УДК 635.64:575.224 DOI: 10.25695/AGRPH.2022.02.03

ХАРАКТЕР ВОЗДЕЙСТВИЯ МУТАНТНЫХ ГЕНОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ТОМАТА

М. Д. Маковей

Институт генетики, физиологии и защиты растений Республики Молдова
Республика Молдова, г. Кишинев, ул. Пэдурий, 20
E-mail: m_milania@mail.ru

Поступила в редакцию 12 апреля 2022 г., принята к печати 31 мая 2022 г.

В статье представлены результаты изучения мутантов томата, а также характера воздействия некоторых мутантных генов, носителями которых они являются, на степень проявления селекционно ценных признаков при выращивании их в течение трех лет, различающихся по климатическим условиям. Обнаружена высокая внутрипопуляционная изменчивость признаков репродуктивной системы, общей и товарной урожайности, а также качества плодов в зависимости от набора мутантных генов, что позволяет выявить их отрицательное влияние. Установлено, что мутантные гены, контролирующие окраску и форму плода (*u, t, r, o, gs, gf, rin, nor, at*), не подавляют проявление других морфологических признаков. У форм-носителей указанных генов величина отклонения признаков от нормы составляет от 2,3 до 28,6%. В то же время другая группа мутантных генов (dd^{+}, $sp^{\pm}$, *s*, Wo^{m}, *Xa-3, al, alb, l, lg, mup, mux, mua, nv, psu*), носителями которых являются мутантные формы Mo 500, Mo 504, Mo 593, Mo 634, Mo 651, Mo 722, Mo 723, Mo 732, Mo 791 и La 2921, оказывает сильное негативное влияние на характер проявления изученных признаков как в пределах генотипа, так и по годам исследований (от 19,4 до 66,5%). Наиболее отчетливо оно проявилось в жарком и засушливом 2012 г. (от 20,0 до 78,4%). Выявленное отсутствие или недоразвитость некоторых морфологических элементов в структуре растительного организма указывает как на прямое, так и косвенное влияние данных генов на признаки.

Ключевые слова: томат, мутантные формы, мутантные гены, изменчивость, селекционно ценные признаки, факторы внешней среды.

THE CHARACTER OF IMPACT OF MUTANT GENES ON THE MANIFESTATION OF BREEDING VALUABLE TRAITS IN TOMATO

M. D. Makovey

Institute of Genetics, Physiology and Plant Protection of Republic of Moldova
20, Peduriy St., Kishinev, Republic of Moldova
E-mail: m_milania@mail.ru

The paper presents the results of the study of tomato mutants, as well as the character of the impact of some mutant genes, the carriers of which they are, on the degree of manifestation of breeding valuable traits when grown for three years, differing in climatic conditions. A high intrapopulation variability in the traits of the reproductive system, total and marketable yields, as well as in the quality of fruits, depending on the set of mutant genes, was found. The results give a possibility to identify the negative impact of these mutant genes. It has been established that the mutant genes that control the color and the shape of the fruit (*u, t, r, o, gs, gf, rin, nor, at*) do not inhibit the manifestation of other morphological traits. In the forms-carriers of these genes, the deviation of traits from the norm ranges from 2.3 to 28.6%. At the same time, another group of mutant genes (*dd+, sp±, s, Wom, Xa-3, al, alb, l, lg, mup, mux, mua, nv, psu*), being carried by the mutant forms Mo 500, Mo 504, Mo 593, Mo 634, Mo 651, Mo 722, Mo 723, Mo 732, Mo 791 and La 2921, has a strong negative effect on the character of the manifestation of the studied traits both within the genotype and over the years of the study (from 19.4 to 66.5%). It manifested itself most clearly in the hot and dry 2012 (from 20.0 to 78.4%). The revealed absence or underdevelopment of some morphological elements in the structure of the plant organism indicates both direct and indirect influence of these genes on the traits.

Key words: tomato, mutant forms, mutant genes, variability, breeding valuable traits, environmental factors.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время весьма ценным материалом, заслуживающим пристального внимания как генетиков, так и селекционеров, являются коллекции мутантных форм томата и других культур. Они рассматриваются учеными в качестве основного источника признаков и свойств, способных преобразить стереотипную модель сортов томата. Особого вниманию требуют вопросы изучения характера проявления мутантных признаков в изменяющихся условиях внешней среды (экологическая генетика), а также при разных

сочетаниях генов. Количество таких данных по томату весьма незначительно (Rick, 1956; Butler et al., 1977; Stubbe, 1963; Wettstein-Knowles, 1969; Бочарникова, 2011; Маковей, 2012; Авдеев, 2014).

Известно, что мутантные гены обладают как положительным, так и отрицательным эффектом при их скрещивании с другими биотипами. Однако в любом случае даже гены нецелевого назначения, которые характеризуются низкой жизнеспособностью, при скрещивании с культурными формами способствуют обмену и обогащению популяции новым генетическим материалом (Куземинский, 2004). Затрагивая многие метаболические и другие системы онтогенеза, отдельные мутантные гены в процессе расщепления активизируют реакции генетических рекомбинаций и тем самым расширяют спектр внутрипопуляционной изменчивости (Жученко, 1973; Чесноков и др., 2011), что позволяет получить новые источники зародышевой плазмы по целому ряду селекционно ценных признаков.

Благодаря постепенному насыщению генотипа культурного томата мутантными генами, определяющими детерминантность (*sp*), штамбовость (*d*), компактность растения (*br, dd*), а также отвечающими за признаки плода (продолговатость (*el, o*), крупноплодность (*f*), отсутствие зеленого пятна (*u, ug*), бесколенчатое сочленение (*j, j-2, j-2*^{in})), были получены новые сорта и гетерозисные гибриды томата (Брежнев, 1964; Stubbe, 1971; Авдеев, 1982; Гусева, 1989; Куземинский, 2004; Беков, 2012; Маковей, 2018), позволившие расширить технологические возможности данной культуры.

Коллекция Института генетики, физиологии и защиты растений Республики Молдова отличается значительным разнообразием мутантных генов, имеющих очевидную практическую значимость для селекции новых сортов и гибридов томата (*ls, br, bk, bs, bls, hp, hp-2, fs, ft, ex, ls, ps, ps-2, pat, rin, nor, alc, og, dg* и др), однако слабая изученность, а также, по мнению И. А. Храпаловой (2017), неокультуренность мутантных форм затрудняют их использование.

В связи с этим целью настоящего исследования являлось всестороннее изучение некоторых одно- и многомаркерных мутантных форм томата и определение характера проявления количественных признаков при выращивании их в различные по климатическим условиям годы, а также вариабельности данных признаков в зависимости от набора мутантных генов, носителями которых являются экспериментальные образцы, что позволит расширить область их применения в генетико-селекционных исследованиях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальным материалом для проведения исследований служили 20 мутантных образцов томата с различным набором мутантных маркерных генов: Mo 308 (*c, l, d, sh, a);* Mo 409 (*nv, sp);* Mo 443 (*ls, ssp*); Mo 446 (*o, sp*$^{\pm}$); Mo 500 (*Wo*^{m}*, aw, d, o, r, c, mn-2*); Mo 504 (*Wo*^{m}*, aw, bk, d, o, p, s*); Mo 519 (*wd, r, c*); Mo 593 (*dd/*$^{+}$); Mo 632 (*ag, h, t, l, u, pl, lg*); Mo 634 (*per, c, r, l, alb*); Mo 637 (*v-2, sp, u*); Mo 638 (*v-2, c, a, u, y, t, gs, gt, r, mc*); Mo 651 (*Xa-3, al*); Mo 722 (*mup*); Mo 723 (*mux*); Mo 732 (*psu*); Mo 755 (*aa, wv, d*); Mo 791 (*wd, mua*); La 2921 (*Del*); La 3013(*nor, sp*$^{\pm}$).

Растения выращивались в 2011, 2012 и 2014 гг. на экспериментальном поле института в трех повторностях на рендомизированно расположенных делянках по единым методикам. В ходе исследования изучались тип роста растений, тип соцветия и число цветков на них, длина вегетационного периода всходы-созревание, урожайность, товарность плодов, масса плода, камерность и толщина перикарпия. Фенологические наблюдения, учеты и анализы проводились по Международному дескриптору (UPOV) для культуры.

Описание характера проявления и степени выраженности мутантных маркерных генов осуществлялось при строгом следовании основным правилам номенклатуры генов томата (Жученко, 1973; Бочарникова, 2011). Показателем фенотипической количественной изменчивости признаков в пределах растения и в популяции по годам исследований является коэффициент вариации V (%) (Доспехов, 1985).

Климатические условия в годы исследований различались по сумме активных температур, количеству выпавших осадков и влажности воздуха в период вегетации растений. Самым засушливым был 2012 год, наиболее высокие температуры с минимальным количеством осадков приходились на июнь, июль и август – период активного роста, развития и плодоношения растений мутантных форм. Разница в сумме активных температур по месяцам в 2012 г. весьма существенна по сравнению с 2011 и 2014 гг. и составляет соответственно от 2,3°С до 4,3°С в июне, от 2,1°С до 3,3°С в июле и от 0,9°С до 1,5°С в августе. Аналогичные различия характерны для суммы выпавших осадков: 2011 г.: 150,2 мм – июнь, 65,2 мм – июль, 64,6 мм – август; 2012 г.: 17,2 мм – 31,2 мм – 11,0 мм; 2014 г.: 74,3 мм – 85,1 мм – 54,4 мм соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что изученные мутантные генотипы относятся к разным группам по продолжительности вегетационного периода всходы-созревание: ультраранеспелые, раннеспелые, среднеранние, среднеспелые, позднеспелые и практически не успевающие созреть. Большая часть из них характеризуется мелкоплодностью, низкой продуктивностью и товарностью плодов (табл. 1). Исходя из данных табл. 1 можно предположить, что прямое влияние мутантных генов не является причиной низких показателей, поскольку исследованию подвергались как одномаркерные, так и многомаркерные мутантые формы, носители разного типа и набора маркерных признаков. Одной из причин может быть отсутствие или низкая обеспеченность их генотипов полигенами нужных количественных признаков, что связано в том числе с недостаточной окультуренностью.

Таблица 1. Характеристика мутантных форм томата по селекционно ценным признакам (средние за 2011, 2012 и 2014 гг.)

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

Широкому использованию мутантного генофонда томата в селекции должна предшествовать оценка фенотипической выраженности по характеру проявления мутантных маркерных генов и степени изменчивости контролируемых ими признаков в зависимости от климатических условий в зоне выращивания культуры. Для этого используется коэффициент вариации, который является показателем количественной изменчивости признаков по мутантным генотипам и внутрипопуляционной изменчивости в пределах одного генотипа в зависимости от набора мутантных генов, носителями которых они являются (табл. 2).

Установлен стабильный характер проявления признака «продолжительность вегетационного периода всходы-созревание», который был менее 10% вне зависимости от того, к какой группе спелости относится мутантная форма (табл. 2). Незначительно более высокая вариабельность признака по годам исследований была характерна для Mo 791 (7,2–9,0%), Mo 443 (5,7–7,8%), Mo 308 (4,5–6,0%), Mo 504 (3,8–5,7%) и 593 (3,7–6,0%), Mo 651 (2,8–8%). В засушливый 2012 г. вегетационный период у них был короче на 2–5 дней относительно двух других лет с более благоприятными климатическими условиями.

Результаты индивидуального морфологического анализа фенотипической выраженности по типу соцветия и числу цветков на них свидетельствуют о значительной внутрипопуляционной вариабельности (8,6–78,4%) как в зависимости от особенностей генотипа, так и условий среды, в которых выращивались растения (табл. 2). Различия между мутантными генотипами были выше, чем по годам исследований. Различия между генотипами по характеру проявления и степени изменчивости признаков репродуктивной системы увеличились в условиях сильной засухи 2012 г. Они выразились в появлении соцветий более сложного строения на верхнем уровне их расположения на главном стебле растения и множестве морфологических нарушений в строении цветков. Наиболее высокой вариабельностью отличались Mo 409, Mo 443, Mo 504, Mo 593, Mo 634, Mo 651, Mo 722, Mo 723, 791, La 2921 (табл. 2), носители мутантных генов *nv, ls, s, dd/*$^{+}$*, per, wd, mc, Xa-3, al, ex, mup, mux, mua, Del.* У указанных форм в пределах соцветия отмечено большое количество деформированных в различной степени и плохо развитых цветков со стерильной пыльцой. Мутантные гены, контролирующие данные признаки, четко идентифицируются при разных условиях выращивания, в то время как признаки, контролируемые генами *alb, m-2, wv. v-2, l-2, lg, pl*, в полевых условиях весьма сложно, а иногда и вовсе невозможно выявить. Многие маркерные признаки идентифицируются только на определенной стадии роста и развития растения (всходы – *hp, a, aa;* первые настоящие листья – *al, Xa-3, psu, sy, sf*; цветение – *mult,*

mup, s, uf, sl; полная зрелость плодов – *gs, gf, rin, nor, r, t, sh, Del*).

Другой достаточно сложный признак «масса плода» определяется большим числом генов (Жученко, 1973), оказывающих неоднозначное воздействие на различных этапах формирования плода, что является причиной значительной вариабельности признака. Из информации, представленной в табл. 2, видно, что различия между мутантными формами по характеру проявления данного признака достаточно существенны. Одни (Mo 409, Mo 446, Mo 500, Mo 504, Mo 593, Mo 651, Mo 722, Mo 723, Mo 732) характеризуются высокой степенью внутрипопуляционной изменчивости (от 20,0 до 56,7%) как по растениям, так и плодам из соцветий в пределах одного растения у крупноплодных и мелкоплодных форм. У других (Mo 308 и Mo 755) наблюдается стабильное проявление признака (5,0–10,1%) в три разных года исследований. Средняя степень изменчивости (от 10 до 20%) характерна для мутантных генотипов Mo 443, Mo 638, La 2921 и La 3013. Несмотря на значительную изменчивость признака «масса плода» в зависимости от условий года, внутрипопуляционная изменчивость признака определяется специфичной для каждого мутантного генотипа (а также мутантных генов, носителями которых они являются) нормой реакции на экологические условия в период роста и развития (табл. 2).

По признаку «толщина перикарпия» внутрипопуляционная изменчивость оказалась незначительной. Выше средней (21,2–28,0%) в три разных года исследований она была только у трех мутантных генотипов – Mo 638, Mo 651 и Mo 791. У остальных форм вариабельность признака была низкой (3,6–10,1%) или средней (11,0–20,5%) (табл. 2).

Следующий изученный и весьма сложный полигенный признак «общая урожайность» также подвержен значительной изменчивости как в зависимости от генотипа и генов, так и от условий среды (табл. 2). Коэффициент его вариабельности (V, %) по годам исследований (2011, 2012 и 2014 гг.) у мутантных генотипов колебался в широких пределах: от 3,2 до 49,6% в 2011 г., от 2,8 до 68,8% в 2012 г. и от 2,7 до 40,4% в 2014 г. Самая высокая вариабельность признака отмечена в 2012 г. (табл. 2). Стабильным проявление признака было только у Mo 755 (3,2–2,7%). Средняя изменчивость была характерна для Mo 409 (10,1–20%), Mo 504 (12,7–14,3%) и Mo 634 (9,4–11,4%). Изменчивостью выше средней и усилением вариабельности признака в 2012 г. характеризовались Mo 308 (20,2–33,1%), Mo 519 (20–23,8%), Mo 638 (18–28,3%) и Mo 791 (19–27,3%). Мутантные гены *l, ls, wd, gt, mua, per, psu* и др., носителями которых они являются, влияют на продуктивность, изменяя морфологические особенности растения, а в некоторых случаях угнетают его, что особенно отчетливо проявляется в условиях высоких температур. Такие гены, как отсутствие антоциана (*a, aa, ag, aw, al*), оказывают незначительное влияние на морфологию растения и не угнетают его.

Высокая внутрипопуляционная изменчивость в три разных года исследований отмечена у мутантных генотипов Mo 500 (27,4–40,1%), Mo 593 (38,3–50,1%), Mo 651 (40–70%), Mo 732 (40–55,2%) и Mo 722 (37–49,6%) (табл. 2). В указанную группу входят как мелкоплодные (18,0 г), так и средне- и крупноплодные формы (85 и 140 г) с низкой продуктивностью – от 0,071 г до 0,446 г плодов на растение (табл. 1). Вероятно, мутантные гены, носителями которых являются данные формы, и их сочетание выступают как внутренний лимит по отношению к полигенам, контролирующим и определяющим продуктивные качества растений. Аналогичное влияние на изученные признаки оказывают экологические условия, определяя их высокую вариабельность. Можно предположить, что совместное воздействие рецессивных генов в более жестких климатических условиях оказывается наиболее негативным, что приводит к общей подавленности и угнетенности растений мутантных генотипов. Вызывая нарушения в развитии тех или иных признаков, мутантные гены, носителями которых являются изученные формы, снижают интенсивность роста и подавляют развитие растений, таким образом косвенно влияя на селекционно ценные признаки.

Подтверждением этому могут служить результаты анализа признака «товарность плодов томата», составляющими которого являются масса плода, окраска и её насыщенность, однородность, плотность (способность не смягчаться до уборки и при хранении в течение определенного времени), устойчивость к растрескиванию и перезреванию, а также устойчивость к бактериальным и грибным заболеваниям. Установлено, что степень изменчивости данного признака в основном определяется особенностями мутантного генотипа и в меньшей степени — условиями года (табл. 2). Широкий размах изменчивости признака (20,2–66,5%) выявлен у мутантных генотипов Mo 593, Mo 637, Mo 651, Mo 723, 791, La 2921 (табл. 2). Это прежде всего связано с наличием интенсивно-зеленого невызревающего пятна на плодах и, вероятно, с их генетически обусловленной растрескиваемостью. Указанные генотипы также оказались достаточно восприимчивыми к грибным и бактериальным болезням.

ВЫВОДЫ

Выявлена значительная внутрипопуляционная изменчивость признаков репродуктивной системы, общей и товарной урожайности, а также качества плодов как в зависимости от набора мутантных маркерных генов, носителями которых являются мутантные генотипы, так и от экологических условий, в которых выращивались растения. Наиболее высокая изменчивость признаков по всем мутантным генотипам отмечена в жарком и засушливом 2012 г.: 11,8–78,4% – соцветия и число цветков на них; 7,0–56,7% – масса плода; 4,4–28,0% – толщина перикарпия; 2,8–68,8% – общая урожайность; 2,3–60,0% – товарность плодов.

Таблица 2. Изменчивость селекционно ценных признаков у одномаркерных и многомаркерных мутантных форм томата при выращивании растений в разные годы (2011, 2012 и 2014 гг.)

Мутантная форма	Изменчивость признаков, выраженная в коэффициенте вариабельности (V, %), по годам исследований (2011, 2012 и 2014)																	
	признаки																	
	всходы – созревание			соцветие и число цветков на них			масса плода			толщина перикарпия			общая урожайность			товарность плодов		
	2011	2012	2014	2011	2012	2014	2011	2012	2014	2011	2012	2014	2011	2012	2014	2011	2012	2014
Mo 308	5,5	4,5	6,0	12,4	20,6	16,3	5,1	7,0	5,0	7,5	10,0	6,0	20,2	33,1	21,7	8,6	10,0	7,1
Mo 409	2,1	2,0	1,9	16,8	31,0	22,6	12,8	28,2	18,3	11,0	13,5	8,0	18,0	20,0	10,1	20,0	17,7	19,0
Mo 443	6,4	5,7	7,8	20,3	32,4	23,1	15,1	18,6	18,2	6,7	11,6	9,4	11,6	21,4	14,3	9,3	8,4	8,8
Mo 446	4,1	3,7	5,0	11,2	22,3	17,4	10,0	38,1	17,6	6,3	10,0	5,2	22,0	29,6	20,1	18,0	23,5	20,1
Mo 500	2,0	3,4	2,5	8,6	17,4	14,3	20,0	30,1	21,0	13,0	15,0	11,6	27,4	40,0	35,2	10,0	10,4	7,4
Mo 504	3,8	5,7	4,2	21,3	36,1	24,5	16,3	24,7	19,8	6,3	10,1	7,6	14,3	12,7	13,8	7,6	9,1	8,3
Mo 519	2,5	3,4	2,5	10,5	14,7	11,6	6,0	18,1	13,0	8,5	14,4	9,3	21,0	23,8	19,0	14,2	14,0	18,2
Mo 593	5,0	6,0	3,7	21,4	36,7	31,4	38,0	48,0	38,2	16,4	20,5	17,3	38,3	50,1	39,6	40,0	57,0	56,6
Mo 632	3,8	2,0	3,9	10,6	16,4	12,5	10,0	28,4	8,1	10,8	16,4	9,6	10,0	22,3	9,8	20,0	10,2	19,6
Mo 634	2,7	4,1	3,4	17,4	28,6	21,3	13,2	25,6	19,8	10,6	10,4	10,7	11,4	9,4	11,3	11,0	9,7	10,3
Mo 637	1,2	3,0	1,8	11,4	13,7	13,8	16,0	20,1	10,0	13,2	13,0	12,8	19,3	11,8	22,1	30,0	39,4	28,0
Mo 638	2,2	2,0	2,6	16,7	17,5	13,4	8,2	16,7	10,1	21,2	23,7	21,5	18,0	28,3	20,6	10,1	10,0	7,5
Mo 651	3,1	6,8	2,8	23,2	30,5	28,6	29,4	56,7	40,2	26,0	28,0	26,7	49,6	68,8	39,8	59,6	64,4	57,8
Mo 722	3,8	3,0	4,2	48,7	71,3	55,6	19,2	27,3	21,0	18,1	15,4	16,5	37,0	49,6	40,4	14,4	14,6	9,1
Mo 723	2,4	1,5	4,0	48,6	78,4	57,8	37,4	49,3	28,7	15,3	20,0	19,6	20,1	20,4	30,2	56,7	60,0	66,5
Mo 732	1,5	1,0	2,0	9,0	12,0	11,7	20,0	33,2	22,1	8,3	4,7	5,0	39,5	55,2	40,1	2,0	2,6	1,4
Mo 755	3,9	5,1	3,6	11,1	11,8	10,4	8,6	10,1	9,8	3,8	4,4	3,6	3,2	2,8	2,7	3,5	2,3	2,8
Mo 791	8,0	7,2	9,0	14,5	24,0	18,6	20,0	21,9	17,6	24,5	25,0	23,6	21,0	27,3	18,1	23,2	22,6	23,0
La 2921	3,0	2,4	3,2	16,0	27,4	22,0	20,6	20,0	19,2	15,0	13,8	13,6	23,3	27,5	31,4	20,2	28,0	19,0
La 3013	1,7	1,2	2,3	10,8	16,7	9,4	12,1	16,3	11,4	6,1	5,2	5,6	10,9	14,6	9,7	11,6	10,4	10,2

Установлено, что условия сильной засухи в 2012 г. прямо или косвенно определили значительную внутрипопуляционную вариабельность изученных селекционно ценных признаков, однако степень и пределы их изменчивости обусловлены особенностями мутантного генотипа, что позволяет четко разграничить отрицательные воздействия тех или иных мутантных генов, носителями которых они являются.

Поскольку на каждый этап развития растений томата влияет множество генов, то любой из генов затрагивает ту или иную стадию в цепи развития, за которой следуют другие взаимосвязанные процессы. Вполне очевидно, что проявление определенного признака зависит от взаимодействия генов, а также от комплекса экологических факторов, которые в разные годы неодинаковы. Это определяет как проявление самого признака, так и степень его количественной выраженности. Таким образом, можно предположить, что мутантные гены в подавляющем большинстве обладают плейотропным эффектом или же оказывают косвенное влияние на характер проявления признаков.

Исследования проведены в рамках проекта Государственной постдокторантской программы 22. 00208. 5107. 03/PD I «Генетический потенциал культурного и мутантного генофондов томата (*Solanum lycopersicum* L.), методы исследования и использования в селекции», финансируемой Национальным агентством по исследованиям и развитию Республики Молдова.

Список литературы

Авдеев Ю. И. Селекция томатов. Кишинев: Штиинца, 1982. 232 с.

Авдеев А. Ю. Спонтанные мутации томата по размеру, форме, массе плода и эволюция признака // Доклады РАСХН. 2014. № 1. С. 16–19.

Беков Р. Х. Создание исходного материала томата с использованием генетических маркеров и эффективные пути его применения в практической селекции: дисс. ... докт. с.-х. наук. М.: ВНИИО – филиал ФГБНУ ФНЦО, 2012. 461 с.

Бочарникова Н. И. Генетическая коллекция мутантных форм томата и ее использование в селекционно-генетических исследованиях. М.: ВНИИССОК, 2011. 120 с.

Брежнев Д. Д. Томаты. Изд. 2-е, доп. и перераб. Л.: Колос, 1964. 320 с.

Гусева Л. И. Методы селекции томата для интенсивных технологий. Кишинев, 1989. 223 с.

Доспехов Б. А. Методика опытного дела. М.: Агромпромиздат, 1985. 416 с.

Жученко А.А. Генетика томатов. Кишинев, 1973. 664 с.

Куземинский А. В. Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата. Харьков, 2004. 391 с.

Маковей М. Д. Селекция томата на устойчивость к стрессовым абиотическим факторам с использованием гаметных технологий. Кишинев, 2018. 473 с.

Маковей М. Д. Генетическая разнородность мутантных форм томата по устойчивости мужского гаметофита к жаре, засухе и холоду // Известия Академии наук Молдовы. Науки о жизни. 2012. № 2(317). С. 76–84.

Чесноков Ю. В., Бочарникова Н. И., Есаулова Л. В. Генотипическая вариабельность в потомстве трансгенного межвидового гибрида томата. Сообщение I. Получение селекционного материала // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 1. С. 60–65.

Храпалова И. А. Разнообразие коллекции томата ВИР – исходный материал для различных направлений селекции и источник различных хозяйственно-ценных признаков, используемых для достижения научных и производственных целей // Матер. Междун. Конгресса EXPOFORUM. Санкт-Петербург, 2017. С. 106–108.

Butler L. et al. The viability of sixty tomatoes mutants // Canad. J. Genet. Cytol. 1977. № 19. pp. 31–38.

Rick C. M. Genetic and systematic studies on accessions of Lycopersicon from the Galapogos Islands // Amer. J. Botany. 1956. № 43. pp. 687–696.

Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate Lycopersicon esculentum Miller. V. // Die Kulturpflanze. 1963. Bd. 11. pp. 603–644.

Stubbe H. Weitere evolutionsgeneticsche Untersuchubgen in der Guttung Lycopersicon // Biol. Zbl. 1971. № 90. Bd. 5. pp. 545–559.

Tomato – UPOV (*Solanum lycopersicum* L.) V 2012 0007 TG/44/11 Rev. Geneva.

Wettstein-Knowles P. Mutations affecting anthocyanin synthesis in the tomato. 2. Physiology // Hereditas. 1969. № 61-1/2. pp. 255–275.

References

Avdeyev Yu. I. *Selektsiya tomatov* [Selection of tomatoes]. Kishinev: Chishinau, 1982, 232 p.

Avdeyev A. Yu. Spontannyye mutatsii tomata po razmeru, forme, masse ploda i evolyutsiya priznaka [Spontaneous mutations of tomato in size, shape, weight of the fruit and the evolution of the trait] // *Doklady RAAS*, 2014, no. 1, pp. 16–19.

Bekov R. Kh. *Sozdaniye iskhodnogo materiala tomata s ispol'zovaniyem geneticheskikh markerov i effektivnyye puti yego primeneniya v prakticheskoy selektsii: diss. ... dokt. s.-kh. nauk* [Creation of tomato source material using genetic markers and effective ways of its application in practical breeding: Dr. of agr. sci. diss.]. Moscow: All-Russian Research Institute of Vegetable Growing - branch of the Federal Scientific Center for Vegetable Growing, 2012, 461 p.

Bocharnikova N. I. *Geneticheskaya kollektsiya mutantnykh form tomata i yeye ispol'zovaniye v selektsionno-geneticheskikh issledovaniyakh* [Genetic collection of mutant forms of tomato and its use in breeding and genetic studies]. Moscow: All-Russian Research Institute of vegetable breeding and seed production, 2011, 120 p.

Brezhnev D. D. *Tomaty. Izd. 2-ye, dop. i pererab*. [Tomatoes. 2nd edition, add. and recycled]. Leningrad: Kolos, 1964, 320 p.

Guseva L. I. *Metody selektsii tomata dlya intensivnykh tekhnologiy* [Tomato breeding methods for intensive technologies]. Kishinev: Chishinau, 1989, 223 p.

Dospekhov B. A. *Metodika opytnogo dela* [Experimental methodology]. Moscow: Agropromizdat, 1985, 416 p.

Zhuchenko A. A. *Genetika tomatov* [Tomato genetics]. Kishinev: Chishinau, 1973, 664 p.

Kuzeminskiy A. V. *Selektsionno-geneticheskiye issledovaniya mutantnykh form tomata* [Breeding and genetic studies of mutant forms of tomato]. Harkov, 2004, 391 p.

Makovey M. D. *Selektsiya tomata na ustoychivost' k stressovym abioticheskim faktoram s ispol'zovaniyem gametnykh tekhnologiy* [Selection of tomato for resistance to abiotic stress factors using gamete technologies]. Kishinev: Chisinau, 2018, 473 p.

Makovey M. D. Geneticheskaya raznorodnost' mutantnykh form tomata po ustoychivosti muzhskogo gametofita k zhare, zasukhe i kholodu [Genetic heterogeneity of mutant forms of tomato in terms of resistance of the male gametophyte to heat, drought and cold] // *Izvestiya Akademii nauk Moldovy. Nauki o zhizni,* 2012, no. 2(317), pp. 76–84.

Chesnokov Yu. V., Bocharnikova N. I., Esaulova L. V. Genotipicheskaya variabel'nost' v potomstve transgennogo mezhvidovogo gibrida tomata. Soobshcheniye I. Polucheniye selektsionnogo materiala [Genotypic variability in the offspring of a transgenic interspecific tomato hybrid. Message I. Obtaining breeding material] // *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya,* 2011, no. 1, pp. 60–65.

Khrapalova I. A. Raznoobraziye kollektsii tomata VIR – iskhodnyy material dlya razlichnykh napravleniy selektsii i istochnik razlichnykh khozyaystvenno-tsennykh priznakov, ispol'zuyemykh dlya dostizheniya nauchnykh i proizvodstvennykh tseley [The diversity of the tomato collection of the All-Russian Institute of Plant Industry is the source material for various areas of breeding and the source of various economically valuable traits used to achieve scientific and industrial goals] // *Materialy Mezhdunarodnogo Kongressa EXPOFORUM.* Saint-Petersburg, 2017, pp. 106–108.

Butler L. et al. The viability of sixty tomatoes mutants // Canad. J. Genet. Cytol. 1977. № 19. pp. 31–38.

Rick C. M. Genetic and systematic studies on accessions of Lycopersicon from the Galapogos Islands // Amer. J. Botany. 1956. № 43. pp. 687–696.

Stubbe H. Mutanten der Kulturtomate Lycopersicon esculentum Miller. V. // Die Kulturpflanze. 1963. Bd. 11. pp. 603–644.

Stubbe H. Weitere evolutionsgeneticsche Untersuchubgen in der Guttung Lycopersicon // Biol. Zbl. 1971. № 90. Bd. 5. pp. 545–559.

Tomato – UPOV (*Solanum lycopersicum* L.) V 2012 0007 TG/44/11 Rev. Geneva.

Wettstein-Knowles P. Mutations affecting anthocyanin synthesis in the tomato. 2. Physiology // Hereditas. 1969. № 61-1/2. pp. 255–275.