



**МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ
З ОПТИМІЗАЦІЇ РЕКОМБІНАЦІЙНОЇ І МУТАЦІЙНОЇ
СЕЛЕКЦІЇ ПОМІДОРА (*Solanum lycopersicum* L.) І
БАКЛАЖАНА (*Solanum melongena* L.)**



Розглянуто і рекомендовано до друку вченою радою Інституту овочівництва і баштанництва НААН (протокол № 8 від 10.09.2025 р.).

Методичні рекомендації з оптимізації рекомбінаційної і мутаційної селекції помідора (*Solanum lycopersicum* L.) і баклажана (*Solanum melongena* L.) / С.І. Кондратенко, О.П. Самовол, З.П. Ліннік, П.В. Пшеничний, Т.М. Замицька. Вінниця : ТОВ «ТВОРИ», 2025. 39 с.

Рецензенти: О.М. Шабетя, доктор с.-г. наук;
Р.В. Крутько, кандидат с.-г. наук

У представлених рекомендаціях узагальнені багаторічні методичні напрацювання колективу генетиків і селекціонерів Інституту овочівництва і баштанництва НААН з оптимізації основних етапів рекомбінаційної селекції помідора (*Solanum lycopersicum* L.) і баклажана (*Solanum melongena* L.), практичне застосування яких дозволяє створювати штучно індуковані рекомбінації, знижувати елімінацію рекомбінантних гамет і зигот, проводити прогноз рівня рекомбінаційної і спектра генотипової мінливості у потомствах внутрішньовидових і міжвидових гібридів F_1 на основі цитологічного аналізу якості хіазм (термінального і інтерстиціального типу). Особливий акцент при описах методів зроблено на їх практичних можливостях в управлінні процесами перетворення потенційної генотипової мінливості у вільну і доступну для добору при створенні селекційно-цінних генотипів помідора і баклажана. Представлено, також, нові методичні напрацювання з мутаційної селекції помідора, які дозволяють розширити спектр генотипової мінливості даного виду овочевої рослини та відібрати серед мутантного покоління M_3 – M_5 , створеного на основі сортів вітчизняної селекції, форми зі стабільно високими показниками господарсько-цінних кількісних ознак.

Методичні рекомендації можуть бути корисні генетикам, селекціонерам і аспірантам науково-дослідних і селекційних установ, а також викладачам і студентам біологічних та агрономічних факультетів закладів вищої освіти відповідного профілю.

© Інститут овочівництва і баштанництва НААН, 2025
© Кондратенко С. І., Самовол О. П., Ліннік З. П.,
Пшеничний П. В., Замицька Т. М., 2025

ЗМІСТ

	Стор
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	4
ПЕРЕДМОВА.....	5
1. ТЕОРЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ ПО УДОСКОНАЛЕННЮ СПЕЦІАЛЬНОЇ ГЕНЕТИКИ ТА МЕТОДОЛОГІЧНИХ ОСНОВ СЕЛЕКЦІЇ ПОМІДОРА І БАКЛАЖАНА.....	7
1.1. <i>Запропоновані генетичні методи, способи та біологічні прийоми підвищення рівня рекомбінаційної та розширення спектра генотипової мінливості помідора і баклажана.....</i>	<i>7</i>
1.2. <i>Науково-методологічні напрацювання додаткових елементів теоретичних основ трансгресивної і інтрогресивної селекції помідора і баклажана.....</i>	<i>11</i>
2. МЕТОДИ РОЗШИРЕННЯ ГЕНОТИПОВОЇ МІНЛИВОСТІ ПОМІДОРА І БАКЛАЖАНА НА ОСНОВІ ОПТИМІЗОВАНИХ МЕТОДІВ РЕКОМБІНАЦІЙНОЇ СЕЛЕКЦІЇ.....	14
2.1. <i>Метод розширення спектра генотипової мінливості культурної форми помідора.....</i>	<i>14</i>
2.2. <i>Метод створення вихідного селекційного матеріалу на основі міжвидової гібридизації помідора.....</i>	<i>18</i>
2.3. <i>Метод підвищення рівня рекомбінаційної і розширення спектра генотипової мінливості культурних форм помідора і баклажана.....</i>	<i>21</i>
2.4. <i>Метод розширення спектра генотипової мінливості культурної форми баклажана.....</i>	<i>27</i>
3. МЕТОДИ РОЗШИРЕННЯ ГЕНОТИПОВОЇ МІНЛИВОСТІ У МУТАЦІЙНІЙ СЕЛЕКЦІЇ КУЛЬТУРНОЇ ФОРМИ ПОМІДОРА.....	30
3.1. <i>Методологічні підходи та основні результати зі створення мутантних форм культурної форми помідора протягом 2016–2020 років.....</i>	<i>30</i>
3.2. <i>Методичні напрацювання з ведення мутаційної селекції культурної форми помідора протягом 2021–2025 років.....</i>	<i>32</i>
БІБЛІОГРАФІЯ.....	37

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

$Lim-max$ – ліміти варіювання кількісної ознаки;

r_p – коефіцієнт парної кореляції Пірсона;

M – мутантне потомство;

rf – параметр рекомбінації;

cM – сантиморганіда;

X_{med} – середньоарифметичне значення кількісної ознаки;

X_{min} – мінімальне значення кількісної ознаки;

X_{max} – максимальне значення кількісної ознаки;

A_m – амплітуда варіювання кількісної ознаки;

$HP_{0,05}$ – найменша істотна різниця;

ген **ful** – жовте листя у точці зростання;

ген **a** – відсутність антоціанового забарвлення на гіпокотилі та вегетативних органах рослини;

ген **e** – листя з майже цілнокрайніми нечисленними сегментами, центральна жилка листка викривлена;

ген **hl** – стебла без опушення;

ген **ms** – стерильність пилку;

ген **c** – картопляний тип листка;

ген **sp** + індетермінантний тип куща;

ген **r** – жовте забарвлення плоду;

ген **gs** – “золоті” смужки на епідермісі зрілого плоду;

ген **gf** – брудно-червоне забарвлення плоду;

ген **wv** – жовте забарвлення сім’ядоль.

ПЕРЕДМОВА

Однією з ключових проблем сучасної селекції овочевих видів рослин є розробка генетичних способів і прийомів, які б дозволяли ефективно використовувати при створенні нових високопродуктивних і високоадаптивних сортів і гібридів F_1 потенційну, вільну та доступну добору генотипову мінливість вихідного селекційного матеріалу. Зазначена проблема має свою історію, коріння якої сягають у 20-і роки ХХ століття та пов'язані з розробками вчених зі світовим ім'ям – Карпеченком, Йогансеном та ін. Так, ідею індукування генетичних рекомбінацій для їх практичного втілення вперше запропонував Карпеченко [1]. На основі проведених дослідів із квасолею Йогансен дійшов висновку, що генетична мінливість у популяції швидко виснажується добором [2]. Недостатність мінливості у популяції, необхідної для її подальшого існування, є однією з можливих причин загибелі видів у процесі еволюції. Концепцію “вичерпності” запасів спадкової мінливості у популяціях підтримують й інші вчені [3].

Однак поширена й зворотна думка. Як стверджує противник концепції “вичерпності” Waddington [4], навіть за тривалого добору в популяціях може зберегтися порівняно високий рівень варіабельності. В експериментах, виконаних на кукурудзі (США, Іллінойський університет) доведено можливість змінити кількісні ознаки, змістивши їх далеко за крайні класи прийнятих значень первинного рівня – аж до “фізіологічної межі” [5]. Іншими словами, навіть за тривалого добору в популяціях зберігається певний рівень мінливості, а в разі повного блокування обмінів між двома гомологічними хромосомами спонтанно виникаючі мутації можуть забезпечити нові генні варіанти. Як відзначав Lerner [6], природні популяції, особливо перехреснозапилюваних рослин, дійсно мають у своєму розпорядженні досить великі запаси потенційної генотипової мінливості. Однак це не означає, що вся потенційна мінливість може перейти у вільну і, тим більше, у доступну для проведення селекціонером ефективного добору.

Обмеження доступної генотипової мінливості пов'язано:

- з не випадковим розподілом рекомбінаційних подій у мейозі;
- з селективною елімінацією нетрадиційних рекомбінантів на різних домейотичних і постмейотичних етапах;
- з труднощами розпізнавання генотипу за фасадом фенотипу;
- з наявністю у відібраних форм досить високої гетерозиготності.

Крім того, існує цілий ряд факторів, які перешкоджають вільному обміну генетичною інформацією. На важливість для селекції такого обміну між вихідними формами, як результат рекомбінаційного процесу, вказують багато авторів [7, 8, 9, 10, 11, 12]. Тобто, за інших рівних, рекомбінація, на відміну від мутації, забезпечує практично нову, величезну за своїми масштабами генетичну мінливість, яка служить для селекціонера джерелом для добору незвичайних комбінацій ознак, у тому числі для створення нових ліній, сортів чи гібридів F_1 . Слід пам'ятати, якщо гени знаходяться у різних

хромосомах, і вони не зчеплені, нові комбінації ознак (рекомбінації генів) можна відстежити за частотою та часом їх появи у популяціях, що розщеплюються. І навпаки, якщо гени зчеплені (знаходяться в конкретній хромосомі), їх рекомбінацію як результат кросинговеру, передбачити неможливо. Аналогічно не можна передбачити й частоту накопичення генів шляхом відмови від встановлення попереднього ступеня віддаленості відповідних локусів у хромосомах. Проте з урахуванням різних типів прояву дії генів й їх міжallelної взаємодії можна отримати генотипи з набором нових ознак, зовсім відсутніх у вихідних батьківських форм. Це можливо за умови, коли різні гени експресують прояв однієї ознаки, але мають різні ефекти дії. Подібна ситуація виникає в разі прояву коепістатичного, напівепістатичного та гіпостатичного ефектів, а також за інгібіторної та комплементарної дії генів. Це один із шляхів формування джерел нової генетичної мінливості. Слід виділити ефект трансгресії генів, який також є джерелом нової генетичної мінливості, і часто призводить до спадкування ознак в альтернативному напрямі у порівнянні з вихідними формами.

Генетичні зміни, створювані за рахунок рекомбінаційних процесів, можна умовно розподілити на 3 класи [7]:

- трансгресії за окремими ознаками (діапазон значень ознак у популяціях, що розщеплюються перекриває відповідні діапазони батьківських форм);
- трансгресії за сполученням (нетипові рекомбінантні поєднання, яким притаманна висока селекційна цінність);
- аномальна мінливість (поява абсолютно нових ознак внаслідок інтрогресивної гібридизації, коли кросинговер розділяє дуже тісно зчеплені локуси).

Зазначені форми рекомбінаційно обумовленої генетичної мінливості відіграють важливу роль у мікроеволюційних перетвореннях природних популяцій і, особливо, в селекції.

Для збільшення доступної генотипової мінливості виключно важливу роль набуває штучне індукування рекомбінації. Ця проблема актуальна, в першу чергу, для інконгруентних і віддалених схрещувань. Тобто, у зв'язку з активним залученням до селекції генетичного потенціалу дикорослих видів і різновидів, частина їх проявляє гомоморфну гаметофітну самонесумісність і досить часто двосторонню несумісність із сортами й гібридами.

При застосуванні методу індукованого рекомбіногенезу вкрай важливо відрізняти відмінності у ступені практичної важливості двох завдань: індукованої зміни частоти рекомбінації та зміни спектра рекомбінації. У першому випадку зміна частоти кросинговеру забезпечується в тих же сегментах хромосоми, де обміни відбуваються й без обробки рекомбіногенними факторами.

Що ж може виступати важливим для практичної селекції в даному випадку? Практично значущим наслідком такої обробки може бути збільшення частоти рекомбінації між тісно зчепленими локусами, яке дає

селекціонерів нове поєднання генів. У іншому випадку, індукована зміна спектра рекомбінації досягається залученням до обміну нових, еволюційно “заборонених” зон хромосом, де кросинговер у нормі не відбувається. Вирішення такого завдання відкриє для селекції величезні, досі ще не використані запаси генетичної мінливості.

1. ТЕОРЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ ПО УДОСКОНАЛЕННЮ СПЕЦІАЛЬНОЇ ГЕНЕТИКИ ТА МЕТОДОЛОГІЧНИХ ОСНОВ СЕЛЕКЦІЇ ПОМІДОРА І БАКЛАЖАНА

1.1. Запропоновані генетичні методи, способи та біологічні прийоми підвищення рівня рекомбінаційної та розширення спектра генотипової мінливості помідора і баклажана

У зв'язку з явно наміченою в останні роки тенденцією щодо відставання розробок із теоретичних основ селекції від постійно зростаючих вимог, які пред'являють створеним сортам і гібридам F_1 , вкрай важливо постійно шукати нові шляхи та підходи для оптимізації селекційного процесу. Одним із таких шляхів вирішення даної проблеми є:

- істотне прискорення розробок нетрадиційних методів розпізнавання серед сукупності гетерозигот F_1 комбінацій схрещування з високою рекомбінаційною та генотиповою мінливістю;
- добір екзо- і ендемічних чинників, які прискорюють у мейозі гібридів F_1 інтенсифікацію нових формоутворюючих процесів;
- привнесення в геноми рекурентних батьківських форм на основі міжвидової і міжродової гібридизації нової зародкової плазми;
- розробка і застосування на практиці способів і біологічних прийомів зниження активної дії природного гаметного та зиготного доборів, які забезпечать підвищення частоти трансгресивних і інтрогресивних генотипів у міжвидових генетичних структурах популяцій, що розщеплюються з сукупністю основних базових ознак, які корелюють між собою.

У розробку представлених нижче нетрадиційних методів покладено науково-методологічні напрацювання як нові елементи теоретичних основ рекомбінаційної селекції, що охоплюють цілу серію встановлених авторами методичних рекомендацій закономірностей та виявлених ефектів на пасльонових видах овочевих рослин – помідорі (*Solanum lycopersicum* L.) і баклажані (*Solanum melongena* L.).

“Метод прогнозу рівня рекомбінаційної і спектра генотипової мінливості у гетерогенних популяціях, що розщеплюються”. Метод призначено для прискорення темпів селекції, а також створення фонду добору з розширеним спектром нової доступної генотипової мінливості. Його засновано на нестандартному підході до використання гібридів F_1 як засобу

селекції та підтверджено на практиці результатами проведених досліджень на овочевих пасльонових культурах (помідор, баклажан) [13].

Основні переваги розробленого методу перед аналогами та прототипами – не вимагає великих витрат праці, часу і додаткових коштів, необхідних для вирощування до насіннєвої стиглості всієї сукупності гібридів F_1 і, особливо, їх потомств (F_2 , F_3 й наступних поколінь).

Поставлена мета досягається за рахунок оцінки рослин F_1 , вирощених у жорстких стресових умовах посудин Вагнера, за морфо-статистичними параметрами. Прийняті значення спільно з іншими критеріями (результати електрофоретичної та цитологічної оцінки) дозволяють виділити з сукупності гібридів F_1 комбінації схрещування з низькою конкурентоспроможністю, які у своїх популяціях, що розщеплюються забезпечують більш високий рівень рекомбінаційної та широкий спектр доступної добору генотипової мінливості.

Метод дозволяє на ранній стадії онтогенезу рослин F_1 прогнозувати спрямованість рівня рекомбінаційної та спектра генотипової мінливості у популяціях, що розщеплюються. При цьому має місце скорочення у 9 разів (зменшення на 88 %) обсягу проведених досліджень, пов'язаних із дорощуванням рослин F_1 і їх потомств (F_2 і F_3) до насіннєвої стиглості плодів. Розроблений метод дозволив встановити спочатку на помідорах, а потім підтвердити на баклажані вельми важливу закономірність *щодо об'єктивно існуючого зворотного зв'язку між онтогенетичною пристосованістю гетерозигот F_1 до екстремальних факторів середовища та частотою інтерстиціальних обмінів, рівнем рекомбінаційної і спектром генотипової мінливості у популяціях, що розщеплюються*. Причому підвищений рівень рекомбінаційної та розширений спектр генотипової мінливості у потомствах низькоконкурентних F_1 (F_2) зберігається і в наступних поколіннях (F_3), що принципово змінює методологію існуючих традиційних підходів до використання гібридів F_1 як засобу селекції.

“Метод часового горизонтального дизруптивного добору”. Дизруптивний добір – системний фактор інтенсифікації селекційного процесу, за допомогою підсумовування у популяціях, що розщеплюються позитивних ефектів, утворених в результаті підвищення рівня формоутворюючих процесів за рахунок переміщення обмінів у нові “еволюційно заборонені” зони хромосом, зниження елімінації рекомбінантів або зміни напряму дії стабілізуючого природного добору.

Потенційні можливості дизруптивного добору як методу, що оптимізує індукування рекомбінаційної та розширення спектра генотипової мінливості, можна реалізувати у вигляді постановки конкретного експерименту. Наприклад, вирощування рослин одних і тих самих гетерозигот F_1 у різних часових інтервалах. При цьому одна з важливих умов ефективного використання методу у селекційному процесі – правильно підібраний часовий “крок”, основою якого є максимальний прояв гетерогенності середовища як індуктивного фону, здатного змінити генетичну програму

онтогенезу в одних і тих самих гетерозигот F_1 . Відпрацьовано два тимчасові інтервали з 6 етапів [13].

На об'ємному фактичному матеріалі розкрито індукційні можливості методу часового горизонтального дизруптивного добору в плані зміни сегрегації та рекомбінації маркерних генів у міжвидових гетерозигот F_1 з різною конкурентоспроможністю. Також розкрито можливості методу в забезпеченні зміни у деяких високогетерозиготних гібридів вектора онтогенетичної пристосованості (з високої на низьку), яка суттєво впливає на перерозподіл обмінів генною інформацією в об'єднаних геномах вихідних форм [13].

Застосування методу часового горизонтального дизруптивного добору дозволило з високим рівнем імовірності встановити потрібний взаємозв'язок між проявом порушення сегрегації маркерів 2, 6 і 11 хромосом, частотою кросинговеру та рівнем “квазізчеплення” у гетерозигот F_1 , вирощених у різних часових термінах.

“Метод вертикального дизруптивного добору”. Для розробки проблеми керування рекомбінаційною і генотиповою мінливістю, окрім широкого застосування вже відомих екзогенних й ендогенних факторів, котрі інтенсифікують формоутворюючі процеси, важливим є пошук нових підходів, які сягають корінням у минуле еволюції.

З цієї точки зору, встановлення можливих причин, що призводили в минулому до вибухоподібного протікання характеру еволюції, дозволить намітити нові шляхи, підходи та виявити чинники природного середовища, які можуть бути досить ефективними індукторами мутацій та рекомбінацій. Значний інтерес у цьому плані представляють гірські умови, які об'єднують величезний спектр чинників (високі добові коливання температур та доз УФ-опромінювання, підвищений фон радіації, особливі режими вологості й ін.), біологічна реакція рослин на які проявляється: у збільшенні перехресного запилення в самоzapильних рослин, підвищенні стерильності пилку, формуванні більшої кількості числа мікроекотипів, порушенні кон'югації хромосом, збільшенні швидкості мутаційних і рекомбінаційних змін, прискоренні видоутворення.

В рамках проблеми доступної генотипової мінливості, на відміну від “методу часового горизонтального дизруптивного добору”, для якого важливий “часовий крок”, ефективність роботи “методу вертикального дизруптивного добору” залежить від максимального прояву гетерогенності середовища. Згідно одержаних нами даних, вона дестабілізувала каналізування генетичної програми онтогенезу, в т. ч. мейозу, у одних і тих самих міжвидових гетерозигот F_1 помідора за постановки експериментів у трьох різних за висотою над рівнем моря екологічних нішах (Ванч, Хорог й Ішкашим – 2300, 2320 і 2600 м, відповідно) високогірних районів Західного Паміру. Екологічні умови трьох високогірних районів Західного Паміру забезпечили певний вплив на мейотичні та постмейотичні процеси у досліджених нами міжвидових гібридів F_1 . Спільна риса більшості з розглянутих випадків індукованого зміщення розщеплення – в

усіх трьох еконішах фактори діють у напрямі елімінації класу рецесивів. Стосовно частоти прояву зсуву розщеплення в зазначеному вище напрямі, співвідношення між дефіцитом і надлишком рецесивів можна виразити як 28 : 14. Причому, для першого ефекту у 16 випадках зміщення розщеплення за вивченими маркерами виявилось високо значущим [14].

Серед досліджених гетерозигот найбільш “реактивний” геном властивий гібридній комбінації Мо 628 / *L. esc. var. cerasiforme*, яка проявила в усіх еконішах специфічність у напрямі зсуву альтернативних маркерних ознак. Тобто, за генами **ful**, **a** – у бік надлишку рецесивів, за генами **e**, **hl** – дефіциту. Простежується певна тенденція у зміні напрямку зсуву розщеплення за вивченими локусами в залежності від висоти над рівнем моря. У районі Ванча за окремими генами переважає прояв надлишку класу рецесивів, тоді як у Ішкашми рецесиви виявилися у дефіциті. Можливо, це пов'язано зі зміною на різній висоті рівня сонячної радіації [14, 15].

Таким чином, “вертикальний” дизруптивний добір, в основу якого закладено спільну дію ультрафіолету з іншими умовами навколишнього середовища, може виявитися досить ефективним додатковим фактором екзогенного індукування рекомбінації. Це підтверджується фактом, що вектор мінливості основних параметрів, які складають процеси перетворюючої функції мейозу (відсоток кросинговеру, рівень рекомбінації, частота хіазм), додаткові елементи відтворюючої його функції (фертильність пилку, рівень кількості насіння у плодах), а також процеси елімінації нетрадиційних рекомбінантних гамет і зигот, знаходяться у прямій залежності від висоти над рівнем моря, де й здійснювали експерименти з гібридними рослинами помідора.

Додаткові відомості про ефективність використання в селекційному процесі трьох зазначених методів – “*Методу прогнозу рівня рекомбінаційної і спектра генотипової мінливості у гетерогенних популяціях, що розщеплюються*”, “*Методу часового горизонтального дизруптивного добору*” і “*Методу вертикального дизруптивного добору*”, що відображають теоретичні та практичні напрацювання, широко представлено у раніше опублікованій нами роботі [13].

“Способи оптимізації селекційного процесу”:

- “Спосіб розширення спектра генотипової мінливості” (патент на винахід за № 20795 (UA));
- “Спосіб розширення спектра генотипової мінливості” (патент на винахід за № 80143 (UA));
- “Спосіб підвищення рівня рекомбінаційної та розширення спектра генотипової мінливості” (патент на винахід за № 46947 (UA));
- “Спосіб створення вихідного матеріалу для селекції помідора” (патент на винахід за № 38759 (UA));

“Біологічні прийоми зниження елімінації рекомбінантних гамет і зигот”:

- “*обробка бутонів гібридів F_1 глікозидами*” з метою послаблення впливу репараційних систем, а також елімінуючу дію природного гаметного

та зиготного добору на слабозбалансовані рекомбінантні гамети;

– “реципрокні схрещування” з метою збільшення частоти нетрадиційних рекомбінантних генотипів у популяціях, що розщеплюються на основі перенесення слабо збалансованих чоловічих або жіночих гамет на “нормальне” генотипове середовище в межах однієї й тієї ж гібридної комбінації;

– “запилення бутонів гібридів F_1 обмеженою кількістю пилку” з метою збільшення частоти нетрадиційних рекомбінантних генотипів у F_2 на підставі зниження конкуренції між чоловічими гаметами гібридів F_1 з різною конкурентоспроможністю.

1.2. Науково-методологічні напрацювання додаткових елементів теоретичних основ трансгресивної і інтрогресивної селекції помідора і баклажана

Наводимо коротке зведення щодо розроблених нами нових підходів і додаткових елементів теоретичних основ селекції, які забезпечують практичне управління процесами перетворення потенційної генотипової мінливості у вільну та доступну добору [16].

Ефект низькоприспособованих гібридів F_1 . Вперше на гетерозиготних рослинах помідора і баклажана встановлено та підтверджено феномен зворотного зв'язку між їх онтогенетичною пристосованістю до екстремальних факторів середовища та рівнем рекомбінаційної, спектром генотипової мінливості в популяціях, що розщеплюються. Універсальність у прояві зазначеного феномену дозволяє передбачити існування додаткового, еволюційно відпрацьованого шляху вивільнення нового генного матеріалу, вкрай важливого для виконання адаптивно-приспосувального характеру дії природного добору. Важливим є і встановлений “ефекту взаємозв'язку” – елемент теоретичних основ селекції овочевих культур, який уможливорює вирішувати практичні завдання щодо прискореного створення комерційно-захищених сортів і гібридів F_1 на новій методологічній основі. Сміслові навантаження феномену полягає в тому, що на противагу старим підходам до гібридів F_1 як засобу селекції (для продовження селекційної роботи добирали матеріал від потомств “високозабуферених” та, як правило, високоврожайних гібридних комбінацій F_1), нова методологія заснована на “ефекті низькоприспособованих гетерозигот”, отриманих на різних видах овочевих пасльонових рослин.

Ефект вертикальної залежності у прояві спектра генотипової мінливості. Особливість зазначеного феномену – у потомствах, вирощених з насіння плодів перших ярусів репродуктивних органів рослин F_1 , проявляється більш ширший спектр мінливості за кількісними, в т. ч. господарсько-цінними ознаками, а також підвищується частота трансгресивних форм. Ефект вертикальної залежності також підтвердився під час оцінки частоти хізм у

репродуктивних органах (бутони, стадія мейозу) різних ярусів їх закладання на прикладі гетерозигот F_1 баклажана.

Ефект інтерстиціальних хіазм. Вважаємо, що паралельна оцінка частоти рекомбінації та частоти хіазм дозволяє об'єктивніше інтерпретувати події, які відбуваються в мейозі конкретної гібридної комбінації схрещування, а також з певною імовірністю прогнозувати спрямованість генотипової мінливості (підвищення або зниження) у генетичній структурі популяції, що розщеплюється. Оскільки підвищена частота інтерстиціальних хіазм є “дзеркальним відображенням” рекомбінаційних обмінів у цілому за геномом досліджуваної гетерозиготи, цитологічна оцінка якості хіазм (термінального й інтерстиціального типу) повинна і може широко використовуватися для раннього прогнозу рівня рекомбінаційної та спектра генотипової мінливості у потомствах гібридних рослин F_1 .

Ми також вважаємо, що одним із потенційно-можливих механізмів, що лежать в основі “ефекту низькоприсосованих гетерозигот” і “ефекту вертикальної залежності прояву генотипової мінливості”, може виступати якісна різниця хіазм. Зростання частоти бівалентів із трьома хіазмами (в низько-і високоприсосованих гібридів F_1 помідора – 5,75 і 4,5, баклажана – 5,4 і 3,6, відповідно) свідчить про збільшення частоти інтерстиціальних обмінів, які “матеріалізуються” у підвищений рівень рекомбінаційної та розширений спектр генотипової мінливості.

Цитологічною оцінкою подій, які протікають у мейозі (стадія діакінезу), встановлено, що у гібридів F_1 баклажана з низькою конкурентоздатністю зі збільшенням порядку вертикального закладання бутонів частота хіазм знижується.

Сумарний ефект дизруптивного добору. Сенс полягає в тому, що вирощування одних і тих самих гібридних комбінацій F_1 у різних часових термінах (довгі та короткі періоди) сприяє значному збільшенню можливості ендогенної індукції рекомбінаційної та генотипової мінливості [13]. Причому, підвищення верхньої межі прийнятих значень зазначених мінливостей зростає завдяки застосуванню підвищеної гетерогенності за штучно створюваних стресових умов зовнішнього середовища в онтогенезі, в т. ч. на різних етапах мейозу і постмейозу у гібридів F_1 . Позитивним моментом прояву зазначеного ефекту є також підвищення рівня рекомбінації в конкретній еволюційно відкритій зоні хромосоми, переміщення обмінів у нові еволюційно заборонені зони хромосом і зниження елімінації рекомбінантних форм за зміни напряму дії природного стабілізуючого добору.

Ефект зниження елімінуючої дії природного гаметного та зиготного доборів. На наш погляд, це один із найбільш важливих і практично значущих підходів до оптимізації селекційного процесу. Суть селективної елімінації полягає в тому, що її прояв може істотно стримувати темпи та знижувати результативність штучного добору за рахунок втрати нових генотипів із

господарською цінністю на різних етапах переходу потенційної генотипової мінливості у вільну і доступну добору.

Відпрацьовані нами біологічні прийоми (запилення мінімальною кількістю власним пилом гібридів F_1 , обробка бутонів рослин на стадії мейозу глікозидами, застосування прийому реципрокних схрещувань між гібридами F_1 (варіант контролю) та F_1 (варіант конкуренції), переміщення рослин F_1 після стресових впливів у комфортні умови досить часто забезпечують збільшення рівня рекомбінації та розширення спектра генотипової мінливості, в т. ч. отримання нових генних варіантів (трансгресій) з нетрадиційним поєднанням ознак. Як правило, це відбувається за рахунок виживання слабозбалансованих рекомбінантних гамет і зигот.

Ефект гомогенізації популяцій, що розщеплюються та гомозиготизації *rec*-генів. Багаторічними дослідженнями експериментально підтверджено гіпотезу про вплив середовища на рекомбінацію в популяції природних генофондів, яка реалізується двома способами [2, 17]:



– прямо – через дію стресів безпосередньо на мейоз гетерозигот (зміна норми реакції **R**-системи);

– побічно – через зворотний зв'язок (вплив норми реакції **F**-системи на **R**-систему) як результат зміни в часі домінантних **Rec**-генів на рецесивні *rec*-гени або за рахунок порушення нормального протікання метаболічних процесів у рослин гетерозигот F_1 .

У плані розглянутого ефекту особливої уваги заслуговує питання про роль гетерозигот із низькою онтогенетичною пристосованістю до екстремальних факторів середовища в еволюції популяцій й оптимізації рекомбінаційної селекції. Згідно нашим даним, потомства низькопристосованих гібридів F_1 раніше досягли гомогенізації, а їх *rec*-гени – гомозиготизації порівняно з високопристосованими. Причому, вказаний стан першої (низькопристосованої) популяції супроводжувався новим “вибухом” (витком) формотворчих процесів, які забезпечували у більш пізніх поколіннях підвищення рівня генотипової мінливості [18]. Вважаємо, що і в природі за певних поєднань умов зовнішнього середовища низькопристосовані гетерозиготи можуть більш прискорено генерувати якісно новий спектр адаптивних комплексів, необхідних для підвищення загальної популяційної адаптивності генофондів, ніж високопристосовані.

Ефект послідовного зростання рівня гетерозиготності у гібридів F_1 . Виявлена П-подібна залежність характеру зв'язку між рівнем гібридної гетерозиготності та розмахом вільної та доступної добору генотипової мінливості може так само бути певним елементом теоретичних основ рекомбінаційної селекції. Дійсно, якщо на початку використання гібридів F_1 як

засобу селекції необхідно мати більш широкий спектр генотипової мінливості у популяціях, що розщеплюються, то за наближення до запланованого етапу майбутнього сорту або гібрида F_1 спектр необхідно суттєво звужувати. Відпрацьовані нами підходи до штучного створення шкали послідовного зростання рівня гетерозиготності і сам прогноз вектора спрямованості генотипової мінливості у популяціях, що розщеплюються дозволяють прискорено та якісно здійснити набір гетерозигот для майбутньої генеалогії створюваних на основі міжвидової гібридизації сортів або гібридів F_1 .

2. МЕТОДИ РОЗШИРЕННЯ ГЕНОТИПОВОЇ МІНЛИВОСТІ ПОМІДОРА І БАКЛАЖАНА НА ОСНОВІ ОПТИМІЗОВАНИХ МЕТОДІВ РЕКОМБІНАЦІЙНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

2.1. Метод розширення спектра генотипової мінливості культурної форми помідора

Метод рекомендується для використання у селекційному процесі створення ліній, сортів і гібридів F_1 помідора для розширення фонду добору генотипів з комплексом господарсько-цінних, в тому числі і адаптивних ознак.

В основу методу покладено завдання підвищити ефективність селекційного процесу, зменшити трудовитрати і розширити фонд добору за рахунок збільшення числа впливових на мейоз факторів і зниження елімінації рекомбінантних гамет і зигот на постмейотичних етапах.

Поставлене завдання вирішується наступним чином. Спочатку проводиться схрещування материнської лінії з набором батьківських форм і вирощування гібридів F_1 за наступних умов:

- високого загущення;
- в режимі стабільних температур і підвищеного вмісту азоту в ґрунті;
- за обробки бутонів репродуктивних органів гібридних рослин на стадії мейозу розчинами глікозидів;
- за підтримання двох температурних режимів в діапазоні від 17 °С вдень і 10 °С вночі та 22 °С вдень та 17 °С вночі;
- за внесення азоту в ґрунт у п'ятикратній нормі.

Для досягнення максимального розширення фонду добору рослини гібридів F_1 вирощують в умовах стабільного підтримання діапазону температур 17–10 °С, обробку бутонів проводять 0,04 % розчином глікозидів. Крім того, рослини гібридів F_1 вирощують у посудинах з ґрунтом з підвищеним вмістом азоту, їх оцінку здійснюють при стабільній пониженій позитивній температурі 10 °С. При формуванні наступних потомств, що розщеплюються, використовують плоди з максимальним осіменінням.

Застосування комплексу екстремальних факторів у поєднанні з обробкою бутонів глікозитами сприяє розширенню спектру доступної добору генотипової мінливості. Обробка бутонів глікозитами суттєво знижує

елімінуючу дію природного добору на етапі мейозу і постмейотичних етапах гаметогенезу, проростання пилку і росту пилкових трубок, розвитку зародку, формування і схожості насіння, що дозволяє отримати більш широкий фонд добору бажаних ознак (у понад 2–7 разів). Використання добору високонасінних плодів (отриманих після обробки бутонів глікозидами) в межах низькоконкурентних гібридних рослин F_1 як тесту, забезпечує ймовірність одержання популяцій з розширеним спектром доступної генотипової мінливості.

Проведені дослідження дозволили встановити, що обробка бутонів глікозидами рослин гібридів F_1 сприяє вивільненню додаткової генотипової мінливості, яка в звичайних умовах (без обробки) елімінується природним гаметним та зиготним доборами.

Приклад конкретного використання.

Схрещують одну материнську лінію з дев'ятьма батьківськими формами, в результаті отримують 9 гібридів F_1 , котрі характеризуються детермінантним типом куща. Наклюнуле насіння висівають в посудини (маса абсолютно сухого ґрунту в кожному – 6,4 кг) на глибину 2,5 см за схемою 1,5 x 1,5 см, яка дозволяє кожній з гібридних рослин конкретної комбінації схрещування знаходитись в однаковому оточенні інших комбінацій схрещування. В фазу з'явлення перших справжніх листків одні рослини розміщують в камерах штучного клімату з температурним режимом: I варіант – вдень (16 год.) 22 °C, вночі (8 год.) – 17 °C, II варіант – 17 і 10 °C, відповідно. Інші рослини переводять на режим підвищеного вмісту азоту в ґрунті (5 доз).

При досягненні у 25 % рослин стадії мейозу (перший етап – фаза розвитку 7–8 справжніх листків, яка характеризується більш чітко вираженою диференціацією морфологічних ознак), їх виймають із ґрунтового субстрату, сортирують відповідно належності до конкретної гібридної комбінації схрещування і визначають висоту рослин, кількість листків, масу надземної і підземної частин, а також кількість утворених репродуктивних органів.

Розраховують середні значення вказаних ознак і за найбільшими і найменшими величинами відбирають комбінації схрещування з високою і низькою конкурентоспроможністю. На другому етапі рослини з різних варіантів пересаджують в ґрунт з нормальним агрофоном. Після укорінення рослин і розвитку у них репродуктивних органів (бутонів), що досягли розмірів, які відповідають стадії мейозу, проводять їх обробку 0,04 % розчином стероїдних глікозидів – екостиму, нікостиму, местиму, молстити.

При дозріванні плодів перелічують насіння, яке в них зав'язалося і розраховують середнє його значення на один плід. На третьому етапі проводять оцінку потомств **R** за рівнем спектру генотипової мінливості, що вільно визволяється і доступна добору. Контроль – рослини, вирощені в поодинокому стоянні в оптимальних умовах. Самозапилення – рослини без обробки і з обробкою глікозидами, вирощені в конкуренції, в умовах вивчених стресових екологічних факторів.

Результати оцінки рослин гібридів F_1 і F_2 , що відображають суть

запропонованого методу, наведені в таблицях 1–4. В таблиці 1 відображений вплив глікозидів як факторів, що суттєво знижують дію природного гаметного добору.

Таблиця 1 – Вплив екстремальних факторів середовища і обробки бутонів глікозидами на осіменіння плодів гібридів F_1 з різною конкурентоспроможністю

Варіант *	Конкурент оздатність F_1	Кількість, шт.		Ліміти мінливості плодів за осіменінням, шт.
		оцінених плодів	насіння в середньому на 1 плід	
Поодиноке стояння рослин (контроль)	-	146	41,5	6–148
Конкуренція на фоні 22–18 °С, 17–10 °С, 0,6 % NaCl, 5 доз азоту (самозапилення)	висока	159	68,8	2–175
Конкуренція на фоні 22–18 °С, 17–10 °С, 0,6 % NaCl, 5 доз азоту (самозапилення + обробка бутонів глікозидами)	висока	71	60,5	2–171
Поодиноке стояння рослин (контроль)	-	176	47,3	6–157
Конкуренція на фоні 22–18 °С, 17–10 °С, 0,6 % NaCl, 5 доз азоту (самозапилення)	низька	156	61,3	2–203
Конкуренція на фоні 22–18 °С, 17–10 °С, 0,6 % NaCl, 5 доз азоту (самозапилення + обробка бутонів глікозидами)	низька	78	66,2	3–218

Примітка. * – обробка бутонів екостимом, нікостимом, местимом, молстимом.

Обробка бутонів глікозидами призвела до збільшення осіменіння плодів у порівнянні з контрольним варіантом і варіантом самозапилення. При цьому не тільки збільшилася кількість насіння в середньому на один плід, але й сама варіабельність по осіменінню плодів змістилася вправо у порівнянні з контрольним варіантом (табл. 2). В таблиці 3 вказано, що кількість генотипів із загальним врожаєм більше 1 кг (варіант обробки екостимом) вдвічі перевищує варіант самозапилення і в 7 разів контроль.

Таблиця 2 – Вплив понижених температур і обробки бутонів глікозидом на осіменіння плодів гібридів F₁ з різною конкурентоспроможністю

Варіант *	Конкурентоздатність F ₁	Кількість, шт.		Ліміти мінливості плодів за осіменінням, шт.
		оцінених плодів	насіння в середньому на 1 плід	
Поодинокі стояння рослин (контроль)	-	68	41,6	6–102
Конкуренція при 17–10 °С + обробка	висока	30	67,7	19–171
Поодинокі стояння рослин (контроль)	-	82	60,9	11–157
Конкуренція при 17–10 °С + обробка	низька	15	95,6	24–218

Примітка. * – обробка бутонів екостимом.

Таблиця 3 – Вплив конкуренції і обробки бутонів глікозидами на вихід генотипів з високим загальним врожаєм в потомстві низькоконкурентного F₁(Лікуріч / Вікторіна)

Варіант	Кількість, шт.		Середньо-популяційний рівень урожайності з 1 рослини	Ліміти урожайності відібраних генотипів, г
	рослин гібридів F ₂	генотипів з врожаєм понад 1000 г		
Поодинокі стояння рослин (контроль)	57	4	640	1050–1390
Конкуренція при 17–10 °С (самозапилення)	57	13	752	1094–2045
Конкуренція при 17–10 °С (самозапилення + обробка екостимом)	57	28	1044	1065–2518

Примітка. * – відібрані генотипи (4, 13 і 18 із 28, відповідно), які відрізняються за урожаєм від середньопопуляційного на величину трьох стандартних помилок.

Суттєвим аргументом на користь ефективного використання глікозидів для зниження елімінуючої дії природного гаметного та зиготного доборів є значне відхилення по частоті з'явлення у потомстві F₂ генотипів, адаптованих до понижених позитивних температур у варіантах обробки порівняно з контрольним варіантом (табл. 4). Відмічається диференційований вплив

глікозидів, при одній і тій же онтогенетичній пристосованості, але при різних глікозидних обробках, процент виходу у потомстві F_2 генотипів (популяція Лікурич / Вікторина), адаптивних до понижених позитивних температур варіює від 21,2 до 54,8 %, а вихід адаптивних генотипів, в залежності від варіанту обробки глікозидом і комбінації схрещування (по відношенню до контрольного варіанту) збільшилася у 14–26 разів. Експериментами також доведено одержання максимальної частоти виходу генотипів, стійких до понижених позитивних температур на рівні схожості насіння залежно від якісної зміни фактора, діючого на потомство F_1 і виду глікозидів (табл. 4).

Таблиця 4 – Вплив вирощування, конкурентоздатності і обробки глікозидами бутонів гібридів F_1 на вихід F_2 генотипів, адаптованих до понижених позитивних температур

Фон вирощування рослин гібридів F_1	Комбінація схрещування Лікурич / сорт	Схожість насіння гібридів F_2 при 10 °С, %
Поодиноке стояння рослин (контроль)	Призер	0,0
Конкуренція (17–10 °С + нікостим) *	Призер	14,3
Поодиноке стояння рослин (контроль)	Райдуга Молдови	1,3
Конкуренція (17–10 °С + екостим) **	Райдуга Молдови	28,8
Поодиноке стояння рослин (контроль)	Вікторина	2,0
Поодиноке стояння рослин (17–10 °С + екостим)	Вікторина	21,2
Поодиноке стояння рослин (17–10 °С + нікостим)	Вікторина	32,1
Поодиноке стояння рослин (17–10 °С + молстит)	Вікторина	54,8

Примітки.

* – висококонкурентний гібрид F_1 ;

** – низькоконкурентний гібрид F_1 .

Таким чином, використання запропонованого методу розширення спектру генотипової мінливості помідора дозволяє підвищити ефективність селекційного процесу, знизити трудовитрати, розширити фонд добору за рахунок збільшення числа факторів, які діють на мейоз і зниження елімінації рекомбінантних гамет і зигот на постмейотичних етапах.

2.2. Метод створення вихідного селекційного матеріалу на основі міжвидової гібридизації помідора

Основною метою методу є створення вихідного матеріалу для селекції помідора з високим вмістом в плодах біологічно цінних компонентів,

інтрогресованих від штучно створених багатовидових синтетичних популяцій.

В основі методу – схрещування представників культурного виду помідора як материнської форми та дикорослих видів і різновидів як батьківських форм. В наступних поколіннях здійснюється добір кращих морфологічно вирівняних ліній. Метод вирізняється тим, що створюється багатовидова синтетична популяція, в основі якої задіяно від чотирьох до шести дикорослих видів і різновидів, шляхом подвійних {вид 1 / вид 2}, потрійних {(вид 1 / вид 2) / вид 3} і більше {(вид 1 / вид 2) / (вид 3 / вид 4)} міжвидових схрещувань з наступним насиченням одержаних гібридних комбінацій цінною генетичною інформацією, яку має інший вид або різновидність за рахунок наступних схрещувань: {(вид 1 / вид 2) / (вид 3 / вид 4) / (види 5, 6)}. З потомств, що розщеплюються потім добирають гомозиготні лінії на основі оцінки за цитологічними параметрами мейозу.

Даний метод має декілька модифікацій за особливостями добору міжвидових гібридів у одержаних поколіннях:

- серед сукупності гібридів F_1 та поколінь F_2 – F_3 виділяють відповідно гібридні комбінації та генотипи з найбільшою частотою інтерстиціальних хізм;
- з популяцій, що розщеплюються добирають вирівняні за морфобіологічними ознаками генотипи з найменшою частотою інтерстиціальних хізм на мейоцит;

- в межах створених гомозиготних ліній (F_7 – F_8) виділяють генотипи з високим вмістом у плодах біологічно цінних компонентів за низькою частотою інтерстиціальних хізм та відсутністю в мейозі бівалентів з трьома хізмами на мейоцит.

У кінцевому підсумку запропонований метод передбачає:

- створення багатовидової синтетичної популяції (задіяні від 4 до 6 дикорослих видів і різновидів) на основі подвійних, потрійних і більше міжвидових схрещувань;

- ідентифікацію серед сукупності гібридів F_1 і популяцій, що розщеплюються F_2 і F_3 відповідно, гібридних комбінацій і генотипів з високим вмістом в плодах біологічно цінних компонентів на основі прояву високої частоти інтерстиціальних хізм;

- добір серед популяцій, що розщеплюються F_4 вирівняних за морфологічними ознаками генотипів на основі прояву в мейозі низької частоти інтерстиціальних хізм на мейоцит;

- ідентифікацію серед створених гомозиготних ліній (F_7 , F_8) гомозиготних ізоліній з високим вмістом в плодах біологічно цінних компонентів на основі відсутності в мейозі бівалентів з трьома хізмами на мейоцит.

Приклад конкретного використання.

Причинно-наслідкові зв'язки генетичних підходів, що використовуються при доборах, полягають в існуванні тісних кореляцій між різноманітними категоріями ознак. Наприклад, існуюча достовірна від'ємна кореляція між середньою масою плоду і вмістом в ньому біологічно цінних компонентів

вказує на те, що процедура багаторазового беккросування або самозапилення повинна періодично супроводжуватись біохімічною оцінкою плодів. Інакше, одного разу інтрогресований блок генів, що контролює ту чи іншу біологічно цінну ознаку, буде втрачено назавжди [16]. В зв'язку з цим винятково важливим є встановлений авторами методичних рекомендацій новий критерій визначення ступеню гомозиготизації створюваних міжвидових трансгресивних ізолиній, який базується на встановленому достовірному зворотному зв'язку ($r_p = -0,64 \pm 0,09$) між поколіннями F_{1-8} й значенням частоти інтерстиціальних хіазм. Так, у гібридних рослин першого, другого й третього поколінь простежуються більш високі показники частоти інтерстиціальних хіазм (від $2,0 \pm 0,10$ до $2,50 \pm 0,10$), що свідчить про більш високу гетерозиготність у рослин, що добираються (табл. 5). І навпаки, починаючи з четвертого покоління (табл. 6), а особливо з більш пізніх (F_7 , F_8), наведений цитологічний параметр приймає більш низькі значення (знижується від $1,42 \pm 0,05$ до $1,88 \pm 0,07$), що дає змогу дібрати гомозиготні генотипи за морфологічними, в тому числі господарсько- цінними ознаками (табл. 7). Крім того, дані таблиці 7 підтверджують більш високий вміст біологічно цінних компонентів в плодах у випадку відсутності в мейозі бівалентів з трьома хіазмами на мейоцит.

Таблиця 5 – Комплексна оцінка гібридних комбінацій (F_1 – F_3) помідора міжвидового походження

№ діл.	Комбінація схрещування	Показники				
		вміст у плодах:				частота інтерстиціальних хіазм на мейоцит
		сухої розчинної речовини, %	кислот, що титруються, %	Загальног о цукру, %	вітаміну С, мг / 100 г	
76 1р.	F_1 (сорт Атласний / <i>Z. minutum</i>)	7,85	0,58	6,08	46,63	$2,50 \pm 0,10$
67 3р.	F_1 (сорт Атласний / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley)	6,80	0,48	4,94	35,04	$2,0 \pm 0,10$
85 2р.	F_1 (сорт Чайка / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>) / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>	7,0	0,52	4,35	33,91	$2,50 \pm 0,13$
31.	F_3 (CX-4 / <i>L. hirsutum</i>)	6,95	0,52	5,03	40,25	$2,33 \pm 0,14$
32.	F_3 (CX-4 / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>)	6,80	0,66	4,82	37,75	$2,55 \pm 0,07$

Відомо, що підвищення частоти інтерстиціальних обмінів супроводжується активізацією новоформотворчих процесів [17]. Подібний ефект проявляється при збільшенні кількості нетипових бівалентів [19] і підвищенні частки порушень на стадіях I і особливо II поділів мейозу [20]. При зниженні значень наведених цитологічних параметрів відбувається гомогенізація популяцій, що розщеплюються в цілому й гомозиготизація окремих генотипів безпосередньо.

Подібний процес ядро проявляється у більш пізніх поколіннях, особливо в потомствах F_1 з низькою пристосованістю в онтогенезі до екстремальних чинників середовища [21].

Таблиця 6 – Комплексна оцінка ліній F_4 помідора міжвидового походження

№ діл.	Комбінація схрещування	Показники				
		вміст у плодах:				частота інтерстиціальних хізм на мейоцит
		сухої розчинна речовини, %	кислот, що титруються, %	загального цукру, %	вітаміну С, мг/100 г	
38 1р.	F_4 (CX-4 / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>)	5,30	0,63	3,50	29,0	1,46±0,09
43 1р.	F_4 (Боян / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>)	5,36	0,44	3,76	24,70	1,67±0,13
46 3р.	F_4 (Боян / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>)	5,90	0,63	4,51	32,46	1,52±0,12

Таким чином, метод, який базується на диференційованому підході відносно добору на основі результатів оцінки цитологічних параметрів мейозу серед гібридів F_1 , популяцій, що розщеплюються двовидових гібридів $F_{2,3,4}$ і багатовидових гібридів $F_{7,8}$, дозволяє у 1,5–2 рази підвищити ефективність селекційного процесу. При цьому досягається поставлена мета – створення гомозиготних ліній, які поєднують високий вміст в плодах біологічно цінних компонентів (суха розчинна речовина, вітамін С, загальний цукор, кислоти, що титруються) та цілий комплекс інших господарсько-цінних ознак (задовільна облиствленість, висока стійкість до основних економічно важливих хвороб, щільні округлі плоди червоного забарвлення без прозелені біля плодоніжки й колінчастого зчленування та ін.).

2.3. Метод підвищення рівня рекомбінаційної і розширення спектра генотипової мінливості культурних форм помідора і баклажана

Метод передбачає схрещування материнської лінії з батьківськими формами пасльонових видів рослин (помідора і баклажана), вирощування гібридів F_1 в умовах недостатнього мінерального живлення і високого загущення. Причому гібриди F_1 вирощують у різних часових інтервалах і неоднакових режимах водозабезпечення з додатковим проведенням реципрокних схрещувань. Фактором, який індукує мінливість, виступає природна дія часового горизонтального дизруптивного добору. Метод дозволяє суттєво підвищити ефективність селекційного процесу за рахунок зниження трудовитрат і його енергоємності, а також збільшення виходу рекомбінантних форм, у тому числі з новим поєднанням господарсько-цінних ознак. Поставлене завдання досягається за рахунок підвищення гетерогенності природного середовища різних часових строків вирощування рослин F_1 шляхом зміни

Таблиця 7 – Комплексна оцінка ліній (F₇–F₈) помідора міжвидового походження

№ діл.	Комбінація схрещування	Покоління	Показники					
			вміст				частота інтерстиціальних хіазм на мейоцит	кількість нетипових бівалентів на мейоцит
			сухої розчинна речовини, %	кислот, що титруються, %	загального цукру, %	вітаміну С, мг/100г		
130.	Сорт Атласний, st	-	5,3	0,42	3,83	25,72	-	-
20 1-3р.	F ₂ (Mo500 / <i>S. pennellii</i>) / F ₃ (Mo500 / <i>L. minutum</i>) / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i> / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i> / Факел	8	8,30	0,70	5,54	46,36	1,44±0,06	0,0
25 2р.	F ₂ –F ₁ (Mo500 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>) / F ₃ (Mo500 / <i>L. minutum</i>) / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i> / (Mo500 / <i>S. pennellii</i>) / <i>L. hirsutum</i> / Чайка	8	6,65	0,52	4,37	42,75	1,42±0,05	0,0
8 1р.	F ₂ –F ₁ (Mo500 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>) / F ₃ (Mo500 / <i>L. minutum</i>) / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i> / (Mo500 / <i>S. pennellii</i> / <i>L. hirsutum</i>) / Факел	8	6,05	0,64	4,14	28,02	1,88±0,07	0,13±0,02
28 3р.	F ₃ –F ₁ (Mo500 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>) / F ₃ (Mo500 / <i>L. minutum</i>) / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i> / (Mo500 / <i>S. pennellii</i> / <i>L. hirsutum</i>) / Факел	7	6,45	0,60	4,50	25,0	1,45±0,10	0,08±0,01

регульованих факторів, які /спільно/прямо і/або побічно діють на відтворювальну і перетворювальну функції ремонтантно протікаючих мейозів у гібридних рослин F_1 .

Більш детально метод складається з наступних етапів:

- схрещування материнської лінії з батьківськими формами;
- вирощування рослин гібридів F_1 в умовах недостатнього мінерального живлення, високого загущення у вісім коротких (70–100 год.) і у трьох тривалих (1 місяць) часових періодах у режимах нормального водозабезпечення 80 % НВ до появи перших справжніх листків і пониженого водозабезпечення 45 % НВ від вказаної стадії до вступу 25 % рослин в мейоз, при цьому проводили реципрокні схрещування.

Для зниження елімінуючої дії природного гаметного і зиготного доборів в межах одних і тих же гібридних комбінацій проводилися реципрокні схрещування. Для виявлення максимального селекційного ефекту у популяціях, що розщеплюються рослин гібридів F_2 і F_3 , на гібридах рослин F_1 бралось вирощене насіння тільки з плодів першого ярусу їх вертикального закладання.

Приклад конкретного використання № 1.

Проводять схрещування багатомаркерної материнської форми помідора з однією батьківською. Проросле гібридне насіння, попередньо замочене в чашках Петрі, висівають у вісім календарних строків за схемою: 1 – 27.05; 2 – 31.05; 3 – 3.06; 4 – 6.06; 5 – 9.06; 6 – 13.06; 7 – 16.06; 8 – 20.06. Гібриди F_1 варіантів вирощують протягом усього вегетаційного періоду на однорідному ґрунтовому субстраті з дефіцитом мінерального живлення (без азотних і калійних підживлень) по одній рослині в посудині Вагнера, повторність п'ятикратна. Далі аналізували структуру популяцій, що розщеплюються, кожного із вказаних строків вирощування.

Встановлено, що вирощування одних і тих же гетерозигот F_1 в різних (у часі) умовах зовнішнього середовища, внаслідок різнонаправленого впливу внутрішніх і зовнішніх факторів на рекомбінацію і селективну елімінацію “нетрадиційних” гамет і зигот, сприяли прояву більшої сумарної гетерогенності потомства порівняно з одноразовим вирощуванням рослин популяцій конкретної комбінації схрещування. Так, у популяціях F_2 і F_3 помідора (умови – вегетаційний будиночок, ґрунт) першого і шостого варіантів виділилися особливі трансгресивні форми з нетрадиційним сполученням господарсько-цінних ознак (надскладні китиці “троновидного” типу, ранньостиглі, з вираженою продуктивністю першого суцвіття – від 64 до 84 плодів і загальною масою до 1,4 кг, напівдетерміантним або штаббовим типом куща).

Приклад конкретного використання № 2.

Схрещують одну материнську лінію з 9 батьківськими формами (або помідора, або баклажана). Проросле насіння всіх 9 гібридних комбінацій висівають в одну 5-літрову посудину Вагнера за схемою (залежно від культури) 1,5 x 1,5 см або 2 x 2 см. У фазу утворення перших справжніх листків рослини переводять на режим пониженої водозабезпеченості (на рівні 45 % НВ). При досягненні у 25 % рослин стадії мейозу, їх вибирають з грантового субстрату,

оцінюють за комплексом морфостатистичних параметрів і за прийнятими найбільшими і найменшими середніми значеннями ознак відбирають комбінації схрещування з високою і низькою конкурентоздатністю. Далі виділені рослини з різним класом пристосованості розміщують в оптимальні умови, при яких розвивалися і плодоносили рослини контрольного варіанту. На етапі цвітіння між рослинами в межах різних класів пристосованості проводили реципрокні схрещування (F_1 – варіант контролю $\leftrightarrow$ F_1 – варіант конкуренції). Насіння, виділене з плодів при реципрокних схрещуваннях, об'єднували, в той час як у самоzapилюваних гібридів рослин F_1 насіння виділяли окремо з урахуванням вертикальної ярусності закладання плодів. Вирощування одних і тих же гібридних комбінацій схрещування за вказаною технологією здійснювали в інтервалах з тривалим часовим періодом (один місяць). Оцінку структури популяцій, що розщеплюються F_2 і F_3 проводили у польових умовах.

Одержані результати, що відображають суть запропонованого методу, наведено на рисунках 1 і 2 і в таблицях 8, 9, 10. Так, з представлених на рисунку 1 даних видно, що вирощування одних і тих же гібридів F_1 помідора в інтервалах з тривалим часовим періодом (один місяць) значно збільшує мінливість частоти кросинговеру (*hl-a*, II хромосома) у гетерозигот F_1 . Причому

Таблиця 8 – Залежність проявлення числа трансгресивних генотипів баклажана від строку вирощування F_1 з низькою конкурентоздатністю і напряду реципрокних схрещувань

Варіант потомства F_1	Загальне число трансгресивних генотипів, шт.	Число трансгресивних генотипів, які перевищують X -значення ознаки у F_1 , F_2 , F_3 на 2–3 шт.	Розмах мінливості ознаки у трансгресивних генотипів
Загальна маса плодів з I рослини (F_2), г			
I B(I)*	31	10	410–720
I B(I) / I K(I)**	45	21	410–870
I K(I) / I B(I)	4	3	410–850
Загальна маса плодів з I рослини (F_3), г			
I B(I)	38	31	700–1380
I K(I)	15	10	700–1130
I B(I) / I K(I)	13	10	700–1450
I K(I) / I B(I)	41	35	700–1260
I K(II)***	27	21	700–1390
Загальна кількість плодів з I рослини (F_3), шт.			
I B(I)	25	14	7–15
I K(I)	2	2	7–8
I B(I) / I K(I)	17	9	7–10
I K(I) / I B(I)	30	20	7–10
I K(II)	25	18	7–16

Примітка. В цій і наступних таблицях: *, **, *** – перший строк, реципрокні схрещування, другий строк вирощування гібридів F_1 при тривалому часовому періоді; I B та I K – варіант конкуренції (посудини Вагнера) і варіант контролю відповідно.

фактори середовища третього строку вирощування мали більший вплив на

досліджуваний параметр порівняно з другим строком (у шести з дев'яти гібридів F_1 простежується підвищення параметра рекомбінації rf і рівня гена **hl-a**, у трьох з них це підвищення достовірно доведено).

Переведення рослин гібридів F_1 помідора на режим пониженої водозабезпеченості, з одного боку, суттєво збільшує мінливість вказаного рекомбінаційного параметра, з іншого – знижує прийняте значення rf порівняно з рівнем по карті (рис. 2). Останнє дуже важливо для подовження гетерозисного ефекту у популяціях, що розщеплюються.

Для гетерозигот F_1 баклажана з низькою конкурентоздатністю в F_2 і F_3 виявлено високий позитивний ефект дії дизруптивного добору (другий строк тривалого часового періоду) і реципрокних схрещувань, які забезпечили високу частоту (%) зустрічальності в F_2 класів з максимальним проявленням верхнього цифрового значення параметра (табл. 8, 9), а також – трансгресивних генотипів за найбільш інформативними кількісними, у тому числі господарсько-цінними ознаками (табл. 10). Особливу селекційну цінність при цьому представляє інформація про “ефект вертикальної залежності” виходу рівня генотипової мінливості (дані табл. 9, 10).

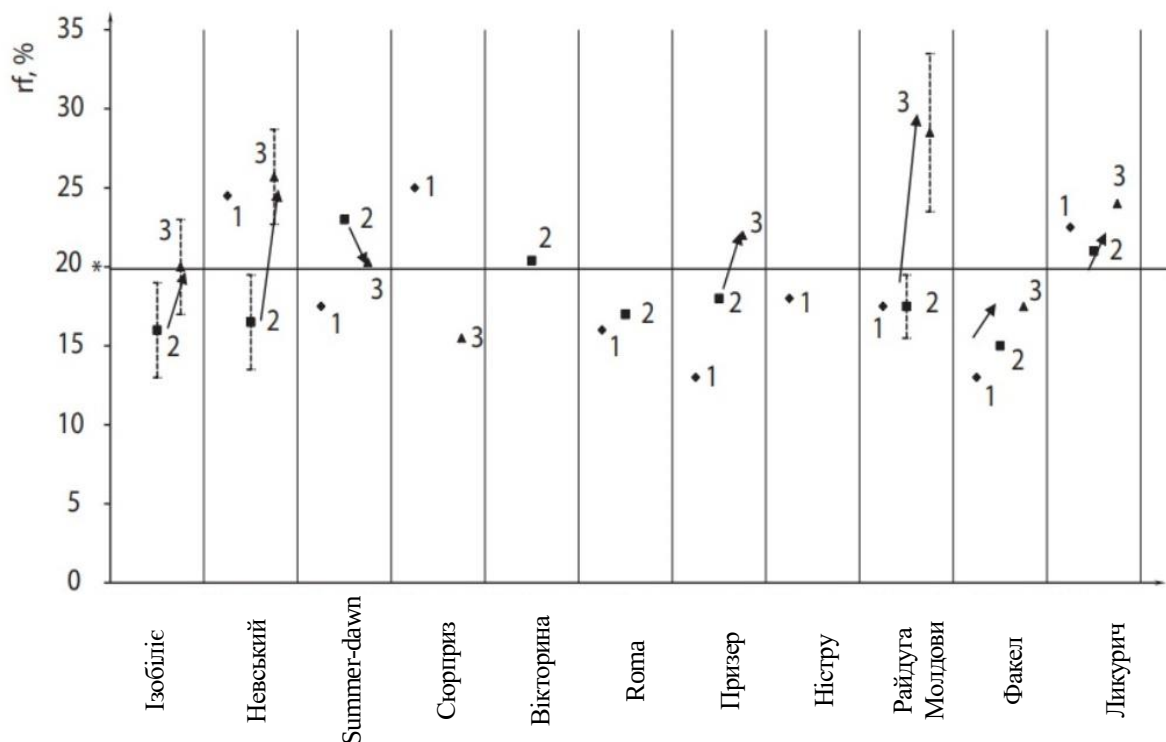


Рисунок 1 Вплив часового горизонтального дизруптивного відбору на частоту кросинговеру у зоні **hl-a** 11 хромосоми різних гетерозигот F_1 помідора.

Примітки:

- на цьому та наступному рисунку означає відстань параметру рекомбінації rf на карті;

- 1, 2, 3 – I, II, III строки (інтервал 1 місяць) вирощування рослин першого покоління (контроль, поодинокі стояння, водозабезпеченість на рівні 80 % від НВ).

Таблиця 9 – Залежність частоти (%) зустрічальності генотипів в F_2 в класі з

максимальним проявленням верхнього порогу числового вираження ознаки від вертикальної ярусності розташування плодів у рослин F₁ баклажана

Варіант потомст ва	Плід І (перший, другий)	Клас							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		<150	151–300	301–450	451–600	601–750	751–900	1050	>1050
Загальна маса плодів з І рослини, г									
4*	1	6,0	6,0	10,0	12,0	10,0	8,0	18,0	30,0
	2	7,8	25,0	15,8	20,0	14,6	9,0	2,2	5,6
5***	1	3,2	3,2	4,8	6,4	16,1	14,5	17,9	33,9
	2	20,9	21,6	18,5	16,9	13,7	5,8	2,6	0,0
8*	1	10,0	0,0	0,0	25,0	5,0	10,0	20,0	30,0
	2	52,5	20,0	10,0	13,8	0,0	2,5	0,0	1,2
8***	1	23,8	9,5	16,7	14,3	3,4	9,5	9,5	14,3
	2	38,0	19,0	28,6	4,8	9,6	0,0	0,0	0,0

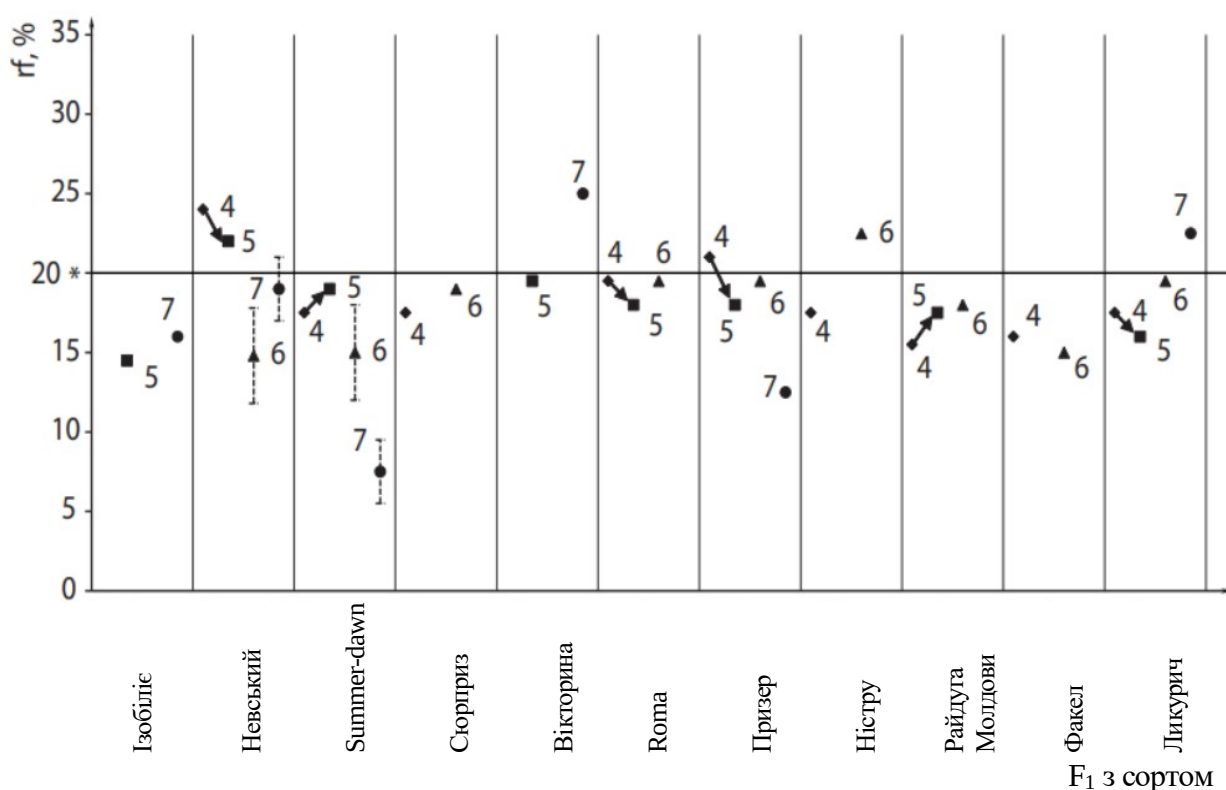


Рисунок 2 Вплив конкуренції та дефіциту вологи на зміни параметру рекомбінації *rf* в зоні **hl-a** 11 хромосоми різних гетерозигот F₁ помідора.

Примітка: 4, 5 та 6, 7 – I, II строки (інтервал і місяць) вирощування рослин у конкуренції при оптимальній (на рівні 80 % від НВ) та зниженій (на рівні 45 % від НВ) водозабезпеченості, відповідно.

Таким чином, використання запропонованого методу підвищення рівня рекомбінаційної і розширення спектру генотипової мінливості дозволяє суттєво підвищити ефективність селекційного процесу за рахунок зниження його енергоємності, а також збільшення виходу у популяціях, що розщеплюються, нового спектру мінливості.

Таблиця 10 – Проявлення трансгресій (у F_2) залежно від вертикальної ярусності розташування плодів у рослин гібридів F_1 баклажана

Потомство F_1	Плід (перший, другий)	Кількість трансгресивних типів, шт.	Частота зустрічальності генотипів з трансгресивною ознакою, %	Розмах мінливості ознаки у трансгресивних генотипів
Загальна маса плодів з I рослини і баклажана, г				
4*	1	30	65,2	640-1900
	2	29	33,7	640-1700
5*	1	41	63,0	770-1900
	2	11	15,4	770-1000
8 ^x	1	14	25,0	940-2500
	2	1	1,1	940-1200
8***	1	11	26,0	940-1700
	2	0,0	0,0	0,0

2.4. Метод розширення спектра генотипової мінливості культурної форми баклажана

В основу метода покладено задачу – розширити спектр генотипової мінливості баклажана за рахунок проведення добору гетерозигот F_1 з високою потенційною генотиповою мінливістю на основі викриття механізмів її формування.

Поставлена задача вирішується за рахунок добору гібридних комбінацій з низькою онтогенетичною пристосованості за проявом порушень мейозу, ідентифікації у рослин даної комбінації ярусу закладки генеративних органів, які формують найвищу потенційну генотипову мінливість та її реалізацію у доступну за рахунок використання рослин гібридів F_2 , які одержано з насіння плодів зазначеного ярусу з попередньою обробкою пуп'янків розчином нікотіанозиду.

Метод вирізняється за наступними ознаками:

- ідентифікацією гібридів F_1 з низькою онтогенетичною пристосованістю за проявом максимальної частоти порушень на стадіях I і особливо II поділів мейозу;
- визначенням та використанням для одержання плодів ярусу вертикальної закладки генеративних органів на рослині, який формує максимальну потенційну генотипову мінливість, за найбільшою частотою інтерстиціальних хізм і нетипових бівалентів;
- обробкою пуп'янків ярусу вертикальної закладки генеративних органів на рослині, який формує максимальну потенційну генотипову мінливість, 0,04 % розчином нікотіанозиду;
- використанням для вирощування рослин одного строку посіву.

Приклад конкретного використання.

Набір з 9 гібридів F_1 баклажана вирощують в посудинах Вагнера при густоті 1,5 x 1,5 або 2 x 2 см і водозабезпеченні 45 % ПВ. Під час вступу 25 % рослин в стадію мейозу їх вибирають з ґрунтового субстрату, оцінюють за

комплексом морфостатистичних параметрів і за прийнятими найбільшими і найменшими середніми значеннями ознак відбирають комбінації з високою й низькою конкурентоздатністю. В подальшому низько- і високоприспособлені гібриди оцінюють за проявом частоти порушень мейозу на стадіях I та II поділів. Причинно-наслідкові зв'язки заходів, що вживаються, полягають у наявності значних запасів потенційної генотипової мінливості у гібридів з низькою онтогенетичною пристосованістю, які мають підвищену частоту порушень на стадіях I та особливо II поділів мейозу [22] (табл. 11), а також високу частоту інтерстиціальних хізм і нетипових бівалентів [23], що є безпосередніми механізмами її формування. При цьому значення наведених

Таблиця 11 – Частота порушень мейозу у гібридів F₁ баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю

Гібрид F ₁	Число клітин з порушеннями мейозу, %								
	I поділ			II поділ			I і II поділи **		
	досліджено клітин	з них з порушеннями	% порушень	досліджено клітин	з них з порушеннями	% порушень	досліджено клітин	з них з порушеннями	% порушень
баклажан									
9В	291	5	1,71	272	1	0,37	698	6	0,86
2Н	419	8	2,03	419	8	1,90*	838	16	1,79*

Примітки:

* В, Н – низько- й високоприспособлені гібриди F₁;

** – відмінності достовірні при p менше 0,05.

показників істотно варіюють у межах репродуктивної системи, а генеративні органи (пуп'янки) з найбільшими значеннями частоти інтерстиціальних хізм і нетипових бівалентів формують найбільшу потенційну генотипову мінливість у порівнянні з іншими [23]. Таким чином, при використанні для одержання F₂ насіння плодів, що сформувалися з даних пуп'янків, є можливість одержання більшої різноманітності за кількісними ознаками (табл. 12 і 13). Але в цьому випадку частина потенційної генотипової мінливості не реалізується у доступну внаслідок селективної елімінації рекомбінантів. Тому для її вивільнення застосовують обробку пуп'янків 0,04% розчином нікотіанозиду, який стимулює розвиток незбалансованих гамет і зигот (табл. 14).

Таким чином, метод, який полягає у комплексному використанні наведених вище ефектів та заходів дозволяє підвищити ефективність селекційного процесу за рахунок скорочення у 2–3 рази польових досліджень гібридів F₂ та позбавлення необхідності тривалого використання вегетаційних споруд.

Таблиця 12 – Зв'язок частоти інтерстиціальних хізм і нетипових бівалентів з показниками мінливості ознаки “Маса плодів на рослині” у гібридів

F₂ баклажана

Гібрид F ₁ *	№ яру-су	Кількість нетипових бівалентів (типу "8") в F ₁	Частота інтерстиціальних хізм в F ₁	Мінливість ознаки "Маса плодів на рослині" у рослин гібридів F ₂		
				дисперсія	Lim – max, г	% рослин з проявом ознаки на рівні позитивної трансгресії
29	1	0,97±0,13**	5,24±0,33**	131000**	1750	2,5**
	2	0,45±0,10	3,85±0,32	31000	750	0,0
7	1	0,36±0,10**	2,81±0,15**	65800**	1500	6**
	2	0,12±0,03	2,14±0,10	20130	750	0,0
34	1	0,20±0,09	3,90±0,30	28500	1000	3,4
	2	0,43±0,05**	5,30±0,13**	12000**	1200	10,0*

Примітки:

* 29, 7, 34 – низько пристосовані комбінації схрещування;

** – відмінності достовірні при р менше 0,05.

Таблиця 13 – Зв'язок частоти інтерстиціальних хізм і нетипових бівалентів з показниками мінливості ознаки "Кількість плодів на рослині" у гібридів F₂ баклажана

Гібрид F ₁ *	№ ярусу	Кількість нетипових бівалентів (типу "8") в F ₁	Частота інтерстиціальних хізм в F ₁	Мінливість ознаки "Кількість плодів на рослині" в F ₂		
				дисперсія	Lim – max, г	% рослин з проявом ознаки на рівні позитивної трансгресії
29	1	0,97±0,13**	5,24±0,33**	1,60**	5	2,9**
	2	0,45±0,10	3,85±0,32	0,68	3	0,0
7	1	0,36±0,10**	2,81±0,15**	3,1**	7	20**
	2	0,12±0,03	2,14±0,10	2,2	5	0,0
34	1	0,20±0,09	3,90±0,30	1,37	3,4	0,0
	2	0,43±0,05**	5,30±0,13**	2,53**	13,18**	3,3**

Примітки:

* 29, 7, 34 – низько пристосовані комбінації схрещування;

** – відмінності достовірні при р менше 0,05.

Таблиця 14 – Вплив обробки пуп'янків гібридів F₁ 0,04 % розчином нікотіанозиду на мінливість господарсько-цінних ознак у гібридів F₂ баклажана

Гібрид F ₁ *	Наявність обробки	Мінливість ознаки “Маса плодів на рослині” у гібридів F ₂			Мінливість ознаки “Кількість плодів на рослині” у гібридів F ₂		
		дисперсія	Lim – max, г	% рослин з проявом ознаки на рівні позитивної трансгресії	дисперсія	Lim – max, г	% рослин з проявом ознаки на рівні позитивної трансгресії
4	-	9213	250	0,0	0,33	3	0,0
	+	23000**	500	4,7**	2,05**	6	7,6**
5	-	24500	500	0,0	1,43**	5	2,7
	+	27236**	700	2,7**	3,13**	7	14,3**

Примітки:

* 4, 5 – низько пристосовані комбінації схрещування;

** – відмінності достовірні при p менше 0,05.

3. МЕТОДИ РОЗШИРЕННЯ ГЕНОТИПОВОЇ МІНЛИВОСТІ У МУТАЦІЙНІЙ СЕЛЕКЦІЇ КУЛЬТУРНОЇ ФОРМИ ПОМІДОРА

3.1. Методологічні підходи та основні результати зі створення мутантних форм культурної форми помідора протягом 2016–2020 років

З метою розширення спектру генотипової мінливості помідора з 2011 по 2020 роки в Інституті овочівництва і баштанництва НААН проводилися системні дослідження з фізичного мутагенезу [24, 25, 26]. Як об’єкт досліджень використовувалися сорти різного напрямку використання як вітчизняної, так і зарубіжної селекції. Технологія індукування мутацій включала наступні основні етапи:

I етап – проведення в установці закритого типу “Дослідник” (180 Р/хв) передпосівної обробки повітряно-сухого насіння гамма-опромінюванням дозами 60 і 130 Гр;

II етап – висів насіння та вирощування рослин в розсадному відділенні плівкової теплиці (в деяких варіантах насіння сортів помідора обробляли гамма-опромінюванням, але в указаний рік не висівали, а зберігали з метою підвищення мутабільності рослин);

III етап – проведення стаціонарної висадки рослин покоління M₁ та рослин, одержаних із насіння, яке не зазнало γ -опромінювання (контрольний варіант) в скляній теплиці;

IV етап – проведення ідентифікації мутантних зразків покоління M₂–M_n за особливостями прояву якісних і кількісних ознак в умовах вирощування скляної теплиці;

V етап – оцінка потомств одно- і багатомаркерних мутантних форм за стабільністю фенотипового прояву маркованих генів;

VI етап – добір одномаркерних мутантних форм, у яких фенотиповий ефект гена проявляється на ранній стадії онтогенезу для використання у гетерозисній селекції (відбраковування негібридних рослин) та багатомаркерних мутантних форм, отриманих на єдиному генотиповому середовищі для використання у рекомбінаційній селекції (визначення рекомбінаційних параметрів мейозу).

Проведені дослідження з фізичного мутагенезу помідора дозволили з індивідуально дібраних рослин в межах сортів вітчизняної і зарубіжної селекції, насіння яких обробляли впродовж декількох років гамма-опромінюванням дозами 60 і 130 Гр, відібрати мутантні форми з явним перевищенням рівня прояву цінних господарських ознак порівняно із вихідними сортами, а також форми з моногенно контрольованими маркерними генами – стерильність пилку (ген *ms*), зміна вегетативних органів – тип листка (ген *c*) і куща (ген *sp* +), крапчасте забарвлення поверхні листка (ген *m-2*), жовте забарвлення плоду (ген *r*), “золоті” смужки на епідермісі зрілого плоду (ген *gs*), брудно-червоне забарвлення плоду (ген *gf*), а також забарвлення сім'ядоль (ген *wv*) та ін.

Вивчення впливу гамма-опромінювання насіння сортів зарубіжної та вітчизняної селекції помідора дозволило встановити диференційовану норму їх реакції за частотою рослин із зав'язаними плодами, яка залежить від генетичної основи сорту, варіанта обробки, дози γ -опромінювання та порядку розташування китиць на рослинах. Важливо відзначити високу стабільну стійкість генотипів до підвищеної дози (130 Гр) гамма-опромінювання відсотка репродуктивного навантаження на першій, другій і третій китицях у сортів: Легінь – 87,5; 82,5; 55,0 проти 100; 40; 40 у контрольних варіантах. До зниженої дози (60 Гр) у сортів: Чайка – 100; 92,5; 45 проти 100; 25; 0 у контрольних варіантах та Ріо-Фуєго – 96,6; 70,0; 53,3 проти 100; 60,0; 0 у контрольних варіантах.

Обробка гамма-опромінюванням насіння сортів помідора дозами 60 і 130 Гр сприяла підвищенню частоти прояву ранньостиглості у рослин, що добре узгоджується з напрямом вектору зниження тривалості вегетаційного періоду для певного блоку сортових популяцій. Найбільшою позитивною мутабільністю (підвищення частоти ранньостиглих рослин, скорочення довжини вегетаційного періоду) та селекційну цінність за вказаними високоінформативними ознаками представляє сорт універсального використання Чайка – на рівні 101,5 діб проти 107 діб у контрольного варіанта і сорти, придатні до механізованого збирання врожаю: Легінь – на рівні 108,8 діб проти 114 діб у контрольного варіанта і Дорал – 100 діб проти 113 діб у контрольного варіанта.

За результатами проведеної роботи в напрямку індукованого мутагенезу до Національного центру генетичних ресурсів рослин України за період 2016–2018 років передано 8 мутантних гомозиготних ліній помідора. Іншим практичним

добутком досліджень з індукованого мутагенезу помідора була розробка двох патентів:

- 1) “Спосіб отримання багатомаркерних мутантних форм помідора” [27];
- 2) “Спосіб одержання мутантних форм помідора з генною чоловічою стерильністю” [28].

Слід відзначити, що технічним результатом вище вказаних способів відповідно є:

1) збільшення у рослин сорту Елеонора кількості багатомаркерних мутацій за рахунок послідовного γ -опромінювання насіння протягом чотирьох, п'яти років;

2) стабілізування у мутантних рослин, похідних від 6 сортів (Елеонора, Клондайк, Ріо-Гранде, Голда, Інгулецький-1, Іришка) високого відсотка стерильності пилку, що являється успішним гарантом позитивного вирішення першого етапу технологічного процесу, пов'язаного з переведенням гібридного насінництва на стерильну основу.

3.2. Методичні напрацювання з ведення мутаційної селекції культурної форми помідора протягом 2021–2025 років

Для удосконалення методологічної бази мутаційної селекції помідора з 2021 року на експериментальній базі Інституту овочівництва і баштанництва НААН проводиться експеримент з фізичного мутагенезу на трьох сортах вітчизняної селекції Чайка, Елеонора і Карась. На відміну від традиційної схеми мутагенної обробки було введено новий елемент – штучне передпосівне зволоження насіння за різних експозицій (1, 4, 8 і 16 год.) після гамма-опромінювання дозами 60 і 130 Гр. Поставлена задача мала на меті визначити імовірні суттєві зв'язки між різною експозицією вологості насіння та рівнем прояву основних господарсько-цінних ознак, враховуючи, також, тривалість вегетаційного періоду. Для виявлення норми реакції мутантних рослин на дію умов вирощування, для кожного сорту помідора було закладено багатоваріантний дослід за нижче наведеною схемою:

- 1 – вихідний зразок, повітряно-сухе насіння;
- 2 – повітряно-сухе насіння, гамма-обробка 60 Гр;
- 3 – повітряно-сухе насіння, гамма-обробка 130 Гр;
- 4 – вихідний зразок, зволожене насіння;
- 5 – зволожене насіння, експозиція 1 год.;
- 6 – зволожене насіння, експозиція 1 год., гамма-обробка 60 Гр;
- 7 – зволожене насіння, експозиція 1 год., гамма-обробка 130 Гр;
- 8 – зволожене насіння, експозиція 4 год.;
- 9 – зволожене насіння, експозиція 4 год., гамма-обробка 60 Гр;
- 10 – зволожене насіння, експозиція 4 год., гамма-обробка 130 Гр;
- 11 – зволожене насіння, експозиція 8 год.;
- 12 – зволожене насіння, експозиція 8 год., гамма-обробка 60 Гр;

- 13 – зволожене насіння, експозиція 8 год., гамма-обробка 130 Гр;
- 14 – зволожене насіння, експозиція 16 год.;
- 15 – зволожене насіння, експозиція 16 год., гамма-обробка 60 Гр;
- 16 – зволожене насіння, експозиція 16 год., гамма-обробка 130 Гр.

Генетичні дослідження на мутантних зразках помідора закладалися в умовах захищеного ґрунту (скляна теплиця без обігріву весняно-літньої культурозміни загальною площею 1000 м²). Досліди по вирощуванню проводилися згідно “Методики дослідної справи в овочівництві і баштанництві” [29]. У 2025 році було продовжено експеримент з фізичного мутагенезу в аспекті вивчення особливостей прояву кількісних ознак у рослин мутантного покоління М₅, похідного від сортів Чайка, Елеонора та Карась. За результатами проведених п’ятирічних доборів серед проаналізованих мутантних генотипів виділено перспективні зразки, які переважали вихідні сорти за ознаками, що є структурними компонентами урожайності.

Зокрема, у сорту Чайка та похідних від нього трьох мутантних зразків, урожайність була в межах 5,88–9,71 кг/м² ($A_m = 3,83$ кг/м²) (табл. 15). Серед мутантних генотипів поколінь М₃–М₅, похідних від даного сорту, популяція рослин зразку [Чайка, зволожене насіння 4 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)] відзначилася статистично достовірним перевищенням над сортом за ознаками “Висота головного пагону”, “Кількість плодів на 3-х китицях”, “Середня маса плоду”, “Продуктивності однієї рослини” та “Урожайність” на 9,73–64,19 %. У вищевказаного мутантного зразка урожайність становила 9,71 кг/м², у сорту Чайка – 5,92 кг/м². Тривалість вегетаційного періоду у мутантних зразків була в межах 99–100 діб проти 97 діб у сорту Чайки (табл. 15).

У вихідної форми сорту Елеонора та похідних від неї 4 мутантних зразків урожайність коливалася в межах 9,47–14,37 кг/м² ($A_m = 4,90$ кг/м²) (табл. 16). За п’ятьма кількісними ознаками вихідну форму, статистично достовірно, перевищили популяції рослин зразку [Елеонора, зволожене насіння 16 год. (2021, 60 Гр) – добори (2023, 60 Гр)]. А саме, превалювання відмічено за ознаками “Висота головного пагону”, “Кількість плодів на головному пагоні”, “Середня маса плоду”, “Продуктивність однієї рослини”, “Урожайність” на 11,39–46,14 %. Урожайність вищевказаного мутантного зразка становила 14,37 кг/м² проти 10,52 кг/м² у вихідного сорту. Тривалість вегетаційного періоду у чотирьох мутантних зразків була в межах 104–108 діб. Аналогічний показник сорту Елеонора – 93 доби (табл. 16).

У сорту Карась та похідної від нього вибірки з семи мутантних зразків розмах рівня прояву ознаки “Урожайність” був в межах 4,79–7,55 кг/м² ($A_m = 2,76$ кг/м²) (табл. 17). За рівнем прояву даної ознаки популяції рослин трьох мутантних зразків [Карась (2021, 130 Гр) повітряно сухе насіння – загальна проба (2023, 130 Гр)], [Карась, зволожене насіння 1 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)], [Карась, зволожене насіння 4 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)] мали статистично достовірне перевищення над вихідною формою на 40,71–57,62 %. Урожайність мутантних зразків становила 6,74–7,55 кг/м² проти 4,79 кг/м² у сорту Карась. У вихідної форми тривалість

вегетаційного періоду становила 97 діб. Коротшим даний період був у зразка [Карась, зволожене насіння 8 год. (2021, 130 Гр) – добори (2023, 130 Гр)] на 2 доби. Інші мутантні зразки мали розбіжності за тривалістю вегетаційного в межах 99–104 діб (табл. 17).

Таблиця 15 – Кращі мутантні форми помідора поколінь M_3 – M_5 , похідних від сорту Чайка, середнє за 2023–2025 рр.

№ діл.	Назва зразка	Висота головного пагону, см	Кількість плодів на 3-х китицях, шт.	Кількість плодів на головному пагоні, шт.	Середня маса плоду, г	Продуктивність однієї рослини, кг/роsl.	Урожайність, кг/м ²	Міжфазний період “сходи – цвітіння”, діб	Веgetаційний період, діб
34.	сорт Чайка (вихідний зразок)	61,67	10,67	7,67	80,83	1,48	5,92	51,0	97,0
35.	Чайка (2021, 60 Гр) повітр. сухе насіння – загальна проба (2023, 60 Гр)	54,67	12,0	6,33	79,78	1,48	5,92	55,0	100,0
36.	Чайка (2021, 60 Гр) повітр. сухе насіння – добори (2023, 60 Гр)	69,33	12,0	5,0	86,22	1,47	5,88	54,0	100,0
40.	Чайка, зволож. насіння 4 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)	67,67	13,0	7,0	114,6 ₉	2,43	9,71	55,0	99,0
НІР _{0,05}		1,35	0,76	0,37	1,48	0,27	0,81	1,33	0,55
X_{min}		54,67	10,67	5,0	79,78	1,47	5,88	51,0	97,0
X_{max}		69,33	13,0	7,67	114,69	2,43	9,71	55,0	100,0
$A_m = X_{max} - X_{min}$		14,67	2,33	2,67	34,92	0,96	3,83	4,0	3,0

Таблиця 16 – Кращі мутантні форми помідора поколінь M_3 – M_5 , похідних від сорту Елеонора, середнє за 2023–2025 рр.

№ діл.	Назва зразка	Висота головного пагону, см	Кількість плодів на 3-х китицях, шт.	Кількість плодів на головному пагоні, шт.	Середня маса плоду, г	Продуктивність однієї рослини, кг/роsl.	Урожайність, кг/м ²	Міжфазний період “сходи – цвітіння”, діб	Вегетаційний період, діб
42.	сорт Елеонора (вихідний зразок)	90,67	14,33	8,67	113,25	2,63	10,52	55,0	93,0
47.	Елеонора, зволож. насіння 1 год. (2021, 60 Гр) - загальна проба (2023, 60 Гр)	94,67	13,0	9,0	106,68	2,37	9,47	55,0	104,0
50.	Елеонора, зволож. насіння 4 год. (2021, 60 Гр) - добори (2023, 60 Гр)	81,0	15,33	9,33	104,27	2,57	10,29	55,0	105,0
51.	Елеонора, зволож. насіння 8 год.	86,0	15,0	7,0	109,80	2,39	9,55	55,0	105,0
56.	Елеонора, зволож. насіння 16 год. (2021, 60 Гр) - добори (2023, 60 Гр)	101,0	15,0	12,67	129,78	3,59	14,37	59,0	108,0
НІР _{0,05}		2,34	0,55	1,06	1,86	0,35	1,63	1,35	2,0
X_{min}		81,0	13,0	7,0	104,27	2,37	9,47	55,0	93,0
X_{max}		101,0	15,33	12,67	129,78	3,59	14,37	59,0	108,0
$A_m = X_{max} - X_{min}$		20,0	2,33	5,67	25,51	1,22	4,90	4,0	15,0

Таблиця 17 – Кращі мутантні форми помідора поколінь М₃–М₅, похідних від сорту Карась, середнє за 2023–2025 рр.

№ діл.	Назва зразка	Висота головного пагону, см	Кількість плодів на 3-х китицях, шт.	Кількість плодів на головному пагоні, шт.	Середня маса плоду, г	Продуктивність однієї рослини, кг/роsl.	Урожайність, кг/м ²	Міжфазний період “сходи – цвітіння”, діб	Вегетаційний період, діб
58.	сорт Карась (вихідний зразок)	69,0	8,0	5,0	93,33	1,20	4,79	51,0	97,0
59.	Карась (2021, 130 Гр) повітр. сухе насіння – загальна проба (2023, 130 Гр)	80,67	12,67	3,67	115,0	1,82	7,27	53,0	99,0
62.	Карась, зволож. насіння 1 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)	72,0	13,0	3,67	103,33	1,68	6,74	54,0	99,0
66.	Карась, зволож. насіння 4 год. (2021, 60 Гр) – добори (2023, 60 Гр)	61,67	9,33	4,50	104,56	1,30	5,21	55,0	99,0
67.	Карась, зволож. насіння 4 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)	65,33	13,67	1,33	125,89	1,89	7,55	56,0	99,0
69.	Карась, зволож. насіння 8 год. (2021, 60 Гр) – загальна проба (2023, 60 Гр)	70,50	11,0	2,0	129,17	1,55	6,20	55,0	104,0
70.	Карась, зволож. насіння 8 год. (2021, 130 Гр) – добори (2023, 130 Гр)	57,0	11,50	2,0	106,79	1,33	5,31	50,0	95,0
71.	Карась, зволож. насіння 8 год. (2021, 130 Гр) – загальна проба (2023, 130 Гр)	94,50	10,50	3,50	90,0	1,25	5,0	59,0	104,0
НІР _{0,05}		5,33	0,77	0,45	2,48	0,33	0,75	0,88	1,04
X_{min}		57,0	8,0	1,33	90,0	1,20	4,79	50,0	95,0
X_{max}		94,50	13,67	5,0	129,17	1,89	7,55	59,0	104,0
$A_m = X_{max} - X_{min}$		37,50	5,67	3,67	39,17	0,69	2,76	9,0	9,0

Підсумовуючи одержані дані слід відзначити, що варіанти досліду з передпосівного зволоження насіння за різних експозицій після попереднього гамма-опромінювання повітряно-сухого насіння забезпечили кращий вихід мутантних генотипів, які перевищили вихідні форми за цінними з селекційної точки зору кількісними ознаками. Таким чином, новий методичний прийом з

попереднім зволоженням насіння після гамма-опромінювання засвідчив кращу ефективність у розширенні генотипової різноманітності мутантних форм, які вирізнялися більшим розширенням діапазону варіювання ознак продуктивності, врожайності і тривалості вегетаційного періоду. Особливу цінність для подальшої селекційної роботи матимуть мутантні генотипи з поєднанням ранньостиглості і високої продуктивності.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. О. Л. Січняк. Генетика з основами селекції рослин: навч. посіб. Одес. нац. ун-т ім. І. І. Мечникова, 2022. 192 с.
2. Johansen W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena: Fischer, 1926. 736 s.
3. Wallace B., King J. C., Madden C. V. An analysis of variability arising through recombination. *Genetics*. 1953. Vol. 38. P. 272–307.
4. Waddington C. H. Evolutionary adaptation. In: *Evolution after Darwin*. Chicago: Univ. press., 1960. Vol. 1. P. 381–402.
5. Dudley J. W. Generation of selection for oil and protein percentage in maize. Proc. Intern. conf. on quantitative genetics. Iowa Univ. Press. 1977. P. 459–473.
6. Lerner I.M. The Genetic Basis of Selection. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. Vol. 20. P. 334–340.
7. Самовол О. П., Кондратенко С. І. Томат (генетичні основи селекції): монографія. Вінниця: ТОВ “Нілан-ЛТД”, 2018. 448 с.
8. Mather K. The manifold effects of selection. *Heredity*. 1949. Vol. 3, № 1. P. 1–52.
9. Allard R. W. Principles of plant breeding. N.Y.–L.: Wiley, 1960. 485 p.
10. Grant V. Linkage between morphology and viability in plant species. *Amer. Natur.* 1967. Vol. 10, № 918. P. 125–139.
11. Rick C. M. Controlled introgression of chromosomes of *Solanum pennellii* into *Lycopersicon esculentum*: segregation and recombination. *Genetics*. 1969. Vol. 62, №4. P. 753–768.
12. Mock J. J. Manipulation of crossing-over with intrinsic and extrinsic factors. *Edypt. J. Genet. and Cytol.* 1973. Vol. 2, № 1. P. 158–175.
13. Нетрадиционные методы селекции овощных и бахчевых растений / под науч. ред. В. А. Кравченко, А. П. Самовола. Киев: Аграрна наука, 2014. 96 с.
14. Samovol A., Kondratenko S., Mogilnaya E. Variability of meiotic recombination and cytological parameters in F₁ tomato hybrids under extreme environmental conditions. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2021. Vol. 27 (No 2). P. 342–349.
15. Самовол О. П., Кондратенко С. І., Могильна О. М. Вплив високогірних екологічних умов на мінливість рекомбінаційних і цитологічних параметрів мейоза у гібридів F₁ томата. *Овочівництво і багтанництво: міжвід. темат. наук. зб.* 2021. Вип. 69. С. 24–35.
16. Самовол О. П., Кондратенко С. І., Сергієнко О. В., Хареба О. В.

Овочеві пасльонові та баштанні види рослин: цитогенетичні основи селекції: монографія / за наук. ред. д-ра с.-г. наук О. П. Самовола. Київ: Аграрна наука, 2022. 320 с.

17. Srivastava H. K. Heterosis for chiasma frequency and quantitative traits in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theor. Appl. Genetics*. 1980. Vol. 56. P. 25 – 29.

18. Самовол А. П., Жученко А. А., Добрянский В. А. Кластерный анализ скорости гомозиготизации *rec*-генов томата. *Цитология і генетика*. 1996. Т. 30, № 2. С. 34-40.

19. Монтвід П. Ю., Самовол О. П. Розподіл частоти хіазм за ярусами вертикальної закладки генеративних органів у гібридів F₁ баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю. *Біологія і валеологія*. 2002. Вип. 5. С. 88–94.

20. Монтвід П. Ю., Самовол А. П., Шахбазов В. Г., Чепель Л. М. Связь приспособленности гибридов F₁ баклажана с электрокинетическими свойствами клеточных ядер. *Овочівництво і баштанництво*. 2002. Вип. 47. С. 7–8.

21. Самовол А. П., Жученко А. А., Добрянский В. А. Кластерный анализ скорости гомогенизации расщепляющихся популяций и гомозиготизации *rec*-генов томата. *Цитология и генетика*. 1996. Т.30, №2. С. 34–40.

22. Монтвід П. Ю., Самовол А. П., Шахбазов В. Г., Чепель Л. М. Связь частоты нарушений мейоза и биоэлектрических свойств клеточного ядра у гетерозигот F₁ баклажана с разной онтогенетической приспособленностью. *Вісник проблем біології і медицини*. 2002. № 9–10. С. 21–25.

23. Монтвід П. Ю., Самовол О. П. Розподіл частоти хіазм за ярусами вертикальної закладки генеративних органів у гібридів F₁ баклажана з різною онтогенетичною пристосованістю. *Біологія і валеологія*. 2002. Вип. 5. С. 88–94.

24. Самовол А. П., Корниенко С. И., Николов, О. Т., Горобченко, О. А. Индуцированный мутагенез, сообщение 3: Норма реакции мутабельности растений томата на γ-облучение семян (третий критерий – проявление количества мутантных форм и их качественные и количественные признаки). *Овочівництво і баштанництво: міжвід. темат. наук. зб.* 2015. Т. 61. С. 237–250.

25. Самовол, О. П., Могильна, О. М., Кондратенко, С. І. Спектр генотипової мінливості у рослин сортів томата після багаторазового гамма-опромінювання насіння. *Овочівництво і баштанництво: міжвід. темат. наук. зб.* 2019. Т. 65. С. 6–22.

26. Кондратенко С., Самовол О., Ліннік З., Ткалич Ю. Визначення ефекту гетерозису за комплексом цінних кількісних ознак у гібридного потомства F₁ їстівних томатів, створених на стерильній основі. *Овочівництво та баштанництво*. 2025. Вип. 77. С. 26–41.

27. Самовол О. П., Кондратенко С. І., Горобченко О. О., Ніколов О. Т., Замицька Т. М. Спосіб отримання багатомаркерних мутантних форм томата (*L. esculentum* MILL.): патент на корисну модель, Україна. МПК (2018.01) A01H 4/00, № 131538; заявл. № u 2018 05946 від 29.05.2018; опубл. 25.01.2019, Бюл. № 2.

28. Самовол О. П., Могильна О. М., Кондратенко С. І., Мірошниченко Т. М., Замицька, Т. М. Спосіб одержання мутантних форм томата (*L. esculentum* Mill.) з генною чоловічою стерильністю: патент на корисну модель, Україна. МПК (2020.01) А01Н 4/00, № 140182; заявл. № и 2019 07452 від 04.07.2019; опубл. 10.02.2020, Бюл. № 3.

29. Сучасні методи селекції овочевих і баштанних культур / за наук. ред. Т. К. Горова, К. І. Яковенко. Харків: ДП Харківська друкарня № 2, 2001. 644 с.