no. 1 (2025), pp. 90-101
ISSN 1857-0003 E-ISSN 2587-3202

DOI: 10.55505/SA.2025.1.10
UDC: 635.64:631.524 (478)

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ F_1 ТОМАТА

Миланья МАКОВЕЙ, ORCID: 0009-0009-5039-6270

Институт Генетики, Физиологии и Защиты Растений,
Государственный Университет Молдовы

Corresponding author: Миланья МАКОВЕЙ – e-mail: milania.makovei@sti.usm.md

Abstract. The article presents the results of a comprehensive study of heterotic F_1 tomato hybrids (10 combinations) obtained from crossing specially created breeding lines with different combinations of mutant marker genes. Differences between F_1 hybrids in the degree of variability of the main economically valuable quantitative traits depending on the genotypic features of parental forms and growing conditions of plants were shown. Early maturing, highly productive F_1 hybrids (4 combinations) with optimal ratio of the elements of plant morphological structures and with high total and marketable yield, simultaneously combining resistance to high- and low temperature stress factors and stable manifestation of all studied traits were selected. The ambiguous influence of mutant marker genes on the manifestation and degree of variability of traits is shown: a) positive, on the change of plant structural elements (length of internodes, limited formation of lateral shoots and dense placement of inflorescences); b) negative, on the nature of manifestation of reproductive system traits (pollen quality and its functionality, fruit traits).

Keywords: *Solanum lycopersicum L.; F_1 hybrids; Mutant marker genes; Breeding-valuable traits; Variability.*

Реферат. В статье представлены результаты комплексного изучения гетерозисных гибридов F_1 томата (10 комбинаций), полученных от скрещивания специально созданных селекционных линий с разным сочетанием мутантных маркерных генов. Показаны различия между гибридами F_1 по степени фенотипической изменчивости основных хозяйственно-ценных количественных признаков в зависимости от генотипических особенностей родительских форм и условий выращивания растений. Выделены раннеспелые, высокопродуктивные гибриды F_1 (4 комбинации) с оптимальным соотношением элементов морфологических структур растений, высокой общей и товарной урожайностью, одновременно сочетающих устойчивость к высокой и низкой температурам. Показано неоднозначное влияние мутантных маркерных генов на проявление и степень изменчивости признаков: а) положительное, на изменение структурных элементов растений (длина междоузлий, ограниченное формирование боковых побегов и частое размещение соцветий); б) отрицательное, на характер проявления признаков репродуктивной системы (качество пыльцы и её функциональность, признаки плода).

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum L.; Гибриды F_1; Мутантные маркерные гены; Селекционно-ценные признаки; Изменчивость.*

ВВЕДЕНИЕ

Прогресс в широком практическом использовании явления гетерозиса до сих пор продолжает стимулировать интерес учёных-генетиков к исследованию этого уникального феномена. Несмотря на длительные, дорогостоящие и тщательные исследования механизмов гетерозиса, проблема его прогнозирования остаётся нерешённой (Khotyleva et al., 2016). Отсутствие единой теории, раскрывающей механизм проявления гетерозиса, не препятствует его широкому применению в сельскохозяйственной практике.

Из общей площади возделывания томатов в мире (около 5 млн гектаров) 68,7 % составляют гетерозисные гибриды. В таких странах, как США, Япония, Нидерланды, Польша, Франция и других (http: www.ptab.org), производство томатов полностью основано на гетерозисных гибридах F_1. Учёными этих и других стран (Болгария, Россия, Италия, Молдова и др.) экспериментально доказана эффективность использования не только F_1-гибридов томата, но и других сельскохозяйственных культур (кукуруза, подсолнечник, сорго, свёкла, рапс и др.). Преимущество селекции и выращивания гибридов F_1, в частности томата, определяется высоким эффектом гетерозиса по основным хозяйственно ценным признакам – стабильной урожайности, скороспелости, качеству продукции (Ганева & Данаилов, 2015; Кравченко, 1991), устойчивости к болезням и высокой экологической пластичности (Khotyleva et al., 2016; Micu, 2015).

Гетерозисные гибриды F_1 по общему и раннему урожаю превосходят районированные сорта томата на 25–50 % и более (Авдеев, 2004). Их возделывание является экономически выгодным, поскольку дополнительные затраты на получение гибридных семян окупаются даже при незначительном (до 5 %) увеличении урожайности. Кроме того, как отмечает Ю. Авдеев (2004), использование гибридов F1 обеспечивает селекционеру защиту авторских прав и возврат инвестиций, вложенных в многолетние селекционно-генетические исследования. Благодаря широкому применению гетерозисных гибридов F1 за последние 15–20 лет удалось увеличить урожайность томата на 20–50 % (Korol, 2022).

Наряду с массой преимуществ выращивания гибридов F_1, имеются и существенные недостатки. Это повышенная интенсивность роста вегетативной массы, составляющими которой являются длина междоузлий, число листьев между ними и соцветиями, а также излишнее формирование боковых побегов (пасынков). Эти недостатки вызывают необходимость разработки и применения специальных приемов подвязки растений и удаления боковых побегов, что приводит к увеличению затрат ручного труда и негативно влияет на плодоношение. Снижается эффективность максимального использования как общей, так и вертикальной площади теплиц, что приводит к увеличению себестоимости производимой продукции (Korol, 2022).

Также следует отметить, что гетерозис, как феномен превосходства гибрида над родительскими формами проявляется в конкретных, условиях среды и подвержен явлению взаимодействия генотип – среда (Khotyleva et al., 2016). Это заключение находит свое подтверждение и в работах других авторов (Micu, 2015; Маковей, 2018; Musteața et al., 2024). Поэтому, селекция на гетерозис, как и любая селекционная схема, должна быть экологически целенаправленна на конкретную совокупность сред (почвенно-климатические, агротехнические и смену чередования абиотических стрессов в онтогенезе). Первостепенное значение при этом представляет непрерывный поиск исходного материала с хозяйственно-ценными признаками и высокой комбинационной способностью (Маковей, 2018). Особый интерес в этом плане представляет наличие доноров с определенным генетическим контролем

(мутантные гены), идентификация которых на ранних этапах онтогенеза позволяет определить гибридные растения (Маковей, 2022). Есть мнение (Куземинский, 2004; Чесноков и др., 2020), что разнокачественность родительских форм томата по некоторым мутантным генам при их комплементарном действии в F_1 способствуют появлению эффекта гетерозиса. Одним из важнейших инструментов решения столь сложных задач, может быть комплексный подход к исследованиям, который предусматривает сочетание методов классической селекции с современными (в нашем случае, это гаметные технологии) как на этапе создания родительских форм, так и в процессе изучения гибридов F_1, полученных на их основе. Активное внедрение гаметных технологий в рабочие программы способствует быстрой и эффективной оценке большого количества генотипов, идентификации и отбору наиболее ценных, установлению закономерностей изменчивости признаков в зависимости от генотипа и действия факторов среды, тем самым способствуя интенсификации селекционного процесса (Маковей, 2018).

Цель исследований – создание высокопродуктивных, устойчивых к абиотическим факторам гетерозисных гибридов томата F_1 со стабильным проявлением морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков с использованием сочетания методов традиционной селекции с гаметными и генетически контрастного материала с мутантными маркерными генами в качестве родительских форм.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальным материалом служили 10 гибридных комбинаций томата F_1, полученные с использованием специально созданных селекционных линий с разным сочетанием мутантных маркерных генов: Л8 (*sp*$^+$, *u*, *nor*); Л 28 (*sp*$^+$, *Mi*, *Tm-2*, *rin*); Л 111 (*sp*$^±$, *nor*, *j-2*); Л 202 (*sp*$^+$, *bk*, *u*) и Л11069 (*sp*$^+$, *nor*, *br*, *Tm-2a*, *ls*, *j*), происходящих от полукультурных и мутантных форм. Другая группа это высокопродуктивные с разной побегообразующей способностью, культурного типа линии с высокой комбинационной способностью – Л8, Л16, Л187, Л828, Л556 и сорт Stefani. Растения гибридов выращивали на экспериментальном участке (в грунтовой теплице) Института генетики, физиологии и защиты растений в три разных по климатическим условиям года (2020-2022), на делянках 10 м^2 по 45 учетных растений от каждой гибридной комбинации (Orzan & Ionescu, 1989). В лабораторных условиях тестировали гибриды F1 на устойчивость к высокой (45°C / 8 часов) и низкой температурам (6°C/24 часа) по признакам мужского гаметофита (прорастание- жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок – контроль; жаростойкость пыльцы и устойчивость по длине пыльцевых трубок; холодостойкость пыльцы и устойчивость по длине трубок) на искусственно созданных стрессовых фонах (Маковей, 2018). Изучали 20 хозяйственно-ценных количественных признаков по каждой комбинации F_1. Характер проявления и степень изменчивости признаков оценивали в рамках 5 групп:

- Первая группа – признаки, связанные с длиной вегетации и продолжительностью прохождения отдельных его фенофаз (число дней от всходов до начала цветения, от начала цветения до начала созревания плодов, от начала созревая до сбора плодов);
- Вторая группа включает признаки архитектоники растения (число междоузлий на главном стебле растения, длина междоузлий, количество соцветий на растении и число боковых побегов (пасынков);
- Третья группа – признаки плода (масса, число семенных камер, толщина перикарпия);

- Четвертая группа признаков связана с показателями компонентов продуктивности растения (общая урожайность, урожайность товарных плодов, завязываемость плодов);
- Пятая группа признаков, это устойчивость гибридов F_1 к высокой и низкой температурам по комплексу признаков мужского гаметофита.

Количественные показатели по исследуемым признакам получали с применением следующих методик: Фенологическое наблюдения и морфологическое описание характера проявления и степени выраженности мутантных маркерных признаков (Маковей, 2022); Биометрия основных параметров растений гибридов F_1 (UPOV, 2012); Оценка устойчивости к абиотическим факторам (Маковей, 2018); Учет продуктивности и качества плодов у гибридов F_1 (Orzan et al., 1989); О степени фенотипической изменчивости признаков судили по среднему (за 2020-2022 гг.) коэффициенту вариации (V), амплитуде его изменчивости и среднеквадратических отклонений при оценке растений гибридных популяций F_1 в разные годы исследований (Доспехов, 1985); В зависимости от величины коэффициента вариации признаки делятся на слабо варьирующие (V<10%), средне (V=10-20%) и сильно варьирующие (V>20%). Генетико-статистический анализ изученных количественных признаков позволяет определить степень генетической стабильности относительного каждого признака, индивидуально по каждой комбинации F_1 в зависимости от характеристик исходных родительских форм и условий выращивания растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Первая группа признаков – продолжительность вегетационного периода. Знание характера проявления этого признака связано, прежде всего, с задачей создания гибридов F_1 разных сроков созревания, и в первую очередь раннеспелых. В условиях Республики Молдова в связи с дефицитом энергоресурсов и дороговизной их использования, особенно актуальна задача создания гибридов томата, способных завязывать плоды при температурных режимах отличных от оптимальных для выращивания их в более ранние периоды в необогреваемых пленочных теплицах.

В изученной в 2020-2022 гг. группе из 10 гибридов F_1 выявлены достаточно выраженные различия, как в целом по длине вегетационного периода «всходы-созревание», так и по продолжительности прохождения отдельных его фенофаз. Наиболее раннеспелыми являются гибриды F_1 от комбинаций Л8 х Л28, Л28 × Л202, Л202 х Л111 и Л187 × Л828 с самым коротким периодом прохождения фенофаз «всходы-цветение» – 51 и 54 дня и «начало созревания-первый сбор плодов» – 11 и 12 дней соответственно (Таблица 1). Наиболее продолжительными эти фенофазы (61-63дня и 19-23 дня соответственно) были у гибридов F_1, полученных при скрещивании линий, где одна или обе родительские формы являются носителями мутантных маркерных генов *rin (ripening inhibitor)* и *nor (non-ripening)*, отвечающих за плотность и длительность созревания плодов.

Стабильный характер проявления (V=4-10%) признака продолжительность фенофазы «всходы-цветение» отмечен практически по всем комбинациям гибридов F_1 (Таблица 1). Тогда как высокая (V>21%) и средняя степень изменчивости (V=11-20%) наблюдается по фенофазам «цветение-созревание и созревание-первый сбор плодов» как в зависимости от генотипических особенностей каждого из изученных гибридов F_1, так и условий их выращивания (Таблица 1). У гибридов F_1 от комбинаций Л8 х Л28, Л28 х Л202, Л202 х Л111 и Л187 х Л828 выявлен самый низкий коэффициент вариабельности (от 4 до 11%), что указывает на генетическую

детерминированность признака «длина вегетации». Они характеризуются как раннеспелые (95-104 дня). Остальные гибриды F_1, показали высокую степень изменчивости изученных признаков (Таблица 1) и относятся к группе среднеспелых с более длинным периодом вегетации (от 111 до 118 дней). Из данных в таблице 1 видно, что степень фенотипической изменчивости периодов прохождения фенологических фаз у гибридов F_1 разная, и преимущественно определяется генотипическими особенностями их родительских форм. Показатели изученных признаков выше, в комбинациях F_1, где родительские линии являются носителями большего числа мутантных маркерных генов со сложным их сочетанием (Таблица 1).

Таблица 1. *Изменчивость периодов прохождения фенологических фаз у гибридов F_1, влияющих на продолжительность вегетационного периода (средние за 2020 – 2022 гг.)*

Комбинации гибридов F_1	От всходов до цветения, дни		От цветения до начала созревания плодов, дни		От начала созревания до 1-го сбора плодов, дни	
	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %
Л8 × Л16	59 ± 0,8	6 ± 0,7	32 ± 1,4	5 ± 0,3	17 ± 0,6	20 ± 1,4
Л8 × Л28	56 ± 0,4	9 ± 1,2	35 ± 0,8	4 ± 0,7	13 ± 0,4	8 ± 0,3
Л28 × Л202	51 ± 0,6	4 ± 0,3	33 ±1,1	6 ± 0,6	11 ± 0,7	5 ± 0,4
Л202 × Л111	55 ± 1,3	10 ± 0,6	33 ± 0,6	10 ± 0,4	16 ± 0,8	9 ± 1,2
Л111 × Л11069	62 ± 0,7	7 ± 0,7	33 ± 0,7	13 ± 0,7	23 ± 1,1	12 ± 0,8
Л187 × Л828	54 ± 0,8	5 ± 0,4	32 ± 1,3	10 ± 0,6	12 ± 0,5	11 ± 0,6
Л11069 × Л28	63 ± 1,1	9 ± 0,8	37 ± 0,4	21 ± 0,7	17 ± 0,6	23 ± 1,3
Л11069 × Л556	61 ± 0,9	13 ± 1,1	38 ± 1,2	23 ± 1,6	19 ± 0,3	20 ± 0,8
Л11069 × Л828	56 ± 1,3	7 ±0,3	33 ± 0,6	21 ± 1,1	20 ± 0,6	18 ± 0,5
Stefani × Л11069	57 ± 1,7	11 ± 0,9	34 ± 1,1	24 ± 1,7	24 ± 1,4	22 ± 1,1
Средняя вариабельность признаков, %		9,1 ± 0,7		14,4 ± 0,8		15,6 ± 0,8

Вторая группа признаков. Эффективность практического использования гибридов F_1 томата в значительной степени зависит от габитуса и архитектоники растения, а также его репродуктивной системы. Составляющими, которых являются: тип роста растений, длина междоузлий, количество листьев и соцветий между ними и интенсивность формирования боковых побегов (пасынков). Как ранее было отмечено, наиболее востребованы в настоящее время гетерозисные гибриды томата, растения которых имеют короткие междоузлия, частое расположение соцветий на растении, со слабой пасынкообразующей способностью и плотными, однородными по форме и массе плодами. Для создания гибридов с таким сочетанием признаков, нами в селекционный процесс были вовлечены полумутантные линии, являющиеся носителями мутантных маркерных генов *ls (lateral suppresser)*, *br (brachytic)*, *rin (ripening inhibitor)*, *nor (non-ripening)* и *alc (alcobaca)*, контролирующих характер проявления обозначенных признаков.

Изучение и анализ гибридов F_1 показал, что они отличаются между собой по общему числу междоузлий на растении (Таблица 2). Меньше и короче междоузлия у гибридов F_1 с полудетерминантым типом роста растений (Л8 х Л16, Л111 х

Л28, Л11069 х Л828 и Stefani х Л11069) и существенно выше показатель признака у остальных гибридов, которые имеют индетерминантный тип роста растений. Степень изменчивости признака варьирует от низкого (V = 6,8-7,4%) до очень высокого (V=21-26%) в зависимости от гибридной комбинации (Таблица 2).

Таблица 2. *Изменчивость признаков, формирующих архитектонику гибридных растений от разных гибридных комбинаций (среднее за 2020 – 2022 гг.)*

Комбинации гибридов F_1	Число междоузлий на главном стебле растения, штук		Длина междоузлий, см		Количество соцветий на растении, штук		Число боковых побегов (пасынков) на растении, штук	
	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %
Л8 × Л16	22±1,2	26±1,6	13±0,3	14±0,4	7,6±0,6	11±0,7	5,3±0,4	23±0,4
Л8 × Л28	25±1,6	19±0,7	10±0,8	11±0,7	8,3±1,1	14±0,4	8,1±0,7	17±0,6
Л28 × Л 202	29±1,4	21±1,2	10±0,6	16±0,6	11±0,7	13±0,8	6,6±0,7	14±0,4
Л202 × Л111	26±0,8	13±0,8	11±0,7	10±0,8	9,6±1,0	9±0,3	5,0±0,4	16±0,6
Л111 × Л11069	20±1,3	17±0,4	8,5±0,6	13±0,6	7,8±0,6	16±0,6	2,4±0,3	8±0,4
Л187 × Л 828	30±2,1	14±1,1	12±0,8	11±0,7	9,5±0,4	12±0,8	9,3±1,2	21±0,8
Л11069 × Л28	26±1,2	6,8±0,3	8±0,6	8±0,4	9,0±0,5	9±0,7	3,5±0,2	5±0,4
Л11069 × Л556	28±1,4	7,4±0,6	8,6±0,7	7±0,6	8,8±1,1	8±0,6	4,2±0,7	7±0,6
Л11069 × Л828	24±0,8	10,3±1,3	9±0,9	9±0,7	7,8±0,4	11±0,7	3,9±0,4	6±0,3
Stefani × 11069	21±1,6	21±0,8	8,5±0,7	16±0,6	7,4±0,7	13±0,6	4,8±0,3	15±0,7
Средняя вариабельность признаков, %		16,8±0,9		11±0,6		11±0,5		13±0,5

Стабильный характер проявления всех признаков второй группы в три разных года исследований выявлен у гибридов F_1 в комбинациях с линиями культурного типа 28, 556, 828 и полумутантной Л11069, где она используется в качестве материнского компонента (Таблица 2). Эти гибриды имеют короткие междоузлия, больше соцветий на растении, практически не формируют боковых побегов, в редких случаях 3-4 слаборазвитых пасынка на 24-28 узла, которые не требуют их удаления. В комбинациях же гибридов, где Л11069 используется в качестве отцовского компонента, наблюдается неоднозначный характер проявления признаков с разной и более высокой степенью их изменчивости как в пределах популяций каждой из них, так и между гибридами F_1 (Таблица 2).

В целом характер проявления признаков, влияющих на габитус и архитектонику растений и степень их изменчивости у гибридов F_1 с полумутантной линией 11069, которая является носителем генов *ls* и *br*, свидетельствует о сложном характере наследования этих генов и одновременно об эффективности их использования при правильном подборе родительских форм. Согласно существующим теориям (Куземинский, 2004; Koyano et al., 2005; Чесноков и др., 2020), гибриды F_1 с линией 11069, могут быть ценным исходным материалом, гарантирующем в будущем отбор искомых генотипов, родоначальников новых линий, сортов и гибридов с оригинальным сочетанием мутантных маркерных и хозяйственно ценных признаков для расширения индустриальных и технологических возможностей данной культуры.

Третья группа признаков. Масса плода – один из наиболее подверженных влиянию факторов внешней среды признак (Жученко, 1973). Изученные гибриды отличаются между собой по массе плода 70-130 г. Выращивание растений гибридов F_1 в три разных года показало, что генотипические особенности характерные для каждого из них сохранятся, но имеются сильно выраженные различия между гибридами F_1 относительно степени фенотипической изменчивости признака (V=11-24%). Выделен только один гибрид F_1 (Л28 х Л202) со стабильным его проявлением (V=9,0%). У остальных гибридов F_1, средний коэффициент по годам исследований варьировал от 11 до 24% (Таблица 2). Как отмечают А. Жученко (1973) и Л. Гусева (1989), признак «масса плода» это конечный продукт различного действия и взаимодействия комплекса генов. Признак очень сложный, ещё и в силу того, что составляющие его компоненты – число семенных камер (локул) и толщина перикарпия контролируются различными группами генов. Подтверждением являются и полученные нами результаты, где отмечается высокая степень изменчивости этих признаков (Таблица 3). По числу семенных локул, изменчивость была разной от 10 до 27%. Выражены различия между гибридами F_1 и по толщине перикарпия (V= 7,4 - 28,3%). Одновременно следует отметить, что выделены гибриды F_1 – Л8 х Л16, Л8 х Л28 и Л28 хЛ202) с константным показателем среднего коэффициента вариации данного признака (V=7,4-9,8%) (Таблица 3).

Таблица 3. *Изменчивость показателей признаков плода (среднее за 2020 – 2022 гг.)*

Комбинации гибридов F_1	Масса плода, г		Число семенных камер (локул), штук		Толщина перикарпия, см	
	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %
Л8 × Л16	100 ± 1,3	11 ± 0,7	4,1 ± 0,2	11 ± 0,6	0,6 ± 0,01	9,4 ± 0,3
Л8 × Л28	110 ± 0,8	13 ± 0,6	3,5 ± 0,1	10 ± 0,7	0,6 ± 0,03	7,4 ± 0,3
Л28 × Л202	108 ± 1,1	9 ± 0,7	4,3 ± 0,2	16 ± 1,3	0,7 ± 0,02	8,7 ± 0,6
Л202 × Л111	130 ± 1,4	11 ± 0,6	4,6 ± 0,4	14 ± 0,9	0,9 ± 0,02	9,8 ± 0,5
Л111 × Л11069	100 ± 0,9	24 ± 1,3	3,3 ± 0,2	27 ± 0,7	0,6 ± 0,02	25 ± 0,4
Л187 × Л 828	120 ± 0,8	11 ± 0,8	4,2 ±0,2	13 ± 0,9	0,4 ±0,01	10,3 ± 0,6
Л11069 × Л28	90 ± 0,4	23 ± 1,3	3,1 ± 0,1	24 ± 0,7	0,3 ± 0,01	28,3 ± 1,1
Л11069 × Л556	70 ± 0,6	19 ± 1,1	2,7 ± 0,4	21 ± 1,6	0,2 ± 0,02	21,5 ± 1,4
Л11069 × Л828	80 ± 0,7	21 ± 1,4	2,4 ± 0,6	23 ± 1,4	0,2 ± 0,01	24 ± 1,2
Stefani × Л11069	115 ± 1,6	21 ± 1,7	4,4 ± 0,3	27 ± 1,1	0,5 ± 0,01	25,4 ± 1,1
Средняя вариабельность признаков, %		16,3 ± 1,0		18,9 ± 0,9		16,2 ± 0,7

Степень фенотипической изменчивости признаков плода также существенно выше в комбинациях с линией 11069. Вероятно, в геномах этих гибридов F_1 присутствует большее число мутантных генов, которые формируют аддитивный фактор, где каждый из генов усиливает фенотипические эффекты другого. Результат взаимодействия мутантных генов, носителем которых является Л11069 с генами или группами генов, влияющих на разные стадии развития признака «масса плода» оказался очень сложным, что привело к высокой степени изменчивости показателей всех признаков плода (Таблица 3).

Четвертая группа признаков характеризует продуктивность гибридов F_1. Средние величины, отражающие общую урожайность одного растения в зависимости от комбинации гибрида F_1, колеблются от 6,8 кг до 11,7 кг (Таблица 4). Различия достаточно выражены между гибридами F_1 и, относительно степени изменчивости признака «общая урожайность» при выращивании их растений в три разных года (V=11,8-30,4%). Аналогично высокая изменчивость имела место и по признакам завязываемость плодов (V=23,2-33,2%) и товарная урожайность (V= 15,3-21,7%) (Таблица 4). Здесь опять же, следует отметить, что степень изменчивости была очень высокой в комбинациях гибридов F_1 с линией 11069 (V=21,6%-30,4%). Вывод, сделанный по третьей группе признаков в комбинациях с линией 11069, справедлив и в данном случае.

Из изученных гибридов F_1, высокая урожайность (9,3 – 11,7 кг/растение) с высоким качеством плодов зарегистрирована по комбинациям – Л8 х Л16, Л8 х Л28, Л28 х Л202 и Л187 х Л828 (Таблица 4). В популяциях этих гибридов больше однородных плодов с высокой товарностью. Можно предположить, что присутствие генов *rin* и *nor* в их геномах обеспечивает плодам большую плотность. Возможно, этому способствовала и меньшая степень пораженности их плодов грибными и бактериальными болезнями. Растения этих гибридов меньше реагировали на перепады температур «день-ночь» при выращивании их в ранний период в необогреваемых пленочных теплицах. Они более толерантны к выращиванию при высокотемпературных режимах в летний период, и менее подвержены вирусным инфекциям. Ниже, чем у остальных и степень изменчивости признаков плода у них (Таблица 3). Это позволяет нам рекомендовать их для выращивания в обычных грунтовых и высокотехнологичных теплицах в условиях Республики Молдова.

Таблица 4. *Изменчивость признаков продуктивности у гибридов F_1 (среднее за 2020–2022 гг.)*

Комбинации гибридов F_1	Общая урожайность, кг/растение		Завязываемость плодов, %		Товарная урожайность, кг/растение	
	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %	X±mx	V±mv, %
Л8 × Л16	9,3 ± 0,6	14,2 ± 1,2	88,7 ± 1,7	14,8 ± 0,6	8,7 ± 0,8	10,7 ±1,3
Л8 × Л28	10,6 ± 0,8	18,7 ± 0,9	76,3 ± 2,3	16,4 ± 0,6	9,5 ± 1,0	12,4 ± 0,9
Л28 × Л202	11,7 ± 0,7	11,8 ± 2,1	87,4 ± 1,4	17,6 ± 1,1	10,6 ± 0,8	11,1 ± 0,8
Л202 × Л111	10,8 ± 0,7	16,7 ± 1,3	81,0 ± 2,0	19,4 ± 0,7	10,1 ± 0,7	18,6 ± 1,1
Л111 × Л11069	9,2 ± 0,4	27,3 ± 1,6	72,6 ± 2,1	27,3 ± 1,3	7,8 ± 0,7	16,7 ± 1,6
Л187 × Л 828	11,4 ± 0,6	12,4 ± 1,1	84,3 ± 1,9	15,1 ± 0,9	10,7 ± 0,6	11,8 ± 1,4
Л11069 × Л28	7,6 ± 0,6	21,6 ± 2,0	86,6 ± 1,6	33,2 ±1,4	6,2 ± 0,7	21,7 ± 2,0
Л11069 × Л556	8,1 ± 0,9	23,2 ± 1,9	86,2 ± 1,6	24,1 ± 1,6	7,4 ± 0,4	18,4 ± 1,6
Л11069 × Л828	6,8 ± 0,4	30,4 ± 1,7	83,2 ± 2,2	26,7 ± 1,6	6,3 ± 0,7	21,2 ± 1,8
Stefani × Л11069	8,6 ± 0,7	25,8 ± 1,1	78,3 ± 2,1	23,2 ± 0,6	7,7 ± 0,6	15,3 ± 0,9
Средняя вариабельность признаков, %		21,2 ± 1,5		22,3 ± 1,4		17,9 ± 1,3

Пятая группа признаков свидетельствует об эффективности селекции гибридов F_1 на устойчивость к абиотическим факторам среды. Начальным этапом селекционной работы в этом направлении была оценка исходных родительских форм на устойчивость к высоко- и низкотемпературным стресс-факторам на искусствен-

но созданных стрессовых фонах. Выделенные линии, с разным уровнем и типами устойчивости в сочетании с рядом других хозяйственно-ценных признаков, в том числе маркерных, были вовлечены в скрещивания для получения гибридов F_1. Оценка устойчивости гибридов F_1 томата проведена на одной из наиболее уязвимых этапов онтогенеза – стадия зрелого мужского гаметофита. Мужской гаметофит наиболее чувствителен влиянию и смене условий внешней среды, в отличие от женского (который покрыт толстыми слоями соматических тканей), что позволяет использовать его для оценки, идентификации и отбора генотипов с меньшей ответной реакцией на действие различных стрессогенных факторов.

Полученные результаты показали сложный характер проявления признаков мужского гаметофита в зависимости от характеристик родительских линий и маркерных признаков, носителями которых они являются, относительно обоих исследованных стресс-факторов.

Генотипоспецифическая реакция пыльцы гибридов F_1 выявила сильно выраженные различия между гибридами как по качеству пыльцы (морфологические особенности), так и реакции её на действие высокой и низкой температурами (Рисунок 1).

Обработка пыльцы гибридов F_1 температурой 45°С в течение 8 часов и последующее её проращивание в условиях *in vitro* на искусственной питательной среде, состоящей из 15% сахарозы и 0,006% борной кислоты, показала индивидуальную реакцию пыльцы каждого из изученных гибридов F_1 на высокотемпературное воздействие. Меньше реагировала на высокую температуру пыльца гибридов F_1 от комбинаций Л8 х Л16, Л8 х Л28, Л28 х Л202 и Stefani х Л11069 (Рисунок 1). Пыльцевые зерна этих гибридов были достаточно однородными по размерам и их целостности, быстро и активно прорастали в условиях *in vitro*, одновременно формируя и длинные пыльцевые трубки, что свидетельствует о высокой их устойчивости к данному стресс-фактору.

Аналогичная ответная реакция пыльцы данных гибридов F_1 была и на проращивание её при низкой положительной температуре 6°С в течение 24 часов (Рисунок 1).

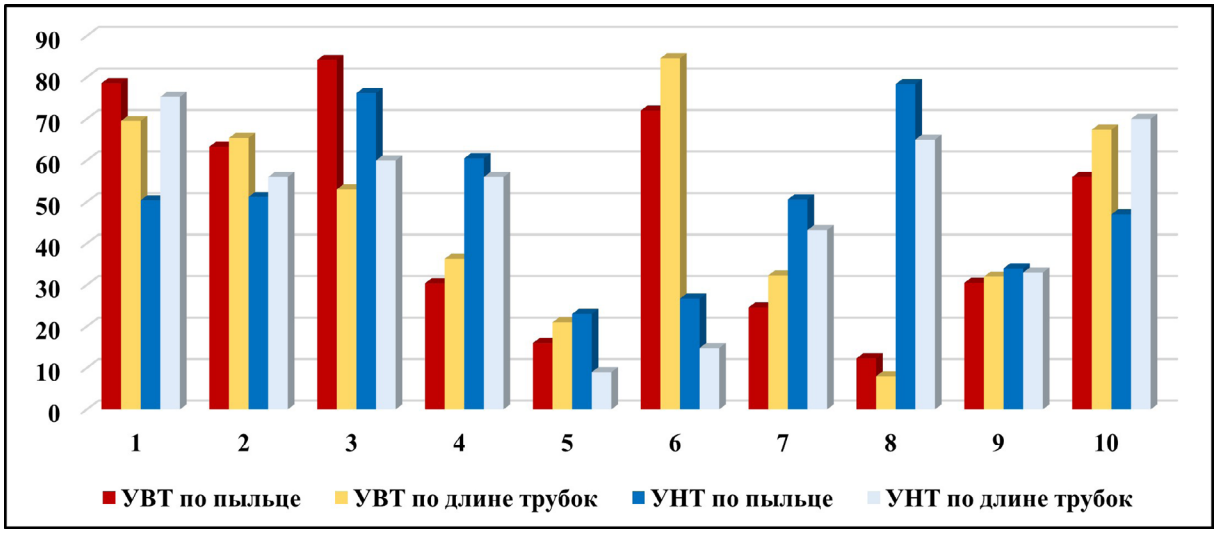

Рисунок 1. *Устойчивость гибридов F_1 к высокой и низкой температурам по признакам мужского гаметофита – по прорастанию пыльцы и по длине пыльцевых трубок*

Примечание: Гибриды F1 – **1.** Л8 х Л16, **2.** Л8 х Л28, **3.** Л28 х Л202, **4.** Л202 х Л111, **5.** Л111 х Л11069, **6.** Л187 х Л828, **7.** Л11069 х Л28, **8.** Л11069 х Л556, **9.** Л11069 х Л828, **10.** Stefani х Л11069.
Обозначения: УВТ–устойчивость к высокой температуре и **УНТ** – устойчивость к низкой температуре

Средний коэффициент вариабельности показателей признаков мужского гаметофита у этой группы гибридов по годам исследований (2020-2022) был невысоким, как по прорастанию свежесобранной пыльцы (контроль), так и в вариантах с использованием температурных стресс-факторов (Таблица 5). Это указывает на их высокий адаптивный потенциал к действию двух разных температурных стресс-факторов.

Одновременно выделены и другие комбинации гибридов F_1 – Л111 × Л11069 и Л 11069 × Л828 пыльца, которых оказалась высокочувствительной к действию обоих исследованных температурных стресс-факторов (Рисунок 1). Изменчивость признаков (средняя по годам исследований) у них очень высокая, по пыльце V=24,2-19,4%, а по длине пыльцевых трубок V=32,7-27,1% соответственно (Таблица 5).

Отмечены и гибриды F_1 с неоднозначной реакцией пыльцы на действие двух разных стрессовых факторов. Например, пыльца гибрида F_1 от комбинации Л187 × Л828, проявила высокую устойчивость к высокой температуре, но при этом оказалась очень чувствительной к действию низкотемпературного стресса (Рисунок 1). И, наоборот, пыльца гибрида F_1 от комбинации, Л11069 х Л556 быстро и хорошо прорастала на фоне с низкой температурой (6°С) одновременно формируя и очень длинные пыльцевые трубки. В то время как обработка его пыльцы температурой 45°С в течение 8 часов привела к значительному снижению её прорастания, которая формировала и очень короткие трубки (Рисунок 1). Средний коэффициент вариации признаков на фоне низкой температуры был очень высоким и составил: устойчивость по пыльце V=40,1%, устойчивость по длине пыльцевых трубок V=32,6% (Таблица 5).

Таблица 5. *Изменчивость показателей признаков пыльцы под влиянием высокой и низкой температур у гибридов F_1 (среднее за 2020 – 2022 гг.)*

Гибридные комбинации, F_1	Контроль		Жаростойкость		Холодостойкость	
	Коэффициенты вариабельности признаков (V,%)					
	Жизнеспособность пыльцы	Длина пыльцевых трубок	Устойчивость по пыльце	Устойчивость по длине трубок	Устойчивость по пыльце	Устойчивость по длине трубок
	V±mv, %	V±mv, %	V±mv, %	V±mv, %	V±mv, %	V±mv, %
Л8 × Л16	8,5±0,1	10,4±0,3	8,7±0,6	9,3±0,6	7,8±0,6	10,2±0,4
Л8 × Л28	9,4±0,5	10,2±0,4	10,3±0,3	6,4±0,4	8,3±0,7	9,6±0,6
Л28 × Л202	7,9±0,9	8,7±0,6	7,9±0,4	8,7±0,4	7,7±0,6	6,2±0,4
Л202 × Л111	4,1±0,1	6,0±0,2	8,8±0,6	10,2±0,4	3,2±0,2	8,9±0,6
Л111 × Л11069	17,8±0,6	22,6±1,2	24,2±0,6	32,7±0,3	19,4±0,4	27,1±0,3
Л187 × Л828	2,9±0,07	4,4±0,1	6,2±0,3	9,1±0,6	15,7±0,6	13,3±0,4
Л11069 × Л28	28,7±1,4	28,3±1,2	27,6±0,9	22,4±1,3	22,3±1,4	22,1±0,7
Л11069 × Л556	34,7±2,0	21,3±1,2	40,1±2,1	32,6±1,4	27,4±1,1	19,4±1,6
Л11069 × Л828	31,2±1,3	34,7±1,6	28,7±1,7	24,3±0,9	29,7±0,6	31,9±1,1
Stefani×Л11069	19,1±0,9	11,2±0,6	14,3±1,1	15,1±0,7	18,4±0,9	13,3±0,7
Средняя вариабельность признаков, %	17,6 ± 0,9	17,3 ± 0,7	14,3 ± 0,9	17,0 ± 0,5	15,6 ± 0,7	16,7 ± 0,7

Наиболее сложный характер проявления признаков как у свежесобранной пыльцы (контроль), так и под воздействием высокой и низкой температур отмечается в комбинациях гибридов F_1 с полумутантной линией 11069. Степень изменчивости признаков очень высокая, как в пределах одной гибридной комбинации, так и между гибридами F_1 (Таблица 5). В популяциях пыльцы этих гибридов отмечается большое количество пыльцевых зерен с морфологическими нарушениями разной степени выраженности. Вероятно, это связано с доминантной передачей генов *ls* и *br* влияющих на морфологические отклонения в строении цветков или отдельных их элементов, носителем которых является линия 11069. Подтверждением является высокий коэффициент вариабельности по всем признакам мужского гаметофита, представленных в таблице 5. Результаты данных исследований могут служить предпосылкой для более эффективного подбора родительских пар, а также использования признаков мужского гаметофита в качестве объективного критерия для оценки и выявления гибридов томата F_1 с меньшей ответной реакцией на действие того или иного абиотического стресс-фактора.

ВЫВОДЫ

Выделены раннеспелые гибриды F_1 томата, полученные от комбинаций скрещивания Л8 х Л28, Л28 хЛ202, Л202 х Л111 и Л187 х Л828 с оптимальным соотношением элементов морфологических структур растений, с высокой общей и товарной урожайностью, одновременно сочетающих устойчивость к высоко- и низкотемпературным стресс-факторам и стабильным проявлением этих признаков в три разных года исследований, которые могут быть рекомендованы для выращивания в необогреваемых грунтовых и высокотехнологичных теплицах в Республике Молдова.

Показано неоднозначное влияние мутантных маркерных генов *ls* и *br* на характер проявления и степень фенотипической изменчивости признаков: в одних случаях отмечено их положительное влияние на изменение структурных элементов растений (длина междоузлий, ограниченное формирование боковых побегов и частое размещение соцветий), но при этом они оказывают отрицательное влияние на характер проявления признаков репродуктивной системы (качество пыльцы и её функциональность, признаки плода и как следствие общая урожайность). Гибриды F_1, где один или оба родительских компонента являются носителями мутантных генов rin и nor, имеют более длинный период вегетации и характеризуются как среднеспелые, но с лучшей товарностью плодов.

Установлено, что степень фенотипической изменчивости всех изученных признаков была существенно выше в комбинациях гибридов F_1 с полумутантной линией 11069 со сложным сочетанием мутантных маркерных генов, что привело к присутствию в геномах этих гибридов F_1 большего числа мутантных генов, которые вероятно формируют аддитивный фактор, при котором каждый из генов усиливает фенотипические эффекты другого.

Комплексный подход к исследованиям позволил выявить максимальные и минимальные значения показателей количественных признаков у гибридов томата F_1 и средних коэффициентов их вариации в три разных года исследований (2020-2022), в том числе, с учетом особенностей родительских форм, использованных в гибридизации. Установлено, что степень фенотипической изменчивости показателей изученных признаков у гибридов F_1 преимущественно определяется генотипическими особенностями родительских компонентов и в меньшей условиями выращивания растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проводились в рамках Субпрограммы 011102 «Повышение и сохранение генетического разнообразия, селекция сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата», финансируемой Министерством образования и науки.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. KHOTYLEVA, L. V.; A. V. KILCHEVSKY & M. N. SHAPTURENKO (2016). Theoretical aspects of heterosis. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, № 20 (4), с. 482-492. ISSN 2500-0462.
2. KOYANO, Y.; C. CHUN & T. KOZAI (2005). Controlling the Lengths of Hypocotyl and Individual Internodes of Tomato Seedlings by Changing DIF with Time. *Shokubutsu Kankyo Kogaku*, vol. 17 (2), pp. 68-74. DOI 10.2525/shita.17.68.
3. KOROL, V. G. (2022). Growth of internodes and branching of a tomato plant. *Vegetable crops of Russia*, no 2, pp. 15-19. Disponibil: https://doi.org/10.18619/2072-9146-2022-2-15-19
4. MICU, V. (2015). Ameliorarea plantelor necesită ameliorare. Journal of Academy of Sciences of Moldova. *Life Sciences*, No. 2 (326). pp. 111-118. ISSN 1857-064X. Disponibil: https://ibn.idsi.md/sites/default/files/j_nr_file/Stiintele%20Vietii_nr%202_%202015.pdf
5. MUSTEAȚA, S.; P. BOROZAN; A. SPÎNU; V. SPÎNU și R. DONICI (2024). Identificarea modelelor heterotice cu performante agronomice la crearea hibrizilor de porumb timpuriu. *Știința Agricolă*, nr. 1, pp. 7-15. Disponibil: https://press.utm.md/index.php/as/article/view/2024-1-01/01-pdf
6. ORZAN, V. & C. IONESCU (1989). *Metodica și tehnica experimentală pentru încercarea soiurilor de legume de câmp*. București, 268 p.
7. UPOV (2012). *Tomato: Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability*. Geneva. 77 p.
8. АВДЕЕВ, Ю. И. (2004). *Теоретические и прикладные исследования по овощным культурам*. Астрахань, 489 с.
9. ГАНЕВА, Д. и Ж. ДАНАИЛОВ (2015). Успехи болгарской гетерозисной селекции томата. В: *Селекция и семеноводство овощных культур*: сборник научных трудов, вып. 46. Москва, с. 201-208. ISBN 978-5-901695-65-4.
10. ГУСЕВА, Л. И. (1989). *Методы селекции томата для интенсивных технологий*. Кишинев, 224 с. ISBN 5-376-00180-6.
11. ДОСПЕХОВ, Б. А. (1985). *Методика полевого опыта* (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е издание, переработанное и дополненное. Москва: Колос, 351 с.
12. ЖУЧЕНКО, А. А. (1973). *Генетика томатов*. Кишинев: Штиинца, 664 с.
13. КРАВЧЕНКО, В. А. (1991). Гетерозис в селекции томата. В: *Использование гетерозиса у овощных и бахчевых культур*: сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. Ленинград: ВИР, т. 145, с. 37-40. ISSN 0202-3628.
14. КУЗЕМИНСКИЙ, А. В. (2004). *Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата*. Харьков, 391 с. ISBN 966-8431-00-6.
15. МАКОВЕЙ, М. Д. (2018). *Селекция томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с использованием гаметных технологий*. Кишинев, 473 с. ISBN 978-9975-56-565-3.
16. МАКОВЕЙ, М. Д. (2022). *Потенциал мутантных форм томата для селекционно-генетических исследований*. Кишинев, 208 p. ISBN 978-9975-165-22-8.
17. ЧЕСНОКОВ, Ю. В.; В. М. КОСОЛАПОВ и И. В. САВЧЕНКО (2020). Морфологические генетические маркеры у растений. *Генетика*, т. 56, № 12, с. 1366-1377. ISSN 0016-6758.

Conflict of interests
No competing interests were disclosed.

Paper history
Received 14.02.2025; Accepted 26.04.2025

Copyright: © 2025 by the author(s). This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0).