стресу (засухе) пыльцу проращивали на искусственной питательной среде, содержащей ***38% сахарозы в течение 5 часов в условиях in vitro.***

При анализе препаратов во всех вариантах в том числе в контрольном подсчет проросших пыльцевых зерен проводили под микроскопом (тип Zeiss) с использованием окуляр– и объект микрометра – 20 [171]. В каждом варианте анализировали не менее 500 пыльцевых зерен. Длину пыльцевых трубок измеряли в делениях окуляр-микрометра, в дальнейшем в тексте экспериментальной части работы, сокращенно (д.о.м.). Проросшими считали пыльцевые зерна, у которых длина пыльцевых трубок составляет не менее трех диаметров пыльцевого зерна [59]. Таким образом, определяли жизнеспособность пыльцы в опыте и контроле. По соотношению показателей прорастания пыльцы и росту пыльцевых трубок *in vitro* в опыте к контролю судили об устойчивости гаметофитов генотипов на тестируемый стресогенный фактор, который определяли по формуле [100].

$$P = O : K \times 100\%,$$ где:

K – жизнеспособность пыльцы в контроле,

O – жизнеспособность пыльцы в опыте.

Для дифференциации и систематизации экспериментального материала, согласно характера устойчивости и степени его выраженности, совместно с профессором С.И. Игнатовой [335] был разработан коэффициент стрессоустойчивости, который объединяет два параметра в одном показателе и дает более полное представление об устойчивости генотипа к конкретному стрессогенному фактору.

Традиционно при определении устойчивости генотипа к стрессу рассматриваются две величины: 1 – количество проросшей пыльцы, 2 – длина пыльцевой трубки, которые отражают индивидуальную реакцию на тот или иной стресс-фактор. Объединение показателей этих двух признаков в одном коэффициенте может служить критерием классификационной принадлежности генотипа к определенной группе, что позволяет дифференцировать оцениваемые большие коллекции и выделить наиболее ценные, сочетающие устойчивость, как прорастанию пыльцы, так и длине пыльцевых трубок.

Данный коэффициент отражает соотношение между жизнеспособностью пыльцы и длиной пыльцевых трубок на фоне использованного стрессового фактора к контролю.

$$\boldsymbol{K}\text{сту} = \frac{\text{P}_{\text{оп}} \times \boldsymbol{L}_{\text{оп}}}{\text{P}_{\boldsymbol{k}} \times \boldsymbol{L}_{\boldsymbol{k}}} \times \mathbf{100}\%$$

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

Генотипоспецифическая реакция пыльцы мутантов томата (125 форм) на действие стрессовых факторов (высокие, низкие температуры, засуха) выявила высокую разнородность как между мутантами в пределах генофонда, так и в популяциях конкретных одномаркерных и многомаркерных мутантных форм. Для получения объективной информации по каждой из них *была разработана шкала устойчивости,*

С учетом размаха варьирования показателей изученных признаков за основу брали разность между наибольшим и наименьшим значением результатов ряда измерений, как при оценке отдельно по признакам, так и в зависимости от использованного стрессогенного фактора и особенностей каждого генотипа. Полученная генеральная совокупность цифрового материала в результате оценки образцов мутантного генофонда была обработана и систематизирована с использованием известных методик [70]. Это позволило дифференцировать и систематизировать мутантные формы на группы устойчивости с учетом показателей двух признаков – «устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок».

Величину интервала групп определяли по соотношению:

$$\mathbf{I = \frac{X_{max} - X_{min}}{число\ груп} = \frac{R}{k}},$$ **где:**

R – Разность между наибольшим и наименьшим значением ряда измерений отдельно по признакам и генотипам.

Разработанная шкала позволила охарактеризовать мутантные формы томата по их устойчивости к каждому из тестируемых стрессовых факторов: высокие, низкие температуры и засуха по двум признакам: устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по способности проросших на фоне стресса зерен, формировать длинные пыльцевые трубки.

Таблица 2.5. Шкала устойчивости к стрессовым абиотическим факторам с учетом критерия двух признаков мужского гаметофита: устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок

№ группы	Устойчивость		Характеристика устойчивости генотипа
	Прорастание пыльцы, %	Длина пыльцевых 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 > высокая устойчивость по длине пыльцевых трубок
VIII	48 и >	0 – 31	высокая устойчивость пыльцы и < низкая устойчивость по длине пыльцевых трубок

Оценка на автоматизированном комплексе «Морфоквант». Изучена изменчивость морфологических (диаметр, периметр, площадь) и цитохимических (количество ДНК и плотность хроматина в ядрах генеративных и вегетативных клеток пыльцы) признаков пыльцы под воздействием высоких и низких температур на трех гибридах F_1 селекции ВНИИО (автор – д. с-х н., профессор С.И. Игнатова) – Ирок, Красная стрела, Северный экспресс, и их родительских линиях (P_1 и P_2).

Для этого свежесобранную пыльцу, выделенную из цветков растений этих генотипов, делили на три части, одну из которых (контроль) фиксировали в растворе Карнуа (3:1), окрашивали по Шиффу и готовили препараты по методике Кравченко, [99]. Две другие наносили на предметное стекло монослоем и помещали в термостаты при

температурах соответственно 45ºС на 6 часов и 7 ºС на 24 часа, после чего фиксировали и окрашивали по вышеприведенным методикам.

Динамику изменения признаков в вегетативных и генеративных ядрах пыльцевых зерен (по 100 шт. каждого генотипа) определяли на автоматизированном комплексе, включающий анализатор микрообъектов «Морфоквант» и ЭВМ СМ-4, позволяющий провести оценку каждого пыльцевого зерна с последующей обработкой результатов измерений по схеме двухфакторного дисперсионного анализа [70].

Пыльцевая продуктивность – признак, характеризующий пригодность линий для использования их в гетерозисной селекции в качестве отцовских форм, а также для определения влияния условий среды и возраста растений на его показатель.

– пыльцевую продуктивность экспериментальных образцов определяли весовым способом с использованием весов ВЛА–200г-М, любезно представленных заведующим лабораторией «Термических процессов и Гидродинамики», Института прикладной физики АН Молдовы (Думитраш П.Г.) Размер пыльцевых зерен вычисляли путем измерения их под микроскопом (тип Zeiss) с использованием окуляр– и объект микрометра [171];

– анализ влияния условий выращивания на морфо-биологические, хозяйственно-ценные признаки пыльцы, включая продуктивность, изучали при выращивании растений в разные по климатическим условиям годы в открытом и защищенном грунте, с учетом характера проявления признаков в зависимости от яруса положения соцветия на растении.

– жизнеспособность и устойчивость пыльцы к высокой температуре и засухе;

– количество, качество и объем рабочей пыльцы;

– количество завязавшихся плодов от числа цветков на каждом соцветии;

– обсемененность плодов относительно яруса закладки соцветия.

Определение адаптивного потенциала генотипов к высокотемпературному стрессу. Разрабатывали метод определения нормы реакции генотипов томата на высокотемпературный стресс, путем анализа влияния повышенных температур разной степени жесткости: 38˚С, 45˚С и 48˚С, и продолжительности действия каждой температурой: 3, 5 и 7 часов. Объектом исследований служили 6 линий томата: Л5; Л6; Л 7; Л311; Л304 и Л302, которые выращивали в три разных по климатическим условиям года – 2006, 2007, 2008. Оценивали: жизнеспособность свежесобранной пыльцы и длину пыльцевых трубок (контроль), устойчивость пыльцы по прорастанию и способности проросших зерен формировать пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины, после обработки температурой разного уровня жесткости и продолжительности действия. Все признаки в каждом экспериментальном году изучали по единой методике.

Обработку данных проводили в пятифакторном дисперсионном комплексе с использованием пакета программ Statgraf 3,0. Оценку значимости разности между средними по данным дисперсионного анализа определяли по Доспехову [70].

Оценка влияния срока хранения пыльцы на её качество. В эксперименте используется хладокамера (ХК – 1/80) с температурой +6˚С. Экспериментальным материалом служили 15 генотипов: Л5, Л6, Л7, Л125, Л126, Л302, Л304, Л305, Л311, Л324, Л327 и сорта – Виза, Солярис, Нота, Баллада, с контрастным проявлением устойчивости.

Пыльцу собирали с растений каждого образца одновременно и делили на семь частей в одинаковой пропорции. Две части пыльцы от каждого образца сразу сеяли на питательную среду, содержащую 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты. Одну из которых проращивали на температурном фоне 25˚С в течение 3-х часов (контроль). Вторую помещали в холодильный шкаф с температурой +6˚С и проращивали в течение 24 часов (опыт). Оставшиеся пять частей помещали в пенициллиновые флаконы и храненили при температуре +6˚С в течение – 1, 5, 10, 30 и 60 суток. В каждом варианте по истечении указанной временной экспозиции хранения, пыльцу сеяли на вышеназванную среду и проращивали в течение 24 часов, с последующим определением её качества. По соотношению показателей признаков в опыте к контролю судили об устойчивости и способности пыльцы выдерживать низкие температуры в течение длительного времени.

2.5. Гибридизация и определение наследования и наследуемости устойчивости томата к высокой и низкой температурам в поколении F_1.

Выделенные в процессе оценки наиболее ценные образцы использовали в ежегодных скрещиваниях в качестве исходных родительских форм для получения гибридных популяций и изучения закономерностей изменчивости и наследования устойчивости к высоким и изким температурам и других селекционно-ценных признаков.

Для проведения гибридизации использовали: генетически и географически отдаленные формы; генотипы с разным уровнем и типами устойчивости к стрессовым абиотическим факторам (высокие, низкие температуры); мутантные образцы – носители мутантных маркерных генов (*rin, nor, alc, ls, br, j-2, u, f, gf, gs)*; полумутантные линии с разным сочетанием маркерных признаков, в том числе с разными типами стерильности (*ex, ex-2, ps, ps-2* и др.).

Скрещивания проводили путем кастрации цветков материнских форм (удаление колонки пыльников) вручную пинцетом методом сдергивания венчика вместе с

пыльниками. Кастрировали цветки, имеющие желто–зеленые пыльники, у которых лепестки венчика ещё не раскрылись или раскрылись не более чем на 45˚С.

Пыльцу для опыления собирали с ярко–желтых полностью раскрывшихся цветков. В зависимости от поставленных задач, для опыления использовали свежесобранную пыльцу и пыльцу предварительно термообработанную.

В рамках научных программ было создано более 300 комбинаций гибридов F_1: 1997 – 24 комбинации, 1998 – 17, 2001 – 10, 2002 – 10, 2004 – 33, 2005 – 23, 2006 – 44, 2008 – 24, 2010 – 21, 2012 – 32, и с 2016 по 2020 гг. более 100 комбинаций.

В зависимости от задач, которые необходимо было решить, проводились *парные простые* (А х Б) и *реципрокные* (Б х А) скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнского, а в другом отцовского родителя.

Одновременно проводили скрещивания (прямые, реципрокные) с использованием для опыления термообработанной пыльцы (45˚С/6 часов).

Для сочетания признаков трех и более сортов в одном генотипе проводили *сложные ступенчатые* [(А х Б) х В] х Г скрещивания, когда полученные гибридные растения последовательно скрещивали с третьим, четвертым и т.д. генотипом, признаки которой необходимо было передать гибридной популяции.

Для ускоренного сочетания большего числа желаемых хозяйственно-ценных признаков в одном генотипе использовали, и *параллельные скрещивания* (А х Б: В х Г) затем F_1 х F_1 или F_2 х F_2 и т.д [15].

Особого разнообразия удалось добиться, создавая исходные гибридные популяции для последующих отборов путем скрещивания гибридов F_1 различного происхождения по типу: F_1 х F_1; (F_1 х F_1) х F_1; (F_1 х F_1) х (F_1 х F_1). Затем, созданные гибридные популяции пропускали через селективный фон (высокая, низкая температуры и засуха) на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит). Создавая, таким образом, специальные (по направлению) гибридные популяции с использованием искусственных стрессовых фонов, отбирали наиболее устойчивые к исследуемым стресс-факторам генотипы в сочетании с комплексом других селекционно-ценных признаков. Они могут положить начало новым сортам и гибридам как для открытого, так и защищенного грунта.

Изучение морфобиологических и комплекса хозяйственно-ценных признаков у гибридных популяций F_1 и потомств следующих поколений (F_2–F_7), проводили с использованием схем и методик, описанных в пунктах 2.3. и 2.4.

Характер наследования признаков устойчивости к высоким и низким температурам у прямых и реципрокных гибридов F_1 определяли с использованием показателя степени

доминантности – H_d [77]. Принимая во внимание, что степень доминирования может изменяться от – ∞ до + ∞, в наших исследованиях наблюдались следующие случаи:

$H_d > + 1$ положительное сверхдоминирование (гибрид значительно превосходит по анализируемому признаку лучшего родителя);

$H_d + 0{,}5\infty + 1$ положительное доминирование (гибрид на уровне лучшего родителя);

$H_d – 0{,}5\infty – 1$ отрицательное доминирование (доминирование родителя, с меньшим значением признака);

$H_d + 0{,}5\infty – 0{,}5$ промежуточное наследование

$H_d > – 1$ отрицательное сверхдоминирование (депрессия), гибрид по данному признаку уступает худшему родителю;

Коэффициент наследуемости в узком смысле– h^2 (долю влияния родительских форм на устойчивость гибридов F_1 к высоким и низким температурам) определяли согласно общеизвестных методик [182, 70].

Определяли величину эффекта гетерозиса [181], как достоверное превышение гибридом лучшего родителя (истинный гетерозис):

$$X = \frac{F_1}{P_{max}} \times 100$$

где: X – эффект гетерозиса

F_1 – показатель признака у гибрида

P*max* – показатель признака у лучшего родителя

Эффект относительного гетерозиса определяли по формуле [68]

$$X = \frac{F_1 - MP}{MP} \times 100$$

где: MP – среднеарифметическое между родительскими формами

Селекционную ценность потомств (F_3–F_5), полученных из разных гибридных популяций определяли с использованием селекционного индекса (SI – отклонение показателя отобранной особи от среднего значения показателя всей популяции) [77].

Коэффициенты корреляции между изученными признаками рассчитывали с использованием пакета программ Statistica 7.

2.6. Статистический анализ экспериментальных данных, полученных на разных **этапах** исследований, проводили с использованием дисперсионного,

корреляционного и кластерного анализов с помощью пакетов компьютерных программ: Statgraf 3,0; Statistica 7; Microsoft Office Excel 2003.

Степень внутрипопуляционной вариабельности (изменчивости) изученных признаков, сходство и различия между генотипами, в том числе по годам исследований и в разных поколениях, селекционную ценность потомств, разных генераций, определяли с использованием: средних значений признаков ($X_{ср}$); ошибки средних (Sx); соотношению между средним значением признака всей популяции и средним у отобранных потомств в предыдущем поколении ($R=X_{вп}/X_{оп}$); коэффициента вариации признака (V, %), при котором до 10% изменчивость признака считается незначительной; от 10 до 20% средней и > 20% высокая изменчивость, испольовали и другие общепринятые методики [70, 182].

Выводы к главе 2.

1. Разработан метод оценки на устойчивость к засухе и оптимизированы искусственные стрессовые фона (высокие, низкие температуры), для скрининга генетического потенциала культурного и мутантного генофондов томата (*S. lycopersicum* L.) по признакам пыльцы (разд. 2.4).

2. Разработана схема организации работы с мутантной коллекцией томата, которая охватывает все этапы и фазы жизненного цикла каждого мутантного образца

3. Разработана шкала устойчивости к стрессовым абиотическим факторам с учетом критерия двух признаков мужского гаметофита: устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок, позволяющая дифференцировать и систематизировать большие коллекции по характеру проявления и степени выраженности признаков (раздел 2.4).

4. Разработан метод определения нормы реакции генотипов томата (адаптивного потенциала) на высокотемпературный стресс, путем анализа влияния повышенных температур разной степени жесткости: 38˚С, 45˚С и 48˚С, и продолжительности действия каждой: 3, 5 и 7 часов, по комплексу признаков мужского гаметофита (раздел 2.4).

5. Проведены скрещивания: *простые; реципрокные, сложные ступенчатые и паралельные* с целью получения гибридных популяций, дальнейшего изучения и анализа закономерностей изменчивости и наследования устойчивости к высоким и низким температурам, маркерных признаков, контролируемых разными мутантными генами и комплекса других морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков. Знание особенностей проявления этих признаков позволит разработать и оптимизировать способы подбора пар и эффективных методов комбинирования, полезных хозяйственно-ценных признаков с устойчивостью к стрессовым абиотическим факторам в одном генотипе.

3. ОТБОР УСТОЙЧИВЫХ К СТРЕССОВЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА ПО МИКРОГАМЕТОФИТУ

Подверженность растений к воздействию различных неблагоприятных факторов внешней среды: повышенные, пониженные температуры, засуха, дефицит почвенной влаги, резкие перепады ночных и дневных температур, засоленность почв и др., приводит к снижению их потенциальной продуктивности [229, 281]. Экологическая устойчивость в растительном мире относится к числу самых дефицитных хозяйственных признаков [60, 91]. Именно узкие пределы генетического разнообразия экологической устойчивости, например, к температурным стрессам [78], явились главной причиной того, что за последние 50 лет не достигнуто значимого повышения уровня толерантности к ним.

При формировании генофондов – источников устойчивости необходимо исходить из того, что не только каждый вид, но даже экотип и биотип уникальны по своим приспособительным реакциям к конкретным условиям среды [79]. Выявление, отбор и включение их в селекционный процесс является залогом создания устойчивых сортов и гибридов. Однако, следует учитывать, что оценка уровня устойчивости селектируемого материала в естественных условиях задача сложная, иногда и невыполнимая. Необходимо, чтобы неблагоприятный фактор (высокие, низкие температуры, засуха и др.) проявился достаточно жестко именно в тот период развития растений, когда они к нему наиболее чувствительны. Это возможно, путем моделирования искусственных стрессовых фонов в условиях лаборатории, что позволит интенсифицировать оценку исходного материала и ускорить процесс селекции, нацеленный на отбор устойчивых форм [94, 100, 146, 204].

В этом плане активное развитие получили исследования реакции пыльцы на различные абиотические и биотические стрессовые факторы [27, 100, 117, 146, 196]. Для оценки используются различные характеристики: морфологические, цитохимические, жизне- и оплодотворяющая способность, количество продуцируемой пыльцы [34, 114, 123, 197, 315, 353, 391]. Выявленная генетическая разнородность пыльцевых зерен по их реакции к определенным факторам среды позволяет дифференцировать и выделить устойчивые селекционно-ценные формы томатов на ранних этапах селекции [146].

Исходя из этого, нами были намечены пути и этапы реализации поставленных задач с преимущественным использованием для изучения генетического потенциала культурного и мутантного генофондов томата (*Solanum lycopersicum* L.) методов культивирования пыльцы на искусственно смоделированных стрессовых фонах (разд. 2.4).

3.1. Скрининг культурного генофонда томата на устойчивость к высокой температуре по признакам мужского гаметофита

Скрининг коллекционных и селекционных образцов (85 генотипов) томата, проводили путем воздействия на их пыльцу высокой температурой 45˚С в течение 6 часов. По способности пыльцы генотипов сохранять жизнеспособность с одновременным формированием пыльцевых трубок достаточной для оплодотворения длины или терять эти функции после высокотемпературной обработки, судили о степени их устойчивости.

Жизнеспособность свежесобранной пыльцы (контроль) у изученных образцов была разной, показатель признака варьировал в широких пределах – от 4,8% до 68,6%. Не менее выражены различия, и по признаку «длина пыльцевых трубок» – от 20 до 132 д.о.м.

Обработка пыльцы образцов высокой температурой (45˚С) выявила разную их реакцию, выразившуюся в снижении значений обоих признаков, относительно контроля.

Из 85 образцов культурного генофонда томата 24 имели средний коэффициент устойчивости по изученным признакам пыльцы – 12,7. Данные генотипы – Л 6; Л15; Л111; Л304; Л311; Л312; Л313; Л321; Л322; Л323; Л327; Л 440; Л 442; № 418; № 425; № 426; сорта: Лида; Фригушор; Санта-Мария; Успех; Поток; Загадка; Оникс; Нота и Барнаульский консервный характеризовались средней и высокой исходной жизнеспособностью пыльцы (контроль), которая варьировала от 9,7% до 50,8%. Прорастая на искусственной питательной среде *in vitro* пыльца, генотипов этой группы формировала очень длинные пыльцевые трубки – 26-130 д.о.м. После воздействия на пыльцу вышеприведенных генотипов температурой 45˚С в течение 6 часов жизнеспособность их пыльцы значительно снижалась до 4,0%-14,3% при 9,7% и 50,8% в контроле. Длина трубок уменьшалась в 2,5 раза, относительно показателей в контроле (13-52 д.о.м.). Столь высокая чувствительность их пыльцы к действию высокотемпературного стресса, характеризует их как неустойчивые (1-я группа) (табл. 3.1).

Вторая группа образцов – Л301; Л306; Л307; Л310; Л314; Л330; Л5; Л9750; №404; №405; №409; №410; №416; №419; №420; №421; № 424; сорта: Земляк; Баллада; Нистру; Никола; Еланский; Москвич; Виза, за искючением трех: – Л301-68,6%, Л307- 46,3% и №404-43,1% которые демонстрируют высокую жизнеспособность свежесобранной пыльцы, остальные характеризуются практически одинаково средними значениями признака, и в пределах данной группы генотипов она составляет 17,1% - 36,2%.

По признаку «длина пыльцевых трубок» различия между генотипами в пределах группы высокие, и составляют от 23 до 95 д.о.м.

Высокотемпературная обработка (45˚С) пыльцы генотипов этой группы, не приводит к значительному снижению жизнеспособности, которая варьирует в пределах группы от 6,2% до 38,1%. Уменьшение длины пыльцевых трубок относительно контроля также незначительно (20 - 80 д.о.м.). Как видим, эта группа образцов отличается меньшей ответной реакцией на воздействие высокой температурой.

Степень снижения показателей признаков пыльцы в варианте опыта, относительно контроля определяется особенностями каждого из изученных генотипов. Коэффициент устойчивости, характеризующий данную группу образцов, составляет 44,7 (табл. 3.2).

Данные, полученные по третьей группе генотипов – Л7; Л302; Л303; Л305; Л308; Л324; Л706; № 404; № 405; № 407; № 408; № 409; № 410; № 411; № 412; № 413; № 414; № 422; сорта: Церос; Лебяжинский; Ailon; Солярис; Катерина; Лидер и Демидов также демонстрируют высокие различия между ними по жизнеспособности свежесобранной пыльцы – от 9,3% до 52,7%. Это показывает, что признак сугубо сортоспецифичен. После высокотемпературной обработки, жизнеспособность пыльцы снижается незначительно относительно контроля и составляет 8,8% - 46,0%. По признаку «длина пыльцевых трубок» показатели в вариантах контроль – опыт практически равные и соответственно составляют 26 - 78 д.о.м. и 25 - 68 д.о.м. Коэффициент устойчивости по группе – 72,0. Такая реакция пыльцы на высокотемпературное воздействие говорит, о том, эти образцы в естественных условиях формируют более жароустойчивую пыльцу, которая меньше реагирует на прогревание, и они характеризуются как жаростойкие (табл. 3.2).

Таблица 3.1. Лимиты значений признаков пыльцы при распределении генотипов томатов по группам устойчивости к высокотемпературному стрессу

Группы устойчивости генотипов	Количество генотипов в группе	Лимиты значений коэффициентов устойчивости по группам
1. Неустойчивые	24	0 – 26
2. Среднеустойчивые	26	27 – 53
3. Устойчивые	25	54 – 80
4. Высокоустойчивые	4	81 – 107
5. Сверхустойчивые	6	108 – 134

К четвертой группе относятся высокоустойчивые генотипы – Л309; сорта: Амулет; Ovale de torelame; Portugues, их пыльца практически не реагирует на обработку высокой температурой (контроль: 16,2%-38,5%; опыт: 14,8%-34,6). Такие же результаты получены, и по длине пыльцевых трубок (контроль – 30-35 д.о.м., опыт – 28-35 д.о.м.). Коэффициент устойчивости у них очень высокий и соответственно составляет: 96,3; 86,4; 82,4; 82,0.

Таблица 3.2. Характеристика генотипов культурного генофонда томата по степени их устойчивости к высокотемпературному стрессу

Группа устой-чивости	Вариант	Жизнеспо-собность пыльцы, %	Жаростой-кость пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, (д.о.м.)	Устойчи-вость по длине пыльцевых трубок, %	Коэффи-циент устойчи-вости к стрессу
1	Контроль Опыт	30,2 ± 2,4 9,3 ± 0,70	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

К следующей пятой группе относятся генотипы: № 402; № 403; № 415; № 423; сорта Вершок и Aurora, которые характеризуются, как сверхустойчивые. Представленные в таблице 3.2 данные свидетельствуют, что жизнеспособность их пыльцы в контрольном и опытном варианте одинакова, длина пыльцевых трубок в опыте (45˚С) выше, чем в контроле. Коэффициент устойчивости у них очень высокий: № 403-117,9; № 415-108,7; сорт Вершок-116,0 и № 423-124,5. Это в первую очередь подтверждает высокий уровень их устойчивости, а во-вторых, показывает, что высокотемпературный режим в период формирования пыльцы в естественных условиях влияет на её жаростойкость, посколько, пыльца этих генотипов практически не реагирует на дополнительную термообработку.

Использованный подход показывает возможность оценки большого числа генотипов и отбора, наиболее ценных на специально созданном и сравнительно легко регулируемом фоне. Различия между ними оказались достаточно высокими.

3.2. Адаптивный потенциал генотипов томата на температурных фонах разной степени жесткости и продолжительности действия

Адаптивность сложный признак, который по-разному проявляется у генотипов в условиях стресса и зависит от нескольких факторов: особенностей генотипа, уровня жесткости стресс-фактора и продолжительности его действия. Экстремальные факторы вызвают в растительном организме не только модификационные, но и более глубокие наследственные изменения морфологических, физиологических и биохимических процессов [317], что приводит к снижению уровня продуктивности и его качества [78, 91].

Знание уровня и продолжительности действия лимитирующего фактора, является основой для выделения форм, с меньшей ответной реакцией на экстремальные условия. Это возможно [71] путем постановки комплексных многофакторных опытов.

Норму реакции генотипов томата к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы изучали с использованием анализа влияния температурных режимов разной степени жесткости: 25˚С; 38˚С; 45˚С и 48˚С и трех временных экспозиций воздействия на пыльцу – 3, 5 и 7 часов при выращивании растений в три разных по климатическим условиям года – 2006, 2007 и 2008 (разд. 2, табл. 2.1). В результате получена матрица с 864 элементами, отражающая обобщенную реакцию каждого из изученных генотипов, с учетом изменчивости признаков на данный температурный стресс (приложение 2).

Сравнивая три разных по температурному режиму года, выявлены, существенные различия на 5%-ном уровне значимости по годам исследований, в зависимости от уровня жесткости температурного режима и изученными генотипами. Отличия между средними показателями признаков пыльцы у линий в разные годы также существенны (табл. 3.3).

Таблица 3.3. Средние показатели признаков пыльцы под действием температурных режимов разной степени жесткости и продолжительности действия в разные годы исследований

Годы	Температура				Временная экспозиция		Признаки	
	25˚С	38˚С	45˚С	48˚С	5 часов	7 часов	Прорастание пыльцы, %	Длина трубок, д.о.м.
2006	33,6	32,2	28,8	26,8	23,9	23,5	27,9	56,2
2007	45,8	41,6	33,5	27,8	31,3	30,5	29,6	51,3
2008	39,3	33,1	27,5	27,3	29,1	27,9	33,8	64,4
$НСР_{05}$ = 1,57					**$НСР_{05}$ = 1,0**		**$НСР_{05}$ = 1,14**	
X	39,6	35,6	29,9	27,3	28,1	27,3	30,4	57,3
$НСР_{05}$ = 0,812					**$НСР_{05}$ =0,578**		**$НСР_{05}$ = 0,481**	

Индивидуальный анализ изученных генотипов по характеру проявления признаков выявляет, что наиболее стабильные показатели выделяют линии 302 и 304. В три разных по климатическим условиям года изменчивость признаков пыльцы незначительна и составляет 25,0% – 28,3% и 25,3% – 29,4% соответственно (рис. 3.1). Сохранение среднего значения изучаемых признаков мужского гаметофита в три разных по комплексу климатических условий года характеризует их, как высоко адаптивные.

Высокую изменчивость признаков пыльцы (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине трубок) по годам исследований проявляют Л 5 и Л 7 (рис. 3.1). У линии 5, средний показатель по комплексу

вышеназванных признаков пыльцы на всех температурных фонах при разных временных экспозициях действия составила в 2006 году – 20,2%, в 2007 – 35,1%, а в 2008 году – 26,2%. Аналогичные результаты получены и по линии 7. В 2006 – 20,9%, а в последующие 2007-2008 годы показатель признаков пыльцы значительно выше – 35,4% и 32,7%. Столь высокая вариабельность средних значений анализируемых признаков пыльцы по годам исследований характеризует их высокую чувствительность к условиям среды

Характеризуя линию 6 необходимо отметить, что показатели признаков пыльцы по годам исследований низкие, однако более выражено это в 2006 году – 15,8%. В 2007 и 2008 годах, они несколько выше и соответственно составляют 24,2% и 22,4%, не выявляя достоверных различий на 5%-ном уровне по годам исследований (рис. 3.1).

У линии 311 разница между средними значениями признаков пыльцы при различных температурных режимах и времени воздействия на неё в 2007 и 2008 гг. на 5%-ном уровне значимости не существенна. В 2006 году эти показатели несколько выше – 23,6%, чем в 2007 – 17,1% и 18,2% в 2008 году (рис. 3.1).

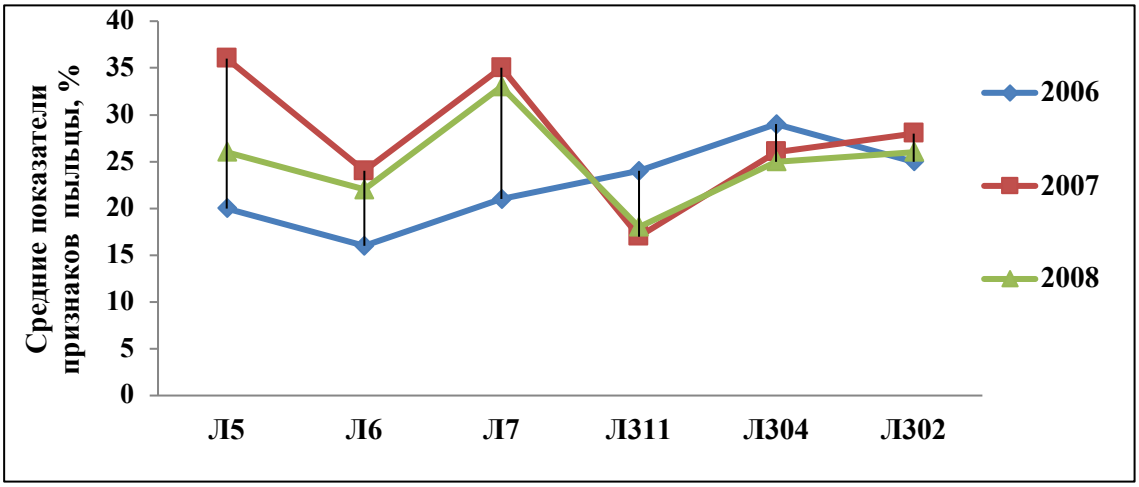


Рисунок 3.1. **Вариабельность показателей пыльцы по генотипам при взаимодействии комплекса факторов в разные годы исследований**

Анализ изменчивости признаков пыльцы (жизнеспособность, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок) при выращивании растений в разные по климатическим условиям годы в среднем по всем линиям и индивидуально, показал, что генотипы характеризуется разной степенью изменчивости анализируемых признаков. Выявлены высокоадаптивные (Л 302 и Л 304) и те, которые (Л 5 и Л 7), проявили высокую изменчивость признаков, в зависимости от климатических условий года (рис. 3.1). Это характеризует их норму реакции на изменяющиеся условия абиотической среды.

Изучение влияния уровня жесткости температурных режимов (38˚С; 45˚С; 48˚С) выявило достоверное снижение значений признаков пыльцы по отношению к контролю (25˚С) во всех исследованных вариантах (рис. 3.2).

Различия по годам исследований на температурном фоне 38˚С не столь выражены, но они достоверны, это указывают на то, что такой уровень жесткости не обладает высокой дифференцирующей способностью, влияние комплекса условий года на характер проявления признаков, выше.

Обработка пыльцы температурой 45˚С, полученной от растений, выращенных в разные годы, достоверных различий между средними значениями, полученными 2006 и 2008 годах, не выявило, но они достоверны по всем изученным генотипам в 2006 – 2007.

Практически отсутствуют эти различия в показателях признаков пыльцы при использовании 48˚С, влияния условий года здесь не отмечено (рис. 3.2). Это значит, что данный температурный режим позволяет наиболее четко дифференцировать генотипы по их устойчивости, нивелируя влияние комплекса климатических условий года.

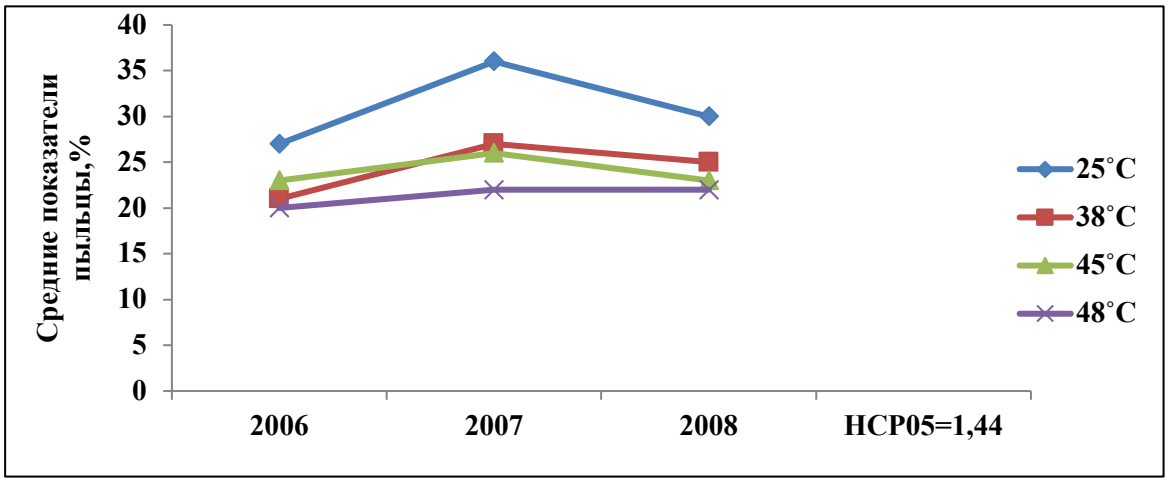


Рисунок 3.2. Показатели признаков пыльцы при взаимодействии «год х **температура»**

В комплексе факторов, оказывающих влияние на проявление признаков пыльцы по каждому году исследований, учитывается временная экспозиция воздействия на пыльцу температурами разной степени жесткости. Дисперсионный анализ взаимодействия этих факторов «год×временная экспозиция» выявил достоверные различия в зависимости от условий года. По длительности действия на пыльцу томатов (5 и 7 часов) достоверных различий не отмечено в 2006-2007 годах. В 2008 году различия средних показателей признаков пыльцы достоверны, но не существенны. Это свидетельствует о том, что средние значения признаков пыльцы практически не изменяются при тех временных

экспозициях, которые были использованы (рис. 3.3). Следовательно, изученные генотипы могут выдерживать высокие температуры в течение более длительного времени.

Высокодостоверные различия выявлены при изучении влияния условий выращивания растений на характер проявления признаков устойчивости самой пыльцы и устойчивости по длине пыльцевых трубок (рис. 3.3). Пыльца растений изученных генотипов, выращенных в разные годы и обработанная температурами 38˚С; 45˚С; 48˚С в течение 5 и 7 часов, прорастая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* формировала длинные пыльцевые трубки. Самые длинные трубки, формировала пыльца, сформировавшаяся в условиях сильной засухе 2007 года. В более благоприятном 2008 году жизнеспособность пыльцы выше, но при этом показатель по длине пыльцевых трубок значительно ниже, чем в 2007 году (рис. 3.3). Вероятно, жесткие температурные условия служат фоном, отбора генотипов с устойчивой пыльцой, которая в последующем меньше реагирует на термообработку и, прорастая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro*, формирует длинные трубки. Анализ характера изменчивости признаков, выявил достоверные различия по годам исследований, как по жизнеспособности пыльцы (жсп), так и способности проросшей, формировать длинные трубки (дпт) (рис. 3.3).

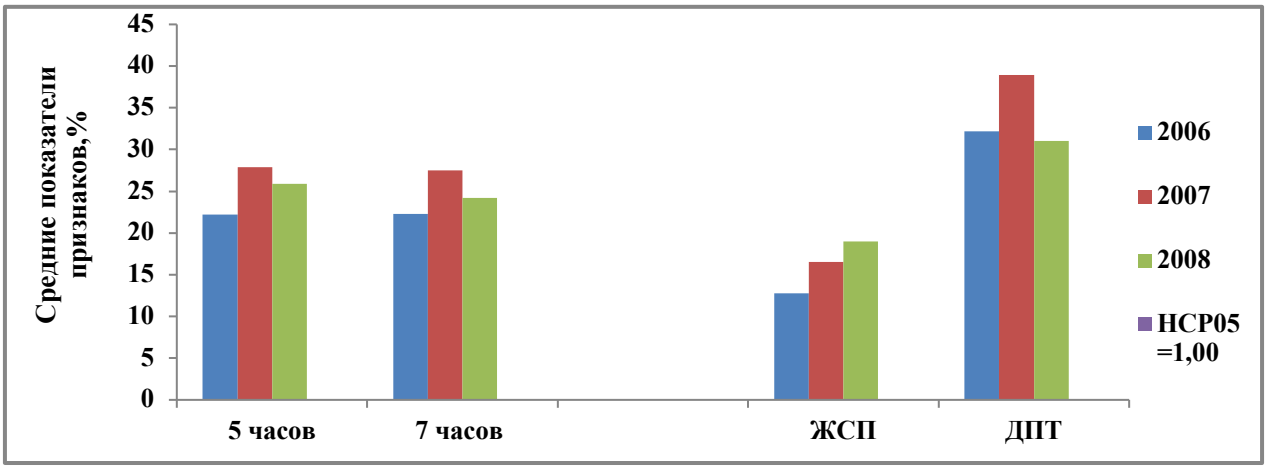


Рисунок 3.3. Средние показатели признаков пыльцы при взаимодействии факторов «год х временная экспозиция» и «год х признак» (ЖПС – жизнеспособность пыльцы, ДПТ – длина пыльцевых трубок)

В следующем блоке исследований представлен анализ взаимодействия таких факторов, как «генотип × температура» и «генотип × временная экспозиция». Отдельно учитывается влияние градаций температурного фактора и длительность его действия на изменчивость признаков пыльцы изучаемых генотипов (рис 3,4 и 3.5).

В варианте исследований, где использовалась температура 38˚С, выявлено, что линии 5 и 7 сохраняют высокий уровень показателей признаков пыльцы, незначительно снижаются они у линий 304 и 302. При этом самые низкие показатели отмечены у линий 6 и 311. С увеличением уровня жесткости действия температуры на пыльцу средние значения изученных признаков существенно снижаются (рис. 3.4).

Обработка пыльцы линий температурой 45˚С показала равные значения на этом фоне между линиями 5, 7, 304 и 302. Значительное снижение показателей пыльцы, как и на предыдущем фоне (38˚С), отмечается у линии 311. Реакции пыльцы на температуру 45˚С, относительно варианта с температурой 38˚С не отмечено у линий 6 и 302 (рис. 3.4).

Сильное ингибирующее влияние на пыльцу оказывает температура 48˚С, особенно выражено это у линий – 5, 6 и 311. Более устойчивыми к данному температурному режиму оказались линии: 7, 304 и 302 (рис. 3.4). Как и на предыдущих фонах, самой чувствительной оказалась пыльца линии 311. Обработка её пыльцы температурой 38˚С снижает жизнеспособность на 39,4%, по мере повышения уровня жесткости температуры, жаростойкость её снижается в три раза (рис. 3.4). Отсюда следует вывод, что вклад генетических систем линий в реализацию наследственных свойств организма неодинаков.

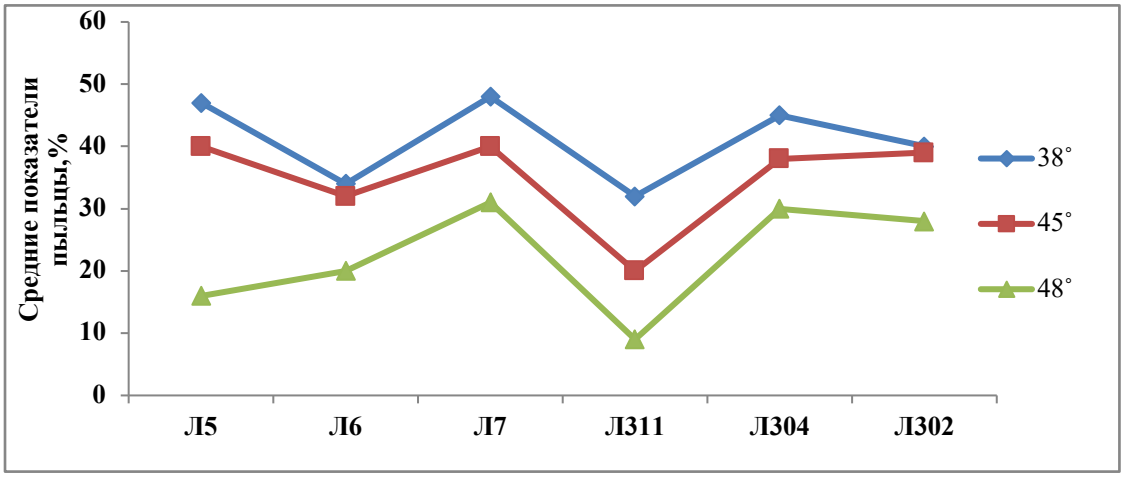


Рисунок 3.4. Средние показатели устойчивости пыльцы при взаимодействии «генотип х температура»

Достоверные различия между линиями выявлены, и по реакции их пыльцы на временную экспозицию действия температурами разной степени жесткости (рис. 3.5). Например, у линий 5, 311 и 302 по мере повышения длительности воздействия на пыльцу высокой температурой жизнеспособность её значительно снижается. Это свидетельствует, что их пыльца неспособна выдерживать высокие температуры длительное время. Пыльца линий 7 и 304 меньше реагирует на длительность и жесткость температурного режима (рис. 3.5). Различия между генотипами по способности их пыльцы выдерживать

температуры разной степени жесткости, более длительное время, показывают норму реакции каждого из них на данный стресс фактор, позволяя выделить лучшие.

Рисунок 3.5. Показатели устойчивости пыльцы при взаимодействии «генотип х временная экспозиция»

Анализ средних показателей признаков пыльцы – жизнеспособность и длина трубок по годам исследований, полученных с использованием дополнительной обработки её температурными режимами разной степени жесткости (38˚С, 45˚С и 48˚С) и длительности действия (3, 5 и 7 часов) показал, что линии обладают высокой изменчивостью по признаку «жизнеспособность пыльцы» и меньшей по «длине трубок».

Вероятно, пыльца в своем развитии проходит двух ступенчатый отбор: на первом этапе элиминируют “слабые” пыльцевые зерна, не способные прорастать под действием жестких температурных режимов. Оставшаяся пыльца более однородна и характеризуется большей устойчивостью, поэтому, лучше прорастает на искусственной питательной среде в условиях *in vitro*, формируя достаточной для оплодотворения длины, пыльцевые трубки. Именно показатель данного признака, и может служить критерием для оценки и отбора генотипов с более высоким адаптивным потенциалом.

Изученные факторы и их взаимодействие в контролируемых лабораторных условиях в многофакторном комплексе, показывают степень изменчивости признаков мужского гаметофита, каждого генотипа в зависимости от жесткости температурных режимов и продолжительности их действия. Для селекционера важно знать особенности генетического контроля признаков, которые косвенно выявляются через их изменчивость. Поэтому, в селекции томата, отборы при создании жаростойких сортов и гибридов, необходимо проводить с учетом характера проявления признаков мужского гаметофита (пыльцы) на ранних этапах онтогенеза.

3.3. Устойчивость образцов культурного генофонда томата на действие низких положительных температур по признакам мужского гаметофита

При выращивании томата в безрассадной культуре важным условием является их устойчивость к низким положительным температурам, особенно в период прорастания семян, появления всходов и закладки генеративных органов. Отрицательное их влияние может проявляться в замедленном росте, удлинении периода вегетации, более высокой чувствительности к заболеваниям, вызванным почвенными патогенами [111], что в итоге приводит к снижению раннего и общего урожая, в том числе и качества продукции.

Поиск генетического разнообразия, контролирующего устойчивость к низким температурам, является залогом успеха в процессе создания устойчивых форм томата. Для выявления их (сорта, линии, экотипы и др.), необходимо совместное использование в исследованиях нескольких методов, на различных стадиях онтогенеза (пыльца, семена).

Исходя из этого, оценке на устойчивость к низкотемпературному стрессу были подвергнуты 96 генотипов томата из культурного генофонда (S. *lycopersicum* L.).

На начальном этапе использовали искусственный низкотемпературный фон (+6˚C) для проращивания пыльцы в условиях *in vitro* (разд. 2.4). Согласно реакции каждого генотипа, на действие низкой температуры удалось дифференцировать коллекционные и селекционные образцы и систематизировать их на группы устойчивости (табл. 3.4).

В первую группу выделены 28 генотипов для пыльцы, которых температура +6˚C оказалась летальной, и те у которых она очень плохо прорастала, одновременно формируя короткие неполноценные трубки. Средний коэффициент устойчивости генотипов этой группы очень низкий (10,4), что характеризует их, как неустойчивые.

Самая многочисленная (31 генотип) группа – образцы со средними показателями прорастания пыльцы и по длине пыльцевых трубок, коэффициент устойчивости которых по группе составляет 41,2. Эти образцы отличаются высокой внутрипопуляционной изменчивостью показателей двух признаков: устойчивость по прорастанию пыльцы и способности проросших зерен на фоне низкой температуры формировать длинные трубки.

В следующие третью (15 генотипов) и четвертую (12 генотипов) группы определены образцы, характеризующиеся как устойчивые и высокоустойчивые.

Пятая, особая группа генотипов (10) их меньше всего, пыльца, которых на фоне холодового стресса (+6˚C/24 часа) прорастала лучше, чем свежесобранная пыльца при оптимальных условиях (24˚C/3 часа – контроль) (табл. 3.4).

Таблица 3.4. Распределение коллекционных генотипов томата на группы устойчивости по реакции их пыльцы на низкотемпературное воздействие (+6˚С/24часа)

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

Жизнеспособность свежесобранной пыльцы у экспериментальных образцов при проращивании её в оптимальных условиях (24˚С в течение 3-х часов – контроль) была различной (от 7,5% до 64,8%) в зависимости от особенностей конкретного генотипа.

На низкотемпературном фоне (+6˚С/24 часа – опыт) процент прорастания пыльцы также сильно варьировал: от 1,4% - 2,0% (Л126, Л9750, Л111, сорт Маратон) до 46,2% (Л 125). Такой разброс, показывает, что разные образцы неоднозначно реагируют на данный стрессовый фактор в период прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок.

По реакции изученных образцов на холодовой стресс большая часть (59 генотипов) выделены в первые две группы: неустойчивых, низко- и среднеустойчивых образцов. Лимиты (min – max) значений признаков в пределах этих групп очень высокие (табл. 3.5).

К третьей группе по холодостойкости пыльцы и устойчивости по длине пыльцевых трубок относятся 15 образцов из коллекции: – Л 310; Л 312; Л 330; Л 323; Л 479-480; Л 125; Л5/324-09; Л 118-09; Л 1112; Л 09СПП и сорта Оникс; Еланский; Факел; Катерина и Поток. Они интересны тем, что пыльца, выделенная из цветков их растений, характеризуется неоднозначной реакцией на холодовой стресс по скорости прорастания пыльцы и формирования пыльцевых трубок определенной длины. Пыльца одних – Л 310, Л 312, Л 330, Л323, Л 125 и сорта Факел, Поток на фоне низкотемпературного стресса прорастает быстро и массово, но при этом не может формировать пыльцевые трубки достаточной длины. Они тонкие, короткие в некоторых случаях скрученные. Например, у Л 330 на фоне низкой температуры прорастает 95,8% пыльцевых зерен, из которых 56,4% формируют трубки длина, которых меньше 10 д.о.м. У других образцов этой группы: Л 479-480, Л5/324-09, Л118-09, Л1112 и сорта Катерина, Оникс и Еланский, процент прорастания пыльцы на фоне низкой температуры незначительный (9,5-15,1), но при этом более 90% из них, формируют длинные пыльцевые трубки (41-60 д.о.м.).

Одновременно выделены и генотипы: Л327–329; Л503–539; Л 324; сорта: Лида; Frirguşor: Успех: Солярис; Ailon; Portugues, Aurora, процент прорастания пыльцы которых в опыте выше, чем в варианте контроля. Аналогичные результаты получены и по признаку «устойчивость по длине пыльцевых трубок». Высокая внутрипопуляционная однородность пыльцы этих образцов по характеру её прорастания и формирования трубок на фоне низкой температуры характеризует их как сверхустойчивые (5 группа).

Таблица 3.5. Лимиты значений признаков пыльцы в пределах групп, характеризующих уровень устойчивости генотипов к низкой положительной температуре

Группа устой-чивости	Вариант опыта	Жизнеспо-собность пыльцы, %	Холодос-тойкость пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, д.о.м.	Холодос-тойкость по длине пыльцевых трубок, %	Средний коэффициент устойчивости по группе
1	Контроль min – max Опыт min – max	28,5 ± 1,0 7,5 – 58,8 5,5 ± 0,3 1,4 – 23,2	19,3	46,2 ± 0,9 23 – 88 16,9 ± 0,4 7 – 60	36,6	10,4
2	Контроль min – max Опыт min – max	37,0 ± 0,7 20,6 – 64,8 4,3 ± 0,2 7,8 – 23,8	38,6	58,1 ± 1,3 20 – 132 23,8 ± 0,7 13 – 48	41,0	41,2
3	Контроль min – max Опыт min – max	32,6 ± 0,8 14,2 – 54,4 19,7 ± 0,6 9,5 – 35,8	60,4	55,2 ± 0,8 28 – 95 32,0 ± 0,7 19 – 60	57,3	69,8
4	Контроль min – max Опыт min – max	28,4 ± 0,7 15,8 – 44,5 25,4 ± 2,0 14,8 – 45,8	89,4	48,6 ± 1,0 28 – 83 44,4 ± 0,8 26 – 77	91,3	91,0
5	Контроль min – max Опыт min – max	26,3 ± 0,9 9,7 – 29,4 34,7 ± 1,2 16,0 – 46,2	131,9	70,0 ± 1,4 41 – 76 87,2 ± 1,9 74 – 98	124,6	122,1

Оценка образцов культурного генофонда томата (96 форм) по реакции их пыльцы на действие низкотемпературного стесса в период прорастания пыльцы и роста трубок на фоне +6˚С в течение 24 часов в условиях лаборатории выявил высокую разнородность.

Наиболее холодостойкими были линии: 123-09, 124-09, 204, 217, 324, 327-329, 503-539, 542, 709 и сорта: Лебяжинский, Амулет, Юлиана, Марьюшка, Лида, Успех, Солярис, Ovale de torelame, Frigusor, Ailon, Aurora и Portugues. Эта группа генотипов представляет наибольший интерес для использования в селекционных программах в качестве возможных доноров устойчивости при создании новых сортов и гибридов томата.

3.4. Оценка и анализ показателей признаков характеризующих устойчивость генотипов томата к низкотемпературному стрессу на стадии спорофита (семена)

Более глубокое понимание значимости результатов, полученных при оценке устойчивости коллекционных и селекционных образцов к низкотемпературному стрессу на стадии зрелой пыльцы, может дать наличие информации по характеру проявления устойчивости к данному фактору и на других стадиях онтогенеза.

Для этого, по результатам оценки устойчивости на стадии гаметофита были выделены генотипы, с неоднозначной реакцией на действие низкой температуры: Л5, Л6, Л7, Л302, Л304, Л324, Л311, сорта: Виза, Нота, Солярис, Оникс. Оценивали их на стадии спорофита (семян), по способности их прорастать при низкой положительной температуре (+10˚С) [57]. Использовали семена одного года и места репродукции, где в качестве контроля служили семена, пророщенные при температуре 25˚С.

По показателю «число дней до начала прорастания семян» в варианте контроля при температуре 25˚С значимых различий между образцами не выявлено (табл. 3.6). Массовое прорастание отмечено на четвертый день. Различия отмечены по длине проростка при первом замере (09-31 мм) в зависимости от исследуемого генотипа. Наиболее длинные проростки на 4-ый день формировали сорта – Солярис, Оникс, Виза и линии – 324, 6 и 7. На 9-ый день у изученных образцов процент всхожести семян в контрольном варианте составил 96,3% - 100% при длине проростка 53-95 мм.

Изучение способности семян томата экспериментальных образцов прорастать при низкой положительной температуре (+10˚С) в термостате не выявило генотипа, семена которого проросли бы на 10-ый день (табл. 3.6), в то время как в контроле (25˚С) семена всех изученных образцов имели высокую энергию прорастания (74,5% - 98,5%) и всхожесть (96,3% - 100%). Через 13 дней начали прорастать семена линий – 6, 7, 302, 324, и сортов Виза, Солярис и Оникс. Лучшими по проценту прорастания семян (8,1% - 11,2%) и длине проростка (13 мм – 21 мм) на 13-ый день являются сорта Оникс, Солярис и линии 6 и 324. Не проросли семена линий – 5, 304, 311 и сорта Нота.

Активное прорастание семян на фоне низкой температуры у всех образцов было отмечено на 18-ый день. Они существенно отличались по проценту проросших семян и длине их проростков. У сортов – Оникс, Солярис и линий – 6, 7, 324, 302 на 18-ый день проросло более 75% семян с длиной проростка 42 - 71 мм. Низкая всхожесть семян на фоне стресса на этот же период отмечается у линий 5, 311, 304 и сорта Нота при всхожести 20,9%, 21,5%, 30,5% и 42,6% с низкой длиной проростка (0,7-16 мм).

К концу опыта на 21-ый день большая часть изученных образцов (табл. 3.6) имели высокий показатель 70,5% - 84,2%. Наиболее дружным прорастанием семян отличались Л 6, Л324, сорта Оникс и Солярис, а более растянутым периодом – Л304 и сорт Нота. Самый низкий процент проросших семян выявлен у Л311 – 33,1% и Л5 – 36,0%. При более длительном проращивании семян, результаты существенно не меняются (табл. 3.6).

Метод проращивания семян томата на фоне низкой положительной температуры (+10˚С), позволил выявить дифференциальные особенности изученных образцов томата по скорости прорастания семян и способности их формировать проростки определенной длины; определить степень внутрипопуляционной изменчивости по признакам спорофита и выделить генотипы с меньшей ответной реакцией на стресс (табл. 3.6).

Сравнительный анализ холодостойкости у генотипов томата на разных стадиях онтогенеза.

Устойчивость растений к стрессовым абиотическим факторам в литературе рассматривается как количественный, динамично меняющийся в онтогенезе полигенный признак [39]. Поэтому изучение устойчивости некоторых генотипов на действие низких положительных температур проводилось на разных стадиях онтогенеза – диплоидной (семена) и гаплоидной (пыльца) с использованием разных методов их оценки.

Анализ ростовой реакции генотипов на стадии спорофита (прорастание семян и длина проростка) и гаметофита (прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок) на фоне низких температур (+10˚С и +6˚С соответственно) позволяет выявить индивидуальную реакцию генотипов на разных стадиях онтогенеза на данный стресс-фактор (табл. 3.7).

Высоким уровнем холодостойкости на двух разных стадиях развития (спорофит-гаметофит) характеризовались Л 324, Л 302 и сорта Солярис, Виза. Одинаково низкую устойчивость демонстрирует Л 311 (табл. 3.7).

Линии 6 и 7, при высокой холодостойкости на стадии спорофита (76,9% - 94,1% и 82,0% - 96,2% соответственно) демонстрируют в 2 и более раза ниже устойчивость на стадии гаметофита (прорастание пыльцы 25,3% - 36,9%, длина трубок 38,5% и 39,4%).

Не менее интересными представляются результаты, полученные по сорту Нота, у которого на двух разных стадиях онтогенеза выявлено высокое прорастание семян и пыльцы, но при этом проросшие семена, равно как и пыльца не могут формировать проростки и трубки нормальной длины (табл. 3.7).

Одновременно выделены и другие генотипы (Л 304, сорт Оникс) с неоднозначной реакцией на низкотемпературное воздействие на разных стадиях онтогенеза (табл. 3.7).

Таблица 3.6. Холодостойкость некоторых генотипов томата при проращивании их семян при низкой положительной температуре +10˚С в условиях Биотрона

Название образца	Контроль (25˚С)				Опыт (+10˚С)								
	Процент проросших семян (а) и длина проростков, мм (б) через:												
	4 дня		9 дней		10 дней	13 дней		18 дней		21 день		Устойчивость, %	
	а	б	а	б		а	б	а	б	а	б	а	б
Л 5	75,0±1,2	9±0,04	96,8±2,0	62±0,7	–	–		20,9±0,4	7±0,03	36,0±0,7	19±0,3	37,2	30,6
Л 6	98,0± 2,1	21±0,1	99,5±1,7	68±0,9	+	8,1±0,04	13±0,1	76,5±0,3	60±0,8	80,5±1,9	64±0,7	76,9	94,1
Л 7	98,5±1,7	13±0,3	100±1,4	53±0,4	+	4,3±0,01	11±0,3	54,0±0,7	44±0,3	82,0±2,1	51±0,9	82,0	96,2
Л 302	74,5±0,8	15±0,1	96,3±1,5	74±1,1	+	2,4±0,03	4 ± 0,02	80,0±1,2	52±0,5	84,0±1,1	66±1,1	87,2	89,2
Л 304	92,9± 1,1	17±0,4	98,4±2,2	56±0,6	–	–		30,5±0,2	12±0,1	70,5±0,8	28±0,3	71,6	50,0
Л 324	88,8± 1,3	24±0,3	97,8± 1,9	75±0,5	+	8,7± 0,2	18±0,5	80,5±0,9	54±0,4	81,3±1,0	56±0,7	83,1	74,0
Л 311	82,9±1,1	19±0,5	94,0±1,3	60±0,4	–	–		21,5±0,3	16±0,2	33,1±0,4	23±0,2	35,2	38,3
с. Виза	98,4±2,0	28±0,7	100±2,0	88±1,2	+	2,9±0,03	7±01	75,0±0,7	42±0,7	81,2±0,8	51±0,4	81,2	57,9
с. Нота	95,7±1,6	14±0,1	97,3±0,7	90±0,9	–	–		42,6±0,3	13±0,2	72,5±0,5	30±0,5	74,5	33,3
с. Солярис	98,2± 2,2	31±0,6	98,4±1,1	95±1,3	+	9,4±0,4	21±0,4	78,0±0,5	63±1,0	82,5±1,4	64±1,7	83,8	67,4
с.Оникс	91,2±0,9	30±0,4	99,0±1,4	86±0,5	+	11,2±0,3	17±0,5	83,0±1,3	56±0,6	84,2±1,1	61±1,3	85,0	70,9

Примечание: 1. Графы, отмеченные в таблице буквами, демонстрируют: **а –** ***% прорастания семян согласно варианта опыта;***
б – ***длина проростка (мм) в соответствующем варианте опыта.***

2. У образцов, отмеченных знаком «+» имеются наклюнувшиеся семена

На фоне низкой температуры у них хорошо прорастают семена, формируя одновременно и длинные проростки, в то время, как по пыльце отмечается низкий и средний уровень прорастания (18,8% и 39,6%), но большая часть проросших зерен формируют длинные трубки, устойчивость которых составляет 52,8% и 93,1% соответственно (табл. 3.7).

Таблица 3.7. Устойчивость генотипов томата к низкотемпературному стрессу на разных стадиях онтогенеза

Название генотиппа	Холодостойкость,%			
	Спорофит		Гаметофит	
	семена	длина проростка	пыльца	длина пыльцевых трубок
Л 5	37,2***	30,6***	32,8***	54,7**
Л 6	76,9*	94,1*	25,3***	38,5***
Л 7	82,0*	96,2*	36,9***	39,4***
Л 302	87,2*	89,2*	57,4**	56,5**
Л 304	71,6*	50,0**	18,8***	52,8**
Л 324	83,1**	74,0**	115,6*	132,1*
Л 311	35,2***	38,3***	21,1***	30,6***
с. Виза	81,2*	57,9**	81,3*	83,7*
с. Нота	74,5*	33,3***	53,4**	32,8***
с. Солярис	83,8**	66,0**	103,1*	92,8*
с.Оникс	85,0*	70,9**	39,6***	93,1*

Установлено, что, не все образцы томата одинаково реагируют на холодовой стресс на 2-х разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит). Выделены *устойчивые* – Л302, Л324, Виза и Солярис с меньшей ответной реакцией на низкотемпературное воздействие, на разных стадиях онтогенеза; *неустойчивые* – Л5, Л311; и генотипы – Л6, Л7, Л304, Оникс с *высокой внутрипопуляционной изменчивостью признаков*: устойчивые на диплоидной фазе и высокочувствительные на гаплоидной, и наоборот. Это указывает на лабильность их генетических систем относительно данного стрессового фактора.

3.5. Влияние срока хранения пыльцы при низкой температуре на её качество

Информация, имеющаяся в литературе, в большинстве случаев посвящена изучению качественных показателей пыльцы многих культур (овощные, злаковые, плодовые и др.). К основным критериям качества пыльцы относятся – фертильность, жизнеспособность (прорастание), оплодотворяющая способность или зиготический потенциал (длина пыльцевых трубок) как в оптимальных, так и в условиях стресса [171]. Длина пыльцевой трубки, это показатель, отражающий количество питательных веществ в пыльцевых зернах способных обеспечить высокий уровень проявления обозначенных

признаков [59]. В доступной нам литературе практически нет данных о способности пыльцы томата, которая сохраняя оптимальный процент жизнеспособной пыльцы, могла бы обеспечить формирование пыльцевых трубок, достаточной для оплодотворения длины при продолжительном нахождении под действием холодового стресса.

Наши исследования, были нацелены на получение таких характеристик у 15 форм томата, путем длительного хранения их пыльцы (в течение 60 суток) в условиях низкой температуры (+6˚С). Наличие такой информации важно при проведении искусственной гибридизации в гетерозисной селекции и гибридном семеноводстве, а также при подборе сортов для выращивания их в безрассадной культуре.

Проращивание свежесобранной пыльцы при температуре (+6˚С) в течение 24 часов показало, что 14 из 15 изученных образцов имели высокие показатели, и, только Л 305 имела низкую жизнеспособность (8,5%) и формировала кроткие трубки – 5-7 д.о.м.

Хранение пыльцы исследуемых генотипов в течение суток, показывает резкое снижение её характеристик, относительно контроля. Это наглядно видно из рисунков 3.6 и 3.7, где у 9-и из 15-и, пыльца после суток хранения практически не прорастает. Высокую жизнеспособность (30,0%), по сравнению с контролем (44,3%) сохраняет сорт Оникс, а длина пыльцевых трубок даже превышает начения в контроле (рис. 3.7). Исключение составляет Л125, жизнеспособность пыльцы, которой после хранения (сутки) увеличивается на 60%, но при этом проросшая пыльца формирует короткие трубки (34 д.о.м. против 100 д.о.м. в контроле). Жизнеспособность ниже на 32%, 35,8%, и 48,5% после суток хранения у Л5, Л302 и Л311, в том числе и по длине трубок (рис. 3,7).

Хранение пыльцы в течение 5-ти суток (+6ºС) выявляет результаты, которые выше, чем в течение суток. Способность пыльцы прорастая, формировать трубки нормальной длины (три диаметра пыльцевого зерна) востанавливалась на пятые сутки у линий: 5, 6, 126, 302, 304, 324, 327 и сортов – Виза, Солярис, Нота, Баллада. Полная потеря жизнеспособности пыльцы при данной временной экспозиции хранения выявлена у Л305. Жизнеспособность пыльцы снижается и у Л 311, но при этом проросшие пыльцевые зерна формируют трубки большей длины, чем после суток её хранения (рис. 3.6 и 3.7).

Основные различия между генотипами по реакции их пыльцы на хранение при низкой температуре выявляются через 10 суток. Например, жизнеспособность пыльцы линий: 6, 7, 125, 302 и сортов – Виза, Нота, Оникс на десятые сутки хранения выше на 19,1%; 13,5%; 24,1%; 21,4% 23,8%, а сорта Оникс в 2,8 раза, чем при предыдущих временных экспозициях (рис. 3.6), и только у трех из них (Л6, Л7 и Оникс) совпадают эти показатели и по длине трубок (которые выше на 28,2%; 60% и в 2 раза соответственно).

Противоположные этим, получены результаты по линиям: 126, 304, 324 и сорт Баллада, у которых жизнеспособность пыльцы сильно снижается при хранении её в течение 10-ти суток (от 1,9 до 3,6 раза) относительно предыдущих временных экспозиций, но оставшаяся пыльца, прорастая формирует длинные трубки – 34 д.о.м, 33 д.о.м., 32 д.о.м. и 51 д.о.м. (рис. 3.7). В условиях стресса, показатель его является наиболее важным, что предполагает возможность руководствоваться им при отборе устойчивых форм.

Через 30 суток хранения, жизнеспособность пыльцы у большей части образцов была оптимальной: Л 5 – 13,2%; Л 6 – 10,6%; Л 7 – 12,0%; Л 304 –10,4%; с. Виза –16,1%; с. Солярис – 16,1%; с. Оникс – 30,0% при длине пыльцевых трубок от 35до 58 д.о.м.

Наряду с ними выделены образцы: Л125, Л126, Л311, Л324, Л327, Нота и Баллада у которых жизнеспособность пыльцы сильно снижается (7,1%, 5,4%, 5,1%, 4,3%, 6,0%, 6,1% и 5,2% соответственно), но при этом, прорасшая в условиях *in vitro* пыльца, формирует достаточной для оплодотворения длины пыльцевые трубки (29-42 д.о.м. (рис. 3.6 и 3.7).

Хранение пыльцы в течение 60 суток при +6˚С показало, что полностью потеряли жизнеспособность пыльца линии: 125, 126, 304, 311, 324, 327. Очень низкий процент (1,0%) имела линия 302, при длине трубок 14 д.о.м. и сорт Виза (6,0%), но проросшие на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* пыльцевые зерна формировали коротенькие (3-7 д.о.м.), скрученные пыльцевые трубки (рис. 3.6 и 3.7).

Самую высокую жизнеспособность 10,3% и 10,0%, сохранили линии 5 и 7, а также сорт Оникс – 12,0% при длине пыльцевых трубок – 36, 34 и 28 д.о.м. соответственно. Наличие высокого процента жизнеспособной пыльцы, после столь длительного хранения (60 суток) при температуре (+6˚С), и способности её формировать достаточно длинные пыльцевые трубки, указывает на присутствие в популяциях пыльцы этих генотипов, мужских гамет, которые характеризуются высокой устойчивостью к холодовому стрессу.

Способность генотипов томата сохранять высокий процент жизнеспособной (10,0-12,0%), функциональной (28 - 36 д.о.м.) пыльцы на фоне низкой температуры +6˚С в течение 60 суток свидетельствует о значимости и эффективности использования такого подхода для выделения устойчивых ценных форм, так как этот оптимальный процент жизнеспособной пыльцы, способен:

– во-первых, обеспечить возможность оплодотворения яйцеклеток (требуется не менее 5% жизнеспособной пыльцы) [59];

– во-вторых, увеличивает вероятность присутствия в оставшемся наборе пыльцевых зерен гамет характеризующихся повышенной устойчивостью к изучаемому фактору.

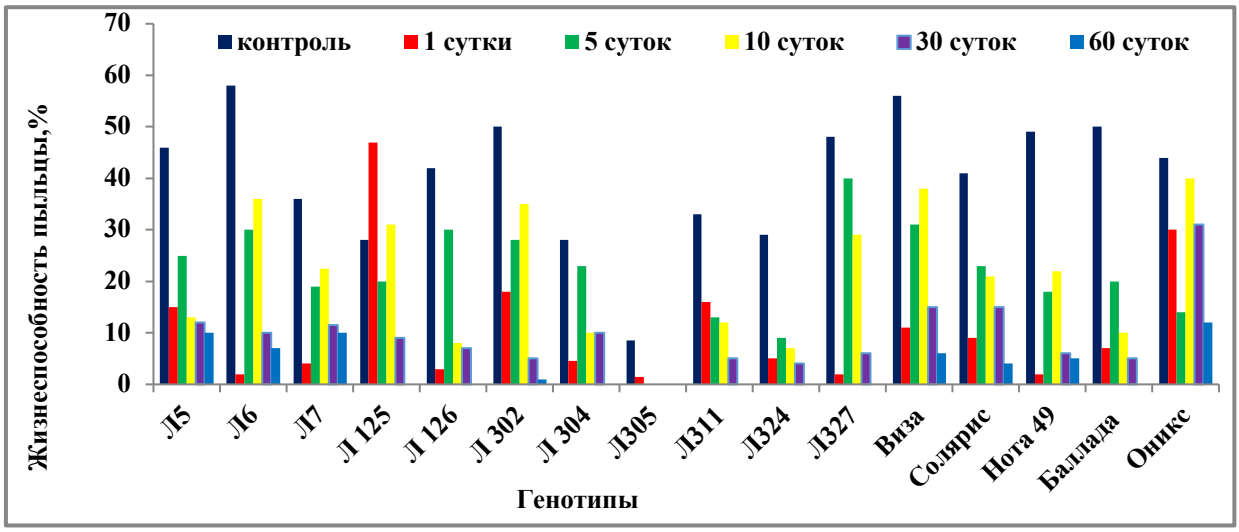


Рисунок 3.6. Жизнеспособность пыльцы в зависимости от продолжительности её хранения при низкой положительной температуры (+6˚С)

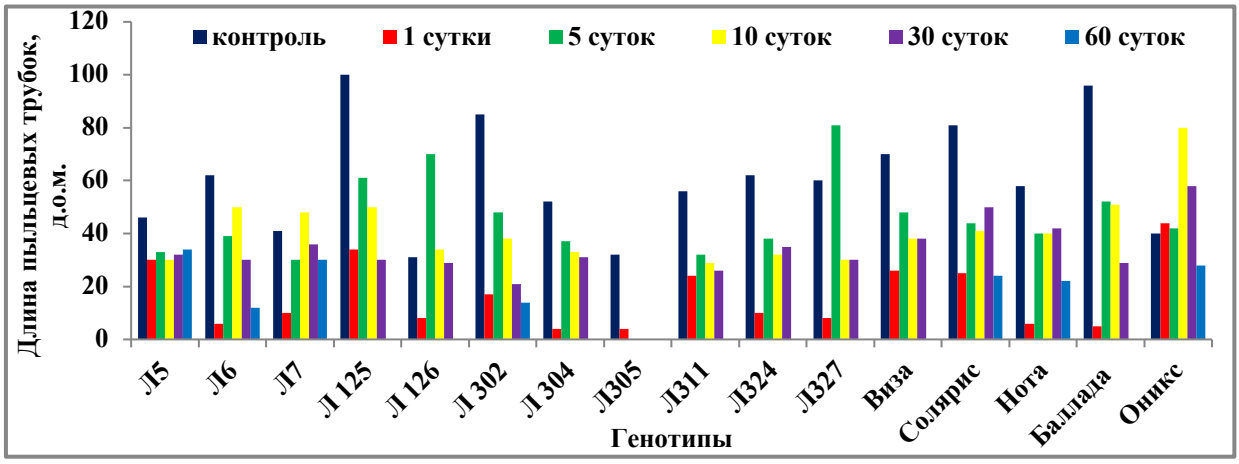


Рисунок 3.7. Длина пыльцевых трубок, в зависимости от продолжительности хранения пыльцы в условиях низкой положительной температуры (+6˚С)

Руководствуясь полученными результатами можно предположить, что в условиях низких температур происходит перестройка белковых систем, изменяются физиолого-биохимические процессы, нарушаются энергетические процессы дыхательного цикла пыльцы, и эти механизмы у каждого изученного генотипа разные (специфические), что подтверждается неоднозначной реакцией их на низкотемпературный стресс.

Выводы к главе 3.

1. Проведен скрининг генотипов культурного генофонда томата на устойчивость к высокой (85 образцов) и низкой (96 образцов) температурам по признакам мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по

прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок). Выявлена генотипоспецифическая индивидуальная реакция пыльцы каждого генотипа на действие разных стрессовых температур, согласно которой они классифицированы на несколько групп: неустойчивые, со средней устойчивостью, устойчивые, высоко- и сверхустойчивые. Эти генотипы, рекомендуются в качестве доноров устойчивости для использования в селекционных программах в процессе создания новых сортов и гибридов томата (разделы 3.1 и 3.3).

2. Разработан новый метод определения адаптивного потенциала генотипов томата к высокотемпературному стрессу с использованием температурных режимов разной степени жесткости: 38˚С; 45˚С; 48˚С и длительности – 3-х, 5-и, 7-и часового действия на пыльцу при выращивании растений в неодинаковых по комплексу климатических условий годы (2006, 2007, 2008). Показано, что вклад генетических систем изученных генотипов в реализацию наследственных свойств неодинаков. Степень изменчивости признаков была неоднозначной по годам исследований, но их показатели оставались в пределах нормы реакции каждого конкретного генотипа на исследуемый стресс фактор, что может широко использоваться в селекции при отборах на начальных этапах (раздел 3.2).

3. Установлена неоднозначная реакция генотипов по их ростовой реакции на 2-х разных стадиях онтогенеза: спорофит (прорастание семян и способность формировать длинные проростки) и гаметофит (прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок) на действие низкотемпературного стрессового фактора. Выделены генотипы – Л302, Л324, сорта Виза и Солярис с меньшей ответной реакцией на стресс-фактор на разных стадиях онтогенеза; неустойчивые – Л5, Л311; и с высокой вариабельностью признаков – Л6, Л7, Л304, Оникс: устойчивые по спорофиту и неустойчивые по гаметофиту, и наоборот (раздел 3.4).

4. Показано, что пыльца некоторых генотипов томата способна выдерживать действие низкой температуры (+6˚С) длительное время (60 суток). Способность сохранять высокий процент жизнеспособной (10,0-12,0%), функциональной (длина трубок 28-36 д.о.м.) пыльцы при низкой температуре длительное время, указывает на целесообразность использования этого метода для отбора устойчивых селекционно-ценных форм томата по признакам микрогаметофита (раздел 3.5). Метод может эффективно использоваться и в семеноводстве гетерозисных гибридов томата, при необходимости хранения пыльцы для многократного его использования в опылениях, а также при использовании опылителей с изначально низкой жизнеспособностью пыльцы (раздел 3.5).

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

Мутации – это спонтанные, внезапные изменения, происходящие естественным или искусственным путем на разных генетических уровнях (геном, хромосома, ген) [77].

Генные мутации являются первичным источником новых аллелей, которые способствуют расширению генетической изменчивости любого признака. История создания промышленных сортов томата показывает, что именно благодаря использованию мутантных генов были разрешены важные задачи практической селекции, позволившие расширить индустриальные и технологические возможности культуры. Исходя из этого, коллекции мутантных форм томата, вызывают всевозрастающий интерес для селекции в качестве источников новой зародышевой плазмы для решения разностороннего спектра задач, которые стоят перед генетиками и селекционерами на современном этапе.

Одним из условий целенаправленного использования генетического потенциала мутантного генофонда в качестве исходного материала является правильная организация и классификация на группы источников генетической изменчивости по характеру проявления мутантных генов на разных фазах роста и развития растений. Поэтому, нами была разработана схема организации работы с коллекцией мутантных форм томата, которая охватывает все этапы и фазы развития растений каждого мутантного образца, выявить характер и степень проявления морфо-биологических и основных хозяйственно-ценных признаков, контролируемых разными мутантными генами (рис. 4.1). Особое внимание уделяется изучению признаков репродуктивной системы, определение лимитов их изменчивости под давлением неблагоприятных абиотических факторов среды. Знание характера проявления этих признаков позволит более активно вовлекать мутантные генотипы в селекционные программы в качестве новой зародышевой плазмы.

4.1. Характер проявления и степень фенотипической выраженности мутантных маркерных признаков на ранних стадиях онтогенеза

Начальным этапом проведенных исследований явилось изучение мутантных генов, проявляющихся на ранних стадиях развития растений и влияющих на признаки сеянцев (энергия прорастания семян, появление всходов и их развитие, окраска гипокотиля, форма и окраска семядолей, опушенность черешка, форма и окраска первых настоящих листьев).

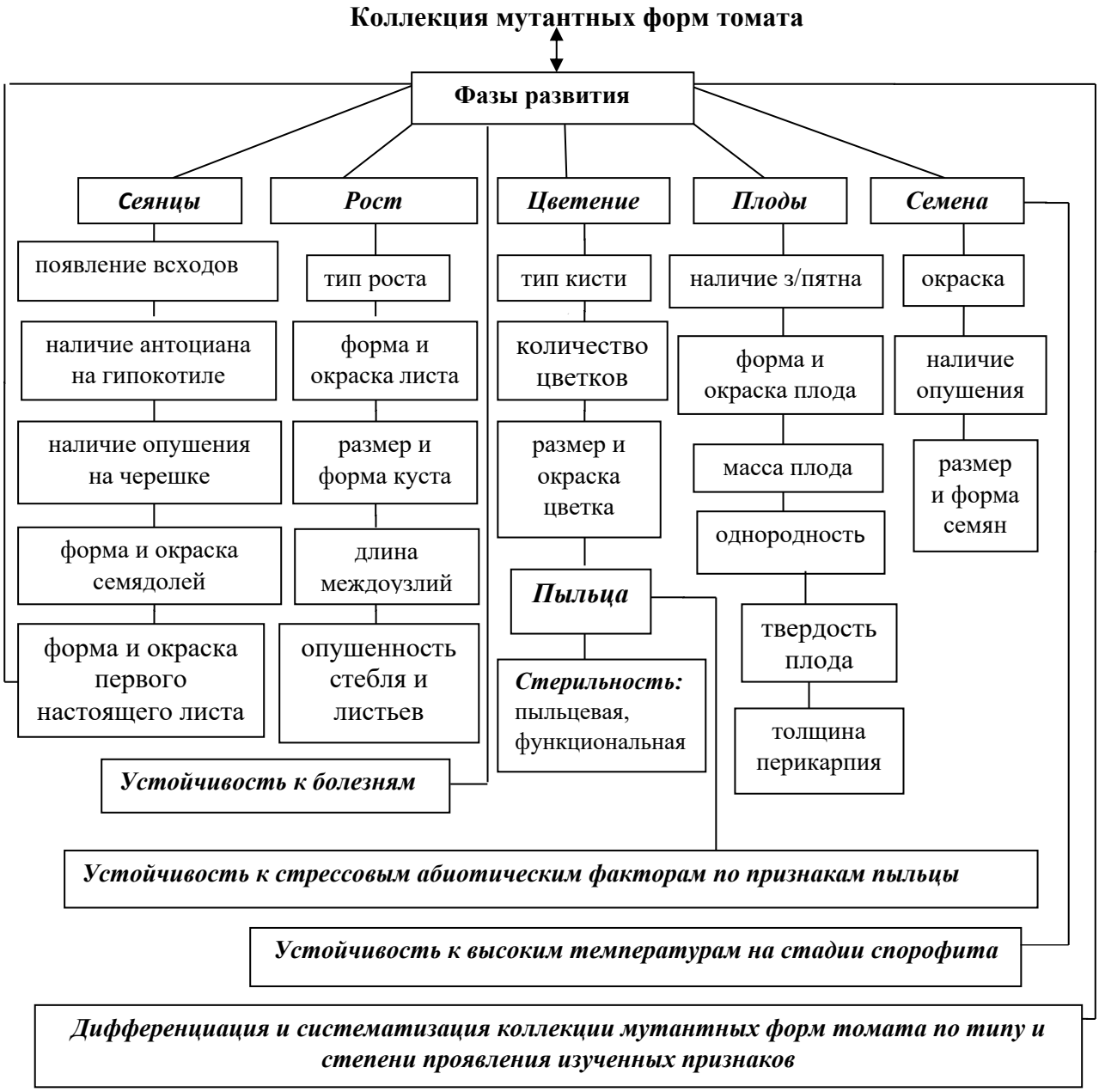


Рисунок 4.1. Схема организации работы с коллекцией мутантных форм томата

Маркерные гены, контролирующие синтез антоциана. Анализ характера проявления признака «окраска гипокотиля» выявила высокую разнородность, идентифицированную в день появления всходов. Эта группа представлена огромным числом генов, ранняя идентификация которых в фазе всходов, дает возможность быстрее решать задачи за счет отбора нужных генотипов, 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 неё вошли одномаркерные: – Мо 588 (*аа*); Мо 305

(*aw*); Mo 343 (*aw*); 581 (*ag*); Mo 585 (*al*); Mo 651 (*al*); Mo 787 (*a, hl*); Mo 952 (*bls*) и многомаркерные мутантные линии: – Mo 500 (*wo, d, aw, c, m-2*); Mo 504 (*aw, bk, d, o, p, s, wo*); Mo 632 (*ag, h, t, u, pl, e*); Mo 638 (*V-2, c, a, u, ut, gs, gf, u, ms*); Mo 755 (*aa, wv, d*); Mo 779 (*ms-31, l, bu, dl, al*); Mo 851 (*clau, di, inc, ag*); Mo 924 (*lg, vi, y*). Также идентифицированы формы (28) с едва выраженным антоцианом и 44 мутантных образца с характерным для культурного вида, проявлением признака. Сильно выраженный антоциановый пигмент имели 32 мутантные формы (от интенсивно фиолетового до темно бордового, переходящего в черный). Высокая разнородность коллекции по степени выраженности антоциана на гипокотиле (рис. 4.2.***а***) указывает на значимость этого материала для использования не только при решении задач практической селекции, но и для фудаментальных – генетических, физиологических и биохимимичеких исследований.

Маркерные гены семядолей и первых настоящих листьев, представляют особый интерес для селекционно-генетических исследований. В пределах коллекции выявлено большое разнообразие (рис. 4.2. **б**) по степени нарушения формы, окраски семядольных и первых настоящих листьев (ярко-желтые, желтые, бело-желтые, желто-зеленые, серо-белые, светло-зеленые и др.), контролируемых генами: – *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/$^{+}$, wwd, wv, Xan/$^{+}$; Xan-4.* Наличие таких маркеров представляет особый интерес, так как позволяет работать с большим количеством растений и на ранних этапах отбирать ценные искомые генотипы. Мутантных форм с ярко выраженным проявлением признаков, контролируемых указанными генами в коллекции 33 генотипа: Mo 24; Mo 56; Mo 136; Mo 311; Mo 316; Mo 334; Mo 328; Mo 341; Mo 372; Mo 377; Mo 378; Mo 519; Mo 529; Mo 547; Mo 558; Mo 562; Mo 564; Mo 565; Mo 576; Mo 585; Mo 600; Mo 603; Mo 606; Mo 620; Mo 632; Mo 634; Mo 638; Mo 663; Mo 779; Mo 782; Mo 787; Mo 791; Mo 805. Это гены, контролирующие тип, форму, окраску, опушение корешка и семядольных листьев.

Морфобиологические особенности признаков листа взрослых растений мутантных форм и гены, контролирующие характер их проявления. Значительные различия при индивидуальном анализе мутантных форм на стадии взрослого растения по форме долей листа и их размерам, степени рассеченности и окраске, выявляюся не только между мутантными формами, но даже в пределах одного растения каждого из них. Разнообразие по форме, окраске листа, рассеченности края листа, гофрированности, степени опушения и другим морфологическим признакам, является бесценным источником нового исходного материала для селекции новых форм томата.

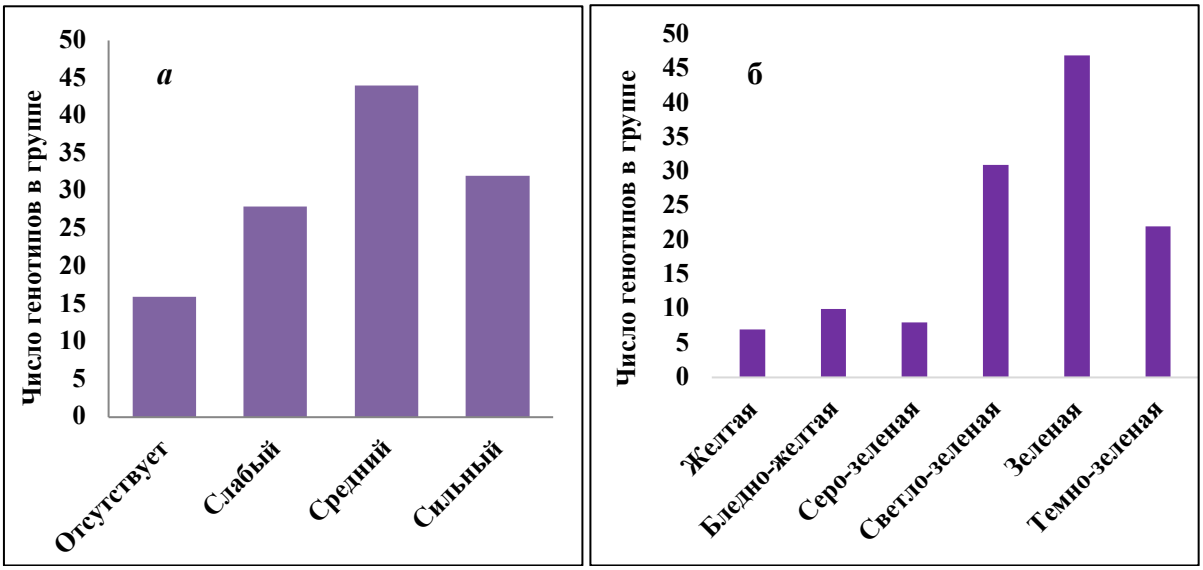


Рисунок 4.2. Распределение мутантных форм томата на группы: *а)* – по проявлению антоциановой окраски на гипокотиле; *б)* – окраске семядольного листа

По форме листа и её окраске изученные мутантные формы разделены на 13 групп (рис. 4.3), с учетом модификаций по характеру проявления этих признаков внутри группы в зависимости от возрастного состояния растений. Знание этих особенностей имеет большое значение поскольку, форма и окраска листьев является одним из основных апробационных признаков при внутривидовой дифференциации культуры томата.

Рисунок 4.3. Распределение коллекционных мутантных форм томата по форме и окраске листьев

Различия по форме, интенсивности окраски и размеров листа в пределах одного и того же стебля можно видеть, сопоставляя между собой нижние листья до 1-ого соцветия, средние – от 1 до 4-го соцветия, и выше 4-ого. Наиболее сильно выражены эти различия по характеру проявления и изменчивости формы и размеров долей и долечек между основными листьями [146]. Высокая изменчивость отмечается по размерам долек между листьями и в зависимости от уровня расположения их на вегетирующем растении.

По состоянию поверхности пластинки листа коллекционные образцы разделены на группы с гладкой, слабоморщинистой и сильноморщинистой поверхностью.

Вариации по форме, окраске, типу листовой пластинки и степени её рассеченности, наличию долей и долечек между основными листьями, а также гофрированность и степень опушения у взрослого растения определяются 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.* Из изученных мутантных форм, 36 имеют разное сочетание генов, вызывающих нарушение формы, окраски, структуры и других признаков листа.

Высокая разнородность выявлена по характеру и степени опушения стеблей и корешка листьев. Полностью отсутствует опушение у 17 мутантов, стебли и корешки листьев у них голые и гладкие, разной интенсивности окраски от светложелтых до темно зеленных. Слабое опушение имели 31 мутантная форма – стебли и корешки листьев у них покрыты редкими, мелкими, белыми или желтоватыми железистыми волосками.

Другая группа мутантов (57 форм), выделяется более интенсивным опушением. Оригинальность этой группы мутантных форм, состоит в достаточно сильно выраженной опушенности стебля, листьев, соцветий, а у некоторых и плодов. Они дифференцируются, как по типу опушения, так и характеру распределения волосков (приложение 3, рис. 3.1). Некоторые отличаются (Мо 341), тем, что поверхность практически всех частей растения, включая плоды, покрыта густым белым пушком, которая сохраняется в большей или меньшей степени вплоть до зрелых плодов. У некоторых внизу опушенность сильнее, а к верху слабее (Мо 500, Мо 504). Поверхность стеблей и листьев у растений мутантных форм этой группы покрыта разного вида волосками: длинными тонкими и маленькими жесткими железистыми, выделяющими смолистое липкое вещество волосками. У Мо 855 имеются железистые и длинные одновременно, расположенные на одной поверхности. Другие имеют сочетание коротких тонких белых волосков с желтоватыми жесткими длиною 2,5-3,0 мм (Мо 634, Мо 723, La 1563). Оригинальный декоративный фенотип и отсутствие, как считает Куземинский [105] нежелательных плейотропных эффектов,

делает эти формы весьма привлекательным для широкого вовлечения их в селекционный процесс для создания широко востребованных, декоративного типа сортов томата [137].

Мутантные гены, контролирующие признаки репродуктивной системы томата, представляют исключительный интерес для практической селекции. Различия между мутантными формами по величине цветка; количеству его частей; соотношению долей чашечки и числа долей венчика, и их длины (лепестков цветка и чашечки); наличию опушения и окраске цветков, которые являются главными отличительными признаками изученных мутантов, некоторые наглядно представлены на рисунке 4.4. В коллекции есть мутантные формы с сильно разветвленными *(s, mult, mup, mux, mua),* уменьшенными *(hg, di),* одноцветковыми (*uf*) и ограничивающих свой рост фасциированным соцветием. Изучение, описание и анализ обширной коллекции мутантных форм (125) по характеру проявления и степени выраженности этих признаков, позволил дифференцировать и систематизировать их на группы (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Распределение мутантных форм томата по характеру проявления признаков репродуктивной системы

Степень проявления изученного признака	Лимиты значений показателей признаков	Количество генотипов в группе
Высота закладки первого соцветия		
Над 4 – 5		15
Над 6 – 8 листом		33
Над 9 – 12 листом		59
Над 13 и выше		23
Тип соцветия		
Соцветие с уменьшенным числом цветков	от 1 до 3 цветков	6
Простой тип соцветия	от 4 до 10 цветков	68
Простой тип соцветия с сильным опушением	от 1 до 7 цветков	11
Промежуточный (1-2-х кратно разветвленный)	от 10 до 18 цветков в кисти	30
Сложный (3-4-х и многократно разветвленный)	от 19 и более (до 60 цветков)	15
Размер и окраска цветка		
Малочленные – пять долей	светложелтые мелкие неопушенные	3
	светложелтые мелкие опушенные	6
	светложелтые крупные неопушенные	13
	светложелтые крупные опушенные	11
	желтые мелкие опушенные	15
	желтые крупные опушенные	52
Многочленные – более 5-ти долей	желтые мелкие без опушения	12
	желтые крупные опушенные	24

Описаны и выявлены мутантные формы с разными типами стерильности – Мо 544 (*ds*), Мо (*ex*), Мо 432 (*Ge*), Мо 638 (*ms*), Мо 787 (*ms-2*), Мо 779 (*ms-31)*, Мо 732 (*psu*), Мо 504 (*s*), Мо 732 (*ste*), Мо 738 (*ste*), Мо 756 (*st*), Мо 822 (*spl*). Они обладают значительной изменчивостью в отношении числа элементов околоцветника и андроцея. Доли чашечки по длине могут быть короче долей венчика, равны или значительно больше их (рис. 4.4).

Рисунок 4.4. Разновидности мутантных форм томата: – ***по величине и форме цветка; количеству долей лепестков цветка и околоцветника; соотношению длины лепестков цветка и чашечки (малочленные – пять долей; многочленные – больше пяти долей; цветки мелкие, крупные)***

В настоящее время, эти гены представляют особый интерес для селекционеров в плане проведения более глубоких исследований и активного включения их в процесс создания стерильных форм для гетерозисной селекции.

4.2. Генотипоспецифическая реакция пыльцы мутантных форм томата на действие стрессовых абиотических факторов (высокая, низкая температуры, засуха)

Принимая во внимание значимость репродуктивной системы в эволюции развития культуры и формировании его продуктивности, изучали образцы мутантного генофонда томата на устойчивость к абиотическим стресс-факторам (высокие, низкие температуры, засуха) с учетом комплекса признаков мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине трубок) [134].

Скрининг мутантных форм томата, с использованием искусственных стрессовых фонов показал высокую разнородность между образцами внутри коллекции, а также в пределах популяции пыльцы одной мутантной формы относительно разных факторов. Это предполагает отбор ценных форм и использование их в качестве доноров устойчивости.

Различия между мутантными формами томата (125 генотипов) по результатам оценки жизнеспособности свежесобранной пыльцы достаточно выражены. В зависимости от генотипических особенностей, жизнеспособность пыльцы варьировала в широких пределах (от 1,5% до 78,2%) при выращивании растений в одинаковых условиях.

По признаку «длина пыльцевых трубок» различия не менее выражены (от 11 до 150 д.о.м). Высокий полиморфизм в показателях признаков «жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевых трубок» между изученными мутантными генотипами позволила нам систематизировать их в группы, отражающие индивидуальные их характеристики.

Из 125 изученных образцов, самую низкую жизнеспособность пыльцы (3,8% - 9,9%) выявили у 24 мутантных форм: Mo 158, Mo 162, Mo 163, Mo 316, Mo 324, Mo 328, Mo 343, Mo 392, Mo 409, Mo 500, Mo 519, Mo 529, Mo 562, Mo 565, Mo 600, Mo 637, Mo 638, Mo 722, Mo 755, Mo 779, Mo 851, Mo 924, La 2529, La 3013.

У достаточно большого числа мутантов (39): Mo 24; Mo 63; Mo 136; Mo 166; Mo 248; Mo 316; Mo 341; Mo 350; Mo 372; Mo 385; Mo 432; Mo 442; Mo 446; Mo 451; Mo 463; Mo 489; Mo 504; Mo 561; Mo 588; Mo 589; Mo 593; Mo 606; Mo 638; Mo 651; Mo 663; Mo 723; Mo 732; Mo 762; Mo 776; Mo 779; Mo 781; Mo 787; Mo 791; Mo 794; Mo 835; La2921; La 3539; La 3770 жизнеспособность пыльцы, выделенной из цветков их растений также низкая (10 - 20%), но это значительно выше, чем у генотипов предыдущей группы.

Средний показатель анализируемого признака (20,2% - 30,0%) имели мутантные формы: Mo 36; Mo 56; Mo 61; Mo 147; Mo 311; Mo 331; Mo 377; Mo 385; Mo 466; Mo 534; Mo 544; Mo 547; Mo 555; Mo 558; Mo 564; Mo 584; Mo 593; Mo 598; Mo 620; Mo 640; Mo

651; Mo 637; Mo 640; Mo 722; Mo 738; Mo 756; Mo 805; Mo 822; Mo 833; Mo 838; Mo 918; La 2644; La 3179; La 3616.

Хорошая жизнеспособность свежесобранной пыльцы (31,1% - 39,0%) была у 19 мутантов: Mo 63; Mo 74; Mo 316; Mo 341; Mo 343; Mo 395; Mo 451; Mo 509; Mo 533; Mo 632; Mo 534; Mo 556; Mo 723; Mo 732; La 1159; La 1563; La 2802; La 3535; La 3738.

Одновременно выделены мутантные формы, пыльца, которых имеет самую высокую жизнеспособность (40,5% - 78,2%): Mo 122; Mo 308; Mo 316; Mo 334; Mo 378; Mo 396; Mo 406; Mo 443; Mo 460; Mo 518; Mo 585; Mo 603; Mo 649; Mo 651; Mo 724; Mo 759; Mo 900; Mo 922; Mo 952; La 3535; La 3668.

Определенной зависимости между жизнеспособностью пыльцы и способностью проросших пыльцевых зерен формировать пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины, не выявлено. Одни, имея высокий процент прорастания пыльцы, могут формировать очень длинные пыльцевые трубки и, наоборот, очень короткие. В некоторых случаях мутантные формы, с низкой жизнеспособностью пыльцы, прорастая формируют пыльцевые трубки разной длины, от очень коротких до очень длинных. По признаку «длина пыльцевой трубки» в популяциях мутантных образцов, отмечается высокая гетерогенность, что весьма важно для выявления и отбора ценных форм.

Оценка мутантных форм томата к высокой, низкой температурам и засухе по способности их пыльцы прорастать на стрессовых фонах, а проросших пыльцевых зерен формировать длинные трубки, позволила дифференцировать и систематизировать их на соответствующие группы, согласно разработанной шкалы устойчивости (глава 2.4).

4.2.1. Классификация мутантных форм томата по реакции пыльцы на воздействие высокой температурой

Скрининг мутантного генофонда томата (125 форм), генотипы которых являются носителями разного набора маркерных генов с использование воздействия на их пыльцу высокой температурой 45˚С в течение 8 часов, выявил образцы с неоднозначной реакцией на действие высокотемпературного стресс-фактора.

С учетом ответной реакции пыльцы по прорастанию и способности проросших пыльцевых зерен под действием высокой температуры формировать трубки определенной длины по каждой мутантной форме с использованием шкалы устойчивости, они были распределены на 8 групп устойчивости (рис. 4.9 и приложение 3, табл. 3.3).

Первая – это мутантные формы с одинаково высокой чувствительностью к высокотемпературному стрессу по обоим признакам пыльцы: Mo 316, Mo 341, Mo 443 Mo 446, Mo 555, Mo 584, Mo 585, Mo 598, Mo 606, Mo 724, Mo 756, La 3737 La 3770.

Жизнеспособность свежесобранной пыльцы (контроль), в зависимости от генотипических особенностей у этих форм, была различной 12,7% до 62,5%. Варьировании показателей в пределах группы отмечено и по длине трубок 22 – 67 д.о.м.

Обработка пыльцы высокой температурой (45˚С/8часов) оказалась летальной для мутантных форм Mo 446 и Mo 724, при том, что они имели высокую жизнеспособность пыльцы в контрольном варианте – 39,4% и 62,5% соответственно. У остальных отмечена жаростойкость пыльцы на уровне 2,3 - 10,1%, а устойчивость по длине пыльцевых трубок 0 – 19,4%. После термообработки пыльцевые зерна прорастая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* не могли формировать пыльцевые трубки достаточной длины. Поэтому, эти формы относятся к группе неустойчивых генотипов по обоим признакам (рис. 4.5).

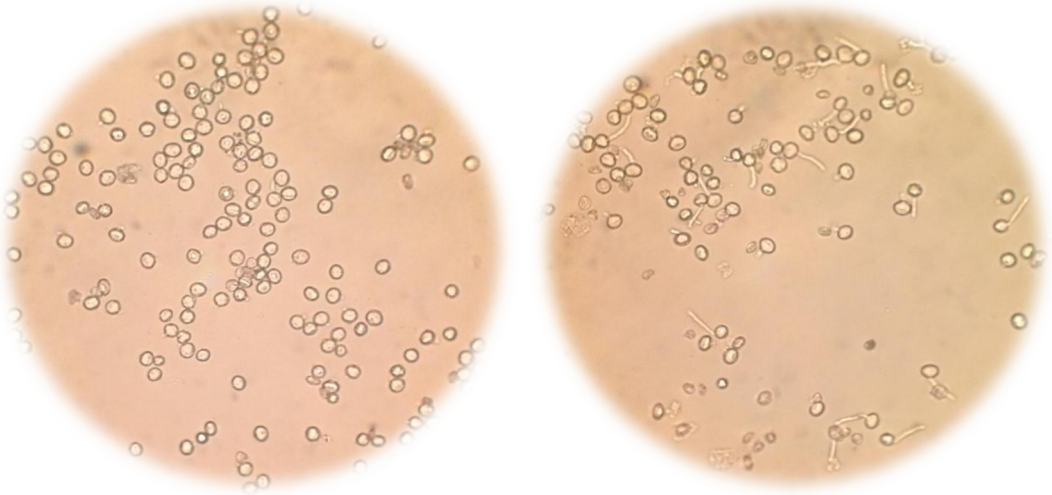


Рисунок 4.5. Характер прорастания пыльцы и формирования пыльцевых трубок (очень короткие или едва наклюнувшиеся) у неустойчивых мутантных форм томата

Вторая группа мутантных форм – Mo 409, Mo 442, Mo 451, Mo 466, Mo 529, Mo 547, Mo 588, Mo 589, Mo 638, Mo 722, Mo 805, Mo 838, Mo 918, La 2644, La 3179 также имеет низкую жаростойкость пыльцы (10,3% - 19,4%). После термообработки их пыльцы, проросшие зерна формируют очень короткие трубки (рис. 4.6). Значительное снижение показателей обоих признаков пыльцы в опыте относительно контроля по всем изученным образцам, характеризует эти образцы, как слабоустойчивые.

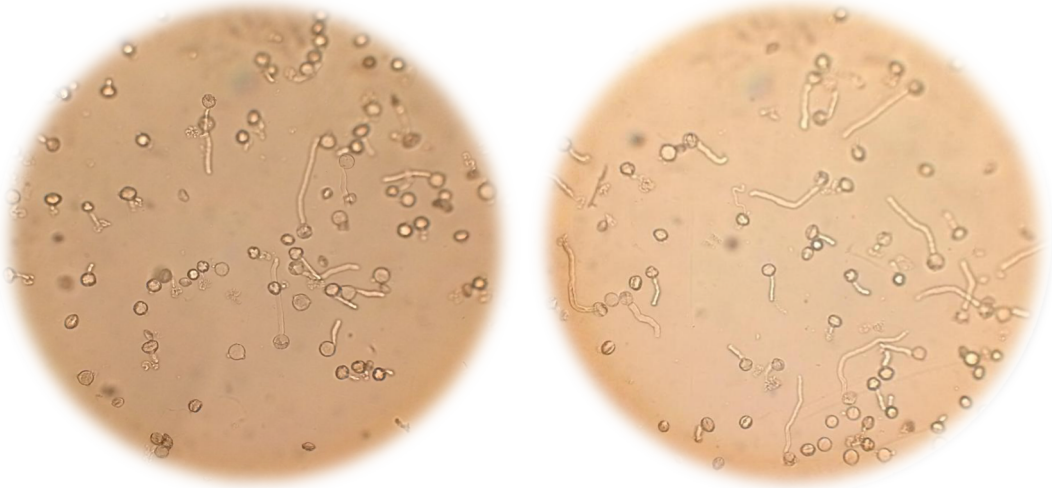


Рисунок 4.6. Прорастание пыльцы и формирование пыльцевых трубок у мутантных генотипов со слабой устойчивостью к высокотемпературному стрессу

Средней устойчивостью как по проценту прорастания пыльцы (24-35%), так и по способности проросшей пыльцы формировать трубки определенной длины (22-47%) относительно контроля характеризуются 7 мутантных форм – Mo 56, Mo 158, Mo 308, Mo 331, Mo 663, Mo 918, La 3668, и они относятся к третьей группе устойчивости (рис 4.7).

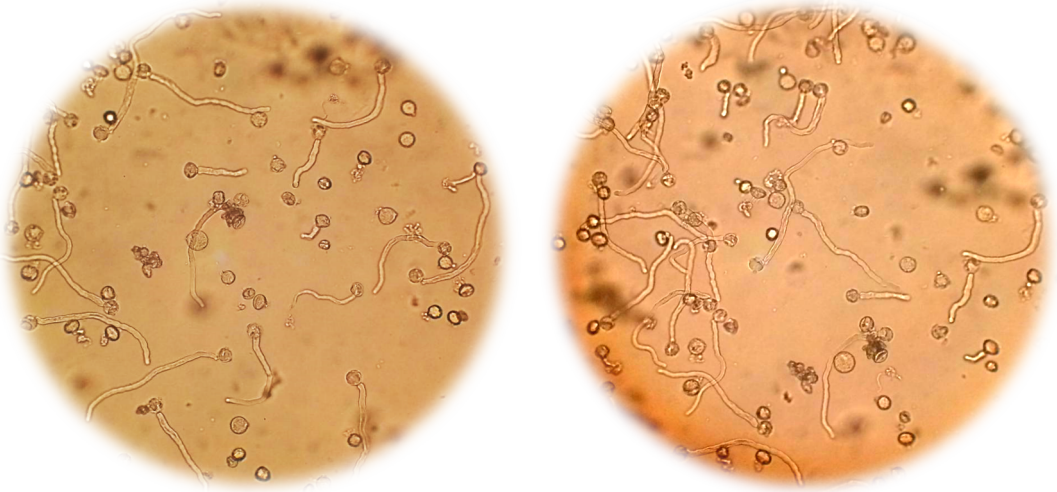


Рисунок 4.7. Особенности прорастания пыльцевых зерен и формирования трубок определенной длины у мутантных форм томата со средней устойчивостью

Для отбора устойчивых к высокотемпературному стрессу форм по анализируемым признакам пыльцы наибольший интерес представляют мутантные формы 4-ой, 5-ой и 6-ой групп. Они характеризуются как устойчивые, высокоустойчивые и сверхустойчивые. Отличаются высоким процентом прорастания пыльцы после термообработки, формируя одновременно и длинные пыльцевые трубки.

Пыльца, мутантных форм четвертой группы устойчивости – Мо 334, Мо 385, Мо 463, Мо 561, Мо 632, Мо 651, Мо 732, Мо 851, La 1563 после термообработки активно прорастает (36-47%) в условиях *in vitro*, формируя при этом длинные пыльцевые трубки, устойчивость которых составляет 63,7 % - 82,6% (рис. 4.8).

Пятая группа, представлена одиннадцатью образцами – Мо 24, Мо 61, Мо 328, Мо 378, Мо 406, Мо 556, Мо 594, Мо 781, Мо 822, Мо 917, Мо 922. Это высокоустойчивые формы, как по жаростойкости пыльцы (48-59%), так и устойчивости трубок (84,0-101,9%). Пыльца их отличается меньшей ответной реакцией на высокотемпературное воздействие.

В естественных условиях данные мутантные образцы формируют пыльцу с низкой и средней жизнеспособностью – 7,6% - 32,5%, но высокотемпературная обработка пыльцы не отражается на характере проявления признаков, выявляя почти равные значения с контролем (32,9 - 90,5 д.о.м. – контроль и 32 - 86 д.о.м – опыт). Это свидетельствует о том, что в естественных условиях у них формируется заведомо устойчивая пыльца, которая впоследствии практически не реагирует на её прогревание, активно прорастая и формируя при этом длинные пыльцевые трубки, что является показателем их высокой устойчивости.

В шестую группу вошли 32-е мутантные формы, характеризующиеся как сверхустойчивые: – Мо 162, Мо 163, Мо 324, Мо 343, Мо 350, Мо 372, Мо 392, Мо 460, Мо 489, Мо 500, Мо 504, Мо 518, Мо 519, Мо 544, Мо 556, Мо 558, Мо 562, Мо 564, Мо 593, Мо 620, Мо 649, Мо 670, Мо 723, Мо 755, Мо 762, Мо 776, Мо 779, Мо 791, Мо 924, LA 2529, La 3013, La 3539. Жизнеспособность свежесобранной пыльцы у разных образцов в пределах группы была 6,8% - 61,4%, различия между генотипами по длине пыльцевых трубок выражены сильнее и составляют от 24 д.о.м. до 117 д.о.м. Обработка пыльцы этих генотипов высокой температурой не приводит к снижению её жизнеспособности. У некоторых из них: – Мо 350; Мо 372; Мо 460; Мо 500; Мо 562; Мо 593; Мо 620; Мо 670; Мо 762; Мо 779; Мо 924; La 3013; La 3539 процент прорастания пыльцы выше, чем в контроле от 3,5% до 78,1%. Проросшая пыльца каждого из представленных в данной группе мутантных форм формировала длинные, однородные, пыльцевые трубки, устойчивость которых составила 80,1 - 194,5%, а по некоторым длина пыльцевых трубок была почти в два раза больше, чем в контрольном варианте (рис. 4.8). Высокие показатели по обоим признакам пыльцы после высокотемпературной обработки, безусловно, подтверждают их высокую устойчивость. Они представляют особый интерес для их дальнейшего использования в селекционно-генетических исследованиях, а также в качестве доноров устойчивости в селекционных программах.

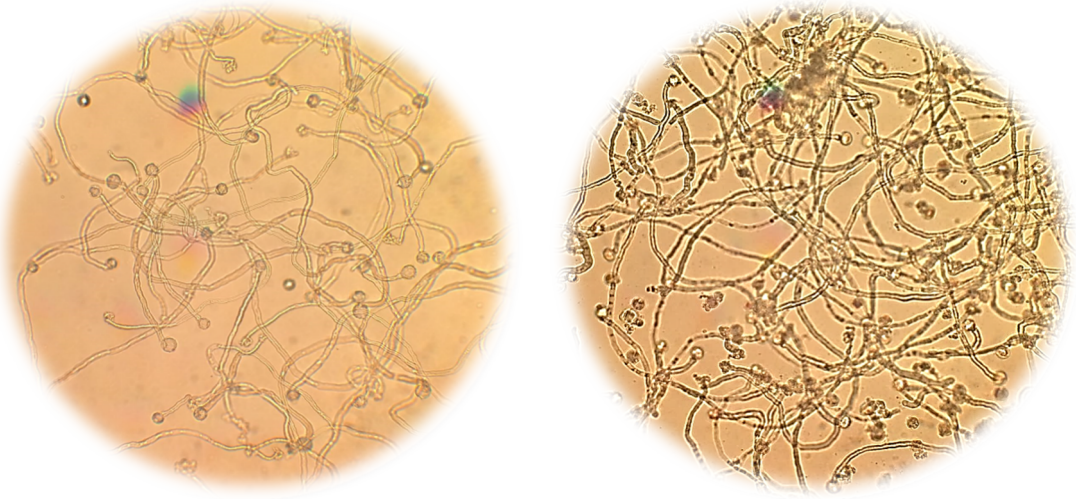


Рисунок 4.8. Характер прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок у устойчивых по обоим признакам пыльцы мутантных форм томата

Наряду с мутантными формами, пыльца которых оказалась чувствительной к высокотемпературному стрессу (I – III группы), а также с меньшей ответной реакцией на действие выкокой температурой, характеризующихся устойчивые и высокоутойчивые (IV–VI группы), выделены и формы с высокой внутрипопуляционной изменчивостью по обоим признакам пыльцы, которые распределены в VII и VIII группы.

В седьмую достаточно многочисленную группу (30 форм) – Мо 36, Мо 63, Мо 74, Мо 122, Мо 147,Мо 166, Мо 248, Мо 311, Мо 341,Мо 396, Мо 432, Мо 451, Мо 509, Мо 533, Мо 565, Мо 603, Мо 637, Мо 640, Мо 723, Мо 794, Мо 833, Мо 835, Мо 900, Мо 952, La 1159, La 2644, La 2802, La 2921, La 2999, La 3535 выделены мутантные формы, жизнеспособность и длина пыльцевых трубок в варианте контроля у многих из которых достаточно высокая и варьирует в пределах данной группы от 17,6% до 69,9%, и от 4,0 до 67 д.о.м. по длине пыльцевых трубок. После термообработки (45˚С в течение 8 часов) свежесобранной пыльцы, обнаруживается значительное уменьшение доли проросших пыльцевых зерен в каждом из изученных генотипов. Снижение жизнеспособности в разы (5,2 - 7,6 раз) отмечалось у мутантных форм – Мо 122, Мо 396, Мо 533, Мо 565, Мо 603, Мо 900, Мо 952, La 2644, La 2999, которые характеризовались высокой исходной жизнеспособностью (40,1% - 69,9%). Замер длины пыльцевых трубок показал, что та, незначительная часть пыльцы, которая прорастала после термообработки, формировала длинные трубки (67 - 97 д.о.м). Другие мутантные формы данной группы с меньшей исходной жизнеспособностью 17,6 % - 25,4% отличились и, меньшей ответной реакцией на температурное воздействие. Процент прорастания относительно контроля был ниже в 1,2 - 3,6 раза, но при этом проросшие пыльцевые зерна, формировали длинные пыльцевые

трубки (27-61 д.о.м). Разница по длине пыльцевых трубок в опыте, относительно контроля была незначительной, а по некоторым формам даже выше, чем в контроле – Мо 248 на 4,1%; Мо 311 на 1,8%; Мо 432 на 7,7% и Мо 723 на 16,3%.

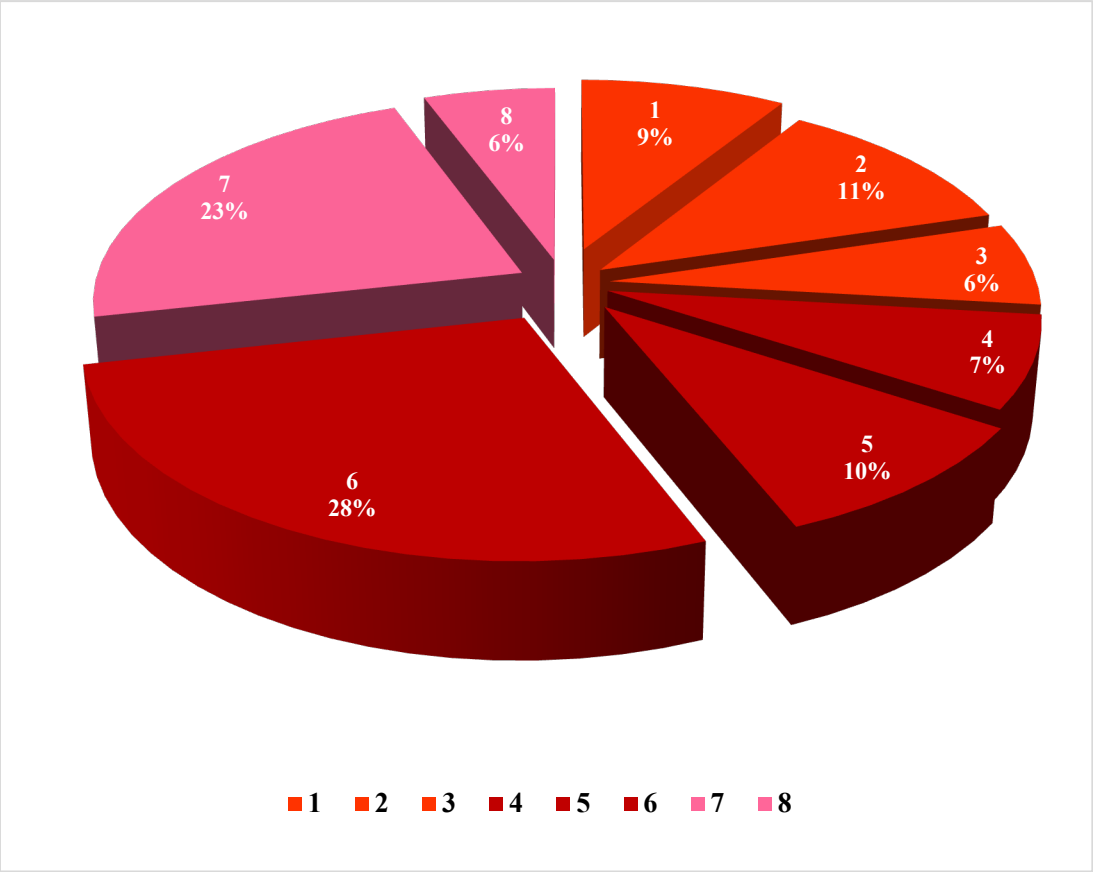


Рисунок 4.9. Распределение коллекции мутантных форм томата на группы по степени их устойчивости к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы

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 пыльце и неустойчивые по длине пыльцевых трубок*

Из представленных данных следует, что после термообработки пыльцевые зерна плохо прорастали у всех изученных мутантных форм данной группы, но та незначительная часть проросших пыльцевых зерен формировала длинные трубки. По длине пыльцевых трубок эти формы можно отнести к группе устойчивых генотипов.

Восьмая, самая малочисленная группа в которую вошли 6 мутантных форм – Мо 120, Мо 305, Мо 395, Мо 421, Мо 558, Мо 576, характеризуются низкой и средней жизнеспособностью свежесобранной пыльцы (17,2% - 27,8%), при длине пыльцевых трубок от 21 д.о.м. до 42 д.о.м. в контрольном варианте.

Высокотемпературная обработка их пыльцы, приводит даже к стимуляции её прорастания (83% - 124,3%), но при этом лишь незначительный процент (3,8 - 9,4%) проросшей пыльцы формирует пыльцевые трубки нормальной длины, остальные формируют очень короткие, тонкие (нитеобразные) или деформированные с искривлениями (спиралевидные) пыльцевые трубки (2 - 11 д.о.м.). У этих мутантных форм отмечена высокая внутрипопуляционная изменчивость, как по характеру прорастания обработанной пыльцы, так и по способности её формировать полноценные пыльцевые трубки. Разнокачественность пыльцевых трубок внутри анализируемых популяций пыльцы по длине их трубок очень высокая: наклюнувшиеся пыльцевые зерна; пыльцевые трубки, длина которых равна ¼ диаметра пыльцевого зерна; пыльцевые трубки с длиной в 1-2 и значительно реже 3 диаметра пыльцевого зерна. Следовательно, пыльца этих мутантных форм, массово прорастая после высокотемпературной обработки, не способна формировать полноценные качественные трубки, которые в естественных условиях могли бы прорасти и произвести оплодотворение. Поэтому, эти мутантные формы относятся к группе неустойчивых по признаку «длина пыльцевых трубок».

4.2.2. Разнородность коллекции мутантных форм томата по характеру прорастания пыльцы и росту пыльцевых трубок на фоне низкой температуры

В настоящее время, активно ведется поиск геноисточников устойчивости к низким температурам. В литературе много информации, относительно изучения изменчивости прорастания семян диких, полукультурных и мутантных форм при низких положительных температурах [95, 276, 89], но практически нет сведений об изучении мутантных форм на устойчивость к данному фактору на стадии зрелого мужского гаметофита.

В данном разделе приводятся результаты оценки и анализа 125 мутантных форм по холодостойкости пыльцы. Выявлена высокая генетическая разнокачественность как по характеру проявления холодостойкости внутри одной мутантной формы по двух разным признакам, так и между ними. На фоне низкой положительной температуры, мутантные формы проявили разную степень устойчивости, которая по прорастанию пыльцы варьировала в широких пределах от 0 % до 130,5%, равно как и по способности проросших пыльцевых зерен формировать пыльцевые трубки определенной длины (от 0 до 183,6%). Согласно разработанной шкалы устойчивости, изученные мутантные формы по реакции их пыльцы на низкотемпературное воздействие (+6˚С/24 часа), также были дифференцированы на 8 групп (рис. 4.11 и приложение 3, табл. 3.3).

Для мутантных форм Мо 446, Мо 529, Мо 565, Мо 589, La 2529 температурный режим (+6˚С) в период прорастания пыльцы оказался летальным.

Высокую ответную реакцию на действие низкотемпературного фактора в период прорастания и роста пыльцевых трубок в условиях *in vitro* проявили и другие мутантные формы: Мо 63, Мо 316, Мо 334, Мо 350, Мо 378, Мо 395, Мо 460, Мо 504, Мо 533, Мо 556, Мо 584, Мо 588, Мо 603, La 2999 (16 форм). Жизнеспособность свежесобранной пыльцы у них в пределах группы варьирует от низкой до высокой (от 6,8% до 60,0%) с идентичными показателями по длине пыльцевых трубок (от 16,8 д.о.м. до 80 д.о.м). Проращивание их пыльцы на фоне низкой температуры приводит к значительному снижению показателей анализируемых признаков: жизнеспособность в 2,5 - 4,0 раза, длина трубок 2,1 - 3,0 раза. Холодостойкость пыльцы по генотипам в пределах группы составила 1,3 - 10,7%, а устойчивость по длине пыльцевых трубок от 3,5% до 20,8%.

Устойчивость пыльцы мутантных форм второй группы: – Мо 56, Мо 61, Мо 248, Мо 308, Мо 331, Мо 341, Мо 385, Мо 406, Мо 409, Мо 451, Мо 509, Мо 529, Мо 561, Мо 585, Мо 589, Мо 638, Мо 722, Мо 762 несколько выше и варьирует в зависимости от особенностей генотипа от 14,1% до 21,3%, пыльцевых трубок от 22,3% до 35,5%. На фоне низкой температуры по числу проросших пыльцевых зерен показатели снижаются в 1,5-2 раза, по длине пыльцевых трубок в 1,2-2,8 раза. Существенное уменьшение показателей обоих признаков (опыт/контроль) характеризует эти генотипы как слабоустойчивые.

Третью группу мутантных форм (7 образцов): Мо 24, Мо 328, Мо 343, Мо 396, Мо 562, Мо 723, Мо 952, представляют генотипы со средней устойчивостью, как по пыльце (24,0 - 36,0%), так и длине пыльцевых трубок (42,0 - 60,6%).

Как устойчивые характеризуются мутантные формы (8) определенные в четвертую группу – Мо 122, Мо 136, Мо 162, Мо 163, Мо 463, Мо 564, Мо 756, La 1159. Проращивание их пыльцы на низкотемпературном фоне выявило высокий процент прорастания, как отдельно по генотипам, так и в целом по группе (36,5 - 47,9%) с соответствующими показателями по длине пыльцевых трубок (60,9% - 81,6%).

Наибольший интерес представляют для использования в селекции в качестве доноров устойчивости к данному фактору стресса мутанты из V и VI групп.

К высокоустойчивой пятой группе по обоим признакам пыльцы относятся мутантные формы: Мо 36; Мо 74; Мо 120; Мо 158; Мо 324; Мо 446; Мо 489; Мо 585; Мо 600; Мо606; Мо 732; Мо 787; Мо 791; Мо 822; Мо 917; Мо 851; La 3179.

Прорастая на фоне низкой температуры (+6˚С) пыльца, полученная из цветков этих мутантных форм, демонстрировала высокую устойчивость в целом по группе, как по

прорастанию пыльцы (45,6% - 57,9%) так и длине пыльцевых трубок (72,2% - 88,9%). У некоторых форм – Мо 158, Мо 446, Мо 600 и Мо 851, свежесобранная пыльца при оптимальных условиях (25˚С) имея очень низкую жизнеспособность (4,0% - 5,1%) на низкотемпературном фоне достаточно активно прорастала 51,0% - 55,3%, демонстрируя высокую устойчивость по длине пыльцевых трубок (72,0 - 82,6%).

Другие мутантные формы этой же группы: Мо 36, Мо 74, 732, Мо 822, при средней и высокой жизнеспособности свежесобранной пыльцы 24,3% - 45,6% и длине трубок 33 д.о.м. - 76 д.о.м. прорастая на фоне низкой температуры проявляют равную устойчивость, относительно форм, с изначально низкими значениями признаков, устойчивость по прорастанию пыльцы у них составила 45,6% - 57,9%, а пыльцевых трубок 83,0% - 88,42%.

Из результатов следует, что устойчивость к данному стрессовому фактору не зависит от показателей значений свежесобранной пыльцы, так как мутанты с очень высокой и низкой жизнеспособностью пыльцы, при проращивании её на фоне с низкой температурой (+6˚С) показывают равную высокую устойчивость по обоим признакам пыльцы. Это свидетельствует о том, что уровень устойчивости к данному стресс-фактору у мутантных форм по признакам пыльцы, детерминируется генотипическими особенностями, что позволяет классифицировать их на устойчивые и неустойчивые.

Значительная часть изученных мутантных образцов из коллекции характеризуются меньшей ответной реакцией на холодовой стресс. Пыльца их, прекрасно прорастает на фоне низкой температуры, формируя очень длинные пыльцевые трубки, в большинстве случаев, значения которых выше контрольных. В эту группу входят 32 мутантные формы, и их можно характеризовать как сверхустойчивые: Мо 311; Мо 372; Мо 392; Мо 432; Мо 443; Мо 466; Мо 500; Мо 519; Мо 534; Мо 544; Мо 547; Мо 593; Мо 598; Мо 620; Мо 632; Мо 634; Мо 637; Мо 640; Мо 649; Мо 651; Мо 670; Мо 738; Мо 759; Мо 779; Мо 794; Мо 805; Мо 833; М0 900; Мо 924; La 1563; La 3013; La 3539; La 3770.

Жизнеспособность свежесобранной пыльцы у данных форм в зависимости от генотипа варьирует в очень широких пределах от 3,3% до 49,0% (контроль). Из 32 форм, 24 имели очень низкие исходные показатели пыльцы (3,3 - 17,2%). В то же время, именно у этих форм доля проросших на фоне холодового стресса пыльцевых зерен самая высокая, при минимальном разбросе показателей жизнеспособности между мутантами от 71,7% до 119,3%. Аналогичная закономерность выявлена, по способности проросших пыльцевых зерен формировать длинные пыльцевые трубки (83,7 - 123,5%).

Другая часть мутантных форм этой группы, с более высокой исходной жизнеспособностью пыльцы (20,1% - 53,2 %) прорастая на низкотемпературном фоне,

выявляет высокую вариабельность по характеру проявления анализируемых признаков в сторону увеличения их показателей от 60,5% до 153,4% по прорастанию пыльцы и от 81,0% до 185,6% по длине пыльцевых трубок.

Самый высокий уровень устойчивости по обоим признакам пыльцы выявлен у мутантных форм из группы со средним и высоким уровнем жизнеспособности пыльцы в контроле: – Mo 372 (114,6% и 141,1%); Mo 392 (102,1% и 96,9%); Mo 409 (100,1% и 97,0%); Mo 593 (119,4 и 173,5%); Mo 620 (153,4 и 136,2%); Mo 670 (127,8% и 93,8%); Mo 924 (121,6% и 148,1%); La 1563 (120,4% и 127,9%); La 3013 (101,6% и 185,6%).

Лучшие результаты получены по мутантным формам, у которых жизнеспособность свежесобранной пыльцы (контроль) была низкой – Mo 500 - 3,5%; La 3013 - 3,8%; Mo 924 - 5,3%; Mo 392 - 6,9%; Mo 670 - 10,4%; Mo 544 - 12,3%; Mo 620 - 13,2%; Mo 723 - 13,3%; Mo 794 - 14,0%; La 3770 - 16,2%; Mo 372 - 16,2%; Mo 779 - 17,1%; Mo 147 - 17,3%. Пыльца этих форм на фоне низкой температуры прорастает лучше и имеет более высокие значения, чем в контроле, что соответственно составляет – 101,5%; 101,6%; 121,5%; 102,1%; 127,8%; 153,4%; 117,2%; 141,0%; 107,6%; 114,6%; 130,5%; 119,4%. Аналогичные результаты получены и по признаку «длина пыльцевых трубок» – 11-41 д.о.м. (контроль) и 24-68 д. о. м. (опыт). Как видно из представленных результатов, для пыльцы большинства мутантных форм этой группы низкотемпературный фон оказывает стимулирующее влияние, так как их пыльца лучше росла на фоне с температурой +6˚С в течение 24 часов, чем при оптимальной температуре 25˚С в течение 3-х часов (рис. 4.10).

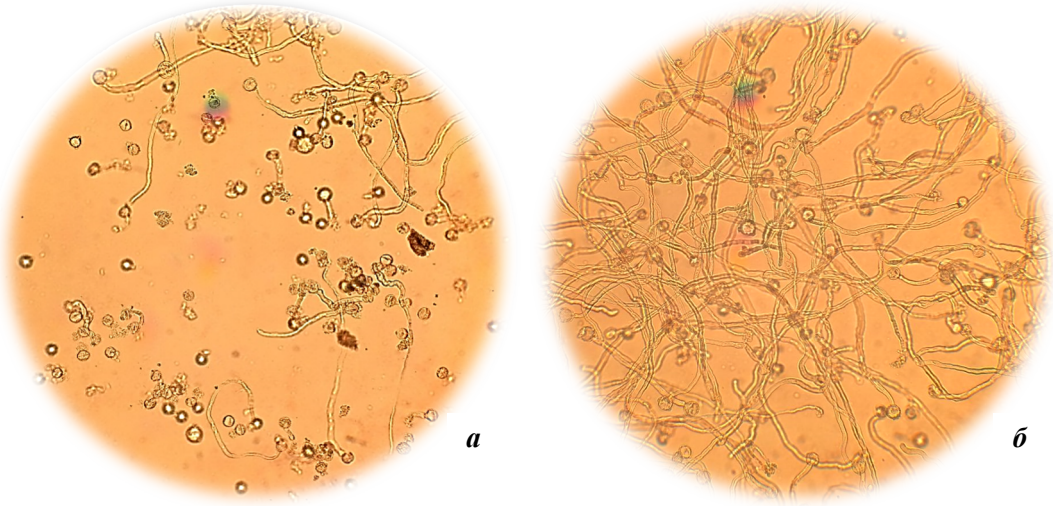


Рисунок 4.10. Характер прорастания пыльцы: *а* – контроль; *б* – на фоне низкотемпературного фактора (+6˚С/24 часа)

Это может быть связано с физиологической переорганизацией на функциональном уровне, способной переопределить биологические возможности организмов при действии

температурных стресс-факторов [350], проявляющихся на разных уровнях структурной организации и жизнедеятельности. При низких температурах возможна комплексная ответная реакция, включающая изменение содержания белков, углеводов, органических соединений, ферментов и их активности [436]. Возможно, высокая разнородность генотипов по их специфической реакции пыльцы на действие разных типов стрессов вызвано именно этими изменениями, поскольку эти механизмы играют разную роль в адаптации растений к действию неблагоприятного температурного фактора и, могут иметь ослабляющий, либо протекторный эффект и наоборот усиливающее его влияние.

Выявленная высокая разнородность коллекции мутантных форм томата по реакции их пыльцы на действие холодового стресса указывает на возможность выделения и отбора селекционно-ценных форм с высокой устойчивостью, которые в последующем можно использовать в селекции в качестве доноров устойчивости при получении сортов для ранней безрассадной культуры, и условий необогреваемых пленочных теплиц.

Мутантные формы с высокой внутрипопуляционной изменчивостью по обоим признакам пыльцы, выделяются и на фоне с низкой температурой. Согласно шкалы устойчивости они также выделены в 7 и 8 группы (рис. 4.11 и приложение 3, табл. 3.3).

К седьмой группе относятся 13 форм: Mo 147, Mo 166, Mo 308, Mo 343, Mo 385, Mo 396, Mo 518, Mo 555, Mo 835, Mo 918, La 2802, La 2921, La 3616. Пыльца этих мутантов на низкотемпературном фоне прорастала плохо 1,8% - 7,8% при 11,2% - 52,7 в контроле, но при этом проросшие пыльцевые зерна формирует более длинные трубки – 21 - 41 д.о.м., чем в контроле (17 - 36 д.о.м).

Высокая внутрипопуляционная изменчивость отмечается по обоим признакам пыльцы (устойчивость по прорастанию пыльцы и по длине пыльцевых трубок). Например, пыльца мутантной формы Mo 166, в контрольном варианте имела жизнеспособность 24,8% при длине трубок 34,2 д.о.м. На фоне низкой температуры процент прорастания уменьшился в 3 раза. Наглядно это можно продемонстрировать путем анализа всей пророщенной популяции пыльцы Mo 166. Из посеянных на предметное стекло пыльцевых зерен, 50,0% не проросло. Другие – 21,4% проросших пыльцевых зерен формировали трубки длиной 1-2 д.о.м. (это наклюнувшиеся пыльцевые зерна) и 7,4 % формировали пыльцевые трубки от 3 до 10 д.о.м. Остальные 21,2% формировали трубки (37 д.о.м.), длина которых была на 17,8% выше, чем в контроле, что указывает на высокую внутрипопуляционную гетерогенность пыльцы этого мутантного образца. Аналогичные результаты получены и по другим мутантным формам.

Выраженная ответная реакция пыльцы, на действие низкой температурой, которая проявляется в значительном снижении жизнеспособности пыльцы относительно контроля выявлена и, по мутантам – Mo 308 (с 47,2% до 4,5%); Mo 518 (с 51,6% до 4,6%); Mo 555 (с 37,1% до 3,1%); La 2802 (с 52,7% до 7,8%), но при этом отмеченный процент проросшей пыльцы на фоне стресса формирует достаточно длинные трубки (21-41 д.о.м).

Пыльца восьмой группы мутантных форм – Mo 113, Mo 305, Mo 377, Mo 421, Mo 442, Mo 558, Mo 576, Mo 663, Mo 781, Mo 838, La 2644, La 3668, La 3738 на фоне низкой температуры демонстрирует высокий процент прорастания от 64,5% до 112,4%, тогда как в контроле 10,7 - 62,5%, но проросшие зерна не могут формировать длинные трубки (9,0 - 20 д.о.м). Более 50% проросших пыльцевых зерен, каждого из мутантных форм данной группы имели длину пыльцевых трубок равную ¼ диаметра пыльцевого зерна (1-3 д.о.м.). Средняя устойчивость трубок по группе составила 0,7- 22,5%, при их длине 9 - 20 д.о.м.

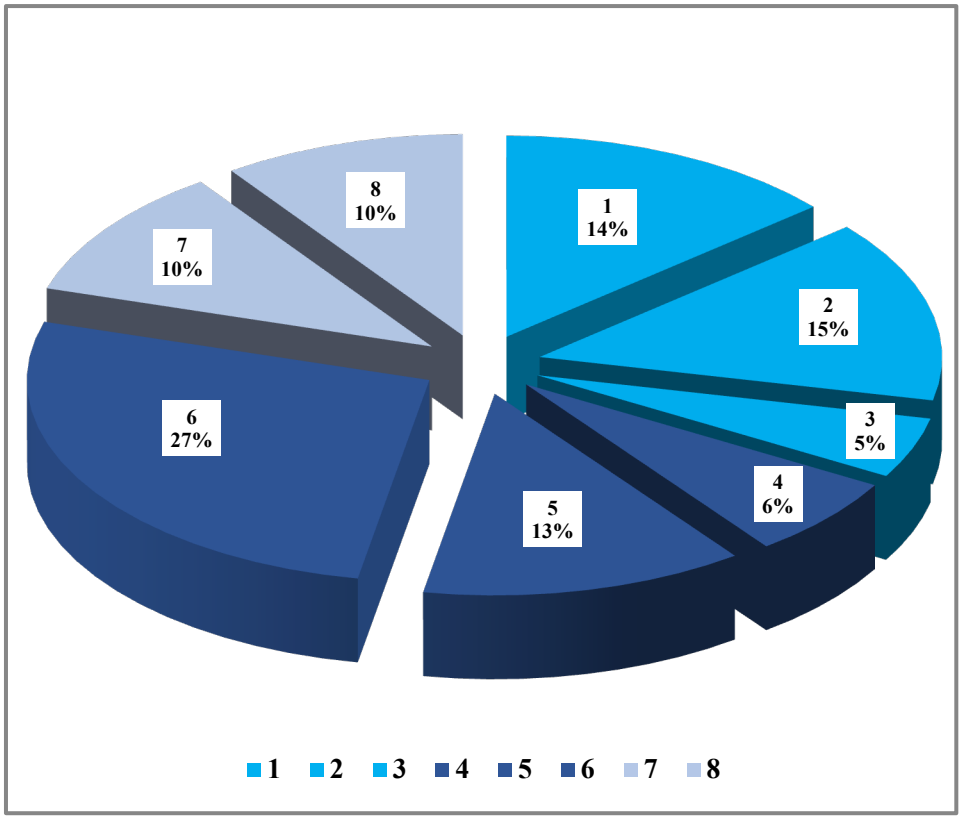


Рисунок 4.11. Распределение мутантных форм томата по степени проявления устойчивости при проращивании пыльцы на фоне низкой температуры

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*

Наиболее выраженная внутрипопуляционная изменчивость, была на фоне низкой температуры между проросшими пыльцевыми зернами, и способностью их формировать трубки, достаточной для оплодотворения длины, что указывает на целесообразность более глубокого изучения динамики роста пыльцевых трубок на фоне различных стрессовых факторов для последующего использования в качестве критерия отбора устойчивых форм.

4.2.3. Генотипическая специфичность реакции пыльцы мутантных форм томата на проращивание её в условиях *in vitro* на фоне осмотического стресса

Часто повторяющиеся засухи в Молдове, приводят к значительному снижению потенциальной продуктивности томата. Устойчивость к нему относится к числу наиболее дефицитных и сложно тестируемых признаков [204]. Для поиска и идентификации засухоустойчивых форм, используются разные методы: физиологические, биохимические, цитологические и другие. Нами разработана методика и проведена оценки на одной из наиболее уязвимых фаз развития растения – стадия зрелого мужского гаметофита.

Выявлена реакция пыльцы каждого мутантного образца на данный стресс-фактор, что позволило дифференцировать и систематизировать их на соответствующие группы устойчивости с учетом проявления двух признаков (рис. 4.14 и приложение 3, табл. 3.3).

Сильное ингибирующее влияние фактор осмотического стресса оказывает на пыльцу мутантных форм: Mo 166; Mo 308; Mo 311; Mo 316; Mo 378; Mo 396; Mo 518; Mo 529; Mo 556; Mo 564; Mo 585; Mo 588; Mo 589; Mo 722; Mo 738; Mo 851; Mo 900; Mo 918; Mo 952; La 3535; La 3770, которые характеризуются, как неустойчивые.

Вторая группы мутантов, это слабоустойчивые формы: Mo 24; Mo 122; Mo 331; Mo 606; Mo 638; Mo 649; Mo 723; Mo 762; Mo 922; La 3668. Пыльца, собранная с цветков этих форм, очень слабо прорастает на фоне осмотического стресса, формируя короткие трубки.

В третью группу определены мутантные формы: Mo 36; Mo 341; Mo 343; Mo 377; Mo 442; Mo 606; Mo 724; Mo 756; Mo 762; Mo 791; Mo 838; La 1563. Следуя разработанной шкале устойчивости, как по проценту прорастания пыльцы, так и длине пыльцевых трубок, они характеризуются как среднеустойчивые.

К устойчивым (4 группа), по показателям обоих признаков пыльцы, полученным при проращивании её на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* определены следующие мутантные формы: Mo 56; Mo 61; Mo 343; Mo 350; Mo 406; Mo 409; Mo 460; Mo 463; Mo 500; Mo 534; Mo 593; Mo 598; Mo 634; Mo 787; Mo 805; Mo 822; La 2644; La 3539; La 3616 (приложение 3, табл. 3.3).

Высокий процент прорастания пыльцы (48,6% - 86,0%) с устойчивостью трубок 60,6% - 87,3% выявлен на фоне осмотического стресса у мутантных форм – Mo 120, Mo 372, Mo 489, Mo 558, Mo 632, Mo 732. Это характеризует их как высокоустойчивые.

Выявлено достаточно большое количество (19) мутантных генотипов, с высоким потенциалом устойчивости, которая отражается в отсутствии реакции их пыльцы на данный стрессовый фактор: Mo 158; Mo 248; Mo 324; Mo 500; Mo 504; Mo 519; Mo 544; Mo 562; Mo 565; Mo 620; Mo 637; Mo 651; Mo 670; Mo 779; Mo 791; Mo 924; La 1563; La 2529; La 3013. По проценту прорастания пыльцы на искусственной питательной среде с высокой концентрацией сахарозы и росту пыльцевых трубок, показатели идентичны, полученным в варианте контроля, а по некоторым мутантам выше, чем в контроле.

В последние 7 и 8 группы, определены мутанты с высокой внутрипопуляционной изменчивостью: в одном случае – по способности пыльцевых зерен прорастать на фоне стресса, а в другом – способности уже проросших пыльцевых зерен, формировать достаточной для оплодотворения длины, трубки.

Пыльца, мутантных образцов 7-ой группы – Mo 63, Mo 136, Mo 385, Mo 392, Mo 432, Mo 509, Mo 533, Mo 640, La 2802 прорастает очень плохо на питательной среде с высокой концентрацией сахарозы (38%), но при этом та, незначительная часть проросших пыльцевых зерен формирует длинные трубки (рис. 4.12).

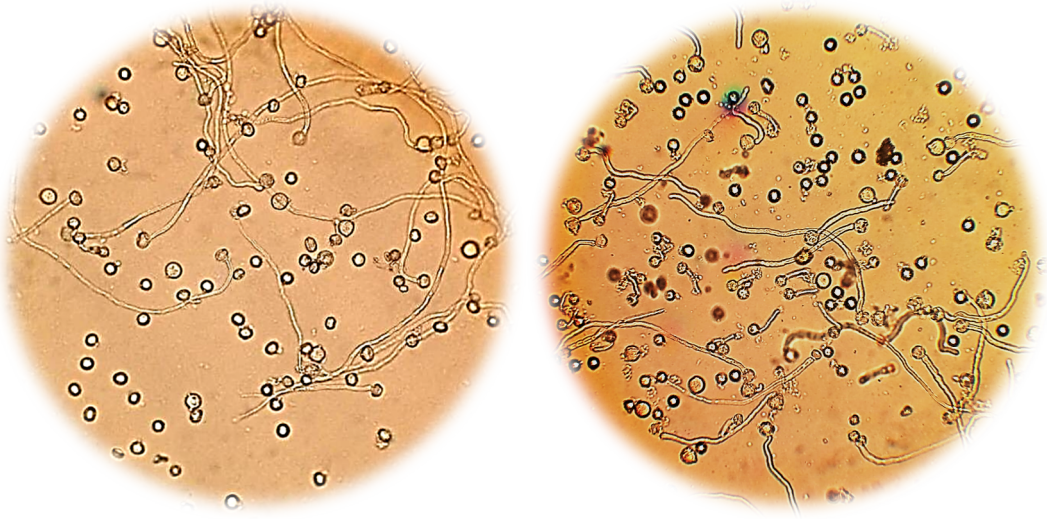


Рисунок 4.12. Характер прорастания пыльцевых зерен и формирования трубок на фоне осмотического стресса у генотипов устойчивых по длине пыльцевых трубок

Особую группу (8), представляют мутантные формы: Mo 74; Mo 147; Mo 162; Mo 163; Mo 305; Mo 328; Mo 334; Mo 395; Mo 443; Mo 466; Mo 576; Mo 663; Mo 781; Mo 759; Mo 794; Mo 833; Mo 835; Mo 917; La 1159; La 2921; La 2999; La 3738; La 3179 у которых значительная часть пыльцы, посеянной на искусственную питательную среду с высокой

концентрацией сахарозы быстро прорастает, но проросшие пыльцевые зерна не могут формировать трубки достаточной длины (рис. 4.13).

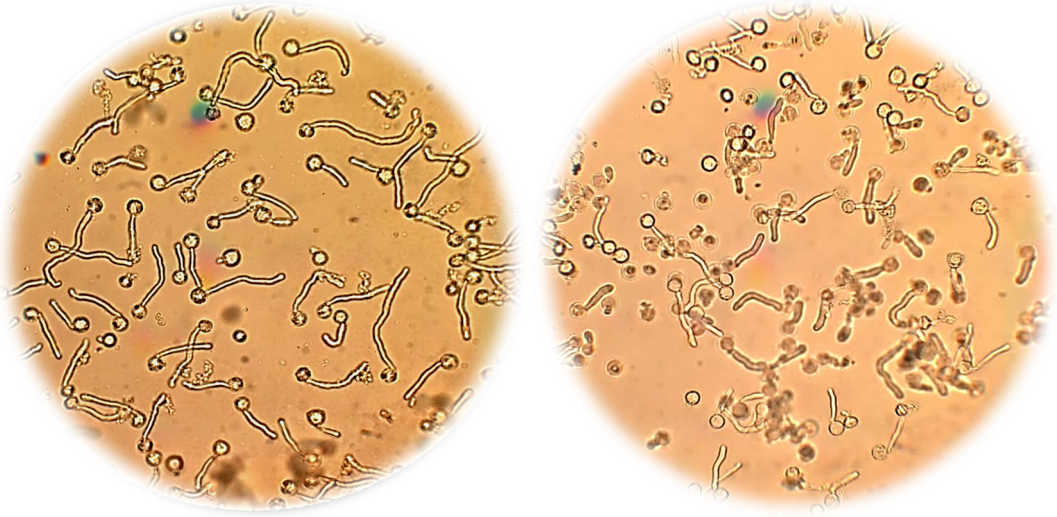


Рисунок 4.13. Высокий процент прорастания пыльцы, но проросшие пыльцевые зерна не могут формировать достаточной для оплодотворения длины трубки

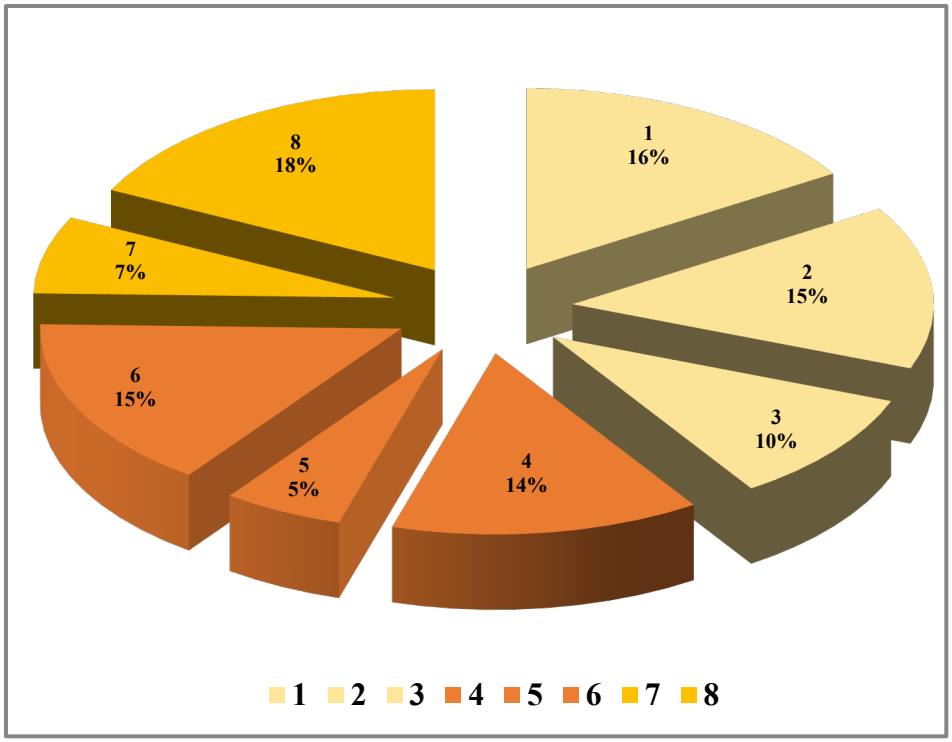


Рисунок 4.14. Распределение мутантных линий томата на группы по степени устойчивости их пыльцы к осмотическому стрессу (засухе)

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*

Таким образом, с учетом показателей комплекса изученных признаков пыльцы: жизнеспособность; длина пыльцевых трубок; устойчивость по прорастанию пыльцы; устойчивость по длине пыльцевых трубок и характера их проявления на разных стрессовых фонах – высокая, низкая температуры, засуха, выделены мутантные образцы нескольких генетически обусловленных типов:

А) Мутантные образцы томата, пыльца которых **высоко устойчива ко всем трем абиотическим стресс-факторам по обоим признакам – устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок:** Mo 324; Mo 372; Mo 463; Mo 489; Mo 500; Mo 519; Mo 534; Mo 544; Mo 593; Mo 620; Mo 632; Mo 651; Mo 670; Mo 779; Mo 791; Mo 822; Mo 924; La 1563, La 3013; La 3539. Их пыльца характеризуется высокой однородностью, хорошо прорастает на искусственных стрессовых фонах в условиях *in vitro,* одновременно формируя длинные трубки, которые у отдельных из них выше, чем в контроле. Это, характеризует эти мутантные формы, как высоко- и сверхустойчивые;

Б) Мутантные формы **с одинаково высокой чувствительностью их пыльцы на действие всех трех стресс-факторов:** Mo 308; Mo 316; Mo 331; Mo 341, Mo 451; Mo 584; Mo 588: Mo 606; Mo 638; Mo 722. Высокая ответная реакция пыльцы, выражается в полном отсутствии или очень низком прорастании пыльцы в условиях *in vitro* на искусственных стрессовых фонах. Поэтому, они характеризуются как неустойчивые;

В) Сочетающие **устойчивость к высокой и низкой температурам:** Mo 162; Mo 163; Mo 392; Mo 564; Mo 600; Mo 649; Mo 917. Пыльца этих генотипов, после обработки высокой температурой (45ºС/8часов) демонстрирует высокий процент прорастания (44,8 - 97,3%), которые при этом формируют очень длинные трубки (48 - 114 д.о.м.). Проращивание их пыльцы на низкотемпературном фоне (6ºС/24 часа) выявляет такую же высокую устойчивость 49,0 - 87,6% по пыльце и 50,8% - 96,0% длине трубок;

Г) Мутантные формы, сочетающие устойчивость **к высокой температуре и засухе:** Mo 61; Mo 343; Mo 350; Mo 406; Mo 460; Mo 504; Mo 558; Mo 562; La 2529. Устойчивость их пыльцы к высокотемпературному стрессу составляет 45,7% - 168,6%, а пыльцевых трубок 80,1 - 132,1%. Устойчивость к засухе по прорастанию пыльцы высокая (43,3% - 107,0%), такая же высокая устойчивость по длине пыльцевых трубок (51,9 - 137,8%), по отдельным из них с перекрытием значений в контроле;

Д) Мутантные формы, пыльца которых сочетает высокую устойчивость **к низкой температуре и засухе:** Mo 120; Mo 158; Mo 598; Mo 634. Пыльца этих форм проявила высокий уровень устойчивости как на фоне низкой температуры (51,0 - 81,7%), так и осмотического стресса (45,7%-67,5%). Устойчивость по длине пыльцевых трубок такая же

высокая и соответственно составила 50,4% - 85,2% и 64,7% - 88,4%;

Е) Устойчивые **только к высокой температуре:** Mo 24; Mo 328; Mo 334; Mo 378; Mo 385; Mo 518; Mo 556; Mo 561; Mo 723; Mo 755; Mo 762; Mo 776; Mo 781; Mo 922, по прорастанию пыльцы – 40,8 - 99,4%, и длине пыльцевых трубок – 66,8% - 127,3%;

Ё) Устойчивые **только к низкой температуре:** Mo 36; Mo 74; Mo 122; Mo 311; Mo 432; Mo 443; Mo 446; Mo 466; Mo 547; Mo 640; Mo 756; Mo 759; Mo 794; Mo 805; Mo 833; Mo 900; La 1159; La 3179. Пыльца этих форм продемонстрировала высокую устойчивость по прорастанию (51,4% - 141,0%), и не меньшую по длине трубок (65,0 - 127,4%);

Ж) Устойчивые **только к засухе:** Mo 56; Mo 248; Mo 409; Mo 565; Mo 637; La 2644. На фоне осмотического стресс-фактора, пыльца этих генотипов показала высокую прорастаемость с одновременным активным ростом пыльцевых трубок. Устойчивость по пыльце составила 44,4% - 94,7%, по длине пыльцевых трубок 60,4% - 98,7%;

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

– генотипы, с активно и быстро прорастающими пыльцевыми зернами, но при этом с очень слабым ростом пыльцевых трубок (очень короткие с деформациями разной степени выраженности трубки);

– генотипы, с очень низким процентом прорастания пыльцевых зерен, но проросшие пыльцевые зерна, формируют длинные, ровные пыльцевые трубки.

Установлено, что устойчивость к трем разным стрессовым абиотическим факторам – высокая, низкая температуры, засуха *детерминируется 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.

Не выявлено какой-либо зависимости типа и степени устойчивости по обоим признакам пыльцы от набора мутантных маркерных генов, носителями которых являются изученные формы. Например, одни многомаркерные мутанты – Mo 500, Mo 519, Mo 632, Mo 924 характеризуются высокой устойчивостью пыльцы по обоим признакам ко всем изученным факторам, тогда как другие – Mo 308, Mo 451, Mo 638 демонстрируют высокую чувствительность по обоим признакам пыльцы, ко всем трем факторам.

Полученный материал является исключительно ценным, и может служить основой для активного вовлечения мутантного генофонда томата, как в селекционные программы в качестве доноров устойчивости, так и для цитогенетических, физиологических, биохимических и других исследований.

4.3. Влияние условий выращивания растений мутантных форм томата на изменчивость признаков пыльцы

Для активного и эффективного использования мутантных форм томата в селекции, в качестве доноров, необходимо знание характера и степени изменчивости признаков, под влиянием условий внешней среды. Поэтому, растения мутантных форм с разными типами и уровнем устойчивости к трем стрессовым абиотическим факторам, выращивали в три разных по комплексу климатических условий года (2011, 2012, 2014 гг).

1. Изучали мутантные формы с одинаково высокими показателями по обоим признакам пыльцы, на всех стрессовых фонах – высокая, низкая температуры и засуха.

2. Мутантные образцы с одинаково высокой ответной реакцией на все изученные стрессовые факторы (высокочувствительные).

3. Мутантные формы с высокой внутрипопуляционной изменчивостью изученных признаков пыльцы, как внутри одного генотипа к определенному стрессовому фактору, так и на разных стрессовых фонах.

Полученные результаты, показали степень изменчивости признаков в зависимости от климатических условий года в которых проходило формирование проанализированной пыльцы, и генотипических особенностей тестируемых мутантных форм томата на разных искусственно созданных стрессовых фонах (таблицы 4.2, 4.3, 4.4).

В первую группу вошли, как одномаркерные, так и многомаркерные мутантные образцы: Mo 500; Mo 519; Mo 593; Mo 620; Mo 637; Mo 651; Mo 670; Mo 791; Mo 924; La 3013 пыльца, которых все три года, на всех трех искусственно смоделированных стрессовых фонах (высокая, низкая температуры, засуха) показала достаточно высокую стабильность по характеру проявления изученных признаков. Коэффициент варьирования (V, %) был в пределах 10%. Внутри группы наиболее высокие показатели устойчивости к высокотемпературному стрессу, как по прорастанию пыльцы, так и длине пыльцевых трубок отмечено у мутантных форм Mo 593, Mo 620, Mo 670, Mo 924 и La 3013 (табл.4.2). Меньше всего варьировали показатели признаков по годам исследований у мутантной формы La 3013, с соответствующими коэффициентами 3,7% - 4,5% по пыльце и 2,8 – 4,0% по длине пыльцевых трубок (табл. 4.2). Аналогичные результаты в разные годы получены по Mo 791, Mo 670, и Mo 651. Из этой группы генотипов наибольшую вариабельность на фоне высокотемпературного стресса по признакам пыльцы проявили Mo 500 и Mo 593, с незначительным превышением порогового значения коэффициента варьирования (10%) в отдельные годы по одному из изученных признаков (табл. 4.2).

На фоне низкой температуры все мутанты этой группы проявили высокий уровень устойчивости, как по прорастанию пыльцы, так и длине пыльцевых трубок. Самые стабильные показатели пыльцы отмечены у Мо 637, Мо 651 и Мо 791, коэффициент варьирования у них по годам исследований составил 1,8% - 3,7% по пыльце и 2,1% - 4,0% по длине пыльцевых трубок. Несколько выше коэффициент 9,3% - 10% по пыльце и 5.8% - 7,3% по длине пыльцевых трубок у мутантных форм Мо 620 и Мо 924 (табл. 4.2). Значения обоих признаков у этих образцов выше, чем в контроле, в данном случае вывод, сделанный в предыдущем разделе (4.2.2) о возможном стимулирующем эффекте низкой положительной температуры на процесс прорастания пыльцы справедлив и относительно данных генотипов, что подтверждается выводами, сделанными ранее [125]. *С*табильное проявление высокой устойчивости по обоим признакам пыльцы в три разных года исследований, характеризует их как высокоустойчивые к холоду.

Проращивание пыльцы, мутантных форм этой группы на фоне осмотического стресса, также не выявило высокой вариабельности показателей: среднюю вариабельность – 12,5% по прорастанию пыльцы и 11,2% по длине пыльцевых трубок в 2011 году проявила мутантная линия Мо 620. В 2012 и 2014 годах коэффициент варьирования по этим признакам был ниже, и соответственно составил 6,8 - 9,4% и 6,3 - 6,6%.

Несколько выше, чем у остальных мутантов этой группы изменчивость признаков пыльцы по годам исследований у Мо 924 (табл. 4.2). Характер прорастания пыльцы и способность проросших зерен этих форм формировать длинные трубки на фоне осмотического стресса в условиях *in vitro* свидетельствует о высоком генетическом потенциале относительно данного стресс фактора, что и отличает их от остальных.

Незначительная изменчивость изученных показателей признаков пыльцы, полученной от растений, выращенных в три разных по климатическим условиям года, к разным стрессорам (высокая, низкая температуры, засуха) позволяет делать вывод о том, что выявленный высокий уровень устойчивости у этих мутантных форм томата, детерминирован генетически.

Вторая группа мутантных форм: Мо 308; Мо 316; Мо 341; Мо 451; Мо 584; Мо 588; Мо 606; Мо 638; Мо 722 из которых Мо 308, Мо 451 и Мо 638 многомаркерные, отличается высокой чувствительностью их пыльцы ко всем изученным абиотическим стрессовым факторам (табл. 4.3). В три разных года исследований (2011, 2012, 2014) они демонстрируют одинаково низкую устойчивость к высокой температуре. Стабильно низкие показатели по годам исследований отмечены у мутантных форм – Мо 316, Мо 341, Мо 584, Мо 606. После обработки их пыльцы высокой температурой (45ºС/8 часов) она

Таблица 4.2. Вариабельность показателей признаков пыльцы у мутантных форм томата с высокой степенью устойчивости ко всем факторам стресса под влиянием условий внешней среды при выращивании их растений в разные годы (2011, 2012, 2014 гг)

Мутантные формы	Устойчивость по прорастанию пыльцы, %						Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %					
	2011		2012		2014		2011		2012		2014	
	X,%	V, %	X,%	V, %	X,%	V,	X,%	V, %	X,%	V, %	X,%	V, %
	Высокая температура											
Mo 500	100,0	12,5	89,0	10,7	106,4	8,2	133,4	11,9	94,0	9,9	125,0	12,8
Mo 519	90,4	7,8	86,4	9,8	96,0	9,1	96,0	4,4	101,6	11,0	85,6	4,3
Mo 593	130,4	9,1	113,6	8,4	122,3	7,0	183,5	12,3	89,7	5,2	173,8	12,5
Mo 620	108,5	9,3	91,2	5,1	98,3	9,0	109,6	8,3	93,6	4,8	103,7	10,1
Mo 637	60,7	4,1	96,4	9,9	117,5	7,1	96,6	4,4	100,0	9,1	80,0	3,6
Mo 651	94,4	6,0	94,6	7,4	71,5	7,1	86,7	4,1	81,4	6,0	84,3	4,6
Mo 670	115,0	5,1	82,0	6,3	114,5	4,9	101,4	7,8	81,4	4,2	101,0	3,8
Mo 791	74,7	2,9	80,8	4,4	71,0	3,6	88,6	4,9	73,7	4,7	94,1	5,0
Mo 924	120,5	10,1	104,0	8,7	109,7	9,2	119,7	7,5	116,8	6,6	125,0	6,4
La 3013	104,6	3,7	90,4	4,1	100,0	4,5	107,6	4,0	84,0	2,8	78,8	3,1
	Низкая положительная температура											
Mo 500	91,6	5,0	80,2	2,1	88,3	3,9	96,3	5,6	78,5	2,7	106,5	5,1
Mo 519	83,3	5,4	76,4	6,5	90,5	6,4	79,2	4,2	80,2	3,3	106,8	4,8
Mo 593	97,6	4,3	86,6	3,7	101,8	4,1	84,9	5,1	86,2	4,1	113,0	6,2
Mo 620	123,4	10,0	124,0	8,6	106,0	9,3	136,2	6,4	101,2	5,8	126,0	7,3
Mo 637	72,7	2,2	75,8	2,8	79,4	4,3	73,3	3,3	75,2	2,1	76,2	2,9
Mo 651	78,4	3,1	85,8	1,8	87,4	2,4	83,9	2,9	95,2	3,0	88,4	2,3
Mo 670	127,8	5,4	85,0	4,4	98,5	5,8	103,8	4,7	88,0	5,3	85,0	4,1
Mo 791	77,9	2,6	61,8	3,7	75,4	2,9	73,7	3,1	90,1	4,0	71,8	2,2
Mo 924	121,5	7,7	106,0	8,3	132,4	8,8	162,5	11,0	115,6	9,6	120,8	7,4
La 3013	101,6	5,3	86,0	3,4	93,6	4,5	183,5	9,5	96,0	4,2	101,0	6,7
	Осмотический стресс (засуха)											
Mo 500	90,1	7,9	78,0	8,4	88,5	6,3	82,1	5,2	95,0	4,0	96,0	7,7
Mo 519	85,2	6,4	76,3	7,2	82,0	5,4	90,8	6,0	80,2	2,8	75,9	4,0
Mo 593	72,1	6,8	67,6	9,2	74,6	5,5	69,6	6,2	83,4	10,1	67,8	5,8
Mo 620	142,5	12,5	86,4	6,8	92,0	9,4	99,5	11,2	78,4	6,3	86,0	6,6
Mo 637	88,9	8,3	90,6	4,1	88,8	8,7	71,2	3,8	82,0	4,0	80,0	4,4
Mo 651	81,1	3,8	73,4	5,4	78,7	4,0	74,9	2,4	94,8	5,3	86,3	3,1
Mo 670	88,4	4,6	85,9	4,2	90,0	3,8	81,6	3,6	86,0	5,2	101,0	3,7
Mo 791	94,3	2,2	76,5	3,6	98,7	4,1	86,9	2,8	90,5	5,7	69,4	2,0
Mo 924	171,1	9,1	111,6	11,2	128,6	8,3	224,5	10,4	130,5	9,5	101,0	7,9
La 3013	124,8	5,7	89,1	4,3	99,6	4,7	116,8	8,1	86,3	6,4	101,4	5,2

плохо прорастает на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* а проросшие пыльцевые зерна не могут формировать полноценные пыльцевые трубки. Установлена высокая отрицательная внутрипопуляционная однородность по характеру проявления обоих признаков, что подтверждает низкий коэффициент вариации по годам исследований: – 2011 (1,2 - 3,9%); 2012 (1,0 - 2,4%); 2014 (2,4 - 4,1%) по пыльце, и

устойчивость по длине трубок в 2011 (3,1 - 4,3%); 2012 (2,3 - 4,8%); 2014 (2,6 - 4,7%) по реакции на высокотемпературный фактор стресса (табл. 4.3).

Аналогичные результаты (V = 2,1-4,7 % по пыльце и V = 2,7-5,3% по длине трубок) по годам исследований получены у мутантных форм – Мо 308, Мо 588, Мо 451, Мо 638 и Мо 722 (табл. 4.3). У Мо 451 пыльца, сформировавшаяся при более оптимальных условиях 2011 и 2014 годов, прорастает лучше (22,3% и 20,4%), чем пыльца в условиях сильной засухи 2012 года (8,1%), но при этом формирует пыльцевые трубки короче (18,9 д.о.м и 26,6 д.о.м), чем пыльца, сформировавшаяся при сильной засухе 2012 года (36,1 д.о.м.). Такие же результаты, получены и по пыльце Мо 638 и Мо 722 (табл. 4.3). Установленный низкий коэффициент варьирования показателей обоих признаков пыльцы характеризует степень внутрипопуляционной однородности этих генотипов.

По реакции пыльцы на низкотемпературное воздействие мутантные формы этой группы также проявили высокую степень чувствительности независимо от комплекса экологических факторов года, в которых проходило формирование их пыльцы (табл. 4.3). Наиболее высокая в пределах данной группы мутантных форм, степень варьирования показателей анализируемых признаков, как по прорастанию пыльцы (9,4%, 9,6%, 10,6%), так и длине пыльцевых трубок (11,6%, 11,9%, 9,8%) выявлено у мутанта Мо 638 (табл. 4.3). Одинаково низкие значения по годам исследований по обоим признакам пыльцы отмечены у Мо 584. Проращивание пыльцы остальных генотипов на фоне низкой температуры (+6ºС/24 часа) выявило более высокую вариабельность значений обоих признаков по годам исследований, но при этом уровень устойчивости стабильно низкий.

На фоне осмотического стресса у Мо 638 коэффициент варьирования изученных признаков несколько выше, чем у остальных образцов данной группы и составляет по годам исследований по прорастанию пыльцы – 9,1%, 11,0%, 8,9%, и 10,1%, 11,2%, 9,5% по длине пыльцевых трубок (табл. 4.3). Ниже степень изменчивости признаков в разные годы у остальных, представленных в таблице 4.3 генотипов. Например, у Мо 316 и Мо 584, коэффициент вариации соответственно составляет 2,2%, 2,0%, 1,6% по пыльце и 2,7%, 2,2, 2,6 по длине трубок (Мо 316) и 1,9%, 2,7%, 2,4% и 2,1%, 2,8%, 3,1% (Мо 584). Независимо от комплекса экологических условий года, в которых формировалась пыльца мутантных форм этой группы, она плохо прорастала на искусственной среде с высокой концентрацией сахарозы в условиях *in vitro*, и даже та, незначительная часть поросших пыльцевых зерен не могла формировать трубки оптимальной длины [59].

Из представленных в таблице 4.3 данных видно, что независимо от условий, в которых шло формирование пыльцы, эти генотипы характеризуются, как неустойчивые.

Таблица 4.3. Вариабельность показателей признаков пыльцы на стрессовых фонах при выращивании растений мутантных форм с низкими показателями устойчивости в разные годы (2011, 2012, 2014 гг)

Мутан-тные формы	Устойчивость по прорастанию пыльцы, %						Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %					
	2011		2012		2014		2011		2012		2014	
	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%
	Высокая температура											
Mo 308	16,6	4,7	12,5	2,1	19,5	3,5	25,2	3,2	20,4	2,7	32,4	4,4
Mo 316	6,8	2,6	4,2	1,8	7,5	3,8	20,1	4,0	14,0	2,3	23,5	3,8
Mo 341	4,6	1,2	3,6	1,0	8,2	2,7	15,6	3,1	17,8	3,1	12,0	2,6
Mo 451	22,3	5,1	8,1	3,3	20,4	4,6	18,6	4,2	30,1	6,3	26,6	6,0
Mo 584	7,7	2,8	6,1	1,7	9,0	2,4	18,9	3,5	12,0	2,4	21,5	3,2
Mo 588	13,3	4,1	15,2	4,6	14,8	4,0	31,7	4,9	36,1	5,3	33,4	4,3
Mo 606	10,2	3,9	7,0	2,4	12,5	4,1	23,0	4,3	15,5	4,8	24,5	4,7
Mo 638	23,3	7,2	12,8	9,0	24,2	7,7	32,8	6,8	28,2	8,1	40,2	7,4
Mo 722	27,1	3,4	7,8	2,5	10,0	2,2	32,4	3,1	38,5	2,1	38,0	3,9
	Низкая положительная температура											
Mo 308	11,9	2,4	10,4	5,1	17,6	3,2	20,1	3,3	21,0	6,4	22,0	4,1
Mo 316	17,0	4,7	17,5	7,3	20,0	5,1	14,4	3,2	18,0	6,7	24,5	6,4
Mo 341	18,2	3,0	4,5	2,7	15,6	3,7	13,5	2,2	20,5	4,3	16,0	4,7
Mo 451	11,4	2,5	21,2	6,2	14,2	3,9	16,1	1,8	23,6	6,6	14,4	5,8
Mo 584	5,1	4,1	4,6	4,0	5,0	3,8	11,3	3,7	15,0	3,3	20,0	3,1
Mo 588	7,5	2,8	13,2	4,3	10,9	2,2	23,1	4,7	10,5	5,0	15,3	3,8
Mo 606	18,1	5,1	6,2	5,3	20,0	5,7	15,7	6,9	30,0	9,4	21,0	8,4
Mo 638	26,6	9,4	18,5	10,6	28,8	9,6	37,2	11,6	39,0	11,9	42,0	9,8
Mo 722	17,0	6,3	22,2	5,4	20,0	4,7	33,3	4,8	15,5	5,1	35,0	5,5
	Осмотический стресс (засуха)											
Mo 308	6,1	3,8	3,4	3,0	9,7	3,2	18,1	4,0	16,4	2,7	10,0	4,4
Mo 316	21,7	2,2	6,4	2,0	13,9	1,6	22,0	2,7	13,7	2,2	17,0	3,6
Mo 341	17,2	2,4	24,8	3,3	15,4	2,8	29,3	3,0	17,1	3,3	22,8	4,0
Mo 451	23,4	3,7	23,7	3,1	15,5	3,3	25,8	3,2	30,0	4,1	26,2	3,4
Mo 584	14,3	1,9	5,2	2,7	17,9	2,4	12,9	2,1	25,6	2,8	19,8	3,1
Mo 588	14,2	2,8	4,8	2,0	11,6	3,4	17,5	3,2	24,8	2,8	20,4	3,7
Mo 606	19,5	4,4	14,2	5,9	20,2	4,1	15,5	5,6	26,0	6,4	32,0	8,9
Mo 638	27,3	9,1	11,4	11,0	22,3	8,9	32,7	10,1	14,5	11,2	32,8	9,5
Mo 722	10,6	5,3	7,3	2,8	12,8	4,7	16,0	4,7	21,8	5,5	16,4	3,8

Третья группа изученных мутантных образцов томата: Mo 36; Mo 409; Mo 446; Mo 632; Mo 723; Mo 732; Mo 833; Mo 838; La 2921 (все одномаркерные, за исключением Mo 632 – *ag; h; t; l; u; pl*) проявила высокую вариабельность признаков. В три разных года, пыльца одного и того же мутантного образца неоднозначно реагировала на факторы отбора, коэффициент варьирования, изменялся в широких пределах (табл. 4.4).

Пыльца, полученная с растений, выращенных в 2011 году при более оптимальных условиях по сумме активных температур и количеству выпавших осадков (табл. 2.1 разд. 2.1), показала более высокую устойчивость почти по всем генотипам (табл. 4.4). Исключение составляет Mo 446, для которой обработка пыльцы высокой температурой

оказалась летальной, а также Мо 833 и Мо 838 с очень низким уровнем устойчивости. В целом, внутри данной группы, степень внутрипопуляционной изменчивости признаков в зависимости от особенностей генотипа достаточно высокая, как по характеру прорастания пыльцы (от 4,5% - 75,8%), так и роста пыльцевых трубок (от 7,4% до 40,8%).

Внутрипопуляционная изменчивость по числу проросших пыльцевых зерен в 2012 у Мо 732 и Мо 833 была в 2 раза выше, относительно 2011 года. В популяциях этих форм отмечается высокий процент плохо развитой, деформированной и щуплой пыльцы, которая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* не прорастает или только наклевывается. В целом, в условиях 2012 года высокая внутрипопуляционная изменчивость по характеру прорастания и по способности проросших зерен формировать длинные трубки, сохраняется практически по всем генотипам этой группы и составляет 22,1 - 57,7%, за исключением Мо 838 у которого средняя степень вариации V = 17,7%.

В условиях 2014 года, полученые результаты также показывают различия между мутантными формами в пределах группы, как по уровню устойчивости, так и характеру внутрипопуляционного варьирования признаков, относительно других лет исследований.

Высокая устойчивость как по прорастанию пыльцы, так и длине пыльцевых трубок в три разных года исследований отмечается у Мо 723, но при этом внутрипопуляционная изменчивость по характеру проявления признаков достаточно высокая и соответственно составляет по годам – 75,8%. 30,6%, 40,2% (пыльца) и 30,8%, 33,1% и 43,6% (пыльцевые трубки) соответственно. Средняя степень изменчивости как по прорастанию пыльцы (V - 14,3%, 11,6%, 8,5%), так и длине пыльцевых трубок (V - 16,3%, 17,7%, 9,4%) отмечается у Мо 838 в разные годы исследований (табл. 4.4). Остальные мутанты демонстрируют высокую изменчивость по обоим признакам пыльцы, как в пределах популяции одной мутантной формы, так и в зависимости от условий года в которых шло формирование пыльцы (табл. 4.4), что отрзилось на качестве, которое проявляется в столь широком размахе изменчивости анализируемых признаков одного конкретного образца.

Проращивание пыльцы на фоне низкой температуры выявило результаты, несколько отличные от полученных при последействии температурой 45ºС в течение 8 часов (табл. 4.4). Например, пыльца Мо 723 при проращивании её на фоне низкой температуры показывает низкую и среднюю устойчивость по пыльце – 23,1%, 17,2%, 30,3%, и от низкой до высокой по длине трубок – 27,4%, 54,0% и 41,2%, тогда, как после обработки высокой температурой эти показатели в разы (2-5) выше (табл. 4.4).

Обратная реакция отмечается по мутантам Мо 833, Мо 838, которые проявили высокую устойчивость по прорастания пыльцы на фоне низкой температуры (6ºС/24 часа)

по годам исследований – 101,3%, 32,2%, 87,4% (Мо 833) и по длине пыльцевых трубок – 56,0%, 119,5%, 83,3%. У Мо 838 устойчивость по пыльце по годам составила 106,7%, 71,8%, 119,6% в то время, как устойчивость по длине пыльцевых трубок сильно варьирует, от низкого до высокого и составляет по годам – 22,4%, 51,3% и 16,1%.

При более благоприятных условиях (2011 и 2014) коэффициент варьирования изученных признаков у вышеназванных мутантов (Мо 833, Мо 838) составил 7,7% и 9,4% по пыльце, 4,7% и 5,1% по длине пыльцевых трубок соответственно (табл. 4.4).

Таблица 4.4. Вариабельность показателей устойчивости у мутантных форм томата с высокой гетерогенностью их популяций по признакам мужского гаметофита в разные годы исследований (2011, 2012, 2014 гг)

Мутантные формы	Устойчивость по прорастанию пыльцы, %						Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %					
	2011		2012		2014		2011		2012		2014	
	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%	X,%	V,%
Высокая температура												
Мо 36	38,6	45,3	4,2	11,4	11,8	21,7	37,1	36,4	85,3	24,9	67,8	23,7
Мо 409	75,0	22,3	19,4	18,5	31,1	27,4	34,0	23,6	100,0	22,1	39,5	28,2
Мо 446	0,1	-	6,7	7,4	27,4	13,4	0,1	-	100,7	57,7	157,1	54,3
Мо 632	42,6	24,7	16,7	10,1	57,2	39,3	35,0	32,1	71,0	23,6	49,2	29,3
Мо 723	124,7	75,8	91,7	30,6	76,3	40,2	136,3	40,8	98,4	33,1	127,9	43,6
Мо 732	43,6	27,8	18,0	58,5	61,9	24,3	39,8	9,2	75,2	20,4	98,3	18,4
Мо 833	13,2	7,4	11,8	13,0	14,7	12,2	99,9	21,4	32,2	26,5	96,6	31,2
Мо 838	24,8	14,3	7,5	11,6	12,6	8,5	19,1	16,3	57,4	17,7	49,7	9,4
La 2921	32,4	4,5	3,9	10,7	18,1	10,6	44,9	7,4	89,6	31,2	98,2	22,4
Низкая положительная температура												
Мо 36	24,0	15,3	51,4	38,6	23,2	17,8	83,1	11,8	23,3	27,6	57,7	20,2
Мо 409	100,1	27,6	23,1	24,1	50,9	44,4	43,9	15,3	77,0	18,6	57,2	33,7
Мо 446	38,2	8,3	19,7	16,4	51,4	13,7	96,8	10,4	101,3	17,0	89,6	21,0
Мо 632	73,4	37,0	181,7	25,4	47,6	19,4	70,5	56,9	56,6	27,5	133,3	22,0
Мо 723	23,1	43,8	17,2	19,4	30,3	19,7	27,4	67,0	54,0	22,8	41,2	17,2
Мо 732	78,5	39,2	37,9	34,7	65,3	40,8	26,2	15,2	97,5	42,3	42,5	26,7
Мо 833	101,3	9,3	32,0	23,1	87,4	10,4	56,0	7,6	119,5	34,5	83,3	14,3
Мо 838	106,7	7,7	71,8	27,8	119,6	9,4	22,4	4,7	51,3	22,3	16,1	5,1
La 2921	11,1	2,8	6,1	12,1	12,8	8,7	61,3	5,1	94,4	31,0	78,0	16,2
Фактор осмотического стресса (засуха)												
Мо 36	21,5	10,1	20,4	23,6	52,3	17,8	91,2	18,3	41,4	37,0	61,7	15,4
Мо 409	71,8	12,3	12,9	21,4	42,4	15,6	49,9	5,7	93,6	14,2	55,1	9,3
Мо 446	31,4	3,2	70,3	30,2	38,0	10,7	57,2	9,1	106,3	17,4	36,4	8,8
Мо 632	35,5	26,1	61,4	18,7	65,3	22,4	83,7	14,6	50,4	24,4	81,9	31,1
Мо 723	13,1	31,4	47,7	26,9	14,2	19,2	29,0	22,4	74,5	41,0	41,6	20,4
Мо 732	60,4	13,3	81,6	41,2	106,0	9,6	94,1	15,7	44,6	23,1	75,0	12,0
Мо 833	109,7	9,3	32,1	24,3	99,3	7,3	11,8	21,4	29,2	12,8	31,0	10,0
Мо 838	31,6	27,4	5,5	14,0	48,1	21,3	22,3	10,1	60,7	23,3	50,0	21,1
La 2921	86,5	9,7	41,4	15,3	92,0	12,4	4,4	13,6	6,1	18,2	6,5	6,7

Наряду с названными образцами, высокий уровень устойчивости по годам отмечен на фоне низкой температуры и у Мо 632 – 73,4%, 181,7%, 47,6% (пыльца) и 70,5%, 56,6%, 133,3% (пыльцевые трубки). В то же время имеет место и высокая вариабельность (V = 37,0%, 25,4%, 19,4% по пыльце и V = 56,9%, 27,5%, 22,0% по длине пыльцевых трубок). Аналочичные результаты получены и по мутантной форме Мо 732 (табл. 4.4).

Высокая изменчивость на фоне осмотического стресса отмечается, практически у всех мутантных форм этой группы, по годам исследований (табл. 4.4). К примеру, у Мо 732 по обоим признакам пыльцы (V= 41,2% по прорастанию и V = 23,1% длине пыльцевых трубок) в условиях засухи 2012 года. В 2011 и 2014 годах вариабельность этих признаков (V, %) была средней и соответственно составила по пыльце – 13,3% и 9,6%, по длине трубок – 15,7% и 12,0%, что свидетельствует о более благоприятном влиянии условий года на качество формируемой пыльцы. Наиболее стабильный уровень устойчивости демонстрирует пыльца мутанта La 2921 на фоне осмотического фактора с низким и средним показателем коэффициента вариации по годам исследований по пыльце – V = 9,7%, 15,3% и 12,4% соответственно, и длине пыльцевых трубок по годам исследований – 4,4%, 6,1% и 6,5% (табл. 4.4).

Выявленный широкий диапазон коэффициентов вариации признаков, позволил достаточно полно отразить наследственный генетически детерминированный потенциал индивидуальной изменчивости по устойчивости мутантных форм по признакам мужского гаметофита к трем стрессовым факторам – высокая, низкая температуры, засуха. Способствовало этому, и выращивание растений мутантов из разных групп устойчивости, в неодинаковых по комплексу климатических условий годы (2011, 2012 и 2014).

Показано, что степень изменчивости признаков была неоднозначной в разных условиях, но их показатели оставались в пределах нормы реакции, каждого конкретного генотипа на тот или иной исследуемый стрессовый абиотический фактор, что может быть очень ценным и широко использоваться в селекции при отборах на начальных этапах. Это также указывает на целесообразность и эффективность использования искусственно созданных стрессовых фонов для оценки, выявления и отбора устойчивых генотипов.

С учетом выявленной вариабельности двух признаков пыльцы, являющихся критерием устойчивости к протестированным стрессовым факторам целесообразнее, было бы, отборы проводить при высоком совпадении их характеристик.

4.4. Потенциал мутантного генофонда томата по типу роста, габитусу растений и продолжительности вегетационного периода

Наряду с мутациями, идентифицируемыми на ранних стадиях, выделена группа мутантных генов, контролирующих рост растений (*sp*$^{+}$, *sp*$^{\pm}$, *sp, ssp, br, com, sd, d, dd, bls, wn и др.*). Морфологические различия, возникшие в процессе эволюции томата в определенных условиях, коренным образом переопределили сформировавшуюся модель томатного растения. Появление других форм – детерминантных, супердетерминантных, штамбовых, карликов – является результатом начала селекционной деятельности человека. История окультуривания растений и их улучшение на протяжении столетий – это в основном, история использования человеком генных мутаций [221].

Всестороннее изучение мутантного генофонда томата по характеру проявления морфологических признаков разных вегетативных частей растения, позволила выявить высокую разнородность по типу роста растений [135]. Выделены 6 разновидностей:

1 – индетерминантный, **2** – полудетерминантный, **3** – детерминантный, **4** – супердетерминантный, **5** – карлики и **6** – колоновидный (рис. 4.15).

Индетерминантный и детерминантные типы подразделяются на подтипы:

а) – индетерминантный обыкновенный и индетерминантный штамбовый;

б) – детерминантный обыкновенный и детерминантный штамбовый, сюда же входят генотипы с супердетерминантным и полудетерминантным типами роста.

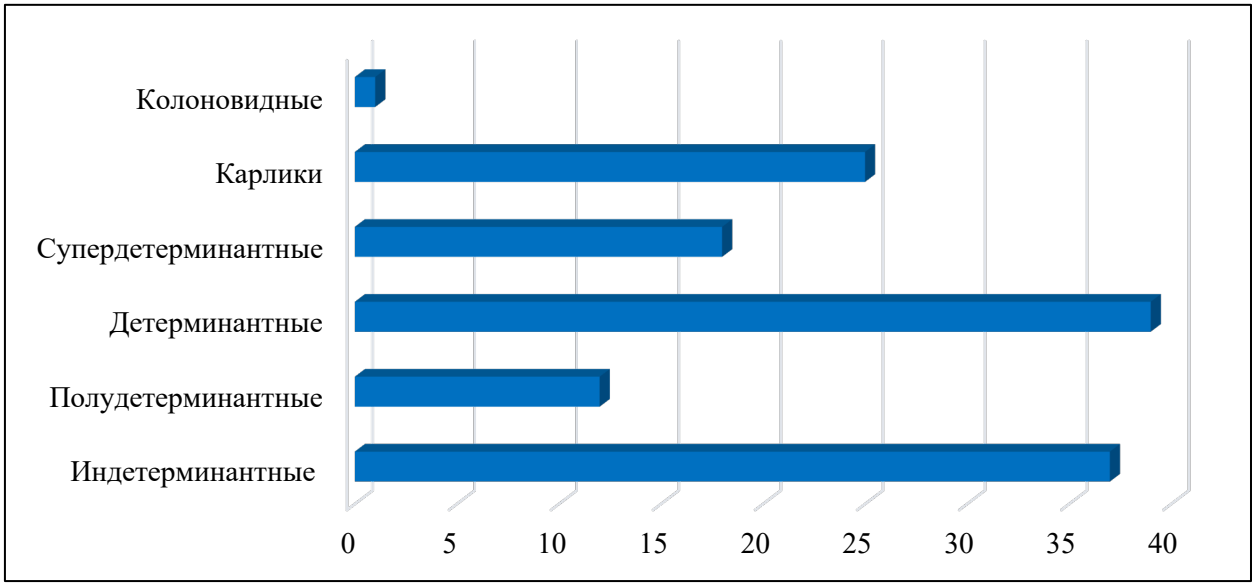


Рисунок 4.15. Разнородность коллекции мутантных форм томата по типу роста растений

Особый интерес вызывают генотипы 4-ой, 5-ой и 6-ой групп, которые отличаются более выраженной морфологической структурой растений, расположением побегов и репродуктивных органов, сильно укороченными междоузлиями, характеристиками листа (короткочерешковые, эректоидный, гофрированность и др). Здесь же следует отметить, что форму, размер, поверхность, характер расположения листьев на стебле, ученые относят к числу главных признаков, влияющих на величину и качество урожая [34].

Индетерминантный тип роста, который контролируется геном sp^{+}, и характеризуется неограниченным ростом, отмечен у 37 мутантных форм – Mo 24, Mo 56, Mo 74, Mo 120, Mo 122, Mo 137, Mo 162, Mo 163, Mo 166, Mo 311, Mo 316, Mo 324, Mo 328, Mo 334, Mo 377, Mo 460, Mo 463, Mo 489, Mo 509, Mo 547, Mo 585, Mo 588, Mo 600, Mo 722, Mo 724, Mo 738, Mo 759, Mo 762, Mo 787, Mo 952, La 2644, La 3013, La 3535, La 3539, La 3616, La 3770 (приложение 3, табл 3.1). Высота закладки первого соцветия у них над 9 - 13-м листом, все соцветия чередуются строго через каждые три листа.

Из коллекции мутантов выделено 39 форм, характеризующихся детерминантным (*sp*) типом роста – Mo 61, Mo 158, Mo 316, Mo 341, Mo 343, Mo 350, Mo 385, Mo 395, Mo 396, Mo 409, Mo 421, Mo 442, Mo 443, Mo 451, Mo 466, Mo 533, Mo 534, Mo 558, Mo 564, Mo 576, Mo 584, Mo 589, Mo 593, Mo 598, Mo 600, Mo 634, Mo 637, Mo 640, Mo 649, Mo 762, Mo 791, Mo 794, Mo 835, Mo 851, La 1563, La 2802, La 2999, La 3608, La 3738 (рис. 4.15). Рост основного побега у этих форм прекращается после образования 4 - 5 соцветий, которые закладываются через 1-2 листа. Открытие детерминантности, контролируемой геном *sp*, способствовало созданию сортов нового поколения, являющихся в настоящее время самой многочисленной группой в мировом и отечественном сортименте. Это является примером того, насколько эффективным с практической точки зрения могут быть морфологические изменения структур растения, связанные с мутациями.

Наряду с индетерминантным (sp^{+}) и детерминантным (*sp*) типами роста растений в литературе [110] имеется описание растений томата с полудетерминантным ($sp^{\pm}$) и супердетерминантным типами роста (*ssp*).

В коллекции 12 мутантных форм имели полудетерминантный тип роста – Mo 136, Mo 147, Mo 341, Mo 432, Mo 446, Mo 544, Mo 620, Mo 723, La 1159, La 2529, la 2921, La 3179. Это среднерослые растения, раннеспелые и среднеспелые, которые формируют в один стебель. Кисти у них закладываются в 1,5 раза чаще, чем у индетерминантных форм. Рост главного стебля у них продолжается длительное время и заканчивается соцветием. Первое соцветие закладывается над 9 - 10 листом, а последующие через 2 - 3 листа. На основном стебле формируется 6 - 8 и даже 10 соцветий. Полудетерминантные формы,

хоть и относятся к группе с детерминантным типом роста, практически растут как растения индетерминантного типа. Соотношение вегетативной массы и плодов более благоприятное, благодаря чему они широко используются для выращивания под пленочными укрытиями интенсивного типа, а также получили предпочтение у фермеров и любителей. Их преимущество над формами с индетерминантным типом заключается в формировании большего числа плодовых кистей на «полезной части стебля», что позволяет оптимально использовать площадь этих сооружений.

Супердетерминантным типом роста характеризуются 18 мутантных линий – Mo 36, Mo 63, Mo 113, Mo 248, Mo 406, Mo 518, Mo 519, Mo 561, Mo 562, Mo 565, Mo 638, Mo 670, Mo 776, Mo 779, Mo 900, Mo 917, Mo 918, Mo 922 (приложение 3, табл 3.1). Это растения с сильно укороченными междоузлиями, и один за другим чередующимися соцветиями. Формируют на основном стебле всего 2 - 3 соцветия, пасынки образуются, как правило, из пазух нижних листьев. Все побеги, в том числе пазушные, быстро образуют соцветия, и формируется сильно разветвленный, но небольшой компактный куст. Формы этой группы самые скороспелые, отдача урожая проходит очень интенсивно. Разнообразие по форме куста в основном связано с размером растения, числом боковых побегов, контролируемых геном *ls*, и степенью их разветвления (*cg, bu, atn*).

Самая мало изученная группа генотипов, выделенная из коллекции, являются формы носители мутантных генов – *ssp, br, com, sd, d, dd, bls*, повышающих компактность растения. Эти формы представляют собой своеобразный тип растения: листья отличаются повышенной плотностью, имеют более темную окраску и сильно сморщенную, гофрированную поверхность. Это новая жизненная форма томата, сформировавшаяся в результате морфо-биологических преобразований, обусловленных генетическими (мутационными) изменениями в геноме. В результате всестороннего изучения и анализа коллекции мутантов томата выявлены 25 форм, которые объединены серией мутантных генов, имеющих сходное фенотипическое проявление. К ним относятся: Mo 305 (*d, aw, wn*); Mo 308 (*c,l,d,a*); Mo 331 (*br, ch*); Mo 372 (*dd, ven*); Mo 378 (*dd*, *c, aa, l)*; Mo 385 (*br*,*wt*); Mo 392 (*coa*); Mo 500 (Wo^{m}*; d; aw; o; r; mn-2; c*); Mo 504 (*aw; bk; d; o; p; s; wo*); Mo 529 (*tor*); Mo 593 ($dd^{/+}$); Mo 632 (*ag; h; t; l; u; pl; lg*); Mo 651 (*Xa-3,al*); Mo 663 (*rvt; vo; d; gf; sp*); Mo 732 (*psu*); Mo 755 (*d, aa, wv*); Mo 756 (*ru; st; sy*); Mo 781 (*wd, marm*); Mo 805 (*cg*); Mo 822 (*glf, spe*); Mo 831 (*clau,d, nc,ag*); Mo 833 (imp^{dia}); Mo 838 (*mult*); Mo 917 (*ta*); Mo 924 (*lg; vi; y)*. Все они проявляют фенотипические разновидности штамбового типа роста: растения уменьшены, междоузлия укорочены, высота этих растений составляла 20 - 45 см. Как правило, это многомаркерные мутантные формы (приложение 3, табл. 3.1).

Угнетенность развития растений является следствием наличия рецессивных генов, понижающих мощность, жизнеспособность и, как следствие, хозяйственную ценность таких форм. Карликовость предположительно [105] связана с наличием в одном геноме генов – *d, br, bu* или *d, sp, br, bl*. Раннее фенотипическое проявление признаков штамбовости и карликовости, ограниченный вегетативный рост этих форм, позволяет проводить отборы на ранних этапах вегетации и, тем самым проводить исследования на небольших участках. Эти признаки влияют на формировании практической ценности форм томата, определяют область их использования, активно вовлекаются в селекционно-генетические исследования [46, 218], а также при разработке новых технологий [175].

Таким образом, многомерная взаимосвязанная структура морфологических особенностей, характеризующихся такими количественными признаками как длина, ширина, толщина, поверхность, плотность разных частей растения, ориентация и местоположение их относительно друг друга, предопределяют определенную архитектонику растения, в том числе максимальную эффективность фотосинтетической деятельности, сбалансированность процессов роста и развития растений, обеспечивающих устойчивость их к различного рода стрессам и, в конечном итоге урожайность и качество.

Продолжительность вегетационного периода связана, прежде всего, с задачей создания сортов и гибридов разных сроков созревания. По характеру проявления признака от массовых всходов до начала созревания плодов, в пределах коллекции выявлена высокая разнородность. Мутантные формы распределены на группы следующим образом: ультрараннеспелые; раннеспелые; среднеспелые; позднеспелые и образцы, которые практически не успевают созревать в Центральной зоне Республики Молдова (рис. 4.16).

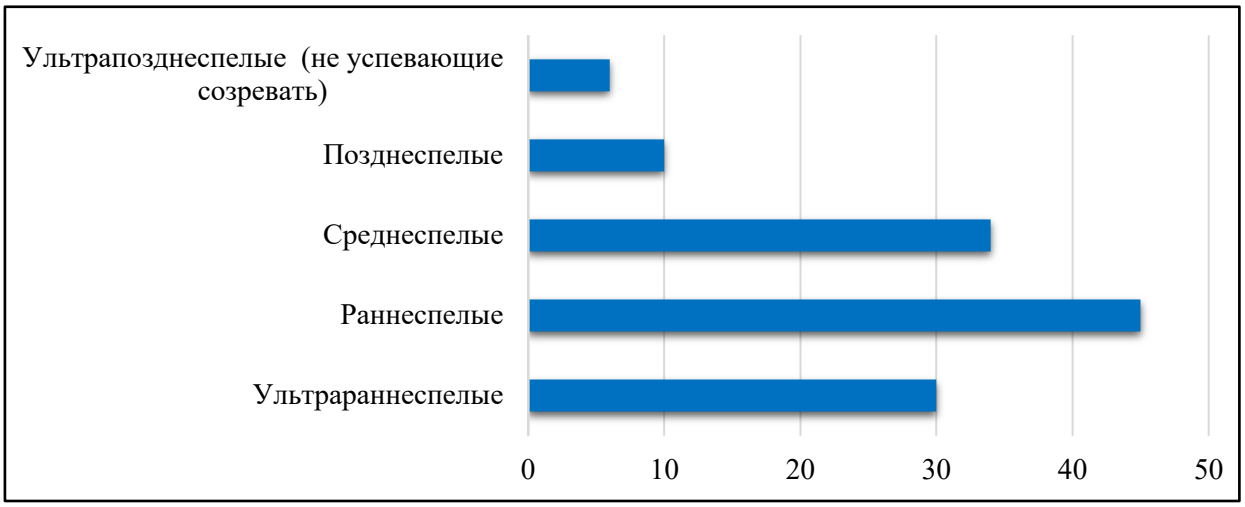


Рисунок 4.16. Разнородность мутантных форм томата по продолжительности вегетационного периода «всходы – созревание»

Выделены мутантные линии с очень коротким периодом от появления массовых всходов до начала цветения (31-42 дней) – Mo 670, La 1563, La 2529, La 2999, но при этом с очень длительным периодом фенофазы «цветение-созревание» – 60-75 дней.

Другая группа мутантных форм: Mo 36, Mo 56, Mo 74, Mo 158, Mo 311, Mo 377, Mo 432, Mo 504, Mo 534, Mo 585, Mo 620, Mo 632, Mo 651, Mo 723, Mo 724, Mo 756, Mo 781, Mo 791, Mo 805, Mo 833, Mo 838, Mo 900, La 2644, La 2921, La 3013, La 3179, La 3535, La 3539, La 3738, La 3770 имеет наиболее короткую продолжительность фенофазы «цветение-созревание плодов» (19-41 дней), тогда как продолжительность фенофазы от массовых всходов до начала цветения составляет 65-81 день (приложение 3, табл. 3.1).

Несущественные различия (с интервалом в 3-5 дней) по продолжительности прохождения фенологических фаз – «всходы-цветение» (51-56 дней) и «цветение-созревание» (46-51дней) и наоборот имели мутантные линии: Mo 61, Mo 147, Mo 163, Mo 248, Mo 331, Mo 372, Mo 392, Mo 395, Mo 406, Mo 451, Mo 509, Mo 519, Mo 533, Mo 558, Mo 561, Mo 562, Mo 565, Mo 589, Mo 603, Mo 606, Mo 637, Mo 649, Mo 779, Mo 835, Mo 918, Mo 922 (приложение 3, табл. 3.1).

Остальные изученные мутантные образцы (Mo 308, Mo 588, Mo 634, Mo 755, Mo 831, Mo 835, Mo 924 и др.) характеризуются приблизительно одинаково длинным периодом прохождения фенофаз «всходы-цветения» (69-75 дней) и «цветение-созревание» (73 - 82 дня) как правило, это многомаркерные мутантные формы.

Вне всякого сомнения, это – своеобразный генофонд культурного томата, детерминирующий широкий спектр жизненных форм с разными типами роста и сроком созревания плодов, представляющий большую ценность, и который может быть использован как исходный материал этих признаков при решении теоретических и задач практической селекции, как для открытого, так и защищенного грунта.

4.5. Идентификация и систематизация мутантных форм по признакам плода

Вопросам изучения признаков плода посвящены многочисленные исследования [260, 288]. Это связано с их высокой хозяйственной значимостью и очень широкой амплитудой изменчивости показателей разных признаков плода у различных форм томата.

Изученная нами коллекция мутантных форм томата широко представлена генами, контролирующими разные признаки плода (приложение 3, табл. 3.2 и рисунки 3.2 и 3.3), что особенно важно для вовлечения их в селекционный поцесс с целью улучшения существующих и получения новых сортов и гетерозисных гибридов томата [135].

Разнородность ***окраски 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 и выраженность различий у зрелых плодов. Содержание ***липопина*** и ***β – каротина*** в плодах контролируется генами *B, B^c, B^{og}, Del.* Изменяя биохимический и особенно пигментный состав плодов, эти гены влияют не только на окраску, но также на вкусовые, диетические и товарные качества плодов. Наиболее сильно гены окраски влияют на пигментный состав плодов, при этом одни мутантные гены – *r, at, sh* понижают общее содержание каротиноидов, тогда как другие – *hp, hp-1, hp-2, Ip, dg* повышают его, а третьи – *B, B^c, Del, t, gs, fg* изменяют их состав и соотношение, не влияя на общее содержание. Большую ценность для улучшения химического состава плодов имеет ген *B,* повышающий содержание *β-каротина* – основного предшественника витамина А. Формы с геном *B* в результате замещения ликопина *β-каротином* имеют оранжевую или красно оранжевую окраску плодов [417, 423]. ***Мясистость*** и высокую ***упругость*** плодам придают гены *pat* и *pat-2.* Использование их в селекции улучшает плодообразование и размер плода, особенно при выращивании в неблагоприятных условиях. ***Степень опушения*** разных частей растения, включая плоды, определяется генами *Ln, p, vi, Wo^m.*

Самая многочисленная группа (93 образца) отличается красными плодами разных оттенков – красные, темно-красные, морковно-красные и малиново-красные. Выявлены мутантные формы с желтыми (Mo328, Mo446, La2802, La2644) и интенсивно оранжевыми плодами (Mo120, Mo500, La3535, La3738). Особую группу представляют формы с интенсивностью окраски плода от темно-красной переходящей в интенсивно бордовый, и от темно-бордового до темно-коричневого и черного у плодоножки плода (Mo 113, Mo 670, La 2999, La 3539, La 3608). В коллекции мутантов выявлены формы с разной степенью выраженности радиальных полос, как на зеленых, так и зрелых плодах, по интенсивности окраски которых на созревающем плоде различия достаточно выражены. Некоторыми авторами, с помощью молекулярных методов предприняты попытки научно обосновать характер их проявления и степень фенотипической изменчивости в процессе созревания [16, 67, 255]. Из коллекции выделены формы (Mo 334, Mo 460, Mo 638 и La 2529) с выраженными золотистыми полосами на розовом и розово-красными полосами на интенсивно оранжевых плодах. Светло желтые и интенсивно оранжевые полосы на красных плодах имели мутантные формы – Mo 316, Mo 504 и Mo 900 (рис. 4.17).

Абсолютную исключительность придают оранжево-красные, опушенные плоды мутантной форме Mo 606, и не менее экзотично выглядят интенсивно опушенные плоды Mo 835, с продолжительностью вегетационного периода 158 дней.

Рисунок 4.17. Разная степень выраженности радиальных полос на зеленых и зрелых плодах томата, контролируемых мутантными генами – *gs, gf, hp, t, ug, l, r, sh, y*

Не вызревающие плоды имеют мутантные формы La 3770, La 3013 и La 2529, которые являются носителями генов *rin, nor, alc.* Они стали активно использовться в селекции при создании сортов и гибридов томата с длительным периодом хранения, предназначенных для перевозки на длительные растояния. Присутствие генов лёжкости (*rin, nor и alc*) обеспечивает сохранность плодов до 2-3 месяцев, а промежуточное наследование в F_1 [83] предполагает успешное использование их при создании гибридов F_1. Розовоплодные формы составляют незначительную часть коллекции (Mo 620, Mo 463, Mo 489). Особый интерес представляет мутантная линия (Mo 632) с белыми, очень выровненными по окраске, форме и вкусовым качествам плодами (приложение 3, табл. 3.2).

Признак – ***форма плода*** у томата, как и окраска, является одним из основных характеристик, при селекции новых сортов, относительно их направления и назначения. Специфичность коллекции ***по форме плода*** придает присутствие в ней другой группы генов – *O^l, o, obl, el, n, n-2.* Поверхность плода изученных форм гладкая или в разной степени ребристая, вершина плода гладкая, иногда, вытянута в более или менее острый носик, а также представляет собой округлую впадину (приложение 3, рис. 3.2). Форму плода чаще относят к качественным показателям, она менее изменчива в отличие от

количественного признака «масса плода», хотя данные по изменчивости признака «форма плода» в зависимости от различных средовых факторов весьма противоречивы [77, 66, 105]. Ведутся работы по изучению диаметра и высоты плода, которые в совокупности определяют его форму. Найдены 7 QTL на хромосомах 1-4, 9 и 11, которые контролируют 70% фенотипической выраженности этих признаков [329]. По форме плода разработано PCR–маркирование [400] и клонирование [330] рецессивного гена *ovate,* отвечающего за грушевидную форму плода. Другой автор [16] утверждает, что форма плода томатов определяется влиянием большого числа генов с плейотропным действием, в большинстве случаев локализованные на 2-ой хромосоме. С учетом характера проявления признаков плода контролируемых этими и другими генами в процессе изучения мутантного генофонда были выделены образцы с разной формой плодов: шарообразную форму имели 5 мутантов (Mo 74, Mo 409, Mo 593, Mo 759, Mo 805); слегка и сильно сплюснутыми плодами отличались 16 образцов; линия La 3738 имела цилиндрическую форму плодов; грушевидную – мутанты Mo 343 и Mo 446; эллипсоидную – Mo 466; Mo 663; Mo 781. Сильно гофрированные плоды (тип гогошар) имели – Mo 334, Mo 588 Mo 755 и сливовидную – Mo 500, Mo 600 (приложение 3, рис. 3.2). Выделена мутантная форма (Mo 924) с высокой степенью вариабельности признака «форма плода», как между растениями внутри популяции, так и пределах растения, и даже в пределах соцветия. По форме плода вариации были значительными – от продолговатого до сплюснутого. В засушливом 2012 году эти различия были менее выражены, чем в более благоприятные для роста растений годы 2011 и 2014. В целом, по форме плода, мутантные образцы показали достаточно высокую генетическую стабильность в пределах популяции одного конкретного мутанта.

Большую экономическую и хозяйственную значимость представляет собой признак – ***масса плода.*** Именно постепенное увеличение размера плода явилось основным элементом окультуривания томата [221]. Известно [77], что масса плода, это сложный признак, который определяется большим количеством генов, действующих на разных этапах его формирования и подвержен сильному варьированию в зависимости от условий внешней среды. Это подтверждается исследованиями и других авторов [329, 412, 261], которые локализовали 6 QTL локусов, контролирующих массу плода, расположенных в 1-ой, 2-й, 3-ей и 11-ой хромосомах. Три из них (*fw* 1.1, *fw* 2.2 и *fw* 11.3), продемонстрировали соответствующую фенотипическую изменчивость признака – 17%, 22% и 37%. Ими же показано, что аллели этих QTL оказывают влияние на массу плода, через количество семенных гнезд, указывая тем самым на взаимосвязь количества семян в плодах с его размерами [275]. Сложная природа признаков (длина и диаметр плода, которые

определяют индекс формы плодов; масса плода, которая тесно взаимосвязана с количеством семенных камер и числом семян в них) подтверждается выводами авторов о том, что почти все QTL для длины и диаметра плодов локализованы в тех же местах, где и QTL контролирующих массу плода, что указывает на плейотропные эффекты.

После разработки генетической карты количественных характеристик локусов QTL [411], было выявлено, что основные изменения формы и массы плода томата (67%) вызваны 28 QTL, расположенными на хромосомах 1-3 и 11. Эти локусы неравноценны по воздействию: считается, что меньше 10% локусов, картированных на 7 из 12 хромосом, определяют большинство изменений формы и размера плода томата [260]. Естественное аллельное изменение в этих локусах оказывает влияние на изменение массы плода на 30% [321, 322], это экспериментально доказывает, что масса плода – это комплексный признак и контролируется большим числом генов.

Результаты изучения мутантного генофонда томата по признаку «масса плода», выявили высокую изменчивость как внутри популяции одного генотипа, так и при анализе признака между ними, что подтверждает сложный характер взаимодействия генов, действующих на различных этапах формирования этого признака.

Значительной амплитудой изменчивости по массе отличились мутантные формы: Mo 63; Mo 74; Mo 122; Mo 334; Mo 341; Mo 377; Mo 409; Mo 598; Mo 835; Mo 544; Mo 723; Mo 432; Mo 446; Mo 534; Mo 544; Mo 565; Mo 585; Mo 593; Mo 598; Mo 620; Mo 637; Mo 651; Mo 663; Mo 723; Mo 794; Mo 822; Mo 835; Mo 924; Mo 952; La 2999; La 3535.

Среднюю степень внутрипопуляционной изменчивости проявили: Mo 24; Mo 56; Mo 113; Mo 120; Mo 147; Mo 162; Mo 163; Mo 248; Mo 308; Mo 324; Mo 328; Mo 331; Mo 395; Mo 396; Mo 406; Mo 442; Mo 466; Mo 489; Mo 509; Mo 533; Mo 556; Mo 558; Mo 562; Mo 589; Mo 762; Mo 922; La 1159; La 3178; La 3770.

Из всех изученных форм, менее вариабельны были мелкоплодные мутанты – Mo 36, Mo 732, Mo 640, Mo 756, Mo 781, Mo 805, Mo 833, La 2644, La 2802.

Несмотря на выявленную высокую степень изменчивости признака «масса плода» у мутантных форм томата, надо отметить, что генотипические особенности признака, определяемые специфичной для каждого генотипа нормой реакции на внешние условия, сохраняются, согласно которым мутанты распределены на группы (рис. 4.18).

Одновременно следует отметить, что для изученных мутантных форм томата, по признаку «масса плода» характерна топофизическая изменчивость. Плоды на первых соцветиях в большей или меньшей степени отличаются по размеру от расположенных на соцветиях верхних ярусов растения (по мере повышения уровня положения соцветия на

растении, плоды становятся мельче). На конце соцветий, плоды мельче, это согласуется с выводами других авторов, [66, 294]. Следовательно, за счет этого и создается дополнительная изменчивость в пределах одного растения и в целом по генотипу. Именно высокая топофизическая изменчивость по массе плода растений у Mo 598, Mo 341, Mo 544, Mo 723, Mo 409, Mo 598, Mo 924 и др., обеспечила им более высокую степень варьирования признака в сравнении с другими.

Толщина перикарпия – это признак, от которого во многом зависит товарность плодов [329, 321]. Изученные мутантные формы существенно различаются между собой (рис. 4.18), значение признака в зависимости от генотипа варьировало от 1 до 10 мм.

Выделена группа мутантных форм: Mo 61; Mo 166; Mo 248; Mo 331; Mo 372; Mo 504; Mo 558; Mo 564; Mo 565; Mo 603; Mo 638; Mo 640; Mo 649; Mo 724; Mo 732; Mo 755; Mo 756; Mo 762; Mo 781; Mo 791; Mo 822; Mo 831; Mo 833; Mo 917; La 2644; La 3179, с очень тонким перикарпием плода (1-2 мм) со стабильным его проявлением. Существенное варьирование (от 1 до 7 мм) отмечено у мутантов – Mo 63, Mo 620, Mo 393, Mo 663, Mo 446, La 1563, La 2999, La 3535. Наиболее выровненные по толщине перикарпия оказались мутантные формы – Mo 122, Mo 147, Mo 163, Mo 341, Mo 794, Mo 805, La 2529 и La 3738. Выявлена линия (La 3013) с очень толстым перикарпием (6-10 мм) и плодами с высокими товарными качествами. Целесообразность использования этих мутантных форм томата для решения задач практической селекции, очевидна.

Число семенных камер (локул). Анализ камерности плодов показал, что большая часть изученных мутантных форм (38) характеризовалась наличием 2-х семенных камер, а 24 мутанта имели плоды с 2-3-мя камерами с правильным их расположением (рис. 4.18). Это, как правило, линии – мелкоплодные, грушевидной, сливовидной и цилиндрической формы, с высокой генетической стабильностью проявления признака. Многокамерностью отличались мутантые формы – Mo 136, Mo 341, Mo 463, Mo 533, Mo 593, Mo 598, Mo 606, Mo 637, Mo 638, Mo 722, Mo 835, Mo 838, которые были крупноплодными (300 - 600 г.), мясистыми, с несимметричным расположением и большим числом семенных камер. Это подтверждает выводы авторов [321, 329], которые утверждают, что два локуса гена *fasciated* (хромосома 11) и *locule number* (хромосома 2) являются причиной изменения размера плода и все многомаркерные томаты несут мутации одного из обоих этих генов.

Из данных представленных на рис 4.18 видно, что мутантные генотипы отличаются высокой разнородностью по анализируемым признакам плода, которая в значительной степени определяется цветом, формой, массой, толщиной перикарпия их плодов и числом семенных камер. Мелкие, округлые и удлиненной формы плоды, как правило,

малокамерные (2-3). Плоды крупные с плоской, плоскоокруглой и округлой формой характеризуются многокамерностью (4-10) (приложение 3, табл. 3.2). Выделены формы – Мо 593, Мо 598, Мо 637, Мо 722, Мо 835 с оптимальным соотношением анализируемых признаков плода, которые могуть быть использованы в качестве источников новой зародышевой плазмы для создания форм томата с высоким качеством плодов.

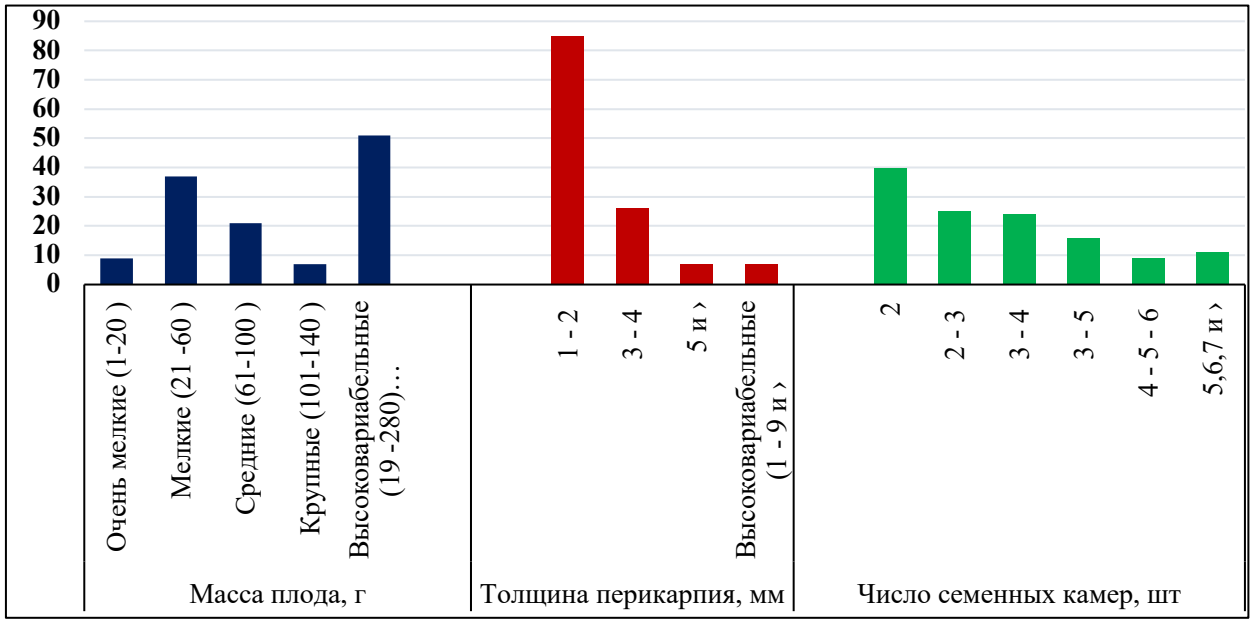


Рисунок 4.18. Разнородность мутантных форм томата по характеру проявления признаков плода

Выявленная в результате оценки высокая разнородность коллекции мутантов по форме, массе и цветовой гамме плода представляет большой интерес как с теоретической точки зрения для исследования формообразования у томата, так и для использования их в качестве исходного материала в практической селекции. Они распределены на группы:

I группа – плоды округлой формы разной интенсивности (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 полосами.

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 – интентенсивно-розовые с оранжевыми полосами).

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). Такое разнообразие по признакам плода открывает широкие возможности для активного использования мутантных генов при создании новых сортов и гибридов томата, как для открытого, так и защищенного грунта.

Для цитогенетических исследований особую важность могут представлять многомаркерные мутантные формы: Mo 500 (*wo, d, aw, c, m-2*); Mo 504 (*aw, bk, d, o, p, s, wo*); Mo 632 (*ag, h, t, u, pl, e*); Mo 634 (*per, c, r, lab*); Mo 637 (*V-2, sp, u*); Mo 638 (*V-2, c, a, u, ut, gs, gf, u, ms*); 663 (*rvt, vod, gf, sp*); Mo 755 (*aa, wv, d*); Mo 756 (*ru, st, sy*); Mo 762 (*ful, e, ra*); Mo 779 (*ms-31, l, bu, dl, al*); Mo 851 (*clau, di, inc, ag*); Mo 924 (*lg, vi, y*). Проявление признаков у них наблюдается на разных фазах роста и развития растений и варьирует в зависимости от сочетания мутантных генов в образце.

4.6. Изменчивость морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков у мутантных форм томата под влиянием условий среды и маркерных генов

Поиск высокогомеостатичных генотипов с меньшей ответной реакцией на условия внешней среды, является ключевой задачей при подборе исходных форм для создания сортов и гетерозисных гибридов [209]. Выявление их, возможно только при наличии информации о степени изменчивости селектируемых признаков под влиянием факторов внешней среды в период роста и развития растений [146]. Показателем нормы реакции определенного генотипа может служить фенотипический коэффициент вариации, который отражает наследственный (генотипический) потенциал индивидуальной и популяционной изменчивости [77]. Однако, фенотип не всегда является полным отражением генотипа, он есть лишь отражение части генотипа, реализующейся в конкретных условиях на определенном этапе онтогенеза [92]. Фенотипическая изменчивость внутри популяции может быть обусловлена двумя основными типами: наследственной, или генотипической, и не наследственной (паратипической), или модификационной изменчивостью [77].

Некоторыми авторами показано, что фенотипическая изменчивость вызвана значительным варьированием от растения к растению жизненного пространства (площадь питания, высокая температура, влажность, уровень освещенности и т.д.) [74, 207]. Также отмечено, что даже идеально выровненные условия среды, не могут устранить варьирование некоторых признаков в потомстве гомозиготного растения, так как этот тип изменчивости закладывается уже в предыдущем поколении в виде разнокачественности семян, что затем отражается на характере проявления количественных признаков.

С учетом того, что томаты являются многосборовой культурой, особую значимость приобретает более глубокое представление об особенностях изменчивости признаков репродуктивной системы (соцветие, цветки, пыльца, завязываемость плодов и др.), которые являются субкомпонентами общей урожайности, формируемой на протяжении вегетационного периода при изменяющихся условиях (температура, водообеспеченность, минеральное питание и т.д.). Мерой фенотипической количественной изменчивости этих признаков, может служить коэффициент вариации (V, %), который может характеризовать норму реакции генотипа на условия внешней среды [145], тем самым, способствуя отбору мутантных форм, с меньшей ответной реакцией на действие абиотических стресс-факторов, для последующего эффективного использования их селекционной работе.

4.6.1. Фенотипическая изменчивость субкомпонентов продуктивности и лимиты их варьирования по годам исследований у мутантных форм томата

Изучено 125 мутантных форм томата, в три разных по комплексу климатических условий года (2011, 2012, 2014 – табл. 2.1, разд. 2.2). Показана определенная связь между условиями выращивания и характером проявления признаков, в том числе в зависимости от уровня расположения соцветия на растении.

Стабильный характер проявления отмечен по признакам: – число дней от посева до цветения от 1-го до 5-го соцветия; по высоте закладки и количеству листьев до 1-го соцветия, форме и размеру листьев соответственно яруса их расположения на вегетирующем растении. Коэффициент вариации по этим признакам у всех мутантных форм был невысоким (V, % ~ от 1 до 10). В пределах этих лимитов находятся и результаты, по годам исследований. Несколько выше они, в условиях сильной засухи 2012 года (V = 7,8 - 14%) по признаку «число дней от посева до цветения 4-5-ого соцветий (табл. 4.5). Вероятно, высокая стабильность этих признаков предопределена тем, что при выращивании рассады, растения растут и развиваются в выровненных по комплексу

факторов среде. Закладка 1 соцветия происходит на стадии 3-4-х настоящих листьев, что соответствует IV–V этапам органогенеза [177]. С вступлением первого соцветия в V-ый этап начинается дифференциация второго соцветия, а по достижении им V-го этапа – последующего и т.д., в этом случае доля влияния внешних условий минимальная или полностью исключается, что подтверждается и выявленными коэффициентами вариации.

По признаку «число цветков на соцветии» в зависимости от уровня его положения на растении выявлена высокая вариабельность, как между мутантными формами, так и по годам исследований. Например, степень вариации числа цветков на первом соцветии колеблется от низкого <10% до среднего 21%. Высокая изменчивость (от 30% до 70%) отмечена по числу цветков на соцветиях среднего яруса (2-3), и незначительно ниже коэффициент вариации (от 20% до 64%) на верхних соцветиях (4-5). Анализ характера проявления признака по годам исследований выявляет, что изменчивость выше в условиях сильной засухи 2012 года (табл. 4.5). Выделены мутантные формы – Мо 341, Мо 446, Мо 589 у которых, чем выше уровень закладки соцветия, тем оно становится проще по своему строению, и наоборот, чем выше положение, тем сложнее и более разветвленное соцветие – Мо 409, Мо 500, Мо 504, Мо 593, Мо 638, Мо 833 и др. Даже у одноцветковых форм (Мо 924) первые три соцветия имеют только один цветок, последующие от 2-х до 7-и.

Морфологический анализ каждого мутанта по типу соцветия и числу цветков на них выявил, значительную внутрипопуляционную вариабельность, которая почти во всех случаях была выше, чем изменчивость, обусловленная условиями года. В условиях сильной засухи 2012 года, установлена высокая внутрипопуляционная изменчивость на 4-5-ом соцветиях, где даже у мутантных форм с простым соцветием, на верхних ярусах встречались соцветия более сложного строения. Самая высокая вариабельность этих признаков отмечена у форм, носителей мутантных генов – *s, st, mc, mup, mux, mult*, с полусложным (2-3-х осевые, 11- 25 цветков) и сложным соцветиями (3 и более осей, от 25 до 300 цветков), в том числе, и по морфологическим нарушениям в строении цветков в каждом из соцветий (фертильные, полустерильные, стерильные, высокостерильные).

Учет количества завязавшихся плодов на соцветиях разных уровней также показал, что лимиты коэффициента вариации варьируют в широких пределах на 4-5-ом соцветиях в 2012 году, относительно 2011 и 2014 (табл. 4.5). Различия имеют место как между мутантными формами, так и в зависимости от уровня положения соцветия на растении. Самый низкий коэффициент вариации отмечен на соцветиях 1-го яруса (от 5-10% до 15-21%), выше он на соцветиях среднего яруса (от 12% до 45%), и очень высокий уровень вариабельности признака установлен на верхних соцветиях (от 14% до 72%) (табл. 4.5).

Лимиты изменчивости признака «средний вес плода» демонстрируют вариации вызванные: генотипическими особенностями мутантных форм, различиями между изученными формами в зависимости от уровня положения соцветия и условиями среды. Наиболее однородными по массе, были плоды первых соцветий (V ~ от 1,8% до 18%). Высокая разнородность отмечается на 2-ом и особенно 3-ем (V ~ от 11% до 33%), и усиливается изменчивость на верхних соцветиях (V ~ от 4% до 38%). Различия установлены между генотипами в популяции, соцветиями на растении, а также между плодами в пределах соцветия, где из первых цветков формируются более крупные плоды, а из верхушечных мельче. На 4-ом и 5-ом соцветиях появляется больше мелких плодов, сильнее выражено это на средне- и крупноплодных формах. В условиях сильной засухи 2012 года различия между мутантами по вариабельности признака ещё выше (табл. 4.5).

Таблица 4.5. Лимиты изменчивости морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков мутантных форм томата в разные годы исследований (2011 – 2014)

Признаки	Коэффициент вариации, % и лимиты его значений		
	2011	2012	2014
Число листьев до 1-го соцветия	от 5 до 7	от 5 до 10	от 3 до 10
Размер листьев:			
нижние – до 1-го соцветия	от 4 до 10	от 7 до 11	от 5 до 8
средние – 2-е и 3-е соцветия	от 3 до 6	от 5 до 9	от 2 до 9
верхние – выше 4-го соцветия	от 9 до 14	от 11 до 27	от 7 до 18
Число дней от посева до цветения:			
1- ого соцветия	от 2 до 7	от 1,5 до 9	от 2 до 5
2- го и 3-го соцветий	от 3 до 10	от 5 до 10	от 4 до 9
4- го и 5-го соцветий	от 6 до 10	от 7,8 до 14	от 4 до 10
Число цветков:			
на 1-ом соцветии	от 7 до 17	от 8 до 21	от 11 до 17
на 2 – 3-ем соцветиях	от 30 до 50	от 36 до 70	от 26 до 53
на 4 - 5-ом соцветиях	от 20 до 37	от 28 до 64	от 22 до 56
Количество завязавшихся плодов:			
на 1-ом соцветии	от 8 до 15	от 10 до 20	от 5 до 21
на 2 - 3-ем соцветиях	от 12 до 32	от 16 до 45	от 12 до 43
на 4 - 5-ом соцветиях	от 20 до 50	от 21 до 72	от 14 до 54
Средний вес одного плода:			
на 1-ом соцветии	от 1,8 до 15	от 10 до 18	от 5 до 16
на 2 - 3-ем соцветиях	от 17 до 21	от 12 до 33	от 11 до 28
на 4 - 5-ом соцветиях	от 5 до 24	от 4,0 до 38	от 5 до 22
Общий урожай:			
на 1-ом соцветии	от 21 до 36	от 22 до 43	от 17 до 31
на 2 - 3-ем соцветиях	от 24 до 46	от 30 до 53	от 34 до 51
на 4 - 5-ом соцветиях	от 22 до 56	от 21 до 61	от 18 до 50

Практически у всех мутантных форм, выявлена высокая вариабельность по общей урожайности. Коэффициент выше среднего и очень высокий на всех соцветиях в пределах растения в три разных года исследований (табл. 4.5). Средние величины по общей урожайности колебались в широких пределах от 0,001 г/растение до 3,4 кг/растение. Некоторые мутантные формы (Mo 600, Mo 851, Mo 779, Mo 606) формировали единичные плоды. У значительной части коллекционных форм (57,6%) по числу плодов на соцветиях, а значит и общему урожаю, выявлена высокая внутрипопуляционная вариабельность.

Установлено, что мутантные гены (*dd/$^{+}$, div, ds, va-2, inf, res, cg, imp^{dia}, а также разное сочетание их в одном генотипе*) действуют угнетающе на развитие. Вероятно, угнетенность растений, является следствием наличия рецессивных генов, понижающих мощность, жизнеспособность, продуктивность, а в целом, и хозяйственную ценность таких форм, что свидетельствует о высокой степени генетической депрессии.

Наряду с ними выделены мутантные формы интенсивного типа (Mo 147, Mo 409, Mo 463, Mo 620, Mo 791, Mo 794, La 2529, La 3013, La 3770 и др.), с равными значениями признаков, независимо от яруса положения соцветия на растении в разные годы.

В биологических исследованиях принято считать [118], что показатель величины изменчивости признака – один из основных критериев таксономической ценности. Каждый из таксономических признаков является компонентом фенотипа. Признаки, с большей изменчивостью, относят к числу «ненадежных», а с меньшей к «ключевым». Следовательно, знание уровня фенотипической изменчивости признаков репродуктивной системы в пределах растения и популяции конкретной формы, и их классификация по коэффициенту вариации и лимитов их изменчивости на протяжении вегетации, играет главную роль в селекционно-генетических исследованиях и при их использовании в скрещиваниях при гетерозисной селекции и гибридном семеноводстве.

Учет лимитов изменчивости признаков по каждой мутантной форме, в три разных года показал, что у 57, 6% из них были верхние пороги коэффициентов вариации.

Выделены три важных категории изменчивости изученных признаков:

а) изменчивость признаков в пределах растения;

б) внутрипопуляционная изменчивость в пределах одного мутантного образца;

в) изменчивость, вызванная комплексом факторов внешней среды.

Широкий размах изменчивости коэффициентов вариации изученных признаков в зависимости от мутантной формы томата отмечен:

а) – по числу цветков на соцветии: ***от 1*** (Mo 924) ***до 300*** (Mo 504, Mo 638, Mo 722, Mo 723, Mo 838);

б) – по числу соцветий на растении: ***от 2*** (Мо 606) ***до 12*** (Мо122, Мо377, Мо509, Мо738);

в) – по количеству плодов на растении ***от 1*** (Мо 606) ***до 54*** (Мо 504, Мо 724);

г) – по среднему весу плодов ***от 1гр***. (Мо 723) ***до 280 гр*** (Мо 593);

д) – по общему урожаю ***от 0,001 гр/растение*** (Мо723) ***до 3,4 кг*** (Мо 341, Мо 469, Мо 483)

Анализ показателей коэффициентов вариации выявил, что среди огромного числа мутантных форм томата (125) по каждому из изученных признаков можно выделить группы *с низкой фенотипической изменчивостью* ***(V,% < 10)***: – Мо 63, Мо 113, Мо 147, Мо 392, Мо 409, Мо 446,Мо 500, Мо 593, Мо 620, Мо 723, Мо 791, La 2921, Мо 794, La 3013, La 3770; *средней вариабельностью* ***(V,% ~ от 11 до 20)***: – Мо 24, Мо 56, Мо 112, Мо 158, Мо 341, Мо 379, Мо 556, Мо 588, Мо 632, Мо 755; *и очень высокой* ***(V,% ~ от 21 до 72)***: – Мо 467, Мо 504, Мо 516, Мо 589,Мо 600, Мо 628, Мо 638, Мо 738, Мо 779, Мо 851, La 3616 и другие (71% мутантных форм коллекции).

4.6.2. Характер действия мутантных генов на изменчивость некоторых признаков (длина вегетации, масса плода, общая урожайность и товарность плодов)

Известно, что многие мутантные гены негативно влияют на характер проявления хозяйственно-ценных, количественных признаков [387]. Поэтому рассматривая коллекции мутантных форм томата в качестве исходного материала, способных преобразить стереотипную модель растений томата, нами проводится всестороннее изучение характера проявления и степени выраженности мутантных признаков в изменяющихся условиях внешней среды (экологическая генетика), с учетом разного сочетания генов. Таких данных в литературе по культуре томата, к сожалению, весьма немного [16, 46, 135, 386].

Характер проявления и действия некоторых мутантных генов, на показатели хозяйственно-ценных признаков изучали на 20 мутантных формах томата, с разным набором маркерных генов: Мо 308 (*c, l, d, sh, a);* Мо 409 (*nv, sp);* Мо 443 (*ls, ssp*); Мо 446 (*o, sp*$^{\pm}$); Мо 500 (*Wo*^{m}*, aw, d, o, r, c, mn-2*); Мо 504 (*Wo*^{m}*, aw, bk, d, o, p, s*); Мо 519 (*wd, r, c*); Мо 593 (*dd/*$^{+}$); Мо 632 (*ag, h, t, l, u, pl, lg*); Мо 634 (*per, c, r, l, alb*); Мо 637 (*v-2, sp, u*); Мо 638 (*v-2, c, a, u, y, t, gs, gt, r, mc*); Мо 651 (*Xa-3, al*); Мо 722 (*mup*); Мо 723 (*mux*); Мо 732 (*psu*); Мо 755 (*aa, wv, d*); Мо 791 (*alb, mua*); La 2921 (*Del*) и La 3013(*nor, sp*$^{\pm}$), растения которых выращивали в три разных по климатическим условиям года (2011, 2012 и 2014).

Установлено, что они относятся к разным группам по продолжительности вегетации (всходы-созревание) – ультрараннеспелые, раннеспелые, среднеранние, среднеспелые, позднеспелые. Значительная часть из них, характеризуется мелкоплодностью, низкой

продуктивностью и товарностью плодов (табл. 4.6). Можно предположить, что это не связано с прямым влиянием мутантных генов, так как в исследования вовлечены, как одномаркерные, так и многомаркерные мутанты. Причиной низких показателей признаков может быть отсутствие или слабая обеспеченность мутантных форм, полигенами нужных количественных признаков в том числе связанной с их недостаточной окультуренностью.

Таблица 4.6. Характеристика мутантных форм по хозяйственно-ценным признакам (средние за 2011-2014 годы)

Мутантная форма	Генотип	Признаки						
		тип роста	«всходы созревание», дни	урожайность, кг/раст.	товарность, %	масса плода, гр	число семенных камер, шт	толщина перикарпия, см
Mo 308	*c, l, d, a*	*d*	132	0,184	81,3	27	3	02 - 03
Mo 409	*nv*	*sp*	104	2,420	60,0	69	2 - 4	03 - 05
Mo 443	*ls*	*sp*	119	0,653	82,7	45	2	03 - 04
Mo 446	*o*	$sp^{\pm}$	108	0,740	89,3	20	2	02 - 05
Mo 500	Wo^{m}, *aw, d, o, r, c, mn-2*	*d*	116	0,446	61,3	18	2	01 - 02
Mo 504	Wo^{m}, *aw, bk, d, o, p,*	*d*	119	0,286	69,4	27	2	02 - 03
Mo 519	*wd, r, c*	*ssp*	95	0,214	72,3	60	2 - 3	02 - 04
Mo 593	$dd/^{+}$	*dd*	112	0,197	53,1	140	5 - 8	02 - 06
Mo 632	*ag, h, t, l, u, pl, lg*	*ssp*	109	1,230	92,6	46	2 - 4	03 - 05
Mo 634	*per, c, r, l, alb*	*ssp*	137	0,823	45,6	17	2 - 3	01 - 02
Mo 637	*v-2, sp, u*	*ssp*	107	0,783	74,2	75	4 - 6	02 - 03
Mo 638	*v-2, c, a, u, y, t,gs, gt, r, mc*	*sp*	118	0,489	56,7	30	2 - 3	01 -02
Mo 651	*Xa-3, al*	*d*	96	0,286	93,6	50	3 - 4	03 - 04
Mo 722	*mup*	sp^{+}	115	0,273	95,8	85	7 - 9	01 - 03
Mo 723	*mux*	$sp^{\pm}$	104	2,100	46,2	70	2	03 - 05
Mo 732	*psu*	*d*	85	0,071	80,4	45	2	01 - 02
Mo 755	*aa, wv, d*	*d*	132	0,301	53,3	8	2	01
Mo 791	*alb, mua*	*sp*	124	0,244	73,4	60	2 - 3	01 - 02
La 2921	*Del*	$sp^{\pm}$	102	1,380	76,1	38	2	02 – 03
La 3013	*nor*	sp^{+}	116	2,326	68,9	126	3 - 5	05 – 1,0

Изучение и анализ ***продолжительности вегетационного периода*** у мутантных форм томата этой группы показал, что независимо от группы спелости, к которому относится генотип, коэффициент варьирования не превышал 10%. В пределах группы высокую стабильность проявили: Mo 409, Mo 500, Mo 638, Mo 722, Mo 732 и La 2921, при

коэффициенте вариации признака в разные годы исследований от 1,0 до 2,7%. Несколько выше изменчивость признака в пределах группы у Мо 791 (V = 7,2-8,0-9,0%). Мо 443 (5,7 - 7,8%), Мо 308 (4,5 - 6,0%), Мо 504 (3,8 - 5,7%) и 593 (3,7 - 6,0%), Мо 651 (2,8 - 8). Стабильно низкий показатель коэффициента вариации показывает, характер проявления признака, определяется особенностями генотипа, и не зависит от климатических условий года. Это показывает их ценность для использования в качестве генетических донора.

Варьирование признаков плода при выращивании растений в три разных года.

Несмотря на константность проявления признака окраска плода, по некоторым из экспериментальных мутантных форм, выявлен широкий размах изменчивости под давлением условий сильной засухи 2012 года. Например, выращивание многомаркерной мутантной формы (Мо 632) в оптимальных по комплексу климатических условий года (2011) плоды у него были белые средних размеров (60-70 г), которые при созревании приобретали легкий слегка уловимый желтый оттенок. Данная форма характеризуется компактным кустом с лимонно-желтыми листьями. В 2012 году, который характеризовался сильной засухой – 50% растений имели красные крупные (100-120 г) плоды, остальные признаки (форма куста, цвет листовой поверхности, рассеченность листа, отсутствие антоциана) соответствовали генотипу. Одновременно, при анализе внутрипопуляционной фенотипической изменчивости признаков также отмечено, что у генотипов, сохранивших белые плоды, наступило более раннее пожелтение листьев, связанное с геном *l,* и преждевременное их отмирание, чего не было отмечено у генотипов, которые имели красные плоды. В 2014 году все 100% выращенных растений мутантного образца (Мо 632 *ag; h; t; l; u; pl*) были в пределах характерных для его генотипа (растения все три года выращивались из одной и той же партии семян).

Аналогичные результаты получены по некоторым элементам репродуктивной системы, а также окраске и форме плода у многомаркерной мутантной формы Мо 638 (*v-2; c; a; u; y; t; gs; gt; r; mc*). Например, при выращивании его в условиях жесткой засухи 2012 года, соцветия характеризовались деформированными кожистыми чашелистиками цветков, 80% из которых имели стерильную пыльцу. Отмечалось изменение формы и окраски плода (от интенсивно розового с золотистыми полосами до однородных бледно розовых и бледно-розовых с белыми пятнами у основания плода и полосами вдоль), в то время, как в 2011 и 2014 годах фенотипическое проявление признаков соответствовало описанию генотипа мутантный формы. Столь выраженные изменения, касающиеся формы и окраски плодов имели место, как правило, у всех многомаркерных мутантных форм, только у некоторых они были более выражены, у других весьма незначительны.

Вероятно, некоторые мутантные гены под влиянием неблагоприятных факторов среды (прямо или косвенно) оказывают весьма существенное влияние на сцепленность признаков, которые в значительной степени влияют на продуктивные и другие качества (угнетенность роста и развития), вплоть до изменения структурных элементов морфологии растений. В годы с сильной засухой (2012, и 2015) депрессия развития у многомаркерных мутантных форм (Mo 500, Mo 504, Mo 632, Mo 638, Mo 663, Mo 779, Mo 831 и др) значительно усиливается. Вероятно, наличие в геноме нескольких мутантных генов в сочетании с стрессовыми факторами (высокие температуры, дефицит влаги в воздухе и почве), действуя на проявление конкретного признака, формируют аддитивный фактор, при котором каждый из генов усиливает фенотипические эффекты другого.

Повторный анализ многомаркерных мутантных форм в условиях теплицы 2022 года показал, что каждый мутантный признак у одно-двух и трех маркерных мутантных форм проявлялся отчетливо. Тогда, как у многомаркерных мутантов – Mo 500, Mo 632, Mo 637, Mo 638, Mo 663, идентифицировать некоторые признаки, контролируемые генами *ds, wd, v-2, mc, lg, nv, mn-2* так и не удалось. В то же время у многих мутантов (*h-t-l-u; ep-obl; sp-u; l-c-r; a-c-ps*) все признаки отчетливо проявлялись в разных условиях среды.

Масса плода, это сложный полигенный признак [77], контролируемый большим числом генов, неоднозначно действующих на разных этапах его формирования [329] и характеризующийся высокой вариабельностью. Характер проявления его у мутантных форм подтверждает вывод, сделанный этими авторами. При исследовании в три разных по климатическим условиям года, мутантные формы демонстрируют высокую степень его изменчивости (рис. 4.19).

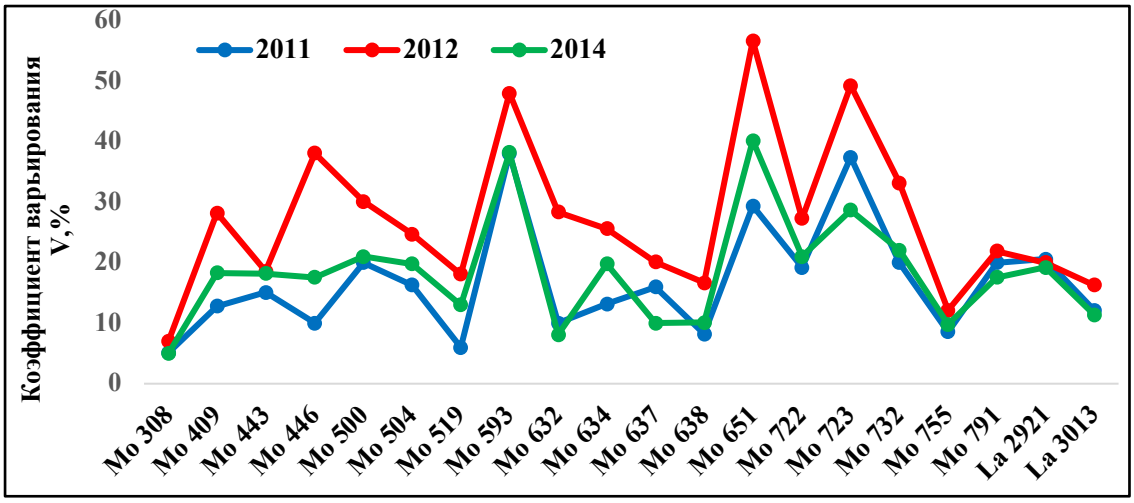


Рисунок 4.19. Изменчивость признака «масса плода» у мутантных форм томата по годам следований

Особенно выражено это в засушливом 2012 году. Стабильное проявление признака отмечено только у Мо 308 и Мо 755. Среднюю степень (от 10 до 20%) имели Мо 443, Мо 519, Мо 637, Мо 638 и La 3013. Остальные проявили высокую и очень высокую вариабельность (от 21,9 до 56,7%).

Общая урожайность. Выявлены значительные различия по вариабельности (V,%) признака как между мутантными формами, так и в зависимости от условий среды по годам исследований: от 10,0 до 49,6% в 2011 году; от 10,4 до 68,8% в 2012 и от 9,8 до 40,4% в 2014 году. Изменчивость признака в целом по группе наиболее высокая в 2012 (рис. 4.20). Только у Мо 755 отмечен стабильный характер проявления признака по годам исследований (<10%). Среднюю изменчивость проявили Мо 409 (10,1 - 20%), Мо 504 (12,7 - 14,3%), Мо 634 (10,4 - 11,4%) и La 3013 (9,7 – 14,6%). Очень высокую вариабельность признака показали мутанты – Мо 500, Мо 593, Мо 651, Мо 722, Мо 723, Мо 732 (рис. 4.20). В эту группу входят как мелкоплодные (18,0 гр), так и средне- и крупноплодные формы (85 - 140 гр), с низкой (от 0,071г. до 0,446 гр. плодов/раст.) и высокой продуктивностью (2,1кг/раст.) (табл. 4.6).

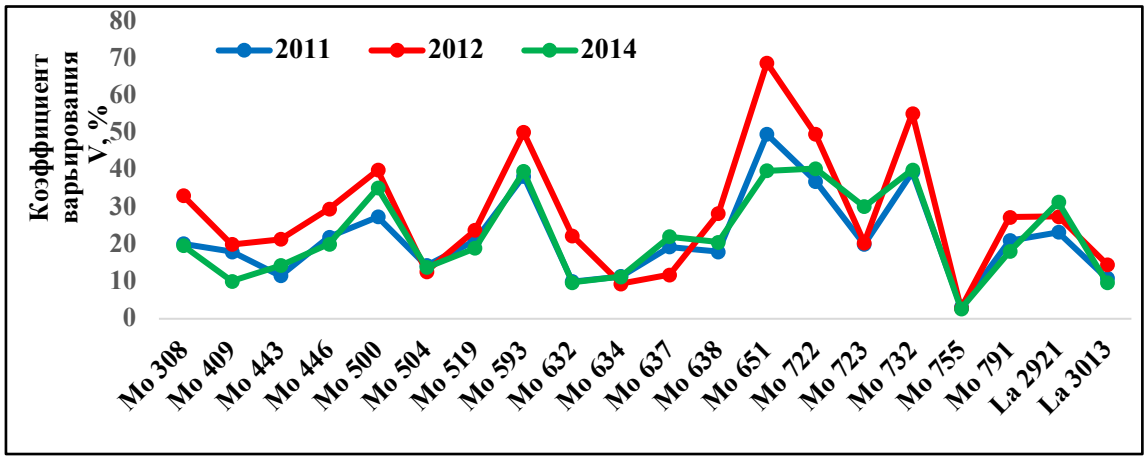


Рисунок 4.20. Изменчивость признака «общая урожайность» у мутантных форм томата по годам исследований

Мутантные гены – *c, sp, d, dw, per, psu*, носителями которых являются эти мутантные формы, в значительной степени влияют на продуктивность растения, изменяя морфо-биологические характеристики и угнетая его своим присутствием. Другие гены – *a, aa, ag, aw, al* не оказывают выраженного влияния на развитие растений. Вероятно, мутантные гены, носителями которых являются эти формы, выступают как внутренний лимит относительно полигенов, определяющих продуктивные качества растений. Такое же влияние на эти признаки оказывают и экологические условия. Можно предположить, что совместное действие рецессивных генов в более жестких климатических условиях, оказывается наболее депрессивным, вызывая нарушения в развитии органов растения.

Подтверждением этому может служить и анализ признака «***товарность плодов томата»***, составляющими которого являются: масса плода, окраска и её насыщенность, однородность, плотность, устойчивость к растрескиванию и перезреванию, а также к бактериальным и грибным заболеваниям. Особое значение имеет свойство плодов, не смягчаться до уборки и при хранении их в течение определенного времени (в наших опытах - 10 дней). Для этого, изучали выравненность плодов по форме, окраске, массе, плотности, устойчивость к растрескиванию. Товарными считали формы, которые имели однородные плоды, без трещин, разрывов, солнечных ожогов и пуфиков.

Выявлены мутантные формы с положительным и стабильным проявлением этих характеристик – Mo 308, Mo 443, Mo 500, Mo 504, Mo 638, Mo 732 и Mo 755. Они формируют урожай с высоким качеством плодов, коэффициент варьирования признака в пределах анализируемого признака 2,0% – 10,1% (рис. 4.21). Широкая норма реакции их геномов на экологические условия, выявила устойчивое проявление признаков плода, что определяет их ценность для использования в качестве доноров по этим признакам. Высокую изменчивость по товарности плодов (20,1 - 66,5%) имели Mo 593, Mo 637, Mo 651, Mo 723, Mo 791 и La 2921 (рис. 4.21).

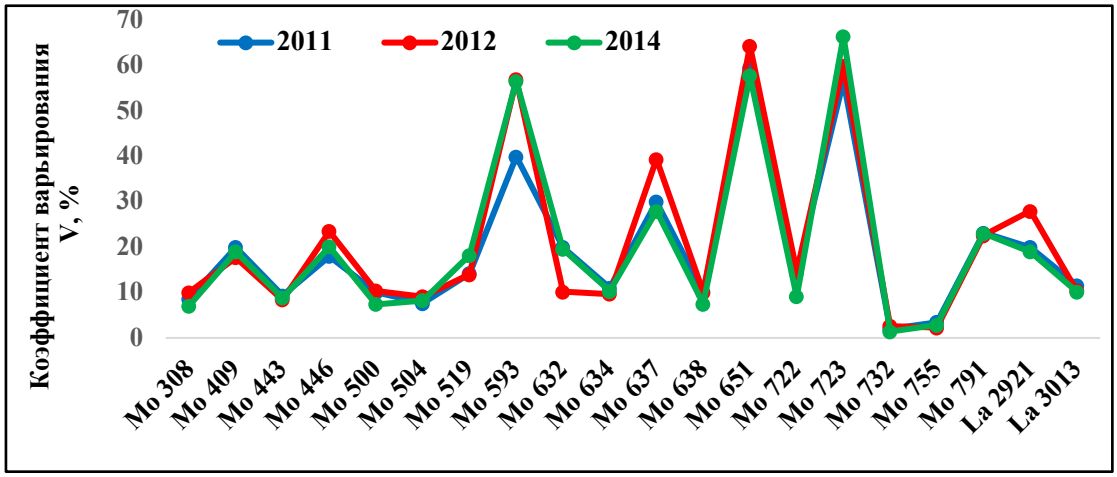


Рисунок 4. 21. Изменчивость признака «товарность плодов» у мутантных форм томата в зависимости от условий выращивания растений

Выявленные лимиты варьирования селекционно-ценных признаков у мутантных форм томата с разным набором маркерных признаков указывают на их генетическую детерминированность. У одних отмечено стабильное проявление признаков, тогда как у других наблюдается угнетающее влияние мутантных генов на характер проявления ряда морфо-биологических и хозяйственных признаков, наиболее выражены эти нарушения при жестких экологических условиях, вплоть до депрессии.

Выводы к главе 4.

1. Изучен генетический потенциал мутантной коллекции томата по характеру проявления и степени выраженности маркерных признаков, контролируемых мутантными генами на разных стадиях онтогенеза (сеянцы, рост, цветение, плод, семена). Показана высокая разнородность по морфо-биологическим и хозяйственно-ценным признакам, представляющих исключительный интерес для использования в качестве доноров ценных признаков, при решении задач практической селекции (глава 4, разд. 4.1).

2. Впервые проведена оценка мутантного генофонда томата (125 форм) на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам – высокая, низкая температуры, засуха с использованием комплекса признаков мужского гаметофита (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок). Установлено, что устойчивость к трем разным стрессовым абиотическим факторам – высокая, низкая температуры, засуха *детерминируется разными генетическими системами, выявляя различия даже внутри одного мутантного образца по двум разным признакам пыльцы:* – прорастание пыльцы и способность проросших пыльцевых зерен формировать трубки достаточной для оплодотворения длины (разделы 4.2.1, 4.2.2, 4.2.3).

3. Не установлено определённой зависимости типа и степени устойчивости, которую проявили мутантные формы по обоим признакам пыльцы от набора мутантных маркерных генов, носителями которых они являются. Одни многомаркерные мутантные формы – Мо 500, Мо 519, Мо 632, Мо 924 высокоустойчивы по обоим признакам пыльцы к изученным стрессам (высокой, низкой температурам, засухе), тогда как пыльца у Мо 308, Мо 451, Мо 638 оказалась высокочувствительной к ним (раздел 4.3).

4. Выявлена высокая разнородность в пределах коллекции мутантных форм томата по типу роста и габитусу растений, контролируемых генами: *sp^{+}, $sp^{\pm}$, sp, ssp, d, dd, wn, ls, br,* которые с учетом продолжительности вегетационного периода распределены на следующие 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 *ультра позднеспелые* – 158 дней; ***полудетерминантные****: раннеспелые* – 102-109, *среднеспелые* – 110-117 дней, *позднеспелые* – 121-132 дней; ***супердетерминантные:*** *ультрараннеспелые* – 87 - 98 дней, *раннеспелые* – 100-109 дней, *среднеспелые* – 111-119 дней; ***карликовые формы:*** *ультрараннеспелые* – 83-99 дней, *раннеспелые* – 101-109 дней, *средне* – 112-119 дней и *позднеспелые* – 121 - 147 дней. Это своеобразный генофонд

томата, детерминирующий широкий спектр жизненных форм с разными типами роста и сроком созревания плодов, который может использоваться как исходный материал при решении задач практической селекции открытого и защищенного грунта (раздел 4.4).

5. Мутантный генофонд широко представлен генами (*ac, at, β, $β^{og}$, bg*, *bk*, *ck*, *gs, gf, Del, el, hp-1, u, Lc, lo, loc, t, r, o, obl, alc, rin, nor, at)*, влияющими на окраску, форму, размер, камерность, вкусовые и товарные качества плодов томата. Высокая разнородность выявлена по сочетанию окраски с формой и поверхностью плода – от гладкой до сильно ребристой с разными оттенками по окраске, у некоторых вершина плода представлена вытянутым в более или менее острый носик или с округлой впадиной, которые могут быть вовлечены в селекционные программы для создания сортов и гибридов, соответствующих современным требованиям как потребителей, так и производителей (раздел 4.5)

6. Показана высокая изменчивость признаков репродуктивной системы, где 57,6% мутантных форм имели верхние пороги коэффициентов вариации по числу соцветий на растении, количеству цветков, завязавшихся плодов на них, общей, товарной урожайности и качеству плодов в зависимости от условий выращивания, набора мутантных генов и их отрицательных эффектов.

7. Установлено, что мутантные гены, контролирующие окраску и форму плода – *u, t, r, o, gs, gf, rin, nor, at,* не угнетают проявление других признаков, у форм с этими генами величина отклонения значений признаков от нормы составляет от 2,3 до 28,6%. Тогда, как другая группа мутантных генов – *dd^{+}, $sp^{±}$, s, Wo^{m}, Xa-3, al, alb, l, lg, mup, mux, mua, nv, psu,* носителями которых являются мутантные формы: Mo 500, Mo 504, Mo 593, Mo 634, Mo 651, Mo 722, Mo 723, Mo 791, Mo 924 оказывают отрицательное влияние на характер проявления признаков, в том числе и по годам исследований (от 19,4 до 78,4). Отсутствие или недоразвитость отдельных морфологических элементов вегетативных органов в структуре растительного организма мутантных форм этой группы, указывает на косвенное влияние этих генов и, не только на изученные признаки (разделы 4.6.1 и раздел 4.6.2).

8. Всестороннее изучение и анализ коллекции мутантных форм томата по морфо-биологическим и хозяйственно-ценным признакам, выявил и высокогомеостатичные формы с высокой фенотипической выраженностью мутантных маркерных признаков и невысокой их внутрипопуляционной изменчивостью (Mo 147, Mo 308, Mo 409, Mo 463, Mo 620, Mo 794, La 2529, La 3013 La 3770 и др.). Это мутантные образцы интенсивного типа, которые по изученным признакам имеют высокие и стабильные показатели в связи с чем могут быть включены в селекционный процесс для получения новых сортов и гибридов с высокой продуктивностью и товарностью плодов (разделы 4.3, 4.4, 4.5 и 4.6).

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

Известно, что в растительной клетке заложена вся наследственная информация от реализации которой зависит судьба будущего урожая [168, 243]. В связи с этим, становится все более очевидным необходимость глубоких знаний цитохимических, морфологических и других свойств и признаков пыльцевого зерна, как объекта в селекционно-генетических исследованиях [180]. Анализ процессов, происходящих в растительной клетке под давлением разных абиотических и биотических факторов, проведенный многими авторами, сосредоточен на изучении новых функций и процессов, обеспечивающих защитные реакции растения и локализованных в ядре растительной клетки, которое предположительно является центральным элементом координации ответов на эти стрессы [210, 230, 237, 291]. Показаны некоторые изменения структуры и функций ядер в клетках растений, метаболизма клеточного ядра и ядерно-цитоплазматических отношений, генетической структуры и разнообразия популяций по морфологическим характеристикам ядер [53, 75, 222, 210]. Выявленная внутривидовая вариабельность содержания ДНК в соматических клетках, позволяет использовать этот критерий для более четкой стандартизации сортов [107]. Другие авторы, считают, что количество ДНК в ядре, является признаком, характеризующим адаптивность, и может служить критерием при определении реакции конкретного генотипа на действие определенного стресс-фактора [20, 87, 237, 242, 328, 347, 372]. Также установлена связь между жизнеспособностью пыльцы и её морфологическими характеристиками, определяющими адаптивность растений [123, 357]. Повышение устойчивости спорофитов в результате отборов, проведенных на пыльце, объясняется частичной экспрессией одних и тех же генов на разных фазах жизненного цикла растений (гаплоидной и диплоидной) [410]. Гаметофитное поколение в жизненном цикле растений не только обеспечивает перенос генов, но и участвует в адаптивном процессе [375]. В настоящее время уже становится очевидным, что многие процессы, происходящие при формировании мужского гаметофита, его прорастании на рыльце и оплодотворении, контролируются многими генами ядра гаметофита. Наличие конкурентоспособных взаимоотношений между пыльцевыми зернами на этапе прорастания и роста пыльцевых трубок, впервые исследованных Д.В. Тер-Аванесяном [199], подтверждены исследованиями других авторов [353], где показано наличие селекции на предзиготических этапах. Убедительны и, работы [295, 433] в которых доказана экспрессия генов на гаметофитной фазе для гаметофитной

несовместимости, признаков размера и качества пыльцы, скорости роста пыльцевых трубок, специфичность белков пыльцы томатов, возникающая за счет постмейотической экспрессии генов. Экспрессия генов в период формирования пыльцы отмечалась и более ранними работами [385], где показана разная оплодотворяющая способность пыльцы, полученной от одного гетерозиготного организма в зависимости от его морфологических характеристик. Предполагается, что основой предзиготического отбора являются структурные мутации хромосом, которые в дальнейшем приводят к изменению укладки хроматина в ядрах гамет, что определяет их гетерогенность. Элиминация анеуплоидных гамет у гетерозигот также определяется конформационным нарушением хроматина.

В связи с этим исследования, направленные на детальное изучение процессов, происходящих на ранних этапах развития рекомбинантных гамет, весьма актуальны.

Изучали изменение морфологических – диаметр, периметр, площадь и цитохимических признаков – количества ДНК и дисперсии хроматина в ядрах вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата при воздействии на неё высоко– (45ºС) и низкотемпературными (+7ºС) факторами у родительских линий (P_1 и P_2) и их гибридов F_1 – Ирок, Красная стрела, Северный экспресс (автор Игнатова С.И). Анализ изменчивости и наследования этих признаков под влиянием температурных стресс-факторов, позволит определить роль родительских форм в обеспечении адаптивности гибридному потомству и превратить эту информацию из потенциальной в широкодоступную с целью разработки новых методов отбора на гаметофитном уровне.

5.1. Изменчивость морфологических признаков ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата у линий и гибридов F_1 под действие стрессовых температур

Анализ изменчивости морфологических признаков: диаметр, периметр и площадь ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы у родительских форм и их гибридов F_1, выявил различия как между исходными формами, так и их гибридами F_1.

Реакция **ядер вегетативных клеток** пыльцы на воздействие высокой температурой не столь выражена, хотя отмечено снижение значений признаков, относительно контроля (25ºС). Обработка пыльцы гибридов F_1 и их родительских форм, приводит к снижению значения признака «площадь ядра», различия достоверны (25ºС/45ºС) у всех гибридов F_1.

По-разному реагируют **ядра вегетативных клеток** пыльцы на низкую температуру (+7ºС). Достоверны различия по диаметру ядер у материнской формы и гибрида Ирок.

Самые высокие показатели, выявлены у F_1 Красная стрела и его исходных форм. По признаку «периметр ядра» различия достоверны только у F_1 Северный экспресс и его материнской формы. Уменьшается показатель признака «площадь ядра» у всех генотипов на фоне низкой температуры, но достоверны различия (25ºC/7ºC) только у F_1 Красная стрела и Северный экспресс (приложение 4, табл. 4.1).

Анализ морфологических признаков **ядер генеративных клеток** пыльцы выявляет более выраженную реакцию её на действие высокой и низкой температурами (45ºC и 7ºC), относительно контроля (25ºC). У большей части генотипов отмечается уменьшение показателей признаков, и только у материнской формы F_1 Красная стрела, на обоих фонах они выше, чем в контроле. Высокая ответная реакция ядер генеративной клетки на действие обоих стресс-факторов, отмечается по всем признакам (приложение 4, табл. 4.1).

Столь выраженные различия по реакции ядер V и G клеток пыльцы на действие высоко- и низкотемпературных факторов вероятно, связано с их структурой. Ядра V клеток крупные, вакуолизированные в отличие от ядер G клеток, которые более плотные и мельче [171]. Также важно отметить, что ядра V и G клеток пыльцы у гомозиготных и гетерозиготных генотипов отличаются по составу наследственных факторов, что может быть первопричиной их разной реакции на стрессовые температуры.

При сравнении гибридов F_1 и их родительских форм выделяется гибрид Красная стрела с более высокими показателями признаков ядер V и G клеток, как свежесобранной пыльцы, так и в вариантах с использованием стрессовых температурных режимов. Следуя данным автора гибридов [86], надо отметить, что F_1 Красная стрела, характеризуется высоким эффектом гетерозиса по целому ряду хозяйственно-ценных признаков.

Также отмечено, что ядра V клеток пыльцы в популяциях всех гибридов F_1 по морфологическим признакам более однородны, чем у их родительских форм. И, наоборот, по признакам ядер G клеток пыльцы, в особенности в опытных вариантах, изменчивость выше в популяциях F_1. Возможно, что гаметы гетерозисных генотипов могут быть разных типов и различными по составу наследственных факторов, следовательно, они по-разному и реагируют на стрессовые температуры. Например, ядро G клетки является носителем наследственной информации, что указывает на широкую связь между геномными изменениями, в том числе связанными с гибридизацией, тогда как ядро вегетативной клетки является запасающей с высокой метаболической активностью. Из литературы [222] известно, что, ядра V и G клеток пыльцы отличаются не только морфологическими, но физиологическими и функциональными признаками. Поэтому, для более эффективного

проведения пыльцевой селекции необходимо всестороннее изучение структуры и функций ядер в клетках, во взаимосвязи с хозяйственно-ценными признаками.

Полученные данные обработаны в кластерном комплексе, где указаны все парные расстояния между объектами, что означает вычисление меры сходства исходных форм с их гибридами F_1, чем больше сходства, тем меньше расстояние и наоборот. В кластерном дендрите по уровню сходства генотипы разделяются на три кластера (рисунки 5.1 и 5.2).

По характеру проявления морфологических признаков **ядер вегетативных клеток** пыльцы (25ºС), в первый кластер вошли генотипы (3) со средними значениями признаков (диаметр, периметр, площадь ядер), во второй (4) с низкими, и в третий (2) с высокими показателями признаков. При воздействии на пыльцу температурой 45ºС степень сходства между генотипами меняется, и они оказываются в разных кластерах. Воздействие на пыльцу генотипов температурой 7ºС особого влияния на изменчивость признаков ядер V клеток пыльцы не оказывает, степень сходства между генотипами практически не меняется (рис. 5.1). Характер проявления морфологических признаков ядер V клеток пыльцы в F_1, преимущественно определяется влиянием отцовского компонента.

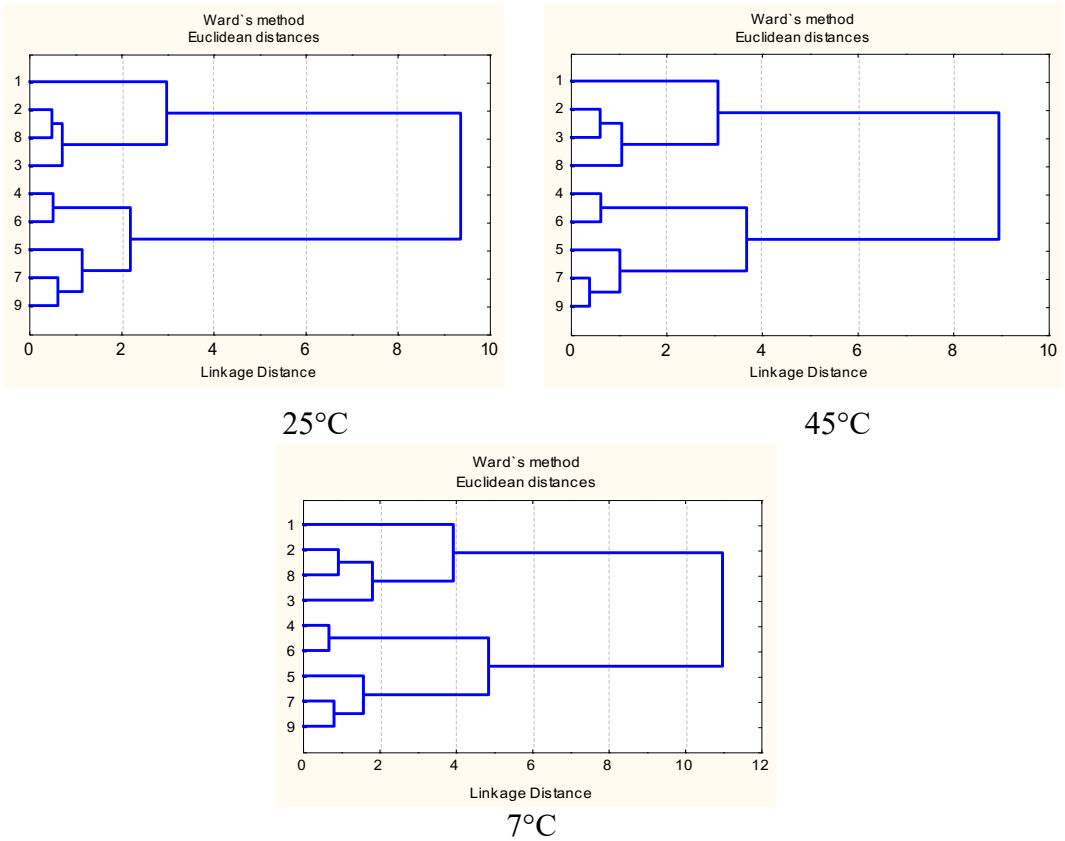


Рисунок 5.1. Дендрограмма сходства родительских форм и гибридов F_1 томата по морфологическим признакам ядер V клеток свежесобранной пыльцы и пыльцы, обработанной высокой и низкой температурами: 1. *Л 187(1);* **2.** *Л 965;* **3**. *F_1 Ирок;* **4**. *Л 187(2);* **5**. *Л 828;* **6**. *F_1 Красная стрела;* **7**. *Л 965;* **8**. *Л 214;* **9**. *F_1 Северный экспресс*

При исследовании родительских форм и их гибридов F_1 по характеру проявления морфологических признаков **ядер генеративных клето**к пыльцы на трех разных фонах (контроль, высокая, низкая температура) установлена более высокая их изменчивость. Кластеры имели выраженные показатели анализируемых признаков (рис. 5.2). Например, в контроле (25ºС), величина и характер проявления признаков определяется влиянием отцовской формы у всех гибридов. В вариантах обработки пыльцы температурами 45ºС и 7ºС обнаруживается высокое влияние материнских компонентов и особенно выражено у гибридов F_1 – Красная стрела и Северный экспресс.

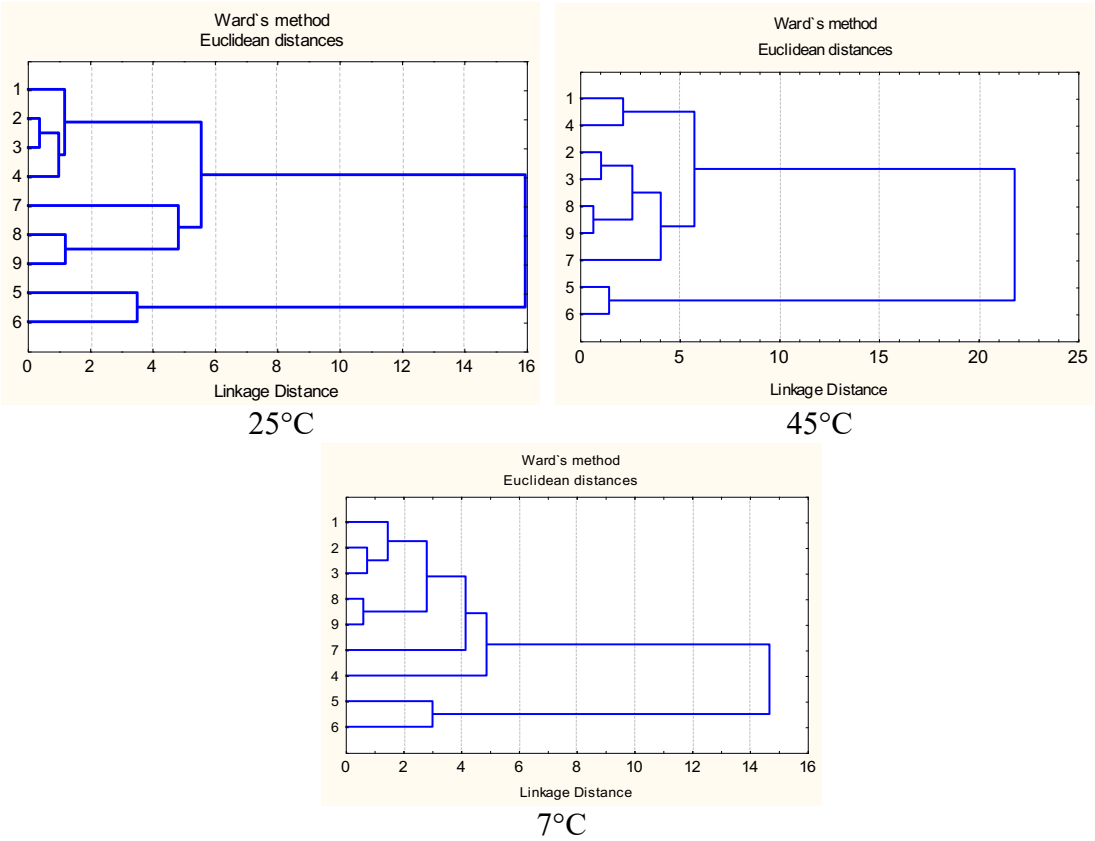


Рисунок 5.2. Дендрограмма сходства родительских форм и гибридов F_1 томата, по морфологическим признакам ядер G клеток свежесобранной пыльцы и пыльцы, обработанной высокой и низкой температурами: 1. *Л 187(1);* **2.** *Л 965;* **3**. *F_1 Ирок;* **4**. *Л187(2);* **5**. *Л828;* **6**. *F_1 Красная стрела;* **7**. *Л965;* **8**. *Л214;* **9**. *F_1 Северный экспресс*

Различная реакция ядер V и G клеток пыльцы на температурные стрессы отразилась на степени схожести гибридных потомств с родительскими формами. Так, например, если при изучении ядер V клеток гибриды F_1 Красная стрела и Северный экспресс на всех 3-х фонах образуют совместный кластер с отцовской формой, то по признакам G клеток эти гибриды более схожи с материнскими.

Кластерный дисперсионный анализ при помощи центроидного метода *k*-mean исходных форм и гибридов F_1, показал, что для морфологических признаков – диаметр, периметр и площадь **ядер V клеток** пыльцы в варианте контроля (25°С) и в вариантах с высокой (45°С) и низкой (7°С) температурами межкластерная дисперсия была выше, внутрикластерной по всем признакам (табл. 5.1). Аналогичные результаты выявил анализ признаков **ядер G клеток** на трех фонах (25°С, 45°С и 7°С) за исключением признака «диаметр ядра» при 25°С и 45°С (табл. 5.2), что указывает на успешное распределение генотипов на три кластера со значением признаков – низкий, средний, высокий.

Таблица 5.1. Кластерная дисперсия по морфологическим признакам ядер V клеток свежесобранной пыльцы и обработанной высокой и низкой температурами

Признаки ядер V-клеток	Межкластерная дисперсия	df	Внутрикластерная дисперсия	df	F	p
25°С						
Диаметр	0,5989	2	0,3300	6	5,4444	0,0448
Периметр	5,9383	2	0,9817	6	18,1477	0,0029
Площадь	16,2414	2	3,7742	6	12,9099	0,0067
45°С						
Диаметр	2,4539	2	0,4950	6	14,872	0,0047
Периметр	8,2347	2	0,7942	6	31,107	0,0007
Площадь	15,5872	2	4,3550	6	10,738	0,0104
7°С						
Диаметр	16,2414	2	3,7742	6	12,9099	0,0067
Периметр	15,5872	2	4,3550	6	10,7375	0,0104
Площадь	9,9808	2	2,6392	6	11,3454	0,0092

Таблица 5.2. Кластерная дисперсия по морфологическим признакам ядер G клеток свежесобранной пыльцы, и обработанной высокой и низкой температурами

Признаки ядер G-клеток	Межкластерная дисперсия	df	Внутрикластерная дисперсия	df	F	p
25°С						
Диаметр	0,4307	2	1,1545	6	1,1192	0,3863
Периметр	31,2090	2	10,4619	6	8,9494	0,0158
Площадь	52,3691	2	27,8357	6	5,6441	0,0009
45°С						
Диаметр	0,4339	2	1,7328	6	0,7512	0,5115
Периметр	51,5617	2	10,5306	6	14,6892	0,0049
Площадь	70,3984	2	52,0564	6	4,0565	0,0002
7°С						
Диаметр	2,6928	2	1,0132	6	7,9732	0,0204
Периметр	37,3740	2	13,6771	6	8,1978	0,0192
Площадь	36,1189	2	31,5770	6	2,5523	0,0004

Кластерный анализ (*k*-средних) позволил выявить сходство и различия между средними значениями каждого из изученных морфологических признаков – диаметр, периметр, площадь ядер **V** и **G** клеток пыльцы томата при воздействии на неё высокой (45ºС) и низкой (+7ºС) температурами (приложение 4, табл. 2.2). Реакция линий и гибридов F_1 томата по изученным признакам проявляется дифференцированно, но в то же время, генотипы в популяциях от разных гибридных комбинаций по показателям признаков **G** клеток на обоих стрессовых фонах (45ºС и 7ºС) имели схожее распределение в кластеры. Это указывает на то, что отбор на устойчивость к одному фактору, может привести к повышению резистентности к другому температурному стресс фактору.

Эти результаты показывают возможность через призму этих изменений проводить оценку и поиск ценных генотипов для правильного планирования скрещиваний и получения гибридов с более стабильным геномом с высокой адаптивностью.

5.2. Изменчивость и наследование содержания ДНК и дисперсии хроматина в ядрах генеративных (G) и вегетативных (V) клеток пыльцы томата под действием температурных факторов

Содержание ДНК в ядрах как V, так и G клеток пыльцевых зерен материнской формы (P_1) гибрида ***F_1 Ирок*** при температуре 25ºС и +7ºС было значительно меньше, чем у отцовской формы (P_2) (табл. 5.3). При повышенной температуре (45ºС) для V клеток подобных различий не выявлено, а в ядрах G клеток этот показатель оказался больше у материнской формы. Содержание ДНК в ядрах всех клеток по сравнению с контролем увеличивалось. Наблюдалось четкое различие между гибридом Ирок и родительскими формами, особенно при низкой температуре. Если, следовать мнению других авторов, [172, 188], которые считают, что высокое содержание ДНК в ядре соответствует и высокой адаптивности генотипа к стрессовым факторам, то материнская форма этого гибрида более устойчива к повышенной и менее к пониженной температуре.

Дисперсия хроматина характеризует его функциональную активность: увеличение показателя дисперсии свидетельствует о более компактной структуре хроматина, то есть уменьшении его функциональной активности [222]. У гибрида F_1 Ирок при оптимальной температуре (25ºС) хроматин ядер V и G клеток пыльцевых зерен был менее плотным по сравнению с материнской формой. Относительно ядер G клеток – получены аналогичные результаты и по сравнению с отцовской формой (табл. 5.3). При воздействии на пыльцу температурой 45ºС характер изменчивости сохранялся. Выявлена значительная дифференциация родительских форм и гибрида F_1 по дисперсии хроматина в ядрах V и G

клеток, но величина его показателя была ниже, чем в контроле. В стрессовых условиях родительские линии проявляли различную реакцию, а гибрид занимал промежуточное положение по этому признаку. Функциональная активность хроматина ядер клеток обоих типов материнской формы при высокой температуре была ниже, чем отцовской и F_1, что вероятно, обусловлено «потенциалом» устойчивости клеток, благодаря чему не требуется дополнительного синтеза других веществ. Воздействие на пыльцу низкой температурой приводит к уменьшению дисперсии хроматина в ядрах V клеток материнской формы в сравнении с отцовской и гибридом F_1. Тогда, как по G клетке выявляется обратная реакция, дисперсия хроматина увеличивается в ядрах клеток материнской формы и F_1, относительно контроля и отцовской формы. У гибрида ***F_1 Ирок*** на фоне низкой температуры (+7ºС), как по содержанию ДНК, так и плотности хроматина в ядрах обоих клеток отмечается положительное доминирование этих признаков (табл. 5.3).

Содержание ДНК в ядрах V и G клеток отцовской формы и гибрида ***F_1 Красная стрела*** в оптимальных условиях (25ºС) было ниже, чем в ядрах клеток обоих типов у материнской формы (табл. 5.3). При повышенной температуре содержание ДНК в ядрах вегетативных клеток материнской формы не изменялось, а в генеративных, незначительно, но увеличивалось. В ядрах клеток обоих типов отцовской формы и гибрида F_1 количество ДНК увеличивалось, относительно контроля. При пониженной температуре содержание ДНК в ядрах вегетативных клеток родительских форм различалось в отличие от генеративных клеток (табл. 5.3).

Дисперсия хроматина (плотность) в ядрах как V, так и G клеток пыльцы отцовской формы F_1 Красная стрела была выше, чем у материнской формы и гибрида F_1. Высокая температура снимает различия между родительскими линиями по этому признаку, и они почти равные, в то время как у гибрида F_1 плотность ядра возрастала. Возможно, это связано со слабой устойчивостью его к высокой температуре. При пониженной температуре (7ºС) отмечены значительные различия по дисперсии хроматина в обоих ядрах исходных форм. Увеличение плотности хроматина (уменьшение функциональной активности) выявлено у материнской формы и гибрида F_1, тогда как у отцовской, плотность хроматина ниже, но выше, чем в контроле (табл. 5.3).

У гибрида ***F_1 Северный экспресс*** исходные родительские формы (контроль) сильно различаются между собой по содержанию ДНК в ядрах V и G клеток пыльцы. Меньше ДНК в ядрах V клеток и несколько выше в ядрах G клеток. Самые высокие показатели в обеих клетках отцовского компонента, который в F_1 доминирует (h_p = +1,38 по V-клетке и +1,54 по G-клетке) превышая лучшего родителя (табл. 5.3). При

повышенной температуре (45ºС) различия между исходными формами по содержанию ДНК в ядрах G клеток увеличивались, а в ядрах V клеток – выравнивались. У гибрида F_1 в ядрах V клеток пыльцы содержание ДНК было меньше, чем у исходных форм, а в ядрах G клеток – приближалось к отцовской. Столь неоднозначная реакция ядер V и G клеток пыльцы, свидетельствует о сложной генетической природе устойчивости к высокой температуре или её отсутствии. При низкой температуре отмечено увеличение содержания ДНК в ядрах как V, так и G клеток пыльцы у отцовской формы, и еще выше показатель признака у материнской формы в ядрах V клеток в два раза, по сравнению с контролем. В ядрах G клеток содержание ДНК остается на уровне контроля (табл 5.3).

Родительские линии гибрида F_1 Северный экспресс по дисперсии хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы при температуре 25ºС (контроль) четко различались. Низкие показатели этого признака, указывают на высокую функциональную активность хроматина у материнской формы. У гибрида F_1 и отцовской формы отмечена низкая активность хроматина. При высокой температуре эта закономерность сохранялась, а гибрид F_1 занимал промежуточное положение. При пониженной температуре, плотность хроматина в ядрах пыльцы как G, так и V клеток ниже у обоих родительских форм, чем у гибрида F_1 (табл. 5.3). Возможно, это обусловлено его низкой устойчивостью.

Индивидуальный анализ распределения ядер G и V клеток пыльцы по содержанию ДНК в популяциях гибридов показал, что гетерогенность пыльцы гибридов F_1 в контроле выше, чем у исходных форм. При температурном воздействии у гибридов F_1 гетерогенность уменьшается за счет появления вегетативных ядер с низким количеством ДНК. Одновременно отмечается повышение гетерогенности за счет появления генеративных ядер с высоким содержанием ДНК. Частота встречаемости генотипов в популяциях F_1 и их родительских форм по содержанию ДНК и дисперсии хроматина в ярах разных клеток (G и V) наглядно представлено в *приложении 5, рисунки 5.1, 5.2, 5.3.*

Относительным показателем устойчивости к температурным стрессам может служить соотношение содержания ДНК в ядрах генеративных и вегетативных клеток пыльцевых зерен (G/V), характеризующее процесс синтеза ДНК (табл. 5.4). Здесь следует отметить, что зрелую пыльцу мы получали от растений, выращенных в теплице в летний период, где температура иногда превышала 30ºС, поэтому соотношение G/V в контроле фактически характеризует её устойчивость, последующее прогревание пыльцы создавало дополнительный стресс. Показано, что устойчивость пыльцы всех трех гибридов к двум температурным стрессовым факторам (45ºС и 7ºС) была или ниже, чем у менее устойчивой, или совпадала с таковой более устойчивой родительской формы.

Таблица 5.3. Содержание ДНК и дисперсия хроматина (отн. ед.) в ядрах вегетативных и генеративных клеток пыльцы гибридов F_1 томата и их родительских форм при воздействии различными температурными режимами и характер наследования этих признаков (h_p)

Исходные родительские формы, гибрид F_1	Гибрид F_1 Ирок				Гибрид F_1 Красная стрела				Гибрид F_1 Северный экспресс			
	Содержание ДНК		Дисперсия хроматина		Содержание ДНК		Дисперсия хроматина		Содержание ДНК		Дисперсия хроматина	
	V-клетка	G -клтка	V-клетка	G-клетка	V-клетка	G-клетка	V-клетка	G-клетка	V-клетка	G-клетка	V-клетка	G-клетка
	t = 25ºC (контроль)											
P_1	0,95±0,05	1,11±0,04	5,89±0,39	19,68±1,42	1,07±0,05	1,22±0,05	4,24±0,29	14,12±0,92	0,74±0,05	1,01±0,06	2,62±0,16	9,74±0,77
P_2	1,01±0,04	1,17±0,04	3,61±0,37	18,13±1,28	0,83±0,05	0,91±0,05	2,75±0,23	11,25±1,43	0,99±0,03	1,23±0,04	3,84±0,18	17,02±1,00
F_1	1,16±0,06	1,27±0,06	3,91±0,22	15,54±1,28	0,71±0,04	0,84±0,05	3,23±0,28	13,91±1,06	1,04±0,03	1,29±0,04	4,54±0,30	15,53±1,50
h_p	**+ 0,6**	**+0,43**	**- 0,74**	**-4,3**	**-2,0**	**-1,37**	**-0,35**	**+0,48**	**+1,38**	**+1,54**	**+2,15**	**+0,59**
	t = 45ºC / 6 часов											
P_1	1,23±0,06	1,57±0,09	4,17±0,25	15,42±0,79	1,08±0,04	1,33±0,05	3,83±0,20	19,51±1,00	0,89±0,04	1,01±0,03	4,65±0,48	13,62±0,86
P_2	1,28 ±0,07	1,33±0,09	2,47±0,20	10,86±0,81	1,77±0,06	1,62±0,07	3,36±0,21	18,48±1,79	1,11±0,06	1,20±0,05	5,54±0,33	24,73±1,63
F_1	1,34±0,06	1,29±0,06	3,56±0,31	13,07±1,10	1,54±0,32	1,32±0,13	5,42±0,85	17,64±1,92	0,82±0,02	1,34±0,06	3,71±0,32	18,33±1,48
h_p	**+ 4,0**	**- 1,33**	**+0,28**	**- 0,03**	**+ 0,34**	**- 1,0**	**+ 7,6**	**- 2,6**	**- 0,99**	**+ 0,28**	**- 3,0**	**- 0,15**
	t = 7ºC / 24 часа											
P_1	0,62±0,05	0,86±0,04	4,93±0,46	22,81±0,46	1,09±0,03	1,44±0,04	6,66±0,39	21,88±1,05	1,59±0,10	1,05±0,06	3,69±0,30	16,32±1,30
P_2	1,17±0,02	1,42±0,06	5,47±0,42	17,02±1,33	1,34±0,07	1,45±0,06	3,41±0,20	14,32±1,25	1,23±0,06	1,61±0,08	3,47±0,18	14,02±0,96
F_1	1,05±0,05	1,25±0,06	6,24±0,36	21,44±1,24	1,14±0,04	1,23±0,07	4,25±0,30	15,33±1,30	0,99±0,03	1,49±0,06	4,46±0,46	20,27±1,52
h_p	**+ 0,57**	**+ 0,39**	**+ 3,8**	**+ 0,53**	**- 0,7**	**- 2,1**	**- 0,48**	**- 0,73**	**- 2,33**	**+ 0,57**	**+ 8,0**	**+ 8,2**

Примечание: P_1 и P_2 – соответственно материнская и отцовская форма; V- и G-клетка – соответственно вегетативная и генеративная клетка

Таблица 5.4. Соотношение содержания ДНК в ядрах G и V клеток пыльцевых зерен гибридов F_1 томата и их родительских форм при воздействии различными температурами

Гибрид F_1	t = 25ºC (контроль)			t = 45ºC			t = 7ºC		
	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

Примечание: P_1 и P_2 – материнская и отцовская форма; V- и G-клетка – соответственно вегетативная и генеративная клетка

Следовательно, исходные формы обладают разной генетически обусловленной устойчивостью. Поэтому при гибридизации кроме использования общих показателей устойчивости мужского гаметофита по жизнеспособности пыльцы и длине пыльцевых трубок, необходимо подбирать линии с высокой комбинационной способностью и идентичной устойчивостью к температурному стрессу.

Одновременно провели анализ доли влияния генотипа и температурных стрессовых факторов на характер варьирования содержания ДНК в ядрах V и G клеток пыльцевых зерен. Факторным анализом установлено, что доля влияния взаимодействия двух факторов на изменчивость количества ДНК значительно выше по G – клетке и составляет 78,4% против 47,4% по V – клетке, в варианте высокотемпературного стресса (табл. 5.5).

На фоне низкой температуры, как по V, так и G – клетке влияние взаимодействия факторов «генотип х температура» на варьирование признака достаточно высокое и соответственно составляет 62,6% и 60,6% (табл. 5.5). Это свидетельствует о резервах отбора устойчивых к данному стрессу генотипов с искомыми показателями адаптивности.

Таблица 5.5. Доля влияния различных факторов на содержание ДНК и дисперсию хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы генотипов томата под влиянием температурных стрессов

Фактор	Содержание ДНК				Дисперсия хроматина			
	t = 45ºC		t = 7ºC		t = 45ºC		t = 7ºC	
	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 х температура»	47,4	78,4	62,6	60,6	66,1	38,6	26,6	10,0

Примечание: V и G клетка – соответственно вегетативная и генеративная клетка

Доля влияния генотипа, температуры и их взаимодействия на изменчивость признака дисперсия хроматина несколько иная. Наибольшая изменчивость дисперсии хроматина отмечена при взаимодействии этих факторов в варианте использования для обработки пыльцы высокой температуры (45ºС) по V – клетке - 66,1%, тогда как по G – клетке только на 38,6% и на 23,1% определяется генотипом. При пониженной температуре доля влияния генотипа (32,8% V – клетка и 32,1% G – клетка) и температуры (32,8% V – клетке и 44,8% G – клетке) была высокой (табл. 5.5), что и обусловливало более четкую дифференциацию генотипов. Вероятно, устойчивость пыльцы связана с дисперсией хроматина, то есть ее функциональной активностью.

Таким образом, проявление цитохимических признаков: содержание ДНК и дисперсия хроматина в ядрах V и G клеток пыльцы у всех изученных гибридов F_1 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 были получены и другими авторами [53, 246, 380], которые у гибридов F_1 кукурузы выявили геномные изменения, в том числе и на молекулярном уровне показав нестабильность содержания ядерной ДНК. При этом установлено, что у межлинейных гибридов с высоким эффектом гетерозиса количество ядерной ДНК было на уровне среднего двух родительских форм. В то время, как у гибридов с низким гетерозисным эффектом оно превышало предполагаемое количество ДНК приблизительно на 5%. Высокую степень изменчивости по содержанию ДНК в зависимости от влияния условий внешней среды установили на аллополиплоидных гибридах тритикале и пшеницы [19, 42].

5.3. Наследование устойчивости к высоко- и низкотемпературным стрессам гибридами F_1 по признакам мужского гаметофита

Генетическая природа устойчивости растений к стрессовым температурам изучена недостаточно, главным вопросом селекционера при получении новых устойчивых форм растений является «Как правильно подобрать родительские пары для скрещивания, чтобы получить потомство с желаемыми признаками?» Исследуя наследование устойчивости к низким и высоким температурам на разных культурах и по разным признакам, авторы выявляют рецессивный характер их наследования [62, 90, 126, 127, 356]. Есть информация и о том, что признаки устойчивости в большинстве случаев являются полигенными и

«многофакторными», и зачастую зависят от взаимодействия генотип х среда [283, 259, 340, 389, 397]. Полигенная наследуемость отмечена и при генетическом анализе устойчивости пыльцы к низкой температуре [233, 363]. Несмотря на это, многие ученые проводят всестроние исследования в надежде найти конкретные «гены устойчивости у растений» [257, 286, 326, 413, 437]. Следовательно, изучение устойчивости растений к действию неблагоприятнных факторов внешней среды, было и остается одним из приоритетных направлений фундаментальных исследований и прикладной селекции.

Следуя этому нами проводилось изучение характера наследования устойчивости к высокой и низкой температурам гибридами F_1, полученных от прямых и реципрокных скрещиваний линий с разым уровнем устойчивости по признакам мужского гаметофита. Для получения гибридов F_1 в эксперимент были включены 15 линий томата, которые предварительно прошли тестирование на устойчивость к высокой (45˚С) и низкой (+6˚С) температурам по признакам пыльцы: жизнеспособность свежесобранной пыльцы (контроль), жаро– и холодостойкость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок. Выделены формы с разным уровнем устойчивости их пыльцы к высокой и низкой температурам. Количество проросшей пыльцы и длина трубок после термообработки уменьшалась в меньшей степени у генотипов с высокой устойчивостью.

Коэффициент варьирования (V, %) признака «жаростойкость пыльцы» при одних и тех же условиях выращивания растений показал, высокую однородность линий: 828 – 4,1%; 187 – 9.4%; и 214 – 13,9%, они характеризуется как высокоустойчивые. Сильную изменчивость проявили линии 189 – 23,7% и 558 – 19,4%, возможно они менее устойчивы.

Наиболее стабильными по характеру проявления признака «холодостойкость пыльцы» были линии: Л 828 – 8,5%; Л 187 – 11,4% и Л 189 – 17,3%. Значительную изменчивость по данному признаку проявили Л 558 – 45,2% и Л 965 – 35,7%. Вероятно, последние являются генетически сложными популяциями, генотипы которых гетерогенны по признаку холодостойкости пыльцы. Эти линии с контрастным проявлением изученных признаков были вовлечены в скрещивания с последующим анализом гибридов F_1.

Анализ жизнеспособности свежей пыльцы (контроль) у гибридов F_1, показал, что при прямом и реципрокном скрещиваниях в комбинациях – Л187 х Л828; Л558 х Л965; Л965 х Л214 и Л189 х Л965 отмечается отрицательное сверхдоминирование (приложение 6, табл. 6.1). Признак «длина пыльцевых трубок» наследовался по-разному в зависимости от конкретной комбинации. Например, у гибридов: Л187 х Л828, Л187 х Л965 и Л469 х Л 186 отмечено положительное сверхдоминирование, тогда как в комбинациях F_1: Л558 х Л965 и Л965 х Л214 как от прямых, так и реципрокных гибридов промежуточное

наследование. В комбинациях Л189 х Л965 при прямом скрещивании имеет место доминирование лучшего родителя (+0,6), при реципрокном (-1,0) худшего. Прямой зависимости наследования признаков «жизнеспособность пыльцы» и «длина пыльцевых трубок» у гибридов F_1 от направления скрещивания и уровня значений их родительских форм в контроле не выявлено. По жизнеспособности у гибридов F_1 отмечена депрессия или доминирование родителя с меньшим значением признака, по длине трубок, промежуточное наследование.

В следующем блоке приводится анализ изучения характера наследования признаков «жаро- и холодостойкость по прорастанию пыльцы» и «устойчивость по длине пыльцевых трубок» у гибридов F_1 с учетом значений этих признаков у их родительских форм (приложение 6, таблицы 6.2 и 6.3).

В комбинациях прямых и реципрокных скрещиваний (Л187 х Л828), где оба родителя характеризуются высокой устойчивостью к высоким и низким температурам в F_1, по жаростойкости отмечается отрицательное доминирование (Нр = –0,55) при прямом, и отрицательное сверхдоминирование (Нр = –1,21) при реципрокном.

По способности проросшей после термообработки пыльцы, формировать длинные пыльцевые трубки также имеет место отрицательное сверхдоминирование (Нр = – 1,5 при прямом и – 2,6 при реципрокном скрещивании). Депрессия по обоим признакам более выражена в F_1 от реципрокных скрещиваний, и значительно выше эти показатели по обоим признакам на фоне низкой температуры (табл. 5,6).

При скрещивании контрастных по устойчивости линий (Л187 х Л965) в F_1 отмечается отрицательное доминирование (худшего родителя) по обоим признакам пыльцы при прямых и реципрокных скрещиваниях. Это указывает на рецессивный характер их наследования (табл. 5.6).

У гибридов F_1, где оба родителя (Л558 х Л965) характеризуются как неустойчивые, имеет место положительное доминирование и сверхдоминирование признаков «жаро- и холодостойкость пыльцы». Особенно выражены показатели по жаростойкости пыльцы и устойчивости трубок (табл. 5.6). Можно предположить, что эти линии по происхождению являются близкородственными, скрещивание которых между собой, приводит к объединению аллелей устойчивости, образуя гомозиготу, что является следствием столь высокой устойчивости гибридов F_1. Или же эта устойчивость обеспечивается за счет полимерии, то есть объединения в одном геноме нескольких эквивалентных генов.

У гибридов F_1 (Л469 х Л186), где родительские формы имеют одинаково средние показатели по всем признакам (жизнеспособность, жаростойкость, холодостойкость) в F_1

как при прямом, так и реципрокном скрещивании отмечается сверхдоминирование. По устойчивости пыльцевых трубок на фоне низкой температуры выявлено промежуточное наследование при прямом и сверхдоминирование при обратном скрещивании (табл. 5.6). Вероятно, линии (469 и 186) использованные в данной комбинации скрещивания также обладают разными парами эквивалентных генов устойчивости, за счет объединения которых в одном геноме, у гибридов F_1 усиливается устойчивость к изученным факторам.

Таблица 5.6. Характер наследования устойчивости к высокой и низкой температурам гибридами F_1 по признакам мужского гаметофита

Гибридная комбинация	Коэффициент наследования признаков – h_p					
	Свежесобранная пыльца		Жаростойкость		Холодостойкость	
	Жизнеспо-собность пыльцы	Длина пыльцевых трубок	Устой-сть по прорастанию пыльцы	Устой-ть по длине пыльцевых трубок	Устой-сть по прорастанию пыльцы	Уст-ть по длине пыльцевых трубок
Л187 × Л828	- 1,39	+ 2,0	- 0,55	- 1,5	- 6,0	- 7,1
Л828 × Л187	- 1,56	+ 3,28	- 1,21	- 2,65	- 5,2	- 7,2
Л187 × Л965	+ 3,96	+ 6,4	- 0,71	- 0,86	- 1,0	- 153,8
Л965 × Л187	- 1,50	+ 3,72	- 0,82	- 0,30	- 0,70	- 139,6
Л558 × Л965	- 1,21	- 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	+ 0,36	+ 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: $h_p > +1$ – положительное сверхдоминирование (гибрид значительно превосходит по показателю анализируемого признака лучшего родителя);

h_p ***+ 0,5 – + 1*** – положительное доминирование (доминирование лучшего родителя;

h_p ***- 0,5 – - 1*** – отрицательное доминирование (доминирование худшего родителя, с меньшим значением признака);

h_p ***+ 0,5 – - 0,5*** – промежуточное наследование;

$h_p < -1$ – отрицательное сверхдоминирование (депрессия), гибрид по признаку уступает худшему родителю.

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 ***указывают на рецессивный характер наследования этих признаков,*** что согласовывается с выводом, сделанным в разделе 5.2 и заключениями других авторов [62, 90, 356]. Направление скрещивания не оказывает значимого влияния на характер проявления устойчивости по признакам пыльцы. Выявленные закономерности, могут служить предпосылкой при гетерозисной селекции для осуществления обоснованного подбора родительских пар для гибридизации.

5.4. Доля влияния родительских форм на наследуемость признаков устойчивости к температурным стрессам у томата

Наследуемость (h^2) это, популяционно–генетический параметр, который учитывает эффект аддитивного действия генов и показывает степень ассоциации между фенотипическими и генотипическими показателями. Следовательно, с его помощью можно прогнозировать эффективность индивидуальных отборов и правильно подобрать исходные пары для скрещивания, что определяет результаты дальнейшей селекции [182].

Изучение наследуемости устойчивости к температурным стрессам по признакам пыльцы в различных комбинациях F_1 состояла из трех этапов: скрещивание генотипов с разным уровнем устойчивости к стрессовым температурам и получение гибридного потомства; анализ наследуемости признаков гибридами F_1 и доли влияния материнских, отцовских форм и их взаимодействия в общей фенотипической дисперсии [132].

В качестве исходных форм использовались 14 комбинаций – две материнские (Л 5 и Л 7) и семь отцовских форм (Л302; Л304; Л305; Л311; Л324; Л327 и сорт Виза).

Оценку родительских форм и гибридов F_1, на устойчивость к высокой температуре проводили на сложных температурных фонах: 35˚С; 38˚С; 45˚С и 48˚С с использованием трех временных экспозиций воздействия на пыльцу изучаемых генотипов: 3, 5 и 7 часов.

Холодостойкость определяли путем проращивания пыльцы в условиях *in vitro,* на фоне с низкотемпературными режимами 6˚С и 10˚С в течение 24 часов.

Для определения доли влияния родительских форм на проявление признаков жаро- и холодостойкость в F_1, использовали компонентный анализ двухфакторного комплекса с вычислением коэффициента наследуемости в широком смысле (h^2).

Анализ жизнеспособности свежесобранной пыльцы исходных форм и гибридов F_1, показал, что его показатель определяется взаимодействием родительских форм (А х В).

В целом по опыту, существенным в изученных комбинациях (14 гибридов F_1) при воздействии на пыльцу температурами 35˚С, 38˚С, 45˚С и 48˚С с использованием двух временных экспозиций (5 и 7 часов) также оказалось влияние взаимодействия АВ (материнская х отцовская форма), с соответствующими коэффициентами наследуемости признака «жаростойкость пыльцы» гибридами F_1 (табл. 5.7). При индивидуальном анализе каждой комбинации F_1, существенным оказалось влияние материнских форм (А).

Обработка пыльцы гибридов F_1 температурным режимом 35˚С в течение 5 часов, показывает значительное влияние на проявление признака жаростойкость пыльцы в F_1 материнской формы (55,4%).

При более длительной временной экспозиции воздействия на пыльцу (7 часов) эти значения несколько меняются (табл.5.7). Такая же закономерность выявляется, при использовании температурного режима 38˚С с временной экспозицией 5 часов. Повышение временной экспозиции воздействия на пыльцу (7 часов) приводит к усилению влияния взаимодействии АВ (материнская х отцовская форма) – 68,0%, на проявление признака «жаростойкость пыльцы» у гибридов. Влияние материнских форм (А) низкое и составляет 21,9%, а от отцовских форм (В) и того меньше – 10,0% (табл. 5.7).

В изученных комбинациях (14 пар), действие температурой 45˚С в течение 5 часов на пыльцу показывает, что проявление результативного признака у гибридов F_1 в основном определяется материнским компонентом (52,4%). При временной экспозиции воздействия на пыльцу – 7 часов, доля влияния материнского компонента (А) уменьшается и усиливается их взаимодействие (А х В). Влияние отцовских форм (В) в обоих вариантах несущественно (табл 5.7). Наиболее жаростойкую пыльцу с материнской линией 5 формируют гибриды F_1 в комбинациях: Л5 ×Л311 – 83,7% и Л5 × Л304 – 57,0%, тогда высокие показатели отмечены по всем комбинациям F_1 с материнской линией 7: – Л7 × Л302 – 62,9%; Л7 × Л304 – 80,3%; Л7 × Л305 – 84,2%; Л7 × Л311 – 89,4%; Л7 × Л324 – 75,7% и Л7 × Л327 – 49,2%, которая характеризуется более высокой жаростойкостью.

Наиболее существенное влияние на проявление признака в F_1 при более высоком температурном режиме (48˚С) оказывает взаимодействие (А × В) факторов. Коэффициент наследуемости составляет 61,6% и 71,2% (табл. 5.7).

Таблица 5.7. Коэффициенты наследуемости признака «жаростойкость пыльцы» гибридами F_1

Компоненты скрещивания	h^2, %				
	25˚С – 3 часа (контроль)	35˚С	38˚С	45˚С	48˚С
			5 часов		
А♀	12,4	55,4	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	19,0
В ♂	16,2	9,4	10,0	9,5	7,5
А × В (♀ × ♂)	66,7	52,7	68,0	54,4	71,2

Примечание: ♀ – Л 5 и Л 7. ♂ – Л 302, Л 304, Л 305, Л 311, Л 324, Л 327 и с.Виза

В целом при разных температурных режимах и временных экспозициях действия на пыльцу, жаростойкость гибридов F_1 определяется материнскими формами (А) и взаимодействием их с отцовскими (А × В). Влияние отцовских форм (В) несущественно. В случае более высокого уровня температурного режима и длительности воздействия на пыльцу, в изученных комбинациях существенным оказалось взаимодействие (А × В).

В следующем блоке исследований приводятся результаты оценки и анализа характера наследуемости холодостойкости пыльцы гибридами первого поколения от разных комбинаций скрещивания. При индивидуальном анализе выделяются гибриды с очень высокой устойчивостью: Л7 × Л304 – 88,6%; Л7 × Л305 – 76,6%; Л7 × Л311 – 73,5%.

Коэффициент наследуемости признака «холодостойкость пыльцы» в данном блоке показывает высокую долю влияния материнской формы (А) – 40,6% на фоне более низкой температуры (+6˚С), и ниже показатель (18,0%) при температуре +10˚С (табл. 5.8).

В изученных комбинациях гибридов существенным в обоих вариантах опыта (6˚С и 10˚С) оказалось влияние взаимодействия АВ (материнская × отцовская формы), что подтверждают полученные коэффициенты наследуемости признака «холодостойкость пыльцы» – 55,7% - 78,8% соответственно (табл. 5.8).

Таблица 5.8. Наследуемость (h^2) признака «холодостойкость пыльцы» гибридами F_1

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

В данном эксперименте показатель наследуемости – это не только характеристика изученных признаков (жизнеспособность, жаро- и холодостойкость пыльцы), но также и искусственно смоделированных средовых (фоновых) условий в которых проводилось изучение родительских форм и их гибридов F_1. Выявленный характер наследуемости селектируемых признаков, может быть предпосылкой для рационального планирования и подбора родительских пар и прогнозирования эффективности селекции на устойчивость.

5.5. Роль трансгрессий в селекции томата на устойчивость к высоким температурам

Сущность трансгрессии заключается в том, что при скрещивании исходных форм, с одинаковым или отличающихся между собой по характеру проявления признака, в расщепляющихся гибридных потомствах появляются генотипы с показателями выше, чем у родительских форм. Считается, что частота появления трансгрессивных форм зависит от числа полимерных генов, которые контролируют тот или иной признак: чем больше генов – тем меньше трансгрессивных форм [73]. Объединение генотипов родителей в систему аллелей, которое обеспечивает максимальное проявление признака, позволяет выделить ценные, трансгрессивные формы. Вклад того или иного фактора в значение признака оценивается не абсолютной величиной, и не средним значением признака, а его дисперсией [73]. Поэтому, именно с использованием среднепопуляционной дисперсии по гибридной семье, нами проводится анализ расщепляющихся популяций F_2.

Экспериментальным материалом служат девять гибридных комбинаций F_2: Л 5 х с. Церос; Л 5 х с. Лидер; Л 5 х Л 324; Л 7 х с. Лидер; Л 7 х Л 126; Л 7 х с. Церос; Л 7 х Л 305; Л 7 х Л 327 и Л 7 х Л 324, полученные с использованием родительских форм, в равной степени устойчивых по признакам мужского гаметофита к высокой температуре. Изучали комплекс признаков пыльцы (жизнеспособность, длина пыльцевых трубок, жаростойкость и устойчивость по длине пыльцевых трубок). Полученные результаты обрабатывали в двухфакторном дисперсионном комплексе с тремя повторностями и четырьмя градациями второго фактора. В результате оценки и анализа расщепления установлено, что на самом высоком уровне значимости ($P < 0{,}001$) внутри популяции каждой гибридной комбинации все растения отличаются друг от друга по комплексу изученных признаков. Мерой вариации изученных признаков служит показатель средней дисперсии (S^2) по семье.

В расщепляющихся потомствах гибридов были выявлены генотипы с крайними отклонениями значений изученных признаков: уступающие обоим родительским формам; имеющие среднеродительское значение; превышающих или уступающих одному из исходных форм (рис. 5.3). Выделены, которые по жаростойкости пыльцы и устойчивости пыльцевых трубок, превосходили обоих родителей – трансгрессивные рекомбинанты, с которых выделены семена для проведения следующего цикла отборов.

Например, в расщепляющейся популяции F_2 (Л7 х Лидер), большая часть генотипов имеют низкие и средние значения по комплексу изученных признаков пыльцы. Высокая изменчивость (S^2 – 4620) между средними значениями одного признака и по всем изученным, позволяет нам отбирать только четыре генотипа. Высокая изменчивость,

выявлена и в комбинации F_2 – Л5 х Л324 (S^2 – 4502), где выделяются три генотипа, с значением признаков выше, чем у их родителей (табл. 5.9). Из комбинаций гибридов F_2 – Л7 х Церос и Л7 х Л327 на фоне высокой внутрипопуляционной гетерогенности выделились два и один генотип соответственно. Из двух других комбинаций Л7 х Л324 и Л5 х Церос выделено только по 2 растения, показатели признаков у которых на уровне среднеродительского, остальная часть растений в их популяциях имели значения признаков ниже, чем среднеродительское. Средняя дисперсия по семьям показывает, что внутрипопуляционная изменчивость по комплексу признаков пыльцы на фоне стрессовой температуры достаточно высокая: S^2–5764; S^2–5035; S^2–5848 и S^2–4645 (табл. 5.9).

Таблица 5.9. Дисперсионный анализ и характеристика расщепляющихся гибридных популяций F_2 по признакам пыльцы

Номер гибридной семьи	Гибридная комбинация	Изучено растений	№ выделив-шегося растения	Средний показатель по всем признакам *,%	Средняя дисперсия по семье (S^2)
29	Л 5 х с. Церос	15	5 4	46,6 44,9	4645
30	Л 5 х с. Лидер	20	1 7	54,2 V 73,3 WV	1702
31	Л 5 х Л 324	20	9 14 20	64,7 W 70,8 WV 66,2 W	4502
33	Л 7 х с. Церос	15	7 9	58,6 V 51,4 V	5764
34	Л 7 х с. Лидер	20	14 16 18 19	44,6 41,8 44,2 41,3	4620
35	Л 7 х Л 126	20	4 8 9 12	61,5 W 60,7 W 69,0 W 64,5 W	2647
37	Л 7 х Л 305	20	8 12 15	55,5 V 61,9 W 53,1 V	8015
38	Л 7 х Л 324	15	6 2	58,3 V 42,4	5848
39	Л 7 х Л 327	20	5	52,0 V	5035

Примечание: ***1. * –*** *жизнеспособность, жаростойкость пыльцы, длина пыльцевых трубок устойчивость по длине пыльцевых трубок к высокой температуре.* **2.** ***V*** *– устойчивый генотип,* ***W*** *– генотипы с высокой устойчивостью и* ***WV*** *– сверхустойчивые генотипы*

Низкая дисперсия по семье (S^2 – 1702), выявлена в комбинации F_2 (Л5 х Лидер), которая указывает на высокую однородность популяции, но генотипы с очень низкими, низкими и средними значениями признаков. Выделены только два генотипа, средние значения признаков у которых не меняются относительно контроля, что подтверждает их устойчивость, особенно у растения 7 (табл. 5.9). Невысокая внутрипопуляционная изменчивость в расщеляющейся популяции F_2 (S^2 – 2647), по анализируемым признакам выделяет и комбинацию Л7 х Л126, их которой выделено 4 генотипа с высокими показателями признаков (60,7 – 69,0%). Самая высокая изменчивость (S^2–8015) отмечена в комбинации F_2 (Л7 х Л305), где в расщепляющейся популяции генотипы представлены всеми классами, от крайне низких до очень высоких показателей двух разных признаков: жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок (рис. 5.3 *а*).

Из 9-ти расщепляющихся гибридных популяций 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. Но, только 16 генотипов, имели показатели признаков выше, чем их родительские формы (табл. 5.9). Они характеризуются как устойчивые и очень устойчивые к высокой температуре по комплексу признаков пыльцы.

5.5.1. Особенности внутрипопуляционной трансгрессивной изменчивости по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок» у гибридов с резко выраженными различиями средней дисперсии (S^2) по семье

Сравнительный анализ изменчивости признаков пыльцы показан на 4-х гибридных комбинациях: Л7 х Л126, Л7 х Л305, Л7 х сорт Церос и Л5 х Л324, которые в 2-х факторном дисперсионном комплексе демонстрируют разную внутрипопуляционную изменчивость по комплексу признаков: жизнеспособность, длина пыльцевых трубок (контроль), устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине трубок (опыт).

В комбинации Л7 х Л305, где средняя дисперсия (S^2 = 8015) в 3 раза выше, чем у Л7 х Л126 (S^2 = 2647), гетерогенность их популяций по встречаемости генотипов с резко различными значениями по двум признакам – жаростойкость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок, четко отражена на диаграмме (рис. 5.3 *а, б*).

В расщепляющейся популяции гибрида F_2 (Л5 х Л305) выделяются генотипы с крайними значениями по признаку «жаростойкость пыльцы», которые варьируют от 1,0 - 9,9% до 80,0 - 89,9%. В популяции большая часть генотипов (50,8%) имели низкие (1,0 -

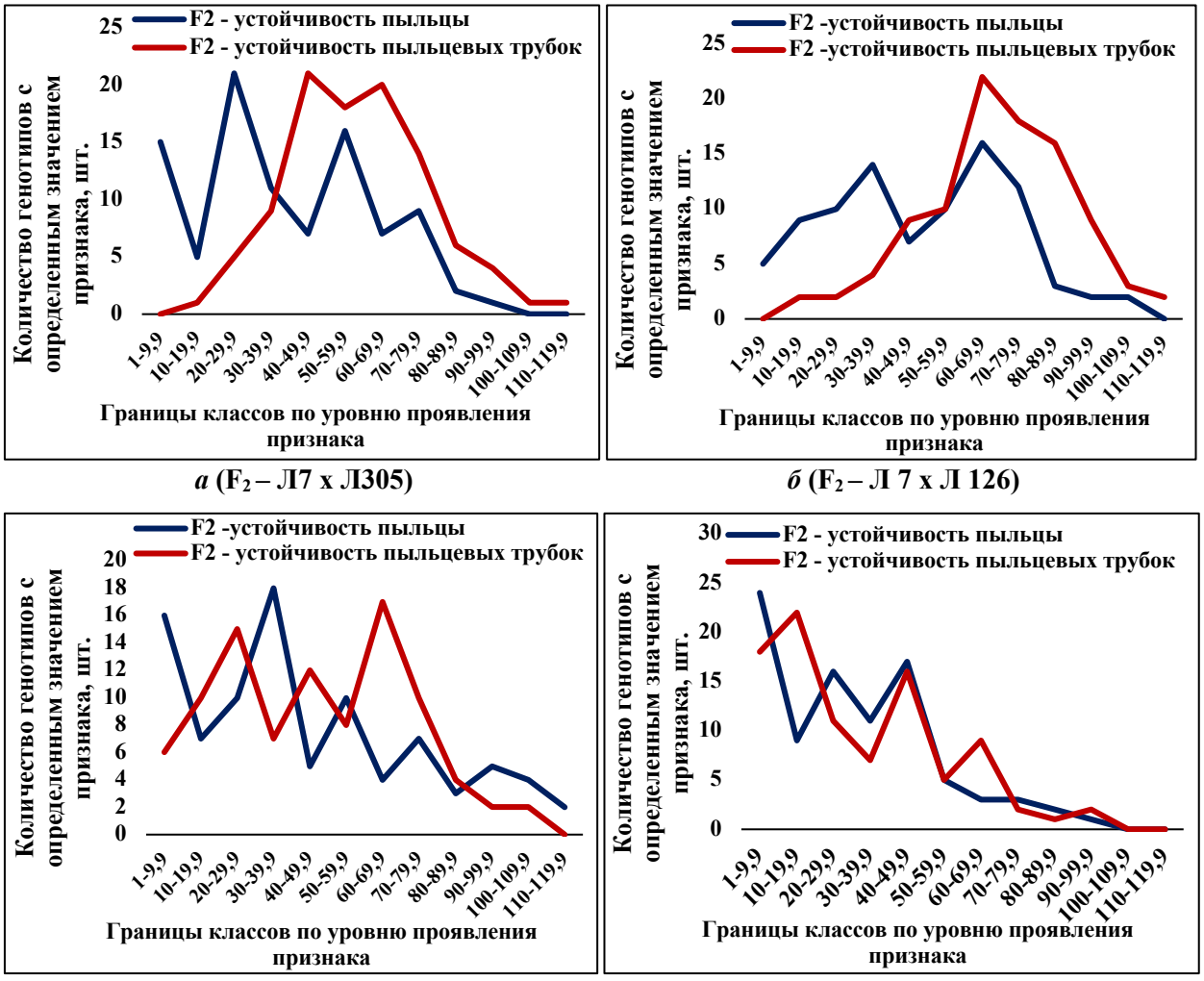
29,9%) показатели признака. Средние значения (30,0% - 49,9%) имели 32,3% генотипов и только 16,9%, имели высокую жаростойкость пыльцы (50,0 - 89,9%). Генотипов, с крайне высокими значениями признака (90,0% - 109,9%) не выявлено (рис. 5.3 *а*).

По признаку «устойчивость пыльцевых трубок» большая часть генотипов (53,8%) распределены на классы со средним и высоким значением (39,9%-69,9%), остальные распределяются на классы с очень низкими (10-29,9%) и крайне высокими значениями (100-119,9%), но из популяции выделяются только два генотипа, у которых совпадают высокие показатели по обоим признакам пыльцы. В расщепляющейся популяции, данной гибридной комбинации имеется много генотипов устойчивых по прорастанию пыльцы, но неустойчивых по длине пыльцевых трубок и наоборот (рис. 5.3 *а*).

Широкий размах изменчивости, по обоим признакам пыльцы, имеет место в расщепляющейся популяции F_2, от комбинации Л7 х Л126. Выявлено много генотипов (9,2%), с крайне высокими значениями признака – жаростойкость пыльцы (от 90,0 до 109,9%), и значительно больше рекомбинантов (26,1%), превышающих лучшего родителя по устойчивости пыльцевых трубок (90,0 - 119,9%). Из диаграммы (рис. 5.3 *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. 5.3 *б*). Нет генотипов с крайне низкими значениями (1 - 9,9). Частота встречаемости трансгрессивных форм с высоким совпадением показателей обоих признаков «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых пыльцевых трубок» в данной комбинации (Л7 х Л126) оказалась выше, чем в остальных.

Наиболее широкий спектр рекомбинационной изменчивости отмечается в расщепляющейся популяции от комбинации Л7 х сорт Церос по обоим признакам пыльцы (рис. 5.3 *в*). Генотипы в этой популяции представлены всеми классами: много (28,7%) с крайне низкими значениями по жаростойкости пыльцы (1-9,9%); средние значения (19,9-39,9%) имели 45,2%; в классы с высоким (40 - 89,9%) и с очень высокими (90-119%) значениями признаков распределились 23,1% и 2,9% соответственно. По устойчивости пыльцевых трубок, 33,6% генотипов имеют крайне низкие значения (от 1 до 19,9%). Частота встречаемости трансгрессивных форм с высокой устойчивостью по длине трубок (50-89,9%) также оказалась высокой (41,3%), есть генотипы (8,6%), и с крайне высокими значениями признака (90-119%) (рис. 5.3 *в*). Однако, трансгрессивных рекомбинантов с высоким совпадением показателей обоих признаков, превышающих лучшего родителя, или на его уровне, не выявлено. Выделены два генотипа на уровне среднеродительского.

Характер расщепления в популяции гибрида Л5 х Л324, кардинально отличается от представленных выше (рис. 5.3 *г*). Большая часть генотипов 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 три трансгрессивных рекомбинанта, значения обоих признаков «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок» у которых, превышают лучшего родителя или находятся на его уровне. После высокотемпературной обработки их пыльца быстро прорастает, формируя на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* длинные трубки с устойчивостью выше, чем в контроле (100 - 119,9%), показатель которого может служить главным критерием при отборе устойчивых генотипов томата.



а **(F_2 – Л7 х Л305)** ***б*** **(F_2 – Л 7 х Л 126)**

в **(F_2 – Л 7 х Церос)** ***г*** **(F_2 – Л 5 х Л 324)**

Рисунок 7. Генотипическая структура расщепляющихся популяций F_2 по частоте встречаемости генотипов томата с определенным значением признаков:

жаростойкость по прорастанию пыльцы **и** *устойчивость по длине пыльцевых трубок*

Индивидуальный анализ внутрипопуляционной трансгрессивной изменчивости по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок» у гибридов с резко выраженными различиями дисперсии (S^2) по семье (табл. 5.9) показал, что частота образования трансгрессивных форм в F_2, а также степень улучшения их в сравнении с родительскими формами зависят как от гибридной комбинации, так и селектируемого признака. С учетом выявленной вариабельности двух признаков пыльцы, рекомендуется отборы на данной стадии онтогенеза проводить при высоком совпадении их характеристик. Установлено, что не из всех гибридных популяций выщепляются трансгрессивные рекомбинанты, сочетающие устойчивость по разным признакам пыльцы со значительным превышением значений их исходных родительских форм, даже если они характеризуются, как высокоустойчивые.

5.5.2. Селекционная ценность потомств гибридных популяций F_3, полученных из устойчивых по признакам пыльцы трансгрессивных рекомбинантов

О селекционной ценности выщепившихся трансгрессивных форм можно судить, только, по анализу характера проявления признаков пыльцы в более поздних поколениях [66]. Для этого популяции F_3 формировали из семян лучших рекомбинантов выделенных в F_2. Оценка их потомств в генерациях F_3 и F_4, позволит определить эффективность метода отбора и его влияние на проявление как признаков пыльцы, так и ряда хозяйственно-ценных признаков.

Дисперсионный анализ результатов оценки потомств поколения F_3, выявил высокие достоверные различия ($P < 0{,}001$), как в пределах популяций одной комбинации, так и между гибридными семьями. Показатели взаимодействия факторов «генотип×признак», «генотип×температура» позволяют выделить из семей устойчивые генотипы (табл. 5.10).

В популяциях потомств F_3 отмечено смещение показателей изученных признаков пыльцы в сторону их уменьшения (табл. 5.10). Например, в популяциях потомств F_3 (Л7 × Л305), полученных от лучших рекомбинантов № 12 и № 15, генотипы демонстрируют показатели значительно ниже (41,3% и 40,0%), чем у рекомбинантов F_2 – 61,9% и 53,1% по жаростойкости пыльцы, и 35,1% и 43,4% против 72,3% и 66,7% по устойчивости пыльцевых трубок соответственно. Из этих семей не удалось выделить растения, с показателями даже на уровне среднеродительского. Отличные от этих, получены результаты в популяции F_3 (Л7 × Л305), от растения № 8 (F_2), со средним значением (55,5%) по комплексу признаков, где формируется более устойчивое потомство. Анализ взаимодействия факторов «генотип × температура» выделяет 5 растений – № 3, 5, 8, 9, 11.

Доля влияния генотипа на характер проявление признаков пыльцы очень высокая, особенно по устойчивости пыльцевых трубок (табл. 5.10).

Несколько иные результаты получены по комбинации Л7 × Л126, где в F_2 частота встречаемости растений, относящихся к классам с более высокими показателями была выше (рис. 5.3 *б*). Лучшие растения 4, 8, 9 и 12 выделенные в F_2 из этой комбинации формируют в F_3 более однородные популяции, но со смещение генотипов в сторону классов с низкими и средними значениями. Из потомств растений № 4, 9 и 12 с наиболее высокими значениями в F_2 (№ 4 – 61,5%; № 9 – 69,0%; № 12 – 64,5%) в F_3 не удалось выделить ни одного генотипа с равнозначным или выше среднего значения по популяции. Потомство F_3, полученное от растения № 8 (F_2 – 60,7%) также имеет в популяции большое количество генотипов со средними значениями изученных признаков (табл. 5.10).

Лучшие рекомбинанты F_2 – № 7 и № 20 выделенные из комбинаций Л7 × с. Церос и Л5 × Л324 в F_3 дают потомства, устойчивость которых также ниже, чем у генотипов, из которых они были получены. Дисперсионный анализ взаимодействия факторов «генотип × температура» и «генотип × признаки» показывает, что в популяциях F_3 не обнаруживается растений с более высокими показателями анализируемых признаков, чем у растений F_2. Такие же результаты получены в F_3 и по комбинации Л5 × с. Церос (табл. 5.10). Одновременно показано, что доля влияния генотипа на характер проявления устойчивости по длине пыльцевых трубок и жаростойкость пыльцы, разная. У растений, выделенных в F_3, наблюдается как совпадение, так и различия по доле влияния генотипа на эти признаки, а значит последующие отборы проводятся при высоком совпадении доли влияние генотипа на оба признака. Наиболее эффективным отборы были из популяций гибридных комбинаций – Л7 х Л305, Л7 × Л126 и Л7 × Церос, при том, что доля влияние генотипа на устойчивость трубок, выше. У выделенных в F_3 растений из других комбинаций, наблюдается как совпадение, так и различия по доле влияния генотипа на характер проявления двух разных признаков (табл. 5.10).

Анализ популяций F_3, потомств трансгрессивных рекомбинантов, выделенных в F_2, показал, что не из всех рекомбинантов формируются устойчивые потомства. Отмечено изменение структуры гибридных популяций в F_3, выражающееся в уменьшении или полном отсутствии генотипов с крайне низкими и крайне высокими показателями. Выявленная разная доля влияния генотипа на характер проявления признаков «жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок», показывает, что в популяциях от разных комбинаций скрещивания появляется больше генотипов со средними значениями признаков, где доля влияния генотипа на характер их проявления неоднозначна.

Таблица 5.10. Характеристика гибридных потомств F_3, полученных от лучших рекомбинантов выделенных в F_2 по комплексу признаков пыльцы

Комбинация гибрида	№ растения в F_2 из которого получена гибридная семья F_3	Число изученных растений в F_3	№ растения выделенного из F_3	Средний показатель при взаимодействии «генотип х признак»	Средние показатели при взаимодействии «генотип х температура»	Доля влияния генотипа на проявление признаков,%	
						жаростой-кость пыльцы	уст-ть пыльц-х трубок
Л 7 × Л 305	8р – 55,5%	20	3 5 8 9 11	47,0 47,7 49,0 47,1 47,6	54,9 64,2 58,4 58,7 52,3	57,1 60,0 58,1 52,7 53,1	60,9 68,4 66,5 68,6 63,0
Л 7 × Л 126	8р – 60,7%	20	2 5 7 9 12	40,2 39,9 41,7 47,7 35,9	55,4 51,7 49,9 42,2 36,9	52,4 47,6 56,0 53,3 32,2	61,4 61,9 52,7 55,7 59,9
Л 7 × Церос	7р – 58,6%	20	1 4 8 11 12 19	48,1 41,4 44,3 45,5 36,3 46,4	57,6 43,9 53,3 55,5 45,9 52,4	50,3 47,1 55,9 58,6 38,3 51,1	70,2 53,9 59,0 58,8 60,9 63,7
Л 5 × Л 324	20р – 66,2%	20	1 3 5 6 13	39,0 40,9 43,3 38,5 37,9	48,5 48,9 57,5 43,7 43,5	55,8 46,3 46,9 47,5 35,3	49,5 59,9 69,2 51,5 63,8
	14р – 44,6%	20	3 6	31,4 36,6	34,7 51,4	24,4 45,8	57,2 60,2
Л 5 × Церос	9р – 64,7%	20	1 2 5	38,2 36,1 39,7	45,9 41,9 47,9	49,2 31,6 55,8	53,1 61,7 50,0

5.5.3. Сравнительный анализ хозяйственной ценности потомств поколений F_3 и F_4, полученных из рекомбинантов выделенных в F_2

Реакцию гибридных популяций на отбор (R), как одну из важнейших характеристик их селекционной ценности, определяли в F_3 и F_4 по соотношению средних значений признаков всей популяции ($X_{вп}$) и у отобранных потомств ($X_{оп}$) в предыдущем поколении и установили фактический сдвиг количественной выраженности признака при отборе. Отсчет поколений ведется по растению, отобранному в предыдущем поколении.

Семена лучших растений, выделенных в F_2, использовали для получения популяций F_3, а из гибридных популяций F_3, снова отбирали лучшие для формирования генерации F_4.

Анализ селекционной ценности по реакции гибридных популяций на отбор (R) показал, что фактический сдвиг по жаростойкости пыльцы в F_3 относительно F_2 невелик (0,92), и ещё ниже в F_4 к F_2 – 0,65, что не подтверждает предположение получения более устойчивых потомств. Гетерогенность изученных гибридных популяций по жаростойкости пыльцы в разных гибридных популяциях (F_2, F_3, F_4) остается высокой. Эффективным отбор оказался в F_4 относительно F_2 только у гибридной комбинации Л7 х Л324. Поскольку, оценка гибридных популяций проводится в разные годы, то очевидно, при смене условий формирования пыльцы не все лучшие потомства, отобранные в F_2, были таковыми в следующем поколении, но все же, в каждой из изученных популяций от разных комбинаций выделялись устойчивые по жаростойкости пыльцы, генотипы.

Несколько выше сдвиг показателей в динамике поколений F_2, F_3 и F_4 от разных гибридных комбинаций был по устойчивости пыльцевых трубок 0,99 (F_3 к F_2) и 1,15 (F_4 к F_2). Наиболее выраженный положительный сдвиг в сторону высоких значений по данному признаку в F_3 и F_4 относительно F_2 отмечен только у трех комбинаций – Л7 × Л305, Л7 × с. Церос, Л 7 × с. Лидер (R – 1,91, 1,29 и 1,08 соответственно) (табл. 5.11). В популяциях этих комбинаций практически не встречается генотипов с крайне высокими и крайне низкими значениями обоих признаков.

Таблица 5.11. Реакция гибридных популяций F_3, F_4 на отбор в F_2 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		
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	0,92	0,65
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		
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	0,99	1,15
Л 7 × Лидер	86,7	0,89	1,08		
Л 5 × Церос	51,2	0,67	0,76		

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 гибридных поколений F_2, F_3 и F_4.

По итогу, селекционная ценность потомств F_3 и F_4, полученных из трансгрессивных рекомбинантов F_2 по признакам «жаростойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок» не столь выражена, как ожидалось. Вероятно, характер проявления их является отражением совокупности многих генотипических и фенотипических черт, проявляющихся на разных стадиях онтогенеза растений, одновременно указывая на полигенную природу признаков.

Наряду с комплексом признаков мужского гаметофита в F_2, F_3 и F_4 изучали характер проявления некоторых количественных признаков (число соцветий на растении, количество цветков и плодов на них, числа семян в плодах) и уровень их изменчивости (V, %) в потомствах F_4, полученных от генотипов с разным уровнем устойчивости по признакам пыльцы 64,2% (Л7 х Л305), 42,2% (Л7 х 126) и 34,7 (Л7 х Лидер) (табл. 5.12).

Установлена тенденция в направлении большего выхода растений с равными значениями признаков в F_4, полученных из растений F_3 со средней устойчивостью по признакам пыльцы. В то время как потомство генерации F_4, полученное из растений F_3 с высокой устойчивостью пыльцы, демонстрирует более высокую вариабельность, с наличием в популяциях большего числа генотипов с меньшим значением этих признаков. Завязывание плодов ниже, а вариабельность по массе плода и числу семян в них выше. У потомств F_4, от растений с низкими показателями по признакам пыльцы, также наблюдается высокая вариабельность значений количественных признаков (табл. 5.12).

Таблица 5.12. Изменчивость количественных признаков в потомствах F_4, полученных от растений F_3 с разным уровнем устойчивости к жаре по признакам пыльцы

Признаки	Коэффициенты варьирования (V, %) количественных признаков в популяциях потомств поколения F_4, полученных от генотипов с разным уровнем устойчивости по комплексу признаков пыльцы:					
	с высоким		с низким		средним	
	$X_{ср}$	V,%	$X_{ср}$	V,%	$X_{ср}$	V,%
Число соцветий на растении, шт.	5,3 ± 0,1	18,2 ± 1,4	4,9 ± 0,7	19,8 ± 2,1	5,1 ± 0,4	14,7 ± 3,1
Цветков на растении, шт.	6,3 ± 0,7	28,3 ± 2,6	5,6 ± 1,0	40,4 ± 1,2	6,7 ± 0,9	21,6 ± 1,4
Плодов на растении, шт.	21,1 ± 1,3	46,5 ± 2,2	15,3 ± 0,8	52,5 ± 3,7	24,3 ± 2,6	34,6 ± 2,0
Масса плода, г.	126,7 ± 3,4	54,1 ± 1,8	98,8 ± 3,1	67,7 ± 2,4	80,3 ± 2,4	51,9 ± 2,8
Число семян в плоде, шт.	38,0 ± 2,6	46,3 ± 3,1	75,8 ± 3,7	59,6 ± 1,9	52,5 ±2,9	41,4 ± 4,0

Исследование и анализ закономерностей изменчивости признаков мужского гаметофита с одновременным учетом и некоторых количественных признаков в популяциях гибридных потомств от разных комбинаций скрещивания в динамике поколений F_2, F_3 и F_4 привело к получению комплексных геноносителей (более 50 линий) органично сочетающих устойчивость к другими ценными для селекции признаками.

Корреляции между признаками, характеризующими устойчивость популяций в динамике гибридных поколений – F_2 F_3 и F_4. Как известно, в основе генетических коррелятивных связей между признаками, лежит плейотропное действие генов, их взаимодействие и сцепление, то есть сугубо генетические эффекты. В связи с этим, представляет большой интерес изучение влияния разной конкурентной способности генотипов, выделенных в F_1 на проявление корреляционных связей между признаками, характеризующих устойчивость потомств в F_2, F_3 и F_4 к высокой температуре.

Анализ корреляционных связей по годам исследований (2007-2009) в популяциях гибридных поколений F_2, F_3 и F_4 по изученным признакам (количество цветков на растении; количество плодов; жизнеспособность свежесобранной пыльцы; жаростойкость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок) не выявляет устойчивой сопряженности между ними. Анализируются 7 гибридных комбинаций.

В популяциях F_2, в год сильной засухи (2007) отмечена выраженная положительная корреляция (+ 0,67) между признаками количество цветков на растении и устойчивость по длине пыльцевых трубок к высокой температуре. Средний уровень ($r = +0,49$) выявлен между жаростойкостью пыльцы и устойчивостью по длине трубок; жаростойкостью пыльцы и количеством плодов на растении ($r = +0,43$); устойчивостью пыльцевых трубок и количеством плодов ($r = +0,42$). Между остальными признаками эти показатели очень низкие положительные или очень незначительные отрицательные (табл. 5.13).

В условиях 2008 года у популяций F_3, потомств трансгрессивных рекомбинантов выделенных в F_2 сопряженность между признаками: жизнеспособность пыльцы и её жаростойкость более выражена ($r = +0,60$) против (+0,23) в F_2; жизнеспособность пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок высокая ($r = +0,70$), в то время как в F_2, её практически нет (+0,14). В гибридном потомстве F_3, сопряженность между жаростойкостью пыльцы и устойчивостью пыльцевых трубок не сохраняется. Положительная корреляция между признаками жаростойкость пыльцы и количество завязавшихся плодов на растении усиливается в F_3 и составляет $r = +0,51$ против $r = +0,43$ в F_2 (табл. 5.14). Выше коэффициент корреляции и между жизнеспособностью пыльцы и количеством плодов на растении ($r = +0,49$), тогда, как в F_2 сопряженность очень низкая и отрицательная ($r = -$

0,07). Также отмечен средний уровень корреляции между признаками количество цветков на растениии и количество завязавшихся плодов из них (r = +0,43). Вероятно, растения в популяциях F_3, более выравнены по характеру проявления этих признаков.

Таблица 5.13. Корреляции между признаками в поколении F_2 по всем комбинациям

Признаки F_2 – 2007 N=7	Количество цветков на растении, шт	Количество плодов на растении, шт	Жизнеспособность пыльцы, %	Жаростойкость пыльцы, %	Устойчивость по длине трубок, %
Количество цветков на растении, шт	1,00				
Количество плодов на растении, шт	0,24	1, 00			
Жизнеспособность пыльцы, %	0,23	– 0,07	1,00		
Жаростойкость пыльцы,%	– 0,16	**0,43**	0,23	1,00	
Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %	**0,67**	**0,42**	0,14	**0,49**	1,00

Таблица 5.14. Корреляционные связи между признаками в поколении F_3

Признаки F_3 – 2008 N=7	Количество цветков на растении, шт	Количество плодов на растении, шт	Жизнеспособность пыльцы, %	Жаростойкость пыльцы, %	Устойчивость по длине трубок, %
Количество цветков на растении, шт	1,00				
Количество плодов на растении, шт	**0,43**	1,00			
Жизнеспособность пыльцы, %	**– 0, 47**	**0,49**	1,00		
Жаростойкость пыльцы,%	– 0,28	**0,51**	**0,60**	1,00	
Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %	**– 0, 53**	0,,21	**0,70**	0,05	1,00

В поколении F_4 (2009) высокая положительная корреляция (r = +0,69) установлена между жизнеспособностью пыльцы и устойчивостью по длине пыльцевых трубок, аналогичная высокая сопряженность (r = +0,70) между ними была выявлена и в F_2 (2007). От высокой положительной (r = +0,60) в F_3 (2008) до высокой отрицательной (r = – 0,54) в F_4 (2009) меняется коэффициент корреляции между признаками жизнеспособность пыльцы и её жаростойкость (табл. 5.15), тогда, как в F_2 (2007) он очень низкий – +0,23.

Высокая отрицательная сопряженность в F_4 установлена межу жизнеспособностью, жаростойкостью пыльцы, устойчивостью пыльцевых трубок и количеством плодов на растении, что соответственно составляет r = – 0,81; – 0,62 и – 0,65 (табл. 5.15). В то время, как в поколении F_2 (2007) сопряженность между этими признаками очень низкая, отрицательная и средняя с соответствующими коэффициентами: – 0,07, + 0,43 и + 0,42 (табл. 5.13), а в поколении F_3 (2008): + 0,49, + 0.51 и + 0,21 (табл. 5.14). Это показывает, что коэффициенты корреляции между признаками, по которым проводились отборы, значительно меняются, вплоть до отрицательных в динамике поколений – F_2, F_3 и F_4.

Таблица 5.15. Корреляционные связи между признаками в поколении F_4

Признаки F_4 – 2009 N= 7	**Количество цветков на растении, шт**	**Количество плодов на растении, шт**	**Жизнеспо-собность пыльцы, %**	**Жаростой-кость пыльцы, %**	**Устойчи-вость по длине трубок, %**
Количество цветков на растении, шт	1,00				
Количество плодов на растении, шт	**0,45**	1,00			
Жизнеспособность пыльцы, %	**–0,61**	**–0,81**	1,00		
Жаростойкость пыльцы, %	0,36	**–0,62**	**–0,54**	1,00	
Устойчивость по длине пыльцевых трубок, %	**–0,49**	**–0,65**	**0,69**	0,07	1,00

Высокая изменчивость корреляционных связей между признаками, указывает на различия в условиях прохождения критических фаз развития на данном этапе онтогенеза томата и его взаимодействия с параметрами экологических факторов в разные годы. Возможно, в популяциях этих генераций ещё идет расщепление, что соответственно отражается на сопряженности между признаками. Анализ проявления признаков: жизнеспособность, жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок в динамике поколений (F_2, F_3 и F_4) показал сложный характер этих признаков, как в процессе отборов, так и при определении корреляционных связей между ними.

5.6. Комбинированные методы отбора и их влияние на интенсификацию селекционного процесса томата

Исследования проводили с использование комбинированных, взаимодополняемых методов, направленных на увеличение генотипической изменчивости в популяциях с

последующим отбором высокопродуктивных и устойчивых генотипов. Для этого использовали принцип поэтапного чередования оценки на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит), с одновременным учетом ряда хозяйственно-ценных признаков (продолжительность вегетации, скороспелость, урожайность и качество плодов и др).

Исследования проводили на 11 гибридных комбинациях: – Л7 х Лидер; Солярис х Демидов; Руслан х №106152; Л7 х Л304; Л7 х Л 327; Л7 х Солярис; Л1185 х Барнаульский консервный; Л828 х Л187; Л7 х Л 126 от скрещивания форм разного генетического и географического происхождения, с разным набором хозяйственно-ценных признаков.

Отборы на устойчивость, к высокой температуре в сочетании с хозяйственно-ценными признаками, начинали в F_1, 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 предварительно обработанной при температуре 45˚С в течение 8 часов пыльцы **(опыт-2)**;

3 – традиционные отборы, по высокому значению показателей исследуемых признаков при самоопылении, без фона высокотемпературного фактора **(контроль).**

В варианте поэтапного чередования *спорофитно-гаметофитного отборов* (***опыт -1***), на начальном этапе проводились оценку на стадии проростков при проращивании семян гибридов на фоне высокой температуры (43ºС). Скорость прорастания, длина корешка и стебля проростка служили критерием для отбора устойчивых генотипов (10-15%). Следующий этап – оценка популяйий растений, полученных из устойчивых генотипов на стадии спорофита к высокой температуре по признакам мужского гаметофита. Самые устойчивые опыляли собственной предварительно термообработанной пыльцой (45ºС/8 часов). Высокое совпадение показателей признаков на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит) с хозяйственными, служило критерием отбора лучших.

Для проведения исследований с использованием только *гаметофитного отбора* (***опыт - 2***), семена растений, выделенные из одних и тех же гибридных комбинаций, не подвергая высокотемпературной обработке, просто проращивали в термостате при температуре 24ºС. Отбирали семена с высокой энергией прорастания и высевали в ящики для получения рассады, которую затем одновременно с растениями опыта-1, высаживали на поле. Высаженные растения делили на две части. Одну часть растений оценивали на устойчивость к высокой температуре. Растения, с высокими показателями по прорастанию пыльцы и способности проросших зерен формировать длинные пыльцевые трубки, опыляли собственной предварительно термообработанной пыльцой (45ºС/8 часов).

Вторую часть растений (из *опыта-2*) также оценивалась на устойчивость к высокой температуре (45ºС/8 часов) по пыльце, метками на растениях отмечались лучшие, без дальнейшего вмешательства в процесс опыления (то есть у них процесс самоопыления проходил естественным путем) – ***(контроль)***. Высокое совпадении значений по пыльце с показателями хозяйственно-ценных признаков, служило критерием отбора лучших генотипов, которые в последующем служили контролем для сравнительного анализа.

По идентичной схеме проводилось формирование и оценка потомств следующих генераций F_1 - F_5. В каждом из вариантов опыта изучали: продолжительность межфазных периодов вегетации; габитус и высоту растений; количество соцветий, число цветков на них, количество завязавшихся плодов, признаки плодов и общую урожайность.

Потомства наиболее устойчивых и продуктивных растений, выделенных из разных гибридных комбинаций, в каждом варианте исследований объединяли в популяции, изучали и проводили сравнительный анализ линий, полученных с использованием разных методов отбора. Критерием служил селекционный дифференциал (индекс) [77], который на конечном этапе (F_5-F_7) позволяет определить эффективность проведенных отборов и их влияние на интенсификацию селекционного процесса томата, нацеленного на получение высокопродуктивных в сочетании с устойчивостью к температурным стрессам, линий.

5.6.1. Метод отбора и его влияние на жаростойкость потомств томата на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит)

Величина селекционного дифференциала, позволяет на конечном этапе (F_4 - F_6), определить эффективность применения разных методов и решить вопрос правильного его выбора. Комбинированное использование традиционных методов селекции с гаметными, показало, что сочетание отборов по спорофиту и гаметофиту на ранних этапах (F_1, F_2, F_3), приводит к получению более жаростойких потомств в F_4 - F_6 по сравнении с линиями только от гаметофитных отборов и более выражены эти различия относительно контроля.

Индивидуальный анализ на фоне высокой температуры (43ºС) показал, что семена линий от варианта чередования спорофитно-гаметофитных отборов, прорастают лучше и быстрее. Процент их прорастания составил 53,1% - 97,7%, тогда как семена линий от гаметофитных отборов имели 36,1% - 81,5%, самым низким было прорастание семян 30,1% - 78,3% линий, полученных в варианте контроля. Например, устойчивое потомство получено при спорофитно-гаметофитных отборах по линии 135/1, где устойчивость семян выше в 2,3 раза, чем в контроле (69,1% против 30,1%) и 1,8 раз, относительно варианта

только гаметофитного (69,1% против 36,1%). Аналогичные результаты получены и по линиям: 133/11/1 (82,0% против 58,2% *в опыте-2* и 42,6% *в контроле*); Л 123/1 (62,8% против 46,0% *в опыте-2* и 32,2% *в контроле*); Л 134/1 (76,1% против 48,1% *в опыте-2* и 46,7% *в контроле*). По остальным, различия между линиями и вариантами опытов ниже, но достоверны. Индекс варьировал от 1,00 до 1,43 в вариантах: *опыт-1 и контроль;* от 1,03 до 1,40 *опыт-2 и контроль;* и от 1,00 до 1,29 *опыт-1 и опыт-2* (рис. 5.4 *а, б*).

Результаты, полученные по линиям, выделенным из одних и тех же комбинаций, но с использованием разных методов также показывают, что наиболее эффективным был метод поэтапного чередования спорофитно-гаметофитных отборов. Семена линий, полученных в этом варианте, быстро прорастают на фоне высокой температуры. Несколько ниже устойчивость потомств линий, полученных при использовании только гаметофитного отбора, и самая низкая в контроле. Например, при двух разных методах селекции линии: 124/1-2; 110/1-2; 7/1-2 демонстрируют высокую устойчивость. Одновременно, выделена линия 133/15/1-2-к, которая не реагирует или в меньшей степени на метод отбора, имея равные значения во всех вариантах исследований (рис. 5.4 *а, б*).

Анализ характера проявления другого признака – «устойчивость по длине проростка» у линий, полученных с использованием разных методов, также выявляет высокие показатели в варианте чередования спорофитно-гаметофитных отборов. Индивидуальная реакция линий на использованный стрессовый фактор и метод отбора показывает, что по признаку «длина проростка» в этом варианте показатели выше в 1,6 – 2,7 раза, чем в контроле, и в 1,2 – 1,9 раз относительно только гаметофитного отбора. Наиболее выражены различия в вариантах: *опыт 1 – контроль* у линий: 118/1 (126% против 68,1%); 135/1 (94,2% против 44,2% в контроле); 133/11/1 (77,4% против 31,6%); 124/1 (149,4% против 70,9%); 133/12/1 (121,0% против 61,2%); 110/1 (169,7% против 89,4%); 7/1 (133,4% против 64,2%) и 134/1 (110,8% против 42,4%). Это показывает, что семена линий, полученных при использовании спорофитно-гаметофитных отборов, не просто быстро прорастают, а ещё под давлением высокой температуры, формируют проростки значительно большей длины, чем у линий от варианта контроля (рис. 5.4 *б*).

Различия между линиями от гаметофитных отборов и контролем менее выражены, но между некоторыми они существенны: 124/2 (101,1% против 70,9%); 133/12/2 (93,7% против 61,2%); 110/2 (112% против 89,4%); 7/2 (90,6% против 64,3%); 134/2 (70% против 42,4%); 133/11/2 (50,4% против 31,6%). Выделены и другие линии: 123/2, 128/2 и 133/15/2, у которых процент прорастания семян увеличивается под влиянием высокой температуры, но при этом длина проростков ниже, чем в контроле или значения равны (рис. 5.4. *б*).

Из представленных результатов (рис. 5.4 *а, б*) видно, что использование поэтапного чередования спорофитно-гаметофитных отборов положительно влияет на повышение устойчивости спорофитных потомств. Наиболее выражен эффект использования данного метода по признаку «длина проростка». Линии, полученные с использованием только гаметофитных отборов, показывают меньший сдвиг показателей в сторону увеличения. Здесь более выражены особенности генотипов линий по их реакции на фактор отбора.

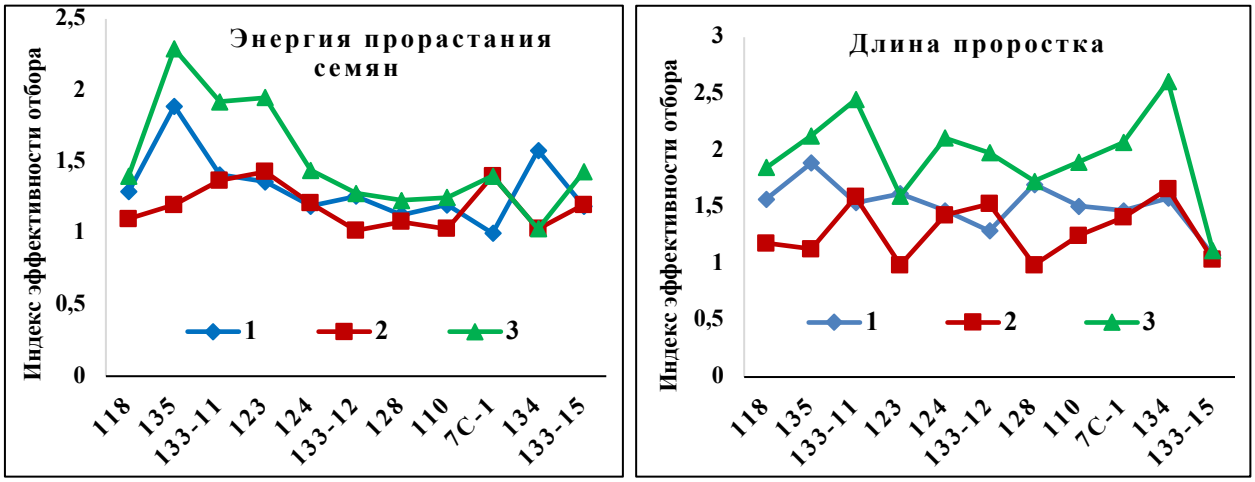


Рисунок 5.4. Индексы эффективности отборов по *энергии прорастания семян* (*а*) и *длине проростка* (*б*)

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 одних и тех же гибридных комбинаций, но разными методами отбора по признакам мужского гаметофита – жаростойкость по прорастанию пыльцы и длине трубок не показывает однозначного влияния метода отбора (рис. 5.5 *а, б*).

Жаростойкость пыльцы у некоторых линий, полученных в варианте спорофитно-гаметофитных отборов, была ниже, относительно варианта с гаметофитным: Л118/1; Л 133/12/1; Л 128/1 и Л 134/1 на 17,7%; 22,9%; 17,8% и 5,5% соответственно. Ниже показатель этого признака у них и по сравнению с контролем. Одинаковые значения при двух разных методах их селекции, по устойчивости пыльцы имеют линии: 133/11/1 и 133/11/2 - 34,4% и 33,7%; 123/1 и 123/2 – 46,9 и 44,6%; 124/1 и 124/2 – 59,4% и 56,0%. Только три: 135/1; 110/1; 7/1/1, показывают более высокую жаростойкость пыльцы, в сравнении с гаметофитным отбором (рис. 5.5 *а*). Относительно контроля их больше – 135/1; 133/11/1; 123/1; 124/1; 110/1 и 7/1/1 с соответствующими индексами эффективности

метода чередования спорофитно-гаметофитных отборов: 1,23; 1,33; 1,45; 1,14; 1,25 и 1,55 (рис. 5.5). У остальных показатель признака находится на уровне контрольных или ниже.

Почти у всех линий, выделенных с использованием гаметофитного отбора индексы эффективности также выше, относительно контроля (рис. 5.5 *а*). Исключение составляет линия 135/2 (Солярис х Демидов) у которого нет заметного влияния данного метода на характер проявления устойчивости по пыльце (*опыт 2* - 56,2% против 55,8% - *контроль*), в то время, как при использовании спорофитно-гаметофитного эти различия существенны и соответственно составляют 69,1% против 55,8%. Не выявлено влияния гаметофитного отбора на жаростойкость пыльцы и у линии 133/15/2, где показатель ниже, чем в контроле (57,5% против 61,9%). По этому признаку гаметофитный отбор для линий, выделенных из одних и тех же комбинаций также был более эффективным (рис. 5.5 *а*).

Обратную реакцию выявляем при определении признака «устойчивость по длине пыльцевых трубок». Более длинные трубки формирует пыльца почти всех линий, от варианта чередования спорофитно-гаметофитных отборов. Устойчивость линий по этому признаку в опыте-1 на 3% - 167,6% выше, чем в контроле и, на 1% - 78,3% относительно опыта-2. Высокую устойчивость, демонстрируют линии: 118/1-2; 123/1-2; 124/1-2; 133/12/1-2; 128/1-2; 110/1-2; 7/1/1-2 и 134/1-2, полученные с использованием спорофитно-гаметофитных и только гаметофитных отборов, относительно линий, выделенных с использованием традиционных отборов (контроль) (рис. 5.5 *б*).

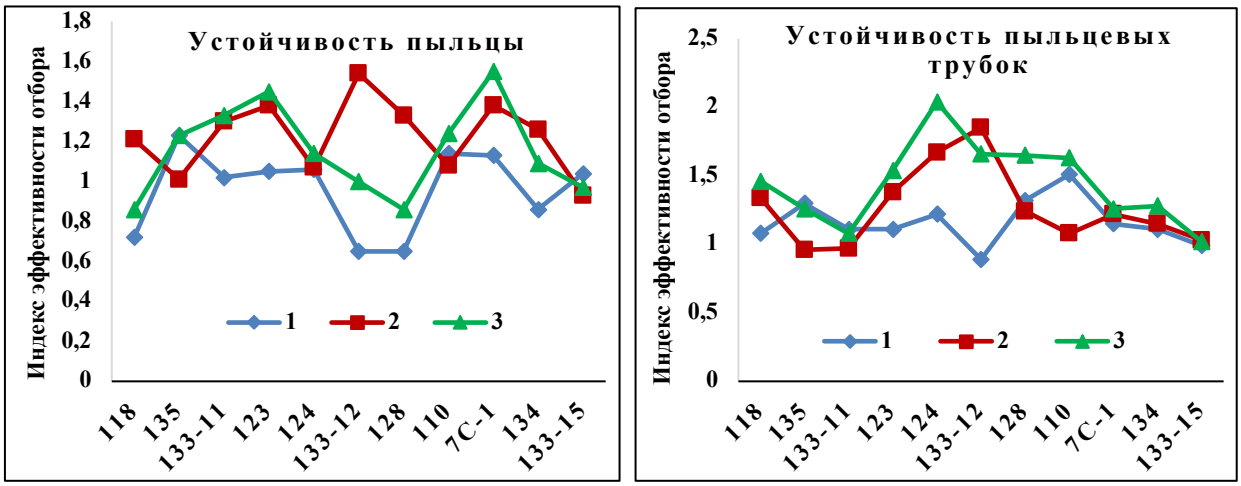


Рисунок 5.5. Индексы эффективности отборов по *устойчивости пыльцы* (*а*) и *устойчивости по длине пыльцевых трубок* (*б*)

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.*

Не реагирует на метод отбора линия 133/15, равно, как и на стрессовый фактор, имея равные показатели по обоим признакам во всех вариантах (рис. 5.5 *а* и *б*), в том числе по признакам на стадии сорофита (рис. 5.4).

По признакам мужского гаметофита, линии отселектированные из одних и тех же гибридных комбинаций не показали определенной закономерности, относительно метода отбора, наиболее выражены различия по признакам. Пыльца линий, полученных от чередования спорофитно-гаметофитных отборов, менее устойчива к высокой температуре, чем пыльца линий от гаметофитных отборов. Но, при этом, проросшие пыльцевые зерна линий от спорофитно-гаметофитных отборов формируют более длинные трубки (91-214 д.о.м.), чем пыльцевые зерна линий от гаметофитных отборов (67-121д.о.м.), и самые короткие пыльцевые трубки имеют линии, выделенные в контроле (44,3-87,5 д.о.м.).

Таким образом, использование комбинированных отборов по спорофиту и гаметофиту на фоне высокой температуры на начальном этапе селекции (F_2-F_3), приводит к получению более устойчивых потомств в следующих генерациях (F_4-F_6), как по энергии прорастания семян, так и длине проростка, относительно линий от двух других методов.

Использование только гаметофитного отбора также влияет на жаростойкость пыльцы, которая на 0,7% - 22,9% выше, чем в варианте спорофитно-гаметофитного, и на 3,4% - 33,5% относительно контроля, но при этом устойчивость пыльцевых трубок у линий ниже (58,9%-108,3%), чем от спорофитно-гаметофитных отборов (61,9% - 121,4%).

Совпадают высокие показатели устойчивости признаков, как на стадии спорофита, так и гаметофита у линий 135/1-2, 124/1-2, 110/1-2, полученных при использовании чередования спорофитно-гаметофитных отборов. Эффективным по всем признакам на разных стадиях онтогенеза (семена, проростки, пыльца, длина пыльцевых трубок) было использование только гаметофитных отборов для линий – 118/2, 124/2 и 7/2.

Стабильным характер проявления устойчивости генотипов в популяциях потомств F_4-F_6 от разных комбинаций, на фоне высокой температуры выявлен по признакам спорофита (энергия прорастания семян и длина проростков).

Анализ признаков мужского гаметофита (жаростойкость по прорастание пыльцы и устойчивость по длине трубок) в динамике поколений показывает высокую изменчивость этих признаков.

Высокое совпадение показателей признаков на стадии спорофита при выращивании линий в разные годы показывает, что роль диплоидного поколения в формировании устойчивости к высокотемпературному стрессу более выражена, чем гаплоидного.

5.6.2. Сравнительный анализ линий томата, полученных с использованием комбинированных методов отбора по хозяйственно-ценным признакам

Признак, от которого в значительной степени зависит возможность возделывания того или иного сорта в конкретных условиях, это ***продолжительность вегетационного периода.*** Использованные методы отбора позволили определить степень их влияние на изменчивость данного признака и выделить линии с неравнозначной продолжительностью прохождения межфазных периодов и разных групп спелости (табл. 5.16).

Определяя биологическую раннеспелость (появление всходов – начало созревания) изучали продолжительность подпериодов – «всходы-цветение» и «цветение-созревание». Считается, что длительность их наследуется независимо [241], поэтому раздельное их изучение, предполагает выявление и отбор раннеспелых генотипов на начальных этапах.

Установлено, что проведение отборов под давлением высокой температуры приводит к сокращению периода прохождения фенофазы «всходы-цветение». Различия одновременно зависят как от генотипических особенностей родительских форм, так и использованных методов отбора. Наиболее выражены они у Л 110/1, полученной из комбинации Л1185 х с. Барнаульский консервный с использованием спорофитно-гаметофитных отборов. Продолжительность подпериода «всходы-цветение» составляет 37 дней против 42 дня в варианте гаметофитного отбора и 43 дня в контроле. По гибридной комбинации Л7 х с. Лидер (Л 118/1), спорофитно-гаметофитные отборы также приводят к сокращению этой фенофазы, относительно гаметофитного на 4 дня, а контроля – 5 дней. Линия 124/1 (Л7 х Л327) демонстрирует аналогичные результаты – 43 дня против 46 и 48 дней соответственно. Несмотря на то, что у линии 128/1 (Л7 х с. Солярис) достаточно длинный период (51 день) этой фенофазы, использование чередования отборов на разных стадиях онтогенеза под давлением высокотемпературного фактора приводит к его сокращению относительно двух других вариантов отбора на 4 и 2 дня соответственно. Сокращается период прохождения данной фенофазы в опытных вариантах по сравнению с контролем и у линий: 5/1 (Л965 х Л187); Л7/1 (Л828 х Л187); Л6/1 (Л558 х Л965), но различия не столь выражены (1-2 дня) (табл. 5.16). Анализ влияния метода отбора на изменчивость фенофазы «всходы-цветение» у линий, полученных из одной и той же комбинации показал, что чередование спорофитно-гаметофитных отборов приводит к получению потомств с более коротким периодом его прохождения. Различия между вариантами гаметофитного отбора и контрольным незначительны (1-2 дня) (табл. 5.16).

Выраженного влияния метода отбора на изменчивость межфазного периода «цветение-созревание» не выявлено. Хотя в варианте спорофитно-гаметофитного отбора, относительно гаметофитного и контроля сокращается продолжительность этой фенофазы у трех линий – Л 118/1, Л 110/1 и Л 7/1 (Л828 х Л187). Наоборот, длиннее период её прохождения на 2 и 4 дня относительно двух других (гаметофитный-контроль) у линий – Л133/11/1 (Руслан х Л106152) и Л 134/1 (Л7 х Л 126). У остальных, выраженных различий в зависимости от метода отбора не отмечено, значимы они между линиями в зависимости от особенностей родительских форм, использованных в скрещиваниях (табл. 5.16).

Индивидуальный анализ линий в питомнике конкурсного испытания (F_7), полученных разными методами, показывает значительные различия ***по высоте растения, уровню закладки первого соцветия и длине междоузлий между ними.***

Выделены линии: 133-11/1, 133-12/1, 124/1, 110/1 и 7/1 у которых высота закладки первого соцветия в варианте спорофитно-гаметофитных отборов снижается на 1-2 листа, а последние три соцветия чередуются один за другим. Тогда, как у линий, выделенных из одних и тех же комбинаций, но с использованием других двух методов между первым и вторым соцветиями имеется два листа, а последующие располагаются через лист. Наиболее сильно выражены эти различия по линиям 110/1, 118/1 и 124/1, выделенным из гибридных комбинаций от скрещивания двух ультрараннеспелых форм и «раннеспелых х среднеранних» с использованием поэтапного чередования спорофитно-гаметофитных отборов. Влияние спорофитно-гаметофитных отборов отразилось, и на уменьшение длины междоузлий у линий 133-11/1, 133-12/1, выделенных из комбинаций скрещивания форм, одной группы спелости «среднеспелые х среднеспелые». У линий от гаметофитных отборов, таких различий относительно контроля не установлено (табл. 5.16).

Элементы плодообразования у линий томата, полученных с использованием разных методов отбора. Линии, выделенные из разных гибридных комбинаций с использованием поэтапного чередования спорофитно-гаметофитных отборов более выровнены по количеству образовавшихся плодов на соцветиях в зависимости от уровня положения их на главном стебле растения, по массе, камерности плодов и толщине их перикарпия, в то время, как линии от традиционных отборов в разные годы исследований, показывают высокую изменчивость признаков. Использование только гаметофитных отборов не отразилось на характере проявления этих признаков, относительно контроля.

Учет элементов плодообразования – число цветков на первых пяти соцветиях и количество завязавшихся плодов из них, в зависимости от уровня положения соцветия на главном стебле растения, при выращивании линий в разные годы (2009 – 2011) выявил

Таблица 5.16. Характеристика линий томата, полученных с использование разных методов отбора по хозяйственно-ценным признакам

№ линии	Продолжительность вегетационного периода и его подпериодов (дни)			Растение		
	всходы-цветение	цветение-созревание	всходы-созревание	высота, см	уровень закладки 1-го соцветия	длина междоузлий, см
Потомства, полученные с использованием чередования спорофитно-гаметофитных отборов (опыт-1)						
118 /1	49 ± 0,2	54 ± 0,3	103 ± 0,7	65 - 70	6 - 7	8,8
135/1	41 ± 0,4	46 ± 0,5	87 ± 0,5	62 - 70	5 - 7	8,3
133/11/1	54 ± 0,3	63 ± 0,5	117 ± 0 ,9	55 - 62	7 - 8	7,7
123/1	60 ± 0,7	68 ± 0,4	128 ± 0,7	56 - 65	8 - 9	9,4
124/1	43 ± 0,3	51 ± 0,4	94 ± 0,5	50 – 57	5 – 7	7,4
133/12/1	54 ± 0,5	61 ± 0,5	115 ± 0,7	58 - 65	6 - 8	7,9
128/1	51 ± 0,4	54 ± 0,4	105 ± 0,4	55 - 60	6 - 7	8,2
110/1	37 ± 0,2	43 ± 0,3	80 ± 0,4	15 - 23	4 - 5	3,3
7/1/1	53 ± 0,4	61 ± 0,7	114 ± 0,8	55 - 60	6 - 7	8,6
134/1	56 ± 0,4	58 ± 0,7	114 ± 0,5	65 - 70	7 - 8	9,1
133/15/1	54 ± 0,3	63 ± 0,6	117 ± 0,7	90 и >	8 - 9	10,8
Потомства, полученные с использованием только гаметофитного отбора (опыт-2)						
118 /2	54 ± 0,7	57 ± 0,7	111 ± 0,6	64 - 75	7 - 8	9,7
135/2	44 ± 0,3	45 ± 0,4	89 ± 0,3	60 - 70	6 - 7	8,9
133/11/2	56 ± 0,6	61 ± 0,4	117 ± 0,9	65 - 75	7 - 9	8,6
123/2	62 ± 0,8	67 ± 0,6	129 ± 0,7	65 - 70	9	10,0
124/2	46 ± 0,3	51 ± 0,4	97 ± 0,5	61 - 67	6 - 7	8,1
133/12/2	55 ± 0,8	62 ± 0,7	117 ± 1,0	60 - 70	7 - 9	9,2
128/2	55 ± 0,5	54 ± 0,3	109 ± 0,3	52 - 60	7 - 8	9,4
110/2	42 ± 0,7	46 ± 0,4	88 ± 0,4	17 - 30	5	4,0
7/1/2	54 ± 0,3	63 ± 0,4	117 ± 0,8	53 - 65	7 - 8	9,5
134/2	58 ± 0,4	57 ± 0,3	115 ± 0,5	60 - 70	7 - 8	9,3
133/15/2	54 ± 0,5	63 ± 0,4	117 ± 0,4	90 и >	8 - 9	11,2
Потомства, полученные с использованием только традиционных отборов (контроль)						
118/к	55 ± 0,7	59 ± 0,7	114 ± 0,4	65 - 78	7 - 9	9,5
135/к	43 ± 0,3	46 ± 0,4	89 ± 0,3	60 - 70	6 - 8	8,7
133/11/к	57 ± 0,6	61 ± 0,4	118 ± 0,6	70 - 75	8 - 9	8,9
123/к	62 ± 0,8	67 ± 0,6	129 ± 0,5	60 - 65	8 - 9	10,6
124/к	48 ± 0,3	53 ± 0,4	101 ± 0,3	58 - 65	6 - 7	8,3
133/12/к	56 ± 0,8	61 ± 0,7	117 ± 1,0	60 - 70	7 - 9	9,2
128/к	53 ± 0,5	55 ± 0,3	108 ± 0,4	53 - 61	7 - 8	9,0
110/к	43 ± 0,7	47 ± 0,4	90 ± 0,4	20 - 27	5 - 6	4,4
7/1/к	57 ± 0,4	62 ± 0,4	118 ± 0,6	56 - 65	8 - 9	9,6
134/к	57 ± 0,4	58 ± 0,3	115 ± 0,5	60 - 72	7 - 8	9,3
133/15/к	54 ± 0,5	63 ± 0,5	117 ± 0,7	90 и >	8 - 9	10,8

сдвиг показателей средних значений признаков как в зависимости от использованных в скрещиваниях исходных родительских форм, так и метода их селекции. Наиболее эффективным был метод чередования спорофитно-гаметофитных, так как линии,

полученные с использованием комбинированных отборов, были более продуктивными. Степень снижения процента завязавшихся плодов по мере повышения яруса положения соцветия ниже, чем в других вариантах – гаметофитный и контроль. По проценту плодообразования высокоэффективным отбор, был относительно контроля у четырех линий: 118/1 (Л7 х Лидер) – 71,4% против 54%; 124/1 (Л7 х Л327) – 78,6% против 55,0%; 110/1 (Л1185 х Барн.конс.) – 88 % против 72,8% и 7/1 (Л828 х Л187) – 70,4% против 54,4% (табл. 5.17). Процент осыпания цветков в период цветения и завязывания плодов у них независимо от яруса положения соцветия невысокий. Индекс эффективности использованного метода достаточно высокий относительно контроля и соответственно составляет: 1,32; 1,43; 1,21 и 1,29. Несколько ниже индекс между спорофитно-гаметофитным и только гаметофитным отборами с соответствующими его значениями – 1,15; 1,20; 1,13 и 1,17. Практически равный индекс (1,14; 1,18; 1,07; 1,11) отмечен при сравнении варианта гаметофитного отбора с контролем (табл. 5.17). У этих линий, использование комбинированных отборов (спорофит-гаметофит), приводит к значительному сокращению периода вегетации как по фенофазе «всходы-цветение», так и «цветение-созревание», а также снижению уровня закладки первого соцветия (табл. 5.17). Вероятно, последовательное использование искусственного фона с высокой температурой при отборах на разных стадиях онтогенеза и их направленность, являются могучими факторами в выработке иммунитета, который связан с генетической и средовой дифференциацией линий, проявляющийся в степени выраженности признаков.

Другая группа линий: 135/1/2/к (с. Солярис х с. Демидов), 123/1/2/к (Л7 х Л304), 128/1/2/к (Л7 х с. Солярис) и 133-15/1/2/к (Ж.г. х F_1С) имеет низкую завязываемость плодов от числа цветков на соцветиях, относительно остальных. Высокая осыпаемость цветков у них отмечается на 3-5-ом соцветиях. Сравнительный анализ количества плодов от числа цветков на соцветии между линиями, в зависимости от метода отбора показывает, что осыпаемость цветков на верхних соцветиях ниже у линий от спорофитно-гаметофитных отборов, чем от гаметофитного и в контроле. Заметно выражены эти различия по Л 135/1, где отмечено более высокое и равномерное завязывание плодов по всем соцветиям относительно гаметофитного и контрольного вариантов, и соответственно составляет 50,2% против 43,7% и 42,1% с индексами эффективности 1,10: 1,20: 1,07 (табл. 5.17). Аналогичные результаты получены по Л123/1 (Л7 х Л304) – 46,2% против 40,6% и 42,2% соответственно (1,14 : 1,09 : 0,96). Практически равные значения индексов при всех трех использованных методах отбора по проценту завязывания плодов установлены у линий: 133-13/1/2/к (1,01 : 1,04 : 1,03) и 128/1/2/к (1,03 : 1,02 : 0,99). Не выявлено влияния

Таблица 5.17. Плодообразование у новых линий томата, отселектированных с использованием разных методов отбора

№ Линии	Происхождение	Спорофитно-гаметофитный отбор (опыт-1) (а)			Гаметофитный отбор (опыт-2) (б)			Контроль (в)			Индекс эффективности отбора (ИЭО) а:б – а:в – б:в
		всего цветков (шт)	завязалось плодов, (шт)	% завязывания плодов	всего цветков (шт)	завязалось плодов, (шт)	% завязывания плодов	всего цветков (шт)	завязалось плодов, (шт)	% завязывания плодов	
118/1/2/к	Л 7 х Лидер	42,2	30	71,4	41,9	25,8	61,9	42	22,7	54,0	1,15 : 1,32 : 1,14
135/1/2/к	Солярис х Демидов	44,2	22,1	50,2	47,3	21,7	45,7	46,4	19,6	42,1	1,10 : 1,20 : 1,07
133-11/1/2/к	Руслан х Л 106152	52,1	31,8	61,1	52,8	29,1	55,4	50,7	29,1	57,6	1,10 : 1,06 : 0,96
123/1/2/к	Л 7 х Л 304	49,8	23,1	46,2	48,3	19,8	40,6	50,9	20,5	42,2	1,14 : 1,09 : 0,96
124/1/2/к	Л 7 х Л 327	35,0	27,3	78,6	35,2	22,8	65,1	36,3	20,1	55,0	1,20 : 1,43 : 1,18
133-12/1/2/к	Руслан х Л 106152	46,9	32,1	68,0	52,6	35,3	67,2	51,5	32,2	65,2	1,01 : 1,04 : 1,03
128/1/2/к	Л 7 х Солярис	47,8	21,4	44,6	46,2	19,9	43,2	48	19,7	43,6	1,03 : 1,02 : 0,99
110/1/2/к	Л1185 х Барн.конс.	31,0	27,1	88,0	33,6	26,1	77,9	35,1	25,7	72,8	1,13 : 1,21 : 1,07
7/1/2/к	Л 7 (828х187)	37,2	26,2	70,4	39,8	24,0	60,3	41,6	22,6	54,4	1,17 : 1,29 : 1,11
134/1/2/к	Л 7 х Л 126	33,5	23,9	71,6	33,4	21,6	63,3	34,2	21,7	63,8	1,13 : 1,12 : 0,99
133-15/1/2/к	Л 15 (Ж.г х F_1С)	58,0	24,5	42,2	57,4	22,5	40,9	54,8	24,6	44,7	1,03 : 0,94 : 0,92

Примечание: 1. Индекс эффективности отбора (ИЭО): –
а : б – это отношение среднего значения признака полученного в опыте 1 к среднему значению в опыте 2;
а : в – в опыте 1 к контролю;
в : б – в опыте 2 к контролю
2. Значение ИЭО: ниже < 1 – использование метода неэффективно
выше > 1 – показатель демонстрирует эффективность использованного метода отбора, относительно другого

метода отбора на показатель данного признака и у линий 133-15/1/2, где завязывание плодов в контроле выше – 44,7% против 42,2% при спорофитно-гаметофитном и 40,9% гаметофитном отборах с соответствующими индексами 1,03 : 0,94 : 0,92. (табл. 5.17).

Учет числа цветков на соцветиях и количества завязавшихся из них плодов у линий, полученных разными методами отбора показал, что поэтапное чередование спорофитно-гаметофитных под влиянием высоких температур приводит к снижению осыпаемости цветков на верхних соцветиях растения и повышению завязываемости плодов.

Метод отбора и его влияние на общую урожайность. Линии, выделенные из одной и той же гибридной комбинации, но разными методами отличаются между собой и по признаку «общая урожайность». Существенные различия отмечены в варианте спорофитно-гаметофитных отборов и контролем у линий 124/1 и 133-12/1, которые формируют общий урожай на 9,9 и 7,1 т/га больше, чем в контроле. Достаточно выраженные различия по урожайности отмечены и у линий: 134/1; 133-11/1; 118/1; 7/1; Л123/1 и 135/1, относительно контроля с разницей в 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. Значительно ниже влияние чередования отборов на урожайность потомств линий 128/1 и 133-15/1 (табл. 5.18).

Сопоставляя показатели общей урожайности между линиями, от спорофитно-гаметофитных отборов и полученных в варианте только гаметофитных, видим, что значение признака 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 в сравнении 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, и варьируют в зависимости от комбинации, из которой они были выделены от 0,1 до 0,9 т/га (табл. 5.18).

Использование чередования спорофитно-гаметофитных и только гаметофитных методов отбора, привело к получению более урожайных потомств по линиям: 124/1/2 – 78,6 и 72,6 т/га; 134/1/2 – 55,2 и 51,9 т/га; 133-11/1/2 – 69,7 и 67,2 т/га; 133-12/1/2 – 68,0 и 64,0 т/га, относительно полученных с использованием традиционных методов селекции. Интересные результаты, получены по линии 110/1/2 от комбинации скрещивания двух ультрараннеспелых форм томата (Л1185 х сорт Барнаульский консервный), который относится к группе Черри, мелкоплодный (10-12 гр) и имеет карликовый тип роста. Увеличение его урожайности на 300-400 кг/га, это очень высокий показатель для форм томата такого типа. Не отмечено влияние метода отбора по признаку «общая урожайность» по линиям 128/1-2-к и 133/15/1-2-к (табл. 5.18).

Представленные результаты показывают степень влияния метода отбора на признак

«общая урожайность». Более продуктивными были линии, полученные с использованием чередования спорофитно-гаметофитных отборов, у линий от гаметофитных отборов показатели несколько ниже, но выше, чем у линий, полученных в контроле (табл. 5.18).

Таблица 5.18. Соотношение индекса эффективности отбора по признаку «общая урожайность» у линий, полученных с использованием разных методов селекции

№ Линии	Происхождение	Общая урожайность (т/га) (среднее за 2009-2011годы) линий, полученных от:			Индекс эффективности использованного метода отбора (ИЭО)		
		опыт-1 *(а)*	опыт-2 (б)	конт-роль (*в*)	*а : б*	*а : в*	*б : в*
Л118/1/2/к	Л 7 х Лидер	51,7	49,4	48,1	1,05	1,07	1,03
135/1/2/к	Солярис х Демидов	45,4	42,5	43,4	1,07	1,05	0,98
133-11/1/2/к	Руслан х Л 106152	69,7	67,2	65,8	1,04	1,17	1,04
123/1/2/к	Л 7 х Л 304	43,5	40,8	41,1	1,07	1,06	0,99
124/1/2/к	Л 7 х Л 327	78,6	72,6	68,7	1,08	1,14	1,06
133-12/1/2/к	Руслан х № 106152	68,0	64,0	60,9	1,06	1,12	1,05
128/1/2/к	Л 7 х Солярис	42,1	42,1	41,3	1,00	1,01	1,01
110/1/2/к	Л1185 х Барн. конс.	3,6	3,3	3,2	1,09	1,11	1,03
7-1/1/2/к	Л 7 – (828 х 187)	53,1	51,4	50,6	1,04	1,05	1,01
134/1/2/к	Л 7 х Л 126	55,2	51,9	50,5	1,06	1,09	1,03
133-15/1/2/к	Л 15 (Ж.г. х F_1С)	41,5	40,3	40,6	1,03	1,02	0,99

Примечание*:* ***Опыт-1*** *(спорофитно-гаметофитные отборы);* ***Опыт-2*** *(гаметофитный отбор);* ***Контроль*** *(традиционные отборы по высокому значению показателей признаков).*

Выявленные различия между линиями по проанализированным признакам как в репродуктивной фазе, а также в процессе формирования элементов продуктивности и общего урожая дают полное представление об устойчивости их к высокой температуре в полевых опытах при учете депрессии урожая под влиянием естественных условий.

Изучение, анализ и отбор генетически разнокачественного селекционного материала с использованием сочетания традиционных методов селекции с гаметными технологиями в динамике гибридных поколений F_2-F_6, привело к получению комплексных геноносителей важных для селекции признаков (более 100 линий). Многие, из которых, используются в рабочих программах в качестве доноров селекционно-ценных признаков, другие проходят тестирование в контрольном и питомнике конкурсного испытания. Ряд линий прошли государственное сортоиспытание, районированы и внесены в каталог сортов растений Республики Молдова [4], а некоторые проходят тестирование.

5.7. Генотипические особенности созданных и районированных сортов томата

Общая характеристика новых сортов томата. Комплексный подход к исследованиям с одновременной оценкой устойчивости к высоким, низким температурам и засухе, а также целого ряда хозяйственно-ценных в динамике гибридных поколений (F_1, F_2, F_3, F_4, F_5 и т.д.) позволил получить новые линии с оригинальным сочетанием ценных признаков и сорта томата, защищенные патентами: *MaKrista* [151], *MilOranj* [152]; *Stefani* [153]; *Vivat* [155]; *Prichindel* [154]; *Cireașca* [158]; *Matriona* [159]; *Dimetra* [156]; *Ilica [157] Petramak* [160]. Сорта предназначены для потребления в свежем виде, разного срока созревания: раннеспелые (87-93 дня), среднеранние (105-110дней) и среднеспелые (112-117дней). Они отличаются по типу роста растений. Например, сорта *Prichindel* (*dd*) и *Cireașca* (*ssp*), имеют карликовый и супердетерминантный рост, относятся к декоративно-деликатесным, мелкоплодным (10-18 г) формам томата, предназначены для выращивания в лоджиях и на балконе, а также по уплотненной схеме (8-10раст/м^2) в открытом грунте. Сорт *Dimetra* имеет компактный штамбовый куст, относится к группе ультрараннеспелых форм. Эти сорта, 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 4-6 кистей на главном стебле, первые закладываются через два листа, а остальные чередуются один за другим и рост основного стебля завершается кистью. Особенно отличаются индетерминантный, малопасынковый, слаборослый с короткими междоузлиями сорт *Stefani,* и очень раннеспелый, детерминантный сорт *Vivat.* Плоды этой группы сортов имеют высоко презентабельный внешний вид плодов, с оранжевой и розовой окраской разной интенсивности, отличаются высокими вкусовыми качествами и разным сочетанием типов и уровня устойчивости к стрессовым факторам.

Два красноплодных сорта – *Matriona* (среднеранний) и *Mary Gratifully* (среднеспелый), интенсивного типа. Имеют округлые, гладкие плоды и стабильную урожайность. Обладают высокой устойчивостью к низкой положительной температуре на разных стадиях онтогенеза, пригодны для раннего безрассадного культивирования.

Устойчивость сортов томата к стрессовым абиотическим факторам по признакам пыльцы. Целенаправленная селекция на устойчивость к таким стрессовым факторам как: высокая, низкая температуры, засуха, позволила нам получить сорта с разным сочетанием и уровнем проявления устойчивости к этим стресс-факторам по двум

признакам мужского гаметофита – устойчивость по прорастанию пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок (рис. 5.9). Созданные сорта, относительно реакции их пыльцы на изученные стрессовые факторы отличаются как между собой, так и в пределах одного сорта по реакции их пыльцы на действие разных стрессовых факторов (рис. 5.6).

Сорта *MaKrista, Matriona, Ilica, Petramak* характеризуются высокой устойчивостью ко всем трем стрессовым факторам, по обоим признакам пыльцы – прорастание пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок (5.6 *а, б*). Пыльца сорта *MilOranj* на фоне высокой и низкой температур хорошо прорастает (47,6% и 48,3%), одновременно формируя и длинные трубки (48-53 делений окуляр-микрометра), что характеризует её как устойчивую. Тогда на фоне осмотического фактора, прорастание пыльцы высокое (63,5%), но при этом, она не может формировать достаточной для оплодотворения длины, пыльцевые трубки (12 -20 д.о.м.), что характеризует её как неустойчивую к засухе.

Высокую устойчивость по прорастанию пыльцы на разных стрессовых фонах (54,1% - жара, 77,7% - холод, 63,6%- засуха) имеет сорт *Stefani* (рис. 5.6 *а*). По длине пыльцевых трубок различия сильно выражены, так как на фоне осмотического стресса трубки очень короткие (6 -10 д. о. м.), тогда как на фоне высокой температуры пыльца прорастая формирует очень длинные трубки – 90 д.о.м (70,2%). Аналогичные результаты получены и на фоне низкой температуры, где 77,7% проросших пыльцевых зерен формировали трубки с длиной 79 д.о.м. Оценка устойчивости к холодовому фактору (+10ºС) на стадии спорофита по длине зародышевого корешка также выявляет высокую устойчивость (88,6%). Совпадение показателей устойчивости на разных стадиях онтогенеза (спорофит-гаметофит) согласуется с высокой урожайностью при выращивании его в ранней культуре в необогреваемых пленочных теплицах, с высокими перепадами дневных и ночных температур. Высокая завязываемость плодов у сорта *Stefani* отмечается и при выращивании на фоне высоких температур в открытом и защищенном грунте.

Сорт *Vivat* характеризуется высокой устойчивостью по обоим признакам пыльцы к низкотемпературному стрессу (58,0% и 79,8% соответственно), а по устойчивости к двум другим факторам (жара, засуха) показатели ниже, и соответственно составляют 31,8 - 30% по прорастанию пыльцы и 38% - 29% по длине пыльцевых трубок (рис. 5.6 *а, б*).

Другие два сорта – *Prichindel* и *Cereaşca* наоборот, характеризуются высоким уровнем устойчивости по обоим признакам пыльцы к высокой температуре и засухе. Это обеспечивает им высокое завязывание плодов в условиях высокотемпературных режимов. Обратная реакция, отмечается при воздействии на их пыльцу низкой температурой (рис. 5.6 *а, б*). Удачное сочетание морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков с

устойчивостью, позволяет им реализовать потенциал продуктивности и технологические качества при выращивании их в разных условиях. Благодаря устойчивости к высокой температуре и засухе, прохождение межфазных подпериодов вегетации у них стабильное.

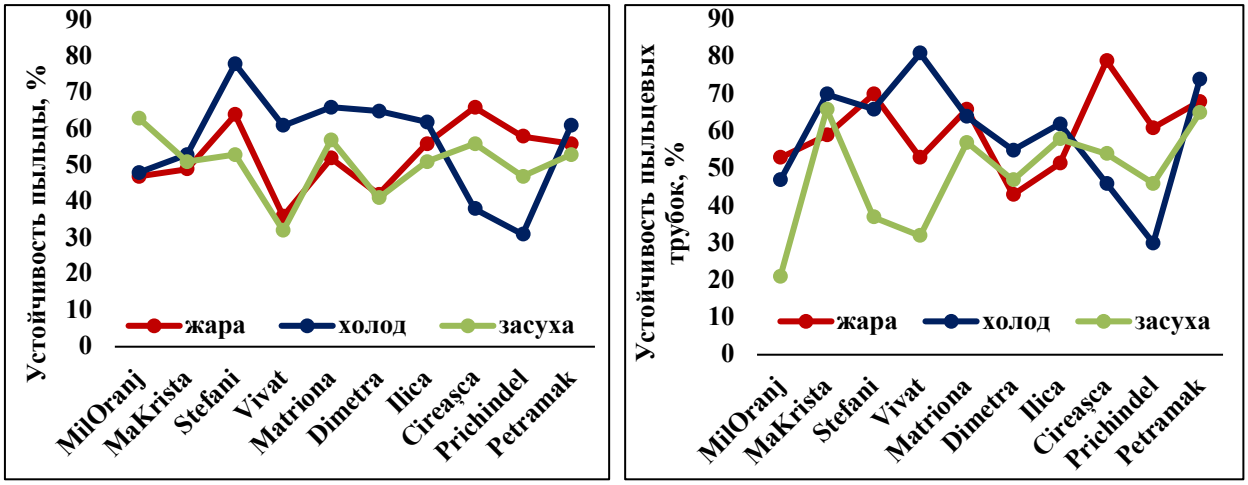


Рисунок 5.6. Устойчивость сортов томата к стрессовым абиотическим факторам:
а) по прорастанию пыльцы; б) устойчивость по длине пыльцевых трубок

Продуктивность и биохимические характеристики сортов томата.

Тестирование и сравнительный анализ новых сортов томата проводился 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 *Cereaşcă* и *Prichindel,* сравнивали с известным сортом Барнаульский консервный, который служил отцовским компонентом в комбинациях скрещивания из которой и были выделены сорта. Данные по учёту общей, товарной и ранней урожайности сортов ($X_{ср}$ за три года) представлены на рисунке 5.7.

У сорта *MilOranj*, учет продуктивности в три разных по климатическим условиям года (2015-2017) выявил превышение показателя, относительно обоих стандартных образцов, как по общей (на 10,5т/га и на 4,7т/га), так и товарной урожайности (на 12,6т/га и на 6,5т/га) соответственно. По отдаче раннего урожая (который приравнивается к урожаю с первых 3-х соцветий) показатель также превышает стандартные формы. Сорт *MilOranj*, характеризуется высоким содержанием в плодах сухих веществ (5,78%) и общего сахара (4,98%). Плоды плотные, интенсивно оранжевого цвета, по массе до 300 г.

Выше показатели по общей и товарной урожайности относительно обоих стандартов и у сорта *MaKrista* – 66,1т/га против 52,2т/га (1-й стандарт) и 58,0т/га (2 стандарт), а также 60,0т/га против 44,3 и 50,4т/га соответственно. Великолепный вкус плодам обеспечивает высокое содержание сухих веществ 5,2% и общего сахара 5,0%.

Плоды в биологической стадии спелости интенсивно розовые, крупные 140-200 г., плотные, долго хранятся на растении (20-25 дней) не смягчаясь (ген *nor*).

Наиболее высокой урожайностью (74 т/га) при товарности плодов (96,1%) отличается сорт *Stefani***,** практически треть урожая приходится на первые три соцветия (27,5 т/га). Показатели значительно выше относительно обоих стандартов (рис. 5.7). Отличается крупными розовыми плодами (на первых соцветиях до 500-700 гр), и длительной отдачей урожая (до 78 дней)). Плоды крупные, розовые, гладкие, мясистые без тяжей, имеют нежный и сбалансированный вкус.

Превышают стандартные образцы по общей и товарной продуктивности и сорта *Matriona* и *Petramak* (рис. 5.7). Эти сорта отличаются меньшей ответной реакцией на средовые факторы, подтверждением чему является стабильно одинаковый уровень продуктивности в разные по климатическим условиям годы (Matriona – 2015 - 67,5т/га; 2016 - 65,8 т/га; 2017 - 66,3 т/га и Petramak – 64,9т/га; 68,4т/га и 64,3т/га соответственно). У сорта *Matriona* высокая отдача раннего урожая (33,6 т/га), несколько ниже этот показатель у *Petramak* (26,7т/га) (рис. 5.7). Плоды сорта *Matriona* крупные (140-200 г.), красные, с сахаристой нежной мякотью и высоким содержанием сухого вещества (5,8%) и общего сахара (5,04%). Практически такие же показатели характеризуют и сорт *Petramak*, плоды которого интенсивно розовые, плотные с высокими вкусовыми качествами и содержат от 5,0 до 5,7% сухого вещества и от 4,8 до 5,4% общего сахара и витамина С от 32,7 до 35,5 mg/%. Эти сорта характеризуются высокой завязываемостью плодов в условиях высокотемпературных режимов и сильной засухи. Несколько уступают по продуктивности, относительно представленных выше, раннеспелые сорта *Vivat, Dimetra* и *Ilica.* Но в то же время, следует отметить, что они как по общей и товарной урожайности, так и ранней отдаче урожая существенно превышают стандартный образец Peto (рис. 5.7). Плоды средних размеров, с массой от 90 до 140 гр. с высокими вкусовыми качествами, разные по окраске плодов – розовый, красный и оранжевый. Плоды на соцветиях созревают одновременно, и очень дружная отдача урожая. Растения, компактные, с чередующимися через каждые 1-2 листа соцветиями.

Сорта – *Prichindel u Cereaşcă* относятся к группе декоративно- деликатесного типа. В Государственном каталоге новых сортов аналогов им нет, поэтому в качестве стандарта для них используется родительская форма с более высокими показателями изученных признаков. Они предназначены для любителей, характеризуются высокой урожайностью, характерной для форм аналогичного типа (Prichindel от 250 до 350 гр/раст., Cereaşcă от 400 до 750 гр/растение). Внешняя презентабельность их обеспечивается за счет

компактного декоративного вида самих растений, а также формы, массы и окраски плода. Хорошо завязывают плоды в условиях высокотемпературных режимов и засухи, толерантны к самым распространенным болезням культуры.

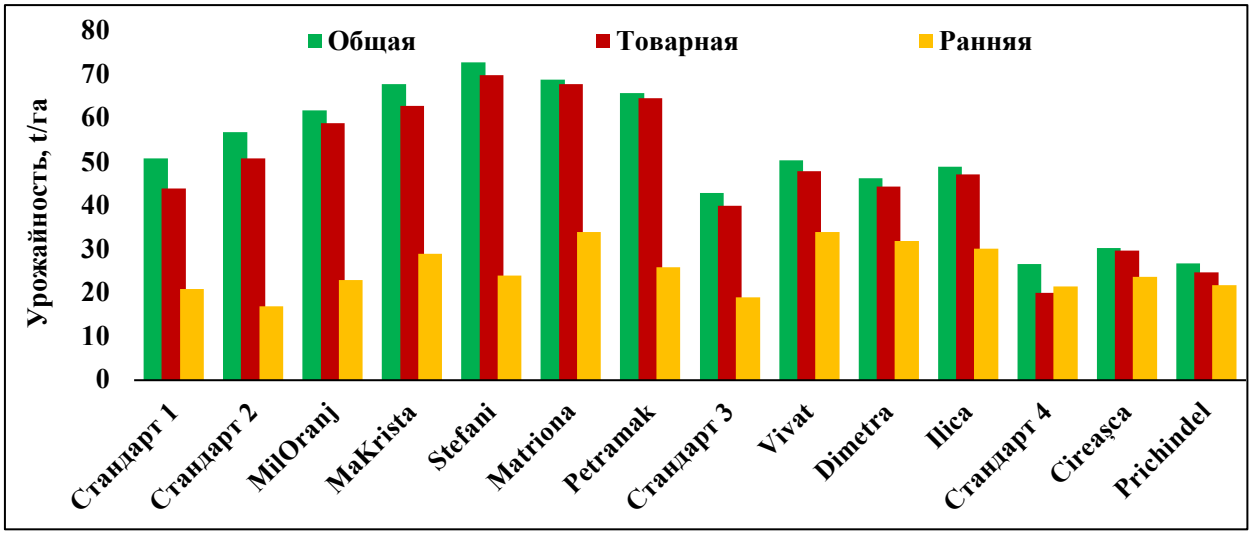


Рисунок 5.7. Урожайность сортов томата (среднее за три года с *НСР$_{05}$* = 4,03 т/га для сортов со стандартами 1 – *Солярис* **и 2 –** *Юлиана*; **НСР$_{05}$ =2,16 *т/га* для сортов со стандартом 3 –** *Петo;* **НСР$_{05}$ =1,12 т/га для сортов Cireaşca и Prichindel со стандартом 4 –** *Барнаульский консервный*).

Созданные сорта отличаются высокой урожайностью, стандартностью плодов, красивыми выровненными по окраске, форме, массе плодами, различаются по цветовой гамме плодов, обладают прекрасными вкусовыми качествами (приложение 7, рис. 7.1).

Выводы к главе 5

1. Установлен характер проявления морфологических (периметр, диаметр, площадь) и цитохимических признаков (содержание ДНК и дисперсия хроматина) ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы у гибридов F_1 томата, в зависимости от характеристик родительских форм и использованных высоко- и низкотемпературных факторов, который почти у всех гибридов F_1 был либо промежуточным, или на уровне родителя с меньшим показателем устойчивости (отрицательное доминирование), факт указывающий на рецессивный характер их наследования (разделы 5.1, 5.2).

2. Установлены закономерности наследования гибридами F_1 устойчивости к высоко- и низкотемпературным стрессам по признакам прорастание пыльцы и длина пыльцевых трубок, которые также указывают на их рецессивный характер и могут служить основой

для обоснованного подбора родительских пар в процессе гетерозисной селекции томата для получения устойчивых гибридов (раздел 5.3).

3. Показана высокая доля влияния материнских форм (А) на наследуемость (h^2) гибридами F_1 устойчивости к высокой и низкой температурам по признакам мужского гаметофита. При более высоких температурных режимах и временных экспозициях воздействия на пыльцу, усиливается доля влияния взаимодействия родительских форм (А х В). Доля влияния отцовских форм (В) на проявление устойчивости температурным стресс-факторам несущественна (раздел 5.4).

4. Установлены рекомбинационные различия в популяциях F_2 от разных гибридных комбинаций в зависимости от показателя средней дисперсии по гибридной семье (S^2), отражающей характер расщепления при оценке комплекса признаков пыльцы, что позволяет начать отбор устойчивых к высокой температуре рекомбинатов в F_2, тем самым способствуя интенсификации селекционного процесса. Анализ гибридных потомств от разных комбинаций в динамике поколений F_2, F_3 и F_4 с одновременным учетом ряда количественных признаков привело к получению геноносителей (> 50 линий) сочетающих устойчивость с хозяйственно-ценными для селекции признаками. (раздел 5.5; 5.5.1).

5. Показано, что использование комбинированных отборов по спорофиту и гаметофиту под влиянием высоких температур (43ºС и 45ºС) на ранних этапах (F_1 - F_3) приводит к получению: устойчивых потомств в F_4 – F_6 по спорофиту (энергия прорастания семян, длина проростка) и гаметофиту (устойчивость пыльцевых трубок), с более коротким периодом вегетации (на 1-11 дней), с низкой осыпаемостью цветков, более высокой однородной завязываемостью плодов и общей урожайностью. Показано влияние метода на высоту закладки первого соцветия и длину междоузлий (раздел 5.6).

6. Дифференцирующая способность разработанных методов с принципом поэтапного чередования спорофитно-гаметофитных отборов на фоне высоких температур с одновременным учётом хозяйственно-ценных признаков у взрослых растений, включая урожайность, позволила получить линии (более 100 генотипов) с разным и оригинальным сочетанием морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков, включая устойчивость к высоким температурам и засухе. Они активно используются в качестве комплексных геноносителей важных для селекции признаков, в некоторых лабораториях ИГФиЗР, ряд линий прошли тестирование в Государственной Комиссии по сортоиспытанию и стали родоначальниками сортов томата: *Stefani, MaKrista, MilOranj, Vivat, Prichindel, Cireaşca, Dimetra, Ilica, Matriona, Petramak,* которые районированы и включены в Государственный каталог сортов растений Республики Молдова (раздел 5.7).

6. СЕЛЕКЦИЯ НА ГЕТЕРОЗИС – СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ТОМАТА

В настоящее время явление гетерозиса приобрело большое производственное значение, и широко распространилось почти на все сельскохозяйственные культуры. Как считают некоторые авторы [8, 55, 67, 209, 278], в основе селекционных программ, нацеленных на создание гетерозисных гибридов томата, должно быть наличие или 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, продуктивных с высокой комбинационной способностью. Особый интерес в этом плане, представляет наличие доноров с определенным генетическим контролем (мутантные гены) и выраженным фенотипическим эффектом их проявления, идентификация которых на ранних этапах онтогенеза, позволяет определить гибридные растения, и тем самым сократить объем работ и площади на более поздних этапах. Решению этих и других задач посвящены проведенные исследования.

6.1. Прогнозирование эффективности подбора исходных родительских форм при создании гетерозисных гибридов F_1 томата

Гибридизация, независимо как она происходит (искусственно или самоопыление) приводит к формированию более пластичных организмов, способных изменяться, и в большей степени приспосабливаться к условиям внешней среды [220]. У гибридов, как правило, проявляются не только признаки родительских форм, но и те, которых не было у исходных генотипов, поэтому изучение характера проявления морфо-биологических и ряда количественных признаков, является первостепенной задачей в процессе анализа экспериментальных гибридных популяций, которые были созданы с использованием меж-мутантных, мутантно-линейных и мутантно-сортовых скрещиваний. Гибридизацию проводили между исходными формами – не имеющих резко выраженных отличий и, наоборот, с использованием мутантных и полумутантных форм, сильно отличающихся между собой по фенотипу и генотипу растений (табл. 6.1).

Это позволило провести изучение и анализ наследования биологических и селекционно-ценных признаков: тип роста растений, морфологические особенности листа, соцветия, определить характер проявления и наследования признаков, являющихся компонентами продуктивности – продолжительность вегетационного периода, число

цветков на соцветии, количество завязавшихся плодов из них, масса плода, толщина перикарпия и способность их к длительному хранению. Одновременно определяли и величину эффекта гетерозиса [181]. Расщепляющиеся популяции некоторых комбинаций использовали для последующего изучения и отбора, трансгрессивных рекомбинантов с новым сочетанием мутантных маркерных признаков с хозяйственно полезными.

Таблица 6.1. Схема подбора родительских форм для скрещивания на этапе создания гибридов F_1 и последующего анализа характера наследования признаков

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

В схему скрещиваний были включены полумутантные линии с разным набором мутантных генов: Л 8 (*sp$^\pm$, u, nor*); Л 28 (*sp$^+$, Mi, Tm-2, rin*); Л 111 (*sp$^\pm$, 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$^\pm$, 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, которые также являются носителями маркерных признаков (*sp, s, u, nor, rin, t, j-2*).

Во втором блоке скрещиваний использовались формы с разными типами стерильности: Микадо (*ps-positional sterile*), Л 1751 (*pis-pistilate*), Л 1132 (*ms 10^{35}- 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*).

Растения родительских форм и гибридов F_1 (27 комбинаций) выращивали в три разных по климатическим условиям года (2014-2016). Одновременно в лабораторных условиях изучали гибриды F_1 и их исходные формы на устойчивость к высокой и низкой температурам на стадии мужского гаметофита с применением искусственных стрессовых фонов. Определяли доминирования (h_p) и величину эффекта гетерозиса (Х).

Анализ характера наследования признака *тип роста растения* показал, что у гибридов F_1 доминируют детерминантный и индетерминантный типы роста растений (табл. 6.2). В комбинации скрещивания (Л 111 х Л 1185), где исходные формы с сильно выраженными различиями по типу роста и габитусу растения, в F_1 отмечено их промежуточное наследование. Штамбовый тип растения (все части растения укорочены, листья темные, более крупные, морщинистые), который считается рецессивным [105], в F_1 растения более мощные, компактные с крупными, плотными и интенсивно зеленой окраски листьями. Подобный эффект выявлен и по другим комбинациям гибридов (Мо 443 х Makrista, Мо 443 х MilOranj Л111 х Мо 443, Л111 х Мо 409).

Другой признак, который поставлен в основу внутривидовой дифференциации культурного томата, это *тип листа*. В комбинациях F_1, где один из родительских форм имеет картофельный тип листа, доминирует обыкновенный. У гибрида F_1 Л111 х Мо 409, мутантная форма 409 имеет сильно выраженные, бледные участки между прожилками листьев (ген *nv*), а Л111 наоборот, крупные средней степени гофрированные, плотные, зеленые листья, также отмечено промежуточное наследование. Признак, контролируемый геном *nv* не проявляется. Промежуточное проявление в F_1 выявлено, и по признаку желто-зеленные листья и преждевременное их пожелтение (гены *l, pl*) в комбинации Факел х Мо 632. У гетерозиготных по этим генам форм, пожелтение листьев наблюдалось на ярусах более высокого уровня положения их на растении, однако полного пожелтения и раннего старения листьев, характерного для Мо 632 не отмечено.

По *типу соцветия*, во всех комбинациях F_1 доминировал простой тип кисти, и лишь в комбинациях гибридов Л8 × Л111, Л11069 х Дикая роза и Л111 × Райское наслажденье у

5,1, 11,6% и 6,7% растений соответственно встречался промежуточный тип соцветия с осями второго и третьего порядков. Такие же отклонения отмечены и по структуре цветка (соотношение пестика и тычиночной колонки, фасциированные цветки на первых кистях).

Промежуточный характер наследования признака *«размер плода»* выявлен у 67,3% гибридов F_1. В комбинациях Л111 х Makrista, Л111х MilOranj, Л 111 х Райское наслажденье, Л 111 х Дикая роза, где оба родителя имели крупные и очень крупные плоды, 90,2%, 96,1%, 89,0% и 93,0% растений F_1 соответственно, имели крупные плоды.

По признаку *«форма плода»* в комбинациях гибридов: Л11069 х Райское наслажденье, Л11069 х Дикая роза, Л 111 х Райское наслажденье и Л 111 х Дикая роза, где плоды некоторых родительских форм, сильно ребристые и плоскоокруглой формы, у всех гибридов F_1 с их участием плоды были округлой формы. В комбинации Мо 446 х Райское наслаждени доминировала форма культурного образца, а по массе плода имело место промежуточное наследование (среднеродительское). Наличие зеленого пятна у основания плода доминировало у всех гибридов F_1, такие же результаты получены при изучении характера наследования признака, контролируемого геном *j* (табл. 6.2).

Таблица 6.2. Особенности наследования некоторых морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков гибридами растений F_1 томата

Признак	**P_1**	**P_2**	**Гибрид F_1**
Растение - тип роста	*sp*$^+$	*sp*	*sp*$^+$
	sp	*d*	*sp*
	d	*sp*$^+$	*sp*$^+$
	ssp	*sp*	*sp*$^+$
	sp$^+$	*sp*$^\pm$	*sp*$^+$
	sp	*sp*$^\pm$	*sp*
Соцветие	Простое	Сложное	Простое, промежуточное
Плод: окраска	Красный	Оранжевый	Красный
	Красный	Розовый	Красный
	Розовый	Розовый	Розовый
	Розовый Оранжевый	Оранжевый Розовый	Розовый Розовый
размер	Мелкий Крупный	Крупный Крупный	Средние (промеж.) Крупные
форма	Круглый	Плоский	Округлый-промеж.
	Овальный	Плоский	Округлый - промеж.
	Плоды гладкие	Ребристые	Гладкие
толщина перикарпия	от 0,2см – 0,5см	более 0,5 см	От промежуточного до положительного сверхдоминирования
наличие з/пятна	С зеленым пятном	Без зел/пятна	С зеленым пятном
Наличие коленчатого сочленения	Плодоножка с сочленением	Плодоножка без сочленения	С сочленением

Представленные результаты, учета характера проявления морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков у гибридов F_1, относительно их родительских форм, указывают на прямую связь направления их доминирования от компонентов скрещивания, демонстрируя возможность управления доминированием селектируемых признаков путем правильного подбора пар для гибридизации [142], что согласуется с результатами других авторов [103, 278, 398].

6.1.1. Наследование продолжительности вегетационного периода и признаков продуктивности гибридами F_1 от скрещивания форм, носителей генов *rin* и *nor*.

Наследование признака ***«продолжительность вегетационного периода»*** гибридами F_1 (прямые-реципрокные), от скрещивания форм, где обе родительские формы являются носителями только 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 скрещиваниях (h_p = 1,2-1,8-2,3) (табл. 6.3). Со средним эффектом гетерозиса по всем комбинациям – 116,7%, 120,4%, 105,6% и 154,3% (табл. 6.3). Тогда, как в комбинации гибрида 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. 6.3). Одновременно выявлен и высокий эффект гетерозиса 168,6% и 208,4%, соответственно (табл. 6.4). Из чего следует, что два разных гена лежкости в гетерозиготе оказывают более сильное ингибирующее влияние на созревание плодов, аналогичные результаты были получены и другими авторами [105, 216].

В комбинациях с мутантом Мо 443 продолжительность вегетации наследуется в F_1 у Мо 443 х MaKrista по типу положительного сверхдоминирования (h_p = + 2,0), тогда как у Мо443 х MilOranj отмечено отрицательное сверхдоминирование (h_p = - 1,8) (табл. 6.3), при среднем эффекте гетерозиса по этим комбинациям 101,4% и 99,8% (табл. 6.4).

Скрещивание мутантной формы Мо 446 с раннеспелым сортом Загадка, у гибрида F_1 выявил промежуточное наследование (h_p = + 0,35), тогда как в комбинации с позднеспелой формой (Райское наслажденье) отмечено отрицательное доминирование (h_p = - 0,56), родителя с более длинным периодом вегетации (табл. 6.3). Плоды этих гибридов, значительно уступали по плотности и товарности, полученным в комбинациях этих же, не мутантных форм с Л111, который является носителем гена *nor*.

Особый интерес вызывает гибридная комбинация сорта Факел с многомаркерной мутантной формой Мо 632, где в три разных года (2014-2016) исследований, отмечается устойчивое отрицательное сверхдоминирование (h_p = 3,1 – 4,2 – 3,8 соответственно), то есть родительской формы с более коротким периодом вегетации. Отрицательный гетерозис, также отмечен практически по всем изученным признакам – 87,1%, 52,2%, 90,7%, 90,4% соответственно, а по признаку «толщина перикарпия» – 100,3% (табл. 6.4).

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. 6.3)

Интересные результаты получены при учете и анализе характера проявления и наследования признаков, компонентов общей продуктивности (табл. 6.3).

Число цветков на одно соцветие. Степень доминирования (h_p) варьирует в широких пределах от отрицательного сверхдоминирования, до положительного доминирования. У 61,2% комбинаций гибридов F_1 отмечено промежуточное наследование признака. Отрицательное сверхдоминирование (худшего родителя) 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 один из исходных форм имеет 2-х, иногда 3-х осевые соцветия, которые наследуются по доминантному типу (табл. 6.3).

Число завязавшихся плодов на соцветии. Поскольку, урожайность зависит не столько от числа цветков, сколько от количества завязавшихся плодов, и их средней массы, индивидуальный анализ этих признаков при выращивании гибридов F_1 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. 6.3). У этих гибридов средний эффект гетерозиса по годам исследований достаточно высокий и соответственно составляет 107,8%, 131,6%, 121% и 126,3% (табл. 6.4). Стабильно высокий гетерозис у них отмечается, и по другим признакам. Промежуточное наследование признака «количество плодов на соцветии», выявлено у 62,0% комбинаций. Выраженное отрицательное сверхдоминирование отмечено только у гибрида F_1 с участием мутантной формы Мо 632 (h_p = - 1,86) (табл. 6.3).

Масса плода и толщина перикарпия. Анализ признака масса плода показал, что у 33,2% комбинаций имело место положительное сверхдоминирование (табл. 6.3), у остальных, промежуточное наследование. Исключение составляет гибрид F_1 – 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. Тогда как в большей части гибридных комбинаций (63,0%) признак толщина перикарпия наследовался по типу положительного доминирования и сверхдоминирования, у остальных 37,0% гибридов F_1 отмечено промежуточное наследование (табл. 6.3). Самые высокие показатели по толщине перикарпия (0,60-0,90 см) имели плоды гибридов F_1 – Л111 х MilOranj, Л111 х Makrista, Л111 х Л28 и Л 28 х Л111 и Л 111 х Л 11069

Таблица 6.3. Характер наследования компонентов продуктивности томата гибридами F_1

Комбинация гибрида	Степень доминирования h_p (среднее за 2014-2016 гг.)				
	Признаки				
	Продолжи-тельность 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

Чаще всего отрицательное доминирование и сверхдоминирование отмечается по комбинациям, где в качестве одного из родительских форм используется немутантная форма с полусложным соцветием и крупными плодами (Л11069 х Райское наслаждение, Л11069 х Дикая роза, Л11069 х Stefani). От отрицательного сверхдоминирования (депрессия) до положительного доминирования наследуются все изученные признаки в комбинациях с мутантными формами Мо 409, Мо 443 и Мо 446 (табл. 6.3).

Стабильно положительное доминирование и сверхдоминирование изученных признаков по годам исследований, отмечается у гибридов F_1 с полумутантными линиями: Л11069 х Л111 и наоборот Л111 х Л11069, Л111 х Л28, Л111 х MaKrista и Л111 х MilOranj. У этих гибридов F_1 по всем признакам имеет место высокий эффект гетерозиса (табл. 6.4).

Таблица 6.4. Эффект гетерозиса (Х) по компонентам продуктивности у гибридов F_1

Комбинация гибрида	Эффект гетерозиса (Х, % – среднее за 2014-2016 гг.)				
	Признаки				
	Продолжи-тельность 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	97,32	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

Результатами исследований, установлено отрицательное сверхдоминирование (депрессия) некоторых селекционно-ценных признаков: 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, у гибрида F_1 от комбинации сорт Факел х Мо 632 (табл. 6.3). Депрессия по характеру проявления изученных признаков была стабильно выраженной в три разных года исследований (2014-2016 гг.). Вероятно, это связано с плейотропным влиянием большего числа мутантных генов (*ag, h, t, l, u, pl, lg*), носителем которых является мутант Мо 632.

Анализ характера проявления признаков продуктивности у гибридов F_1, показал, что у комбинаций – Л11069 х Л111, Л111 х Л8, Л111х 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 наслажденье – 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 на соцветиях.* Они могут быть рекомендованы для выращивания в открытом и защищенном грунте. [141, 142].

Выделены и другие комбинации (Л11069 х Райское наслажденье, 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 полумутантная линия 11069, с позднеспелостью и полусложным соцветием, которой характеризуются вторые компоненты этих гибридных комбинаций и обусловлен отрицательный эффект. Предположение [105] о том, что позднеспелость обусловлена не только сцеплением ее рецессивных генов с генами позднеспелости, но и угнетающим их влиянием, что вероятно отрицательно сказывается на скороспелости, общей продуктивности, массе плода, дружности их созревания, и на других хозяйственно-ценных признаках. Подтверждением являются результаты, полученными нами по отдельным комбинациям F_1.

Результаты изучения характера наследования и эффекта гетерозиса у разных гибридных комбинаций F_1 по некоторым селекционно-ценным признакам, подтверждают, что степень доминирования и проявление гетерозисного эффекта в F_1, обусловлено генетическими особенностями использованных в скрещиваниях родительских форм [141, 142], что согласуется с выводами сделанными другими авторами [32, 47, 103, 105, 278].

6.2. Создание исходного материала с функциональной стерильностью для использования в гетерозисной селекции томата

Создание линий с высокой степенью стерильности (ФМС, длинностолбчатость), является одной из первостепенных задач гетерозисной селекции томата. Выраженная длинностолбчатость может привести к почти полной стерильности, а при искусственном опылении это, гарантия выхода более 95% гибридных семян. Это находит подтверждение в работах [205], где показано, что использование форм, с высоко выступающим пестиком (2 мм) в фазе бутона и (4 мм) в зрелом цветке, при искусственном опылении зрелых цветков без кастрации, приводит к получению 99% гибридных семян.

В исследования были включены 13 образцов томата из коллекции Всероссийского НИИР, ВНИИО, ПНИИСХ. В результате всестороннего изучения инорайонных форм были отобраны 6 образцов с разными типами стерильности: Микадо (*ps-positional sterile*), Л 1751 (*pis-pistilate*), Л 1132 (*ms 10^{35}- 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*). Наряду со стерильностью, выделенные формы изучали и описывали по характеру проявления основных морфо-биологических признаков [260]. Скрещивание форм с разными типами стерильности с учетом характера проявления хозяйственно-ценных признаков позволило получить 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. Анализ расщепляющихся популяций F_2 и F_3, проводили с учетом характера проявления признаков репродуктивной системы: тип соцветия, тип цветения, тип стерильности цветка – положение пестика относительно тычиночной колонки, величину цветка и количество его частей, наличию опушения и окраске цветков. Наряду с характером проявления признаков, влияющих на стерильность, изучали степень выраженности хозяйственно-ценных признаков – продолжительность вегетации, тип роста и габитус растений, размер, форма, окраска плода.

6.2.1. Спектр генотипической изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2 по характеру проявления признаков, определяющих тип стерильности

В расщепляющихся популяциях F_2 от разных комбинаций, выявлена высокая внутрипопуляционная гетерогенность по степени фенотипического проявления признаков – тип соцветия, а также строению цветка – положение пестика, относительно тычиночной колонки. Выделены два класса генотипов – с простой (5-9 цветков) и сложной соцветиями (от 11 до 40 цветков). По характеру расположения столбика относительно тычиночной колонки, а также числа элементов околоцветника и андроцея выявлен широкий спектр изменчивости в зависимости от комбинации скрещивания, по каждой из которых было проанализировано большое количество цветков (от 159 до 252 штук) (табл. 6.5).

Высокая рекомбинационная изменчивость по типу стерильности отмечена в расщепляющейся популяции Л1132 × Л708/69. Из которой выщепилось 11 растений, 3 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. 6.5). 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, которые имели короткий пестик и деформированную тычиночную колонку со стерильной пыльцой, 19,4% цветков имели высоковыступающий, длинный пестик и высоко жизнеспособную пыльцу, и только 4,0% отличались полным отсутствием тычиночной колонки (*sl*), или имели единичные тычинки, склеенные к пестику. Остальные (23,8%) цветков были фертильными с высоко жизнеспособной пыльцой (58,3%) (табл. 6.5). В расщепляющейся популяции F_2, этой комбинации выявлена высокая разнородность по типу роста растений: штамбовые (ФМС); индетерминантные и детерминантные с картофельным листом (ФМС); детерминантные с картофельным листом, нормально развитыми цветками, высокопродуктивные с однородными плодами; а также формы с картофельным листом, сложным многократно разветвленным соцветием, мелкими цветками с высоко выступающим пестиком со 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 (табл. 6.5). Выделено семь растений с однородной кистью, без деформаций цветками, пестик выступает из бутона на стадии лимонно-желтого цвета, то есть до цветения. Большая часть (71,2%) проанализированных цветков имели высоко выступающий пестик (2-3мм) (табл. 6.5). Этот тип стерильности наиболее интересен для гетерозисной селекции, так как самоопыления не происходит из-за нерастрескиваемости пыльников. Есть мнение [205], что у таких цветков при температуре 35ºС и выше, происходит самопроизвольное растрескивание пыльников. В нашем эксперименте это не подтвердилось.

Высокая изменчивость по соотношению длинно- и короткостолбчатых цветков у растений, отмечается и в расщепляющейся популяции комбинации Л1751 × Л708/69. Длинностолбчатых цветков с нормально развитой тычиночной колонкой (функциональная стерильность) в популяции больше всего – 53%. Длинный пестик, но короткие склеенные тычинки имели 14,8% цветков и 16,5% цветков отличались. коротким столбиком с разной степенью деформации тычинок (табл. 6.5). Для проведения следующего этапа исследований были выделены 5 растений с незначительной изменчивостью по величине цветка и положению столбика относительно тычиночной колонки в пределах одного соцветия и соцветий в зависимости от яруса их положения на главном стебле растения.

В комбинациях гибридов (Л 11069 × Л 708/69 и Л 1151 × Л 708/69), где в качестве материнской формы использовались линии с частичной стерильностью (17,8% - 11,2%), формообразовательный процесс по степени проявления стерильности значительно уже, чем в комбинациях «стерильные × стерильные». В F_2 происходило расщепление – на фертильные, полустерильные, единичные высоко стерильные растения (табл. 6.5).

Таблица 6.5. Расщепление в популяциях гибридов F_2 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, высоко 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

Большая часть цветков, подвергнутых анализу, имели средней степени, деформированные и нормально развитые цветки с высокой фертильностью пыльцы. Тогда как в комбинациях скрещивания «стерильные х стерильные» в F_2, выявлен широкий спектр изменчивости по числу длинно-, короткостолбчатых и бестычинковых цветков не свойственных использованным в скрещивании родительским формам (табл. 6.5).

Приведенные результаты, свидетельствуют о сложном характере наследования составных частей цветка и необходимости селекции форм на определенное сочетание длины столбика и тычинок. Для селекции особый интерес представляют формы, у которых пестик имеет умеренную длину в сочетании с короткой тычиночной колонкой.

6.2.2. Степень выраженности признаков стерильности у потомств генерации F_3

Характер проявления и степень выраженности стерильности у растений в популяциях F_3, полученных от выделенных в F_2, оценивали путем подсчета числа

завязавшихся плодов от свободного опыления [214]. Сильное расщепление имело место в популяциях F_3, от растений, выделенных в F_2 из комбинации Л 1132 × Л 708/69. В то же время, популяции генерации F_3, сформированные из других двух 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 на соцветиях (табл. 6.6).

Высокая стерильность выявлена в популяциях F_3, полученных от лучших растений, отобранных в F_2 из гибридных комбинаций Л1751 × Микадо и Л1751 × Л 708/69. Из них в F_3 удалось выделить линии с оптимальным сочетанием длины пестика и его положения относительно тычиночной колонки. Из комбинации Л1751 × Микадо выделены две линии 27/16 и 33/16, уровень стерильности которых почти 100% по всем соцветиям. Другие две линии – 44/16, 45/16, получены из F_3 от комбинации Л1751 × Л708/69 (табл. 6.6).

Таблица 6.6. Завязывание плодов у стерильных линий томата в популяциях F_3, в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле растения

№ Генотипа	Процент завязывания плодов в зависимости от яруса расположения соцветия при свободном опылении					
	Соцветия					
	1-ая	2-ая	3-ья	4-ая	5-ая	6-ая
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 из разных гибридных комбинаций было выделено 8 перспективных линий, которые в два разных года проявили высокий уровень стерильности по проценту завязавшихся плодов от свободного опыления 86 - 99% (табл. 6.6). Из которых пять линий (18/6, 27/16, 33/16, 44/16 и 45/16) имеют функциональную мужскую стерильность. Другие три (9/16, 11/16, 17/16) характеризуются выровненными соцветиями с длинностолбчатыми цветками в разной степени деформациями тычинок и невысоким процентом жизнеспособной пыльцы (17,6-24,3%).

Морфобиологическая характеристика стерильных линий поколения F_4

Эффективное использования этих форм в гетерозисной селекции, предполагает наличие взаимодополняемых морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков. Поэтому, при отборе стерильных форм, особое внимание уделялось типу роста, характеру стеблеобразования, длине междоузлий и признакам плода (форма, размер, окраска и др).

Выделенные из разных комбинаций линии, имеют простой тип соцветия. Число цветков в соцветии у них различно. Минимальное количество (от 3 до 5) отмечено у Л 11/16 и Л 18/16, наибольшее число цветков (7,5 штук) имели соцветия линии 33/16 (табл. 6.7). В зависимости от уровня расположения соцветия на растении, показатель признака может варьировать, чаще на верхних ярусах, цветков больше (на 1-3), к примеру, у Л 33/16 по мере повышения повышения уровня положения соцветия отмечается их разветвление с наличием большего числа цветков, но иногда бывает наоборот.

По высоте растений, который определяется числом соцветий и количеством листьев между ними, линии: 9/16, 11/16, 17/16/ 18/16, 27/16/ 44/16 относятся к группе детерминантных форм с высотой главного стебля от 59 до 90 см. (табл. 6.7). Наиболее выровненными по данному признаку являются линии 9/16, 18/16 и 27/16. Другие линии – 33/16 и 45/16 по типу роста растений 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 вершковались на более ранних стадиях (4-5 соцветие), дальнейший рост их продолжался за счет боковых побегов. Такие же результаты, получены и по линии 45/16, у которого 50% растений прекращали рост после образования 4-5 соцветий. Это наводит на мысль, о значительном влиянии условий выращивания растений на проявление признака «полудерминантный тип роста».

Таблица 6.7. Морфобиологическая характеристика линий томата поколения F_4 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 (гр)
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 - 6	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	7	5 - 9	2,4 - 2,0	89 - 118	98

Созданные линии отличаются по признакам плода: 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 имеют крупные интенсивно розовой окраски плоды, относятся к группе среднеспелых форм; третья разновидность – это линии 44/16 и 45/16 с интенсивно красными, округлой формы плодами (табл. 6.7).

Получен исходный материал с органичным сочетанием хозяйственно-ценных признаков – тип роста, продолжительность вегетационного периода, размер и окраска плода и разные типы стерильности, обеспечивающих возможность их размножения. Эти линии соответствуют задачам исследований, и включены в рабочие программы для изучения их комбинационной способности и создания на их основе гибридов F_1 томата.

6.3. Мутантные гены *ls, br* и формирование генетической изменчивости в гибридных популяциях поколений F_2 - F_3

Известно, что мутантные формы, как правило, характернизуются невысокой жизнеспособностью, но при скрещивании их с другими биотипами, происходит обмен и обогащение популяции генетическим материалом. Затрагивая многие метаболические и другие системы онтогенеза, мутантные гены в процессе расщепления активизируют реакции генетических рекомбинаций и, тем самым, способствуют расширению спектра и уровня доступной отбору внутрипопуляционной изменчивости в F_2 - F_3, что позволяет выделить исходный материал с новым сочетанием признаков, обогатить генофонд томата и повысить эффективность селекционного процесса [77, 105, 218, 219].

Выращивание томата в условиях теплиц, требует эффективного использования как общей площади культивационных сооружений, так и вертикальной, что предусматривает особые требования к потенциальным для выращивания гибридам, относительно таких признаков как: длина междоузлий, число листьев между ними, количество соцветий на главном стебле растения и их выравненность, в том числе и по окраске, форме и массе плодов. Другая проблема, это излишнее пасынкообразование, которое увеличивает затраты труда на их удаление и отрицательно влияет на плодоношение. Для решения этих и целого ряда других задач, нами в селекционный процесс были включены генотипы, которые являются носителями мутантных маркерных генов *br* (*brachytic*) и *ls* (*lateral suppressor*), контролирующих характер проявления обозначенных признаков.

Линия 11069 (sp^+, *ls, br, j-2,* Tm^{2a}), индетерминантного полукультурного типа с темно-зелеными листьями, простыми многоцветковыми соцветия (по 10-12 цветков).

Цветки типичные для мутанта *ls* – с нарушением венчика с длинным изогнутым столбиком, выступающим из колонки пыльников. Плоды мелкие (от 20 до 55 г), пасынков на растениях нет, при резкой смене условий среды могут появляться на 2-3-х узлах.

Второй образец (Мо 443) с генами *ssp* и *ls* с короткими компактными соцветиями и частичным отсутствием венчика цветка. Плоды округлой формы, красные, массой 29-60 г. Характеризуется частичным или полным отсутствие боковых побегов.

С использованием этих форм, а также линий, имеющих набор искомых ценных количественных и качественных признаков – Л28, Л111, Л187, Л828, Л556 с разной побегообразующей способностью, обладающих генами – *sp*$^{+}$*, sp*$^{\pm}$*, sp, ssp, u, nor, rin, j-2*, и высокопродуктивных, крупноплодных сортов MilOranj, MaKrista, Факел была создана серия гибридных комбинаций: Л11069 × Л111, Л11069 × Л828, Л11069 × Л187, Л11069 × Л28, Л11069 × Л556, Мо443 × MaKrista, Мо443 × MilOranj и Мо443 × Факел.

У гибридов F_1 выявлено 100%-ное 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 (среднеродительское). В F_1 по признакам репродуктивной системы, отмечены выраженные различия между разными гибридными комбинациями, в зависимости от характеристик их родительских форм.

6.3.1. Спектр генотипической изменчивости в расщепляющихся мутантно-линейных и мутантно-сортовых популяций F_2 по характеру проявления признаков, контролируемых генами *ls* и *br*

Оценку расщепляющихся популяций F_2 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: Мо 443 х с. MaKrista, Мо443 х с. MilOranj и Мо443 х с. Факел от скрещивания детерминантных форм, проводили по признакам: – интенсивность образование боковых побегов; длина междоузлий; морфологические нарушения в строении цветка, масса плода. В каждой комбинации проанализировано по 150 растений. 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 один 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).

Полученные экспериментальные данные были обработаны в дисперсионном комплексе с использованием кластерного анализов по программе Statistica 7.

Широкой спектр внутрипопуляционной изменчивости наблюдается у всех гибридных комбинаций, по всем изученным признакам (рисунки 6.1 и 6.2).

В популяциях гибридов 1-й группы, большая часть генотипов (46%) формировали боковые побеги в каждом узле растения или через один. Очень низкий процент растений из популяций каждой из этих гибридных комбинаций – 4,8%, 1,4%, 2,3%, 8,3% и 7,4% не имели пасынков или формировали один боковой побег на главном стебле (рис. 6.1).

По признаку «длина междоузлий» выявлено, 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 9,8-12,5см) формировали 36,3% генотипов 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 незначительное количество, в среднем 5,8%.

Широкий спектр изменчивости в популяциях анализируемых комбинаций отмечен по форме и морфологии цветка (рис. 6.1). 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% соответственно.

Диаметрально противоположные данные получены по комбинациям Л11069 х Л828 и Л11069 х Л187, в популяциях которых 65,9% и 41,5% генотипов, имели нарушения в сильной и средней степени строения цветка, или отдельных его элементов. Примерно у 1/3 генотипов отмечена гетеростилия, и даже партенокарпия, завязываемость плодов слабая, семян в них вообще нет или их очень мало (до 25 штук), что указывает на наличие плейотропных эффектов. Выделены и растения, с единичным или полным отсутствием пасынков с короткими междоузлиями (от 22,7 до 50,1% соответственно).

В анализируемых популяциях гибридов первой группы, преимущественная часть генотипов формировали мелкие плоды (от 40 до 70 г). Размах изменчивости в пределах групп, дифференцирующих генотипы по массе плода также достаточно широкий (рис. 6.1). Самые крупные плоды имели 69,5% генотипов в популяции от комбинации Л11069 х Л 28 и 32,1% генотипов в комбинации Л11069 х Л111.

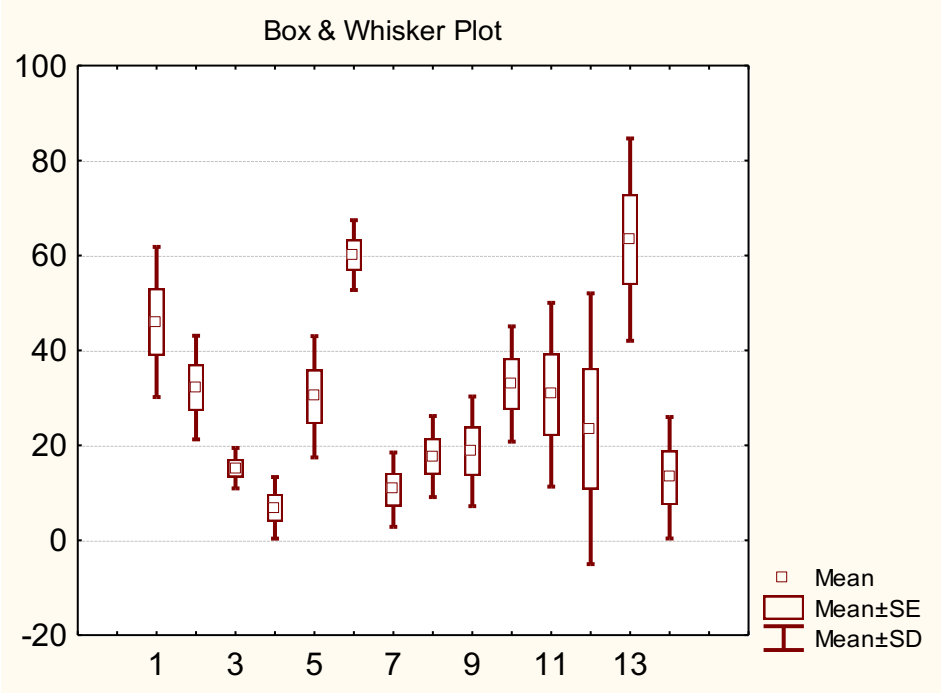


Рисунок 6.1. Рекомбинационная изменчивость по признакам, контролируемым мутантными маркерными генами *ls* и *br* в расщепляющихся гибридных популяциях от скрещивания с полукультурной мутантной линией 11069

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).

В расщепляющихся популяциях гибридов F_2, второй группы, генотипов с высокой пасынкообразующей способностью также достаточно много, но тех, которые формируют пасынки через каждые 2-3 узла, значительно больше (рис. 6.2). Внутрипопуляционная изменчивость в зависимости от гибридной комбинации, высокая. Не обнаружено растений без боковых побегов, в популяции от комбинации Mo443 х сорт Факел. Низкий процент генотипов (2,6 и 3,4%) формировавших один или два слаборазвитых, редуцированных боковых побега, отмечен и в популяциях – Mo443 х MaKrista и Mo443 х MilOranj.

Большая часть генотипов в расщепляющихся популяциях гибридов этой группы имели короткие междоузлия (рис. 6.2). Вероятно, генетическая детерминированность данного типа роста этих форм и определила характер его проявления.

Широкий спектр внутрипопуляционной изменчивости выявлен, и по проявлению признаков цветка, хотя генотипов с сильными нарушениями морфологического строения цветка меньше (рис. 6.2), Различия высокие как между гибридными популяциями, так и по степени нарушений в строении цветков внутри одной конкретной гибридной популяции.

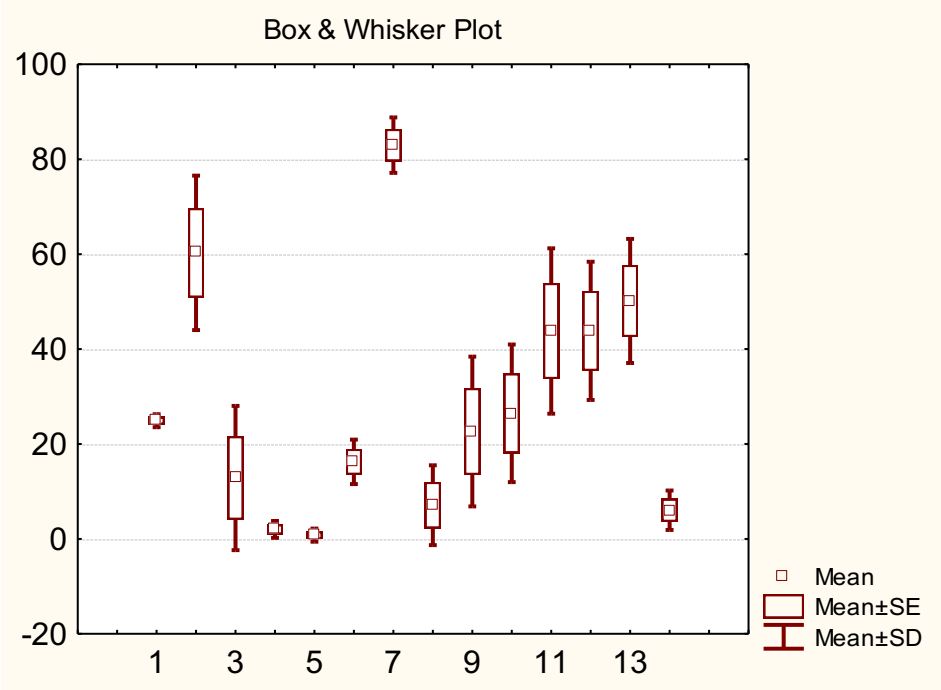


Рисунок 6.2. Рекомбинационная изменчивость по морфо-биологическим признакам в расщепляющихся гибридных популяциях от скрещивания с генотипом Мо 443 (*ls*)

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).

Так, например, в популяциях F_2 – Мо443 х с. MaKrista и Мо443 х с. Факел, генотипов с высокой степенью однородности строения цветков больше (60,2% и 45,7%), тогда как в популяции Мо443 х с. MilOranj таких генотипов меньше – 25,5%, а процент растений с разными типами деформаций и стерильности цветков составляет 56,7%.

В анализируемых расщепляющихся популяциях гибридов 2-й группы, достаточно много генотипов с более крупными и однородными по массе плодами (рис. 6.2).

Из информации на рисунках 6.1 и 6.2 видно, что в расщепляющихся популяциях гибридов 1-й группы, полученных с линией 11069 (*ls, br*), которая является носителем двух мутантных генов, спектр изменчивости по характеру проявления признаков был значительно шире, чем в комбинациях 2-й группы, с мутантом Mo 443 (*ls*), с одним геном.

Согласно данным кластерного анализа *k-средних* на базе конструирования диаграмм с использованием показателей признаков, контролируемых мутантными генами *ls* (образование боковых побегов, морфологические нарушения в строении цветка) и *br* (длина междоузлий), выявлены значительные внутрипопуляционные сходства и различия. Они достаточно выражены как по изученным признакам и их сочетанию в одном генотипе, так и между изученными популяциями гибридов, полученными от скрещивания индетерминантных форм (1-ая группа) и детерминантных (2-ая группа) (рис. 6.3 и 4.4).

Установлен широкий спектр изменчивости в расщепляющихся популяциях гибридов обоих групп по характеру проявления признаков: степень образования боковых побегов (пасынков); длина междоузлий; морфологические отклонения в строении цветка; масса плода. Для генотипов, выделенных в определенные кластеры характерен схожий набор признаков внутри кластера и достоверные различия между кластерами (табл. 6.8).

Гибриды, полученные с участием линии 11069 (*ls* и *br*), в расщепляющихся популяциях F_2 имеют больше растений (63,9%, 62,0%, 69,9%, 36,9% и 49,6%) с сильной побегообразующей способностью (от 71 до 100%), средней длины междоузлиями (6-9 см) и средней массы плодами (40-70 г), которые определены в первый кластер (рис. 6.3). Такой набор признаков в сочетании со степенью их проявления, свидетельствует о неоднозначном влиянии этих генов, на проявление признаков в данных потомственных популяциях. В большей или меньшей степени в зависимости от побегообразующей способности родительских форм, эти признаки детерминируются культурным геномом.

Больше сходства между генотипами в расщепляющихся гибридных популяциях Л11069 х Л187 и Л11069 х Л828, которые формировали пасынки через каждые 2-3 узла (41-70%), имели длинные междоузлия (9,1-12,5 см), меньше отклонений в строении цветка (от 0 до 40%) и крупные плоды (до 140 г) (рис. 6.3). Одновременно следует отметить, что в расщепляющихся популяциях F_2 всех гибридных комбинаций с Л11069 меньше всего растений с отсутствием или единичными редуцированными боковыми побегами (7,3-12,7%), они имеют короткие междоузлия (<6 см), но при этом большая часть цветков (от 41 до 100%) на соцветиях данных растений с деформациями разной степени

выраженности (рис. 6.3). Из чего следует сделать вывод об отрицательном (негативном) влиянии мутантных маркерных генов *ls* и *br* на характер проявления признаков репродуктивной системы в этих комбинациях. *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 с другими генами, которые оказывают косвенное влияние, усиливая характер проявления мутантных признаков.* У томата плейотропно действуют многие мутантные гены, проявляя какой-нибудь один наиболее яркий признак [105]. Подавление побочных плейотропных эффектов этих генов, контролирующих столь значимые селекционно-ценные признаки, возможно при более активном и интенсивном окультуривание мутантных генотипов, носителями которых они являются.

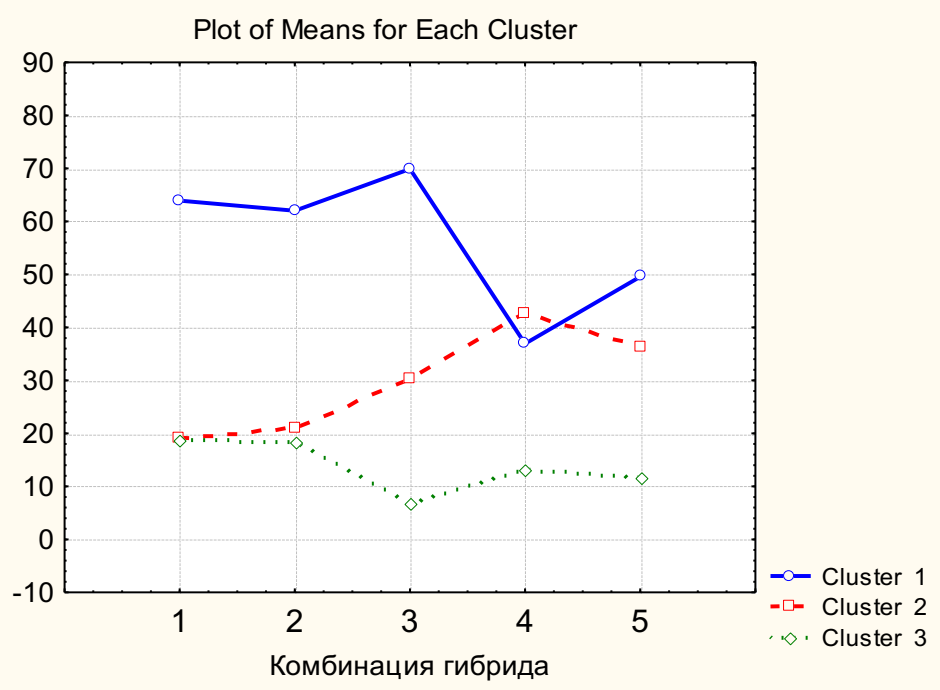


Рисунок 6.3. Кластерный анализ *k*-средних генотипов с определенным сочетанием набора морфо-биологических признаков в расщепляющихся гибридных популяциях от разных комбинаций скрещивания, с полумутантной линией 11069 – 1. *Л11069 х Л187*, **2.** *Л11069 х Л828,* **3.** *Л11069 х Л556,* **4.** *Л11069 х Л28,* **5.** *Л11069 х Л111*

Лучшей оказалась комбинация Л11069 х Л28 (рис. 6.3), из расщепляющегося потомства которого выделено больше генотипов с благоприятным сочетанием признаков: средняя степень формирования пасынков (41-70%); междоузлия средней длины (6 - 9 см); нормально развитые цветки (аномалий меньше 10%) и крупными плодами (71 - 140 г).

Гибриды второй группы (рис. 6.4), с мутантной формой Mo 443 (*ls*), демонстрируют не только значимые отличия между ними, но и иные закономерности распределения генотипов в расщепляющихся потомствах на группы (кластеры) по характеру проявления и сочетания в одном генотипе определенного набора признаков.

В популяциях этих гибридов, большая часть генотипов (55,6%, 52,3% и 60,7%) формировали боковые побеги через каждые 1-2 узла, имели короткие междоузлия (<6 см), нормально развитые цветки (71-100%) и крупные плоды (до 120 г), что свойственно для генотипов с детерминантным типом роста. Меньше в популяциях этих гибридов, и генотипов с ограниченным образованием боковых побегов (1,8%, 7,4% и 7,9%) в сочетании с длинными междоузлиями (9,1-12,5 см) и высокой степенью морфологических отклонений в строении цветков (от 41 до 100%) и мелкими плодами (10-40 г) (рис. 6.4).

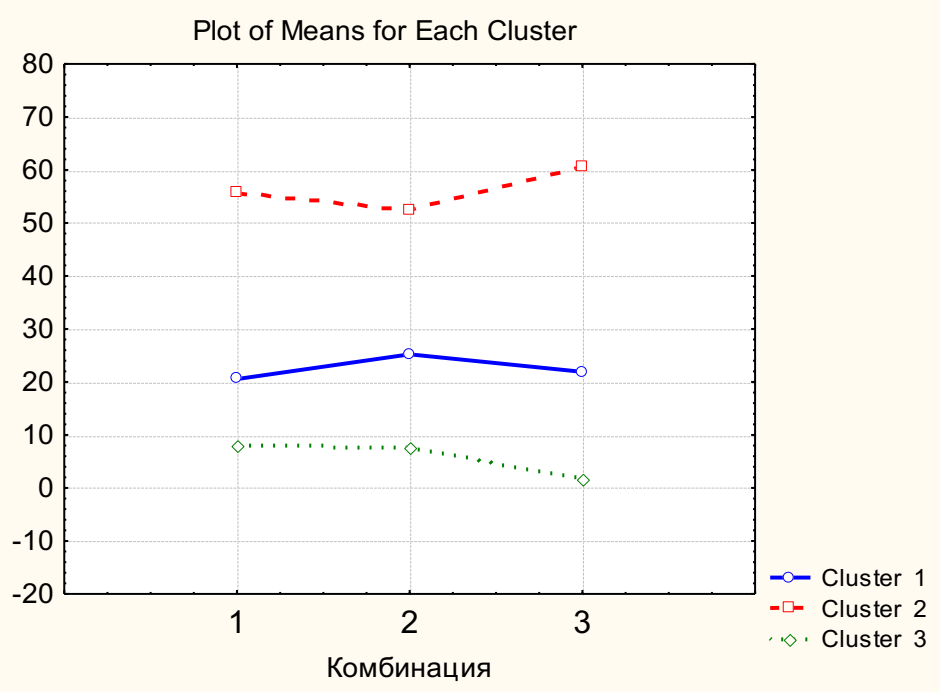


Рисунок 6.4. Кластерный анализ *k*-средних генотипов с определенным сочетанием признаков в расщепляющиеся гибридные популяциях, полученных в комбинациях скрещивания с мутантной линией Mo 443 и культурными высокотехнологичными сортами – 1. *Mo443 x MaKrista,* **2.** *Mo443 x MilOranj,* **3.** *Mo443 x Facel*

Столь сложный по своей природе набор признаков и не менее сложный характер проявления их в расщепляющихся популяциях F_2 вызвал необходимость систематизации их в кластерном комплексе на основе селекционной ценности для последующего эффективного использования при создании нового исходного материала (рис. 6.5 и 6.6).

Для признаков, выделенных в отдельные кластеры, характерно очень сложное их сочетание внутри кластера и достоверность различий между (приложение 6, табл. 6.1).

К первой самой многочисленной группе относятся генотипы (первый кластер), с сочетанием 100%-го образования боковых побегов (на каждом узле листьев главного стебля растений) со средней длиной междоузлий (6,1-9,0 см) и средней массой плода (41-70 г), которых в каждой из комбинаций большая часть (рис. 6.5 и приложение 5, табл. 5.1).

Во второй кластер вошли генотипы, выделенные из расщепляющихся популяций 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) (рис. 6.5).

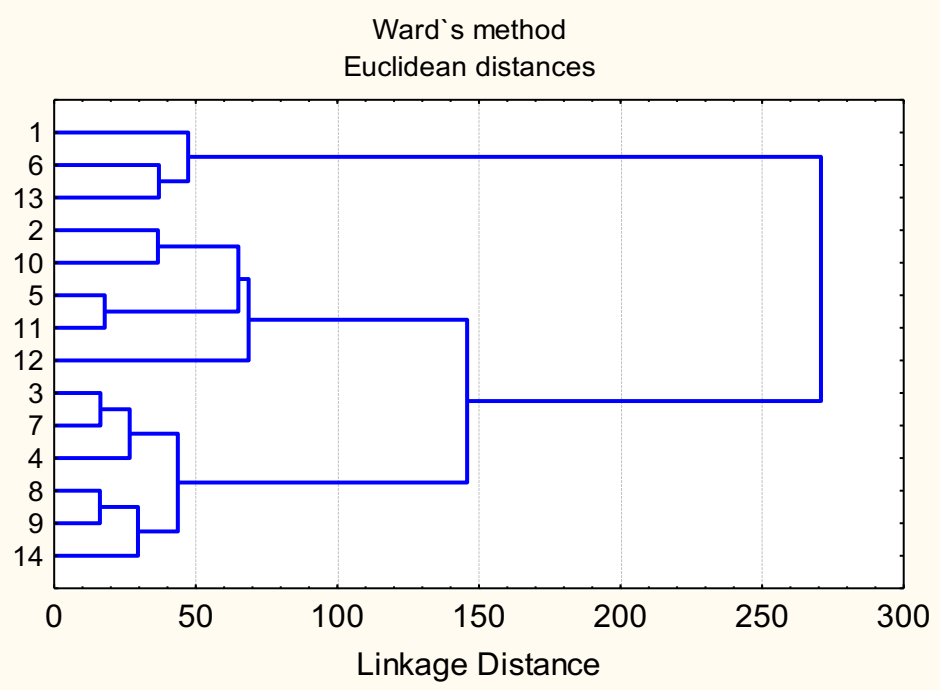


Рисунок 6.5. Дендрограмма сходства и различий генотипов с определенным сочетанием признаков, контролируемых мутантными маркерными генами, выделенных из расщепляющихся популяций гибридных комбинаций с линией 11069

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).

Самую малочисленную группу (3-ий кластер), представляют генотипы с низкой пасынкообразующей способностью (один на 4 узла) или полным их отсутствием на главном стебле (0-40%) в сочетании с короткими междоузлиями (<6 см), но при этом с

очень высокой степенью морфологических нарушений в строении цветков (от 41 до 100%) и мелкими плодами (от 10 до 40 г) (рис. 6.5).

Кластерный анализ результатов 2-й группы гибридов, полученных с мутантной формой Mo 443 (*ls*) выявил аналогичную, разную степень сходства и различий между генотипами в расщепляющихся гибридных популяциях, относительно использованных в скрещиваниях исходных родительских форм, характеризующихся детерминантным типом роста. В зависимости от характера проявления, степени выраженности и определенного сочетания признаков в одном генотипе они также распределены на три кластера (рис. 6.6).

Наиболее интересными представляются генотипы третьего кластера, со средней степенью формирования боковых побегов (41-70%), имеют короткие междоузлия (<6 см), нормально развитые цветки и массу плодов от средних 70 до 140 г.

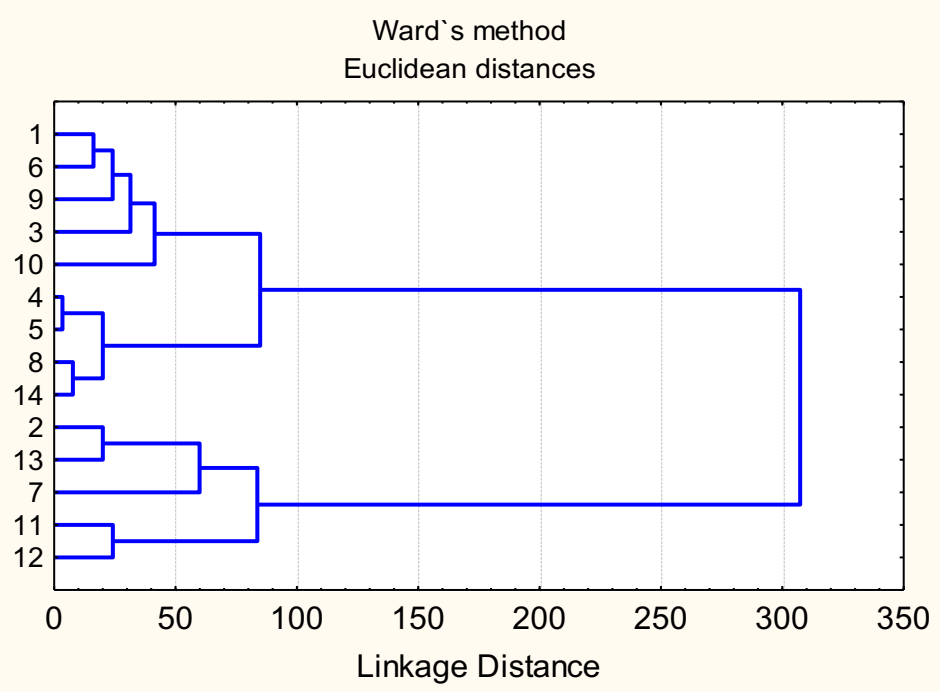


Рисунок 6.6. Дендрограмма сходства и различий генотипов с определенным сочетанием признаков, выделенных из расщепляющихся популяций с Mo 443

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).

Результаты дисперсионного анализа генотипической изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2 от разных гибридных комбинаций (8) по параметрам морфобиологических признаков (4 признака с разной степенью проявления, всего 14

показателей), контролируемых мутантными генами ls и *br*, выявили превышение межкластерной дисперсии над внутрикластерной (табл. 6.8). Это свидетельствует о значительных различиях между проанализированными гибридными комбинация и высокой внутрипопуляционной рекомбинационной изменчивости внутри конкретной комбинации скрещивания по характеру проявления и степени выраженности изученных признаков, а также об успешной дифференциации и систематизации генотипов, согласно набора признаков с определенным значением их показателей в кластеры (табл. 6.8).

Таблица 6.8. Дисперсионный анализ генотипической изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2 по признакам, контролируемым мутантными генами *ls* и *br*

Гибридные комбинации F_2	Межкластерная дисперсия	df	Внутрикластерная дисперсия	df	F	P
	комбинации – «индетерминантные х индетерминантные»					
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
	комбинации – «детерминантные х супердетерминантные»					
Mo 443 x MaKrista	6024,723	2	1553,766	11	21,32623	0,000164
Mo 443 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 мутантными генами *ls* и *br* в популяциях F_3 - F_5

В третьем поколении по всем изученным признакам в потомствах, полученных из генотипов, выделенных F_2 из разных комбинаций гибридов первой группы, имело место расщепление. Наиболее выражено это, относительно формирования боковых побегов и отклонений в строении цветков в популяции потомства F_3 от комбинации Л11069 × Л556. Высокая вариабельность признаков в F_3 (расщепление шло по типу в F_2), указывает на нестабильность генетических систем у родительских форм, а также на побочные эффекты влияния генов *ls* и *br*, обусловленные сцеплением с другими генами, которые оказывают это косвенное влияние, усиливая при этом проявление мутантных признаков.

В популяциях F_3 от гибридных комбинаций Л11069 х Л187 и Л11069 х Л828 отмечалось больше генотипов полукультурного типа с мелкими плодами (32-45 г), единичными боковыми побегами и варьированием по форме и морфологии цветка. В этих популяциях одновременно выщепились и генотипы с признаками промежуточного типа

проявления, или ближе к линии культурного типа (больше боковых побегов, среднего размера и длинными междоузлиями), с более крупными плодами (до 76 г). Самые ценные, выщепившиеся из популяций этих комбинаций это, растения культурного типа – с нормально развитыми цветками и без пасынков или с единичными боковыми побегами.

Выровненные потомства по селектируемым признакам в F_3, получены из генотипов, выделенных из расщепляющихся популяций Л11069 х Л28 и Л11069 х Л111. Линии 28 и 111 имеют полудетерминантный тип роста ($sp^{\pm}$) и являются носителями генов лежкости *rin* и *nor.* Из популяций F_3 этих комбинаций, выделено больше генотипов (линий), удачно сочетающих ограниченное формирование боковых побегов, короткие и средней длины междоузлия, нормально развитые цветки, среднего размера и крупные плоды, со стабильным проявлением признаков в поколении F_4 (табл. 6.9).

Из второй группы гибридных комбинаций, наиболее выровненные популяции по проявлению анализируемых признаков установлены в потомствах F_3 от комбинаций Мо 443 × MaKrista и Мо 443 × Факел. Сильное расщепление по признакам репродуктивной системы имело место в популяциях потомств F_3 от Мо 443 × MilOranj.

Выделенные в процессе повторных отборов в F_3, соответствующие задачам генотипы из разных комбинаций, определялись как отдельные линии для дальнейшего изучения в поколении F_4. В результате индивидуальных отборов с проверкой признаков по потомству были получены новые многомаркерные линии томата с благоприятным сочетанием и улучшенными хозяйственно-ценными признаками (табл. 6.9).

Из комбинаций с мутантной формой Мо 443 (*ls),* получены многомаркерные линии: 110, 164, 178, 181, 183, 188, 193, 195. Они отличаются по типу роста растений (супердетерминантные и детерминантные), более выровнены по соцветиям, с нормально развитыми цветками, плотными и однородными по форме, окраске плодами в сочетании с низкой пасынкообразующей способностью, превосходящие по продуктивности и массе плода мутантный образец (Мо 443). Это показывает, что по данным признакам исходная мутантная форма имела большую полигенную обеспеченность, при этом ген *ls* не оказывает сильного отрицательного влияния на проявление обозначенных признаков.

Линии 110, 183 и 188 раннеспелые (96-103 дня) с высотой главного стебля 50-65 см, другие – 164, 178, 181, 193, 195 и 201 с высотой растений 70-98 см. Они относятся к группе среднеранних и среднеспелых форм (105-114 дней). Растения отселектированных линий отличаются слабой и средней степенью образования боковых побегов, от 3 до 4,2 на 7 и 10,3 междоузлий главного стебля растения. Средняя длина междоузлий по данной группе линий составляет от 6,4 до 9,0 см, что определяет сближенное расположение

соцветий, их число и общее количество сформировавшихся плодов на них (табл. 6.9). Анализ популяций потомств поколений F и F_5 показывает, что показатели изученных признаков значительно не меняются в 2016 году, относительно 2015 года.

Ценные в селекционном отношении многомаркерные линии: 196, 197, 204, 224, 228 (табл. 6.9), получены с использованием полукультурной мутантной линии из комбинаций Л11069 х Л28 и Л11069 х Л111. Это линии с растениями 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. 6.9). В целом популяции потомств поколений F_4, F_5, изученные 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 оптимальным соотношением листовой массы и плодов. Окраска листьев темно-зеленая, с разной формой листа: яйцевидные, удлиненно-яйцевидные, широколанцетные. Имеются различия по форме и морфологии цветка: с нормальными цветками; цветками с полным венчиком, но сросшиеся в трубочку лепестками.

Другая группа линий: 186, 205, 237, 241, 10/16, является потомством генотипов, выделенных из гибридных комбинаций Л11069 х Л 187, Л11069 х Л828 и Л11069 х Л556. Эти линии в наибольшей степени соответствуют поставленным задачам, характеризуются индетерминантным типом роста с оптимальным сочетанием искомых селектируемых признаков (табл. 6.9). Например, линия 186 формирует ограниченное количество боковых побегов на растении (3,3-3.8 штук на 28,8-32,9 узла) имея крупные и плотные плоды (110 г и более), которые в технической стадии зрелости имеют ровные без пятна у основания плодоножки салатового цвета плоды, а в биологической, разной интенсивности желтые с розовой мякотью. Аналогичные характеристики имеет линия 237. Три другие линии этой группы (Л 205, 241 и 10/6) имеют тип роста близкий к полудетерминантному, но не самоограничивающийся, и к тому, же с частым расположением соцветий. На 21,4 - 29,4 узлов (листьев) 3,8 - 6,1 боковых побегов, а на некоторых узлах отмечены (от 3 до 7) очень мелкие, редуцированные пасынки (3-4 см), в остальных пазухах точки роста отсутствуют. Плоды у них более мелкие (за исключением Л 241), в комбинациях из которых они получены в процессе отборов не удалось разорвать связь гена *ls,* с мелкоплодностью. Они

Таблица 6.9. Показатели признаков, контролируемых генами *ls, br* у новых многомаркерных линий томата и стабильность их проявления в поколениях F_4 (2015 год) и F_5 (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 *(ssp, u, j, ls, nor, br)*	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 *(ssp, u, nor, ls)*	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 *(ssp, u, t, ls)*	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 *(sp, u, ls, j-2, rin)*	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 *(sp, u, ls)*	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 (*sp, hp-2, j-2, u*)	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 *(sp, ls, u, nor)*	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 *(sp, u, ls, nor)*	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 *($sp^{\pm}$, ps, r, c, ls, br)*	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 *($sp^{\pm}$, ls, t, rin)*	21,3	87,3	8,6	89,7	5,1	83,7	6,1	96,8	14,6	95,6	85	92
Л 228 *($sp^{\pm}$, ls, u, ex)*	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 *($sp^{\pm}$, u, nor, ls, br)*	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 (*sp^{+}, ls, br, u, nor*)	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 (*sp^{+}, ls, u*)	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 (*sp^{+}, rin, ls, u*)	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 (*sp^{+}, ls, u, rin*)	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 (*sp^{+}, ls, gs, rin*)	21,4	87,3	8,4	96,7	5,2	92,8	7,0	94,6	11,0	96,5	20	14,5

имеют простое компактное соцветие (7-13 цветков), с очень низкой осыпаемостью цветков, что обеспечивает им высокую завязываемость плодов (табл. 6.9). Формируемые в пазухах их листьев пасынки, не требуют их удаления, так как они самоограничиваются в росте и не разрастаются. Если растения без гена *ls* требуют еженедельного пасынкования в течение всего периода вегетации, то у этих линий боковые побеги необходимо удалять всего 2-3 раза за сезон, что приводит к сокращению ручного труда на 50%, а то и больше.

Таким образом, скрещивание генотипов, с разной интенсивностью формирования боковых побегов культурного типа – Л187, Л828, Л556, Л28, Л111 и сортов – MaKrista, MilOranj, Факел с беспасынковыми мутантными формами Л11069 (*ls, br*) и Мо 443 (*ls)* позволило получить линии с ограниченным побегообразованием, с короткой и средней длины междоузлиями, крупной и средней массы плодами, в сочетании с другими хозяйственно-ценными признаками, которые представляют интерес для создания на их основе гетерозисных гибридов F_1.

6.4.1. Фертильность и жизнеспособность пыльцы многомаркерных линий томата, и её устойчивость к абиотическим стрессам

Мутантные маркерные признаки (*ssp, sp, sp$^+$, sp$^\pm$, br, ls, ps, 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. Возможным ограничением их использования в селекционных программах, может быть качество их пыльцы поскольку, они получены от скрещивания форм носителей гена *ls*, который связан с морфологическими отклонениями в строении цветка. Поэтому изучали – фертильность, жизнеспособность пыльцы и её устойчивость к высокой температуре и засухе, от которых зависят репродуктивные, воспроизводительные функции растительного организма.

Соотношение стерильных и фертильных пыльцевых зерен у многомаркерных линий, определяли путем окрашивания её ацетокармином [171]. Фертильнось была высокой практически у всех линий (табл. 6.10). Самый низкий показатель отмечен у линий 196 (70,4%) и Л 228 (71,5%), остальная пыльца не окрашивалась, что указывает на стерильность или же пыльцевые зерна находятся на разных стадиях развития.

Жизнеспособность пыльцы, которая характеризует оплодотворяющую способность, или зиготический потенциал пыльцевого зерна, определяли путем её проращивания на искусственной питательной среде (15% сахарозы и 0,006% борной кислоты) в условиях *in vitro.* Полученные результаты не выявили прямой связи между фертильностью и

жизнеспособностью пыльцы. 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, 228) с самой низкой фертильностью пыльцы, жизнеспособность на уровне 19,9% и 30,0% соответственно (табл. 6.10). Из чего следует, что в цветках линий, пыльцевых зерен, способных прорасти и произвести оплодотворение значительно меньше, чем фертильных.

В дополнение к этим характеристикам, приводятся результаты оценки пыльцы многомаркерных линий томата на устойчивость к высокой температуре и засухе.

Сильное ингибирующее действие на прорастание пыльцы и длину пыльцевых трубок оказывает фактор осмотического стресса (имитирующий засуху) (табл. 6.10). На его фоне пыльца Л183 вообще не прорастает, а Л188 имеет очень низкие показатели по обоим признакам. Плохо прорастает пыльца, и у линий – 195 (7,0%), 196 (7,8%) и 201 (12,1%) формируя короткие трубки. Тогда, как после высокотемпературной обработки (45°С/8 часов) очень хорошо прорастает – 52,6 %, 48,8% и 50,9%, одновременно формируя длинные трубки, с устойчивостью 73,0%, 89,8% и 90,0% соответственно (табл. 6.10).

Таблица 6.10. Фертильность и жизнеспособность пыльцы многомаркерных линий томата и её устойчивость к стрессовым факторам

Линии	Фертильность пыльцы, %	Жизнеспо-собность, % 25˚С / 3 часа (контроль)	Устойчивость, %			
			пыльцы		пыльцевых трубок	
			жара	засуха	жара	засуха
Л 110	83,7 ± 2,3	16,9 ± 1,0	26,0 ± 1,0	55,9 ± 1,6	46,9 ± 1,8	22,5 ± 1,1
Л 164	96,1 ± 2,1	31,3 ± 1,2	18,9 ± 1,4	45,0 ± 1,7	60,0 ± 1,5	26,0 ± 1,6
Л 178	90,0 ± 2,7	53,0 ± 1,2	80,4 ± 1,9	43,0 ± 1,1	99,1 ± 1,8	26,0 ± 1,2
Л 181	92,1 ± 2,0	27,9 ± 1,1	43,1 ± 1,7	52,2 ± 1,5	73,0 ± 1,9	36,0 ± 1,0
Л 183	85,5 ± 2,3	35,1 ± 1,6	24,0 ± 1,1	0,1	80,0 ± 2,0	0
Л 188	91,4 ± 3,0	30,0 ± 1,9	36,3 ± 2,0	2,3 ± 0,04	70,1 ± 1,5	10,1 ± 0,02
Л 193	94,2 ± 2,2	25,5 ± 1,5	83,1 ± 2,1	19,0 ± 0,9	70,7 ± 1,7	18,6 ± 0,9
Л 195	83,4 ± 3,1	16,1 ± 0,4	52,0 ± 1,3	7,0 ± 0,5	73,0 ± 1,9	13,1 ± 0,6
Л 196	70,4 ± 2,8	19,9 ± 1,0	48,8 ± 2,0	7,8 ± 0,3	89,8 ± 1,1	28,0 ± 0,7
Л 198	79,0 ± 1,1	21,5 ± 0,8	78,0 ± 1,4	31,3 ± 1,7	86,8 ± 1,4	24,0 ± 0,9
Л 201	86,8 ± 2,3	23,0 ± 0,6	50,9 ± 1,3	12,1 ± 0,6	90,0 ± 1,6	21,0 ± 1,0
Л 204	78,5 ± 1,6	45,9 ± 1,7	24,7 ± 1,1	27,1 ± 2,0	79.8 ± 1,3	18,2 ± 1,1
Л 228	71,5 ± 3,3	30,0 ± 1,3	32,0 ± 1,0	15,8 ± 1,1	96,9 ± 2,0	15,6 ± 0,4
Л 234	93,6 ± 1,8	16,7 ± 0,7	18,0 ± 0,5	34,9 ± 0,9	42,0 ± 0,8	13,0 ± 1,0

Высокую устойчивость по прорастанию пыльцы к повышенной температуре (80,4% - 43,1%) и осмотическому стрессу (43,0% - 52,2%) сочетают в себе линии 178 и 181. По способности проросших после высокотемпературной обработки пыльцевых зерен

формировать длинные пыльцевые трубки, показатели выше – 99,1 и 73,0%, а вот на фоне осмотического стресса пыльца этих линий, не может формировать длинные трубки.

Остальные линии показывают разный уровень устойчивости к осмотическому стрессу по признаку «устойчивость по длине трубок» (табл. 6.10). В пределах группы показатель этого признака низкий (от 10,1% до 28,0%). Даже линии 110, 164 и 178, которые отличились высокой устойчивостью по прорастанию пыльцы – 55,9%; 45,0% и 43,0%, не могли формировать трубки достаточной длины (табл. 6.10).

Дисперсионный факторный анализ источников вариабельности устойчивости пыльцы к стрессовым абиотическим факторам выявил долю влияния генотипа, факторов стресса и их взаимодействия в общей изменчивости признаков (рис. 6.7).

При индивидуальном анализе действия и взаимодействия факторов на характер проявления признаков видим, что наиболее сильное влияние на изменчивость признаков пыльцы оказали использованные стресс-факторы у Л188. Доля изменчивости, вносимая факторами, составила 58,9%, на 32,2% проявление изучаемых признаков определялось особенностями генотипа и лишь на 8,8% их взаимодействием. Высокой, оказалась доля влияния стресс-факторов на характер проявления признаков у линий: 183 – 57,5%; 193 – 46,7%; 195 – 47,0%; 201 – 47,2%; 204 – 39,6% и 228 – 34,6%. Наряду с ними, выделены линии, у которых изменчивость признаков определяется генотипом (рис. 6.7). К примеру, у Л178 доля изменчивости признаков мужского гаметофита, детерминируемая стрессовыми факторами незначительна (7,8%), в то время как генотипом 74,3%.

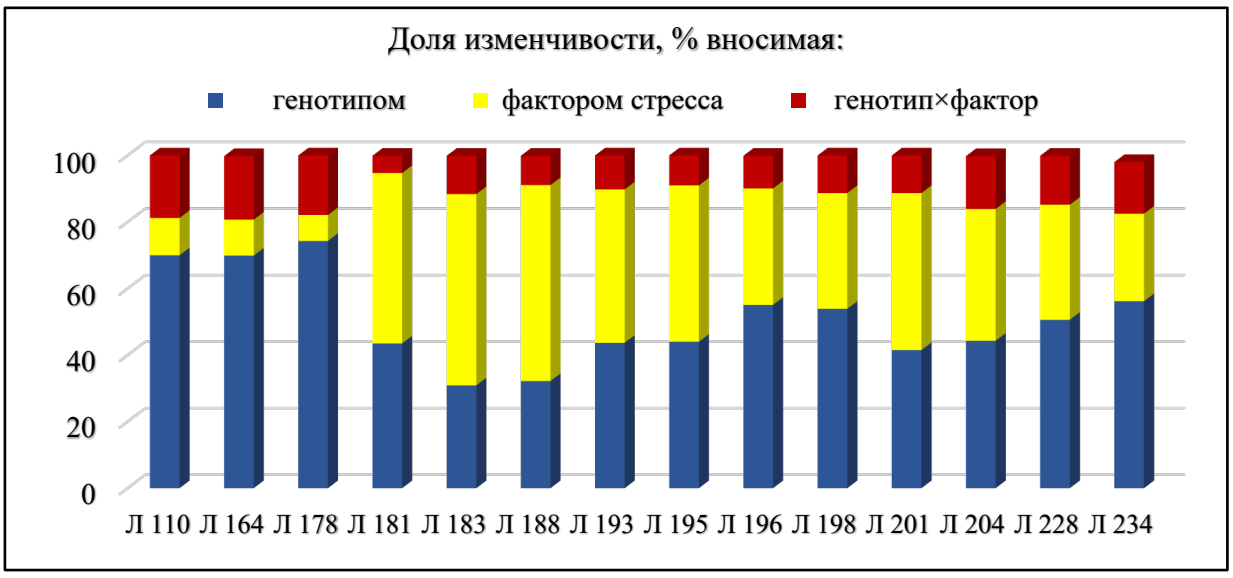


Рисунок 6.7. Факторный анализ источников вариабельности устойчивости пыльцы у многомаркерных линий к абиотическим стрессам

Аналогичные результаты выявлены и у линий 110 и 164, где действие стрессовых фонов в общей изменчивости составляет 11,2% и 10,8%, тогда как генотипов 70,0% и 69,9% соответственно, что указывает на высокую их устойчивость. Эти линии отличаются высокими показателями и по степени выравненности других селектируемых признаков.

Из рисунка 6.7, видно, что доля изменчивости, вносимая генотипом и стрессовыми факторами для каждой линии индивидуальна. Большая часть новых многомаркерных линий демонстрируют высокий генетически детерминированный уровень адаптивности к изученным негативным факторам внешней среды.

Эти, и представленные выше характеристики, показывают, что отселектированные многомаркерные линии характеризуются комплексом взаимодополняемых морфо-биологических и других хозяйственно-ценных признаков. Особую ценность представляют признаки, контролируемые мутантными маркерными генами, которые в значительной степени влияют на тип роста, побегообразующую способность, длину междоузлий, на показатели признаков репродуктивной системы, в том числе признаки плодов, определяя тем самым уровень продуктивности и качество урожая. Сочетание такого набора ценных признаков подчеркивает привлекательность и значимость этих линий для использования в селекционных программах при создании сортов и гетерозисных гибридов, как для открытого, так и защищенного грунта.

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

Качество пыльцы, один из важнейших факторов репродуктивной биологии. При проведении искусственного опыления от наличия знаний особенностей формирования пыльцы, зависят результаты гибридизации. В гетерозисной селекции, при подборе пар для скрещиваний важно учитывать особенности не только материнских, но и отцовских форм используемых в качестве опылителей. Если для сортовой селекции для скрещиваний достаточно 1-10 плодов, то в гетерозисной, особенно на последних этапах оценки и испытания гибридов F_1, требуются десятки и сотни скрещиваний по каждой комбинации. Это вызывает необходимость более глубоких знаний, относительно пыльцы не только в процессе создания исходных линий, но и при промышленном семеноводстве. Исходя из этого, изучали жизнеспособность, морфологические особенности пыльцы, пыльцевую продуктивность, объем функциональной пыльцы и характер проявления этих признаков в завимости от уровня положения соцветия на растении и действия высокой температуры.

6.5.1. Уровень закладки соцветия на главном стебле растения и его влияние на жизнеспособность пыльцы и её устойчивость к высокой температуре

Изучали 10 многомаркерных линий томата, собственной селекции, полученных путем скрещивания форм, являющихся носителями генов лежкости *rin, nor* и генов *ls* и *br*.

По жизнеспособности свежесобранной пыльцы (контроль) выявлены различия, как между линиями, так и в зависимости от уровня закладки соцветия (рис. 6.8) У некоторых – 2(167), 7(172), 8(173), 9(174) и 10(175), пыльца, полученная из цветков соцетий нижнего яруса (1-2 кисти) имела высокую жизнеспособность (55,2% - 40,6%), на 3-4-ом этот показатель ещё выше (64,3% - 58,8%), в два и более раза (14,5% - 26,0%) ниже на 5-ом и 6-ом соцветиях. У всех изученных линий, высокую жизнеспособность имела пыльца, полученная из цветков соцветий среднего яруса (3-4), и самые низкие значения признака у всех линий, на соцветиях верхнего яруса растения (рис. 6.8 *а*).

По признаку «длина пыльцевых трубок» наблюдается такая же закономерность. Пыльца, с цветков 1-го и 2-го соцветий прорастая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* формировала длинные трубки (рис. 6.8 *б*), за исключением линии 4(169). Выше значения признака у пыльцы, полученной из цветков соцветий среднего яруса (49,4-83,1 д.о.м.), и самые короткие трубки формировала пыльца из цветков соцветий верхнего яруса (5-6) (рис. 6.8 *б*). Здесь следует отметить, что третье и четвертое соцветие цвело при более благоприятных условиях внешней среды, в то время, как соцветия верхних ярусов (5-6) попадают в критические условия в плане температурного режима и дефицита влаги.

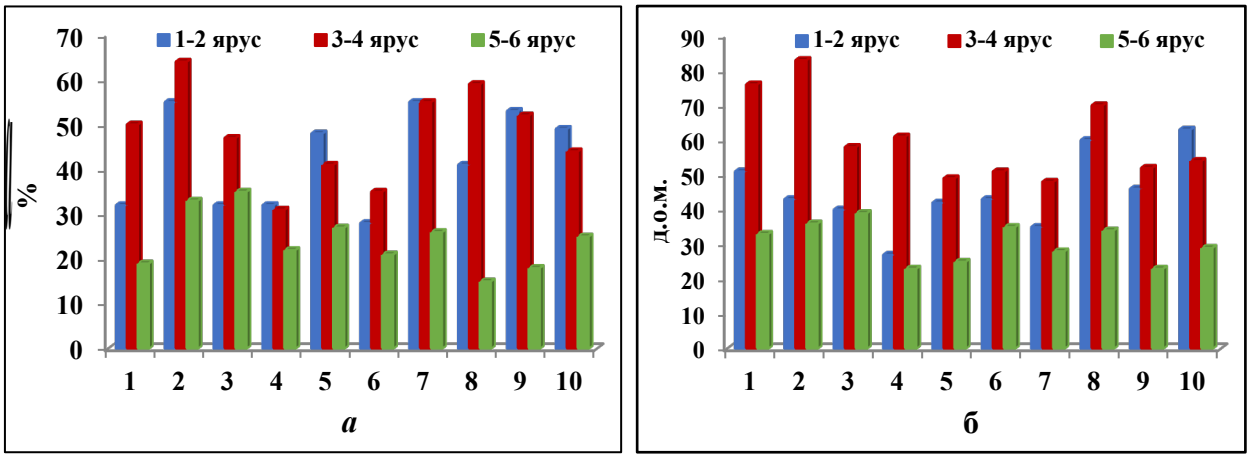


Рисунок 6.8. Показатели признаков пыльцы у линий в зависимости от уровня расположения соцветия на главном стебле вегетирующего растения: а – *жизнеспособность пыльцы %;* б – *длина пыльцевых трубок, д. о. м*.

Вероятно, это является причиной столь выраженных различий в показателях изученных признаков в зависимости от яруса расположения соцветия на вегетирующем растении.

В целом, высокие показатели, как по жизнеспособности пыльцы, так и способности её формировать длинные трубки (рис. 6.8 *а, б*) получены на 3-4 соцветиях у всех линий.

Несколько иные закономерности выявила обработка свежесобранной пыльцы исследуемых линий высокой температурой (45˚С/8часов). Последующее её проращивание на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* показала дифференциальную реакцию пыльцы каждой из линий на дополнительное прогревание, в том числе, и в зависимости от уровня положения соцветия на главном стебле растения (рис. 6.9 *а, б*)

Высокую жаростойкость пыльцы, полученную с цветков 1-ой и 2-ой соцветий, имели только линии – 2(167), 8(173), 9(174) и 10(175) (рис. 6.9 *а*). Устойчивость пыльцы, полученной из цветков соцветий среднего (3-4) и верхнего (5-6) ярусов снижается в разы, относительно 1-2-го. Например, у Л2(167) на 2,5 и 2,1 раза; Л8(173) на 6,8 и 3,4 раза; Л9(174) на 4,1 и 3,8; Л10(175) на 5,9 и 2,7 раза соответственно (рис. 6.9 *а*). При высоких значениях жизнеспособности пыльцы из соцветий среднего яруса (3-4) у этих линий (рис 6.8 *а*), после термообработки, устойчивость оказывается самой низкой (рис. 6.9 *а*). Исключение составляет линия 1(166), пыльца которой из цветков 5-6 соцветий, показывает жаростойкость в 1,8 и 2 раза выше, чем собранная с соцветий 1-2 и 3-4 ярусов.

Средняя жаростойкость пыльцы (31,3%, 36,2% и 23,6%) на всех уровнях (1-6) выявлена у линии 6(171), с очень длинными трубками (75,1-125,9 д.о.м.) (рис. 6.9 *а, б*).

Независимо от уровня положения соцветия на растении, низкую жаростойкость имеют линии – 4(169) (7,8%-10,1%) и 7(172) (12,0%-16,9%), но та, незначительная часть проросших пыльцевых зерен на искусственной питательной среде формирует длинные пыльцевые трубки (43,4-103,0 д.о.м. и 60,4-75,1 д.о.м., соответственно) (рис. 6.9 *а,* б). Это подтверждает ранее выдвинутое предположение [134, 149], что наиболее информативным параметром для оценки устойчивости может служить не просто проросшая пыльца, а та, которая прорастая под действием стрессового фактора, формирует длинные трубки.

Анализ признака «устойчивость по длине пыльцевых трубок» показывает, что пыльца с цветков соцветий верхнего яруса растения (5-6) после термообработки (45˚С), прорастая на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* формирует самые длинные трубки (рис. 6.9 *б*). Диаметрально противоположные данные получены в контроле (рис. 6.8 *б*), это значит, что пыльца, собранная с цветков соцветий верхнего яруса формирование, которой шло при более высоких температурных режимах в изученной популяции пыльцевых зерен имеет большее число устойчивых гамет.

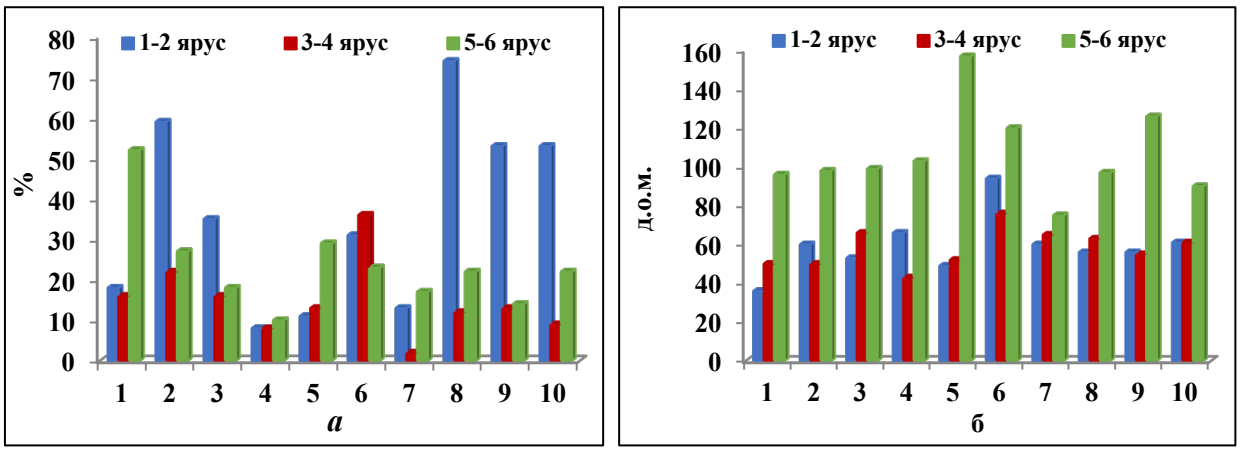


Рисунок 6.9. Изменчивость показателей признаков пыльцы у линий томата в зависимости от уровня положения соцветия на растении и действия высокотемпературного фактора:
а – ***жаростойкость по прорастанию пыльцы;*** **б –** ***устойчивость пыльцевых трубок***

Возможно, при более выских температурных режимах внешней среды и дефиците влаги в почве, вследствие нарушения трофических связей в процессе микроспорогенеза, который характеризуется избирательной гибелью гамет, выживают и остаются более устойчивые гаметы с высоким жизненным потенциалом, которые впоследствии меньше реагируют на их дополнительное прогревание.

6.5.2. Морфобиологическая характеристика пыльцевых зерен линий томата до и после термообработки в зависимости от уровня закладки соцветия

В селекции томата, процесс гибридизации, предусматривает знание изменчивости показателей не только качества пыльцы, но и её количественных показателей. Например, размеры пыльцевых зерен, пыльцевая продуктивность и объем рабочей пыльцы, в том числе в зависимости от возрастных особенностей растения и высокотемпературного фактора. Изучение этих признаков выявило особенности характерные для каждой линии, как в зависимости от местоположения соцветия, так и реакции на температурный стресс.

Крупные пыльцевые зерна (свежесобранная пыльца – контроль) имели линии – 1 (28,9 -30,0 мкм), 2 (28,0-32,9 мкм) и 10 (28,0-29,0 мкм) независимо от уровня положения соцветия на растении. Самые мелкие отмечены у линий 6 (20-21 мкм) и 7 (23-24мкм). По мере повышения уровня закладки соцветия, уменьшаются размеры пыльцевых зерен у линий 5(170) и 8(173). У остальных вариабельность признака высокая, но определенной зависимости от местоположения соцветия на растении не выявлено (табл. 6.11).

Анализ признака «размер пыльцевых зерен» после обработки пыльцы высокой температурой (45˚С/8 часов – опыт), выявил индивидуальную реакцию линий на стресс. Например, линия 1(166) при равных показателях признака на всех соцветиях у свежесобранной пыльцы (контроль), после её термообработки (опыт) демонстрирует значительное уменьшение размеров пыльцевых зерен. Особенно выражено это на 1-2-ом (от 28,9 до 22,0 мкм) и 5-6-ом (от 30 до 24 мкм) соцветиях, в то время, как пыльца, полученная из цветков соцветий среднего яруса (3-4) практически не реагирует на прогревание (от 30 до 29 мкм). Иная реакция на стресс выявляется у линии 2 (167), где термообработка, приводит к уменьшению размеров пыльцевых зерен, выделенных из цветков 3-4 соцветий (от 32,9 мкм до 27,6 мкм), и наоборот, пыльца из соцветий нижнего (1-2) и верхнего (5-6) соцветий, не реагирует на стрессовый фактор (табл. 6. 11).

Сильным уменьшением размера пыльцевых зерен, полученных из соцветий всех уровней, реагирует на высокую температуру пыльца линии 10 (175), с крупными зернами. Различия опыт-контроль существенны и соответственно составляют – 19,6 мкм против 28 мкм (1-2 соцветия); 20,0 мкм против 29 мкм (3-4 соцветии) и 23,0 мкм против 29 мкм (5-6 соцветии). Обратная реакция выявлена по линиям 6 (171) и 7 (172), с самыми мелкими пыльцевыми зернами, которые вообще не реагируют на прогревание (табл. 6.11).

Другие две линии – 5 (170) и 8 (173), демонстрируют уменьшение размера пыльцевых зерен, как в контроле, так и в опыте по мере повышения уровня положения соцветия на растении. Нет изменений опыт-контроль у линии 9 (табл. 6.11).

Таблица 6.11. Размеры пыльцевых зерен у линий томата до и после термообработки, относительно яруса расположения соцветия на главном стебле растения

Линии	**Диаметр пыльцевых зерен свежесобранной пыльцы (микрометры)**			**Диаметр пыльцевых зерен после термообработки (микрометры)**		
	1-2 кисти	3-4 кисти	5-6 кисти	1-2 кисти	3-4 кисти	5-6 кисти
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 ± ,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. Л175	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%**						

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 прогревание, уменьшаясь в размерах. Другие (6, 7), наоборот имея очень мелкую пыльцу, отличаются полным отсутствием ответной реакции на действие высокой температуры. Одновременно выделены и линии (5 и 8), размер пыльцевых зерен которых уменьшается по мере повышения уровня положения соцветия, эта последовательность сохраняется и, после высокотемпературного действия.

Можно предположить, что главной причиной внутрилинейной морфологической разнокачественности пыльцы в зависимости от местоположения соцветия, является разное физиологическое состояние растений в онтогенезе и, индивидуальная реакция генотипов на эти изменения. Исходя из этого, селекционеру при проведении гибридизации, необходимо учитывать генотипические особенности материнских и отцовских форм, их реакцию на высокотемпературные режимы и местоположение соцветия на растении.

6.5.3. Пыльцевая продуктивность линий томата и влияние уровня закладки соцветия на изменчивость его показателя

Большое количество продуцируемой пыльцы в одном цветке самоопылителя, служит «мобилизационным резервом растения», обеспечивающим оплодотворение семяпочек в неблагоприятных условиях внешней среды [161]. Принципиальное значение показатель этого признака имеет для линий томата, которые используются в гетерозисной селекции в качестве опылителей, так как недостаток пыльцы для массового опыления приводит к срыву массовой гибридизации и эффективного семеноводства.

Изученные линии по способности продуцировать определенный объем пыльцы на цветок в зависимости от уровня положения соцветия на растении, сильно отличаются. Эти различия достоверны, как между ними, так и внутри них в зависимости от высоты закладки соцветия и, только у линии 6, таких различий не выявлено (табл. 6.12).

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 имели линии 1 (166), 3 (168) и меньше всего пыльцы на цветок продуцирует линия 6 (171), в то время как именно она имеет самые мелкие пыльцевые зерна (табл. 6.11) и, одинаково средние значения по качественным

признакам пыльцы (рисунки 6.8 и 6.9). Остальные, по сравнению с линиями с крайне высокими и низкими показателями, имеют средние значения признака (табл. 6.12).

Пыльцевая продуктивность в цветках от первого соцветия к последнему уменьшается. Больше пыльцы образуется в цветках соцветий среднего яруса (3-4), она также имеет более высокую жизнеспособность и длину пыльцевых трубок (рис. 6.8 *а, б*). Исключение составляют две линии (1 и 8), у которых цветки соцветий верхнего яруса (5-6) формируют больше пыльцы, но при этом процент функциональной пыльцы очень низкий (7,3% и 12,9%), тогда как пыльцы в цветках соцветий нижнего и среднего яруса меньше, но при этом функциональной в разы 1,3 - 3,4 больше (табл. 6.12). Различия между линиями по пыльцевой продуктивности и количеству функциональной пыльцы достаточно выражены. Они существенны и относительно местоположения соцветия на растении, и более выражены между средним (3-4) и верхним ярусом (5-6). Самые низкие значения по обоим признакам пыльцы получены с соцветий верхнего яруса (5-го-6-го) растений (табл. 6.12).

Таблица 6.12. Пыльцевая продуктивность и процент функциональной пыльцы у линий томата в зависимости от местоположения соцветия на растении

Линии	Пыльцевая продуктивность, мг/цветок				Процент 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**				

Установлено, что чем выше уровень закладки соцветия на растении, тем ниже пыльцевая продуктивность и жизнеспособность пыльцы, и как следствие, количество функциональной пыльцы. Одновременно выявлено, что пыльца, сформировавшаяся в цветках соцветий более высокого уровня после термообработки, формирует длинные трубки, что характеризует её, как устойчивую (с высоким зиготическим потенциалом).

Выводы к главе 6

1. Изучены особенности наследования морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков гибридами F_1, показано влияние мутантных генов *rin u nor* на характер наследования признака «продолжительность вегетационного периода» гибридами F_1: суммарное действие гетерозигот (*nor* x *rin*) по генам лежкости приводит к более позднему созреванию плодов (на 3-9 дней) по сравнению с гибридами с одним геном (*nor* x *nor*), что указывает на возможность управления доминированием селектируемых признаков при правильном подборе пар для гибридизации (разделы 6.1 и 6.1.1).

2**.** Установлено, что высокий эффект гетерозиса по ранней и общей урожайности обусловлен характером наследования *числа плодов и их средней массы на одном соцветии* (от 1 до 6 соцветий). Выделены гибридные комбинации F_1: Л111 × Л11069; Л111 × MaKrista; Л111 × Л1185; Л1185 × MaKrista; Загадка × Факел; Л111 × Л135; Л111 × Факел с высоким эффектом гетерозиса по основным хозяйственно-ценным признакам. Две из которых под названиями – *Ingstar, Rozamak* проходят испытание в Государственной Комиссии по тестированию сортов растений Республики Молдова, предназначенные для выращивания в условиях защищенного грунта (раздел 6.1.1).

3. Показано, что использование в скрещиваниях мутантных форм, носителей генов *ls* (*lateral suppresser*) и *br* (*brachytic*), контролирующих формирование боковых побегов (пасынков) и длину междоузлий, с культурными генотипами (линии, сорта) приводит к расширению спектра рекомбинационной изменчивости в расщепляющихся популяциях F_2, позволяя выделить генотипы с разным, оригинальным сочетание мутантных маркерных признаков с хозяйственно-ценными (раздел 6.3).

4. Кластеризация генотипов в группы, согласно степени выраженности признаков, контролируемых мутантными генами *ls* (*lateral suppresser*) и *br* (*brachytic*) в расщепляющихся популяциях F_2, показала, что в комбинациях где в скрещиваниях используется генотип носитель двух генов *ls* и *br* спектр изменчивости признаков шире и отмечается более сильное отрицательное влияние этих генов на степень морфологических нарушений в строении цветков или отдельных его элементов, чем в комбинациях гибридов, где используется мутант (Mo 443) с одним геном *ls* (раздел 6.3.1).

5. Установлено, что чем меньше образуется боковых побегов и короче междоузлия на растении, тем больше морфологических отклонений в строении цветков и мельче плоды, что указывает на множественный плейотропный эффект от влияния генов *ls* и *br* в силу их недостаточной окультуренности, или же, эти побочные эффекты обусловлены

сцеплением с другими генами, которые оказывают косвенное влияние, усиливая характер проявления мутантных признаков (раздел 6.3)

6. Созданы многомаркерные линии, с разным сочетанием мутантных генов (*sp*$^{+}$, *sp*$^{\pm}$, *sp, ssp, rin, nor, ls, br, pis, ex, sl* и др), формирующих ограниченное число боковых побегов с короткими междоузлиями и разными типами стерильности в сочетании с другими хозяйственно-ценными признаками (тир роста, размер, форма, окраска и качество плодов), для последующего изучения их комбинационной способности и использования в качестве доноров ценных признаков для создания высокопродуктивных, гетерозисных гибридов F_1 с ограниченным побегообразованием (раздел 6.4).

7. Показано влияние уровня закладки соцветия на главном стебле вегетирующего растения у многомаркерных линий томата на характер изменчивости признаков мужского гаметофита: жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы, устойчивость по длине пыльцевых трубок, размеры пыльцевых зерен, пыльцевая продуктивность и доля функциональной пыльцы, в том числе в зависимости от действия высокотемпературного стрессового фактора (раздел 6.5)

8. Установлено, что каждой линии свойственна генетически детерминированная индивидуальная изменчивость показателей изученных признаков, величина которых, одновременно зависит от возрастных особенностей растения, факторов среды, и при этом разные признаки одного генотипа варьируют в неравной степени, имея определенные пределы (раздел 6.5).

9. Показано, что все изученные признаки мужского гаметофита при их анализе, обнаруживают большой компонент изменчивости, зависящий от факторов внешней среды, что важно знать селекционеру при работе с таким сложным объектом как пыльца, в процессе создания исходных родительских форм, гибридизации и промышленном гибридном семеноводстве (разделы 6.3, 6.4, 6.5).

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 работы с мутантным генофондом (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 эфективно 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 детерминируется 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,*** контролирумых 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, pu^2, pl, res, sf, sy, V-5/$^+$, Wo^m* – семядольного и первых листьев); ***по росту и габитусу растений*** *– sp$^+$; sp$^\pm$; 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, sl^2, 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. Проявление морфологических (диаметр, периметр, площадь) и цитохимических признаков (количество ДНК, плотность хроматина) ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы у гибридов F_1 зависит как от характеристик родительских форм, так и действия температурных стресс-факторов на пыльцу (45 ºС и +7 ºС), которое почти у всех исследованных гибридов F_1 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 F_1 томата по признакам мужского гаметофита. Анализ их наследуемости (h^2) показал, что устойчивость гибридов F_1 определяется материнскими формами, при более высоком уровне и длительном воздействии на пыльцу стрессогенного фактора усиливается влияние взаимодействия родительских компонентов. Доля отцовских форм несущественна. 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 (45ºС) 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˚С и 45˚С) 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 плейотропный эффект генов *ls* и *br* в силу их недостаточной окультуренности. Отрицательные эффекты также могут быть детерминированы их сцепленностью с другими генами, усиливающих 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*, проявляющихся на разных стадиях онтогенеза, характеризуя тип роста и архитектонику 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; изучения изменчивости и наследования признаков в комбинациях с разным сочетанием культурных и мутантных форм томата; анализа 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]).

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВА

1. Рекомендуется в качестве новой зародышевой плазмы вовлекать в селекционный процесс 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, обеспечивающих возможность их размножения; разных по типу роста и продолжительностью вегетационного периода с ограниченным побегообразованием, короткими междоузлиями; отличающихся 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 теплиц 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 *Cireaşca* (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 F_1 – *Ingstar* и *Rozamak.*

БИБЛИОГРАФИЯ

Источники на румынском языке

1. ANDRONIC, L. *Citogenetica procesului de patogeneză virală la plantele de cultură:* Teză de doc. habilitat în biol. 2020. 284 p.
2. ANTOCI, L., SALTANOVICI, T., DONCILĂ, A. Impactul infecției virale și deficitului hidric asupra variabilității gametofitului masculin la tomate. În: *Instruire prin cercetare pentru o societate prosperă, Conferinţa ştiinţifico-practică cu participare internațională,* Ed. VIII, Vol. 1, 20-21 martie 2021 Chișinău: UST, pp. 174-179. ISBN: 978-9975-76-326-4.
3. BOTNARI, V., CEBOTARI, V. Legumicultura: Starea actuală şi perspectiva dezvoltării: Analiza Sectorului Agricol, CAMIB, 2003. 48 p.
4. CATALOGUL SOIURILOR de PLANTE al REPUBLICII MOLDOVA *pentru anii* –2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2022. Chişinău.
5. LUPAȘCU, G., GAVZER, S. Influenţa etapei ontogenetice a plantei-gazdă şi condiţiilor climatice asupra complexului fungic care produce putregaiul de rădăcină la grâu. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii,* 2020, Nr. 2 (341), pp. 80-86. ISSN: 1857 – 064X.
6. MIHNEA, N., GRATI, M., **MAKOVEI, M**., JACOTĂ, A. Potenţialul genetic de rezistenţă la arşiţă al soiurilor şi liniilor valoroase de tomate. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2009. N.2 (308). pp. 64-69. ISSN: 1857 – 064X.
7. MIHNEA, N. *Ameliorarea soiurilor de tomate pentru cultivare în câmp deschis în Republica Moldova.* Chişinău, 2016. 196 p. ISBN: 978-9975-56-384-0.
8. MICU, V. Ameliorarea plantelor necesită ameliorare. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii*, 2015, 2 (326). pp. 111-118. ISSN: 1857 – 064X.
9. ORZAN, V., IONESCU, C. *Metodica și Tehnica Experimentală pentru încercarea soiurilor de legume de câmp*. București, 1989. 268 p.
10. PETCU, E., ŢERBEA, M., LAZĂR, C. Cercetări în domeniul fiziologiei plantelor de câmp la Fundulea. În: *Fiziologia plantelor*. Fundulea. Vol. omagial - LXXV. 2007. pp. 431-459. ISSN: 2067 – 5631.
11. SALTANOVICI, T. Oportunități de aplicare a analizei polenului în ameliorarea rezistenței tomatelor la alternarioză. În: *Teze Simpozionului șt. național «Biotehnologii avansate - realizări și perspective» ediția IV-a. 3-4 octombrie* Chișinău. 2016. pp. 45. ISBN: 978-9975-56- 371-0.
12. SALTANOVICI, T., ANTOCI, L. Evidențierea genotipurilor de tomate rezistente la stresul hidric prin analiza grăuncioarelor de polen. *Materialele conferinței științifice internaționale (ediția a VI-a) «Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor».* Chișinău. 2017. pp. 68-71. ISBN: 978-9975-56463-2.
13. ŞTEFÎRȚĂ, A., BRÎNZĂ, L., VRABIE, V., ALUNCHI, N. *Fiziologia stresului, adaptării şi rezistenţei la secetă a plantelor de cultură.* Chişinău, 2017. 372 p. ISBN: 978-9975-62-408-4.

Русскоязычные источники

14. АВДЕЕВ, Ю.И. *Теоретические и прикладные исследования по овощным культурам.* Астрахань. 2004. 489 с. ISBN: 5-902742-02-1.
15. АВДЕЕВ, Ю.И., АВДЕЕВ, А.Ю., ИВАНОВА, Л.М. Создание наукоемких доноров растений на примере томата. В: *Современные наукоемкие технологии.* 2008. № 3. с. 35-37. ISSN: 1812 – 7320.
16. АВДЕЕВ, А.Ю. Спонтанные мутации томата по размеру, форме, массе плода и эволюция признака. В: Доклады. *РАСХН.* 2014. № 1. с. 16-19. ISSN: 0869 – 6128.
17. АЛАХИНЯН, С.И., АКИНЬЕВ, А.П., ЧЕРНИН, Л.С. *Общая генетика.* М.: Высшая школа. 1985. 448 с.

18. АЛЕКСЕЕВА, К.Л. *Оптимизация технологий овощеводства в открытом и защищенном грунтах* (Опыт учебно-научного центра «Овощная станция имени В.И. Эдельштейна» РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева): уч. Пособие / К.Л. Алексеева, Ю.М. Андреев, Ф.С. Джалилов и др. отв. ред. Пацурия, Д. В. М.: РГАУ-МСХА. 2011. 307 с. ISBN: 978-5-9675-0484-6.
19. АЛИЕВ, Р.Т. Изменения соотношения фракций повторяющихся последовательностей в геномах растений при гетерозисе В: *Генетика.* 1993. 29, № 6. с. 990-994. ISSN: 0016-6758.
20. 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. 5-11.
21. АЛПАТЬЕВ, А.В. *Помидоры.* М.: Колос, 1981. 304 с.
22. АЛЬТЕРГОТ, В.Ф., МОРДКОВИЧ, С.С., ФАДЕЕВА, Л.Т. Тепловые нарушения развития мужского гаметофита у яровой пшеницы. В: *Физиология и биохимия культурных растений*. 1998. Т. 10. № 5. с. 451-456. ISSN: 0522 – 9310.
23. АХАТОВ, А.К. *Мир глазами фитопатолога* Издание 2. Москва. 2012. 296 с. ISBN 978-5-87317-656-4.
24. БАБАК, О. Г. Использование ДНК – маркеров для изучения генетической основы изменчивости родительских форм гибридов томата (*Solanum lycopersicum* L.) и особенностей проявления гетерозиса // О.Г. Бабак, Н.А. Некрашевич, А.М. Добродькин, И.Г. Пугачева, М.М. Добродькин. В: Генетические *основы селекции растений.* Минск, 2014. Т. 4: *Биотехнология в селекции растений. Геномика и генетическая инженерия.* Гл. 2. с. 290-344. ISBN: 978-985-08-1791-4.
25. БАГИРОВА, С.Ф. Новая номенклатура томата / С.Ф. Багирова, С.И. Игнатова В: Журнал *Гавриш.* 2009. № 1. с. 30-31. ISSN: 2074 – 0468.
26. БАЕВА, И.Е. *Селекция гетерозисных гибридов томата с генетической детерминацией устойчивости к болезням для грунтовых теплиц на основе маркер-сопутствующего и гаметного отборов.* Автор. дисс. к. с.-х. наук. Горки. 2022. 24 с.
27. БАЛАШОВА, Н.Н., ВАЛЕЕВА, З.Т., ИГНАТОВ, А.Н. и др. К вопросу о роли микрогаметофита в адаптации растений к эконише возделывания. В: *Сельскохозяйственная биология*. 1994. № 3. с. 59-64. ISSN: 0131 – 6397.
28. БАЛАШОВА, И.Т., ПИВОВАРОВ, В.Ф., БАЛАШОВА, Н.Н. и др. Селекционные технологии, созданные во ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур на основе методов молекулярного анализа и селекции по микрогаметофиту. В: *Сельскохозяйственная биология*. 2005. № 3. с. 91-100. ISSN: 0131 – 6397.
29. БАЛАШОВА, И.Т., СИРОТА, С.М., КОЗАРЬ, Е.Г. Оценка эффективности гибридизации томата с D-генами для многоярусной узкостеллажной гидропоники. В: *Сб. научн. тр. - Селекция и семеноводство овощных культур.* Москва. 2015. Выпуск 46. с. 92 – 110. ISBN: 978-5-901695-65-4.
30. БАТЫГИНА, Т.Б., ВАСИЛЬЕВА, В.Е. *Размножение растений.* Санкт – Петербург. 2002. 102 с. ISBN: 5288026068.
31. БАТЫГИНА, Т.Б., КРУГЛОВА, Н.Н., ГОРБУНОВА, В.Ю. и др. *От микроспоры – к сорту.* М.: Наука, 2010. 174 с.
32. БЕККЕР, Х. *Селекция растений.* // Пер. с немецкого, под редакцией Леунова В.И. и Монахос Г.Ф. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2015. 425 с. ISBN: 978-5-9906564-8-2.
33. БЕКОВ, Р.Х. *Создание исходного материала томата использованием генетических маркеров и эффективные пути его применения в практической селекции:* Дисс. докт. с.-х. наук. Москва. 2012. 461 с.
34. БЕКОВ, Р.Х. *Томаты.* Москва. 2014. 369 с. ISBN: 978-5-7367-1052-2.

35. БЕКУЖИНА, С.С., КАЛАШНИКОВА, Е.А., МАКАШЕВА, А.А., АХМЕТОВА, Д.Т. Гаплоидные технологии и гаметная селекция пшеницы. В: *Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция)* Научн. тр., посвященные 110-летию академика ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии М.С. Дунина. Москва, 2011. Т. IV, Часть II. с. 136-140. ISBN: 978-5-902178-50-7.
36. БЕЛИК, В.Ф. *Методика опытного дела в овощеводстве и бахчеводстве.* Москва. Агропромиздат. 1993. 319 с. ISBN: 5-10-002507-7.
37. БЕЛИКОВ, Е.И., КЛИМОВА, О.Е., ВИШНЕВСКИЙ, Н.В. Селекция сахарной кукурузы для северной степи Украины. В: *Селекция и семеноводство.* 2005. № 2. с. 9-11. ISSN: 0037 – 1459.
38. БЕРЛЯНД-КОЖЕВНИКОВ, В.М., УДОВЕНКО, Г. Физиолого-генетические аспекты селекции растений на устойчивость к стрессовым условиям. В: *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 1981. Т.71, №1. с. 34-40. ISSN: 2227 – 8834.
39. БЕССОНОВА, В.П., ФЕНДЮР, Л.М., ПЕРЕСЫПКИНА, Т.Н. Влияние загрязнения окружающей среды на мужскую фертильность декоративных цветочных растений. В: *Ботанический журнал*. 1997. Т. 82. № 5. с. 38-45. ISSN: 0006 – 8136.
40. БЛИНОВА, Т.П., УЗУН, И.И. Создание функционально стерильных крупноплодных линий томата и оценка их комбинационной способности. В: *Овощи России.* 2013. № 2 (19). с. 22-25. ISSN: 2072 – 9146.
41. БОГДАНОВ, Ю.Ф., КОЛОМИЕЦ, О.Л. *Синаптонемный комплекс – индикатор динамики мейоза и изменчивости хромосом.* М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 358 с. ISBN: 978-5-87317-370-9.
42. 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.
43. БОЛОТСКИХ, А.С. *Помидоры.* Харьков. 2003. 317 с. ISBN: 966-03-1954-1.
44. *БОТАНИКА. Учебник для вузов: в 4-х томах*. М.: Издательский центр «Академия», 2007. 576 с. Т. 3. *Эволюция и систематика* (ред. А.К. Тимонина, И.И. Сидоровой). ISBN: 978-5-7695-2741-8.
45. БОТНАРЬ, В.Ф. *Основы управления технологическими процессами возделывания овощных культур в открытом грунте*. Кишинев. 2018. 347 с. ISBN 978-9975-56-519-6.
46. 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.
47. БООС, Г.В., БАДИНА, Г.В. *Гетерозис овощных культур.* Ленинград. 1990. 218 с.
48. БРЕЖНЕВ, Д.Д. *Томаты.* Издание 2-е. Ленинград. 1964. 320 с.
49. БУНИН, М.С., МАНАХОС, Г.Ф., ТЕРЕХОВА, В. *Производство гибридных семян овощных культур:* Учебное пособие. Москва, 2011. 181 с. ISBN: 978-5-9675-0560-7.
50. БУХАРОВА, А., БУХАРОВ, А. Элементы гаметной и зиготной селекции в практике работ по отдаленной гибридизации томата и перца. В: *Перспективы развития садоводства и овощеводства на Южном Урале.* Мат. науч.-практ. конф. Уфа. 2005. с. 101-104.
51. БУХАРОВА, А.Р., БУХАРОВ, А.Ф. *Отдаленная гибридизация овощных пасленовых культур:* Мн.: Мичуринский ГАУ, 2008. 274 с. ISBN: 978-5-94664-149-4.
52. ВАВИЛОВ, Н.И. Ботанико-географические основы селекции (учение об исходном материале в селекции). В: *Теоретические основы селекции растений*. Ленинград. 1935, Т. 1. с. 17-74.
53. ВОЛКОВ, Р.А, КОСТЫШИН, С.С, МИРОШНИЧЕНКО, Г.П. Изменения повторяющихся последовательностей ДНК растений при межвидовой гибридизации. В: *Общая биология*. 1989. Т. 50, № 4. с. 446-457. ISSN: 0044 – 4596.

54. ГАВРИШ, С.Ф. Новые направления в селекции томата для защищенного грунта. В: *Селекция и семеноводство овощных культур в XXI веке.* М.: ТЛ. 2008. с. 176-177. ISBN: 5-901695-14-3.
55. ГАВРИШ, С. Ф. Новейшие разработки в свете мировых тенденций. В: Журнал *Гавриш.* 2016. № 3. с. 6-19. ISSN: 2074 – 0468.
56. ГАНЕВА, Д.Г., ДАНАИЛОВ, Ж.П. Успехи болгарской гетерозисной селекции томата. В: Селекция *и семеноводство овощных культур.* Москва. 2015. с. 201-208. ISBN: 978-5-901695-65-4.
57. ГАРАНЬКО, И.Б., СМИРНОВА, В.С. *Диагностика холодостойкости образцов культурного томата* (методические указания). Ленинград. 1990. 24 с.
58. ГИКАЛО, Г.С. Подбор перспективных линий томата с маркерными признаками с целью использования их в селекции гетерозисных гибридов для открытого грунта. / Г.С. Гикало, А.М. Бурдин, О. Санина. В: *Науч. журн. КубГАУ*. 2012. № 81(07). 11 с. ISSN: 1990 – 4665.
59. ГОЛУБИНСКИЙ, И.Н. *Биология прорастания пыльцы*. Киев. 1974. 368 с.
60. ГОНЧАРОВА, Э.А. Физиология растений и её функциональная роль. В: *Овощи России.* 2013. № 4. с. 48-49. ISSN: 2072 – 9146.
61. ГОНЧАРОВА, Э.А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости растений к погодно-климатическим аномалиям. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2011. № 1. с. 24-31. ISSN: 0131 – 6397.
62. ГОНЧАРОВА, Ю.К. Наследование признака устойчивость к высоким температурам у риса. В: *Вестник ВОГИС.* 2010. Т. 14, № 4. с. 714-718. ISSN: 2500 – 0462.
63. ГОРОХОВСКИЙ, В.Ф. О селекции овощебахчевых культур в Приднестровье. В: *Селекция и семеноводство.* 2004. № 3. с. 28-30. ISSN: 0037 – 1459.
64. ГОРЬКОВЕЦ, С.А. Результаты селекции гибридов томата с повышенной лежкоспособностью и транспортабельностью плодов. В: Журнал *Гавриш.* 1997. № 6. с. 6-11. ISSN: 2074 – 0468.
65. ГРАТИ, В.Г. Цитогенетика томата. В: *Эколого-генетические основы селекции томатов.* Кишинев. Штиинца, 1988. с. 67-78. ISBN: 5-376-00540-2.
66. ГУСЕВА, Л.И. *Методы селекции томата для интенсивных технологий*. Кишинев. 1989. 223 с. ISBN: 5-376-00180-6.
67. ДАНАИЛОВ, Ж.П. *Селекция и семеноводство на домати – история, методы, постижения и тенденции.* Изд-во Марин Дринов при Болгарской АН, 2012. 265 с.
68. ДАСКАЛОВ, Х. *Гетерозис и его использование при выращивании томатов*. М.: Сельхозтехника, 1972. 19 с.
69. ДОБРУЦКАЯ, Е.Г., БАЛАШОВА, Н.Н. *Экологическая генетика сельскохозяйственных растений.* Москва. 1994. 248 с.
70. ДОСПЕХОВ, Б.А. *Методика опытного дела*. М.: Агропромиздат, 1985. 416 с. ISBN: 978-5-458-23540-2.
71. ДРАГАВЦЕВ, В.А., ЛОПАТИНА, Л.М. *Управление продуктивностью с-х культур на основе закономерностей их генетических и фенотипических изменений при смене лимитов внешней среды.* Краснодар. 2003. 208 с. ISBN: 5-98272-006-2.
72. ДРАГАВЦЕВ, В.А., МАКАРОВА, Г.А., КОЧЕТОВ, А.А. и др. Некоторые задачи агрофизического обеспечения селекционных технологий для генетического повышения продуктивности и урожая растений. В: *Агрофизика.* 2011. № 1. с. 14-22. ISSN: 2222 – 0666.
73. ДРАГАВЦЕВ, В.А. Новые подходы к экспрессной оценке генотипической и генетической (аддитивной) дисперсий свойств продуктивности растений. В: *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 2. с. 427-436. ISSN: 2079-0597.
74. ДРАГАВЦЕВ, В. А. Уроки эволюции растений. В: *Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера».* 2012. Т. 4. № 3. с. 251-261. ISSN: 2077 – 1371

75. 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.
76. ЖУЖЖАЛОВА, Т.П. *Закономерности развития репродуктивных органов сахарной свёклы (Beta vulgaris* L.). Автореф. дисс. докт. биол. наук. Воронеж. 1999. 41 с.
77. ЖУЧЕНКО, А.А. *Генетика томатов*. Кишинев. 1973. 664 с.
78. ЖУЧЕНКО, А.А. *Адаптивное растениеводство (эколого – генетические основы) теория и практика.* М.: Агрорус. 2009. Том II. с. 647-651. ISBN: 5-9900364-1-8.
79. ЖУЧЕНКО, А. А. *Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации.* Москва. 2012. 581 с. ISBN: 978-5-85941-452-9.
80. ЗАЙЦЕВА, И.Е., ПУГАЧЕВА, И.Г., ДОБРОДЬКИН, М.М., и др. Создание сортов и гибридов томата с одновременной устойчивостью к пониженным температурам и болезням с использованием гаметной селекции и молекулярного анализа. В: Сб. *научн. тр. – 100-летию академика ВАСХНИЛ П.Ф. Соколова, 100-летию д. с.-х. н. О.В. Юриной, памяти чл.-кор. АН РМ Н.Н. Балашовой посвящается.* ВНИИССОК. Москва. Вып. 45. 2014. с. 276-285. ISBN: 978-5-901695-62-3.
81. ЗЕЛЕНЦОВ, В.С., ЦИЦЕНКО, Л.В. Проблема фертильности сортов сои северного экотипа в эколого-географических условиях юга России. В: *«Научное наследие Н.И. Вавилова – фундамент развития отечественного и мирового сельского хозяйства»,* Мат. межд. конф. Москва. 27-28 ноября 2007. с. 61-62. ISBN: 978-5-902946-19-9.
82. ИВАКИН, А.П. *Методические указания ВИР*. Ленинград. 1979. 8 с.
83. ИГНАТОВА, С.И., ГАРАНЬКО, И.Б. и др. Перспективы использования генов *nor* и *rin* в селекции гибридов томата с длительным периодом хранения плодов В: *Докл. ВАСХНИЛ.* Москва. 1985, № 10, с. 46-54. ISBN: 978-5-9675-0394-8.
84. ИГНАТОВА, С.И., **МАКОВЕЙ, М.Д.,** ГОРШКОВА, Н.С. Селекция томата на устойчивость к пониженной освещенности с использованием гаметофитного отбора. В: *Эффективные приемы выращивания овощных культур* (Научные труды ВНИИО). Москва. 1998. с. 252-256.
85. ИГНАТОВА, С.И., БАБАК, О.Г., БАГИРОВА, С.Ф. Создание высоколикопиновых гибридов томата для теплиц с использованием традиционных методов селекции и молекулярных маркеров. В: *Овощи России*. 2020. № 5. с. 22-28. ISSN: 2072 – 9146.
86. ИГНАТОВА, С.И. Селекция гибридов томата во ВНИИО: история, реальность, перспективы. В: *Известия ФНЦО – приложение к журналу Овощи России*. 2021. № 1-2. с. 53-57. ISSN: 2658 – 4832.
87. КАБАНОВ, В. Структура и функции ядер в клетках растений при засолении субстрата хлористым натрием. В: *Метаболизм клеточного ядра и ядерно-цитоплазматические отношения.* Киев. 1980. с. 362-363. ISSN: 0233 – 7657.
88. КАЛИНОВА, М.Г, СОРОКА, А.И., ЛЯХ, В.А. Влияние отбора в период прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок гибридов F_1 на холодоустойчивость потомства у ярового рапса. В: *Цитология и генетика*. 1998. № 5. с. 41 - 47. ISSN: 0564 – 3783.
89. КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., АНТРОПЕНКО, Н.Ю., ПУГАЧЕВА, И.Г. Результаты циклической гаметофитной и спорофитной селекции томата на холодостойкость и продуктивность. В: *Известия Национальной академии наук Беларуси (Серия Аграрных наук)*. 2007. № 2. с. 53-57. ISSN: 1817 – 7204.
90. КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., АНТРОПЕНКО, Н.Ю., ПУГАЧЕВА, И.Г. Изучение наследования урожайности и холодостойкости томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *В*: *Известия Национальной академии наук Беларуси (Серия Аграрных наук)*. 2007. № 4. с. 68-72. ISSN: 1817 – 7204.
91. КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., ХОТЫЛЕВА, Л.В. *Генетические основы селекции растений.* Минск: Белорус. наука, 2008. Т.1. 551 с. ISBN: 978-985-08-1392-3.

92. КИРИЛОВА, Г.А., ЛУКЬЯНЕНКО, А.Н. Генетика томата. В: *Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые.* Л.: Агропромиздат: 1990. с. 164-214. ISBN: 5-10-002052-2.
93. КЛИМЕНКО, О.Е., КЛИМЕНКО, Н.И. Воздействие искусственного кислотного дождя на жизнеспособность пыльцы косточковых плодовых культур и показатели плодоношения. В: *Плодоводство*. 2005. Т. 17, ч. 2. с. 186-191. ISSN: 0134 – 9759.
94. КОВАЛЬ, С.Ф. Комплексный отбор ценных генотипов на провокационном фоне у самоопыляющихся культур. В: *Сельскохозяйственная биология.* 1985. № 3. с. 3-13. ISSN: 0131 – 6397.
95. КОЗЛОВА, В.М., БАЛАШОВА, Н.Н. Селекция томата на холодостойкость по спорофиту и микрогаметофиту. В: *Доклады Российской академии с/х наук.* 2000. № 3. с. 7-12. ISSN: 0869 – 6128.
96. КОНДРАТЬЕВА, И.Ю. Результаты изучения гетерозисных гибридов томата в открытом грунте Нечерноземной зоны России. В: *Овощи России*. 2013. № 2 (19). с. 26-30. ISSN: 2072 – 9146.
97. КОНДРАТЬЕВА, И.Ю. *Частная селекция томата*. Москва. 2010. 272 с.
98. КОШКИН, Е.И. *Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур*. Москва. 2010. 638 с. ISBN: 978-5-358-07798-0.
99. 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.
100. 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.
101. КРАВЧЕНКО, А.Н., САЛТАНОВИЧ, Т.И., **МАКОВЕЙ,** М.Д. Возможности гаметной селекции томатов на устойчивость к осыпанию репродуктивных органов. В: *Онтогенетика высших растений.* Тез. докл. всес. научн. конф. 17-18 октября, 1989. Кишинев: Штиинца, 1989. с. 172.
102. КРАВЧЕНКО, В.А. Селекция томата на скороспелость. В: *Селекция и семеноводство семеноводство.* 1979. Вып. 43. с. 50-54. ISSN: 0037 – 1459.
103. 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.
104. КРУГЛОВА, Н.Н. Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника: к постановке проблемы. В: Цитология. 2001. Т. 43. № 3. с. 86-87. ISSN: 0041 – 3771.
105. КУЗЕМИНСКИЙ, А.В**.** *Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата.* Харьков. 2004, 391 с. ISBN: 966-8431-00-6.
106. КУЛИНИЧ, Д.А., ВОЙТОВИЧ, Е.Н. Микрогаметофитный отбор устойчивых к температуре форм горчицы. В: *Актуальні питания биологіі, екологіі та хімії.* 2015. Т. 10. № 2. с. 12-22.
107. КУНАХ, В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. В: *Биополимеры и клетка.* Киев. 1995. Т. 11, № 6. 36 с. ISSN: 0233 – 7657.
108. КУПЕРМАН, Ф.М., ТЕР-МАНУЭЛЬЯНЦ З.И. Особенности органогенеза томата. В: *Использование генофонда для выведения новых сортов овощных и бахчевых культур.* Сб. науч. трудов по прикладной ботанике, селекции и генетике: ВИР. Ленинград. 1983. Т. 81. с. 17-23. ISSN: 2227 – 8834.
109. ЛОПАТИНА, Л., ДРАГАВЦЕВА, И. Методика оценки эколого-генетической адаптивности плодовых культур. В: *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2014. № 25(01). с. 1-10. ISSN: 2500 – 0462.
110. ЛУКЬЯНЕНКО, Л.Н. *Селекция сортов томатов для интенсивного овощеводства:* Автореф. дис., докт. с.-х. наук: 06.01.05. Л.: 1984. 33 с.

111. ЛУПАШКУ, Г.А., РОТАРУ, Л.И. Взаимосвязь устойчивости томата к фузариозным гнилям и низким положительным температурам. В: *Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур. Традиции и перспективы.* Мат. докл. сообщ. Том II. Москва. 2010. с. 362 - 369. ISBN: 978-5-901695-42-5.
112. ЛУПАШКУ, Г.А., МИХНЯ, Н.И., ГАВЗЕР, С.И. Влияние совместного действия грибов *Fusarium* spp. и температуры на ростовые признаки томата. В: *Овощи России*. 2020. № 5. с. 97-102. ISSN: 2072 – 9146.
113. ЛЫСКО, И.А. Характеристика репродуктивной системы гибрида F_1 Mo755 x L. *esculentum* var. *racemigerum* (large) Brezhnev. Tomato. В: *Научный журнал Кубанский ГАУ*. 2011. № 68 (04). с. 257-266. ISSN: 1990 – 4665.
114. ЛЫСКО, И.А. *Особенности функционирования репродуктивной системы видов рода Lycopersicon* Tourn*:* Дисс. канд. биол. наук. Москва. 2013. 156 с.
115. ЛЯХ, В.А., СОРОКА, А.И. Эффективность микрогаметофитного отбора на устойчивость кукурузы к низкотемпературному фактору. В: *Сельскохозяйственная биология.* 1993. № 3. с. 38-44. ISSN: 0131 – 6397.
116. ЛЯХ, В.А., КАЛИНОВА, М.Г., СОРОКА, А.И. Микрогаметофитный отбор на устойчивость к пониженной температуре у рапса ярового. В: *Цитология и генетика.* 1997. № 3. с. 71 -76. ISSN: 0564 – 3783.
117. ЛЯХ, В.А., СОРОКА, А.И. Пыльцевой отбор как способ интенсификации селекции масличных культур. В: *Науково-технічний бюллетень Інституту олійних культур НААНУ*. 2014. № 20. с. 72-80. ISSN: 2078 – 7316.
118. МАЙР, Э. *Популяции, виды и эволюция.* Москва: Мир. 1974. 460 с.
119. **МАКОВЕЙ, М.Д**., ИГНАТОВА, С.И. Метод оценки качества пыльцы в селекции томата для защищенного грунта. В: *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции.* Ленинград. 1991. Т.145. с. 144-148. ISSN: 0202– 3628.
120. **МАКОВЕЙ, М.Д.** *Применение метода пыльцевой оценки в селекции тепличного томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам:* Дисс. канд. с.-х. наук. 06.01.05. 1992. 197 с.
121. **МАКОВЕЙ, М.Д.**, ИГНАТОВА, С.И. Селекция томата на устойчивость к пониженной освещенности с использованием метода гаметофитного отбора. В: *Эффективные приемы выращивания овощных культур*. Москва. 1998. с. 252-256.
122. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** ИГНАТОВА, С.И. Термоустойчивость томата на разных стадиях развития. В: *Картофель и овощи.* Москва. 2000. № 6. с. 27. ISSN: 0022 – 9148.
123. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** КРАВЧЕНКО, А.Н., ИГНАТОВА, С.И. Изменчивость содержания ДНК и дисперсии хроматина в ядрах вегетативных и генеративных клеток пыльцы томата при воздействии температурного фактора. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2001. № 3. с. 67 - 72. ISSN: 0131 – 6397.
124. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Влияние опыления предварительно прогретой пыльцой на устойчивость гибридов F_1 томатов. В: *Известия Академии наук Молдовы. Биологические, химические и сельскохозяйственные науки.* Кишинев. 2003. № 2. с. 94 - 97. ISSN: 1857 – 064X.
125. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** КРАВЧЕНКО, А.Н. Особенности прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок линий томатов в условиях *in vitro* при пониженной температуре. În *Probleme actuale ale geneticii, biotehnologiei şi ameliorării*. Mat. Conf. Naţ. cu participare Intern. Chişinău: Centrul Editorial al AŞM, 15-18 feb. 2005. p. 172. ISBN: 9975-64-034-6.
126. **МАКОВЕЙ, М.Д**., КРАВЧЕНКО, А.Н. Изменение морфологических и цитохимических параметров пыльцы томатов под воздействием температур. In: *Genetics and breedings of plants, animals andmicroorganisms*. Raport and abstracts of the VIII Genetic´s and Breeder´s Congress of Moldova. Chişinău. 2005. pp. 611-615. ISBN: 9975-78-427-5.

127. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Изучение наследования устойчивости к температурному стрессу у гибридов F_1 по признакам мужского гаметофита. В: *Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни.* 2008. № 3 (306). с. 57 - 66. ISSN: 1857 – 064X.
128. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** КРАВЧЕНКО, А.Н. Анализ гибридов F_2 томата по признакам мужского гаметофита и отбор лучших рекомбинантов. В: *Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур.* Международная научно–практическая конференция. Мат. докладов, сообщений. Москва. 2008. Т. 2. с. 171-175.
129. **МАКОВЕЙ, М.Д**., ГРАТИ, М.И., МИХНЯ, Н.И., ГРАТИ, В. Скрининг культурного генофонда томатов на устойчивость к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы. Chişinău. În: *Revista: Ştiinţa Agricolă.* 2009. Nr. 2. pp. 18-22. ISSN: 1857 – 0003.
130. **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. Традиции и перспективы*. II Межд. научн. - практ. конф. Москва. 2010. Т. 1. с. 391 - 400. ISBN: 978-5-901695-42-5.
131. **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.
132. **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.
133. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** ГАНЯ, А.И. Мутантные формы томатов как источники хозяйственно-ценных признаков для селекции. В: *Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни.* 2012. № 2 (317). с. 76 - 84. ISSN: 1857 – 064X.
134. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Генетическая разнородность мутантных форм томата по устойчивости мужского гаметофита к жаре, засухе и холоду. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2012. № 2 (317). с. 91-100. ISSN: 1857-064X.
135. **МАКОВЕЙ, М.Д.** *Потенциал мутантных форм томата для селекционно-генетических исследований.* Кишинев. 2022. 208 с. ISBN: 978-9975-165-22-8.
136. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Современные тенденции в селекции томата. În: *Revista AGRICULTURA Moldovei.* 2014. № 3-4. с. 34-37. ISSN: 0582 – 5229.
137. **МАКОВЕЙ, М.Д**., ГАНЯ, А.И. Генетический потенциал коллекции мутантов томата и его значение для решения задач практической селекции. В: *Известия АН Молдовы. Науки о жизни.* 2015. № 1(325). с. 110 - 119. ISSN: 1857 – 064X.
138. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Селекционные технологии и роль мужского гаметофита в получении новых устойчивых к абиотическим стрессам форм томата. В: *Селекция и семеноводство овощных культур.* Сб. научн. трудов. Выпуск 46. Москва. 2015. с. 326 - 334. ISBN: 978-5-901695-65-4.
139. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Генотипическая вариабельность по основным селекционно-ценным признакам в потомстве сортолинейного гибрида томата. В: *Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни.* 2016. № 2 (329). с. 61-69. ISSN: 1857 – 064X.
140. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** БОТНАРЬ, В. Ф. Новые сорта томата с комплексом хозяйственно-ценных признаков для выращивания в условиях Молдовы. În: *Ştiinţa Agricolă.* 2016. Nr. 1. с. 60-65. ISSN: 1857 – 0003.
141. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Проявление степени доминантности у гибридов томата поколения F_1 – F_2 по основным селекционно-ценным признакам. В: *Фундаментальные и прикладные исследования в биоорганическом с/х России, СНГ и ЕС*. Межд. научн. - практ. конф. Москва, 9-12 августа 2016. Т. 2. с. 244-252. ISBN: 978-5-98467-015-9.
142. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** БОТНАРЬ, В.Ф. Прогнозирование эффективности подбора исходных родительских форм при создании гетерозисных гибридов F_1 томата путем

определения степени доминирования селекционно-ценных признаков. В: *Известия Академии наук Молдовы Науки о жизни*. 2017. № 1. с. 73-82. ISSN: 1857 – 064X.
143. **МАКОВЕЙ, М.Д.,** БОТНАРЬ, В.Ф. Создание исходного материала томата с функциональной стерильностью для использования в гетерозисной селекции. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii*. 2017. № 2. pp. 76-85. ISSN 1857-064X.
144. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Изменчивость признаков мужского гаметофита у перспективных линий томата в зависимости от уровня закладки соцветия на вегетирующем растении. În: *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii*. 2017. Nr. 3 (333), pp. 96-106. ISSN: 1857 – 064X.
145. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Фенотипическая изменчивость субкомпонентов урожайности у мутантных форм томата. În: *Genetica, fiziologia şi ameliorarea plantelor.* Materialele Conferenței Șt. Intern. Chişinău. 2017. pp. 132-136. ISBN: 978-9975-56-463-2.
146. **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.
147. **МАКОВЕЙ, М.Д**. *Морфобиологические основы выращивания томата*. Кишинев. 2021. 156 с. ISBN: 978-9975-56-841-8.
148. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Метод отбора и его влияние на интенсификацию селекционного процесса. В: *Овощи России.* Москва. 2020. № 5. с. 3-15. ISSN: 2072 – 9146.
149. **МАКОВЕЙ, М.Д.** Внутрипопуляционная вариабельность в потомствах F_3 и F_4 томата полученных от рекомбинантов F_2 устойчивых к высокой температуре по признакам мужского гаметофита. В: *Овощи России.* Москва. 2019. № 4. с. 37-43. ISSN: 2072 – 9146.
150. **МАКОВЕЙ, М.Д**. Влияние уровня закладки соцветия на показатели пыльцы томата и её устойчивость к высокой температуре. În: *Știința în Nordul Republicii Moldova: realizări, probleme, perspective.* Mater. conf. șt. națională cu participare internațională. Ediția a VI-a. Bălți, 20-21 mai, 2022. pp. 82-85. ISBN: 978-9975-3465-5-9.
151. **MAKOVEI, M.,** GUSEVA, L., BELEAEV, P., BOTNARI, V., LUPAŞCU, 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.
152. **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.
153. **MAKOVEI, M.,** GUSEVA, L., BELEAEV, P., BOTNARI, V., ŞTEFÎRŢĂ, 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.
154. **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
155. **MAKOVEI, M.,** GUSEVA, L., BOTNARI, V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*S. lycopersicum* L.) Soiul *VIVAT*. MD 243 din 2017.08.31. In: *BOPI* nr. 4, 2017, p. 49.
156. **MAKOVEI, M.,** BOTNARI, V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*S. lycopersicum* L.) Soiul *DIMETRA*. MD 372 din 2021.05.18. In: *BOPI* nr. 7, 2021, p. 66. ISSN: 1810 – 7095.
157. **MAKOVEI, M.,** BOTNARI, V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*S. lycopersicum* L.) Soiul *ILICA*. MD 375 din 2021.05.18. In: *BOPI* nr. 7, 2021, p. 66. ISSN: 1810 – 7095.
158. **MAKOVEI, M.** Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*S. lycopersicum* L.) Soiul *CIREAŞCĂ.* MD 307 din 2019.12.31. In: *BOPI* nr. 8, 2019, p. 63. ISSN: 1810 – 7095.
159. **MAKOVEI, M.,** BOTNARI, V., CANEA, A. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *MATRIONA***.** MD 309 din 2019.12.31. In: *BOPI* nr. 8, 2019, p. 63.
160. **MAKOVEI, M.** *Cerere de brevet depuse la AGEPI.* Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul PETRAMAK **–** *V 2020 0013 din 24.07.2020*

161. **MAKOVEI, M.,** LUPAȘCU, G., GANEA, A. *Cerere de brevet depuse la AGEPI.* Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Гибрид F_1 *RozaMak* Nr. Cererii: *575 din 2022.04.13.*
162. **MAKOVEI, M.,** LUPAȘCU, G., GANEA, A. *Cerere de brevet depuse la AGEPI.* Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Гибрид F_1 *Ingstar* Nr. Cererii: *576 din 2022.04.13.*
163. МЕРЕЖКО, А.Ф. Генетический анализ количественных признаков для решения задач селекции. В: *Генетика.* 1994. Т. 30. № 10. с. 1317-1325. ISSN: 0016 – 6758.
164. МИРОШНИЧЕНКО, Е.Н., ЛЯХ В.А. Влияние отбора по конкурентоспособности пыльцы на качество образующегося потомства у гибридов F_1 льна масличного. В: *Цитология и генетика.* 1998. № 4. с. 31-36. ISSN: 0564 – 3783.
165. МИРОШНИЧЕНКО, Е.Н., ЛЯХ, В.А. Влияние прогревания пыльцы гибридов клещевины на устойчивость к засухе образующегося потомства. В: *Вестник аграрной науки.* 2000. № 10. с. 43-46. ISSN: 2587 – 666X.
166. МОСУНОВ, С.А., ЦИЦЕНКО, Л.В. Фертильность пыльцы у *Nicotiana tabacum* L. В: *Сборник научных трудов ГНУ ВНИИТТИ*. Краснодар. 2006. 24 с.
167. НЕКОВАЛЬ, С.Н. Наследование морфологических признаков у межвидовых гибридов F_1 растений томата / С.Н. Нековаль, Н. А. Щербаков, Н. И. Бочарникова. В: *Научный журнал КубГАУ*. 2011. № 65 (01). с. 1-11. ISSN: 1990 – 4665.
168. НОКС, Р.Б. *Биология пыльцы*. / Перевод с англ. С.А. Резниковой. М., 1990. 157 с.
169. ОГНЕВ, В.В., ТЕРЕШОНКОВА, Т.А., ХОВРИН, А.Н. В: *Известия ФНЦО – приложение к журналу Овощи России.* 2020. № 2. с. 32-37. ISSN: 2658 – 4832.
170. ПАЛКИН, М.В. Использование мужского гаметофита в селекции на устойчивость арбуза к корневым гнилям. В: *Современное состояние и перспективы развития селекции и семеноводства овощных культур.* Междун. симп. матер. докл. сообщ. Москва. 2005. Т. I. с. 364-366.
171. ПАУШЕВА, З.П. *Практикум по цитологии растений.* Москва. 1988. 271 с. ISBN: 5-10-000614-5.
172. ПЕННЕР, О. Ф., БАДАЕВ, Я. С, ТУРБИН, Я. В. Варьирование количества ДНК у форм гексаплоидных тритикале в зависимости от природно-климатических условий. В: Доклады *ВАСХНИЛ.* 1988. № 4. с. 2-3. ISSN: 0042 – 9244.
173. ПИВОВАРОВ, В.Ф., БАЛАШОВА, И.Т., БАЛАШОВА, Н.Н. и др. Селекционные технологии, созданные во ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур на основе методов молекулярного анализа и селекции по микрогаметофиту. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2005. № 3. с. 91-100. ISSN: 0131 – 6397.
174. ПИВОВАРОВ, В.Ф. Современные тенденции в селекции овощных культур. В: *Овощи России*. 2008. № 1-2. с. 26-29. ISSN: 2072 – 9146.
175. ПИВОВАРОВ, В.Ф., БАЛАШОВА, И.Т., СИРОТА, С.М., КОЗАРЬ, Е., ПИНЧУК, Е. Усовершенствование селекции по спорофиту с целью ускорения отбора форм томата для многоярусной узкостеллажной гидропоники. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2013. № 1. с. 95 - 101. ISSN: 0131 – 6397.
176. ПИТЮЛ, М.Д. *Создание и использование исходных форм томата при селекции на пригодность для цельноплодного консервирования:* Дисс. канд. с.-х. н. 2005. 162 с.
177. ПОЛУМОРДВИНОВА, И.В. *Особенности органогенеза томатов:* Автореф. дисс. канд. биол. наук: 06.01.09. Москва. 1964. 20 с.
178. ПОУПА, О. Гомеостаз, развитие и адаптация. В: *Общая Биология*. 1961. Т. 22, № 1 с. 3-8. ISSN: 0044 – 4596.
179. ПОТОКИНА, Е.К., ЧЕСНОКОВ, Ю.В. Современные методы геномного анализа в исследованиях генетики количественных признаков у растений. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2005, № 3. с. 3-18. ISSN: 0131 – 6397.
180. ПУХАЛЬСКИЙ, В.А., СОЛОВЬЕВ, А.А., БАДАЕВ, Е.Д., ЮРЦЕВ, В.Н. *Практикум по цитологии и цитогенетике растений.* Москва: Колос. 2013. 198 с. ISBN: 978-5-9532-0449-3.

181. ПЫШНАЯ, О.Н. *Научное обоснование системы методов селекции перца сладкого и острого для средней полосы России*: Дисс. докт. с.-х. наук. Москва. 2005. 359 с.
182. РОКИЦКИЙ, П.В. *Введение в статистическую генетику.* Минск, 1978. 447 с.
183. РОЩИНА, В.В., МЕЛЬНИКОВА, Е.В. Хемочувствительность пыльцы к озону и пероксидам. В: *Физиология растений.* 2001. Т. 48. № 1. с. 89-99. ISSN: 0015 – 3303.
184. САЛТАНОВИЧ, Т.И, КРАВЧЕНКО, А.Н, **МАКОВЕЙ, М.Д.,** БЕЖЕНАРЬ, В.В. Влияние гаметного и зиготного отбора на устойчивость сортов томатов к пониженной температуре. В: *Селекция растений: новые генетические подходы и решения.* Кишинев. 1991. с. 237-245. ISBN: 5-376-00696-4.
185. САЛТАНОВИЧ, Т.И., **МАКОВЕЙ, М.Д.** Устойчивость мужских гамет томата к засолению. В: *Основные направления получения экологически чистой продукции растениеводства.* Мат. межд. конф. Горки. 1992. с. 28-32.
186. САЛТАНОВИЧ, Т.И., АНДРОНИК, Л.И., АНТОЧ, Л.П., ДОНЧИЛЭ, А.Н. Морфофункциональные признаки мужского гаметофита томата в условиях вирусного патогенеза. В: *Овощи России,* 2021, (2), с. 16-21. ISSN: 2072 – 9146.
187. СЕНИН, И.В. Использование показателей пыльцы для выделения из популяций моркови перспективных линий для гетерозисной селекции. В: *Гетерозис сельскохозяйственных растений.* Мат. Межд. симпозиума. М., 1997. с. 142-144.
188. СИВОЛАП, Ю.М., БОЙКО, Е.В. Изменчивость ДНК у сортов ячменя с различной гомеостатичностью. В: *Цитология и генетика*. 1993. Т. 27, № 5. с. 65-74. ISSN: 0564 – 3783.
189. СМИРНОВА, В.С., ГАРАНЬКО, И.Б. Холодостойкость образцов культурного томата. В: *Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. Бюллетень ВИР*. 1992. Вып. 228. с. 42-48. ISSN: 0202 – 3628.
190. СОЛНЦЕВА, М.П., ГЛАЗУНОВА, К.П. Влияние промышленного и транспортного загрязнения среды на репродукцию семенных растений. В: *Общая биология.* 2010. Т. 71. № 2. с. 163-175. ISSN: 0044 – 4596.
191. СОРОКА, А.И. *Микрогаметофитный отбор на устойчивость к температурному фактору у кукурузы*: Автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.15. М., 1992. 18 с.
192. СТАРИКОВА, Д.В., СЫРОВА, Ю.Д., ГОРЛОВА, Л.А. Влияние температуры и влажности воздуха на жизнеспособность пыльцы рапса озимого. В: *Масличные культуры.* 2020. Вып. 3(183) с. 51-57. ISSN: 2412 – 608X.
193. СТЕПАНОВ, В.А. *Исходный материал для селекции и семеноводства репы японской в условиях Центрального Нечерноземья:* Автореф. дисс. канд. с.-х. наук: 06.01.05. М., 1998. 17 с.
194. ТАРАКАНОВ, Г.И., АНДРЕЕВА, Е.Н., МОРЕВ, В.В. К вопросу оценки реакции пыльцы на внешние условия. В: *Разработка методов селекции и семеноводства в плодоовощеводстве.* Научные труды ТСХА. Москва. 1986. с. 65-69.
195. ТАРАКАНОВ, Г.И., ГУЦАЛЮК, О.Д., КОРОЛЬ, В.Г. Пыльцевая продуктивность и особенности плодообразования томата в пленочной культуре. В: *Известия ТСХА.* 1988. Вып. 3. с. 123-131. ISSN: 0021 – 342X.
196. ТАРАКАНОВ, Г.И., АНДРЕЕВА, Е.Н., РАСКАТОВ, В. Биологические особенности пыльцы гибридов томата F_1 и их родительских форм. В: *Известия ТСХА.* 1990. № 3. с. 91-101. ISSN: 0021 – 342X.
197. ТАРУТИНА, Л.А., МИШИН, Л.А., КАВЦЕВИЧ, В., ХОТЫЛЕВА, Л.В. Реализация генотипической изменчивости у томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) в условиях защищенного грунта в процессе периодического отбора. В: *Сельскохозяйственная биология.* 2013, № 3. с. 45 - 50. ISSN: 0131 – 6397.
198. ТАРЧЕВСКИЙ, И.А. *Метаболизм растений при стрессе.* Казань. 2011. 448 с.
199. ТЕР-АВАНЕСЯН Д.В. *Опыление и наследственная изменчивость, роль количества пыльцы в опылении и наследственной изменчивости.* Москва. 1957. 283 с.

200. ТОЦКИЙ, И.В., ЛЯХ, В.А. Гаметофитный отбор на жаростойкость у подсолнечника культурного. В: *Вісник Донецького національного університету. Серіа. А: Природничі науки.* 2014. № 2. с.156-160. ISSN: 1817 – 2237.
201. ТУРБИН, Н.В. Гетерозис и генетический баланс. В: *Гетерозис: теория и методы практического использования.* Минск. 1961. с. 3-34.
202. ТУРБИН, Н.В. Генетика гетерозиса, методы селекции растений на комбинационную способность. В: *Генетические основы селекции растений.* Москва. 1977. с. 112-156.
203. ТУРОВЦЕВА, Н.М. Цитологические особенности отдаленных гибридов сливы. В: Матер. VIII Межд. семинара-совещания фитофизиологов. Тамбов. 2001. с. 126-129.
204. УДОВЕНКО, Г.В. Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды и селекция. В: *Бюллетень ВИР*. 2011. Вып. 86. с. 3-4. ISSN: 2227 – 8834.
205. 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. (8 августа 2013 г.) ВНИИО. Москва. 2013. с. 321-324. ISBN: 978-5-902946-19-9.
206. УРХАНОВА, Г.Ф. Бестычинковые формы и их значимость для гетерозисной селекции томата. В: *Тезисы докладов аспирантов и молодых ученых*. М., 1968. с. 71.
207. ФЕДУЛОВ, Ю.П., КОТЛЯРОВ, В.В., ДОЦЕНКО, К.А. *Устойчивость растений к неблагоприятнм факторам среды.* Краснодар. 2015. 89 с. ISBN: 978-5-94672-882-9.
208. ФОТЕВ, Ю.В., ЮРЛОВА, Е.В. Показатель прорастания пыльцы как критерий оценки адаптивной способности гибридов томата. В: *Сельскохозяйственная биология.* 1996. № 3. с. 46-51. ISSN: 0131 – 6397.
209. ХОТЫЛЕВА, Л.В., КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., ШАПТУРЕНКО, М.Н. Теоретические аспекты гетерозиса. В: *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016. № 20 (4), с. 482-492. ISSN: 2500 – 0462.
210. ХОХЛОВА, А.А. *Особенности влияние абиотических и биотического факторов на репродуктивную систему растений томата Lycopersicon esculentum* Mill.: Автореф. дисс. канд. биол. наук: М.: 2014. 18 с.
211. ХРАПАЛОВА, И.А. Разнообразие коллекции томата ВИР – исходный материал для различных направлений селекции и источник различных хозяйственно-ценных признаков, используемых для достижения научных и производственных целей. В: *Матер. Междун. конгресса EXPOFORUM*. Санкт-Петербург. 2017. с. 106-108. ISBN: 978-5-85983-285-7-9.
212. ЦАЦЕНКО, Л.В. Использование пыльцевого теста цитогенетическом мониторинге агроценоза. В: *Кариология, кариосистематика и молекулярная филогения растений*. Тезисы докладов и стендовых сообщений V Международного совещания и Школы молодых ученых. Санкт-Петербург. 2005. с. 102-104.
213. ЦАЦЕНКО, Л.В., СИНЕЛЬНИКОВА, А.С., НЕКОВАЛЬ, С.Н. *Пыльцевой анализ сельскохозяйственных растений.* Краснодар: Кубанский ГАУ. 2012. 56 с.
214. ЦАЦЕНКО, Л.В., НЕКОВАЛЬ С.Н. *Пыльцевой анализ*. Краснодар. 2013. 126 с.
215. ЦЫГИКАЛО, С.С. *Создание крупноплодных гибридов F_1 разной степени детерминантности для пленочных теплиц юга России:* Дисс. к. с.-х. н. 2019. 156 с.
216. ЦЭРАНУ, Л.А. Влияние гомо- и гетерозиготного состояния мутантных генов *rin, nor* и *alc,* регулирующих созревание плодов томатов, на изменчивость фенологических фаз развития (*Lycopersicon esculentum* Mill.). În: *Studia Universitatis Moldaviae."Ştiinţe Reale şi ale Naturii". Revistă Ştiinţifică USM.* 2007. № 1. pp. 162-169. ISSN: 1837 – 064X.
217. ЧЕСНОКОВ, Ю.В. *Картирование локусов количественных признаков у растений*. ВИР. Санкт-Петербург. 2009. 100 с.
218. ЧЕСНОКОВ, Ю.В., БОЧАРНИКОВА, Н.И., ЕСАУЛОВА, Л.В. Генотипическая вариабельность в потомстве трансгенного межвидового гибрида томата. Сообщение I

Получение селекционного материала. В: *Сельскохозяйственная биология*. 2011. № 1. с. 60-65. ISSN: 0131 – 6397.
219. 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.
220. ШАМШИН, И.Н., ГРОШЕВА, Е.В., МАСЛОВА, М.В., САМОЙЛОВА, Р.М. Создание новых форм томата с генами устойчивости к грибным болезням на основе маркерной селекции. В: *Овощи России.* 2021. № 6. с. 16-21. ISSN: 2072 – 9146.
221. 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.
222. ШУЛАЕВ, В.К. *Структура хроматина клеток мужского гаметофита в связи с их функциональной активностью*. Автореф. дисс. к. б. н. Кишинев. 1985. 19 с. 223.

Англоязычные источники литературы

223. ABDALLA, A.A., VERKERK, K. Growth, flowering and fruit-set of the tomato at high temperature. In: *Netherlands J. Agric. Sci.* 1968. No. 16. pp. 71-76. ISSN: 0028-2928.
224. ABDALLA, A.A., VERKERK, K. Growth, flowering and fruiting in tomatoes in relation to temperature. In: *Netherlands J. Agric. Sci.* 1980. Vol. 18. No. 2. pp. 111-115. ISSN: 0028 – 2928.
225. ABBERTON, M., BATLEY, J., BENTLEY, A., BRYANT, J., CAI, H. et al. Global agricultural intensification during climate change: a role for genomics. In: *Plant Biotechnology Journal.* 2015. No. 14. pp. 1095-1098. ISSN: 1467 – 7652.
226. ACHAR MOUD, A.A., YAMAGISHI, T. Application of project pollen area response to drought stress to determine osmoregulation capability of different wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. In: *International Journal of Agriculture and Biology,* 7(4). 2005. pp. 604 - 605. ISSN: 1560 – 8530.
227. AUNG, L. Effect of photoperiod and temperature on vegetative and reproductive responses of *Lycopersicon esculentum* Mill. In: *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1979. No. 101. pp. 358-360. ISSN: 0003 – 1062.
228. *ANGIOSPERM PHYLOGENY CROUP.* (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Croup classification for the orders and families of flowering plants: APG II. In: *Botanical Journal of the Linnean Society.* 2003. 141. pp. 399-436. ISSN: 0024 – 4074.
229. ALANGA, F., BALESTRINI, R., CHITARRA, W., MARSICO, A., NERVA, L. Chapet 3 - Getting ready with the priming: innovative weapons against biotic and abiotic crop enemies in a global changing scenario. In: *Priming-mediated stress and cross-srtess tolerance in crop plants.* / Eds. M.A. Hossain, F. Liu, D.J. Burrit, M. Fujita, B. Huang. New York: Academic press. 2020. pp. 35-55. ISBN: 9780128178935.
230. ALBRECHT, E., ESCOBAR, M. Genetic diversity and population structure in the tomato-like nightshades *Solanum lycopersicoides* and *S. sitiens*. In: *Annals of Botany*. 2010. V. 105. Iss. 4. pp. 535-554. ISSN: 0305 – 7364.
231. ALONI, B, PEET, M, PHARR, M, KARNI, L. The effect of high temperature and high atmospheric CO_2 on carbohydrate changes in bell pepper (*Capsicum annuum*) pollen in relation to its germination. In: *Physiologia Plantarum.* 2001. No. 112. pp. 505-512. ISSN: 0031 – 9317.
232. ALSEEKH, S., SCOSSA, F., WEN, W., LUO, J., YAN, J., BELEGGIA, R. et al. Domestication of crop metabolomes: desired and unintended consequences. In: *Trends and Plant Science*. 2021. No. 26. pp. 650-661. ISSN: 1360 – 1385.

233. AMINU, D., IZGE, U. Heritability and Correlation Estimates in Maize (*Zea mays* L). Under Drought Conditions in Northern Guinea and Sudan Savannas of Nigeria. In: *World J. of Agr. Sci.* 2012. 8(6). pp. 598-602. DOI:10.5829/idosi.wjas.2012.8.6.1696.
234. 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.
235. APEL, K., HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. In: *Annual Review of Plant Biology.* 2004. No. 55. pp. 373-399.
236. ARAUS, J.L., CAIRNS, J.E. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. In: *Trends in Plant Science*. 2014. No. 19. pp. 52-61. ISSN: 1360 – 1385.
237. BAE, M.S. Analysis of the Arabidopsis nuclear proteome and its response to cold stress / M.S. Bae, E.J. Cho, E.Y. Choi, O.K. Park. In: *Plant Journal*. 2003. V. 36. pp. 652-663. ISSN: 0960 – 7412.
238. BAMBERG, J.B. Screening potato (*Solanum*) species for male fertility under heat stress. In: *American Potato Journal.* 1995. V. 72. pp. 23-25. ISSN: 1099 – 209X.
239. BANIWAL, S.K., BHARTI, K., CHAN, K.Y. et al. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. In: *Journal of Biosciences.* 2004. No. 29. pp. 471-487. ISSN: 0250 – 5991.
240. BARBU, V., NEAGU, C., DRAGAN, M. Principal component analysis of some parameters used for lycopene extraction from tomatoes. In: *Acta Alimentaria. România.* 2015. Vol. 44 (4). pp. 473-481. ISSN: 0139 – 3006.
241. BARNABAS, B., JAGER, K., FEHER, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. In: *Plant, Cell and Environment.* 2008. Vol. 31. pp. 11-38. ISSN: 1365 – 3040.
242. BASSI, P. Quantitative variations of nuclear DNA during plant development: a critical analysis. In: *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc*. 1990. Vol. 64, No 3. pp. 185-225. ISSN: 1464 – 7931.
243. BATYGINA, T.B., VASILYEVA, V.E. Periodization of development of reproductive structures. Critical periods. In: *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*, 2003. V. 45. No. 1. pp. 27-36. ISSN: 0001 – 5296.
244. BECKER-DILINGEN, J. Pflanzen aus der Familie der Solanaceen, Nachtschattenge-wachse. In: *Handbuch des Gasamten Gemuselaues*. 1956.
245. BESPALOVA, L.A., AGAYEV, R. A., AGAEVA, E. V. Morphological features of pollen in wheat varieties and triticale of Lukianenko agricultural research institute selection. In: *Scientific Journal of KubSAU*. 2020; 3 (157). ISSN: 1990 – 4665.
246. BIRADAR, D.P., RAYBURN, A. L. Heterosis and nuclear DNA content in maize In: *Heredity*. 1993. V. 71, No. 3. pp. 300-304. ISSN: 0018 – 067X.
247. BISHOP, C.J. Stamenless male-sterile tomato. In: *Amer. J. Botany.* 1954, Vol. 41, No. 7. ISSN: 0002 – 9122.
248. BLACKMORE, S., WORTLEY, A.H., SKYARLA, J.J. et al. Pollen development in flowing plants. In: *New Phytologist.* 2007. 174 (3). pp. 483-498. ISSN: 0028 – 646X.
249. BUSCH, W., WUNDERLICH, M., SCHOFFL, F. Identification of novel heat shock factor-dependent genes and biochemical pathways in *Arabidopsis thaliana*. In: *The Plant Journal.* 2005. 41:1-14. ISSN: 0960 – 7412.
250. BREWBAKER, J.L. Pollen enzymes and isoenzymes. In: *Pollen Development and Physiology* (Ed. J. Heslop – Harrison). Butterworths. 1971. pp. 156-170. ISBN-10: 0408701498. ISBN-13: 978-0408701498.
251. CALVERT, A. Effect of the early environment on development of flowering in the tomato. In: *Journal* of *Horticultural Science*. 1961. V. 36. (2). pp. 9-13. ISSN: 0973–354X.
252. CALVERT, A. Temperature for early tomato crops. In: *N.A.A.S.Q. Reviste*. 1967. No. 78. pp. 72-77. https://doi.org/10.1080/00221589.1964.11514105.

253. CHAUDHARY, R.C., KHANNA, K.R. Exploitation of heterosis in tomato. In: *Allahabat Farmer.* 1973. Vol. 47. № 1. pp. 87-90. ISSN: 0971 – 9075.
254. CHARLES, W.B., HARRIS, R.E. Tomato fruit-set high and low temperatures. In: *Canad. Journal Plant. Science.* 1972. Vol. 52. pp. 497-506. https://doi.org/10.4141/cjps72-080.
255. CHAIB, J., LECOMTE, L., BURET, M., CAUSSE, M. Stability over genetic backgrounds, generations and years of quantitative trait locus (QTLs) for organoleptic quality in tomato. In: *Theor. and Appl. Genetics*. 2006. Vol. 112 (5). pp. 934-944. ISSN: 0040 – 5752.
256. CHENG, S.H., ZHUANG, J.Y., FAN, Y.Y., DU, J.H., CAO, L.Y. Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticate in China. In: *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100 (5). pp. 959-966. ISSN: 0305 – 7364.
257. CHINNUSAMY, V., ZHU, J., ZHU, J.K. Cold stress regulation of gene expression in plants. In: *Trends in Plant Science*. 2007. No. 12. pp. 444-451. ISSN: 1360 – 1355.
258. CLAIRE, M., JOHNSON and MULCAHY, D.L. Male gametophyte in Maize. II. Pollen vigor in Inbred Plants. In: *Theory and Application of Graphs (TAG).* 1978. No. 51. pp. 211-215. ISSN: 2470 – 9859.
259. COLLARD, B.C.Y., JAHUFER, M.Z.Z., BROWWER, J.B., PANG, E.C.K. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concept. In: *Euphytica.* 2005. No. 142. pp. 169-196. ISSN: 1573 – 5060.
260. CONG, B. Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutation / B. cong, J. Liu, S.D. Tanksley In: *Proceeding of the National Academy of sciences (PNAS).* 2002. Vol. 99. pp. 13606-13611. ISSN: 0027 – 8424
261. 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 Biologic.* 2006. 62. pp. 867-880. ISSN: 0167 – 4412.
262. CRABB, A.R. The hybrid-corn markers: prophets of plenty. In: *Rutgers University Press,* New Brunswick, NJ, 1947.
263. CRAUFURD, P.Q., WHEELER, T.R. Climate change and the flowering time of annual crops. In: *J. of Experimental Botany*. 2009. No. 60. pp. 2529-2539. ISSN: 0022 – 0957.
264. CRATAO, P.L., MONTEIRO, C.C., ANTUNES, A. et al. Acquired tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum*. cv. Micro-Tom) plants to cadmium-induced stress. In: *Annals Applied Biology*. 2008. V. 153. No. 3. pp. 321-333. ISSN: 0003 – 4746.
265. CROW, J.F. 90 years ago: The beginning of hybrid maize. In: *Genetics.* 1998. Vol. 148. pp. 923-928. ISSN: 0016-6731.
266. EAST, E.M. Heterozygosis in evolution and in plant breeding / E.M. East, H.K. Hayes. In: *Bulletin* (*US Bureau of Plant Industry)*. 1912. No. 243. p. 58.
267. ENDO, M., TSUCHIYA, T., KAWAMURA, S. et al., High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development. In: *Plant and Cell Physiology.* 2009. No. 50. pp. 1911-1922. ISSN: 0032 – 0781.
268. DANAILOV, Z. Main Trends of Tomato Breeding Development. In: *Растениевъдни Науки (AGRIS).* 2013. Vol. 49. Iss. 6. pp. 61-66. ISSN: 1310 – 0351.
269. DARRIGUES, A., HALL, J. Tomato Analyzer-color Test: A New Tool for Efficient Digital Phenotyping. In: *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2008. Vol. 46. pp. 79-86. ISSN: 0003 – 1062.
270. DAVENPORT, C.B. Degeneration, albinism and inbreeding. In: *Science.* 1908. Vol. 28. pp. 454-455. ISSN: 0036 – 8075.
271. DAVID MONICA. Pollen grain expression of intrinsic and osmolyte induced osmotic adjustment in a set of wheat cultivars. In: *Romanian agricultural research*. 2012. No. 29. p. 45-52. ISSN: 1222 – 4227.
272. *Descriptors for Tomato* (*Solanum lycopersicon* L,) IPGRI. 2012. 46 p. ISBN: 978-92-9043-294-4.

273. 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).
274. DOI: 10.5772/61671 In book: *Abiotic and Biotic Stress in Plants* - Recent Advances and Future Perspectives. (Authors: Ettore Pacini, Rudi Dolferus) 2016.
275. DOGANLAR, S., FRARY, A., TANKSLEY, S.D. The genetic basis of seed weight variation: tomato as a model system. In: *Theoretical and Applied Genetics*. 2000. Vol. 100 (8). pp. 1267-1273. ISSN: 0040 – 5752.
276. 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.
277. DORAIS, M. Greenhouse tomato fruit quality. / M. Dorais, A. Papodapoulos, A. Gosselin. In: *Horticultura Reviews*. 2004. Vol. 30. pp. 163-184. ISBN: 0-471-35420-1.
278. DOWKER, B.D. *Heterosis* / B.D. Dowker, C.J. Driscoll, G.H. Gordon, et al. Berlin. 1983. 347 p.
279. DUVICK, D.N. Heterosis: feeding people and protecting natural resources. / Eds J.G. Coors, S. Pandey. In: Mat. intern. symp. *"The genetics and exploitation of heterosis in crops"*. CIMMYT, Mexico City, 17–22 Aug. 1997. pp. 6-8. ISBN: 968-6923-90-X.
280. FAROOQ, M., WAHID, A., KOBAYASHI, N., FUJITA, D., BASRA, S. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: *Agronomy for Sustainable Development, Springer.* Verlag /EDP Science/INRA. 2009. 29 (1). pp. 185-212.
281. FENTIC, D.A. Review on Genetics and Breeding of Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). In: *Advanced in Crop Science and Technology.* 2017. 5: 306. ISSN: 2329 – 8863.
282. FENG, XL., NI, W., ELGE, S., MUELLER-ROEBER, B., XU, ZH., XUE, H.W. Auxin flow in anther filaments is critical for pollen grain development through regulating pollen mitosis. In: *Plant Molecular Biology*. 2006. No. 61. pp. 215-226. ISSN: 0167 – 4412.
284. FIORANI, F., SCHURR, U. Future scenarios for plant phenotyping. In: *Annual Review of Plant Biology.* 2013. No. 64. pp. 267-291. eISSN: 1545-2123.
285. FOOLAD, M.R. High lycopene content tomato plants and markers for use in breeding for same. In: *The Penn State Research Foundation, US Patent 8*, 2013. pp: 524, 992.
286. FORSTER, B.P., PHILIPS, M.S., MILLER, T.F. et al. In: *Heredity*, 1990, Vol. 65, No. 1. ISSN: 0018 – 067X.
287. FRANK, G., PRESSMAN, E., OPHIR, R., ALTHAN, L. et al. Transcriptional profiling of maturing tomato (*Solanum lycopersicum* L.) microspores reveals the involvement of heat shock proteins, scavengers, hormones, and sugars in the heat stress response. In: *Journal of Experimental Botany.* 2009. No. 60. pp. 3891-3908. ISSN: 0022 – 0957.
288. FRARY, A. Cloning and transgenic expression of fw2.2: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit. /A. Frary, T.C. Nesbitt, Graundillo S., Van der Knaap, B. Cong, J. Liu, J. Meller, Alpert, S. Tanksley. In: *Science*. 2000. Vol. 289. pp. 85-87. ISSN: 0036 – 8075.
289. FROVA, C., PORTALUPPI, P., VILLA, M., SARI-GORLA, M. Sporophytic and gametophytic components of thermotolerance affected by pollen selection. In: *J. of Heredity.* 1995. Vol. 86. No. 1. pp. 50-54. ISSN: 0018 – 067X.
290. FU, D., XIAO, M., HAYWARD, A., FU Y., LIU, G., JIANG, G., ZHANG H. Utilization of crop heterosis: a review. In: *Euphytica.* 2014. Vol. 197. pp. 161-173. ISSN: 1573 – 5060.
291. GAVRILA, L.F., MICHAESCU, G. Nucleolus-organizing chromosomes and ribosomal gene amplification phenomenon in root nodule cells of *Trifolium pratense:* an electronmicroscopic study. In: *Cytologic.* 1992. Vol. 57. No 1. pp. 15-20. ISSN: 9709371.
292. GEORGIOS, C., KOUBOURIS, IOANNIS T., METZIDAKIS, MILTIADIS D. Impact of temperature on olive (*Olea europaea* L.) pollen performance in relative humidity and

genotype. In: *Environmental and Experimental Botany*. 2009. Vol. 67. Iss. 1. pp. 209-212. ISSN: 0098 – 8472.
293. GERSZBERG, A., HNATUSZKO-KONKA, K., KOWALCZYK, T., et al. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in the service of biotechnology. In: *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* (PCTOC). 2015. Vol. 120. pp. 881-902. ISSN: 0167 – 6857.
294. GILLAPSY, G., BEN-DAVID, H., GRUISSEM, W. Fruits: a developmental perspective. In: *Plant Cell*. 1993. Vol. 5. Iss. 10. pp. 1439-1451. ISSN: 1532 – 298X.
295. GLEGG, M.T., KAHLER, A.L., ALLARD, R.W. In: *Genetics.* 1978. Vol. 89. No. 5. pp. 765-792. ISSN: 1943 – 2631.
296. GUL, H., AHMAD, R. Effect of salinity on pollen viability of different canola *(Brassica napus* L.) cultivars as reflected by the formation of fruits and seeds. In: *Pak. J. Botany.* 2006. No. 38 (2). pp. 237-247. ISSN: 0556 – 3321.
297. GUSTAVSON, A. The effect of heterozygosity on variability and vigour. In: *Hereditas.* 1946. Vol. 32. No. 2. pp. 263-286. ISSN: 1601 – 5223 (web).
298. HAZRA, T., DAS, A., APARNATHI, K. D. Lycopene: A Phytochemical with Nutraceutical Potential. In: *Research & Reviews: Journal of Food Science & Technology*. 2014. Vol. 3. No. l. pp. 16-22. ISSN: 0022 – 1155.
299. HEDHLY, A., HORMAZA, JI., HERRERO, M. The effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach. In: *Plant Biology.* 2005. No. 7. pp. 476-483. ISSN: 1435 – 8603.
300. HEDHLY, A., HORMAZA, JI., HERRERO, M. Global warming and plant sexual reproduction. In: *Trends in Plant Science*. 2008. No. 14. pp. 30-36. ISSN: 1360 – 1385.
301. HODKIN, T.A. A procedure suitable for *in vitro* pollen selection in *Brassica oleracea*. In: *Euphytica.* 1987. Vol. 36. pp. 153-159. ISSN: 1573 – 5060.
302. HOISINGTON, D., KHAIRALLAH, M., REEVES, T., RIBAUT, J., et al. Plant genetic resources: what can they contribute toward increased crop productivity. In: *Proceeding of the Natl Acad. of Sciences,* USA. 1999. Vol. 96 (11). pp. 5937-5943. ISSN: 1091 – 6490.
303. HOWARTH, CJ. Genetic improvements of tolerance to high temperature. / Editors: Ashraf M, Harris PJC. In: *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches.* New York: Haworth Press Inc. 2005. pp. 277-300. ISBN: 9781560229650.
304. HSU, S.Y., HUANG, Y., PETERSON, P.A. Development pattern of microspores in *Zea mays* L. In: *Maydica*. 2003. Vol. 33. No. 2. pp. 77-98.
305. http://www.fao.org/3/I8656EN/i8656en.pdf
306. JONES, D.T. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. In: *Genetics.* 1917. Vol. 2. Iss. 5. pp. 466-479. DOI: 10.1093/genetics/2.5.466
307. JOURDREN, C., SIMONNEAUX, D., RENARD, M. Selection on pollen for linolenic acid content in rapeseed, *Brassica napus* L. In: *Plant breeding.* 1996. Vol. 115. pp. 11-15. ISSN: 1439 – 0523.
308. JENKINS, J.A. The origin of the cultivated tomato. In: *J. Economic Botany*. Vol. 2. Iss. 4. 1948. pp. 379-392. ISSN: 0013 – 0001.
309. JUNG, C., MULLER, A.E. Flowering time control and application in plant breeding. In: *Trends Plant Sci*. 2009. 14(10). pp. 563-573. ISSN: 1360 – 1385.
310. IZMAILOW, R. The effects of soil from polluted sites on reproductive success in *Ranunculus repens* (Ranunculus). In: *Series Polish botanical studies*. 2002. V. 15. pp. 5-10.
311. IWANAMI, I. Физиологическое изучение пыльцы. IX. Крахмал и сахар в пыльцевых зернах. In: *Botanical Magazine.* Tokyo. 1956. Vol. 69. Iss. 812. pp. 91-95. ISSN: 0006 – 808X.
312. IWANAMI, I. Физиологическое изучение пыльцы. X Адсорбция сахаров и некоторые энзиматические реакции. In: *Botany Magazine*. 1956. Vol. 69. Iss. 814. pp. 198-202. ISSN: 0006 – 808X.

313. IWAHORI, S. High temperature injuries in tomato. IV. Development of normal flower buds and morphological abnormalities of flower buds treated with high temperature. In: *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 1965. Vol. 34. Iss. I. pp. 33-41. ISSN: 1882 – 3351.
314. KAKANI, V.G., PRASAD, P.V., CRAUFURD, P.Q., WHEELER, T.R. Response of *in vitro* pollen germination and pollen tube growth of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes to temperature. In: *Plant, Cell and Environment*. 2002. Vol. 25. pp. 1651-1661. ISSN: 0140 – 7791.
315. KAKANI, V.G., REDDY, K.R., KOTI, S., WALLACE, T.P. et al. Differences in *in vitro* pollen germination and pollen tube growth of cotton cultivars in response to high temperature. In: *Annals of Botany.* 2005. No. 96. pp. 59-67. ISSN: 0305 – 7364.
316. KALVAR, T., RAUF, S., TEIXEIRA, S.J.A. Handling sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations under heat stress. In: *Arch. Agron. Soil Sci*. 2014. (60):655-672. https://doi.org/10.1080/03650340.2013.799276.
317. 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.
318. KIMURA, S. Tomato (*Solanum lycopersicum*): A Model Fruit-bearing Crop. In: *Emerging Model Organisms:* a Laboratory Manual. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2008. Vol. 1. pp. 119-138. ISBN: 978-0879698720.
319. 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.
320. KOTAK, S., LARKINDALE, J., LEE, U. et al. Complexity of the heat stress response in plants. In: *Current Opinion in Plant Biology.* 2007. No. 10. pp. 310-316. ISSN: 1369–5266.
321. KNAAP, E. Van der., S.D. TANKSLEY. The making of a bell pepper shaped tomato fruit: identification of loci controlling fruit morphology in Yellow Stuffer tomato. In: *Theoretical and Applied Genetics.* 2003. Vol. 107. pp. 139-147. ISSN: 0040 – 5752.
322. KNAAP, E. Van der, S.D. TANKSLEY. Identification and characterization of a novel locus controlling early fruit development in tomato. In: *Theoretical and Applied Genetics*. 2001. Vol. 1073. pp. 353-358. ISSN: 0040 – 5752.
323. KRUGLOVA, N.N. Assessment of the pollen grains quality in flowering plants (overview). *Bul. of the State Nikita Botan. Gard.* 2020. (135):50-56. ISSN: 0513 – 1634.
324. LARKINDALE, J, VIERLING, E. Core genome responses involved in acclimation to high temperature. In: *Plant Physiology.* 2008. Vol. 146. pp. 748-761. ISSN: 0032 – 0889.
325. LEE, B.H., HENDERSON, D.A., ZHU, J.K. The Arabidopsis cold-responsive transcriptome and its regulation by ICE1. In: *The Plant Cell.* 2005. Vol. 17. Iss. 11. pp. 3155-3175. ISSN: 1040 – 4651.
326. LEE, S., CHOI, D. Comparative transcriptome analysis of pepper (*Capsicum annuum*) revealed common regulons in multiple stress conditions and hormone treatments. In: *Plant Cell Reports.* 2013. Vol. 32. Iss. 7. pp. 1351-1359. ISSN: 1432 – 203X.
327. LEONARD, M., KINET, J. Endogenous cytokinin and gibberellin levels in relation to inflorescence development in tomato. In: *Ann. Bot.* 1982. No. 1. p. 50. ISSN: 0305 – 7364.
328. LI, J.T., YANG, J., CHEN, D.C., ZHANGANG, X. et al. An optimized mini preparation method to obtain high-quality genomic DNA from mature leaves of sunflower. In: *Genetics and Molecular Research,* 2007. Vol. 6. pp. 1064-1071. ISSN: 1676 – 5680.
329. LIPPMAN, Z., TANKSLEY, S.D. Dissecting the Genetic Pathway to Extreme Fruit Size in Tomato Using a Cross Between the Small-Fruited Wild Species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum.* In: *Genetics.* 2001. 158. pp. 413-422. ISSN: 1943 – 2631 (Online).

330. LIU, J., S.D. TANKSLEY. Generation and analysis of an artificial gene dosage series in tomato to study the mechanisms by which the cloned QTL fw2.2 controls fruit size. In: *Plant Physiology*. 2003. Vol. 132. pp. 292-299. ISSN: 0176 – 1617.
331. 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.
332. LOBELL, D.B., GOURDJI, S.M. The influence of climate change on global crop productivity. In: *Plant Physiology.* 2012. No. 160. pp. 1686-1697. ISSN: 0176 – 1617.
333. LOZANO, R., GIMENEZ, E., CARA, B., CAPEL, J., ANGOSTO, T. Genetic analysis of reproductive development in tomato. In: *International Journal of Developmental Biology*. 2009. Vol. 53. pp. 1635-1648. ISSN: 0214 – 6282.
334. 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.
335. 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.
336. MA, H. Molecular genetics analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants. In: *Annual Rev. of Plant Biology.* 2005. pp. 393-434. ISSN: 1543 – 5008.
337. MAISONNEUVE, B. Genetics and Breeding of Tomato. In: *Proceedings Meet. EUCARPIA Tomato Working Group*. Avignon. 1981. pp. 195-202.
338. 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.
339. **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.
340. MARSHALL, H.G. *Breeding plants for less favorable environments*. New York, 1982. 69 p.
341. 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. pp. 3-8. ISBN-13: 978-0444007384.
342. MATAMOROVIDAL, A., FURNESS, C.A., GOUYON, P.H. et al. Evolutionary stasis in *Euphorbiaceae* pollen: selection and constraints. In: *Journal of Evolutionary Biology.* 2012. Vol. 25. Iss. 6. pp. 1077-1096. ISSN: 1420 – 9101 (web).
343. MATSUI, T, OMASA, K. Rice (*Oryza sativa* L.) cultivars tolerant to high temperature at flowering: anther characteristics. In: *Annals of Botany*. 2002. No. 89. pp. 683-687. ISSN: 0305 – 7364.
344. MELCHINGER, A.E., GUMBER, R.K. Overview of heterosis and heterotic crops in agronomic crops. Eds K.L. Lamkey, J.E. Staub. Concepts and breeding of heterotic crop plants. In: *Crop Science Society of America*, Madison, 1998. pp. 29-44.
345. McCORMICK, S. Male gametophyte development. In: *Plant Cell.* 1993. No. 5 (10). pp. 1265-1275. ISSN: 1532 – 298X (web).
346. MEILLUER, B.A., HODGKIN, T. *In situ* conservation of crop wild relatives: status and trends. In: *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 13. pp. 663-684. ISSN: 0960 – 3115.
347. MICHAELSON, M. J., PRICE, H.J., JOHNSTON, J.S., ELLISON, J.R. Variation of nuclear DNA content in *Helianthus annuus* (*Asteraceae*) In*: Amer. J. Botany*. 1991. Vol. 78. No. 9. pp. 1238-1243. ISSN: 0002 – 9122.
348. MILLER, J.C., MULCAHY, D.L. Microelectrophoresis and the study genetic overlap. In: *Pollen: Biology and Implications for Plant breeding* (Ed. Mulcahy D.L., Ottaviano Ercole). New-York. 1982. pp. 389 - 395. ISBN 13: 978-0444007384.

349. MIR, R.R, ZAMAN-ALLAH, M, SREENIVASULU, N. et al. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. In: *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. No 125. pp. 625-645. ISSN: 0040 – 5752.
350. MIURA, K. Cold signaling and cold response in plants (Ed. K. Miura, T. Furumoto). In: *Intern. Journal Molecular Science*. 2013. Vol. 14. pp. 5312-5337. ISSN: 1422 – 0067.
351. MULLER, H.J. A revision of the genus *Lycopersicon* / C. H. Muller in: *Miscellaneous Publication* (United States, Department of Agriculture). 1940. No. 382. pp. 370-382.
352. MULCAHY, D.L. A correlation between gametophytic and sporophytic characteristics in *Zea mays* L. In: *Science.* 1971. No 171. pp. 1155-1156. ISSN: 0036 – 8075.
353. MULCAHY, D.L., MULCAHY, G.B., ROBINSON, R.W. Evidence for post meiotic genetic activity in pollen of *Cucurbita* Species. In: *J. of Heredity*. 1979. Vol. 70. No. 6. pp. 365-368. ISSN: 0022 – 1503.
354. MULCAHY, D.L., MULCAHY, G.B. Polen selection: an overview. In: *Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding* (Ed. Mulcahy D., Ottaviano E.) N.Y. 1982. pp. 1-3. ISBN-10: 0444007385; ISBN-13: 978-0444007384.
355. MULCAHY, D.L., MULCAHY, G.B., POPP, R., FONG N. et al. Pollen selection for stress tolerance or the advantage of selecting before pollination. In: *Sexual reproduction in higher plants*. 1988. pp. 43-50. ISBN: 978-3-642-73271-3-7.
356. MORISHIMA, H. Inheritance of low temperature resistance at the young seedling stage in rice. In: *Annual Report of the National Institute of Genetics*. Jap. 1991. No. 42. pp. 103-104. ISSN: 0077 – 4995.
357. OKAMOTO, G.I. SHIBUYA, K. Gametophytic and sporophytic selection. Principles and prospects. London, 1993. pp. 332-351. ISBN: 978-0412433900.
358. OLIVER, S.N, Van DONGEN, J.T, ALFRED, S.C. et al. Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene OSINV4 is correlated with sucrose accumulation and pollen sterility. In: *Plant, Cell and Environment*. 2005. Vol. 28. pp. 1534-1551. ISSN: 1365 – 3040.
359. ORELLANA, S., YANEZ, M., ESPINOZA, A. et al. The transcription factor SIAREB1 confers drought, salt stress tolerance and regulates biotic and abiotic stress-related genes in tomato. In: *Plant Cell and Environment*. 2010. Vol. 33. pp. 2191-2208. ISSN: 1365 – 3040.
360. OTTAVIANO, E., MULCAHY, D.L. Gametophytic selection as a factor of crop plant evolution. In: *Origin and Domestical Cultivated Plant:* Symp. Rome, 1986. pp. 101-120.
361. 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.
362. PALMER RIED, G., ALBERTSEN, M.C. Pollen production in soy beans with respect to genotype, environment a stamen position. In: *Euphytica.* 1978. V. 27. No. 2. pp. 427-433. ISSN: 1573 – 5060.
363. PANDEY, Y., VYAS, R.P., KUMAR, J., SINGH, L. et al. Heritability, Correlation and Path Coefficient Analysis for Determining Interrelationships among Grain Yield and Related Characters in Maize. In: *Inter. J. Pure Applied Bioscience*. 5(2). 2017. pp. 595-603. ISSN: 2320 – 7051.
364. PARK, S.Y., FUNG, P., NISHIMURA, N. et al. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. In: *Science.* 2009. No. 324. pp. 1068-1071. ISSN: 0036 – 8075.
365. PATIL, B.S. RAVICUMAR, R.L., SALIMATH, P.M. Effect of pollen selection for moisture stress tolerance on progeny performance in Sorghum. In: *Journal of Food, Agriculture & Environment.* 2006. Vol. 4, Iss. 1. pp. 201-204. ISSN: 1459 – 0255.
366. PEET, M., SATO, S., GARDNER, R.G. Comparing heat stress effects on male-fertile and male-sterile tomatoes. In: *Plant, Cell and Environment*. 1998. No. 21. pp. 225-231. ISSN: 0140 – 7791.

367. PERALTA, I.E. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum*, sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandofolia,* sect. *Lycopersicon*; *Solanaceae)* / Ed. I.E. Peralta, D.M. Spooner, S. Knapp. *Systematic Botany Monographs*. 2008. Vol. 84. pp. 1-186. ISBN: 978-0912861845.
368. PETOLINO, J.F., COWEN, N.M., THOMPSON, S.A. et al. Gamete selection for heat stress tolerance in maize. In: *Pl. Physiology*. 1990. Vol. 136. pp. 219-224. ISSN: 0032–0889.
369. PIERUSCHKA, R., SCHURR, U. Plant phenotyping: past, present, and future. In: *Plant Pheno* ISBN-10: 0444007385; *mics.* 2019. pp. 1-6. ISSN: 2643 – 6515 (Online).
370. PUTTERILL, J., LAURIE, R., MACKNIGHT, R. It's time to flower: the genetic control of flowering time. In: *Bioessays.* 2004. Vol. 26. Iss. 4. pp. 363-373. ISSN: 1521 – 1878.
371. PRESSMAN, E., PEET, M., PHARR, D. The effect of heat stress on tomato pollen characteristics is associated with changes in carbohydrate concentration in the developing anthers. In: *Ann. Botany*. 2002. Vol. 90 (5). pp. 631-636. ISSN: 0305 – 7364.
372. PRICE, H. J., CHAMBERS, K.L., BACHMANN, K. In: *Genetics.* 1984. Vol. 107. № 3. Part. 2. pp. 85. ISSN: 1943 – 2631.
373. PFAHLER, P.L., LINSKENS, N.F. In vitro germination and pollen tube growth of maize (*Zea mays* L.) pollen. Storage, temperature and pollen source effects. In: *Planta*. 1973. No. 3. pp. 253-259. ISSN: 0032 – 0935.
374. PFAHLER, P.L., LINSKENS, H.F. Ultraviolet irradiation of maize (*Zea Mays* L.) pollen grains. In: *Theor. and appl. genetics*. 1976. Vol. 49. pp. 253-258. ISSN: 0040 – 5752.
375. PFAHLER, P.L. Comparative effectiveness of pollen genotype selection in Higher plants. In: *Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding*. N.Y. 1982. pp. 361-366. ISBN-10: 0444007385; ISBN 13: 978-0444007384.
376. PHILOUSE, J., MAISONNEUVE, B. Breeding tomatoes for their ability to set fruit a low temperatures. In: *Генотип и среда в селекции тепличных томатов*. Л.: 1978. pp. 83-85.
377. RABINOWITCH, H.D., RETING, N., KEDAR, N. The mechanism of preferential fertilization in tomatoes carrying the I-allele for *Fusarium* resistance. In: *Euphytica.* 1978. Vol. 27. pp. 160-173. ISSN: 1573 – 5060.
378. 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: *Scientia Horticulturae*. 2011. Vol. 128, Iss. 1. pp. 112-119. ISSN: 0304 – 4238.
379. RAJORA, O.P., ZSUFFA, L. Sporophytic and gametophytic gene expression in Populus deltoids Marsh., *P. nigra* L. and *P. maximowiczii* Henry. In: *Canadian Journal of Genetics and Cytology.* 1986. Vol. 28. pp. 476-482. DOI:10.1139/g86-071.
380. RAUBURN, A. L, BIRADAR, D. P., BULLOCK, D. et al. Nuclear DNA content in F_1, hybrids of Maize in: *Heredity.* 1993. Vol. 71, No. 3. pp. 294-300. ISSN: 0018 – 067X.
381. RAVIKUMAR, R.L., CHIKKODI, S.B. Association between sporophytic reaction to *Alternaria* helianthy and gametophytic tolerance to pathogen culture filtrate in sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: *Euphytica,* 1998. Vol. 103. pp. 173-180. ISSN: 1573 – 5060.
382. RAVICUMAR, R.L. Gametophytic selection for wilt resistance and its impact on the segregation of wilt resistance alleles in chickpea (*Cicer arietinum* L.) /Ed. R. Ravicumar, G.N. Chaitra, M. Choukimath Anilkumar, C.D. Soregaon. In: *Euphytica.* 2013. Vol. 189. Iss. 2. pp. 173-181. ISSN: 1573 – 5060.
383. REJEB, I.B., PASTOR, V., MAUCH-MANI, B. Plant responses to simultaneous biotic and abiotic stress: molecular mechanisms. In: *Plants.* 2014. No.3. pp. 458-475. DOI:10.3390/plants3040458.
384. REYES, R.D., SIMPSON, M.G. Preliminary investigation of pollen development of *Philydrum lanuginosum*. In: *Microsc. Res. and Techn*. 2007. Vol. 36. No. 4. pp. 350-352. ISSN: 1097 – 0029.
385. RICK, C.M. Differential zygotic lethality in a tomato species hybrid. In: *Genetics*. 1963. Vol. 48. No. 11. pp. 1497-1507. ISSN: 0022 – 1333.

386. RICK, C.M. Collection of germplasm and its application. In: *Genetics.* 1966. Vol. 53. No. 1. pp. 85-96. ISSN: 0022 – 1333.
387. RICK, C.M. Tomato mutants, freaks, anomalies, and breeders' resources. In: *Hort. Sci.* 1986. Vol. 21. Iss. 4. pp. 918-919. ISSN: 0862 – 867X.
388. RODZIEWICZ, P. Influence of abiotic stresses on plant proteome and metabolome changes / Ed. P. Rodziewicz, B. Swarcewicz, K. Chmielewska, A. Wojakowska, M. In: *Acta Physiologiae Plantarum.* 2014. V. 36. No. 1. pp. 1-19. eISSN: 1861 – 1664.
389. ROSS-IBARA, J., MORELL, P.L., GAUT, P. Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. In: *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA. 2007. Vol. 104. pp. 8641-8648. ISSN: 0027 – 8424.
390. SACHER, R.F., MULCAHY, D.L., STAPLES, R. Developmental selection during self-pollination of *Lycopersicon* x *Solanum* F_1 for salt tolerance of F_2. In: *Pollen: Biology and Impl. Plant Breed.* Pr. Symp., Lake Garda. 1983. pp. 329-334. ISBN: 978-1-4613-8622-3.
391. SALEM, M.A., KAKANI, V.G., KOTI, S., REDDY, K.R. Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperatures. In: *Crop Science*. 2007. No. 47. pp. 219-231. ISSN: 1435 – 0653.
392. SATO, S., PEET, M.M., THOMAS, J.F. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures. In: *Journal of Experimental Botany*. 2002. No. 53. pp. 1187-1195. ISSN: 0022 – 0957.
393. SARI-GORLA, M., FROVA, C., BINELLI, G., OTTAVIANO, E. The extent of Gametophytic-Sporophytic gene expression in maize. In: *Theor. Appl. Genetics.* 1986. Vol. 72. pp. 42-47. ISSN: 0040 – 5752.
394. SARI-GORLA, M., OTTAVIANO, E., FRASCAROLI, LANDI, P. Herbicide tolerance in corn by pollen selection. In: *Sex. Plant Report*. 1989. Vl. 2. pp. 65-66. ISSN: 1432 -2145.
395. SEARCY, K.B., MULCAHY, D.L. The parallel expression of metal tolerance in pollen and sporophytes of *Silene alba* (Mill.) *Krause* and *Mimulus guttatus* DC. In: *Theor. Appl. Genetics.* 1985. Vol. 69. pp. 597-602. ISSN: 0040 – 5752.
396. SEARCY, K.B., MULCAHY, D.L. Pollen selection and the gametophytic expression of metal tolerance in *Silene dioica* (Caryophyllaceae) and *Mimulus guttatus* Scrophuliaceae). In: *American Journal of Botany.* 1990. Vol. 72. pp. 1700-1706. ISSN: 0002 – 9122.
397. SEKI, M. Monitoring the expression pattern of 1300 Arabidopsis genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. /M. Seki, M. Nurasaka, H. Abe, M. Kasuga, K. Yamaguchi-Shinozaki, P. Carninci, Y. Hayashizaki, K. Shinozaki. In: *Plant Cell.* 2001. Vol. 13. pp. 61-72. ISSN: 1532 – 298X.
398. SEKHAR, L., PRAKASH, B.G., SALIMALH CHANNAYYA P.M. et al. Implications of heterosis and combining ability among productive Single cross hybrids in tomato. In: *Electronic Journal of Plant Breeding.* 2010. 1(4). pp. 706-711. ISSN: 0975 – 928X.
399. SINGH, S.K., KAKANI, V.G., BRAND, D., BALDWIN, B., REDDY, K.R. Assessment of cold and heat tolerance of winter-grown canola (*Brassica napus* L.) cultivars by pollen-based parameters. In: *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2008. No. 194. pp. 225-236. ISSN: 0931 – 2250.
400. SCHWARZ, D. Genetic control of alcohol dehydrogenase a competition model for regulation of gene action. In: *Genetics.* 1971. No. 67. pp. 411-425. ISSN: 0022 – 1333.
401. SHAW, D.D., WILKINSON, P., COATES, D.J. The chromosomal component of reproductive isolation in the Grasshopper *Caledia captiva*. II. The relatree viabilities of recombinant and non-recombinant chromosomes during embryogenesis. In: *Chromosoma.* 1982. Vol.86. pp. 533-549. ISSN: 0009 – 5915.
402. SHULL, G.H. The genotypes of maize In: *Amer. Naturalist*. 1911. V. 45, No. 2. pp. 232-252. ISSN: 0003 – 0147.

403. SNIDER, D.J., OOSTERHUIS, D.M, SKULMAN, B.W, KAWAKAMI, E.M. Heat stress-induced limitations to reproductive success. *Gossypium hirsutum.* In: *Physiologia Plantarum.* 2009. No. 137. pp. 125-138. ISSN: 1399 – 3054 (Online).
404. SORESSI, G.P. Utilia di alcuni caratteri mutant nella costituzione di cultivar e ibridi per la raccolta mecanica del pomodora. In: *Bologna: Edagricola*. 1969. pp. 76-81.
405. SORESSI, G.P. Pomodore monastelo e raceolta mecanica. In: *Terra e Vita.* 1984. V. 25, No. 35. pp. 50-51. ISSN: 0040 – 3776.
406. STROBEL, J., A. VAN BARNEVELD. When is PBL more effective? A meta-synthesis of meta-analyses comparing PBL to conventional classrooms. In: *Interdisciplinary Journal of Problem-based Learning.* 2009. Vol. 3, No. 1. Art. 4. ISSN: 1541 – 5015.
407. SUZUKI, N., MITTLER, R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. In: *Physiologia Plantarum*. 2006. No. 126. pp. 45-51. ISSN: 1399 – 3054 (Online).
408. STUBBE, H. Uber mono- and digen bedinghe Heterosis bei *Antirrhinum majus*. In: *L.Z. Ind. Abstanum und Vererbungsl.* 1953. Vol. 85. pp. 450-478.
409. STUBBE, H. Weitere evolutionsgenetisce Untersuchubgen in der Gattung Lycopersicon. In: *Biologisches Zenbralblett (Zbl)*. 1971. Vol. 90. Bd. 5. ss. 545-559. ISSN: 0006 – 3304.
410. TANKSLEY, S.D., ZAMIR, D., RICK, C.M. Evidence for extensive overlap of sporophytic and gametophytic and expression in *Lycopersicon esculentum*. In: *Science.* 1981. Vol. 231. pp. 453-455. ISSN: 0036 – 8075.
411. 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.
412. 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.
413. TAO, X. Digital gene expression analysis based on integrated de novo transcriptome assembly of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) / X. Tao., Y.H. Gu, H.Y. Wang, W. Zheng, X. Li, C.W. Zhao, Y.Z. Zhang. In: *PloS one*. 2012. Vol. 7. No 4. ISSN: 1932 – 6203. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036234
414. THAKUR, P., KUMAR, S., MALIC, J.A. et al. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. In: *Environmental and Experimental Botany.* 2010. No. 67. pp. 429-443. ISSN: 988472.
415. TARDEU, F., CABRERA-BOSQUET, L., PRIDMORE, T., BENNETT, M. Plant Phenomics, from sensors to knowledge. In: *Current Biology* 2017. No. 27. pp. 770-783. ISSN: 0960 – 9822.
416. TESTER, M., LANGRIDGE, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. In: *Science.* 2010. No. 327. pp. 818-822. ISSN: 0036 – 8075.
417. TOMES, M.L., QUACKENBUCH, F.W., KARGL, T.E. Synthesis of *β*-carotene in the tomato fruit. In: *Bot. Caz.* 1958. No. 119. pp. 250-253. ISSN: 1996 – 1473.
418. TSATSENKO, L.V., NAZAROV, A.V., LEDENEVA, A.R. Pollen analysis in wheat breeding. In: *Scientific Journal of KubSAU.* 2021; 165(01). ISSN: 1990 – 4665.
419. VAN ESBROECK, G.A., BOWMAN, D.T., MAY, O.L. et al. Genetic similarity indices for ancestral cotton cultivars and their impact on genetic diversity estimates of modern cultivars. In: *Crop Science.* 1999. No. 39. pp. 323-328. ISSN: 1435 – 0653 (Online)
420. VERZHUK, V., SAFINA, G., TIKHONOVA, N. et al. Viability of fruit crop scions and apple pollen stored at low and ultralow temperatures (Cryoconservation). In: *Agriculture.* Scientific articles. 2002. Vol. 78. No. 2. pp. 283-288. ISSN: 2077 – 0472.
421. VIDAVSKY, F., CZOSNEK, H., GAZIT, S., LEVY, D., LAPIDOT, M. Pyramiding to genes conferring resistance of tomato yellow leaf curl virus from different wild tomato species. In: *Plant Breed*. 2008. Vol. 127. No. 6. pp. 625-631. ISSN: 0730 – 2207.
422. VILLAREAD, R.L., LAI, S.H., WONG, S.H. Screening for heat tolerance in the genus *Lycopersicon.* In: *Hort. Sci.* 1998. Vol. 13. No. 4. pp. 479-481. ISSN: 0018 – 5345.

423. 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.
424. WANG, W.X., VINOCUR, B., ALTMAN, A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. In: *Planta.* 2003. Vol. 218. pp. 1-14. ISSN: 0032 – 0935.
425. WANG, Y., ZHANG, W.Z., SONG, L., ZOU, J.J. et al. Transcriptome analyses show changes in gene expression to accompany pollen germination and tube growth in Arabidopsis. In: *Plant Physiology*. 2008. Vol. 148. pp. 1201-1211. ISSN: 0032 – 0889.
426. WAHID, A., GELANI, S., ASHRAF, M. et al. Heat tolerance in plants: an overview. In: *Environmental and Experimental Botany.* 2007. No. 61. pp. 199-223. ISSN: 988472.
427. WARD, K.M. Temperature and fruit set in the tomato. In: *Queensl. agric. J.* 1956. Vol. 82. pp. 641-644. ISSN: 0157 – 7786.
428. WESTGATE, M.E., BOYER, J.S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. In: *Crop Science.* 1986. Vol. 26. pp. 951-956. ISSN: 0011 – 183X.
429. XIAO JUN, ZHANG LI-JUN, REN ZHI-YING, CHEN XUN, ZHAO YING. Создание новой солеустойчивой линии томата с использованием пыльцевых трубок. Shehyang nongye daxue xuebao. In: *J. Shehyang Agr. Univ.* 2008. Vol. 39. No. 3. pp. 362-364. ISSN 1008 – 9209.
430. YANG, W., FENG, H., ZHANG, X., ZHANG, J. et al. Crop phenomics and high-throughput phenotyping: past decades, current challenges and future perspectives. In: *Molecular Plant.* 2020. No. 13. pp. 187-214. ISSN: 1674 – 2052.
431. YEUN-KYUNG CHANG, LESLIE, A. BLISCHAK, RICHARD E. et al. Effect of temperature on gametophytic selection in a *Phalaenopsis* F_1 population In: *Euphytica.* 2010. Vol. 171. Iss. 2. pp. 251-261. ISSN: 1573 – 5060.
432. YOUNG, L.W., WILEN, R.W., BONHAM-SMITH, P.C. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and mega-gametophyte fertility, induces fruit abortion and disrupts seed production. In: J. *Experimental Botanic.* 2004. No. 55 (396). pp. 485-495. ISSN: 0022 – 0957.
433. ZAMIR, D., TANKSLEY, S.D. Haploid selection for low temperature tolerance of tomato pollen. In: *J. Genetics.* 1982. No. 1. pp. 129-137. ISSN: 0022 – 1333.
434. ZAMIR, D., VALLIGOS, E. Temperature effects on haploid selection of tomato microspores and pollen grains. In: *Pollen: Biology and Implication for Plant Breeding*. N.Y., 1983. pp. 335-342. ISBN 10: 9780444007385. ISBN 13: 9780444007384.
435. ZAMIR, D., GADISH, I. Pollen selection for low temperature adaptation in tomato. In: *Theoretical and Applied Genetics.* 1987. Vol. 74. No. 5. pp. 545-548. ISSN: 0040–5752.
436. ZHIVET´EV, M.A, Change of fatty-acid composition in plants during adaptation to hypothermia / M.A. Zhivet´ev, I.A. Graskova, L.V. Dudareva, A.V. Stolbicova, V. K. Voinikov. In: *JSPB.* 2010. Vol. 6. No. 4. pp. 51-65. ISSN: 1997 – 0838.
437. ZHUANG, J. Transcriptomic, proteomic, metabolomics and functional genomic approaches for the study of abiotic stress in vegetable crops / J. Zhuang, J. Zhang, X.L. Hou, F. Wang, A.S. Xiong. In: *Critical Reviews in Plant Science*. 2014. No. 2-3. pp. 225-237. ISSN: 0735 – 2689.

Приложение 1.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

Д.О.М. – деления окуляр-микрометра; **ДНК** – дезоксирибонуклеиновая кислота;

G – генеративная клетка; **V** – вегетативная клетка; **ФМС** – функциональная мужская стерильность

Символ гена	Название	Символ гена	Название	Символ гена	Название
a	*anthocyaninless*	***f***	*fascinated fruit*	***op***	*opaca*
aa	*anthocyanin absent*	***fla***	*flavescens*	***o***	*ovate*
Abg	*Aubergine*	***ful***	*fulgens*	***oc***	*ocrhroleuca*
ag	*anthocyanin gainer*	***Ge***	*Gamete liminator*	***og***	*old gold*
al	*anthocyanin loser*	***gf***	*green flesh*	***obl***	*oblate fruit*
al^{pu-2}	*anthocyanin loser pulvinata-2*	***gf***	*gametofitic factor*	***ps***	*positional sterile*
alc	*alcobaca*	***gil***	*gilva*	***p***	*peach*
afl	*albifolium*	***glf***	*globular flower*	***per***	*perviridis*
apn	*albo-punctata*	***gs***	*green stripe*	***paf***	*pauciflora*
at	*apricot*	***ga***	*galbina*	***psu***	*paucisurcata*
Au	*aurea*	***gq***	*grotesque*	***r***	*yellow flesh*
aut	*aureata*	***h***	*hairs absent*	***ra***	*rava*
aw	*withour anthocyanin*	***hp***	*high pigment-1*	***res***	*restricta*
B^c	*Beta-carotene*	***hl***	*hairless*	***rin***	*ripening inhibitor*
bip	*bipinata*	***icn***	*incana*	***ru***	*ruptilis*
bk	*beaked*	***ig***	*ignata*	***rvt***	*red vascular tissue*
bc	*bicolor*	imp^{dia}	*impedia*	***rv***	*reticulate virescent*
bl	*blind*	***inc***	*incurta*	***scf***	*scurfi*
bls	*baby lea syndrom*	***inta***	*integrifolia*	***sp***	*self-pruning*
br	*brachytic*	***Ip***	*Intense pigment*	***sf***	*solanifolia*
bu	*bushy*	***j***	*joinless*	***sy***	*sunny*
bul	*bullata*	***l***	*lutescent*	$ste^{/+}$	*sterilis*
c	*potato leaf*	***lg***	*light green*	***spl***	*splendens*
ch	*chartreuse*	***lyr***	*lyrate*	***st***	*sterile*
cg	*congesta*	***ls***	*lateral suppresser*	***sh***	*sherry*
cla	*clara*	***lut***	*lutea*	***t***	*tangerine*
clau	*clausa*	***ltf***	*latifolia*	t^{tv}	*tangerine verescent*
coa	*corrotundata*	***ms-2***	*mottled-2*	***ta***	*tarda*
cpt	*compact*	***mc***	*macrocalyx*	***tab***	*tabescent*
crt	*cottony-root*	***Me***	*Mouse ears*	***tc***	*turbinate corolla*
Cu	*Curl*	***Mi***	*Meloidogene resistenance*	***Tm*** ***Tm-2***	*Tobacco mosaic virus resistance - 2*
d	*dwarf*	***ms***	*male sterile*	***tf***	*trifoliate*
dd	*double dwarf*	***ms-2***	*male sterile - 2*	***Tor***	*Tortilis*
di	*divergens*	***mua***	*multifurcata*	***tp***	*Tripinnate leaf*
de	*declinata*	***mult***	*multiflora*	***u***	*uniform ripening*
Del	*Delta*	***mup***	*multiplicata*	***um***	*umbrosa*
div	*divaricata*	***mux***	*multiplex*	***v-2***	*virescent-2*
dl	*dialytic*	***marm***	*marmorata*	***v-3***	*virescent-3*
dmt	*diminutiva*	***nv***	*netted virescent*	***var***	*variabilis*
e	*entire*	***not***	*notabilis*	***Va-2***	*Varia-2*
el	*elongated*	***nc***	*narrow cotyledons*	***Ve***	*Verticillium resistant*
ep	*easy peeling*	***nor***	*non ripening*	***ven***	*venosa*
$Xa\text{-}2^{+}$	*Xanthophyllic-3*	***Wv***	*white virescent*	***vi***	*villous*
$Xan^{/+}$	*Xantha*	***Wv-3***	*white virescent-3*	***vir***	*virida*
y	*colored fruit epiderms*	Wo^{m}	*Wooly*	***vit***	*vitiosa*
yg-2	*yellow green-2*	***wt***	*wilty*	***vo***	*nvrescent orange*
yg-4	*yellow-green-4*	*wd*	*Ilty dwarf*	$w\text{-}5^{+}$	*wiry-5*

Приложение 1.

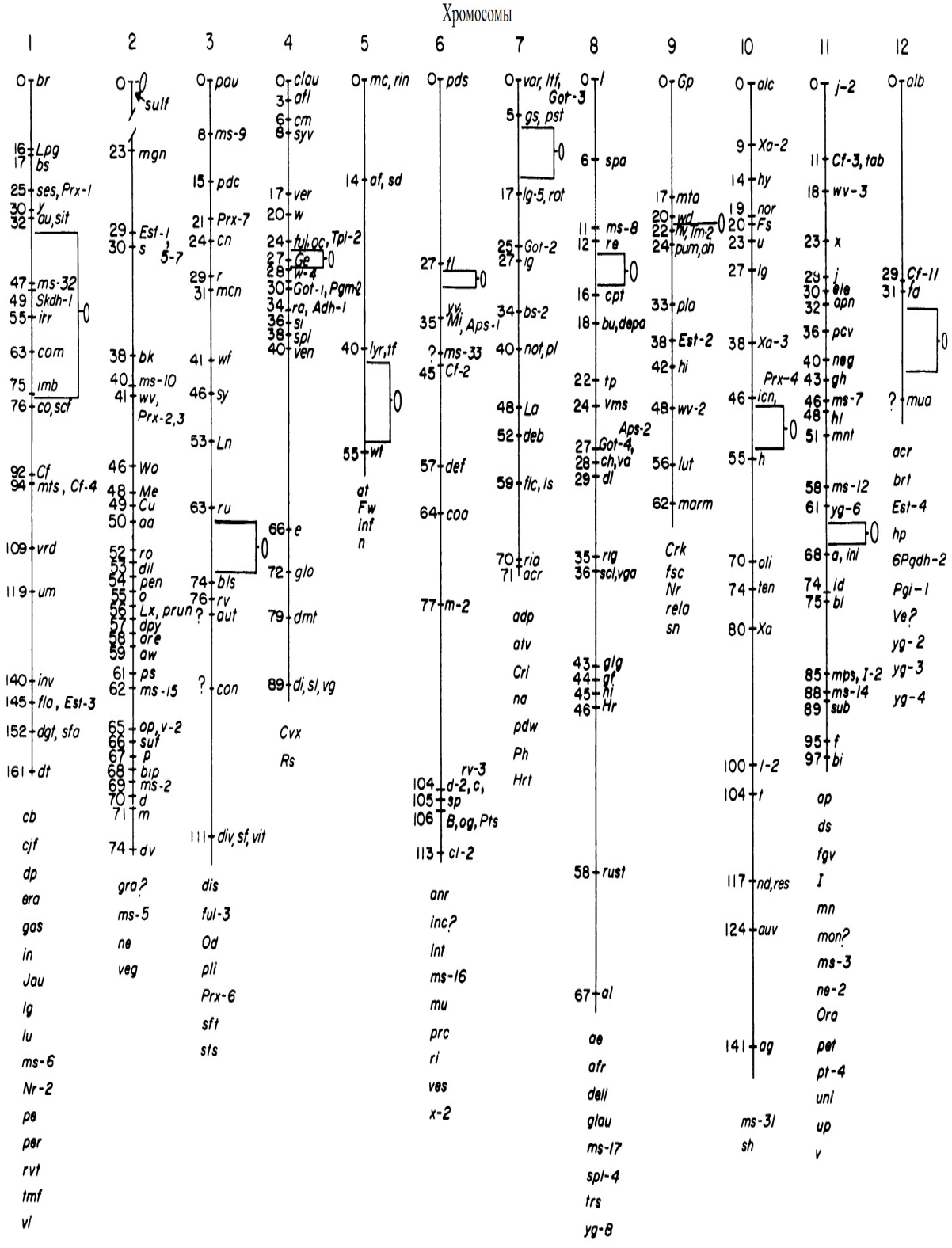


Рис. 1.1 (прилож. 1) Генетическая карта хромосом томата (Tanksley, Mutschler, 1989)

Примечание. Пересмотренная карта сцепления томата. Расположение центромер обозначно символами O'. Гены, отнесенные к хромосомам, но не расположенные по тестам множественных точек, перечислены под каждой хромосомой.

Приложение 2. Табл. 2.1. Результаты дисперсионного анализа в пятифакторном комплексе

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F	Вклад источника изменчивости
Год	3879,91	2	1939,96	102,98*	2,37
Генотип	11306,0	5	2261,20	120,04*	2,75
Время	147,84	1	147,84	7,85*	0,18
Признаки	69086,92	1	69086,92	667,52*	84,2
Температура	11574,31	3	3858,09	204,81*	4,70
Год х Генотип	10900,50	10	1090,05	57,87*	1,32
Год х Время	77,35	2	38,65	2,05*	0,04
Год х Признак	4030,84	2	2015,42	106,99	2,45
Год х Температура	1472,42	6	245,40	13,01*	0,29
Генотип х Время	327,63	5	65,52	3,48	0,07*
Генотип х Признак	2820,44	5	564,08	29,95*	0,68
Генотип х Температура	1226,66	15	81,77	4,34*	0,07
Время х Признак	13,75	1	13,75	0,73*	0,01
Время х Температура	195,62	3	65,20	3,46*	0,07
Признак х Температура	1478,97	3	492,99	26,17	0,60
Остаток	15051,2	799	18,84	-	-
Сумма	133590,0	863	81985,72	-	-

Примечание: * – различия достоверны при $P \leq 0,001$

Обобщенная реакция каждого из изученных генотипов томата к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы (жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок, устойчивость пыльцы по прорастанию, устойчивость по длине пыльцевых трубок) с использованием анализа влияния температурных режимов разной степени жесткости: 25˚С; 38˚С; 45˚С и 48˚С и разных временных экспозиций воздействия на пыльцу – 3, 5 и 7 часов, при выращивании растений в три разных по климатическим условиям года – 2006, 2007 и 2008.

Приложение 3. Особенности проявления морфобиологических и хозяйственно-ценных признаков у мутантных форм томата

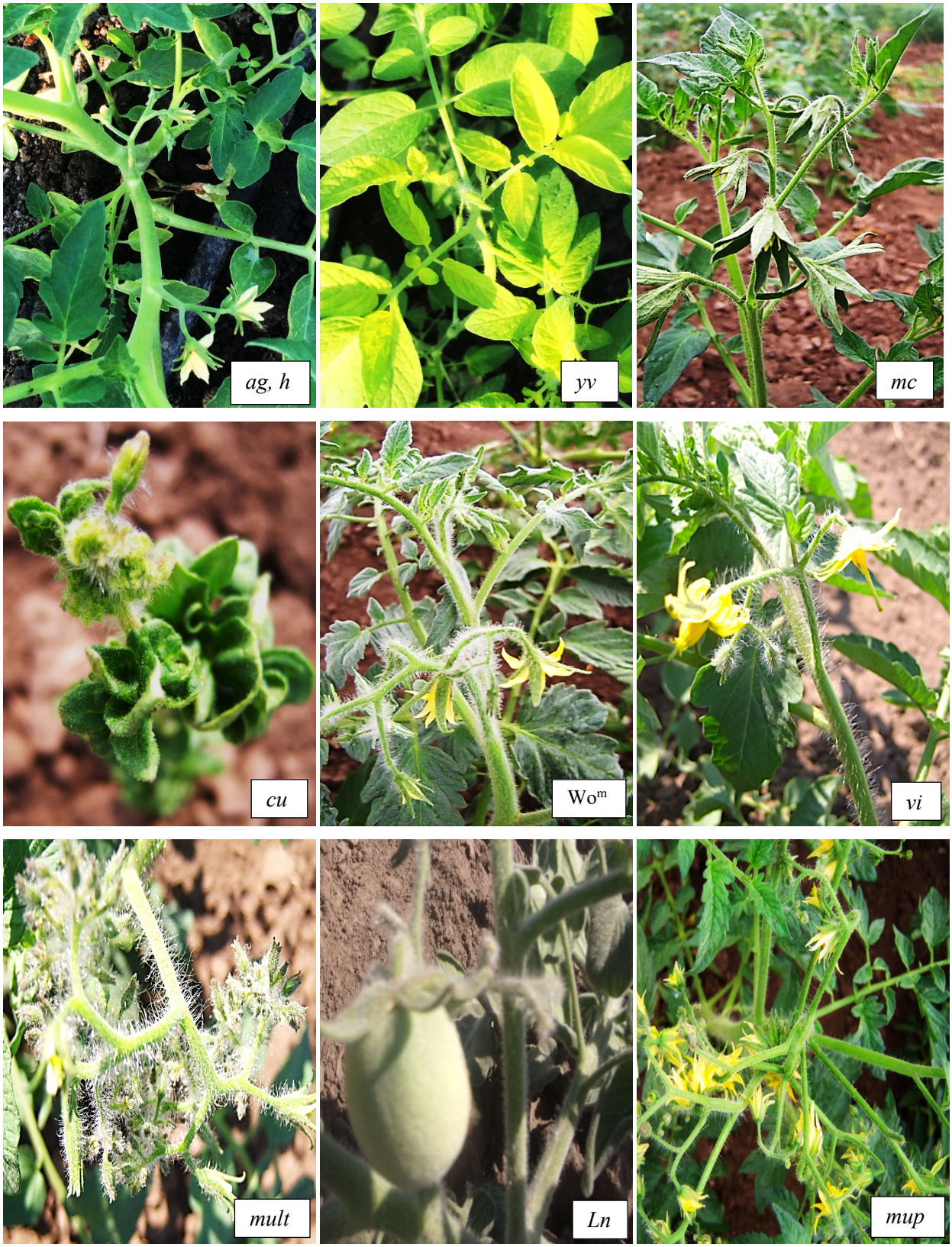


Рисунок 3.1. (приложение 3). Некоторые разнородности мутантных форм томата по характеру проявления и степени опушенности стебля, листьев и соцветий растений

Рис. 3. 2 (приложение 3) Разновидность мутантных образцов томата по форме и структуре поверхности плода и мутантные гены, контролирующие характер их проявления – *ep, o, el, crl, f, y, bk, lc, O^{l}, n, n-2, ck, anr, ptb*

Рис. 3.3 (приложение 3) Разнородность мутантных форм томата по признакам: количество, форма, окраска, структура семенных камер, модификации созревания и наличия семян в них, контролируемых генами – *an, ds, Ge, at, B^{og}, Lc, Ip, Del, Abg, at, gf, Gr, hp-1, lo, loc, Nr, r, t, fi, ptb*

Приложение 3. Таблица 3.1. Продолжительность вегетационного и межфазных периодов у мутантных форм томата

Мутант-ная форма	Символы маркерных генов	Тип роста растения	Всходы цветение (дни)	Цветение созревание (дни)	Продолжитель-ность вегетации, (дни)
Mo 24*	*wv*	*sp*$^{+}$	68	31	99
Mo 36*	*Va-2*	*ssp*	68	19	87
Mo 56*	*au*	*sp*$^{+}$	72	36	108
Mo 61*	*ps; c; a*	*sp*	57	52	109
Mo 63*	*Me*	*ssp*	65	48	113
Mo 74*	*div*	*sp*$^{+}$	65	37	102
Mo 113*	*gf*	*ssp*	62	53	115
Mo 122*	*res*	*sp*$^{+}$	61	50	111
Mo 120*	*t*	*sp*$^{+}$	58	48	116
Mo 136*	*alb*	*sp*$^{\pm}$	57	48	115
Mo 147*	*Mi*	*sp*$^{\pm}$	67	63	130
Mo 158*	*mc; sp*	*sp*	70	44	114
Mo 162*	*u*	*sp*$^{+}$	56	49	105
Mo 163	*Ve*	*sp*$^{+}$	57	53	110
Mo 166*	*Tm*	*sp*$^{+}$	55	51	106
Mo 248*	*br; y*	*ssp*	49	51	100
Mo 305*	*aw; wn*	*d, wn*	47	50	97
Mo 308*	*c; l; d; a*	*d*	70	62	132
Mo 311*	*op*	*sp*$^{+}$	63	37	100
Mo 316*	*gs*	*sp*$^{+}$	60	43	103
Mo 324*	*Ver*	*sp*$^{+}$	53	44	97
Mo 328*	*c; a; lut*	*sp*$^{+}$	60	53	113
Mo 331*	*br; ch*	*br, dd*	43	40	83
Mo 334*	*scf; t*^{D}	*sp*$^{+}$	56	71	127
Mo 341*	*Wo*^{m}	*sp*$^{\pm}$	68	45	113
Mo 343*	*aw; o*	*sp*	43	60	93
Mo 350*	*vit*	*sp*	48	61	109
Mo 372*	*ven*	*dd*	57	51	108
Mo 377*	*oc*	*sp*$^{+}$	62	36	98
Mo 378*	*c; l; dd; aa*	*dd*	68	60	128
Mo 385	*br; wt*	*br*	46	55	101
Mo 392*	*coa*	*dd*	41	44	85
Mo 395*	*rv; og*	*sp*	53	51	104
Mo 396*	*var*	*sp*	67	46	113
Mo 406*	*gq; de; wd*	*ssp*	53	53	106
Mo 409*	*nv*	*sp*	59	45	104
Mo 432*	*Ge*	*sp*$^{\pm}$	61	41	102
Mo 442*	*dv/*$^{+}$	*sp*	58	51	109
Mo 443*	*ls*	*ssp*	68	51	119
Mo 446*	*o*	*sp*$^{\pm}$	64	44	108
Mo 451*	*sp; hp; u; og*^{c}	*sp*	54	58	112
Mo 460**	*gs*	*sp*$^{+}$	64	53	117
Mo 463*	*Tm*$^{-2a}$	*sp*$^{+}$	60	51	111
Mo 466*	*j*	*sp*	72	49	121
Mo 489*	*Tm - 2*	*sp*$^{+}$	56	44	100
Mo 500	*Wo*^{m}*; d; aw; o; r; mn-*	*d*	69	49	116

	2; c				
Mo 504	*aw; Wo, bk; d; o; p; s*	*d*	72	47	119
Mo 509	*tf*	*sp*$^{+}$	60	56	116
Mo 518*	*wd*	*ssp*	58	51	109
Mo 519*	*r; c; wd*	*ssp*	45	50	95
Mo 529*	*Tor*	*d*	53	46	99
Mo 533*	*bc/*$^{+}$	*sp*	53	58	111
Mo 534*	*bul*	*sp*	65	38	104
Mo 544*	*ds/*$^{+}$	*sp*$^{\pm}$	53	45	98
Mo 547*	*gil*	*sp*$^{+}$	55	40	95
Mo 556*	*tp*	*sp*	59	49	108
Mo 558*	*V-3*	*sp*	42	47	89
Mo 561*	*Xa – 2*$^{+}$	*ssp*	45	46	91
Mo 562*	*Xan /*$^{+}$	*ssp*	44	48	92
Mo 564*	*Xan – 3/*$^{+}$	*sp*	51	61	112
Mo 565*	*Xan - 4*	*ssp*	44	47	91
Mo 576*	*W 5/*$^{+}$	*sp*	56	43	99
Mo 577	*rin*	*sp*$^{\pm}$	58	57	115
Mo 584*	*inc; al*	*sp*	57	49	106
Mo 585*	*int, al*	*sp*$^{+}$	65	37	102
Mo 588*	*aa*	*sp*$^{+}$	78	56	134
Mo 589*	*apn*	*sp*	44	46	90
Mo 593*	*dd/*$^{+}$	*dd*	67	45	112
Mo 598*	*ltf*	*sp*	67	44	111
Mo 600	*ut; gs; gt*	*sp*	53	43	96
Mo 603*	*nv - 3*	*sp*	56	53	109
Mo 606*	*Cu*	*d*	60	63	123
Mo 620*	*lyr/*$^{+}$	*sp*$^{\pm}$	67	35	102
Mo 632*	*ag; h; t; l; u; pe; lg*	*d*	65	44	109
Mo 634*	*per; fla, c; r; l; alb*	*sp*	73	64	137
Mo 637*	*V-2; sp; u*	*sp*	56	51	107
Mo 638*	*v-2; clau; c; a; u; y; gs; gf; r*	*ssp*	62	56	118
Mo 640*	*Int; yg-2*	*sp*	56	39	95
Mo 649	*Xa - 1*	*sp*	51	53	104
Mo 651*	*Xa-3; al*	*d*	64	32	96
Mo 663	*rvt; vo; d; gf; sp*	*d*	67	49	116
Mo 670*	*ltf; ig*	*ssp*	31	57	88
Mo 722*	*mup*	*sp*$^{+}$	72	43	115
Mo 723*	*mux*	*sp*$^{\pm}$	67	37	104
Mo 724*	*paf*	*sp*$^{+}$	68	19	87
Mo 732*	*psu*	*ssp*	48	37	85
Mo 738*	*ste/*$^{+}$	*sp*$^{+}$	54	43	97
Mo 755*	*aa; wv; d*	*d*	71	61	132
Mo 756	*ru; st; sy*	*d*	71	47	118
Mo 759*	*bls; aut*	*sp*$^{+}$	65	44	109
Mo 762*	*ful; e; ra*	*sp*	47	67	114
Mo 776*	*var; not*	*ssp*	60	51	111
Mo 779*	*ms-31; l; bu; dl; al*	*ssp*	50	48	98
Mo 781*	*wd; marm*	*d*	75	45	116
Mo 787*	*ms-2; a; hl*	*sp*$^{+}$	57	49	116
Mo 791*	*alb; mua*	*sp*	81	43	124
Mo 794*	*afl*	*sp*	61	52	113
Mo 805*	*cg*	*d*	72	30	102

Mo 822*	*glb; spl*	*d*			
Mo 851*	*clau; d; nc; ag*	*d*	65	66	131
Mo 833*	*imp^{dia}*	*d*	70	44	114
Mo 835*	*Ln*	*sp*	78	80	158
Mo 838*	*mult*	*d*	71	41	112
Mo 900*	*pu-2*	*sp*	68	21	89
Mo 917*	*ta*	*d*	57	66	123
Mo 918*	*tc*	*ssp*	59	58	117
Mo 922*	*vir; uf*	*ssp*	53	51	104
Mo 924*	*lg; vi; y*	*d*	70	77	147
Mo 952	*bls, st*	*sp*$^{+}$	64	44	108
La 1159	*ep, obl*	*sp*$^{\pm}$	71	50	121
La 1563	*Ip*	*sp*	38	75	113
La 2529	*alc*	*sp*$^{\pm}$	41	69	110
La 2644	*sh*	*sp*$^{+}$	66	26	92
La 2802	*crl*	*sp*	60	52	112
La 2921	*Del*	*sp*$^{\pm}$	65	37	102
La 2999	*gf*	*sp*	42	71	113
La 3013	*nor*	*sp*$^{+}$	71	35	106
La 3179	*B^{c}*	*sp*$^{\pm}$	71	38	109
La 3535	*at*	*sp*$^{+}$	67	34	101
La 3539	*ug*	*sp*$^{+}$	60	38	98
La 3608	*Abg*	*sp*	58	48	106
La 3616	*ep*	*sp*$^{+}$	56	42	98
La 3738	*el*	*sp*	65	45	110
La 3770	*nor*	*sp*$^{+}$	71	50	121

Приложение 3. Таблица 3.2. Характеристика мутантных форм томата по признакам плода

Мутантная форма	Символы маркерных генов	Цвет плода	Масса плода, гр (min-max)	Форма плода	Толщина перикарпия, мм	Число семенных камер, шт
Mo 24	*wv*	красный	30-45	плоско-округл.	02 - 02	2 – 3
Mo 36	*Va-2*	красный	15-19	округлая	01 - 03	2
Mo 56	*au*	красный	25-40	округлая	02 - 03	2
Mo 61	*ps; c; a*	инт.красный	30-50	округлая	01-02	2
Mo 63	*Me*	красный	44-182	плоско-округл.	01 - 05	2 – 5
Mo 74	*div*	красный	25-88	сильно округл.	03 - 05	2
Mo 113	*gf*	черный	60-80	округлая	02 - 03	5 – 7
Mo 120	*t*	оранжевый	50-80	округлая	02 - 03	2
Mo 122	*res*	красный	20-100	округлая	04 - 05	2
Mo 136	*alb*	красный	30-70	округ-овальн.	03-05	6 – 9
Mo 147	*Mi*	красный	46-62	округлая	04 - 06	2
Mo 158	*ms; sp*	красный	40-80	округлая	02 - 03	3 – 4
Mo 162	*u*	морк.красн.	70-100	округлая	02-04	3 – 4
Mo 163	*Ve*	инт.красный	90-120	плоская	04-06	3 – 7
Mo 166	*Tm*	инт.красный	15-30	округлая	01-02	2
Mo 248	*br;y*	инт.красный	10-15	округло-овалн	01	2
Mo 305	*d;aw;wn*	красный	40-70	округлая	01 - 03	3 – 5
Mo 308	*c; l; d; a*	морк.красн.	20-35	округлая	02 - 03	2
Mo 311	*Op*	красный	23-68	сплюснутая	03 - 05	2 – 3
Mo 316	*gs*	зол.полосы/кр	50-90	плоско-округл.	03 - 04	3 – 4
Mo 324	*Ver*	красная	60-90	округлая	03 - 04	3 – 4
Mo 328	*c; a; lut*	желтые	55-75	округлая	02 - 03	2 – 3
Mo 331	*br; ch*	красная	12-20	округлая	01 - 02	3 – 4
Mo 334	*scf;* t^D	инт.роз\пол	20-120	гофрирован.	03 - 04	4 – 6
Mo 341	Wo^m	красный	30-170	сплюснутая	04 - 05	4 – 6
Mo 343	*aw; o*	инт.красная	40-75	грушевидная	02 - 04	3 – 4
Mo 350	*vit*	инт.красная	30-70	округлая	02-03	3 – 5
Mo 372	*ven*	красный	20-30	округлая	01-02	2 – 3
Mo 377	*oc*	красный	22-65	сплюснутая	03 - 05	2 – 3
Mo 378	*c;l; dd; aa*	красная	25-40	округлая	02 - 03	2
Mo 385	*br; wt*	инт.красный	60-105	плоско-округл.	03 - 04	4 – 9
Mo 392	*coa*	красный	40-75	округлая	01 - 03	2 – 3
Mo 395	*rv; og*	инт.красный	60-90	плоско-округл.	03 - 04	5 – 5
Mo 396	*var*	морк.красн.	70-100	округлая	02 - 05	3 – 4
Mo 406	*gq; de; wd*	инт.красный	40-60	удл. с носиком.	03 - 04	2 – 3
Mo 409	*nv*	красный	28-110	сильно округ.	03 - 05	2 - 4
Mo 432	*Ge*	красный	25-75	округлая	03 - 05	2 – 5
Mo 442	$dv/^+$	инт.красный	30-40	округлая	02 - 03	2
Mo 443	*ls*	красный	29-60	округлая	03 - 05	2
Mo 446	*o*	желтый	08-32	грушевидная	02 - 05	2
Mo 460	*gs*	розов.тигра	60-90	округлая	03 - 05	2 – 3
Mo 463	Tm^{-2a}	розовый	60-120	округло-овалн.	03 - 04	6 – 9
Mo 466	*j*	красный	22-30	элипсоидная	02 - 03	2
Mo 489	*Tm - 2*	розовый	80-100	округлая	02 - 04	4 – 6
Mo 500	Wo^m*;d;aw;o;r;*	оранжевая	20-40	сливовидная	02 - 03	2

	mn-2;c					
Mo 504	*aw;bk;d o; p; s; wo*	красн-оранж	20-35	удлиненная	01 02	2
Mo 509	*tf*	морк.красн.	50-80	плоско-округл.	02 - 04	3 – 5
Mo 518	*wd*	красный	20-40	плоско-округл.	02 - 03	2 – 3
Mo 519	*r; c; wd*	красный	45-70	округлая	02 - 02	4 – 5
Mo 529	*Tor*	красный	25-40	округлая	01 - 03	2
Mo 533	*bc/*$^{+}$	инт.красный	60-90	округло-овалн.	02 - 05	5 – 7
Mo 534	*bul*	красный	18-70	округлая	02 - 04	2 – 5
Mo 544	*ds/*$^{+}$	красный	32-155	сплюснутая	03 - 05	3 – 5
Mo 547	*gil*	красный	30-75	округлая	03 - 05	2 – 3
Mo 555	*tab*	красный	40-60	округлая	02 - 03	3 – 5
Mo 556	*tp*	инт.красные	60 - 90	округлая	02 - 03	3 – 5
Mo 558	*V-3*	красный	70-100	сердцевидный	01-02	3 – 5
Mo 561	*Xa – 2*$^{+}$	инт.красный	25-50	округлая	02 - 03	2 – 3
Mo 562	*Xan /*$^{+}$	красный	30-45	округлая	02 - 03	2
Mo 564	*Xan – 3/*$^{+}$	зелен-полос.	30-55	плоско-округл.	01 - 02	3 – 6
Mo 565	*Xan - 4*	морк-красн.	20-70	округлая	01 - 02	2 – 3
Mo 576	*W 5/*$^{+}$	инт.красный	35-80	округлая	02 - 03	2 – 4
Mo 584	*inc; al*	красный	25-45	округлая	02	2
Mo 585	*int, al*	красный	30-100	сплюснутая	02 - 04	2 – 3
Mo 588	*aa*	красный	90-130	плоск-ребрист.	02 - 04	3 – 5
Mo 589	*apn*	красный	40-60	округлая	02 - 04	2 – 3
Mo 593	*dd/*$^{+}$	красный	85-280	сильно округл.	02 - 06	5 – 8
Mo 598	*etf*	красный	48-250	сплюснутая	02 - 04	6 – 12
Mo 600	*ut; gs; gt*	красный	20-40	сливовидный	02 - 04	2- 4
Mo 603	*nv - 3*	красный	15-30	округлая	01 - 02	2
Mo 606	*Cu*	оранж-красн	60-90	округл-опушен	02 - 03	4 - 7
Mo 620	*lur/*$^{+}$	розовый	05-25	округлая	01 - 04	2
Mo 632	*ag;h;t;l;u;pl;*	белый	35-67	округлая	03 - 05	2 – 4
Mo 634	*per;c;r; l; alb*	грязно-желт	10-25	округлая	01 - 02	2 – 3
Mo 637	*V-2; sp; u*	красный	40-115	округлая	02 - 03	4 – 6
Mo 638	*v-2;c;a;u;y;t; gs; gt; r; mc*	розовый с оранж. пол.	25-40	округлая	01 - 02	5 – 7
Mo 640	*Int; yg-6*	красный	01-03	округлая	01 - 02	2
Mo 649	*Xa - 1*	инт.красный	40-70	округлая	01 - 02	2 – 3
Mo 651	*Xa-3; al*	красный	20-80	округлая	03 - 04	3 – 4
Mo 663	*rvt;vo;d;gf;sp*	красный	06-39	элипсоидная	01 - 05	2 - 3
Mo 670	*elt; ig*	корич/черн	35-50	округлая	01 - 03	3 – 4
Mo 722	*mup*	красный	60-110	плоская	02 - 03	7 – 9
Mo 723	*mux*	красный	31-110	сплюснутая	03 - 05	2
Mo 724	*pat*	красный	13-30	округлая	01	2 - 3
Mo 732	*psu*	красный	05-1,0	округлая	0,05	2
Mo 738	*ste/*$^{+}$	красный	45-70	плоско-окрулг.	02 - 04	3
Mo 755	*aa; wv; d*	красный	5 -10	приплюсн-ребр	01	2
Mo 756	*ru; st; sy*	красный	01 -2,7	округлая	01	2
Mo 759	*bls; aut*	красный	23-70	сильно окр.	03 - 04	2 – 3
Mo 762	*ful; e; ra*	красный	20-27	округл-овал.	01 - 02	2
Mo 776	*Var; not*	инт.красный	30-60	плоско-округл.	02 - 03	3 – 5
Mo 779	*ms-31;l;bu; de;al*	красный	25-60	плоско-округл	02 - 03	2- 4
Mo 781	*wd; marm*	красный	15-30	элипсоидная	01 - 02	2
Mo 787	*ms-2; a; hl*	красный	40-70	округ-овал	02-03	2 – 3
Mo 791	*alb; mua*	красный	35-85	сплюснутая	01 - 02	2 – 3

Mo 794	*afl*	красный	90-183	сплюснутая	05 - 06	3 – 5
Mo 805	*cg*	красный	22-35	сильно окр.	05 - 06	2
Mo 822	*gef; spe*	инт.красный	10-30	округлая	01 - 02	2
Mo 831	*clau;d;nc; ag*	красный	10-28	плоские	01	2
Mo 833	imp^{dia}	красный	18-25	округлая	0 - 2	2 – 4
Mo 835	*Zn*	зел-опушон	40-182	округлая	03 - 05	5 – 10
Mo 838	*mult*	красный	34-70	сплюснутая	02 - 03	4 – 6
Mo 900	*pu-2*	крас/оранж.пол	18-46	округлая	03 - 04	2 – 3
Mo 917	*ta*	красный	30-50	округлая	01- 02	3 – 5
Mo 918	*tc*	инт.красный	65-95	удлиненная	02 - 03	3 – 5
Mo 922	*vir; uf*	инт.красный	40-60	округлая	02 - 03	3 – 4
Mo 924	*lg; vi; y*	красный	16-46	спл – удлин.	03 - 05	2
Mo 952	*bls, st*	красный	19-110	сплюснутая	03 - 05	2 – 3
La 1159	*ep, obl*	красный	45-60	округлая	02 - 03	2
La 1563	*Ip*	красный	80-125	сплюснутая	02 - 05	5
La 2529	*alc*	желто-зелен	33-105	округлая	04 - 07	2 – 4
La 2644	*sh*	желтая	02-10	округлая	01	2
La 2802	*crl*	желтая	10-20	округлая	01 - 02	
La 2921	*Del*	красный	20-56	округлая	02 - 04	2
La 2999	*gf*	темнокрасн.	45-160	сплюснутая	02-07	3 – 6
La 3013	*nor*	зеленый	95-149	сплюснутая	06-10	3 – 5
La 3179	B^c	красный	30-50	округлая	02	2
La 3535	*at*	оранжевый	15-65	округлая	02 - 06	2
La 3539	*ug*	бордовый	20-35	округлая	02 - 03	2 - 3
La 3608	*Abg*	темно борд.	50-70	плоско-округл.	02 - 03	2 - 5
La 3616	*ep*	красный	20-40	округлая	03 - 04	2 - 3
La 3738	*el*	оранжев	20-70	цилиндрич.	04 - 08	2
La 3770	*nor*	зеленый	35-60	округлая	03 - 05	2

Приложение 3.

Таблица 3.3. Распределение мутантных форм томата по типу и степени проявления устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам среды на стадии зрелой пыльцы

Группа устой-чивос-ти	Лимиты значений признаков, относящихся к определенной группе устойчивости	Распределение мутантных форм на группы по типу и степени проявления устойчивости		
		Высокая температура	Низкая положительная температура	Засуха
I - I	пыльцы 0 – 11% пыльцевые трубки 0-20%	Mo 316,Mo 341, Mo 443, Mo 446, Mo 555, Mo 584, Mo 585, Mo 598, Mo 606, Mo 724, Mo 756	Mo 63, Mo 308,Mo 316, Mo 334, Mo 350, Mo 378, M0 395,Mo 460, Mo 504,Mo 533, Mo 556, Mo 584, Mo 588, Mo 603, Mo 922, La 2999, La 3535	Mo 166, Mo 308, Mo 311, Mo 316, Mo 378, Mo 396, Mo 518, Mo 529, Mo 556, Mo 564, Mo 585, Mo 588, Mo 589, Mo 722, Mo 851, Mo 900, Mo 918, Mo 952, La 3535, La 3770
II - II	пыльцы 12 – 23% пыльцевые трубки 21-41%	Mo 409, Mo 442, Mo 451, Mo 466, Mo 529, Mo 547, Mo 588, Mo 638, Mo 722, Mo 805, Mo 838, Mo 918, La 3179, La 3770	Mo 56, Mo 61, Mo 248, Mo 308, Mo 331, Mo 341, Mo 343, Mo 406, Mo 409, Mo 451, Mo 509, Mo 529, Mo 561,Mo 585, Mo 606, Mo 638, Mo 722, Mo 762	Mo 24, Mo 122, Mo 331, Mo 341, Mo 446, Mo 451, Mo 547, Mo 555, Mo 561, Mo 584, Mo 600, Mo 603, Mo 606, Mo 638, Mo 649, Mo 723, Mo 762, Mo 922, La 3668
III - III	пыльцы 24 – 35% пыльцевые трубки 42-62%	Mo 56, Mo 158, Mo 308, Mo 331, Mo 663, Mo 918, La3616, La3668	Mo 24, Mo 328, Mo 396, Mo 562, Mo 723, Mo 952,	Mo 36, Mo 377, Mo 442, Mo 724, Mo 756, Mo 776, Mo 838
IV - IV	пыльцы 36 – 47% пыльцевые трубки 63-83%	Mo 334, Mo 385, Mo 463, Mo 561, Mo 593, Mo 600, Mo 632, Mo 732, Mo 851	Mo 122, Mo 136, Mo 162, Mo 163, Mo 463, Mo 564, Mo 756, La 1159	Mo 56, Mo 61, Mo 343, Mo 350, Mo 406, Mo 409, Mo 460, Mo 463, Mo 534, Mo 593, Mo 598, Mo 634, Mo 787, Mo 805, Mo 822, La 2644, La 3539, La 3616
V - V	пыльцы 48 – 59% пыльцевые трубки 84-104%	Mo 24, Mo 61,Mo 328, Mo 378, Mo 406, Mo 534, Mo 556, Mo 594, Mo 781, Mo 822, Mo 917, Mo 922	Mo 36, Mo 74, Mo 120, Mo 158, M0 324, Mo 446, Mo 489, Mo 585, Mo 600, Mo 732, Mo 787, Mo 791, Mo 822, Mo 917, La 3179	Mo 120, Mo 372, Mo 489, Mo 558, Mo 632, Mo 732,Mo 738
VI - VI	пыльцы 60% и > пыльцевые трубки 105 % и >	Mo 162, Mo 163, Mo 324, Mo 343, Mo 350, Mo 372, Mo 392, Mo 460, Mo 489, Mo 500, Mo 504, Mo 518,	Mo 311, Mo 372, Mo 392, Mo 432, Mo 443, Mo 466, Mo 500, Mo519, Mo 534, Mo 544, Mo 547, Mo 593,	Mo 158, Mo 248, Mo 324, Mo 500, Mo 504, Mo 519, Mo 544, Mo 562, Mo 565,Mo 620, Mo 637, Mo 651,

		Mo 519, Mo 544, Mo 556, Mo 558, Mo 562, Mo 564, Mo 593, Mo 620, Mo 649, Mo 651, Mo 670, Mo 723, Mo 755, Mo 762, Mo 776, Mo 779, Mo 791, Mo 924, La 1563, LA 2529, La 3013, La 3539, La 1563	Mo 598, Mo 620, Mo 632, Mo 634,Mo 637, Mo 640, Mo 649, Mo 651, Mo 670, Mo 738, Mo 759, Mo 779, Mo 794, Mo 805, Mo 833, M0 900, Mo 924, La 1563, La 3013, La 3539, La 3770	Mo 670, Mo 779, Mo 791 Mo 924, La 1563, La 2529, La 3013
VII	пыльцы 12 – 23% пыльцевые трубки 63% и >	Mo 36, Mo 63,Mo 74, Mo 122, Mo 147, Mo 166, Mo 248, Mo 311, Mo 396, Mo 432, Mo 509, Mo 533, Mo 565, Mo 603, Mo 637, Mo 640, Mo 759, Mo 794, Mo 833, Mo 835, Mo 900, Mo 952, La 1159, La 2644, La 2802, La 2921, La 2999, La 3535	Mo 147, Mo 166, Mo 308, Mo 343, Mo 385, Mo 396, Mo 518, Mo 555, Mo 835, Mo 918, La 2802, La 2921, La 3616	Mo 63, Mo 136, Mo 385, Mo 392, Mo 432, Mo 509, Mo 533, Mo 640, La 2802
VIII	пыльцы 48 % и > пыльцевые трубки 0- 31%	Mo 120, Mo 305, Mo 377, Mo 395, Mo 421, Mo 576, La 3738	Mo 305, Mo 377, Mo 442, Mo 558, Mo 576, Mo 663, Mo 776, Mo 781, Mo 838, La 2644, La 3668, La 3738	Mo 74, Mo 147, Mo 162, Mo 163, Mo 305, Mo 328, Mo 334, Mo 395, Mo 443, Mo 466, Mo 576, Mo 663, Mo 781 Mo 759, Mo 794, Mo 833, Mo 835 Mo 917, La 1159, La 2921, La 2999, La 3179. La 3738

Примечание: ***Группы: - I –*** *неустойчивые мутантные формы по обоим признакам пыльцы*; ***II -*** *мутанты со слабой устойчивостью*; ***III–*** *образцы характеризующиеся средним уровнем устойчивости по обоим признакам пыльцы;* **IV –** *устойчивые формы;* **V–** *высоко устойчивые мутанты*; ***VI –*** *сверхустойчивые формы ко всем факторам стресса*; ***VII*** **(1,2 –4,5,6) –** *мутантные образцы пыльца, которых характеризуется очень низкой прорастаемостью на искусственно смоделированных стрессовых фонах, но при этом проросшие пыльцевые зерна формируют длинные пыльцевые трубки*; ***VIII*** **(4,5,6 – 1,2) –** *это мутанты, пыльца которых хорошо прорастает на фоне искусственно смоделированного стресса, но проросшие пыльцевые зерна формируют очень короткие деформированные пыльцевые трубки.*

Приложение 4. Табл. 4.1. Морфологическая характеристика ядер вегетативных (V) и генеративных (G) клеток пыльцы томата у родительских линий и их гибридов F_1 и достоверность различий признаков при воздействии высокой и низкой температурами, относительно контроля

Генотипы	V – клетка			G – клетка		
	Диаметр ядер	Периметр ядер	Площадь ядер	Диаметр ядер	Периметр ядер	Площадь ядер
	Контроль 25°С					
P_1	4,7±0,06	15,2±0,19	12,6±0,27	5,93±0,18	16,57±0,30	9,32±0,47
P_2	5,2±0,08	16,3±0,23	14,3±0,30	5,80±0,19	15,41±0,41	9,56±0,36
F_1 Ирок	5,4±0,07	16,4±0,20	14,8±0,34	5,71±0,18	15,80±0,35	9,64±0,43
P_1	5,8±0,11	18,1±0,31	17,0±0,24	5,14±0,11	15,86±0,28	9,08±0,28
P_2	5,3±0,12	17,3±0,29	15,6±0,41	5,63±0,10	20,41±0,44	16,81±0,34
F_1 Красная стрела	5,6±0,09	17,8±0,33	17,4±0,35	6,45±0,17	18,93±0,27	13,70±0,33
P_1	5,5±0,10	17,2±0,27	16,3±0,37	4,90±0,11	12,70±0,31	8,80±0,34
P_2	4,9±0,09	15,9±0,34	14,4±0,40	5,51±0,15	14,56±0,22	11,52±0,26
F_1 Северный экс.	5,4±0,11	17,0±0,36	16,9±0,36	5,65±0,19	15,48±0,33	12,33±0,37
	45 °С/6 часов					
P_1	4,2±0,07	16,3±0,14	11,2±0,22 ***	5,51±0,15	15,66±0,24 *	8,63±0,32
P_2	4,9±0,06	16,8±0,17	13,5±0,16 ***	4,93±0,16 ***	13,43±0,26 ***	9,04±0,24
F_1 Ирок	4,9±0,07	16,6±0,13	12,9±0,26 ***	5,07±0,16 **	14,11±0,33 ***	8,22±0,27 **
P_1	6,1±0,04 *	19,1±0,11 **	16,3±0,31	5,72±0,14 **	17,22±0,34 **	10,14±0,41 *
P_2	5,7±0,18 *	17,9±0,20	15,2±0,26	5,06±0,16 **	19,80±0,48 *	16,16±0,50
F_1 Красная стрела	6,0±0,06 ***	18,7±0,26 *	15,8±0,19***	6,14±0,19 *	18,84±0,32 *	15,85±0,38 ***
P_1	5,3±0,05	17,1±0,14	14,6±0,24 ***	5,27±0,21	11,10±0,24 ***	8,65±0,32
P_2	5,0±0,09	16,0±0,10	13,8±0,21	4,45±0,11 ***	14,42±0,19	10,12±0,23 ***
F_1 Северный экс.	5,5±0,04	17,3±0,19	14,9±0,17***	4,71±0,17 ***	13,81±0,28 ***	10,31±0,29 ***
	7 °С/24 часа					
P_1	3,8±0,06 ***	15,3±0,10	13,0±0,25	5,27±0,21 *	12,98±0,30 ***	8,33±0,24
P_2	5,0±0,09	16,0±0,13	13,7±0,23	5,76±0,17	14,11±0,36 **	9,07±0,32
F_1 Ирок	4,2±0,05 ***	16,3±0,13	14,6±0,19	5,09±0,14 **	14,05±0,28 ***	8,72±0,34
P_1	5,9±0,07 **	18,6±0,22	16,4±0,29	6,00±0,15 ***	16,42±0,24	9,26±0,41
P_2	6,1±0,05 ***	17,4±0,18	14,8±0,18	6,16±0,18 *	19,24±0,32 *	3,04±0,37 ***
F_1 Красная стрела	6,2±0,09 *	18,2±0,15	16,1±0,24 **	6,34±0,16	16,33±0,36 ***	13,85±0,44
P_1	5,1±0,04 *	16,3±0,21 **	14,2±0,16 ***	4,29±0,11 **	10,81±0,28 ***	8,07±0,25
P_2	5,4±0,07	15,4±0,14	12,8±0,11 ***	5,08±0,19	13,13±0,17 ***	9,81±0,34 ***
F_1 Северный экс.	5,0±0,05	16,1±0,19 *	13,7±0,23 ***	4,84±0,13 ***	12,64±0,26 ***	0,12±0,38 ***

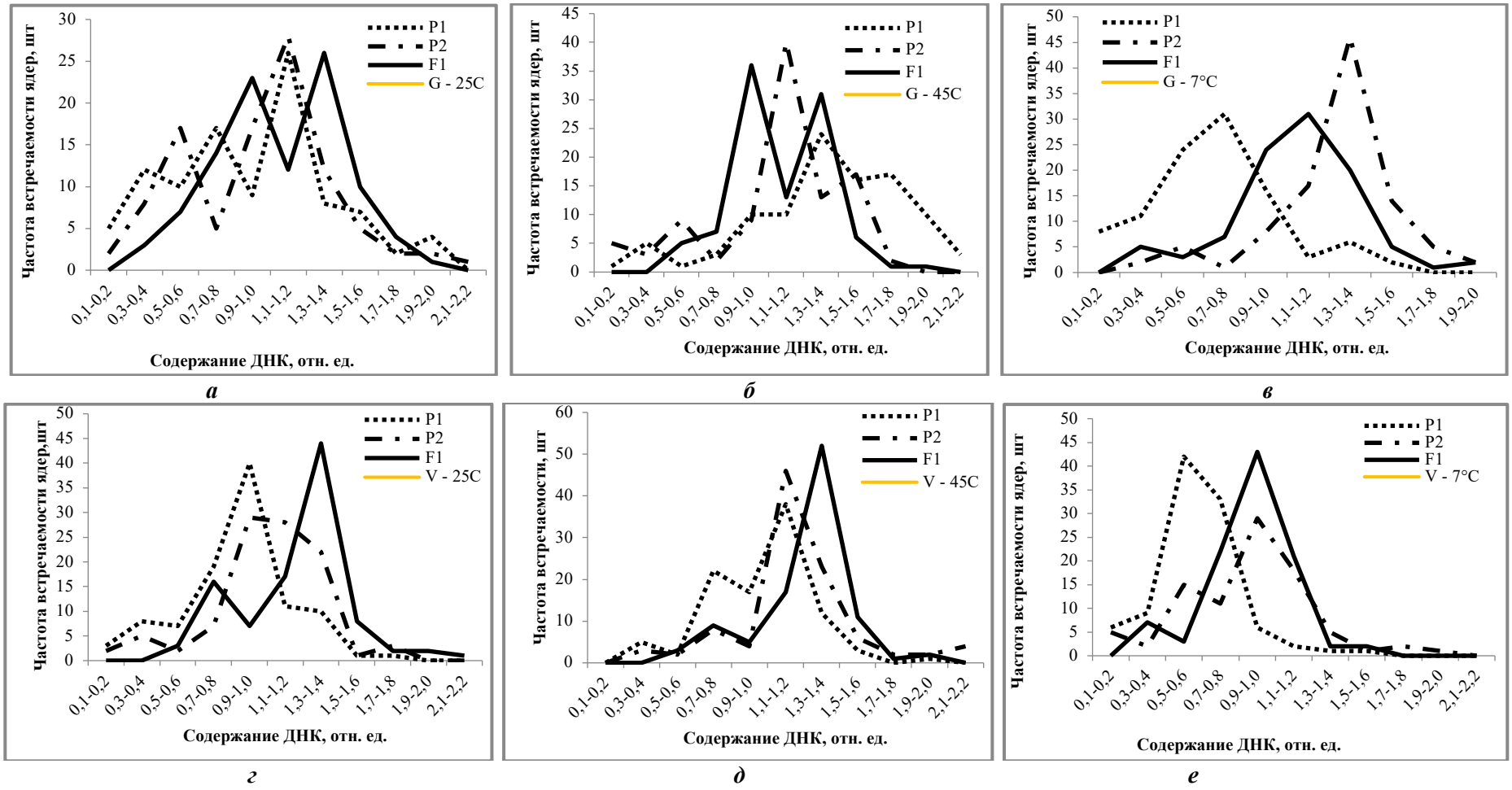
Примечание: * – *достоверно на 0,05%-ом уровне значимости;* ** – *на 0,01%;* *** – *на 0, 001%,* **относительно 25°С (контроль)**

Приложение 4.

Таблица 4.2. Кластерный анализ (*k-средних*) генотипов томата по морфологическим признакам ядер V и G клеток пыльцы томата при разных температурах

Кластер	Признак ядра	x	σ	Число генотипов	Члены кластера	x	σ	Число генотипов	Члены кластера
		Вегетативные клетки				Генеративные клетки			
25°C									
1	Диаметр	5,400	0,100	3	5, 7, 9	5,580	0,099	2	8, 9
	Периметр	17,167	0,023			15,020	0,651		
	Площадь	16,267	0,651			11,925	0,573		
2	Диаметр	5,050	0,311	4	1, 2, 3, 8	5,496	0,450	5	1, 2, 3, 4, 7
	Периметр	15,950	0,545			15,268	1,495		
	Площадь	14,025	0,974			9,280	0,346		
3	Диаметр	5,700	0,141	2	4, 6	6,040	0,580	2	5, 6
	Периметр	17,950	0,212			19,670	1,047		
	Площадь	17,200	0,283			15,255	2,199		
45°C									
1	Диаметр	4,750	0,370	4	1, 2, 3, 8	5,600	0,764	2	5, 6
	Периметр	16,425	0,350			19,320	0,679		
	Площадь	12,850	1,162			16,005	0,219		
2	Диаметр	5,500	0,200	3	5, 7, 9	5,065	0,480	6	1, 2, 3, 4, 8, 9
	Периметр	17,433	0,416			14,775	1,419		
	Площадь	14,900	0,300			9,410	0,895		
3	Диаметр	6,050	0,071	2	4, 6	5,270	0,00	1	7
	Периметр	18,900	0,282			11,100	0,00		
	Площадь	16,050	0,354			8,650	0,00		
7°C									
1	Диаметр	16,267	0,651	3	5, 7, 9	6,250	0,127	2	5, 6
	Периметр	14,900	0,300			17,785	2,058		
	Площадь	14,233	0,551			13,445	0,573		
2	Диаметр	14,025	0,974	4	1, 2, 3, 8	5,340	0,447	6	1, 2, 3, 7, 8, 9
	Периметр	12,850	1,162			13,888	1,374		
	Площадь	13,525	0,814			9,218	0,667		
3	Диаметр	17,200	0,283	2	4, 6	4,290	0,00	1	4
	Периметр	16,050	0,354			10,810	0,00		
	Площадь	16,250	0,212			8,070	0,00		

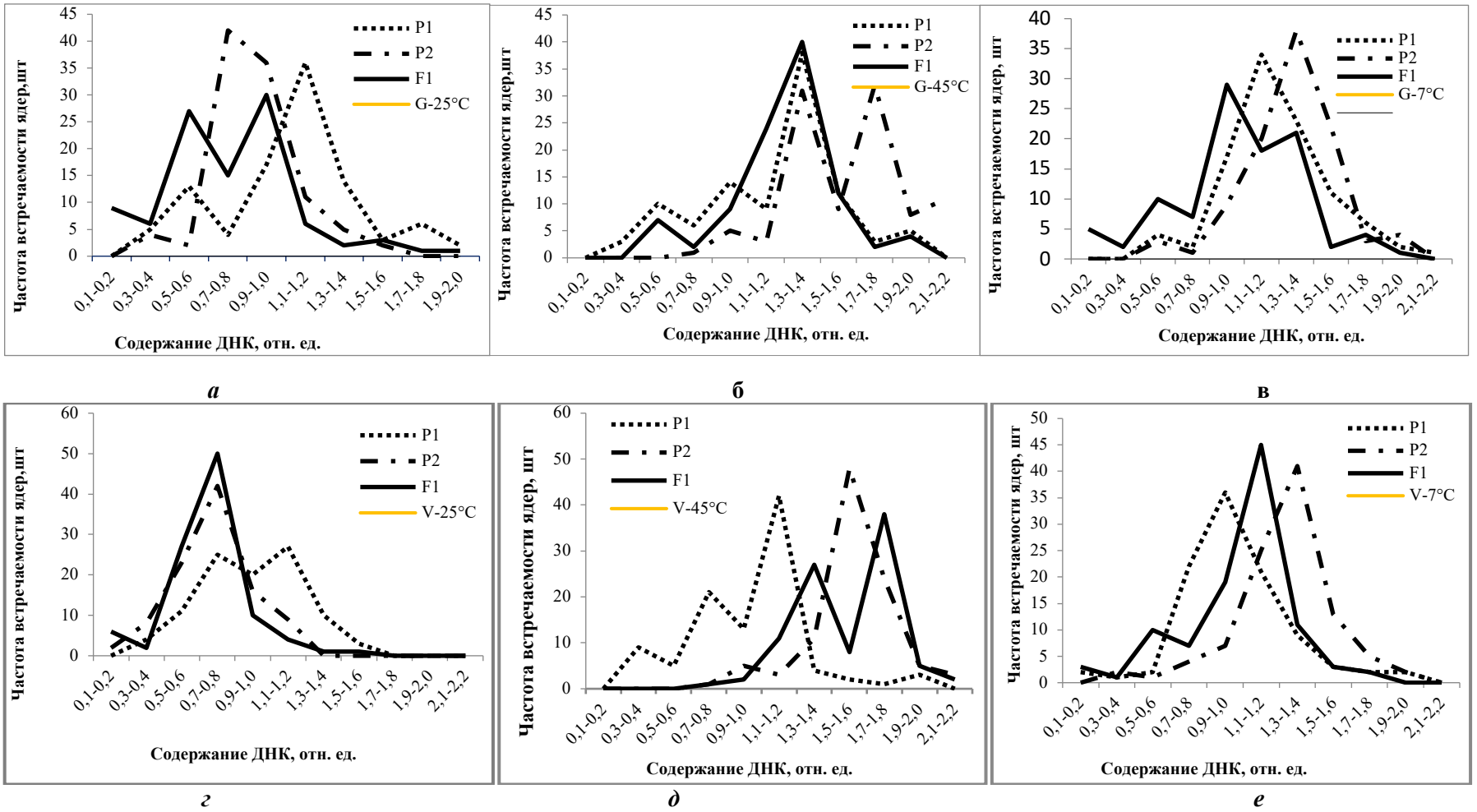
Приложение 5. Характер проявления признака, содержание ДНК в ядрах вегетативных (V) и генеративных(G) клеток пыльцы томата у гибридов F_1 и их родительских форм под влияние температурных стресс-факторов



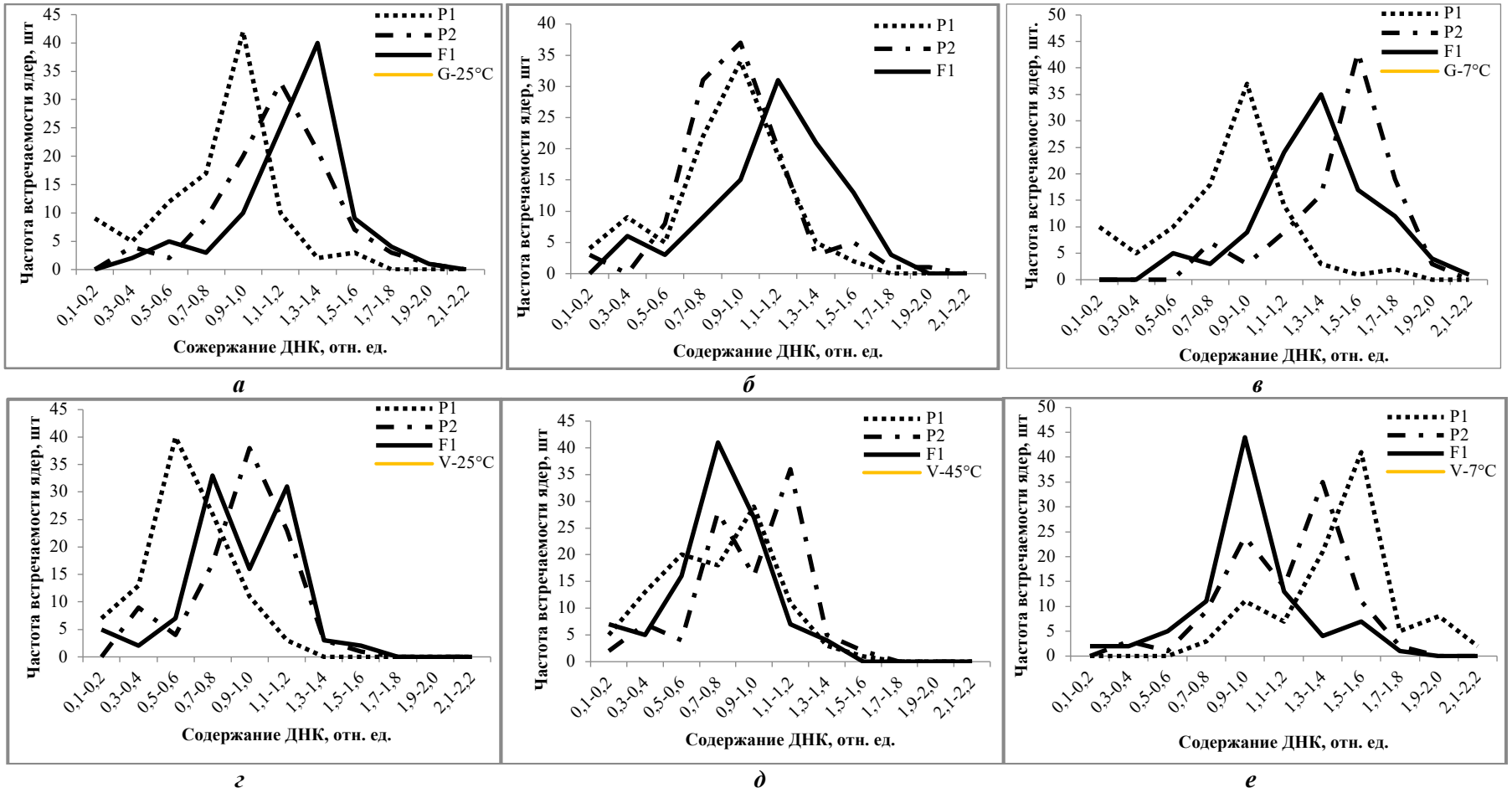
а *б* *в*

г *д* *е*

Приложение 5. Рис. 5.1. ***(а, б, в, г, д, е).*** Распределение пыльцевых зерен по содержанию ДНК в ядрах генеративных ***(G – а, б, в)*** и вегетативных клеток ***(V – г, д, е)*** пыльцы при оценке на фоне нормальной ***(25°C а, г),*** высокой ***(45°C б, д)*** и пониженной (***7°C в, г)*** температур у гибрида ***F_1 Ирок*** и его родительских форм



Приложение 5. Рис. 5.2 ***(а, б, в, г, д, е)*****.** Распределение пыльцевых зерен по содержанию ДНК в ядрах генеративных ***(G – а, б, в)*** и вегетативных клеток ***(V – г, д, е)*** пыльцы при оценке на фоне нормальной ***(25°C а, г),*** высокой ***(45°C б, д)*** и пониженной (***7°C в, г)*** температур у гибрида ***F_1 Красная стрела*** и его родительских форм



Приложение 5. Рис. 5.3 ***(а, б, в, г, д, е)*****.** Распределение пыльцевых зерен по содержанию ДНК в ядрах генеративных ***(G – а, б, в)*** и вегетативных клеток ***(V– г, д, е)*** пыльцы при оценке на фоне нормальной ***(25°C а, г),*** высокой (***45°C б, д)*** и пониженной ***(7°C в, г)*** температур у гибрида***F₁ Северный экспресс*** и его родительских форм

Приложение 6. Характер наследования гибридами F_1 устойчивости к высокой и низкой температурам по признакам пыльцы

Приложение 6. Таблица 6.1. Жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевых трубок у родительских форм, их гибридов F_1 и характер наследования этих признаков

Гибридная комбинация	Жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевых трубок при 25° С/ 3 часа (контроль)							
	P_1		P_2		F_1		H_p	
	Жизнеспособность пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, деления окул.-микр.	Жизнеспособность пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, деления окул.-микр.	Жизнеспособность пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, деления окул.-микр.	Жизнеспособность пыльцы	Длина пыльцевых трубок
Л 187 × Л 828	29,9 ± 1,7	66 ± 0,5	52,4 ± 1,6	38 ± 0,1	25,1 ± 1,4	80 ± 0,2	- 1,39	+ 2,0
Л 828 × Л 187	52,4 ± 1,6	38 ± 0,1	29,7 ± 1,7	66 ± 0,5	23,2 ± 1,1	98 ± 0,3	- 1,56	+ 3,28
Л 187 × Л 965	29,7 ± 1,7	66 ± 0,5	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	32,6 ± 1,3	96 ± 0,2	+ 3,96	+ 6,4
Л 965 × Л 187	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	29,7 ± 1,7	66 ± 0,5	29,5 ± 1,0	81 ± 0,1	- 1,50	+ 3,72
Л 558 × Л 965	36,7 ± 2,6	26 ± 0,1	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	30,5 ± 2,7	39 ± 0,2	- 1,21	- 0,06
Л 965 × Л 558	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	36,7 ± 2,6	26 ± 0,1	17,3 ± 1,6	42 ± 0,5	- 5,5	- 0,13
Л 469 × Л 186	24,3 ± 1,7	52 ± 0,4	30,2 ± 2,9	91 ± 0,4	31,7 ± 2,4	89 ± 0,1	+ 1,5	+ 0,89
Л 186 × Л 469	30,2 ± 1,9	91 ± 0,4	24,3 ± 1,7	52 ± 1,7	28,3 ± 1,7	60 ± 0,4	+ 0,36	- 0,56
Л 965 × Л 214	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	77,3 ± 1,1	40 ± 0,2	30,6 ± 1,2	45 ± 0,4	- 1,0	- 0,33
Л 214 × Л 965	77,3 ± 1,1	40 ± 0,2	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	43,4 ± 2,4	47 ± 0,5	- 0,5	- 0,06
Л 189 × Л 965	42,7 ± 1,9	68 ± 0,4	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	21,1 ± 1,1	74 ± 0,2	- 2,6	+ 0,6
Л 965 × Л 189	30,8 ± 1,8	55 ± 0,4	42,7 ± 1,6	68 ± 0,3	24,5 ± 0,9	55 ± 0,2	- 2,0	- 1,0

Примечание. P_1 и P_2 – соответственно материнская и отцовская форма; H_p – критерий степени доминантности

Приложение 6. Таблица 6.2. Влияние родительских форм томата на характер проявления и наследование жаростойкости по признакам пыльцы у гибридов F_1

Гибридная комбинация	Жаростойкость по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок после воздействия температурой 45˚С в течение 6 часов							
	P_1		P_2		F_1		H_p	
	Жаростойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Жаростойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Жаростойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Жаростойкость пыльцы	Устойчивость пыльцевых трубок
Л187 × Л828 **Л828 × Л 187**	165,9± 2,1 54,8 ± 1,1	109,0± 1,4 65,8± 1,1	54,8± 1,1 165,9±2,1	65,8 ± 1,1 109,0 ±1,4	80,0 ± 0,37 42,7 ± 0,60	55,0± 0,20 30,1± 0,10	- 0,55 - 1,21	- 1,5 -2,65
Л187 × Л965 **Л965 × Л187**	165,9± 2,1 8,1± 0,70	109,0± 1,4 34,5± 0,13	8,1 ± 0,70 165,9 ± 2,1	34,5± 0,13 109,0± 1,4	29,1± 0,47 21,3± 0,53	39,5± 0,28 60,4± 0,90	- 0,71 - 0,82	- 0,86 - 0,30
Л558 × Л965 **Л965 × Л558**	12,8 ± 1,0 8,1± 0,70	57,7±0,90 34,5± ,13	8,1 ± 0,70 12,8 ± 1,0	34,5± 0,13 57,7± 0,90	49,8 ± 1,3 75,1 ± 1,1	71,7 ± 1,0 78,5 ± 1,3	+ 16,4 + 26,9	+ 2,2 + 2,8
Л469 × Л186 **Л186 × Л469**	63,3 ± 1,3 41,3 ± 1,1	65,4 ± 1,3 65,9 ± 1,4	41,3 ± 1,1 63,3 ± 1,3	65,9 ± 1,4 65,4 ± 1,3	68,1 ± 1,6 86,2 ± 1,3	58,4 ± 0,8 89,5 ± 1,4	+ 1,43 + 3,0	- 24,0 +79,6
Л965 × Л214 **Л214 × Л965**	8,1± 0,70 41,3 ± 1,8	34,5± ,13 50,0± ,30	41,3 ± 1,1 8,1 ± 0,70	50,0 ± 1,3 34,5 ± 0,13	41,1 ± 1,4 21,7 ± 1,2	44,4 ± 1,7 68,0 ± 2,1	+ 1,1 - 0,18	+ 0,28 + 3,3
Л189 × Л965 **Л965 × Л189**	10,0 ± 0,8 8,1 ± 0,7	51,4 ± 1,4 34,5± ,13	8,1 ± 0,7 10,0 ± 0,8	34,5± 0,13 51,4 ± 1,4	76,7 ± 1,9 58,8 ± 1,1	81,0 ± 1,4 52,7 ± 1,3	+ 67,7 + 49,8	+ 4,48 + 0,40

Примечание. P_1 и P_2 – соответственно материнская и отцовская форма; H_p – критерий степени доминантности

Приложение 6. Таблица 6.3. Характер наследования холодостойкости по признакам пыльцы гибридами F_1 в зависимости от уровня устойчивости родительских форм в разных комбинациях скрещивания

Гибридная комбинация	Холодостойкость пыльцы и устойчивость пыльцевых трубок (6˚С / 24 часа)							
	P_1		P_2		F_1		H_p	
	Холодостойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Холодостойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Холодостойкость пыльцы, %	Устойчивость пыльцевых трубок, %	Холодостойкость пыльцы	Устойчивость пыльцевых трубок
Л187×Л 828 **Л828 × Л187**	79,5 ± 1,5 58,2 ± 1,5	90, 0 ± 0,3 71,0 ± 0,4	58,2 ± 1,5 79,5 ± 1,5	71,0 ± 0,40 90,0 ± 0,30	3,6 ± 0,6 12,5 ± 0,3	12,5± 0,07 12,2± 0,10	- 6,0 - 5,2	- 7,1 - 7,2
Л187 × Л965 **Л965 × Л187**	79,5 ± 1,5 6,8 ± 0,6	90,0 ± 0,3 89,0 ± 1,5	6,8 ± 0,6 79,5 ± 1,5	89,0 ± 1,5 90,0 ± 0,3	3,6 ± 0,3 17,6 ± 1,0	12,6 ± 0,4 19,7 ± 0,9	- 1,0 - 0,70	- 153,8 - 139,6
Л558 × Л965 **Л965 × Л558**	3,3 ± 0,4 6,8 ± 0,6	23,0 ± 0,40 89,0 ± 1,5	6,8 ± 0,6 3,3 ± 0,4	89,0 ± 1,5 23,0 ± 0,4	5,6± 0,01 6,9 ± 0,3	23,0 ± 0,3 14,2 ± 0,9	+ 0,33 + 1,0	- 0,94 - 1,20
Л469 × Л186 **Л186 × Л469**	44,4 ± 1,6 30,8 ± 1,7	59,6 ± 1,2 13,1 ± 0,07	30,8 ± 1,7 44,4 ± 1,6	13,1 ± 0,07 59,6 ± 1,20	71,3 ± 1,7 94,1 ± 1,7	37,7 ± 1,0 70,0 ± 1,4	+ 4,9 + 8,3	+ 0,06 + 1,4
Л965 × Л214 **Л214 × Л965**	6,8 ± 0,6 2,6± 0,03	89,0 ± 1,5 11,0 ± 0,03	2,6 ± 0,03 6,8 ± 0,60	11,0 ± 0,03 89,0 ± 1,5	90,8 ± 1,3 31,6 ± 1,1	66,6 ± 1,5 23,4 ± 0,5	+ 41,0 + 12,8	+ 0,42 - 0,68
Л189 × Л965 **Л965 × Л189**	141,6 ± 2,8 6,8 ± 0,6	75,0 ± 1,3 89,0 ± 1,5	6,8 ± 0,6 141,6 ± 2,8	89,0 ± 1,5 75,0 ± 1,3	121,3 ± 1,2 10,6 ± 0,4	57,1 ± 0,2 18,1 ± 1,1	+ 0,69 - 0,94	- 3,7 - 9,4

Примечание. P_1 и P_2 – соответственно материнская и отцовская форма; H_p – критерий степени доминантности.

Приложение 7.

Таблица 7.1. Кластерный анализ *k-средних* генотипов, расщепляющихся гибридных популяций от комбинаций скрещивания с определенным сочетанием селекционно-ценных признаков, контролируемых мутантными генами *ls, br*

Кластеры	Комбинации гибридов F_2	x	σ	S
	«индетерминантные х индетерминантные»			
1	Л11069 х Л187	63,93333	6,38775	40,8033
	Л11069 х Л828	62,00000	19,08324	364,1700
	Л11069 х Л556	69,90000	11,65290	135,7900
	Л11069 х Л29	36,93333	14,43514	208,3733
	Л11069 х Л111	49,56667	12,26390	150,4033
Признаки:	**1.** Высокая степень образования боковых побегов (100-71%), **6.** Междоузлия средней длины (9,0-6,1 см), **13.** Средняя масса плода от 70 до 40 г.			
2	Л11069 х Л187	23,20000	14,95209	223,5650
	Л11069 х Л828	21,00000	16,11723	259,7650
	Л11069 х Л556	30,32000	13,49266	182,0520
	Л11069 х Л29	42,62000	16,20083	262,4670
	Л11069 х Л111	36,32000	16,24922	264,0370
Признаки:	**2.** Средняя степень образования боковых побегов(70-41%), **5**. Средней длины междоузлия (9,1-6,0 см), **10.** Низкий уровень нарушений в строении цветков (40-10%) и **11.** Нормально развитые цветки (<10%), **12.** Масса плода, от средних до крупных (120-71 г),			
3	Л11069 х Л187	18,80000	9,42338	88,8000
	Л11069 х Л828	18,20000	12,73091	162,0760
	Л11069 х Л556	6,71667	3,28476	10,7897
	Л11069 х Л29	13,18333	7,30080	53,3017
	Л11069 х Л111	11,61667	7,64524	58,4497
Признаки:	**3.** Низкая (40-10%) и **4.** Очень низкая (<10%) побегообразующая способность, **7**. короткие междоузлия (<6 см), **8.** Высокая и **9.** Средняя степень нарушений в строении цветков (100-41%), **14.** Плоды,от мелких до очень мелких (40-10 г).			
	«детерминантные х супердетерминантные»			
1	Mo443 x MaKrista	20,55000	2,87692	8,2767
	Mo443 x MilOranj	25,22500	10,82847	117,2558
	Mo443 x Facel	21,90000	15,55142	241,8467
Признаки:	**1.** Высокая степень образования боковых побегов (100-71%), **6.** Междоузлия средней длины (9,0-6,1 см), **9.** Средняя степень морфологических нарушений (70-41%), **10.** Низкий уровень нарушений в строении цветков (40-10%),			
2	Mo443 x MaKrista	55,58000	15,14074	229,2420
	Mo443 x MilOranj	52,34000	21,84749	477,3130
	Mo443 x Facel	60,68000	23,43741	549,3120
Признаки:	**3,4.** Низкая (40-10%) и очень низкая степень образования пасынков (<10%), **5**. Длинные междоузлия (12,5-9,1 см), **8.** Высокая степень морфологических нарушений в строении цветков (100-71%), **14.** Плоды,от мелких до очень мелких (40-10 г).			
3	Mo443 x MaKrista	7,980000	12,36899	152,9920
	Mo443 x MilOranj	7,480000	6,47588	41,9370
	Mo443 x Facel	1,800000	2,37592	5,6450
Признаки:	**2.** Средняя степень формирования боковых побегов (70-41%), **7**. Короткие междоузлия (<6 см), **11.** Нормально развитые цветки (<10%), **12,13.** Масса плода, от мелких 40 г до крупных 120 г. (41-120 г)			

Приложение 8. Созданные и районированные сорта томата

Stefani

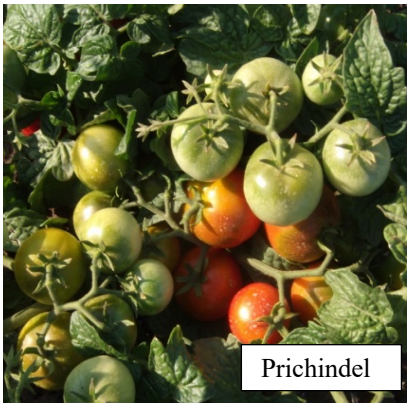
MaKrista

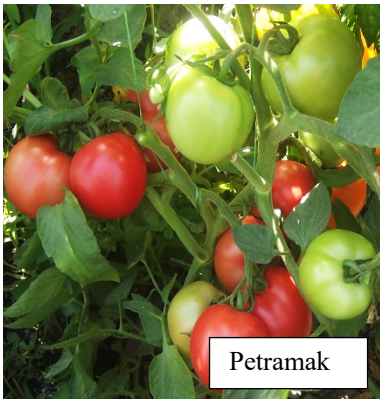
MilOranj

Matriona

Ilica

Dimetra


Prichindel


Petramak

Vivat

Cireașca

Приложение 9. **Патенты на сорта**

REPUBLICA MOLDOVA

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. 157

ÎN TEMEIUL LEGII NR. 39/2008 PRIVIND PROTECȚIA SOIURILOR DE PLANTE AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ ELIBEREAZĂ PREZENTUL BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

DENUMIREA COMUNĂ (*TAXONUL BOTANIC*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

DENUMIREA SOIULUI: MAKRISTA

TITULAR: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD

DESCRIEREA SOIULUI CONSTITUIE PARTE INTEGRANTĂ A PREZENTULUI BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

CONFIRM PRIN SEMNARE ȘI APLICAREA SIGILIULUI

DIRECTOR GENERAL

CHIȘINĂU

MD 157 2014.06.30

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 157

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2012 0007 **Data depozit:** 2012.01.20	**Data publicării cererii de brevet:** 2012.04.30, BOPI nr. 4/2012 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2014.06.30, BOPI nr. 6/2014
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ ŞI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; GUSEVA Liudmila, MD; BELEAEV Pavel, MD; BOTNARI Vasile, MD; LUPAŞCU Galina, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună (*taxonul botanic*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Denumirea soiului: MAKRISTA

Locul efectuării testărilor: INSTITUTUL DE GENETICĂ ŞI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD

Perioada efectuării testărilor: 2012-2013

MD 157 2014.06.30

Descrierea oficială a soiului de **TOMATE** (***Solanum lycopersicum* L.**)
MAKRISTA

v 2012 0007 TG/44/11 Rev. UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată. Răsadul: culoarea antocian a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	5
4	Tulpina: culoarea antocian	absentă	1
7	Frunza: portul	semiatârnată	7
8	Frunza: lungimea	lungă	7
9	Frunza: lăţimea	lată	7
10	Frunza: tipul limbului	penată	1
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	medie	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	verde închisă	7
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontală	5
16	Inflorescenţa: tipul	în special unipară	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	absent	1
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	deschisă	3
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mare	7
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	rotund	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	puternice	7
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	mare	7
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	foarte mică	1
33	Fructul: forma vârfului	plată	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	mare	7
35	Fructul: grosimea pericarpului	gros	7
36	Fructul: numărul de loje seminale	trei sau patru	3
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roz	4
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roz	4
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
42	Fructul: perioada de păstrare	lungă	7
43	Epoca de înflorire	medie	5
44	Epoca de maturitate	medie	5
45	Sensibilitatea la argintare	nesensibilă	1
46	Rezistenţa la *Meloidogyne incognita*	foarte rezistentă	3

47	Rezistența la *Verticillium* sp. (Va, Vd)	prezentă	9
48.1	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopensici* (Fol) Patotipul 0	prezentă	9
49	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (Forl)	prezentă	9

Director Departament: GUŞAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

Redactor: LOZOVANU Maria

Agenția de Stat pentru Proprietatea Intelectuală
str. Andrei Doga, nr. 24, bloc 1, MD-2024, Chișinău, Republica Moldova

REPUBLICA MOLDOVA

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. 158

ÎN TEMEIUL LEGII NR. 39/2008 PRIVIND PROTECȚIA SOIURILOR DE PLANTE AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ ELIBEREAZĂ PREZENTUL BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

DENUMIREA COMUNĂ (*TAXONUL BOTANIC*): **TOMATE** (*Solanum lycopersicum* L.)

DENUMIREA SOIULUI: **MILORANJ**

TITULAR: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD

DESCRIEREA SOIULUI CONSTITUIE PARTE INTEGRANTĂ A PREZENTULUI BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

CONFIRM PRIN SEMNARE ȘI APLICAREA SIGILIULUI

DIRECTOR GENERAL

CHIȘINĂU

MD 158 2014.06.30

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 158

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2012 0008 **Data depozit:** 2012.01.20	**Data publicării cererii de brevet:** 2012.04.30, BOPI nr. 4/2012 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2014.06.30, BOPI nr. 6/2014
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ ŞI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; GUSEVA Liudmila, MD; BELEAEV Pavel, MD; BOTNARI Vasile, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună (*taxonul botanic*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Denumirea soiului: MILORANJ

Locul efectuării testărilor: INSTITUTUL DE GENETICĂ ŞI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD

Perioada efectuării testărilor: 2012-2013

MD 158 2014.06.30

Descrierea oficială a soiului de **TOMATE** (***Solanum lycopersicum*** **L.**)
MILORANJ

v 2012 0008 TG/44/11 Rev. UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată. Răsadul: culoarea antocian a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mare	7
4	Tulpina: culoarea antocian	absentă	1
7	Frunza: portul	semiatârnată	7
8	Frunza: lungimea	lungă	7
9	Frunza: lăţimea	lată	7
10	Frunza: tipul limbului	penată	1
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	medie	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	verde medie	5
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontală	5
16	Inflorescenţa: tipul	în special unipară	1
17	Floarea: culoarea	portocalie	2
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor. Pedicelul: lungimea	mediu	5
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	deschisă	3
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mare	7
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	rotund	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	slabe	3
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	mare	7
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	medie	5
33	Fructul: forma vârfului	plată	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	foarte mare	9
35	Fructul: grosimea pericarpului	gros	7
36	Fructul: numărul de loje seminale	de la patru la şase	4
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	portocaliu	3
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	portocalie	3
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
42	Fructul: perioada de păstrare	medie	5
43	Epoca de înflorire	medie	5
44	Epoca de maturitate	medie	5
45	Sensibilitatea la argintare	nesensibilă	1

46	Rezistența la *Meloidogyne incognita*	foarte rezistentă	3
47	Rezistența la *Verticillium* sp. (Va, Vd)	prezentă	9
48.1	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopensici* (Fol) Patotipul 0	prezentă	9
49	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (Forl)	prezentă	9

Director Departament: GUȘAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

Redactor: LOZOVANU Maria

REPUBLICA MOLDOVA

AGEPI AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. 159

ÎN TEMEIUL LEGII NR. 39/2008 PRIVIND PROTECȚIA SOIURILOR DE PLANTE AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ ELIBEREAZĂ PREZENTUL BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

DENUMIREA COMUNĂ (*TAXONUL BOTANIC*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

DENUMIREA SOIULUI: STEFANI

TITULAR: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD

DESCRIEREA SOIULUI CONSTITUIE PARTE INTEGRANTĂ A PREZENTULUI BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

CONFIRM PRIN SEMNARE ȘI APLICAREA SIGILIULUI

DIRECTOR GENERAL

CHIȘINĂU

MD 159 2014.06.30

REPUBLICA MOLDOVA

Agenția de Stat
pentru Protecția Proprietății Intelectuale

MD 159

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2012 0009 **Data depozit:** 2012.01.20	**Data publicării cererii de brevet:** 2012.04.30, BOPI nr. 4/2012 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2014.06.30, BOPI nr. 6/2014
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ ȘI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; GUSEVA Liudmila, MD; BELEAEV Pavel, MD; BOTNARI Vasile, MD; ȘTEFÎRȚĂ Anastasia, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună (*taxonul botanic*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Denumirea soiului: STEFANI

Locul efectuării testărilor: INSTITUTUL DE GENETICĂ ȘI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD

Perioada efectuării testărilor: 2012-2013

MD 159 2014.06.30

Descrierea oficială a soiului de **TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)**
STEFANI

v 2012 0009 TG/44/11 Rev. UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată. Răsadul: culoarea antocian a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	nedeterminat	2
4	Tulpina: culoarea antocian	absentă	1
5	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere nedeterminat. Tulpina: lungimea dintre noduri	mare	7
6	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere nedeterminat. Planta: înălţimea	medie	5
7	Frunza: portul	orizontală	5
8	Frunza: lungimea	lungă	7
9	Frunza: lăţimea	lată	7
10	Frunza: tipul limbului	penată	1
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	medie	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	verde medie	5
13	Frunza: luciul	slab	3
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontală	5
16	Inflorescenţa: tipul	mai mult impară decât multipară	2
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor. Pedicelul: lungimea	mediu	5
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	deschisă	3
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mare	7
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	rotund	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	absente sau foarte slabe	1
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	absentă	1
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	mare	7
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	medie	5
33	Fructul: forma vârfului	plată	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	foarte mare	9
35	Fructul: grosimea pericarpului	mediu	5
36	Fructul: numărul de loje seminale	de la patru la şase	4
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roz	4
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roz	4
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2

42	Fructul: perioada de păstrare	medie	5
43	Epoca de înflorire	medie	5
44	Epoca de maturitate	medie	5
45	Sensibilitatea la argintare	nesensibilă	1
46	Rezistența la *Meloidogyne incognita*	foarte rezistentă	3
47	Rezistența la *Verticillium* sp. (Va, Vd)	prezentă	9
48.1	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopensici* (Fol) Patotipul 0	prezentă	9
49	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (Forl)	prezentă	9

Director Departament: GUȘAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

Redactor: LOZOVANU Maria

Agenția de Stat pentru Proprietatea Intelectuală
str. Andrei Doga, nr. 24, bloc 1, MD-2024, Chișinău, Republica Moldova

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. **242**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Denumirea comună:	**TOMATE**
Taxonul botanic:	***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului:	**PRICHINDEL**
Titular:	**INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD**
Data acordării:	**2017.04.30**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

AGENŢIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

Director General

CHIŞINĂU

MD 242 2017.08.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 242

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2013 0042 **Data depozit:** 2013.12.13	**Data publicării cererii de brevet:** 2014.02.28, BOPI nr. 2/2014 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2017.04.30, BOPI nr. 4/2017
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; GUSEVA Liudmila, MD; BOTNARI Vasile, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: PRICHINDEL

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Institutul de Genetică, Fiziologie şi Protecţie a Plantelor al AŞM, MD

Perioada efectuării testării: 2015-2016

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2016.12.07

MD 242 2017.08.31

Descrierea oficială a soiului

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **PRICHINDEL**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Răsadul: culoarea antocianică a hipocotilului	absentă	1
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	5
4	Tulpina: culoarea antocianică	absentă	1
7	Frunza: portul	semierectă	3
8	Frunza: lungimea	scurtă	3
9	Frunza: lăţimea	îngustă	3
10	Frunza: tipul limbului	penat	1
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	mici	3
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	întunecată	7
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	puternică	7
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	semierect	3
16	Inflorescenţa: tipul	predominant impară	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor: Pedicelul: lungimea	scurt	3
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	prezentă	9
22	Fructul: extensiunea petei verzi (înainte de maturitate)	mică	3
23	Fructul: intensitatea culorii verzi a petei (înainte de maturitate)	deschisă	3
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	deschisă	3
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	foarte mărunt	1
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	circulară	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	foarte slabe	1

30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	foarte slabă	1
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	foarte mică	1
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	foarte mică	1
33	Fructul: forma vârfului	plat	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	foarte mic	1
35	Fructul: grosimea pericarpului	subţire	3
36	Fructul: numărul de loje seminale	2 şi 3	2
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roşu	5
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	medie	5
43	Epoca de înflorire	timpurie	3
44	Epoca de maturitate	foarte precoce	1

Şef adjunct Direcţie Brevete: GUŞAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

Agenţia de Stat pentru Proprietatea Intelectuală
str. Andrei Doga, nr. 24, bloc 1, MD-2024, Chişinău, Republica Moldova

REPUBLICA MOLDOVA

Agenția de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. **243**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecția soiurilor de plante

Denumirea comună:	**TOMATE**
Taxonul botanic:	***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului:	**VIVAT**
Titular:	**INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ȘTIINȚE A MOLDOVEI, MD**
Data acordării:	**2017.04.30**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

Director General

CHIȘINĂU

MD 243 2017.08.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 243

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2013 0043 **Data depozit:** 2013.12.13	**Data publicării cererii de brevet:** 2014.02.28, BOPI nr. 2/2014 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2017.04.30, BOPI nr. 4/2017
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; GUSEVA Liudmila, MD; BOTNARI Vasile, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: VIVAT

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev.(2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Institutul de Genetică, Fiziologie şi Protecţie a Plantelor al AŞM, MD

Perioada efectuării testării: 2015-2016

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2016.12.07

Descrierea oficială a soiului

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **VIVAT**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev.(2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Răsadul: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	5
4	Tulpina: culoarea antocianică	absentă	1
7	Frunza: portul	orizontală	5
8	Frunza: lungimea	medie	5
9	Frunza: lăţimea	medie	5
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	medii	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	verde mediu	5
13	Frunza: luciul	slab	3
14	Frunza: băşicarea	slabă	3
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontal	5
16	Inflorescenţa: tipul	predominant impară	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor: Pedicelul: lungimea	mediu	5
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	prezentă	9
22	Fructul: extensiunea petei verzi (înainte de maturitate)	medie	5
23	Fructul: intensitatea culorii verzi a petei (înainte de maturitate)	medie	5
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	medie	5
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mediu	5
27	Fructul: raportul lungime/diametru	comprimat moderat	3
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	rotund	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	slabe	3

30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	slabă	5
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	medie	5
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	mică	3
33	Fructul: forma vârfului	plat	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	mare	7
35	Fructul: grosimea pericarpului	mediu	5
36	Fructul: numărul de loje seminale	4, 5 şi 6	4
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roz	4
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roz	4
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	medie	5
43	Epoca de înflorire	timpurie	3
44	Epoca de maturitate	foarte precoce	1

Nota
9
1
5
1
5
5
5
2
5
5
3
3
5
1
1
1
9
5
9
5
5
5
1
5
3
3
3

Şef adjunct Direcţie Brevete: GUŞAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

REPUBLICA MOLDOVA

Agenția de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. **307**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecția soiurilor de plante

Denumirea comună:	**TOMATE**
Taxonul botanic:	***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului:	**CIREAȘCĂ**
Titular:	**INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR, MD**
Data acordării:	**2019.08.31**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

Director General

CHIȘINĂU

MD 307 2019.12.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 307

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2016 0009 **Data depozit:** 2016.03.24	**Data publicării cererii de brevet:** 2016.06.30, BOPI nr. 6/2016 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2019.08.31, BOPI nr. 8/2019
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD **Ameliorator:** MACOVEI Milania, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: CIREAŞCĂ

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Institutul de Genetică, Fiziologie şi Protecţie a Plantelor, MD

Perioada efectuării testării: 2016-2017

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2019.02.25

MD 307 2019.12.31

40
41
43
44

Descrierea oficială a soiului

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **CIREAȘCĂ**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Răsadul: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	
4	Tulpina: culoarea antocianică	absentă	1
7	Frunza: portul	semierectă	3
8	Frunza: lungimea	medie	5
9	Frunza: lăţimea	îngustă	3
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	mici	3
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	deschisă	3
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	slabă	3
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontal	5
16	Inflorescenţa: tipul	simplă	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor: Pedicelul: lungimea	mediu	5
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	deschisă	3
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mic	1
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	circular	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	absente sau foarte slabe	1
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	absentă sau foarte slabă	1
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	mică	3
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	foarte mică	1
33	Fructul: forma vârfului	plat	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	foarte mic	1
35	Fructul: grosimea pericarpului	subţire	3
36	Fructul: numărul de loje seminale	2 sau 3	2
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roşu	5
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2

40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	medie	5
43	Epoca de înflorire	timpurie	3
44	Epoca de maturitate	foarte precoce	1

F-01-SP-098-I-02-0377

Brevetul pentru soi de plantă nr. 307 este eliberat în baza Raportului de examinare tehnică nr. 304 din 2019.02.25 al Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante şi este valabil de la 2019.08.31 până la 2044.08.31 pe teritoriul Republicii Moldova cu condiţia plăţii taxelor anuale de menţinere în vigoare a brevetului pentru soi de plantă

EXTRAS
din Legea nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Art. 4. (1) Drepturile asupra unui soi sunt obţinute şi protejate pe teritoriul Republicii Moldova prin acordarea unui brevet pentru soi de plantă.

(2) Întinderea protecţiei juridice prin brevet este determinată de ansamblul caracterelor esenţiale ale soiului, expuse în descrierea oficială a acestuia.

Art. 15. (1) Titularul de brevet are dreptul exclusiv asupra brevetului şi asupra soiului protejat prin brevet, care constă în dreptul de a exploata soiul, dreptul de a dispune de brevet şi de soi, dreptul de a interzice terţilor să efectueze fără autorizaţia sa următoarele acţiuni referitoare la materialul soiului sau materialul recoltat al soiului protejat:

a) producerea sau reproducerea (în scopul înmulţirii);
b) condiţionarea în scopul înmulţirii;
c) oferirea spre vânzare;
d) vânzarea sau alte forme de comercializare;
e) exportul;
f) importul;
g) stocarea în scopul efectuării acţiunilor menţionate la lit. a)-f).

Art. 24. (1, 2) AGEPI declară decăderea din drepturi a titularului de brevet în cazul în care stabileşte că nu mai sunt îndeplinite condiţiile enunţate la art.8 şi 9 şi dacă titularul în termenul fixat de AGEPI:

a) refuză să prezinte, la cererea Comisiei de stat, informaţia, documentele sau materialul soiului protejat, necesare pentru testarea de control a acestuia;

b) nu propune o altă denumire a soiului, în cazul în care denumirea actuală nu mai satisface condiţiile stipulate la art. 36;

c) nu achită taxele de eliberare şi de menţinere în vigoare a brevetului;

d) titularul de brevet sau succesorul său în drepturi nu mai îndeplinesc condiţiile stabilite la art.13 şi 87.

Art. 59. (1) Pentru menţinerea în vigoare a brevetului se plătesc taxe anuale.

(3) Dacă plata unei taxe anuale nu s-a efectuat în termenul stabilit, aceasta poate fi achitată într-un termen de 6 luni de la data expirării termenului prescris, cu condiţia plăţii unei taxe suplimentare.

Art. 25. (1) Titularul de brevet poate să renunţe la brevet depunând în acest sens o declaraţie scrisă la AGEPI, cu condiţia achitării taxei stabilite.

(6) Titularul de brevet are obligaţia, odată cu depunerea cererii scrise la AGEPI, să comunice amelioratorului intenţia sa de a renunţa la brevet. În acest caz, amelioratorul, în termen de 3 luni de la data la care titularul i-a comunicat în scris intenţia sa de a renunţa la brevet, are dreptul preferenţial de a obţine brevetul pe numele său.

Art. 63. (1) Titularul este obligat să menţină soiul protejat pe toată durata de valabilitate a brevetului, astfel încât acesta să-şi păstreze toate caracterele prezentate în descrierea oficială a soiului la data acordării brevetului.

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. **309**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Denumirea comună: **TOMATE**

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**

Denumirea soiului: **MATRIONA**

Titular: **INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD**

Data acordării: **2019.08.31**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

Director General

AGENŢIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

CHIŞINĂU

MD 309 2019.12.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 309

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2017 0013 **Data depozit:** 2017.04.14	**Data publicării cererii de brevet:** 2017.07.31, BOPI nr. 7/2017 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2019.08.31, BOPI nr. 8/2019
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD **Ameliorator:** MACOVEI Milania, MD; BOTNARI Vasile, MD; GANEA Anatol, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: MATRIONA

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Institutul de Genetică, Fiziologie şi Protecţie a Plantelor, MD

Perioada efectuării testării: 2016-2017

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2019.02.25

MD 309 2019.12.31

Descrierea oficială a soiului

40
41
43
44

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **MATRIONA**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Răsadul: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	
4	Tulpina: culoarea antocianică	absentă	1
7	Frunza: portul	orizontal	5
8	Frunza: lungimea	lungă	7
9	Frunza: lăţimea	medie	5
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	late	7
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	verde medie	5
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontal	5
16	Inflorescenţa: tipul	simplă	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor: Pedicelul: lungimea	scurt	3
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	foarte deschisă	1
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mare	7
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu comprimat	3
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	circular	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	slabe	3
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	medie	5
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	foarte mare	9
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	mică	3
33	Fructul: forma vârfului	crestat spre plat	2
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	foarte mare	9
35	Fructul: grosimea pericarpului	mediu	5
36	Fructul: numărul de loje seminale	4, 5 sau 6	4
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roşu	5
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	slab	2

40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	medie	5
43	Epoca de înflorire	timpurie	3
44	Epoca de maturitate	foarte precoce	1

Brevetul pentru soi de plantă nr. 309 este eliberat în baza Raportului de examinare tehnică nr. 303 din 2019.02.25 al Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante şi este valabil de la 2019.08.31 până la 2044.08.31 pe teritoriul Republicii Moldova cu condiţia plăţii taxelor anuale de menţinere în vigoare a brevetului pentru soi de plantă

EXTRAS

din Legea nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Art. 4. (1) Drepturile asupra unui soi sunt obţinute şi protejate pe teritoriul Republicii Moldova prin acordarea unui brevet pentru soi de plantă.

(2) Întinderea protecţiei juridice prin brevet este determinată de ansamblul caracterelor esenţiale ale soiului, expuse în descrierea oficială a acestuia.

Art. 15. (1) Titularul de brevet are dreptul exclusiv asupra brevetului şi asupra soiului protejat prin brevet, care constă în dreptul de a exploata soiul, dreptul de a dispune de brevet şi de soi, dreptul de a interzice terţilor să efectueze fără autorizaţia sa următoarele acţiuni referitoare la materialul soiului sau materialul recoltat al soiului protejat:

a) producerea sau reproducerea (în scopul înmulţirii);
b) condiţionarea în scopul înmulţirii;
c) oferirea spre vânzare;
d) vânzarea sau alte forme de comercializare;
e) exportul;
f) importul;
g) stocarea în scopul efectuării acţiunilor menţionate la lit. a)-f).

Art. 24. (1, 2) AGEPI declară decăderea din drepturi a titularului de brevet în cazul în care stabileşte că nu mai sunt îndeplinite condiţiile enunţate la art.8 şi 9 şi dacă titularul în termenul fixat de AGEPI:

a) refuză să prezinte, la cererea Comisiei de stat, informaţia, documentele sau materialul soiului protejat, necesare pentru testarea de control a acestuia;

b) nu propune o altă denumire a soiului, în cazul în care denumirea actuală nu mai satisface condiţiile stipulate la art. 36;

c) nu achită taxele de eliberare şi de menţinere în vigoare a brevetului;

d) titularul de brevet sau succesorul său în drepturi nu mai îndeplinesc condiţiile stabilite la art.13 şi 87.

Art. 59. (1) Pentru menţinerea în vigoare a brevetului se plătesc taxe anuale.

(3) Dacă plata unei taxe anuale nu s-a efectuat în termenul stabilit, aceasta poate fi achitată într-un termen de 6 luni de la data expirării termenului prescris, cu condiţia plăţii unei taxe suplimentare.

Art. 25. (1) Titularul de brevet poate să renunţe la brevet depunând în acest sens o declaraţie scrisă la AGEPI, cu condiţia achitării taxei stabilite.

(6) Titularul de brevet are obligaţia, odată cu depunerea cererii scrise la AGEPI, să comunice amelioratorului intenţia sa de a renunţa la brevet. În acest caz, amelioratorul, în termen de 3 luni de la data la care titularul i-a comunicat în scris intenţia sa de a renunţa la brevet, are dreptul preferenţial de a obţine brevetul pe numele său.

Art. 63. (1) Titularul este obligat să menţină soiul protejat pe toată durata de valabilitate a brevetului, astfel încât acesta să-şi păstreze toate caracterele prezentate în descrierea oficială a soiului la data acordării brevetului.

REPUBLICA MOLDOVA

Agenția de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. **372**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecția soiurilor de plante

Denumirea comună:	**TOMATE**
Taxonul botanic:	***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului:	**DIMETRA**
Titular:	**INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR, MD**
Data acordării:	**2021.07.31**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

Director General

CHIȘINĂU

MD 372 2021.10.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 372

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2018 0019 **Data depozit:** 2018.07.17	**Data publicării cererii de brevet:** 2018.10.31, BOPI nr. 10/2018 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2021.07.31, BOPI nr. 7/2021
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD **Amelioratori:** MAKOVEI Milania, MD; BOTNARI Vasile, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: DIMETRA

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Staţia Zârneşti a Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Perioada efectuării testării: 2019-2020

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2020.10.07

MD 372 2021.10.31

Descrierea oficială a soiului

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **DIMETRA**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Plantula: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mic	3
4	Tulpina: culoarea antocianică	slabă	3
7	Frunza: portul	orizontală	5
8	Frunza: lungimea	scurtă	3
9	Frunza: lăţimea	îngustă	3
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea foliolilor	medii	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	întunecată	7
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontal	5
16	Inflorescenţa: tipul	simplă	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	prezent	9
20	Numai pentru soiuri cu strat despărţitor: Pedicelul: lungimea	scurt	3
21	Fructul: calota verde (înainte de maturitate)	prezentă	9
22	Fructul: extensiunea calotei verzi (înainte de maturitate)	mare	7
23	Fructul: intensitatea culorii verzi a calotei (înainte de maturitate)	întunecată	7
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând calota (înainte de maturitate)	medie	5
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mediu	5
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	circular	3
29	Fructul: costarea la nivelul pedunculului	foarte slabă	3
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	medie	5
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	medie	5
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	mică	3
33	Fructul: forma vârfului	plat	3
34	Fructul: diametrul cavităţii seminale în secţiune transversală în raport cu diametrul total	mediu	5
35	Fructul: grosimea pericarpului	mediu	5
36	Fructul: numărul de loje seminale	3 şi 4	3
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roşu	5

38	Fru
39	Fru
40	Fru
41	Fru
42	Fru
43	Ep
44	Ep
45	Se

38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	tare	7
42	Fructul: perioada de păstrare	medie	5
43	Epoca de înflorire	precoce	3
44	Epoca de maturitate	precoce	3
45	Sensibilitatea la argintare	sensibil	9

F-01-SP-098-I-03-0377

Brevetul pentru soi de plantă nr. 372 este eliberat în baza Raportului de examinare tehnică nr. 361 din 2020.10.07 al Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante şi este valabil de la 2021.07.31 până la 2046.07.31 pe teritoriul Republicii Moldova cu condiţia plăţii taxelor anuale de menţinere în vigoare a brevetului pentru soi de plantă

EXTRAS
din Legea nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Art. 4. (1) Drepturile asupra unui soi sunt obţinute şi protejate pe teritoriul Republicii Moldova prin acordarea unui brevet pentru soi de plantă.

(2) Întinderea protecţiei juridice prin brevet este determinată de ansamblul caracterelor esenţiale ale soiului, expuse în descrierea oficială a acestuia.

Art. 15. (1) Titularul de brevet are dreptul exclusiv asupra brevetului şi asupra soiului protejat prin brevet, care constă în dreptul de a exploata soiul, dreptul de a dispune de brevet şi de soi, dreptul de a interzice terţilor să efectueze fără autorizaţia sa următoarele acţiuni referitoare la materialul soiului sau materialul recoltat al soiului protejat:

a) producerea sau reproducerea (în scopul înmulţirii);
b) condiţionarea în scopul înmulţirii;
c) oferirea spre vânzare;
d) vânzarea sau alte forme de comercializare;
e) exportul;
f) importul;
g) stocarea în scopul efectuării acţiunilor menţionate la lit. a)-f).

Art. 24. (1, 2) AGEPI declară decăderea din drepturi a titularului de brevet în cazul în care stabileşte că nu mai sunt îndeplinite condiţiile enunţate la art. 8 şi 9 şi dacă titularul în termenul fixat de AGEPI:

a) refuză să prezinte, la cererea Comisiei de stat, informaţia, documentele sau materialul soiului protejat, necesare pentru testarea de control a acestuia;

b) nu propune o altă denumire a soiului, în cazul în care denumirea actuală nu mai satisface condiţiile stipulate la art. 36;

c) nu achită taxele de eliberare şi de menţinere în vigoare a brevetului;

d) titularul de brevet sau succesorul său în drepturi nu mai îndeplinesc condiţiile stabilite la art.13 şi 87.

Art. 59. (1) Pentru menţinerea în vigoare a brevetului se plătesc taxe anuale.

(3) Dacă plata unei taxe anuale nu s-a efectuat în termenul stabilit, aceasta poate fi achitată într-un termen de 6 luni de la data expirării termenului prescris, cu condiţia plăţii unei taxe suplimentare.

Art. 25. (1) Titularul de brevet poate să renunţe la brevet depunând în acest sens o declaraţie scrisă la AGEPI, cu condiţia achitării taxei stabilite.

(6) Titularul de brevet are obligaţia, odată cu depunerea cererii scrise la AGEPI, să comunice amelioratorului intenţia sa de a renunţa la brevet. În acest caz, amelioratorul, în termen de 3 luni de la data la care titularul i-a comunicat în scris intenţia sa de a renunţa la brevet, are dreptul preferenţial de a obţine brevetul pe numele său.

Art. 63. (1) Titularul este obligat să menţină soiul protejat pe toată durata de valabilitate a brevetului, astfel încât acesta să-şi păstreze toate caracterele prezentate în descrierea oficială a soiului la data acordării brevetului.

REPUBLICA MOLDOVA

Agenția de Stat pentru
Proprietatea Intelectuală

BREVET
PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. **375**

Eliberat în temeiul Legii nr. 39/2008 privind protecția soiurilor de plante

Denumirea comună: **TOMATE**

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**

Denumirea soiului: **ILICA**

Titular: **INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ȘI PROTECȚIE A PLANTELOR, MD**

Data acordării: **2021.07.31**

Descrierea soiului constituie parte integrantă a prezentului brevet pentru soi de plantă

AGENȚIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ * REPUBLICA MOLDOVA *

Director General

CHIȘINĂU

MD 375 2021.10.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Protecţia Proprietăţii Intelectuale

MD 375

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2018 0020 **Data depozit:** 2018.07.17	**Data publicării cererii de brevet:** 2018.10.31, BOPI nr. 10/2018 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2021.07.31, BOPI nr. 7/2021
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD **Ameliorator:** MAKOVEI Milania, MD; BOTNARI Vasile, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR, MD	

Denumirea comună: TOMATE

Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum*** **L.**

Denumirea soiului: ILICA

Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Autoritatea care a efectuat testarea: Comisia de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Locul efectuării testării: Staţia Zârneşti a Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante, MD

Perioada efectuării testării: 2019-2020

Data întocmirii raportului de examinare tehnică: 2020.10.07

MD 375 2021.10.31

Descrierea oficială a soiului

43
44
45

Denumirea comună: **TOMATE**
Taxonul botanic: ***Solanum lycopersicum* L.**
Denumirea soiului: **ILICA**
Numărul şi data Ghidului de Testare: TG/44/11 Rev. (2011-10-20 + 2013-03-20) UPOV

Nr.	Caracterul	Gradul de expresie	Nota
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Plantula: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	mediu	5
4	Tulpina: culoarea antocianică	slabă	3
7	Frunza: portul	orizontală	5
8	Frunza: lungimea	medie	5
9	Frunza: lăţimea	medie	5
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea foliolilor	medii	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	medie	5
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	slabă	3
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontal	5
16	Inflorescenţa: tipul	simplă	1
17	Floarea: culoarea	portocalie	2
18	Floarea: pubescenţa stilului	absentă	1
19	Pedunculul: stratul despărţitor	absent	1
21	Fructul: calota verde (înainte de maturitate)	absentă	1
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând calota (înainte de maturitate)	medie	5
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	mediu	5
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mediu	5
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	circular	3
29	Fructul: costarea la nivelul pedunculului	foarte slabă	3
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	medie	5
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	medie	5
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	mică	3
33	Fructul: forma vârfului	plat	3
34	Fructul: diametrul cavităţii seminale în secţiune transversală în raport cu diametrul total	mediu	5
35	Fructul: grosimea pericarpului	mediu	5
36	Fructul: numărul de loje seminale	4, 5 şi 6	4
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	portocaliu	3
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	mediu	2
40	Fructul: culoarea epidermei	galbenă	2
41	Fructul: fermitatea	mediu moale	4
42	Fructul: perioada de păstrare	medie	5

43	Epoca de înflorire	semi-precoce	5
44	Epoca de maturitate	semi-precoce	5
45	Sensibilitatea la argintare	nesensibil	1

F-01-SP-098-I-03-0377

Brevetul pentru soi de plantă nr. 375 este eliberat în baza Raportului de examinare tehnică nr. 362 din 2020.10.07 al Comisiei de Stat pentru Testarea Soiurilor de Plante şi este valabil de la 2021.07.31 până la 2046.07.31 pe teritoriul Republicii Moldova cu condiţia plăţii taxelor anuale de menţinere în vigoare a brevetului pentru soi de plantă

EXTRAS
din Legea nr. 39/2008 privind protecţia soiurilor de plante

Art. 4. (1) Drepturile asupra unui soi sunt obţinute şi protejate pe teritoriul Republicii Moldova prin acordarea unui brevet pentru soi de plantă.

(2) Întinderea protecţiei juridice prin brevet este determinată de ansamblul caracterelor esenţiale ale soiului, expuse în descrierea oficială a acestuia.

Art. 15. (1) Titularul de brevet are dreptul exclusiv asupra brevetului şi asupra soiului protejat prin brevet, care constă în dreptul de a exploata soiul, dreptul de a dispune de brevet şi de soi, dreptul de a interzice terţilor să efectueze fără autorizaţia sa următoarele acţiuni referitoare la materialul soiului sau materialul recoltat al soiului protejat:

a) producerea sau reproducerea (în scopul înmulţirii);
b) condiţionarea în scopul înmulţirii;
c) oferirea spre vânzare;
d) vânzarea sau alte forme de comercializare;
e) exportul;
f) importul;
g) stocarea în scopul efectuării acţiunilor menţionate la lit. a)-f).

Art. 24. (1, 2) AGEPI declară decăderea din drepturi a titularului de brevet în cazul în care stabileşte că nu mai sunt îndeplinite condiţiile enunţate la art. 8 şi 9 şi dacă titularul în termenul fixat de AGEPI:

a) refuză să prezinte, la cererea Comisiei de stat, informaţia, documentele sau materialul soiului protejat, necesare pentru testarea de control a acestuia;

b) nu propune o altă denumire a soiului, în cazul în care denumirea actuală nu mai satisface condiţiile stipulate la art. 36;

c) nu achită taxele de eliberare şi de menţinere în vigoare a brevetului;

d) titularul de brevet sau succesorul său în drepturi nu mai îndeplinesc condiţiile stabilite la art.13 şi 87.

Art. 59. (1) Pentru menţinerea în vigoare a brevetului se plătesc taxe anuale.

(3) Dacă plata unei taxe anuale nu s-a efectuat în termenul stabilit, aceasta poate fi achitată într-un termen de 6 luni de la data expirării termenului prescris, cu condiţia plăţii unei taxe suplimentare.

Art. 25. (1) Titularul de brevet poate să renunţe la brevet depunând în acest sens o declaraţie scrisă la AGEPI, cu condiţia achitării taxei stabilite.

(6) Titularul de brevet are obligaţia, odată cu depunerea cererii scrise la AGEPI, să comunice amelioratorului intenţia sa de a renunţa la brevet. În acest caz, amelioratorul, în termen de 3 luni de la data la care titularul i-a comunicat în scris intenţia sa de a renunţa la brevet, are dreptul preferenţial de a obţine brevetul pe numele său.

Art. 63. (1) Titularul este obligat să menţină soiul protejat pe toată durata de valabilitate a brevetului, astfel încât acesta să-şi păstreze toate caracterele prezentate în descrierea oficială a soiului la data acordării brevetului.

REPUBLICA MOLDOVA

AGEPI AGENŢIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ

BREVET
PENTRU
SOI DE PLANTĂ

Nr. 149

ÎN TEMEIUL LEGII NR. 39/2008 PRIVIND PROTECŢIA SOIURILOR DE PLANTE AGENŢIA DE STAT PENTRU PROPRIETATEA INTELECTUALĂ ELIBEREAZĂ PREZENTUL BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

DENUMIREA COMUNĂ (*taxonul botanic*): TOMATE
(*Solanum lycopersicum* L.)

DENUMIREA SOIULUI: MARY GRATEFULLY

TITULARI: INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD

DESCRIEREA SOIULUI CONSTITUIE PARTE INTEGRANTĂ A PREZENTULUI BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ.

CONFIRM PRIN SEMNARE ŞI APLICAREA SIGILIULUI

DIRECTOR GENERAL

CHIŞINĂU

MD 149 2014.01.31

REPUBLICA MOLDOVA

Agenţia de Stat
pentru Proprietatea Intelectuală

MD 149

BREVET PENTRU SOI DE PLANTĂ

Nr. depozit: v 2011 0017 **Data depozit:** 2011.07.20	**Data publicării cererii de brevet:** 2011.10.31, BOPI nr. 10/2011 **Data publicării hotărârii de acordare a brevetului:** 2014.01.31, BOPI nr. 1/2014
Solicitant: INSTITUTUL DE GENETICĂ ŞI FIZIOLOGIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD **Amelioratori:** MIHNEA Nadejda, MD; GRATI Vasile, MD; LUPAŞCU Galina, MD; BOTNARI Vasile, MD; MACOVEI Milania, MD **Titular:** INSTITUTUL DE GENETICĂ, FIZIOLOGIE ŞI PROTECŢIE A PLANTELOR AL ACADEMIEI DE ŞTIINŢE A MOLDOVEI, MD	

Denumirea comună (*taxonul botanic*): TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)

Denumirea soiului: MARY GRATEFULLY

Locul efectuării testărilor: Institutul de Genetică, Fiziologie şi Protecţie a Plantelor al AŞM, MD

Perioada efectuării testărilor: 2012-2013

MD 149 2014.01.31

Descrierea oficială a soiului de **TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)**
MARY GRATEFULLY

v 2011 0017 TG/44/11 UPOV

Nr.	Caractere	Grade de expresie	Note
1	Numai pentru soiuri reproduse pe cale sexuată: Răsadul: culoarea antocianică a hipocotilului	prezentă	9
2	Planta: tipul de creştere	determinat	1
3	Numai pentru soiuri cu tipul de creştere determinat: numărul de inflorescenţe pe tulpina principală	multe	7
4	Tulpina: culoarea antocianică	absentă sau foarte slabă	1
7	Frunza: portul	orizontal	5
8	Frunza: lungimea	medie	5
9	Frunza: lăţimea	medie	5
10	Frunza: tipul limbului	bipenat	2
11	Frunza: mărimea frunzuliţelor	medie	5
12	Frunza: intensitatea culorii verzi	închisă	7
13	Frunza: luciul	mediu	5
14	Frunza: băşicarea	medie	5
15	Frunza: poziţia peţiolului în raport cu axul central	orizontală	5
16	Inflorescenţa: tipul	simplu	1
17	Floarea: culoarea	galbenă	1
18	Floarea: pubescenţa pistilului	prezentă	9
19	Pedunculul: stratul despărţitor	absent	1
21	Fructul: pata verde la bază (înainte de maturitate)	prezentă	9
22	Fructul: extensiunea petei verzi (înainte de maturitate)	medie	5
23	Fructul: intensitatea culorii verzi a petei (înainte de maturitate)	medie	5
24	Fructul: intensitatea culorii verzi excluzând pata (înainte de maturitate)	medie	5
25	Fructul: dungile verzi (înainte de maturitate)	absente	1
26	Fructul: dimensiunea	medie	5
27	Fructul: raportul lungime/diametru	mic	3
28	Fructul: forma în secţiune longitudinală	rotundă	3
29	Fructul: cutele la nivelul pedunculului	medii	5
30	Fructul: depresiunea la nivelul pedunculului	medie	5
31	Fructul: dimensiunea cicatricei pedunculului	mică	3
32	Fructul: mărimea cicatricei pistilului	foarte mică	1
33	Fructul: forma vârfului	plată	3
34	Fructul: diametrul miezului în secţiune transversală în raport cu diametrul total	mediu	5
35	Fructul: grosimea pericarpului	gros	7
36	Fructul: numărul de loje seminale	2 sau 3	2
37	Fructul: culoarea (la maturitate)	roşie	5
38	Fructul: culoarea pulpei (la maturitate)	roşie	5
39	Fructul: luciul pieliţei	slab	1
41	Fructul: fermitatea	medie	5

42	Fructul: perioada de păstrare	medie	5
43	Epoca de înflorire	timpurie	3
44	Epoca de maturitate	precoce	3
45	Sensibilitatea la „Expresia argintie"	insensibil	1
47	Rezistența la *Verticillium* sp. (Va, Vd)	prezentă	9
48.1	Rezistența la *Fusarium oxysporum,* Patotipul 0	prezentă	9
49	Rezistența la *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici*	prezentă	9

/44/11 UPOV

Note
9
1
7
1
5
5
5
2
5
7
5
5
5
1
1
9
1
9
5
5
5
1
5
3
3
5
5
3
1
3
5
7
2
5
5
1
5

Director Departament: GUŞAN Ala

Examinator: LUPAN Aurelia

Redactor: LOZOVANU Maria

Agenţia de Stat pentru Proprietatea Intelectuală
str. Andrei Doga, nr. 24, bloc 1, MD-2024, Chişinău, Republica Moldova

Приложение 10. **Акты внедрения**

«Утверждаю»
Генеральный директор
Агрофирмы «СИБИРСКИЙ САД»
г.Новосибирск, Россия

_____ Дедерко В.Н.

«14» июля 2019 г.

«Утверждаю»
Директор
Института генетики, физиологии и защиты растений, Республика Молдова,
кандидат биологических наук

_____ Андроник Л.И.

« 14_» _июля___ 2019 г.

АКТ

передачи-приемки семян в рамках научного обмена экспериментальным материалом для использования их в дальнейших селекционно-генетических исследованиях

Мы, нижеподписавшиеся:

Со стороны Института генетики, физиологии и защиты растений:

1. Андроник Л.И.– директор института, кандидат биологических наук,
2. Маковей М.Д. – ведущий научный сотрудник, кандидат сельскохозяйственных наук,

Со стороны *ООО «СИБИРСКИЙ САД»*:

1. Дедерко В.Н. – генеральный директор агрофирмы « СИБИРСКИЙ САД », специалист в области семеноводства овощных растений сибирского региона.
2. Угарова С.В. -ведущий специалист отдела новых методов селекции агрофирмы « Сибирский сад» доктор сельскохозяйственных наук, профессор АГАУ г.Барнаул
3. Стахнева В.М.- агроном- семеновод агрофирмы «Сибирский сад» г.Новосибирск

составили настоящий акт о том, что Л.И. Андроник и М.Д. Маковей (ИГФЗР) – передали, а директор В.Н. Дедерко и ведущий специалист отдела Угарова С.В. – приняли семена сортов: *MaKrista, Stefani, Prichindel, Cireașca, Matriona* и линий томата носителей мутантных маркерных генов: Л10/6 *(ls,gs,ps-2)*; Л110 (sp^+,*nor, j)*; Л111(*ssp*,u^+,*hp-1, j-2*); Л114 (*ig, dd*) и Л 1106 (sp^+, *rin, j-2*) селекции ИГФЗР , для испытания в условиях открытого и защищенного грунта Западно-Сибирского региона Российской Федерации, и для использования в селекционной работе в качестве исходного материала характеризующегося устойчивостью к высоко- и низкотемпературным режимам, в сочетании с набором других хозяйственно-ценных признаков.

Директор
Института генетики, физиологии и защиты растений,
кандидат биологических наук **Андроник Л.И.**

Ведущий научный сотрудник, кандидат с.-х. наук Маковей М.Д.

Директор, ведущий специалист ООО «СИБИРСКИЙ САД » Дедерко В.Н.

Ведущий специалист отдела новых методов селекции агрофирмы,
доктор с-х наук, профессор Угарова С.В.

Агроном – семеновод агрофирмы « Сибирский сад» Стахнева В.М.

Aprob:

Directorul Institutului de Cenetică,

Fiziologie și Protecție a Plantelor

ANDRONIC LARISA, dr. hab.

ACT

de predare – primire a semințelor în Laboratorul de Resurse Genetice Vegetale

din 29.09.2021

Comisia formată, în componența șefului de laborator *Resurse Genetice Vegetale,* A. Ganea, cercetătorul stiințific V. Mihailă și cercetătorul științific coordonator M. Makovei confirmă că soiurile create de autorul M. Makovei: ***MaKrista, MilOranj, Stefani, Vivat, Prichindel, Cireașca, Matriona, Ilica, PetraMak*** au fost transferate Bancii de gene pentru depozitarea și conservarea la +2°C pe termen lung, precum și pentru utilizarea în programele de cercetare în laborator în calitate de sursă genetică inițială de rezistență la secetă, arșiță și frig, inclusiv și a unui complex de caractere morfobiologice și agronomice valoroase.

Anexa: Lista soiurilor de tomate transmise (descrierea succintă este pe pachete) – p. 2

Șef de laborator *Resurse Genetice Vegetale* A. Ganea, dr., conferențiar cerc.

Cercetător științific coordonator M. Makovei, dr., conferențiar cerc.

Cercetător științific V. Mihailă

АКТ ВНЕДРЕНИЯ

экспериментального материала, полученного от вед.н.с. Маковей М.Д. (ИГФЗР РМ) в научные программы по испытанию и оценке их селекционной ценности от 16. 10. 2021 года

Комиссия в составе руководителя отдела новых методов селекции **Угаровой С.В.**, агрофирмы «Сибирский сад» доктора сельскохозяйственных наук, профессора Алтайского государственного университета, агронома-семеновода Зеленина А.В., лаборанта Мездриной Л.И. подтверждают, что сорта и линии томата, созданные под авторством Маковей Миланьи Дмитриевны, были включены в рабочую программу отдела проходили изучение и оценку в течение 2020-2021 года в условиях защищенного грунта в весеннее-летнем и летне-осеннем оборотах и в открытом грунте в условиях Алтайского края и Новосибирской области Западно-Сибирского региона Российской Федерации.

Полученные результаты показали, что сорта *MaKrista, Stefani* и *Matriona* характеризуются высокой индивидуальной оригинальностью, конкурентоспособны, высокопродуктивны. Они показали высокую завязываемость плодов в климатических условиях Сибири, которые отличаются большим своеобразием и, несмотря на огромную протяжённость региона, имеют ряд общих характерных особенностей:

– *краткость безморозного периода.* Малая величина этого периода ограничивает возможности выращивания теплолюбивых растений и не позволяет в сибирском регионе выращивать томат с длинным периодом вегетации, кроме самых скороспелых сортов;

– *общая засушливость климата.* Типично погода весеннее-летне-осеннего периода развивается следующим образом: после холодной и продолжительной зимы происходит относительно медленное нарастание положительных температур, нередко прерываемое возвратными холодами;

– положительным фактором внешней среды Сибири является *большой приход суммарной солнечной инсоляции и длинный световой день* – которые способствуют интенсивному фотосинтезу. При этом значительно ускоряется темп развития растений и снижается потребность в сумме биологических температур на 200-300 градусов в сравнении с европейской частью.

Сорт *Cireașca* обладая уникальным генотипом, со стабильным проявлением основных хозяйственно-ценных признаков при выращивании в трех разных условиях, демонстрирует высокое завязывание плодов, однородных по массе, форме и их окраске. Обратную реакцию на условия выращивания показал сорт *Prichindel.* Отмечена вариабельность некоторых признаков, обуславливающих его карликовость при разных условиях выращивания. Например, в ранний весенний и поздний осенний периоды длина междоузлий растений была больше, сами растения более вытянутые, чем в летний период, где характер проявления морфо-биологических признаков полностью соответствовали характеристикам предоставленным автором. В целом, созданные в ИГФЗР РМолдова сорта, в разных условиях выращивания показали высокую продуктивность, выровненность плодов по цвету и форме. Особенно отличались от всех форм высокими вкусовыми качествами. Материал представляет большой интерес в качестве доноров устойчивости к низким положительным температурам и, в особенности к высоким температурам. В дальнейшем планируется их использовать в скрещиваниях в качестве доноров устойчивости. Поиск, идентификация и использование таких форм в качестве гендоноров имеет решающее значение в адаптивной интенсификации этой культуры, включая продвижение его биологически возможных и экономически оправданных границ в северные территории за счет достижения устойчивого роста величины и качества урожая в условиях глобального и локального изменения погодно-климатических условий.

Представленный автором линейный материал (Л10/6 *(ls,gs,ps-2)*; Л110 (*sp*$^{+}$,*nor,j)*; Л111(*ssp,u*$^{+}$,*hp-1, j-2*); Л114 (*ig, dd*) и Л 1106 (sp^{+}, rin, j-2) с мутантными маркерными признаками,

включая стерильность и особенности проявления мутантных генов с учетом их реакции на стрессовые условия по показателям компонентов и субкомпонентов продуктивности на наших экспериментальных участках в окрестностях г. Барнаула и Новосибирска демонстрируют новизну и оригинальность.

Эти линии могут восполнить имеющийся пробел в исследованиях нацеленных на создание сортов и гибридов F_1 томата с высоким качеством плодов, пригодных для функционального питания, достаточно разнообразных по форме, окраске, обладающих устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессорам в различных эколого-географических зонах (Молдова – Россия) выращивания и быть достаточно конкурентоспособным продуктом на рынке потребления. Поэтому они были вовлечены в скрещивания и, на их основе получено 24 гибридных комбинации, которые будут включены в селекционный процесс для изучения влияния мутантных генов на продуктивные показатели растений.

Оценка и анализ селекционного материала, полученного из Института генетики, физиологии и защиты растений Республики Молдова и его изучение в климатических условиях, резко отличных от тех, где они были созданы выявил высокую экологическую пластичность этих форм. Это является предпосылкой для расширения зоны их возделывания. Одновременно это может послужить и стартовой площадкой для разработки проекта предусматривающего мобилизацию генетического разнообразия (культурные и мутантные формы) для совместного изучения и создания новых сортов и гибридов F_1 томата. Результаты широкого испытания, которых в разных эколого-географических зонах (Молдова, Россия) позволят выделить самые перспективные сорта и гибриды с широкой нормой реакции, которые могут быть переданы в Государственные комиссии по сортоиспытанию Молдовы и России.

Ведущий специалист отдела новых методов селекции агрофирмы,
«Сибирский сад» доктор с-х наук, профессор АГАУ (Угарова С.В.)

Агроном -семеновод (Зеленин А.В.)

Лаборант (Мездрина Л.И.)

Подпись доктора с-х наук, профессора АГАУ Угаровой С. В. подтверждаем:

ФГБОУ ВО Алтайский ГАУ
16.10.2021
Подпись докум-д
заверяю о/дел-ва
Кузнецова О.А.

«APROBAT»

Directorul Institului de Genetică, Fiziologie și Protecția a Plantelor

Chișinău, srt. Pădurilor, 20

---------- **dr. hab. Larisa Andronic**

«21» februarie 2022

«APROBAT»

Conducătorul gospodăriei țărănească „Spînu Andrei George"

s. Ratuș, r. Criuleni

---------- **Andrei Spînu**

«21» februarie 2022

ACT

de implimentare în practică

Noi, subsemnații – directorul IGFPP, dr. hab in biol. Andronic L. și cercetătorul științific coordonator, dr. in șt. agricole Makovei M. am întocmit acest act în cadrul căruia transmitem, iar conducătorul gospodăriei țărănească Spînu A. acceptă semințe de soiuri și combinații hibride F_1 de tomate, create de autorul, Milania Makovei cu scopul cultivării în condiții industriale de producție (în serele) a gospodăriei țărănească "Spînu Andrei George" pe o suprafață de 800 m^2.

Se transmite pentru implementare material semincier: – s. MaKrista (sp – 1000 sem); s. Matriona (sp – 600 sem); s. Stefani (sp^+ – 700 sem); F_1 № 2 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 3 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 5 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 8 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 9 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 10 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 12 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 18 (sp^+ – 50 sem); F_1 № 28-8 (var II) (sp^+ – 50 sem).

Energia germinarea semințelor – 79 - 88%. *Germinarea semințelor* – 95,3 - 99%.

Cercetător științific coordonator, dr.in agr. M. Makovei

Conducătorul gospodăriei țărănească "Spînu Andrei George" A. Spînu

Декларация об ответственности

Я, нижеподписавшаяся, заявляю под свою личную ответственность, что представленные в диссертации материалы, являются результатом моих собственных исследований и научных достижений. Я осознаю, что в противном случае, буду нести ответственность в соответствии с действующим законодательством.

Маковей Миланья Дмитриевна

Подпись

Дата 22. 05. 2023.

INFORMAŢII PERSONALE

Makovei Milania

m_milania@mail.ru

Sexul F | Data naşterii 02.05.1958 | Naţionalitatea MDA

LOCUL DE MUNCA **Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor, USM**

EXPERIENŢA PROFESIONALĂ

2009 – 2023	• Cercetător științific coordonator, Institutul de Genetică, Fiziologie si Protecție a Plantelor
2000 – 2009	• Cercetător științific superior, Institutul de Genetică, Fiziologie si Protecție a Plantelor al AȘM
1992 – 2000	• Cercetător științific, Institutul de Genetică al AȘM
1989 – 1992	• Doctorant, Institutul de Cercetare a Legumicole - Moscova
1985 – 1989	• Specialist genetic, Institutul de Genetică al AȘM

EDUCAŢIE ŞI FORMARE

1980 – 1985	Universitatea Agrară de Stat din Moldova, Facultatea de Horticultură și Viticultură, studii superioare, agronom învățat (diploma KB Nr 583787 din 26 aprilie 1985)
1989 – 1992	Institutul de Cercetare a Legumicole – Moscova, studii doctorale, doctor în științe agricole (Diploma seria KD Nr 059269, Moscova)

COMPETENTE PERSONALE

Limba maternă: Limba gagauză

Alte limbi străine cunoscute

	INTELEGERE		VORBIRE		SCRIERE
	Ascultare	Citire	Participare la conversaţie	Discurs oral	
Limba rusă	C2	C2	C2	C2	C2
Limba romînă	C2	C2	B1	B1	C1
Limba engleza	A1	A2	_	_	

Competenţe dobândite la locul de muncă

- Specialist calificat în genetică și analiză cantitativă a caracterelor;
- dezvoltarea și utilizarea multelaterală a tehnologiilor gametice în ameliorarea practică;
- analiza și identificarea genelor marker mutante;
- organizarea procesului de ameliorare. Selectarea materialului inițial, hibridizarea și selectarea individuală de grup și în combinată prin utilizarea metodelor de laborator;
- metode de analiză a variabilitații recombinnative în populațiile segregante;
- metode de modelare artificială a stresurilor abiotice pentru evaluarea colecțiilor mari de mutanți;
- pregătirea preparatelor citologice;
- metode de analiză biochimică a fructelor;
- competență înaltă în metodele de microscopie;
- tehnologii pentru producerea semințelor hibrizilor de tomate heterotici F1 și pregătirea documentelor însoțitoare;
- metode de analiză statistică a materialului experimental primar;
- managementul procesului inovațional în știința

Competențe informatice O bună cunoaștere a instrumentelor si programelor Microsoft Office (Word, Statgraf, Statistica 7, Excel, Power Point etc.)

INFORMAȚII SUPLIMENTARE

Publicaţii Rezultatele știi,țifice sunt publicate în peste 172 lucrări științifice, inclusiv: **3** monografii, **6** articole în din străinătate recunoscute, **17** articole în reviste naționale de profil categoria B/C, **46** articole în culegeri internaționale, **15** articole în culegeri internaționale in RM, **9** articole in culegeri naționale cu participarea internaționale, **45** materiale/teze la conferințe/simpozioane științifice internaționale (peste hotare) și în republică, **6** articole de popularizare a științei, **10** brevete pentru soi de plantă, **11** adeverință de soi de planta. Realizările științifice au fost expuse și aprobate la **20/23** foruri științifice naționale/internaționale.

Rezultatele inovaționale au fost apreciate la saloane natonale/internaționale de inventică cu **14** medalii de aur, **6** argint, **6** bronz, **12** diplome de excelență

Monografii de specialitate monoautor

Маковей М. *Селекция томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с использованием гаметных технологий.* Tipografia “Print-Caro” 2018. 473 p. ISBN 978-9975-56-565-3

Маковей М. *Морфобиологические основы выращивания томата.* Tipografia “Print-Caro” 2021. 156 p. ISBN 978-9975-56-841-8

Маковей М.Д. *Потенциал мутантных форм томата для селекционно-генетических исследований.* Tipografia “Print-Caro” **2**022. 208 p. ISBN 978-9975-165-22-8

Articole în reviste științifice din străinătate recunoscute

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

Sîromeatnicov I., Cotenco E., Ciobanu R., Jacotă A., Şveţ Ş., **Makovei M.** The efficiency of natural bioregulators in the selection of valuable tomato genotipes. *Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii şi comunicări. Ştiinţele Naturii. 2010.* T. 26. N.1. ISSN 1454 + 6914.

Маковей М.Д. Микрогаметофитный отбор при селекции томата на устойчивость к стрессам. *Картофель и овощи.* Москва. 2010. № 1. с. 27-28. ISSN 0022 –9148

Маковей М.Д. Внутрипопуляционная вариабельность в потомствах F_3 и F_4 томата полученных от рекомбинантов F_2 устойчивых к высокой температуре по признакам мужского гаметофита. *Овощи России.* Москва. 2019. № 4. с. 37-43. ISSN 2072 –9146 *(print)* ISSN 2618 – 7132 *(online*). IF: 0,476

Маковей М. Д. Метод отбора и его влияние на интенсификацию селекционного процесса. *Овощи России.* Москва. 2020. № 5. с. 21-25. ISSN 2072 – 9146 *(print)* ISSN 2618 – 7132 *(online)*. IF: 0,475

Маковей М.Д. Характер воздействия мутантных генов на проявление селекционно-ценных признаков у томата. *Агрофизика.* Санкт-Петербург, 2022. № 2. с. 13-20. ISSN 2222 – 0666. DOI: 10.25695/AGRPH.2022.02.*03* *IF: 0,287*

Publicaţii **Articole în reviste din Registrul Național al revistelor de profil**

Маковей М. Влияние опыления предварительно прогретой пыльцой на устойчивость гибридов F_1 томатов. *Известия Академии Наук Молдовы. Биологические, химические и сельскохозяйственные науки.* 2003. № 2. с. 94-97. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Изучение наследования устойчивости к температурному стрессу у гибридов F_1, по признакам мужского гаметофита. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2008. N.3 (306). p. 57-66. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М., Грати М., Михня Н., Грати В. Скрининг культурного генофонда томатов на устойчивость к высокотемпературному стрессу по признакам пыльцы. *Ştiinţa Agricolă.* 2009. N. 2. p. 18-22. ISSN 1857 – 0003 *(print)*, ISSN 2587 – 3202 (*electronic*)

Mihnea N., Grati M., **Makovei M.,** Jacotă A. Potenţialul genetic de rezistenţă la arşiţă al soiurilor şi liniilor valoroase de tomate. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2009. N. 2 (308). p. 64 – 69. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Д. Селекционная ценность гибридных популяций томатов, полученных из трансгрессивных рекомбинантов, устойчивых по признакам пыльцы. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2010. N.1 (310). p. 53-61. ISSN 1857 – 064X

Маковей М. Д. Доля влияния родительских компонентов скрещивания на наследуемость устойчивости к температурным стрессам у томатов. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2011, N.1 (313), p. 88-94. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М., Ганя А. Мутантные формы томатов, как источники хозяйственно ценных признаков для селекции. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2012, N. 2 (317), p. 91-100. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Д. Генетическая разнородность мутантных форм томата по устойчивости мужского гаметофита к жаре, засухе и холоду. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2011, N. 2 (317), p. 76-84. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Современные тенденции в селекции томата. *AGRICULTURA Moldovei.* 2014. N. 3-4, p. 34-37. ISSN 0582 5229.

Маковей М., Ганя А. Генетический потенциал коллекции мутантов томата и его значение для решения задач практической селекции. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2015. N. 1(325), p. 110-119. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Д. Генотипическая вариабельность по основным селекционно-ценным признакам в потомстве сортолинейного гибрида томата. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2016. N. 2 (329), p. 61-69. ISSN 1857 – 064X

Маковей М., Ботнарь В. Новые сорта томата с комплексом хозяйственно-ценных признаков для выращивания в условиях Молдовы. *Ştiinţa Agricolă.* 2016. N. 1. p. 60-65. ISSN 1857 – 0003 *(print)*, ISSN 2587 – 3202 (*electronic*)

Маковей М., Ботнарь В. Прогнозирование эффективности подбора исходных родительских форм при создании гетерозисных гибридов F_1 томата путем определения степени доминирования селекционно-ценных признаков. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2017. N.1 (331), p. 73-82. ISSN 1857–064X

Маковей М. Д., Ботнарь В.Ф. Создание исходного материала томата с функциональной стерильностью для использования в гетерозисной селекции. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2017. N. 2 (332), p. 76-85. ISSN 1857 – 064X. M*Vieţii.* 2017. N. 2 (332), p. 76-85. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Изменчивость признаков мужского гаметофита у перспективных линий томата в зависимости от уровня закладки соцветия на вегетирующем растении. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele Vieţii.* 2017. N. 3 (333), p. 96-106. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Сравнительный анализ эффективности использования сочетания традиционных и нетрадиционных методов отбора в селекции томата. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2018. N.3 (336), p. 115-124. ISSN 1857 – 064X.

Маковей М. Изменчивость некоторых признаков пыльцы у мутантных форм томата под действием абиотических стрессов. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii.* 2019. N. 1 (337), p. 81-91. ISSN 1857 – 064X.

Brevet pentru soi de planta

Publicaţii

Mihnea N., Grati V., Lupașcu G., Botnaru V., **Makovei M.** Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *Mary Gratefylly*. MD 149 din 2014.01.31
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V., Lupașcu G. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *MAKRISTA*. MD 157 din 2014.06.30
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *MILORANJ*. MD 158 din 2014.06.30
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V., Ştefărță A. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *STEFANI*. MD 159 din 2014.06.30
Makovei M., Guseva L., Botnari V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *PRICHINDEL*. MD 242 din 2017.08.31
Makovei M., Guseva L., Botnari, V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *VIVAT*. MD 243 din 2017.08.31

Makovei M. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *CIREAȘCĂ*. MD 307 din 2019.08.31
Makovei M., Botnari V., Ganea A. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *MATRIONA*. MD 309 din 2019.08.31
Makovei M., Botnari V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *DIMETRA*. MD 372 din 2021.05.18
Makovei M., Botnari V. Brevet pentru soi de plantă. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul *ILICA*. MD 375 din 2021.05.18

Adeverinţă pentru soi de plantă

Mihnea N., Grati V., Lupașcu G., Botnari V., **Makovei M.** Adeverință pentru soi de plante Nr. 582.5. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Mary Gratefully
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V., Lupașcu G. Adeverință pentru soi de plante Nr. 583.1. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul MaKrista
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V. Adeverință pentru soi de plante Nr. 584.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul MilOranj
Makovei M., Guseva L., Beleaev P., Botnari V., Ştefîrță A. Adeverință pentru soi de plante Nr. 659.1. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Stefani
Makovei M., Guseva L., Botnari V. Adeverință pentru soi de plante Nr. 658.1. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Vivat
Makovei M., Guseva L., Botnari V. Adeverință pentru soi de plante Nr. 657.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Prichindel

Makovei M. Adeverință pentru soi de plante Nr. 720.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Cerească
Makovei M., Botnari V., Ganea A. Adeverință pentru soi de plante Nr. 774.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Matriona
Makovei M., Botnari V. Adeverință pentru soi de plante Nr. 772.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Dimetra
Makovei M., Botnari V. Adeverință pentru soi de plante Nr. 773.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Ilica
Makovei M. Adeverință pentru soi de plante Nr. 815.1 Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Soiul Petramak
Toate soiurile sunt inclus In: *Catalogul Soiurilor de Plante a Republicii Moldova in anii* – 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2022.

Proiecte de cercetare

2001-2005 executor de proiect „Studierea rezistenței gametofitului mascul al plantelor cultivate la temperaturi stresante și salinizare, elaborarea unor tehnologii noi de obținerea a genotipurilor rezistente**" (01.14.06F)**
2006-2010 executor în proiect „Evaluarea de noi principii și tehnologii ameliorative, crearea de soiuri și hibrizi de plante cerealiere, leguminoase, legumicole și aromatice cu potențial înalt de productivitate, rezistență ecologică și calitate sporită" **06.407.005F**
2011-2014 executor în proiect „Conservarea *in situ* și *ex situ* a agrobiodiversității vegetale, ma nagementul și utilizarea durabilă a resurselor genetice vegetale pentru alimentație și agricultură în Republica Moldova" **11.817.04.08A**
2015-2019 executor în proiect „Elaborarea și managementul Sistemului național de conservare a agrobiodiversității vegetale pentru agricultură și securitatea alimentară a Republicii Moldova" **15.817.05.15A**
2020-2023 executor în proiect „Conservarea *ex-situ* de lungă durată a resurselor genetice vegetale în banca de gene cu utilizarea metodelor biologiei moleculare în testarea stării de sănătate a dermoplasmei vegetale" **20.80009.5107.11**
2022-2023 conducator de proiect Postdoctorat "Potențialul genetic al genofondurilor tomatelor de cultură și mutante *(Solanum lycopersicum L.),* metode de cercetare și utilizare în ameliorare" **22.00208.5107.03/PD II**

Seminare științifice de profil	Membru al Seminarelor științifice de profil la specialitățile 411.04. Ameliorarea plantelor și producerea semințelor, 411.05. Legumicultură
Titlu științific	Conferențiar cercetător, specialitatea Ameliorarea plantelor și producerea semințelor (atestat seria CC Nr 0132. 2008, Chișinău)
Distincții	
10 noiembrie 2014	Diploma Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor cu prilejul Zilei Internaționale a Științei pentru Pace și Dezvoltarea, pentru crearea și transmiterea la CSTSP a RM a soiurilor noi de tomate Prichindel, Vivat
9 noiembrie 2018	Diplomă de Onoare a Ministerul Educației, Culturii și Cercetării al Republicii Moldova, în semn de înaltă recunoștința și apreciere pentru activitatea prodigioasă și contribuția substanțială la dezvoltarea științei, promovarea rezultatelor remarcabile în domeniul cercetării și inovării și cu prilejul Zilei Științei în Republica Moldova
10 noiembrie 2019	Diploma Institutului de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor pentru merite remarcabile în activitatea de cercetare și cu prilejul Zilei Internaționale a Științei pentru Pace și Dezvoltare

© Uniunea Europeană, 2002-2015 | europass.cedefop.europa.eu