CZU: 631.53.027.32:635.64 **https://doi.org/10.59295/sum1(181)2025_33**

АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА К НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОМУ СТРЕССУ ПО ПРИЗНАКАМ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

Миланья МАКОВЕЙ,

*Государственный Университет Молдов*ы

В статье представлены результаты изучения влияния низкотемпературного фактора (+6°C) на характер проявления признаков мужского гаметофита в условиях in vitro и in vivo при разных временных экспозициях (от 1 до 60 суток) хранения пыльцы генотипов томата. Показана динамика изменения качества пыльцы и её оплодотворяющей способности в зависимости от сроков хранения. Выделены генотипы томата (Л5, Л7, Солярис, Нота), с высоким адаптивным статусом их пыльцы к действию холодового фактора (+6°C), которая после хранения в течение 60 суток сохраняет оптимальный процент жизнеспособной пыльцы (8,1%-12,4%), одинаково хорошо прорастающей, как на искусственной питательной среде, так и рыльцах пестиков, обеспечивая умеренную завязываемость плодов (16,7-46,8%) и хорошее образование семян (13-50,9%). Такой подход к исследованиям можно эффективно использовать для оценки и выявления генотипов с высоким адаптивным потенциалом для использования в качестве доноров в селекционных программах, а также, когда требуются многократные опыления пыльцой генотипов с короткими сроками цветения и особенно в гетерозисной селекции при производстве гибридных семян.

Ключевые слова: *Томат, генотип, мужской гаметофит, низкотемпературный стресс, жизнеспособность пыльцы, длина пыльцевых трубок.*

THE ADAPTIVE POTENTIAL OF TOMATO GENOTYPES TO LOW-TEMPERATURE STRESS BY TRAITS OF MALE GAMETOPHYTE

The paper presents the results of studying the effect of low temperature factor (+6°C) on the character of manifestation of male gametophyte traits under *in vitro* and *in vivo* conditions at different time exposures (from 1 to 60 days) of pollen storage of tomato genotypes. The dynamics of pollen quality changes and its fertilizing ability depending on storage time was shown. Tomato genotypes (L5, L7, Solaris, Nota), with high adaptive status of their pollen to the cold factor (+6°C), which after storage for 60 days retains the optimal percentage of viable pollen (8, 1%-12.4%), germinating equally well both on artificial nutrient medium and pistil stigmas, providing moderate fruit set (16.7-46.8%) and good seed formation (13-50.9%). This research approach can be effectively used to evaluate and identify genotypes with high adaptive potential for use as donors in breeding programs, as well as when multiple pollinations with pollen of genotypes with short flowering periods are required and especially in heterotic breeding for hybrid seed production.

Keywords: *Tomato, genotype, male gametophyte, low-temperature stress, shelf life, pollen viability, pollen tube length.*

Введение

Изменение климата на планете выдвигает на первый план, как фундаментальных, так и прикладных исследований, решение задач, связанных с повышением устойчивости растений сельскохозяйственных культур на действие тех или иных неблагоприятных факторов внешней среды. По мнению некоторых авторов [1,2], резкие и самые большие потери урожая культурных растений связаны с неблагоприятными погодными условиями среды в период развития и функционирования мужских гаметофитов. Изучение механизмов адаптации растений по проявлению признаков, позволяющих контролировать продукционный процесс на ранних и самых уязвимых этапах онтогенеза, позволит определить их репродуктивный потенциал и выделить наиболее ценные генотипы. При этом важно учитывать, что чувствительность генеративной сферы растения к неблагоприятным условиям среды выше, чем вегетативной, а температурные интервалы, благоприятные для развития репродук-

тивных органов уже, чем для вегетативных [3]. Такого же мнения придерживается и другой автор [4], который предлагает при рассмотрении влияния экологических факторов на популяции высших растений, первостепенное значение придавать роли мужских гаметофитов, которые чрезвычайно чувствительны к влиянию и смене условий внешней среды, в отличие от женского, покрытого толстыми слоями соматических тканей. Микро- и гаметогенез в этом плане могут рассматриваться как объект для оценки статуса адаптации генотипа к условиям среды, так как качество пыльцевых зерен является главным показателем репродуктивной способности растений [5, 6] и основой формирования большого количества полноценных высококачественных семян [7]. А значит, пыльцевой анализ по характерным морфологическим признакам, жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцевых зерен может быть успешно использован для оценки, выявления и отбора устойчивых к стрессовым абиотическим факторам генотипов томата [8]. Работами многих авторов, в том числе более раннего периода, показана эффективность отборов на микрогаметофитном уровне, по реакции пыльцы разных сельскохозяйственных культур на действие тех или иных абиотических, антропогенных и других стресс-факторов [9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 и др.]. Установлено, что специфическая реакция пыльцы генотипов разных культур и сортов, механизмы их адаптации, оплодотворение и получение семян зависят от интенсивности и длительности действия стрессовых факторов до и во время цветения [18]. Резкое снижение и большие потери урожая, связаны с влияние разных стрессоров именно в период формирования и развития мужских гамет и выхода их из пыльников [1]. Исследования, связанные с контролем развития пыльцы на ранних этапах и функционирования зрелой пыльцы под влиянием стрессовых экологических факторов, показывают её индивидуальные адаптивные реакции, приводящие к распределению микрогаметофитов на субпопуляции по морфобиологическим особенностям, количеству и качеству пыльцы [19]. Из чего следует, что возможность оценки и отбора устойчивых генотипов на одной из наиболее уязвимых фаз развития растений – стадия зрелого мужского гаметофита, может способствовать интенсификации поиска, выявлению и внедрению в рабочие программы источников новой зародышевой плазмы с генетически закрепленным высоким уровнем устойчивости к конкретным абиотическим стресс-факторам. Однако при этом необходимо учитывать и то, что оценка уровня и выделение устойчивых форм в естественных условиях усложняется совокупностью действия комплекса стрессоров [20], делая порой невозможным проведение таких работ в полевых условиях. К сожалению попытки, решить эту проблему с помощью классических методов селекции, пока не принесло успеха. Поэтому, наряду с действием естественных факторов в полевых условиях, их необходимо моделировать в лабораторных условиях, что предполагает возможность выбора действия одного конкретного стресс-фактора, регулирования уровня его жесткости и длительности действия.

Исходя из этого, целью данных исследований было изучение статуса адаптивности к действию низкотемпературного фактора у генотипов томата по признакам мужского гаметофита, оказывающих влияние на репродуктивные, воспроизводительные и другие функции растений в зависимости от срока хранения их пыльцы при температуре +6° С.

Материал и методы

Исходным материалом для проведения исследований служили 14 генотипов томата – Л5, Л6, Л7, Л125, Л126, Л202, Л204, Л205, Л324, Л327 и сорта Виза, Солярис, Нота, Оникс. Растения выращивали в нерегулируемых условиях (грунтовая теплица) экспериментальной базы Института генетики, физиологии и защиты растений по общепринятым для томата методикам [21]. Использовали 30 учетных растений от каждого генотипа. Фенологические наблюдения, учеты характера проявления и степени выраженности морфо-биологических и хозяйственно-ценных признаков проводили согласно рекомендаций UPOV [22].

Объектом исследований был мужской гаметофит – пыльца генотипов томата, которую собирали в первой половине дня от полностью раскрывшихся цветков. Свежесобранную пыльцу от каждого генотипа делили на 7 частей, одну из которых 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 при температуре 25° С [19]. Определяли жизнеспособность-прорастание пыльцы (*p, %*) и длину пыльцевых трубок (*l, μm*) в делениях окуляр-микрометра, показатели которых служили контролем (К). Другие 6 частей пыльцы от каждого генотипа размещали в стеклянные бюксы и хранили в хладотермостате (ХТ – 3/70) при температуре +6° С в течение 1, 5, 10, 15, 30 и 60 суток (Опыты). По истечении каждой из указанных временных экспозиций хранения, пыльцу также проращивали в условиях *in vitro* на среде вышеприведенного состава, с последующим определением жизнеспособности и длины трубок. По каждому генотипу, и в каждом варианте исследований, оценивали не менее 500 пыльцевых зерен. Все препараты с пыльцой просматривали под световым микроскопом типа Zeiss (увеличение 7 х 20). О холодостойкости пыльцы судили по соотношению проросшей пыльцы в опыте (О) к контролю (О), выраженным в процентах.

$P = O : K \times 100\%$

Оплодотворяющую способность пыльцы, хранившейся при температуре +6° С в течение 1, 5, 10, 15, 30 и 60 суток определяли в естественных условиях – *in vivo*, путем нанесения её на рыльце пестика. По мере окончания указанных сроков хранения, пыльцу использовали для искусственного опыления цветков каждого генотипа Кастрацию цветков осуществляли на стадии светло-желтого бутона. Опыляли по 25 цветков во всех вариантах исследований. Учитывали количество завязавшихся плодов от числа опыленных цветков и число образовавшихся семян в плодах. Дисперсионный анализ показателей изученных признаков проводили с использованием общепринятых методик [23] и компьютерной программы Excel 2016. Это позволило выявить влияние разных сроков хранения пыльцы на её жизнеспособность и длину пыльцевых трубок в условиях *in vitr*о, и оплодотворяющую способность в естественных условиях – *in vivo.*

Результаты и их обсуждение

Способность пыльцы прорастать, и расти на искусственной питательной среде в условиях *in vitro*, дает возможность быстро и эффективно оценить, как жизнеспособность пыльцы (*p, %),* так и длину пыльцевых трубок (*l, μm)*. Между генотипами установлены существенные различия по характеру проявления обоих изученных признаков пыльцы. Например, наиболее высокий процент по прорастанию пыльцы (60,3%) с аналогичным значением показателя признака, длина пыльцевых трубок (58,6 μ*m*) отмечен у сорта Нота. Самую низкую жизнеспособность пыльцы (10,5%) с длиной трубок 38,1 μ*m* имела линия 205. Тогда как самые длинные пыльцевые трубки (98,7 μ*m*) формировали проросшие пыльцевые зерна Л125 с низкой исходной жизнеспособностью 28,4%. Жизнеспособность пыльцы была высокой и у сортов Солярис, Оникс, Виза и линии 202 с соответствующими показателями – 49,5%, 52,6%, 59,7% и 50,4%, которая при прорастании формировала и длинные пыльцевые трубки – 81,4 μ*m*, 96,2 μ*m,* 71,3 μ*m* и 86,4 μ*m*. У остальных генотипов эти показатели ниже, по прорастанию 34,3-46,6% и 37,3 μ*m* - 63,2 μ*m* по длине пыльцевых трубок (рис. 1а). Важно отметить, что не проросшие на питательной среде в условиях *in vitro* пыльцевые зерна, не лопались. Эти результаты указывают на высокий функциональный потенциал мужских гаметофитов протестированных генотипов томата.

Хранение пыльцы исследуемых генотипов в течение суток, приводит к резкому снижению показателей обоих признаков в разы, относительно контрольных значений (рис. 1а). Особенно выражено это у Л6/1, Л7, Л126, Л204, Л205 и с. Нота. Исключение составляет Л125, где процент проросших пыльцевых зерен увеличивается и составляет 47,4% против 28,4% в контроле, но при этом они формируют более короткие пыльцевые трубки, длина которых составляет 36,8 μ*m* против 98,7 μ*m* в контроле. Ответная реакция пыльцы всех генотипов на холодовой стресс оказалась достаточно неоднозначной и сложной. Различия наблюдаются и в пределах одного конкретного генотипа, относительно характера проявления двух разных признаков пыльцы (рис. 1а). Причиной этому может быть физиологическая переорганизация на функциональном уровне, способная переопределить биологические возможности организмов при действии температурных стресс-факторов, проявляющихся на разных уровнях структурной организации и жизнедеятельности [24]. При низких температурах также возможна комплексная ответная реакция, включающая изменение содержания белков, углеводов, органических соединений, ферментов и их активность [25]. Эти механизмы играют разную

и неоднозначную роль в адаптации растений к действию негативных температурных факторов, а значит они могут иметь ослабляющий, либо протекторный эффект и наоборот, усиливающее его влияние. Возможно, именно эти изменения лежат в основе высокой разнородности генотипов по специфической реакции их пыльцы на действие низкотемпературного стресс-фактора в первые сутки хранения.

Хранение пыльцы в течение 5-*и* суток и последующее её проращивание в условиях *in vitro,* выявил иной характер проявления признаков. Полностью теряла жизнеспособность пыльца Л205 (рис. 1 б). У остальных генотипов она прорастала значительно лучше, чем через сутки хранения, формируя при этом и более длинные трубки с выраженными различиями между генотипами (рис. 1 б). К примеру, у Л327 процент прорастания пыльцы низкий 9,6%, но при этом проросшие зерна формируют длинные трубки – 52,8 µ*m*. Вероятно, более длительное хранение, способствовало адаптации пыльцы к действию холодового фактора и активизации физиологических и биохимических процессов на функциональном уровне.

Генотипоспецифические различия, как по прорастанию, так и длине пыльцевых трубок более выражены после 10 суток её хранения. Хорошее прорастание пыльцы наблюдается у линий 125, 126, 202 и сортов Виза, Солярис и Оникс, с варьированием показателя от 25,1% до 38,2% при длине пыльцевых трубок от 38,0 до 50,3 µ*m*. У линий 6 и 7 показатели обоих признаков выше, чем при хранении их пыльцы в течение 5 суток (рис. 1 б и в). Можно предположить, что здесь имеет место некий стимулирующий эффект.

Процент прорастания пыльцы, хранившейся в течение 15 суток снижается, но при этом проросшие зерна, формируют пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины (три диаметра пыльцевого зерна), сравнимые с вариантом – *10 суток* (рис. 1в и 1г).

Способность пыльцы генотипов томата сохранять жизнеспособность под давлением низкой температуры в течение *10-15 суток,* а проросших пыльцевых зерен, формировать длинные трубки, указывает на высокий адаптивный потенциал их геномов.

Индивидуальная реакция пыльцы изученных генотипов томата на действие холодового стресса сохраняется и при хранении её в течение *30 суток*. Оптимальный процент проросшей пыльцы отмечен у Л5 – 11,8%; Л6 – 11,0%; Л7 – 14,0%; Виза – 16,4%; Солярис – 10,8% и Оникс – 14,0%, с достаточной для оплодотворения длиной пыльцевых трубок – 36,5µ*m*; 30,4µ*m*; 36,8µ*m*; 33,4µ*m*; 34,6µ*m*; 41,8µ*m,* соответственно (рис. 1д). Существенно снижается она у Л125, Л126 и Л204, но при этом проросшие зерна, также формируют нормальной длины трубки (30,4-31,7µ*m*). Пыльца линий 202, 324 и 327, после *30 суток* хранения на искусственной питательной среде лопалась. Процент таких пыльцевых зерен от числа посеянных на среду составил от 12 до 37%, остальная пыльца прорастая формировала короткие и деформированные трубки. Более длительное хранение их пыльцы (60 суток), привело к полной потере её жизнеспособности, включая и сорт Нота (рис. 1е).

Хранение пыльцы в течение *60* суток показала, что только у Л5, Л7, и сортов Солярис и Оникс сохранился оптимальный процент жизнеспособной пыльца (8,1-12,4%) с достаточной для оплодотворения длиной трубок (30,8 µ*m* -38,6 µ*m*) (рис. 1 е). Пыльца этих генотипов сохраняет способность к прорастанию и после 70-и дней хранения с соответствующими показателями – 2,4%, 9,4%, 3,1% и 7,2% при длине трубок – 19,6 µm, 30,1 µm, 25,4 µm и 24,2 µm. Чтобы обеспечить оплодотворение яйцеклеток, требуется не менее 5% жизнеспособной пыльцы [3]. Присутствие в оставшемся наборе пыльцевых зерен гамет, характеризующихся повышенной устойчивостью к низкой температуре, указывает на высокий адаптивный статус этих генотипов к данному стресс-фактору.

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 томата разные (специфические), что подтверждается неоднозначной реакцией их на низкотемпературный стресс. Такой подход к исследованиям указывает на эффективность его использования для оценки и выявления генотипов, пыльца которых способна выдерживать температурные режимы отличные от оптимальных в течение длительного времени.

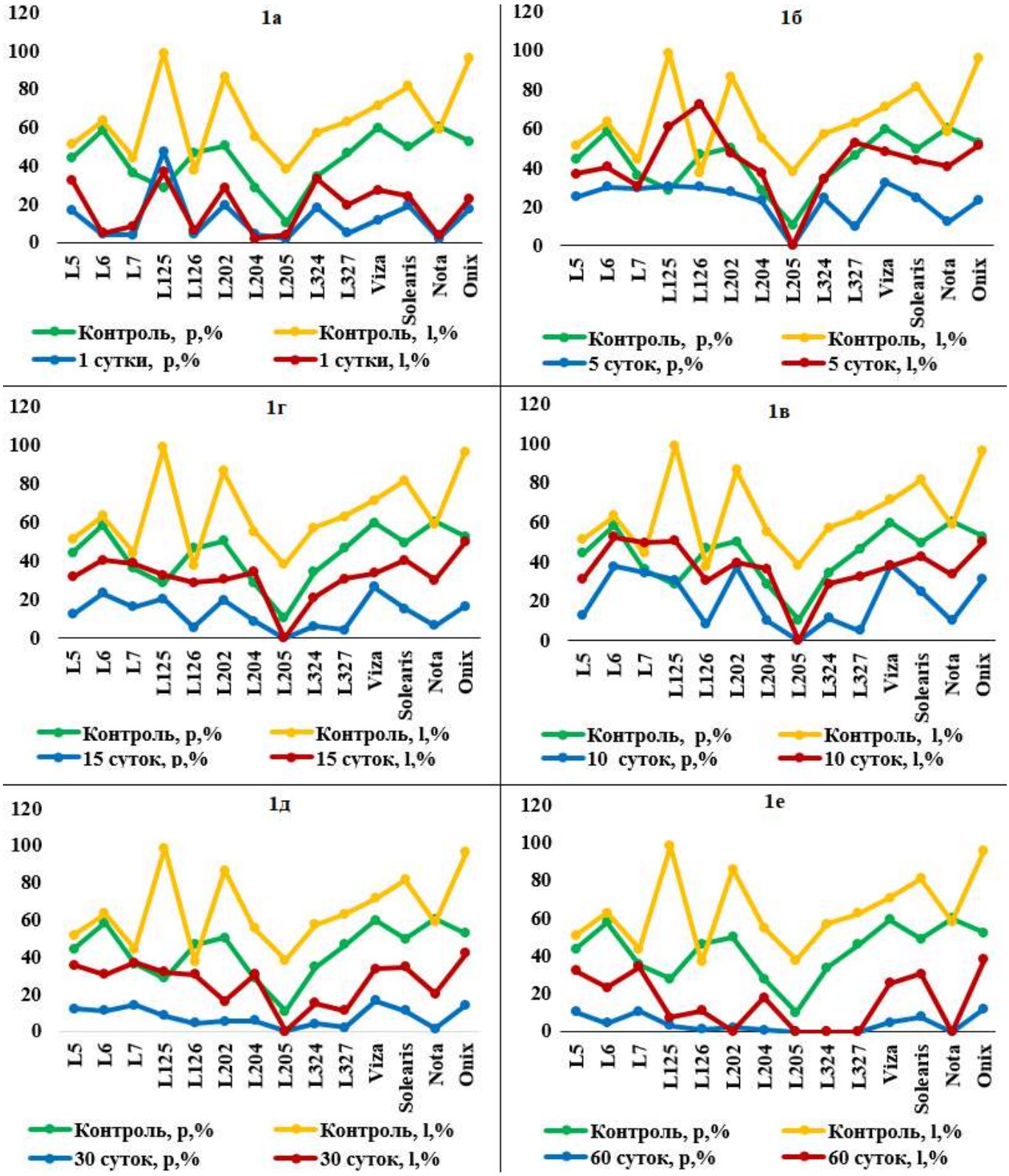


Рисунок 1. (а, б, в, г, д, е). Жизнеспособность пыльцы (р, %) и длина пыльцевых трубок (l, %) в зависимости от продолжительности её хранения (1, 5, 10, 15, 30, 60 суток) в условиях низкой положительной температуры (+6°С)

Успешное прорастание пыльцы на искусственной питательной среде далеко не означает активное прорастание её на рыльцах пестика. Опыление являясь одним из важнейших этапов в жизни растения, непосредственно предшествует оплодотворению, завязыванию плодов и образованию семян.

В связи с этим, изучали оплодотворяющую способность пыльцы, перенесшей холодовой стресс при разных сроках хранения – 1, 5, 10, 15, 30 и 60 суток.

Опыление цветков вегетирующих растений, собственной свежесобранной пыльцой (контроль) не выявило 100%-о завязывания плодов от числа опыленных цветков ни у одного из генотипов. Наибольший процент завязывания плодов (93,2%) отмечен у сорта Оникс, с умеренным образованием семян в них – 53 шт. на плод. В то время как у Л7 и Л125, процент завязывания плодов от числа опыленных цветков составляет 86,7% и 80%, но при этом семян в плодах образуется больше – 73 и 104 шт. на 1 плод. Самый низкий процент плодов (20%) завязалось у Л205 с аналогичным показателем семян в них (21шт.), которая также имела и очень низкую жизнеспособность свежесобранной пыльцы (10,5%). Здесь следует отметить и то, что не всегда высокая жизнеспособность пыльцы соотносится с высоким завязыванием плодов и образованием семян в них, и наоборот (рис 1а и табл. 1). Например, пыльца сорта Нота при высокой жизнеспособности (60,3%) и длине трубок 58,6 μ*m,* показала низкую оплодотворяющую способность – 33,3% с аналогичным показателем семян в плодах (24 штук). Тогда как, пыльца Л125 с жизнеспособностью 28,4% при длине трубок 98,7 μ*m,* прорастая на рыльце обеспечила высокое завязывание плодов (80,8%) с большим числом семян на плод (104 штук). (рис 1а и табл. 1). Строго выраженной прямой связи между прорастанием пыльцы на питательной среде в условиях *in vitro,* завязываемостью плодов и образованием в них семян в условиях *in vivo* при искусственном опылении свежесобранной пыльцой, не выявлено.

Опыление рылец пестиков пыльцой, хранившейся в течение суток*,* привело к снижению завязываемости плодов и образованию семян в 2-3 раза и более по сравнению с вариантом от опыления свежесобранной пыльцой. Исключение составляет Л125, где завязывания плодов выше, чем в контроле, но при этом семян в плодах в два раза меньше. И, наоборот у Л324, где завязывание плодов аналогично варианту от опыления свежесобранной пыльцой, но семян в плодах в 1,5 раз больше (табл. 2). Это указывает на высокий адаптивный потенциал по длине пыльцевых трубок, которые в естественных условиях быстро прорастают на рыльцах пестика обеспечивая активное оплодотворение. Самое низкое завязывание плодов (14,3-17,4%) и образования в них семян (10,9-32,2%), выявлено у линий 7, 126, 204, 205, 327 и сорта Нота с аналогично резким снижением жизнеспособности их пыльцы в первые сутки хранения (табл. 1). Пыльца этих генотипов также плохо прорастала на рыльцах собственных цветков. Это указывает на снижение оплодотворяющих свойств пыльцы, перенесшей холодовой стресс даже, столь короткое время.

Завязывание плодов и образование полноценных семян у всех генотипов было в разы больше при опылении их цветков пыльцой, хранившейся в течение 5 суток (табл. 1). У Л6, Л7, Л126, Л327, Виза, Нота и Оникс, отмечается высокая оплодотворяющая способность, в том числе и относительно контроля (табл. 1). Интересными являются результаты по сорту Солярис, где при опылении цветков пыльцой, хранившейся в течение суток, не завязалось ни одного плода, тогда как пыльца, хранившаяся 5 суток, обеспечила хорошее завязывание плодов (45,6%) с умеренным образованием в них семян (39,1%) (табл. 1). Эти результаты, свидетельствуют о разной, но достаточно высокой оплодотворяющей способности пыльцы, хранившейся в течение 5 суток. Предположение о том, что более длительное хранение приводит к адаптации пыльцы генотипов томата к действию холодового фактора и активизации физиологических и биохимических процессов на функциональном уровне, сделанное на основе проращивания пыльцы на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* справедливо и для завязывания плодов и образования семян в условиях *in vivo.*

Высокую оплодотворяющую способность сохраняет и пыльца, хранившаяся в течение *10-15 суток.* Лучшие результаты от опыления такой пыльцой получены как по завязыванию плодов, так и формированию семян у Л5, Л6, Л7, Л125 и сортов Виза, Нота. Одновременно выделяются и генотипы – Л202, Л327 и Л126 с высокой завязываемостью плодов (51,4-62,5%) и умеренным образованием семян (38,4-40,6%) в варианте опыления пыльцой, хранившейся в течение 10 суток (табл. 1). Эта закономерность сохраняется и при опылении пыльцой 15-ти суточного хранения (25,4-60,0%

- завязывание плодов) и (16,1- 41,9% - образование семян) (табл. 1). Тогда как у Л204, Л324 и сорта Солярис наоборот, завязывание плодов ниже (27,3-35,7% – *10 суток* и 22,8-25,5 – *15 суток*), но при этом образование семян выше и соответственно составляет 41,3-63% – 10 суток и 33,9-42,7 – 15 суток (табл. 1).

Выявленные между генотипами различия при анализе влияния срока хранения пыльцы на жизнеспособность и длину трубок при более длительном её хранении (30-60 суток), сохранялись и относительно её оплодотворяющей способности в естественных условиях при учете завязывания плодов и образования в них семян (табл. 1).

Высокую оплодотворяющую способность после *30 суток* хранения сохранила пыльца линий 5, 7, 125, 126 и сорта Оникс. Завязываемость плодов у них была от умеренного до высокого и соответственно составила – 61,2%, 59,6%, 31,8%, 38,7% и 47,6%, в том числе и по образованию семян – 63,7%, 43,8%, 49,0%, 53,2% и 55,1% (табл. 1), что указывает на высокую оплодотворяющую способность пыльцы, и одновременно подтверждает высокий адаптивный статус этих генотипов, относительно действия низкотемпературного фактора. Этот вывод справедлив и для пыльцы, хранившейся в течении 60 суток, которая при прорастании в условия *in vitro* показала оптимальный процент жизнеспособной (8,1-12,4%) обеспечив хорошую завязываемость плодов (16,7%-46,8%), с аналогичными показателями по образованию в них семян (13,0% - 50,9%) в условиях *in vivo* (табл. 1).

Таблица 1. Показатели завязывания плодов и образования семян в плодах при искусственном опылении цветков генотипов томата, пыльцой от разных сроков хранения (1, 5, 10, 15, 30 и 60 суток) при температуре +6°C

Генотип	Опыление свежесобранной пыльцой (Контроль)		Продолжительность хранения пыльцы при температуре +6°C (сутки)											
			1 (24 часа)		5 (120 часов)		10 (240 часов)		15 (360 часов)		30 (720 часов)		60 (1440 часов)	
			Количество завязавшихся плодов (%) и образовавшихся в них семян (%), относительно варианта опыления свежесобранной (контроль)											
	плодов, %	семян, шт	плодов	семян	плодов	семян	плодов	семян	плодов	семян	плодов	семян	плодов	семян
L 5	60,0	68	58.8	41.2	60.4	65.9	64.7	71.2	76.5	60.3	61.2	63.7	46.8	45.6
L 6/1	73,3	92	39.4	22.8	85.1	47.8	84.7	66.3	57.1	54.3	14.3	39.1	33.3	13.0
L 7	86,7	73	17.4	31.5	65.2	56.2	60.9	91.8	69.6	67.1	59.6	43.8	21.7	24.7
L 125	80,0	104	90.9	45.2	54.5	80.8	77.3	76.9	72.7	70.2	31.8	49.0	9.0	-
L 126	53,3	44	16.7	22.7	38.9	106.8	51.4	40.0	50.5	41.9	38.7	52.3	16.7	25.0
L 202	66,7	86	55.0	31.4	65.0	45.3	60.0	38.4	60.0	40.3	19.0	8.0	-	-
L 204	26,7	42	18.6	20.9	42.9	59.5	35.7	54.8	22.8	38.2	21.4	3.8	7.1	-
L 205	20,0	21	16.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L 324	33,3	27	33.3	148.1	55.5	79.2	33.3	63.0	33.3	42.7	11.1	6.7	-	-
L 327	46,7	31	15.4	32.2	53.8	116.2	69.2	38.7	25.4	16.1	-	-	-	-
Viza	66,7	64	50.0	32.8	78.7	64.0	62.5	50.0	61.2	62.5	23.7	5.0	-	-
Solearis	46,7	46	-	-	45.6	39.1	27.3	41.3	25.5	33.9	17.3	33.0	8.2	12.5
Nota	33,3	24	14.3	22.4	71.4	90.5	85.7	66.7	68,0	66.7	18.6	42.9	-	-
Onix	93,2	53	19.5	27.0	57.4	64.3	47.6	53.4	42.9	49.0	47.6	55.1	28.6	50.9
HCP_{05}	21,8	9,4												

Справедливо будет отметить, что очень низкий процент жизнеспособной пыльцы (2,1 и 4,8%), сохранившийся после хранения в течение 60 суток у Л6 и Л126, обеспечивал завязывание единичных плодов (1-3 плода) с присутствием в них от 3 до 5 семян. В то же время при жизнеспособности пыльцы 5,1-11.3% у Л202, Л205, Л324, плодов не завязалось.

Одновременно необходимо учитывать и то, что вероятно в процессах опыления и оплодотворения не последнюю роль играет и синхронность созревания семязачатков. Не располагая соответствующими данными, мы не в праве делать конкретные выводы, но можно предположить, что у большинства изученных генотипов способность семязачатков к оплодотворению была достаточно высокой, и также сохраняется продолжительное время.

Выводы

Установлена неоднозначная реакция пыльцы генотипов томата не действие низкой положительной температуры (+6°C) при разных временных экспозициях её хранения (1, 5, 10, 15, 30, 60 и 70 суток). Выделены генотипы томата (Л5, Л7, Солярис, Оникс), пыльца которых сохраняет оптимальный процент жизнеспособной пыльцы (8,1-12,4%) при хранении в течение 60 суток, которая в условиях *in vivo* обеспечивает хорошее завязывание плодов (16,7-46,8%) с аналогичным показателем по образованию полноценных высококачественных семян (13,0-50,9%). Минимальный процент жизнеспособной пыльцы (2,4, 7,2 и 9,4%) у этих генотипов выявлен и после 70 суток хранения.

По мере увеличения срока хранения пыльцы различия между генотипами томата, становятся более выраженными не только относительно снижения показателей изученных признаков, но характеру их проявления: позже начинается прорастание пыльцы, повышается процент лопнувших пыльцевых зерен, отмечается более длительный рост пыльцевых трубок с заметными искривлениями и деформациями, включая утолщениями на концах трубок.

Наиболее выражены различия между генотипами томата, как по прорастанию пыльцы и росту пыльцевых трубок в условиях *in vitro,* так и её оплодотворяющей способности по завязыванию плодов и образованию в них семян в условиях *in vivo*, отмечаются при хранении пыльцы в течение 10-15 суток, что может активно и эффективно использоваться для быстрой оценки адаптивного потенциала большого числа генотипов томата.

Комплексный подход к изучению жизнеспособности пыльцы, её функциональных и воспроизводительных свойств при хранении в течение длительного времени (1-60 суток), включая динамику изменения показателей признаков мужского гаметофита, отражающих качество пыльцы, указывает на возможность использования такого подхода для оценки и отбора устойчивых к низкой температуре генотипов томата, а также для хранения пыльцы, когда в скрещиваниях требуются многократные опыления пыльцой генотипов с коротким сроком цветения и особенно в гетерозисной селекции и при производстве гибридных семян

Библиография:

1. ETTORE PACINI, RUDI DOLFERUS. *Recent Advances and Future Perspectives.* In book: *Abiotic and Biotic Stress in Plants.* 2016. DOI: 10.5772/61671.
2. KANG, M. S. *Breeding: Genotype-by-environment interaction*. *Encyclopedia of Plant and Crop Science.* New York: Marcel-Dekker, 2004. pp. 218-221, ISBN: 0491334386.
3. ЖУЧЕНКО, А. А. *Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации.* Москва. 2012. 581 с. ISBN: 978-5-85941-452-9.
4. PFAHLER, P. L. *Comparative effectiveness of pollen genotype selection in Higher plants*. *Pollen: Biology and Implications for Plant Breeding*. N.Y. 1992. pp. 361-366. ISBN 13: 978-0444007384.
5. DOLFERUS, R., POWELL, N.,Ji.,X., RAVASH. R., EDLINGTON, J., OLIVER, S., et al. *The physiology of reproductive-stage abiotic stress tolerance in cereals. Molecular Stress Physiology of Plants,* 2013. 193-216. https://link.springer.com/book/10.1007/978-81-322-0807-5
6. 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.

7. DEMURIN, Ya. N., RUBANOVA, O. A. *Pollen analysis of plants of various sunflower genotypes. J. Oilseed crops,* 2021. 2(186), 10-17. https://journal-oil-crops.ru/vypusk-2186/
8. MAKOVEI, M. *Pollen quality as a criterion for selection of tomato genotypes resistant to stress abiotic factors”. Intern. Journal of Agriculture & Environmental Science,* 2023. 10(6), 1-9. https://doi.org/10.14445/23942568/IJAES-V10I6P101
9. ZAMIR, D., GADISH, I. *Pollen selection for low temperature adaptation in tomato*. *Theoretical and Applied Genetics,* 1987. 74(5), 545-548. https:/article/10.1007/BF00288849
10. FROVA, C., PORTALUPPI, P., VILLA, M., SARI-GORLA, M. *Sporophytic and gametophytic components of thermotolerance affected by pollen selection. Journal of Heredity,* 1995. 86 (1), 50-54. https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.JHERED.A111525
11. DOMINGUES, E., J. CUARTERO, J., FERNANDEZ-MUNOZ R. *Breeding tomato for pollen tolerance to low temperatures by gametophytic selection. J. Euphytica,* 2005. 142(3), 253-263. http://dx.doi.org/10.1007/s10681-005-2042-0
12. PATIL, B. S., RAVICUMAR, R. L., SALIMATH, P. M. *Effect of pollen selection for moisture stress tolerance on progeny performance in Sorghum. Journal of Food, Agriculture & Environment,* 2006. 4(1), 201-204. https://doi.org/10.1234/4.2006.794
13. YEUN-KYUNG, C., LESLIE, A., BLISCHAK VEILLEUX, R., JAVED IGBAL, M. *Effect of temperature on gametophytic selection in a Phalaenopsis F_1 population. Euphytica,* 2010. 171(2), 251-261. http://dx.doi.org/10.1007/s10681-009-0040-3
14. MATAMOROVIDAL, A., FURNESS, C.A., GOUYON, P. H. et al. *Evolutionary stasis in Euphorbiaceae pollen: selection and constraints. Journal of Evolutionary Biology,* 2012. 25(6), 1077-1096. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02494.x
15. DAVID MONICA. *Pollen grain expression of intrinsic and osmolyte induced osmotic adjustment in a set of wheat cultivars*. *Romanian agricultural research*. 2012. (29), 45-52. ISSN: 1222 – 4227.
16. SINGH, A., CHOWDHURY, R., DAS, R. *Gametophytic Selection: A Simple Technique for Thermo Tolerance Genotypes Identification in Maize”, Intern. Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2017. 6(8), 1649-1655. http://dx.doi.org/10.20546/ijcmas.2017.602.198
17. MAKOVEI, M. P*ollen reaction of mutant tomato forms to abiotic stress factors. Journal Plant Breeding and Seed Production.* 2023. (124), 6-20. DOI:10.30835/2413-7510.2023.293843
18. DE STORME, N., GEELEN, D. *The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. Plant Cell Environ,* 2014. 37(1), 1-18. http://doi.org/10.1111/pce.12142.
19. 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.
20. КОШКИН, Е. И. *Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур*. Москва. 2010. 638 с. ISBN: 978-5-358-07798-0.
21. ORZAN, V., IONESCU, C. *Metodica* şi *Tehnica Experimentala pentru incercarea soiurilor de legume de câmp*. Bucureşti, 1989. 268 p.
22. *TOMATO - UPOV* (*INTERNATIONAL UNION FOR THE PROTECTION OF NEW VARIETIES OF PLANTS), Solanum lycopersicum* L. V 2017 0007 TG/44/11 Rev. Geneva.
23. ДОСПЕХОВ, Б. *Методика опытного дела*. Москва. 1985. 416 с. ISBN: 978-5-458-23540-2.
24. MIURA, K., FURUMOTO, T. *Cold signaling and cold response in plants. International Journal Molecular Science*. 2013. 14(3), 5312-5337. https://doi.org/10.3390/ijms14035312
25. Zhuang, J. et al. *Transcriptomic, proteomic, metabolomics and functional genomic approaches for the study of abiotic stress in vegetable crops. Critical Reviews in Plant Science*. 2014. 33 (2-3), 225-237. https://doi.org/10.1080/07352689.2014.870420

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

Данные об авторе:
Миланья МАКОВЕЙ, доктор хабилитат биологических наук, главный научный сотрудник, Институт Генетики, Физиологии и Защиты Растений, Государственный университет Молдовы.
ORCID: 0009-0009-5039-6270,
E-mail: milania.makovei@sti.usm.md
m_milania@mail.ru

Получено: 28.02.2025