CZU: [635.64:631.528]:575.1 **https://doi.org/10.59295/sum6(186)2025_23**

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССАМ ГИБРИДАМИ F_1 ТОМАТА ПО ПРИЗНАКАМ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

Milania MAKOVEI,

Молдавский государственный университет

В статье представлены результаты изучения прямых и реципрокных гибридов F_1 томата и их многомаркерных родительских линий по морфо биологическим признакам пыльцевых зерен и способности их к прорастанию и формированию трубок, в том числе под действием высокой температуры и осмотического стресс-фактора. Показано отрицательное влияние мутантных генов *ls, br, ps-2* на качество пыльцы и доминантный характер их наследования гибридами F_1 от материнских форм. В комбинациях от прямого и реципрокного скрещивания близкородственных по происхождению линий 1033, 8/234, 33/241 и Л 454 все изученные признаки мужского гаметофита наследуются гибридами F_1 по типу положительного доминирования и положительного сверхдоминирования. Выявленные особенности характера наследования гибридами F_1 признаков мужского гаметофита как в зависимости от направления скрещивания, так и особенностей генотипа могут служить основой для правильного подбора пар при создании гетерозисных гибридов томата с более высоким адаптивным потенциалом к действию стрессовых абиотических факторов.

Ключевые слова: *Томат, прямые и реципрокные гибриды F_1, мужской гаметофит, признаки, мутантные гены, абиотические стресс-факторы, наследование.*

FEATURES OF INHERITANCE OF RESISTANCE TO ABIOTIC STRESSES BY F_1 TOMATO HYBRIDS BASED ON MALE GAMETOPHYTE CHARACTERISTICS

The article presents the results of a study of direct and reciprocal F_1 tomato hybrids and their multi-marker parental lines in terms of the morphological and biological characteristics of pollen grains and their ability to germinate and form tubes, including under the influence of high temperature and osmotic stress factors. The negative effect of the mutant genes *ls, br, ps-2* on pollen quality and the dominant nature of their inheritance by F_1 hybrids from maternal forms is shown. In combinations of direct and reciprocal crosses of closely related lines 1033, 8/234, 33/241, and L 454, all studied traits of the male gametophyte are inherited by F_1 hybrids by positive dominance and positive superdominance. The identified features of the inheritance of male gametophyte traits by F_1 hybrids, depending on both the direction of crossing and the characteristics of the genotype of parental forms, can serve as a basis for the correct selection of pairs when creating heterotic tomato hybrids with a higher adaptive potential to the action of abiotic stress factors.

Keywords: *Tomato, direct and reciprocal F_1 hybrids, male gametophyte, traits, mutant genes, abiotic stress factors, inheritance.*

PARTICULARITĂȚILE HERITABILITĂȚII REZISTENȚEI LA STRESURI ABIOTICE DE CĂTRE HIBRIZII F_1 DE TOMATE PE BAZA CARACTERISTICILOR GAMETOFITULUI MASCUL

În articol sunt prezentate rezultatele unui studiu al hibrizilor de tomate F_1 direcți și reciproci și al liniilor lor parentale multimarker pentru trăsăturile morfologice și biologice ale polenului și capacitatea grăunciorilor de polen de a germina și forma tuburi, inclusiv sub influența temperaturilor ridicate și a stresului osmotic. Se demonstrează un efect negativ al genelor mutante ls, br și ps-2 asupra calității polenului și caracterul dominant al moștenirii lor de către hibrizii F_1 din formele materne. În combinațiile din încrucișările directe și reciproce ale liniilor strâns înrudite 1033, 8/234, 33/241 și 454, toate trăsăturile studiate ale gametofitului mascul sunt moștenite de hibrizii F_1 după tip de dominanță pozitivă și superdominanță pozitivă. Tipurile de moștenire identificate ale trăsăturilor gametofitului mascul de către hibrizii F_1, în funcție atât de direcția încrucișării, cât și de caracteristicile genotipului ale formelor parentale, pot servi drept bază pentru selecția corectă a perechilor la crearea de hibrizi de tomate heterotici cu potențial de adaptare mai înalt la factorii de stres abiotic.

Cuvinte-cheie: *Tomate, hibrizi F_1 direcți și reciproci, gametofitul mascul, trăsături, gene mutante, factori de stres abiotic, heritabilitate.*

Введение

Изменение климата и проблемы возникающие, в связи с этим, вызывают необходимость переориентации направлений как фундаментальных, так и прикладных исследований на решение вопросов связанных со сложным взаимодействием таких факторов как «генотип х среда» [1]. Генетическая природа устойчивости к стрессовым абиотическим факторам изучена очень слабо, поэтому главным вопросом селекционера является «Как правильно подобрать родительские пары для скрещивания, чтобы получить потомство с желаемым результатом?». Считается, что признаки устойчивости в большинстве случаев являются полигенными и «многофакторными» и характер их проявления зачастую зависит от взаимодействия «генотип х среда» [2, 3, 4, 5, 6].

В этом плане линия, сорт, гибрид или экотип, способный реализовать продукционный потенциал и технологические качества в процессе сложного взаимодействия этих двух факторов является основой возделывания любой культуры. Создание таких сортов и гибридов томата предполагает не только получение и отбор новых генотипов, но и соответствие их экологической нише, где эти генотипы обеспечат высокую продуктивность, экологическую стабильность и качество продукции, как основные цели селекции растений. Селекционер в данном случае должен не просто изучать и отбирать генотипы, а оценивать их норму реакции на биотические, абиотические, антропогенные и другие факторы внешней среды. При этом необходимо учитывать два момента: соответствие условий, в которых будет проводиться отбор и создание нового сорта, гибрида в той экологической нише, где он в последующем будет возделываться. И, во-вторых, принимать во внимание то, что растения более чувствительны к экологическим стресс-факторам в период развития и функционирования их мужских гаметофитов, что приводит к значительным потерям урожая и снижению его качества [7, 8]. В частности, температурные интервалы, благоприятные для развития репродуктивных органов уже, чем для вегетативных [7, 9]. Следовательно, особое внимание в процессе создания устойчивых сортов и гибридов необходимо уделять оценке и отбору на ранних стадиях онтогенеза (гаметофит, зигота, семена, проростки). Типизация условий на этих этапах селекционного процесса является одним из главных условий отбора ценных генотипов по норме их реакции на действие тех или иных факторов внешней среды (высокие, низкие температуры, засуха, засоление почв, антропогенные и другие). В этом плане, свою эффективность продемонстрировали искусственно смоделированные стрессовые фона, которые при отборах на популяционном уровне оказывают влияние на норму реакции генотипов, позволяя тем самым выделять лучшие [10, 11, 12]. Способность генотипа поддерживать количественное значение исследуемых признаков и их фенотипическую идентичность в резко изменяющихся условиях среды свидетельствует о его высокой адаптивной способности. Поэтому, для оценки и отбора таких генотипов, нами предлагается метод гаметофитного отбора, который позволяет вовлекать в исследования большой объем экспериментального материала и одновременно оценить реакцию генотипов на действие разных стресс-факторов. Использование показателей качества пыльцы и их изменчивость под действием генотипических и средовых факторов может служить одним из важнейших критериев отбора ценных и устойчивых генотипов [8, 11, 13].

Цель исследований, изучить особенности проявления устойчивости к действию абиотических стресс-факторов (высокая температура, засуха) по признакам мужского гаметофита у родительских линий и характер наследования их гибридами F_1 томата от прямого и реципрокного скрещивания с мутантными и полумутантными формами.

Материал и методы

В качестве экспериментального материала служили 10 гибридных комбинаций томата F_1, полученные от прямого и реципрокного скрещивания новых линий Л8/234, Л33/341 [14], с оригинальным сочетанием селекционно-ценных признаков, в том числе контролируемых мутантными генами (sp^+, $sp^{\pm}$, nor, rin, j-2, u, bk, gs, β), а также полумутантной – Л11069 (sp^+, nor, br, $Tm\text{-}2^a$, ls, j), мутантной (Mo 341 Wo) и линий культурного типа с высокой комбинационной способностью – Л454, Л828, Л1033. Растения от каждой гибридной комбинации выращивали на делянках 5м^2 по 20 учетных растений

в 3-х повторностях в грунтовой теплице, экспериментальной базы ИГФиЗР [15]. Характер фенотипического проявления морфо-биологических и учет количественной выраженности хозяйственноценных признаков у родительских форм и их гибридов F_1, определяли с использованием общепринятых методик [16, 17]. Фертильность пыльцы и морфо биологические характеристики пыльцевых зерен изучали путем окрашивания пыльцы ацетокармином [18]. Устойчивость к засухе и действию высокой температуры определяли на искусственно смоделированных стрессовых фонах [10]. Воздействие на пыльцу исследуемых генотипов температурой 45°С в течение 8 часов, с последующим проращиванием её на искусственной питательной среде (15% сахарозы и 0,006% борной кислоты) в условиях *in vitro,* позволило выявить генотипические особенности гибридов F_1, в том числе и в зависимости от характеристик их родительских форм. Засухоустойчивость оценивали путем проращивания пыльцы на искусственной питательной среде (высокая концентрация сахарозы + 0,006% борной кислоты) с последующим определением характера её прорастания (жизнеспособность, %) и длину пыльцевых трубок (деления окуляр-микрометра, μ*m)*. Контролем, для сравнительного анализа служили показатели свежесобранной пыльцы (жизнеспособность пыльцы, % и длина трубок, μ*m***)**, пророщенной на искусственной питательной среде (15% сахарозы/0,006% борной кислоты) в условиях *in vitro* при температуре 24°С в течение 3-х часов. По каждому генотипу и в каждом варианте исследований оценивали не менее 500 пыльцевых зерен. Об устойчивости пыльцы судили по соотношению проросшей пыльцы и длине пыльцевых трубок в опытных вариантах (О) к контролю (К), в процентах. Особенности наследования устойчивости к высокой температуре и засухе гибридами F_1, от прямых и реципрокных гибридов скрещиваний определяли по коэффициенту степени доминирования – Hd, принимая во внимание, что его показатель может изменяться от $-\infty$ до $+\infty$ [19]. О степени изменчивости показателей изученных признаков судили по коэффициенту вариации (V, %) [20].

Результаты и их обсуждение

Анализ полученных результатов позволил определить особенности проявления и степень изменчивости целого ряда признаков мужского гаметофита (фертильность, форму, величину пыльцевых зерен, жизнеспособность пыльцы и длину пыльцевых трубок, устойчивость по прорастанию пыльцы и длине трубок на разных стрессовых фонах), включая характер наследования их гибридами F_1, в том числе в зависимости от генотипа родительских форм. Выявлены достаточно выраженные различия между гибридами F_1 и их многомаркерными родительскими формами, как по специфике проявления признаков мужских гаметофитов, так и направления скрещиваний. Изучена фертильность, как показатель, отражающий наличие в популяциях живых пыльцевых зерен. Установлена доля пыльцевых зерен с деформациями разной степени выраженности (мелкие, щуплые с нарушенной целостностью и др), характерной для каждого генотипа. Показаны особенности по способности пыльцевых зерен к прорастанию на искусственной питательной среде в условиях *in vitro* и степень вариабельности показателей признаков под влиянием изученных стресс-факторов (таб. 1). Гетерогенность в популяциях пыльцевых зерен с разными морфологическими нарушениями у родительских линий с мутантными генами *ls, br* и *ps-2* была высокой, тогда как у гибридов F_1 с их участием эти показатели значительно ниже. Аналогичные результаты получены и по степени изменчивости (V, %) показателей признаков пыльцы под действием исследуемых стресс-факторов у родительских форм и гибридов F_1 (таб. 1). К примеру, самая низкая фертильность (44,9%) с высокой долей (55,1%) разноразмерных, щуплых, с нарушенной целостностью пыльцевых зерен выявлена у линии 11069. У гибридов от прямого скрещивания (Л11069 × Л828 и Л11069 × Мо 341), где Л11069 используется в качестве материнского компонента отмечается такая же высокая гетерогенность по проявлению этих признаков (47,2% и 35,6% соответственно). Анализ прорастания пыльцы и способности уже проросших зерен формировать нормальные трубки у свежесобранной пыльцы (контроль) и на фоне исследуемых стресс-факторов (опыты) показал высокую их изменчивость. Коэффициент вариабельности у Л11069 составил 29,4% и 36,8% с аналогично высокой изменчивостью показателей изученных признаков у гибридов F_1 от прямого скрещивания (Л11069 × Л828 и Л11069 × Мо 341) с

соответствующими коэффициентами 24,6% и 22,4% под влиянием высокой температуры и 36,5% и 24,9% на фоне осмотического фактора (табл.1). Возможной причиной столь высокой разнокачественности пыльцевых зерен в популяции Л11069 является присутствие в её геноме мутантных маркерных генов *ls, br* и *ps-2*, влияющих на морфологические отклонения в строении цветков, а у гибридов F_1 от прямого скрещивания, доминантным наследованием этих генов от материнской формы.

Таблица 1. Характер проявления морфо-биологических признаков пыльцы у родительских линий их гибридов F_1 и их изменчивость под действием стресс-факторов

Родительские формы и прямые реципрокные гибриды F_1	Фертильность пыльцы, %	Доля (%) пыльцевых зерен с аномалиями	Жизнеспособность пыльцы Xcp±$Sx_{cp.}$ %	V, %	
				высокая температура	засуха
А ♀	95,3	4,7	56,9 ± 1,14	8,1	11,2
В ♂	91,6	8,4	51,2 ± 0,9	10,4	19,7
F_1: Л1033 × Л8/234	98,4	1,6	63,4 ± 2,11	5,7	7,4
Л8/234 × Л1033	96,6	3,4	70,3 ± 1,64	3,4	5,8
А ♀	88,3	11,7	39,8 ± 0,4	4,2	14,2
В ♂	90,2	9,8	54,0 ± 1,34	7,7	9,4
F_1: Л33/241 × Л454	97,7	2,3	46,4 ± 1,04	1,8	10,2
Л454 × Л33/241	91,6	8,4	58,7 ± 0,86	6,4	11,9
А ♀	44,9	55,1	20,6 ± 0,44	29,4	36,8
В ♂	96,8	3,2	61,3 ± 1,23	1,2	4,7
F_1: Л11069 × Л828	57,3	42,7	24,4 ± 0,7	24,6	36,5
Л828 × Л11069	82,4	17,6	46,2 ± 0,78	8,7	13,2
А ♀	79,5	20,5	36,6 ± 0,44	17,1	22,4
В ♂	91,6	8,4	51,2 ± 0,9	10,4	19,7
F_1: Мо341 × Л8/234	86,4	13,6	40,7 ± 1,23	12,3	20,6
Л8/234 × Мо341	95,7	4,3	53,4 ± 1,71	4,8	9,9
А ♀	44,9	55,1	20,6 ± 0,44	24,6	36,8
В ♂	79,5	20,5	36,6 ± 0,44	11,1	16,1
F_1: Л11069 × Мо341	64,4	35,6	31,4 ± 1,14	22,4	24,9
Мо341 × Л11069	85,3	14,7	50,2 ± 2,31	10,3	14,0

Выращивание растений линий и гибридов F_1 в одинаковых условиях, но в разные годы (2022-2024) показало, что жизнеспособность свежесобранной пыльцы у гибридов F_1 от прямых скрещиваний (F_1 Л11069 × Л828 и Л11069 × Мо341) с линией 11069, была самой низкой (рис. 1) с аналогично короткими пыльцевыми трубками (рис. 2). Тогда как в популяциях пыльцы гибридов F_1 от реципрокного скрещивания (Л828 × Л11069 и Мо341 × Л11069) однородность пыльцевых зерен в их популяциях разы выше (таблица 1). Она активно и быстро прорастала на искусственной питательной среде в условиях *in vitro,* одновременно формируя и длинные пыльцевые трубки, в том числе и под действием исследуемых стресс-факторов (рис. 1 и 2).

Высокие показатели признаков пыльцы с меньшей их изменчивостью имели и гибриды F_1 от прямых и реципрокных скрещиваний линий 8/234 и 33/241 с линиями 1033 и 454, с высокой комбинационной способностью по основным хозяйственно-ценным признакам (рис. 1 и 2).

Анализ характера проявления признаков мужского гаметофита у гибридов F_1 от прямого и реципрокного скрещивания с мутантной линией Мо 341 показал, устойчивость к действию высокотемпературного стресс-фактора по обоим признакам пыльцы была значительно выше у гибрида F_1 от реципрокного скрещивания (рис. 1 и 2). У гибрида F_1 от прямого скрещивания показатели по прорастанию пыльцы и длине пыльцевых трубок на обоих стрессовых фонах были на уровне сред-

него значения двух родительских форм. При этом выраженного отрицательного влияния гена *Wo*^{m}, носителем которой является Мо 341 на показатели признаков мужского гаметофита, как у свежесобранной пыльцы (контроль), так и подвергнутой действию абиотических стресс-факторов (высокая температура, засуха) не выявлено.

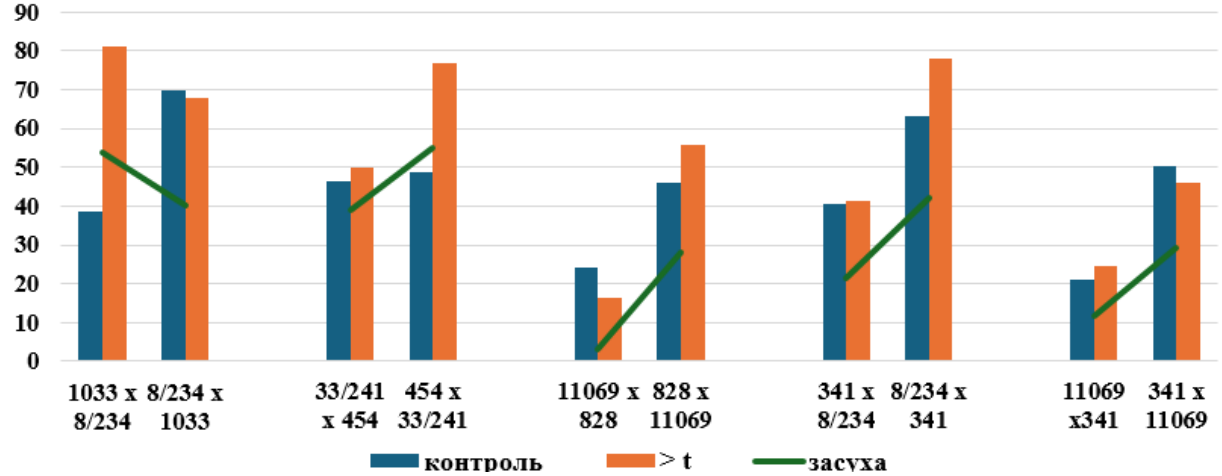


Рисунок 1. Особенности проявления устойчивости к высокой температуре и засухе по прорастанию пыльцы у прямых и реципрокных гибридов F_1 томата от скрещивания линий культурного типа с носителями мутантных маркерных генов

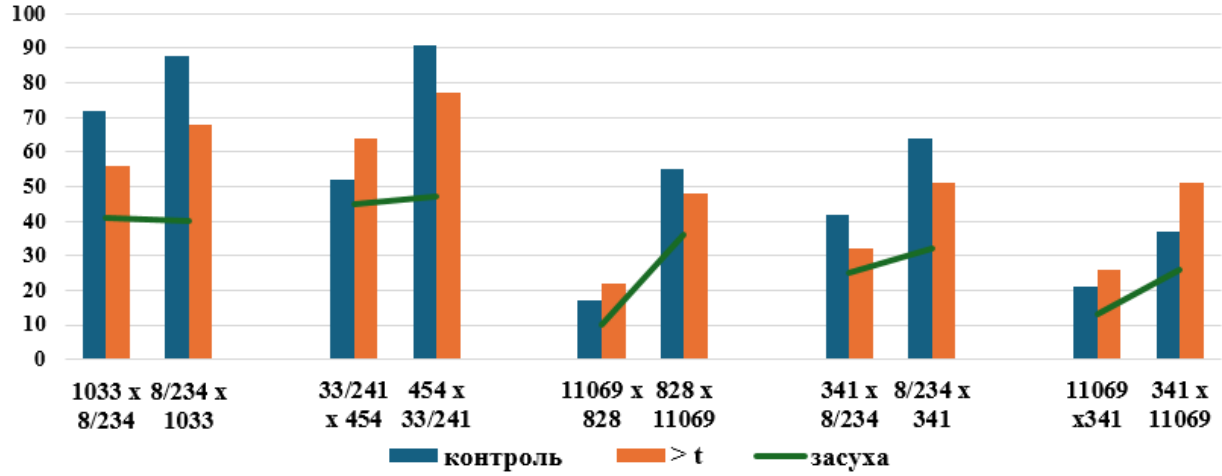


Рисунок 2. Устойчивость к высокой температуре и засухе по длине пыльцевых трубок у прямых и реципрокных гибридов F_1 томата от скрещивания линий культурного типа с носителями мутантных маркерных генов

В целом из представленных диаграмм видно, что ответная реакция пыльцы на действие высокотемпературного стресс-фактора (45ºС/8часов) ниже, но при этом четко просматриваются различия между гибридами F_1 как в зависимости от особенностей генотипа их родительских форм, так и направления скрещиваний (прямые, реципрокные). В то время, как пыльца всех гибридов F_1, независимо от направления скрещивания оказалась более чувствительной к действию осмотического стресс-фактора (имитирующего засуху). Показатели по прорастанию пыльцы и способности уже проросших пыльцевых зерен формировать пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины (три диаметра пыльцевого зерна) были в разы ниже, чем при воздействии высокой температурой (рис. 1, 2).

Знание закономерностей наследственной изменчивости признаков при гибридизации дает возможность прогнозировать эффективность отбора в гибридных популяция и осуществлять обоснованный выбор родительских пар. Особенно важно это для признаков мужского гаметофита,

которые рассматриваются как критерий отбора устойчивых к абиотическим стресс-факторам генотипов [8, 12, 13]. В этом плане, изучение направления и степени доминирования устойчивости к действию разных абиотических стресс-факторов в поколении F_1, является одним из основных условий обоснованной селекционной программы, нацеленной на создание гетерозисных гибридов томата. Хотя показатель степени доминантности не позволяет судить о величине эффекта гетерозиса, но при этом он дает возможность определить особенности проявления признаков как в зависимости от генотипа родительских форм и направления скрещивания, так и влияния стрессовых факторов.

В таблице 2, показаны особенности наследования устойчивости к высокой температуре и засухе по признакам мужского гаметофита гибридами F_1. Положительное доминирование (Hd= +0,56, +0,61 и +0,64) и сверхдоминирование (Hd от +1,21 до +11,3) установлено в комбинациях прямых и обратных гибридов F_1 (Л1033 × Л 8/234 и Л8/234 × Л 1033) с линиями, которые имеют высокую комбинационную способность по основным хозяйственно-ценным признакам. Эти линии по своему происхождению являются близкородственными, вероятно скрещивание их между собой приводит к объединению аллелей устойчивости, образуя гомозиготу, что является следствием столь высокой устойчивости. Аналогичные результаты получены и по другим комбинациям (Л33/241 × Л454 и Л454 × Л33/241) с соответствующим показателем степени доминирования Hd от + 0,48 до +4,64 у гибридов F_1 от прямого скрещивания и Hd от +0,53 до +12,8 от реципрокного (таб. 2).

В следующем блоке исследований рассматривается характер наследования признаков мужского гаметофита гибридами F_1 от скрещивания полумутантной Л11069, мутантной Мо341 и линии культурного типа Л 828. Линия 828 отличается от остальных более высокой устойчивостью к действию обоих стресс-факторов. При одних и тех же условиях выращивания растений в разные годы, коэффициент варьирования показателей признаков «жаростойкость пыльцы» и «засухоустойчивость пыльцы» был самым низким и соответственно составил 1,2% и 4,7%. Однако, установлен сложный характер наследования изученных признаков с его участием в зависимости от направления скрещивания (таб. 2). У гибрида F_1 от прямого скрещивания (Л11069 × Л828), где материнским компонентом служит Л11069 со сложным сочетанием мутантных маркерных генов (sp^+, *nor, br, Tm-2^a, ls, j*) по всем изученным признакам отмечается отрицательное сверхдоминирование (то есть депрессия). Предположение, сделанное ранее о доминантном наследовании мутантных генов, отрицательно влияющих на качество пыльцы от материнских форм, остается актуальным. Подтверждением являются результаты, полученные в комбинации от реципрокного скрещивания Л828 × Л11069, где наследование признаков идет по типу положительного доминирования и сверхдоминирования от родителя культурного типа (Л 828). Показатель коэффициента наследования (Hd) варьирует от + 0,9 до + 2,6 в зависимости от признака и типа стрессогенного фактора (таб. 2).

Аналогичные результаты получены у прямых и реципрокных гибридов F_1 от скрещивания линии 11069 с мутантной Мо 341 (*Wo^m*). У прямого гибрида (Л11069 × Мо341) имеет место отрицательное доминирование и сверхдоминирование (Hd от - 0,48 до – 6,8). При реципрокном (Л11069 × Мо341) отмечается промежуточное наследование гибридом F_1 признаков жизнеспособность свежесобранной пыльцы (Hd + 0,42) и длина пыльцевых трубок (Hd + 0,38), а также устойчивость по пыльце (Hd + 0,46) и длине трубок (Hd + 0,44) на фоне осмотического стресс-фактора. Тогда как устойчивость к высокой температуре наследуется по типу положительного сверхдоминирования (Hd + 1,52 по пыльце и Hd + 1,06 длине трубок (таб. 2).

Анализ особенностей наследования гибридами F_1 томата в комбинациях от прямого и реципрокного скрещивания мутантной линии Мо 341 с гомозиготной по ряду маркерных признаков линией 8/234 также показал положительное доминирование и сверхдоминирование признаков мужского гаметофита, в том числе и под влиянием исследуемых абиотических стресс-факторов (таб. 2). Вероятно, линии Мо 341 и 8/234 также обладают разными парами эквивалентных генов устойчивости, за счет объединения которых в одном геноме, у гибридов F_1 усиливается устойчивость к высокой температуре и засухе.

Таблица 2. Характер наследования (Hd) устойчивости к высокотемпературному стрессу и засухе гибридами F_1 томата от прямых и реципрокных скрещиваний линий культурного типа с мутантными и полумутантными формами

Гибридные комбинации F_1	Жизнеспособность и длина пыльцевых трубок (контроль)		Устойчивость к высокой температуре		Устойчивость к засухе	
	пыльца	трубки	по пыльце	по длине трубок	по пыльце	по длине трубок
Л1033 × Л8/234	+ 1,39	+ 2,0	+ 0,61	+ 1,5	+ 1,12	+ 1,52
Л8/234 × Л1033	+ 2,11	+ 1,21	+ 11,3	+ 1,21	+ 0,56	+ 0,64
Л33/241 × Л454	+ 0,78	+ 0,52	+4,64	+ 2,33	+ 1,12	+ 0,48
Л454 × Л33/241	+ 0,53	+ 0,56	+ 3,11	+ 12,8	+ 2,4	+ 0,83
Л11069 × Л828	- 1,4	- 0,44	- 1,42	- 0,6	- 0,73	- 1,8
Л828 × Л11069	+ 2,6	+ 2,1	+ 1,23	+ 1,7	+ 0,9	+ 1,0
Мо341 × Л8/234	+ 4,7	+ 3,4	+ 1,5	+ 4,6	+ 7,3	+ 2,8
Л8/234 × Мо341	+ 3,9	+ 6,6	+ 8,1	+ 12,3	+ 2,6	+ 3,1
Л11069 × Мо341	- 2,81	- 4,4	- 1,56	- 0,48	- 0,83	- 6,8
Мо 341 × Л11069	+ 0,42	+ 0,38	+ 1,52	+ 1,06	+ 0,46	+ 0,44

Выводы

Дана характеристика гибридам F_1 томата от прямого и реципрокного скрещиваний и их многомаркерным родительским линиям по морфобиологическим признакам их пыльцевых зерен, а также способности их к прорастанию и формированию длинных пыльцевых трубок, в том числе под действием высокой температуры и фактора, имитирующего засуху. Показано, что популяции пыльцы гибридов F_1 по форме, величине и фертильности пыльцевых зерен более выравнены, чем их родительские формы.

Выявлено отрицательное влияние мутантных генов *ls, br, ps-2*, носителем которых является Л11069 не только на морфологические нарушения строения цветков, но и на качество пыльцы.

В комбинациях гибридов F_1 от прямого скрещивания (Л11069 х Л828 и Л11069 х Мо 341), где в качестве материнского компонента используется линия 11069 со сложным сочетанием мутантных маркерных генов (*sp*$^+$*, nor, br, Tm-2*^{a}*, ls, j*) имеет место отрицательное сверхдоминирование (то есть депрессия). И наоборот, в комбинациях от реципрокного скрещивания (♀ Л828) наследование признаков идет по типу положительного доминирования и положительного сверхдоминирования. Гибриды F_1 с материнской линией Мо 341 наследуют признаки «жизнеспособность пыльцы, длина трубок и устойчивость к засухе по пыльце и длине трубок» промежуточно. Тогда как устойчивость к высокой температуре наследуется по типу положительного сверхдоминирования.

Прямые и реципрокные гибриды F_1, где родительские линии 1033, 8/234, 33/241 и 454 характеризуются высокой комбинационной способностью по основным хозяйственно-ценным признакам, выше и показатели всех изученных признаков мужского гаметофита. Популяции их пыльцы более однородны как по морфологическим признакам, так и по прорастанию пыльцы и способности формировать пыльцевые трубки достаточной для оплодотворения длины, в том числе и под действием высокой температуры и осмотического стресс-фактора. Независимо от направления скрещиваний все изученные признаки мужского гаметофита наследуются гибридами F_1 по типу положительного доминирования и положительного сверхдоминирования.

Выявленные особенности характера наследования гибридами F_1 признаков мужского гаметофита как в зависимости от направления скрещивания, так и особенностей генотипа родительских форм могут служить основой для правильного подбора пар при создании гетерозисных гибридов томата с более высоким адаптивным потенциалом к действию стрессовых абиотических факторов.

Библиография:

1. PACINI, E., DOLFERUS, R. Recent advances and future perspectives. In: *Abiotic and Biotic Stress in Plants.* 2016. DOI: 10.5772/61671
2. 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
3. GLEGG, M. T., KAHLER, A. L., ALLARD, R. W. Estimation of life cycle components of selection in an experimental plant population. *Genetics.* 1978. 89(4), 765-792. DOI: 10.1093/genetics/89.4.765
4. КИЛЬЧЕВСКИЙ, А.В., ХОТЫЛЕВА, Л.В. Генетические основы селекции растений. Минск: Белорус. наука, 2008. Т.1. 551 с. ISBN: 978-985-08-1392-3.
5. WAHID, A, GELANI, S, ASHRAF, M. et al. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany.* 2007. No 61. pp. 199-223. ISSN: 988472.
6. ZHUANG, J. ZHANG, J., HOU, X., WANG, F., XIONG A. 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
7. ЖУЧЕНКО, А. А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. Москва. 2012. 581 с. ISBN: 978-5-85941-452-9.
8. 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.
9. KANG, M. S. Breeding: Genotype-by-environment interaction. *Encyclopedia of Plant and Crop Science.* New York: Marcel-Dekker, 2004. pp. 218-221, ISBN: 0491334386.
10. 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.
11. 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.
12. BESPALOVA, L. A., AGAYEV, R. A., AGAEVA, E. V. Morphological features of pollen in wheat varieties and triticale of Lukianenko agricultural resesrch institute selection. *Scientific Journal of KubSAU*. 2020;3(157). ISSN: 1990 – 4665.
13. 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
14. MAKOVEI, M. Tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Linia 33/241 (V 2024 0014), Linia 8/234 (V 2024 0015) din 2024.05.17, data publicării: 2024.08.31 https://www.agepi.md/sites/default/files/bopi/BOPI_08_2024.pdf#page=75
15. МАКОВЕЙ, М. Морфобиологические основы выращивания томата. Кишинев. 2021. 156 с. ISBN: 978-9975-56-841-8.
16. ORZAN, V., IONESCU, C. *Metodica şi Tehnica Experimentală pentru încercarea soiurilor de legume de câmp*. Bucureşti, 1989. 268 p.
17. TOMATO - UPOV (*Solanum lycopersicum* L.) V 2012 0007 TG/44/11 Rev. Geneva
18. ПАУШЕВА, З. П. *Практикум по цитологии растений.* Москва. 1988. 271 с. ISBN:5-10-000614-5.
19. ZHUCHENKO, A. A. *Genetics of Tomatoes*. Kishinev, 1973. 664 pp.
20. ДОСПЕХОВ, Б. Методика опытного дела. Москва. 1985. 416 с. ISBN: 978-5-458-23540-2.

Исследования проводились в рамках проекта в области науки и инноваций 25.80012. 5107.15SE «Генетическое разнообразие мутантных маркерных генов томата (Solanum lycopersicum L.) как источник новой зародышевой плазмы для создания сортов и гетерозисных гибридов, способных реализовать генетически заложенный потенциал продуктивности в условиях изменения климата», финансируемого Министерством образования и науки.

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

Prezentat: 26.09.2025