

## СОЗДАНИЕ ВЫСОКОУРОЖАЙНЫХ ЛИНИЙ И ГИБРИДОВ ТОМАТА С ГЕНАМИ УСТОЙЧИВОСТИ К ПАТОГЕННЫМ ОРГАНИЗМАМ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАРКЕР-СОПУТСТВУЮЩЕГО И ГАМЕТНОГО ОТБОРОВ

**И. Е. БАЕВА, И. Г. ПУГАЧЕВА, М. М. ДОБРЮДИН**

*УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»,  
г. Горки, Республика Беларусь, 213407; e-mail: irynabayeva27@mail.ru*

**О. Г. БАБАК, А. В. КИЛЬЧЕВСКИЙ**

*Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,  
г. Минск, Республика Беларусь, 220027, e-mail: babak\_olga@mail.ru*

*(Поступила в редакцию 15.04.2021)*

*Для получения урожайных, адаптивных линий и гибридов томата с комплексом генов устойчивости к болезням наряду с классическими методами селекции целесообразно использовать методы маркер-сопутствующего и гаметного отборов. Применение молекулярных маркеров позволяет идентифицировать желательные аллели и, уже после введения их в улучшаемый генотип, на ранних стадиях развития отобрать с помощью маркер-сопутствующей селекции ценные растения среди большого количества селекционного материала. Методы гаметной селекции дают возможность повысить результативность и ускорить селекционный процесс посредством вовлечения дополнительного этапа отбора на уровне пыльцы. В результате поэтапного сочетания указанных методов был получен ценный селекционный материал: стерильная Линия-83 с маркерным признаком «картофельный лист» и наличием аллелей генов устойчивости (I-2, Ph-3, Tm-2<sup>2</sup>/tm-2, Cf-4, Cf-4A), а также семнадцать фертильных крупноплодных линий томата. Линия-83 использована в схеме гибридизации томата разновидности черри как материнский компонент скрещивания. После трехлетнего испытания из этой схемы выделены 8 гибридных комбинаций, превышающих стандарт Черри Коралл по ранней урожайности на 75,0–200,0 %, по товарной урожайности на 67,5–82,5 %, по общей урожайности на 58,7–87,0 %. Три из них в 2020 г. переданы для испытания в ГСИ. Из семнадцати крупноплодных линий томата выделены десять линий, формирующих 0,4–3,6 кг/м<sup>2</sup> раннеспелых плодов, 7,1–13,5 кг/м<sup>2</sup> товарных плодов, 7,7–14,2 кг/м<sup>2</sup> общего урожая с массой товарного плода от 72,9 до 260,6 г. В отобранных формах достигнут эффект пирамидирования 2–6 генов устойчивости к болезням. Полученные перспективные линии в дальнейшем могут быть использованы для селекционной работы.*

**Ключевые слова:** *томат, микрогаметофитный отбор, маркер-сопутствующая селекция, урожайность, устойчивость к болезням, ДНК-анализ.*

*To obtain productive, adaptive lines and hybrids of tomato with a complex of disease resistance genes, along with classical selection methods, it is advisable to use the methods of marker-accompanying and gamete selection. The use of molecular markers makes it possible to identify the desired alleles and, after their introduction into the genotype to be improved, at the early stages of development, select valuable plants among a large amount of breeding material using marker-accompanying selection. Gamete selection methods make it possible to increase productivity and speed up the breeding process by involving an additional selection step at the pollen level. As a result of step-by-step combination of these methods, valuable breeding material was obtained: sterile Line-83 with the marker trait «potato leaf» and the presence of alleles of resistance genes (I-2, Ph-3, Tm-2<sup>2</sup>/tm-2, Cf-4, Cf-4A), as well as seventeen fertile large-fruited tomato lines. Line-83 was used in the cherry tomato hybridization scheme as the parent component of the crossing. After a three-year test, 8 hybrid combinations were identified from this scheme, exceeding the Cherry Coral standard in early yield by 75.0–200.0 %, in marketable yield by 67.5–82.5 %, in total yield by 58.7–87.0 %. Three of them in 2020 were transferred for testing to the State Variety Testing. Of the seventeen large-fruited tomato lines, ten lines were identified, forming 0.4–3.6 kg / m<sup>2</sup> of early ripe fruits, 7.1–13.5 kg / m<sup>2</sup> of marketable fruits, 7.7–14.2 kg / m<sup>2</sup> of total yield with a weight of marketable fruit from 72.9 to 260.6 g. In the selected forms, the effect of pyramiding 2–6 genes of resistance to diseases was achieved. The obtained promising lines can be further used for breeding work.*

**Key words:** *tomato, microgametophyte selection, marker-accompanying selection, yield, disease resistance, DNA analysis.*

### **Введение**

Важным требованием к выведенному новому сорту, наряду с высокой продуктивностью, является комплексная устойчивость к воздействию неблагоприятных абиотических и биотических факторов. Создание таких сортов растений, в том числе томата, классическими методами селекции является достаточно длительным и трудоемким процессом, в редких случаях позволяющим объединить в одном генотипе несколько генов устойчивости.

Эффективным инструментом в селекции растений является маркер-сопутствующий отбор (MAS), который при помощи генетических маркеров дает возможность выбирать генотипы с желательными аллелями. В настоящее время для отбора томата по селекционно значимым признакам разработано большое количество ДНК-маркеров [1]. Важная роль в практической селекции принадлежит группе генов, контролирующей устойчивость к организмам-патогенам: к галловым нематодам (*Meloidogyne* spp.) – *Mi1.2* [2], к патогенным грибам: *Verticillium dahlia* Kleb. и *V. albo-atrum* – *Ve* [3], *Fusarium*

*oxysporum* f sp. *Lycopersici* (Sacc.) Snyder and Hansen – *I-2* [4], *Cladosporium fulvum* Cke – серия генов *Cf* [5], *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) – *Ph-3* [6], к вирусам: *Tomato mosaic virus* – *Tm-2*, *Tm-2*<sup>2</sup> [7] и *Tomato spotted wilt virus* – *Sw-5* [8] и др.

Метод селекции, основанный на пирамидировании в одном генотипе ряда целевых генов, идентифицированных у разных родителей при помощи MAS, является перспективным в настоящее время.

Селекция на уровне гаметофита представляет интерес поскольку, как отмечал D. L. Mulkahty, гаплоидное состояние генотипа позволяет обнаружить и редкие рецессивные аллели, и адаптивные признаки, контролируемые большим числом локусов, что не всегда удается выявить при отборе на спорофитном уровне [10]. Установлено, что 60–80 % структурных генов экспрессируются как в микрогаметофите, так и в спорофите. В ряде литературных источников показано, что при отборе микрогаметофита по устойчивости к абиотическому или биотическому стрессу, увеличивается и устойчивость к этому же фактору образующегося спорофита [11, 12].

На основании вышеизложенного целью наших исследований являлось изучение возможности сочетания маркер-сопутствующего и гаметного отбора для получения высокоурожайных гибридов томата типа черри, а также крупноплодных линий томата, с комплексом генов устойчивости к болезням.

### Основная часть

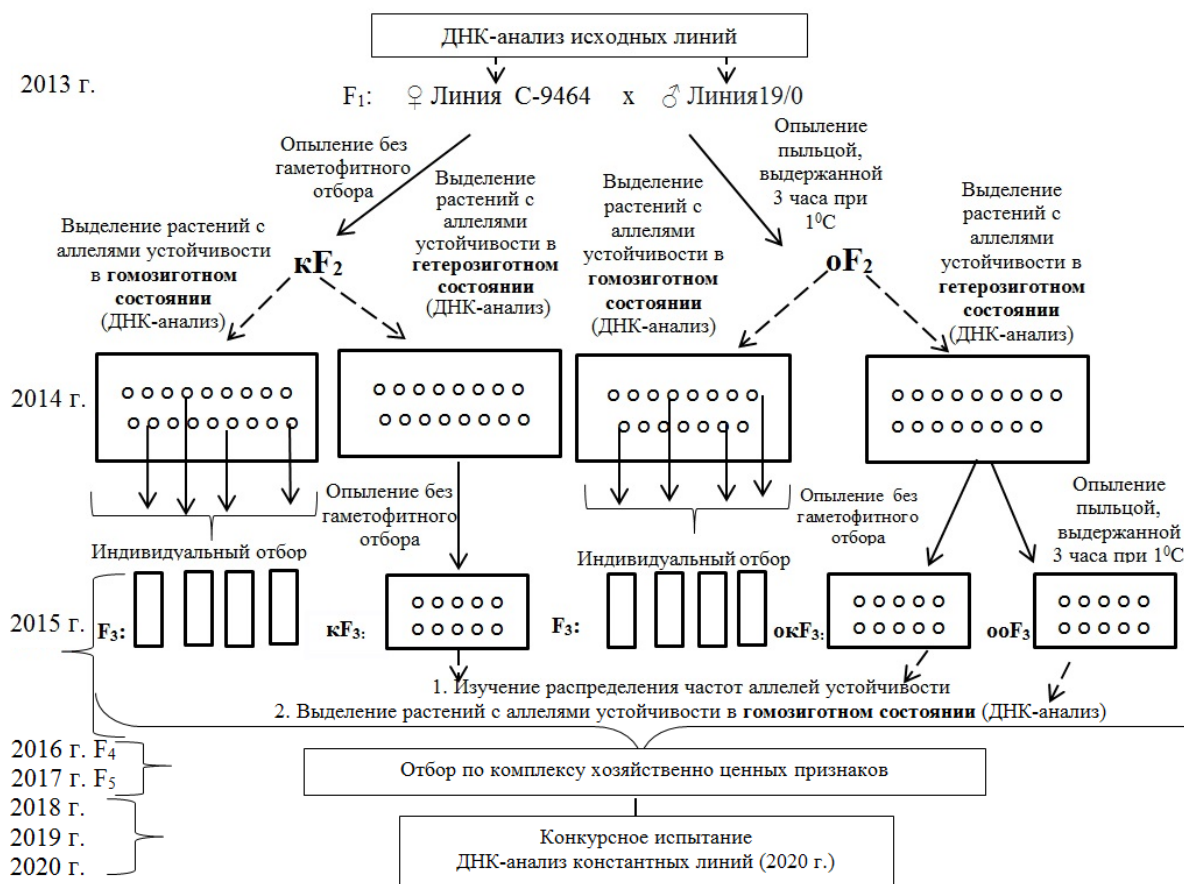
Научные исследования проводились в 2012–2020 годах в грунтовых теплицах на опытном поле и в лаборатории кафедры сельскохозяйственной биотехнологии и экологии УО БГСХА (г. Горки). Молекулярно-генетический анализ осуществлялся в лаборатории экологической генетики и биотехнологии ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси» в (г. Минск).

На предварительном этапе исследования с использованием генетических маркеров проведена оценка коллекции сортов и линий томата на наличие генов *I-2*, *Cf-4*, *Cf-4A*, *Cf-5*, *Mi-1.2*, *Tm-2/Tm-2*<sup>2</sup>, *Ph-3*. Методика идентификации генов устойчивости к болезням и вредителям, а также молекулярная характеристика образцов (Линия-2, Линия-4, Линия-9, Линия 19/0, Линия 19/3, Линия ТХ-140, Линия ТХ-144, Линия Б-3-1-8, Линия С-9464, сорта Иришка и Никола) представлена в ранее опубликованных материалах [1]. Среди 30 гибридов, полученных в результате скрещивания протестированных образцов, для дальнейших исследований были выбраны четыре комбинации (Линия С-9464 × Линия 19/0, Линия Б-3-1-8 × Линия 19/0, Линия Б-3-1-8 × Линия-9, Линия С-9464 × Иришка), т.к. по результатам предварительных исследований они характеризовались высокой урожайностью, сочетанием аллелей устойчивости к болезням, возможностью получения достаточного количества семян для закладки экспериментов.

На рис. 1 на примере гибридной комбинации Линия С-9464 × Линия 19/0 представлена схема получения устойчивых линий томата в ряду поколений с применением маркер-сопутствующего и микрогаметофитного отборов. Исходные формы данного гибрида характеризуются наличием аллелей устойчивости к фузариозному увяданию *I-2* (Линия 19/0) и кладоспориозу *Cf-5* (Линия С-9464).

Сначала были созданы контрольные (*κF*<sub>2</sub>) и опытные (*οF*<sub>2</sub>) гибридные популяции растений при помощи микрогаметофитного отбора по холодостойкости. Для этого в 2013 году пыльцу, собранную с растений F<sub>1</sub> Линия С-9464 × Линия 19/0, использовали для создания популяций контрольных (*κF*<sub>2</sub>) и опытных (*οF*<sub>2</sub>) растений. Для инициации прорастания первоначально пыльцу обоих вариантов культивировали в питательной среде (20 % сахарозы, 0,006 % борной кислоты) 30 минут при температуре 26 °С. Далее пыльцу в контрольном варианте использовали для опыления. Пыльцу опытного варианта дополнительно выдерживали 3 часа в холодильнике при +1 °С для отбора наиболее холодостойких пыльцевых зерен, затем проводили опыление [13]. Предполагается, что в опытном варианте (*οF*<sub>2</sub>) произошло опыление холодостойкими пыльцевыми зёрнами с образованием семян, из которых вырастут растения, обладающие повышенной стрессоустойчивостью.

Проростки созданных популяций *κF*<sub>2</sub> и *οF*<sub>2</sub> использовались для идентификации аллелей, определяющих устойчивость к кладоспориозу (*Cf-5*) и фузариозному увяданию (*I-2*) с применением ДНК-анализа. На основании полученных результатов осуществлялся отбор генотипов с аллелями устойчивости к фузариозному увяданию в гомозиготном (*I-2/I-2*) и гетерозиготном (*I-2/i-2*) состоянии, а также выбраковка неустойчивых генотипов. Это позволило не только выявить образцы с аллелями генов устойчивости к фузариозу и кладоспориозу, но и сократить объём исследуемого материала на следующий год.



Примечание:  $\dashrightarrow$  - маркер-сопутствующий отбор  
 $\rightarrow$  - микрогаметофитный отбор

Рис. 1. Схема создания устойчивых линий томата с применением маркер-сопутствующего и микрогаметофитного отборов

По результатам ДНК-анализа из 200 изученных генотипов были отобраны растения с аллелями устойчивости в гомозиготном состоянии (19 штук из  $kF_2$  и 23 штуки из  $oF_2$ ) и гетерозиготном состоянии (34 штуки из  $kF_2$  и 32 штуки из  $oF_2$ ). В дальнейшем образцы с аллелями устойчивости в гомозиготном состоянии использовались для индивидуального отбора по комплексу биометрических признаков и урожайности. Образцы с аллелями в гетерозиготном состоянии применялись для закладки лабораторных экспериментов [14], а также получения в 2014 году контрольных ( $kF_3$ ) и опытных ( $okF_3$ ,  $ooF_3$ ) гибридных популяций растений при помощи микрогаметофитного отбора по холодостойкости. Для этого проводили самоопыление пыльцой, собранной с растений  $kF_2$ , а также одной частью пыльцы, собранной с растений  $oF_2$ , не подвергая ее температурному стрессу. Вторую часть пыльцы, собранную с растений  $oF_2$  вновь подвергали холодовой обработке и только потом использовали для опыления. В конечном итоге (в течение двух лет исследований) были получены следующие варианты семян:  $kF_2$  и  $kF_3$  ( $F_2$  и  $F_3$  без обработки холодом);  $oF_2$  и  $okF_3$  ( $F_2$  и  $F_3$  с однократной обработкой холодом на уровне пыльцы  $F_2$  – однократный пыльцевой отбор);  $ooF_3$  ( $F_3$  с двукратной обработкой холодом на уровне пыльцы  $F_2$  и  $F_3$  – двукратный пыльцевой отбор).

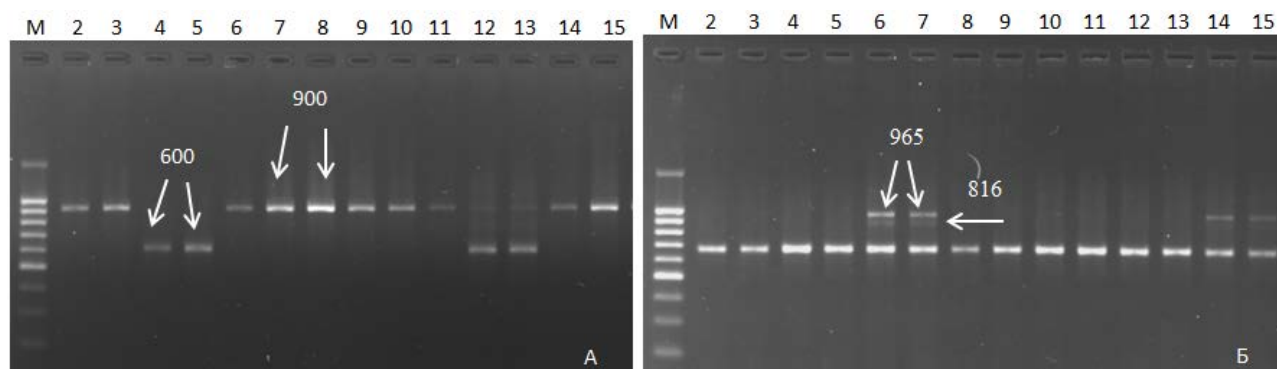
Полученный семенной материал использовался для изучения влияния однократного и двукратного пыльцевых отборов по холодостойкости на повышение устойчивости популяций  $F_2$  и  $F_3$  к низким положительным температурам, к токсинам возбудителя фузариозного увядания; а также для изучения влияние пыльцевого отбора по холодостойкости на распределение частот аллелей генов устойчивости к фузариозному увяданию и кладоспориозу при помощи ДНК-анализа. Методика проведения экспериментов и полученные результаты опубликованы ранее [14]. Было доказано положительное влияние пыльцевого отбора по холодостойкости на устойчивость спорофита к низким положительным температурам, которое проявлялось в достоверном увеличении всхожести на 17 % в  $oF_2$  по отношению к  $kF_2$ ; массы проростков в  $okF_3$  и  $ooF_3$  на 17,7 % и 7,5 %, соответственно, в сравнении с  $kF_3$ .

Оценка воздействия пыльцевого отбора по холодостойкости на прорастание семян в присутствии фильтрата культуральной жидкости *F. oxysporum* f. sp. *Lycopersici* показала во втором поколении увеличение индекса устойчивости по всхожести на 12,5 % ( $oF_2$ ); в третьем поколении – увеличение индекса устойчивости по длине корня на 87,9 % ( $okF_3$ ) и 145,5 % ( $ooF_3$ ), а по длине гипокотыля – на 24,5 % ( $okF_3$ ) и 22,4 % ( $ooF_3$ ) по отношению к контрольным вариантам. В результате применения ДНК-анализа в варианте опыта с однократным микрогаметофитным отбором  $oF_2$  выявлено увеличение доли образцов с аллелями устойчивости к фузариозу ( $I-2/I-2$ ) на 3 % и кладоспориозу ( $Cf-5$ ) на 2 %, а также в вариантах  $okF_3$  и  $ooF_3$  по сравнению с контролем  $kF_3$  выявлено увеличение доли образцов с аллелями устойчивости к фузариозу – на 10,4 % и 6,2 %, соответственно. В итоге показано положительное влияние однократного и двукратного микрогаметофитного отборов на повышение устойчивости к низким положительным температурам и токсинам возбудителя фузариозного увядания у томата, а также – на увеличение частот аллелей генов устойчивости к болезням ( $I-2/I-2$  и  $Cf-5$ ) по сравнению с аллелями восприимчивости [14].

Растения, отобранные в ходе проведенных экспериментов, использовались не только для получения научных результатов об эффективности микрогаметофитного и маркер-сопутствующего отбора, но и были сохранены для последующего изучения. Таким образом, из 416 образцов  $F_2$  и  $F_3$  гибридной комбинации Линия С-9464 × Линия 19/0 были выделены 68 генотипов с аллелями двух генов устойчивости ( $I-2$ ,  $Cf-5$ ) для дальнейших исследований.

Сложность при ведении селекции растений на устойчивость к стрессам заключается в необходимости преодоления отрицательных корреляций между продуктивностью и устойчивостью к заболеваниям, скороспелостью и устойчивостью к заболеваниям.

Поэтому растения, отобранные в ходе селекционных исследований с 2015 по 2017 гг., высаживались для проведения индивидуального отбора по комплексу хозяйственно ценных признаков. В итоге отбора из комбинации скрещивания Линия С-9464×Линия 19/0 выделена стерильная форма (Линия-83) с маркерным признаком «картофельный лист» и наличием аллелей генов устойчивости ( $I-2$ ,  $Ph-3$ ,  $Tm-2^2/tm-2$ ,  $Cf-4$ ,  $Cf-4A$ ). На рисунке 2 представлен фрагмент результатов маркерного анализа образцов томата по устойчивости к фитофторозу и кладоспориозу.



А – маркер к гену устойчивости к фитофторозу  $Ph-3$  (600 п.н.): 2,3 – Линия 17-29; 4,5 – Линия-83; 6,7 – Линия 17-30; 8,9 – Линия 17-37; 10,11 – Линия 17-23; 12,13 – Аламина  $F_1$ ; 14,15 – Линия 17-10/3; Б – маркер к генам устойчивости к кладоспориозу  $Cf-4$  (816 п.н.) и  $Cf-4A$  (965 п.н.): 2,3 – Линия 16-62; 4,5 – Линия 17-9; 6,7 – Линия-83; 8,9 – Линия 17-34; 10,11 – Линия 17-29; 12,13 – Линия 17-38; 14,15 – Линия-17-35, М – маркер молекулярного веса

Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации образцов томата с праймерами к аллелям устойчивости

Линия-83 в 2018 году включена в качестве материнского компонента скрещивания в схему топкросса 3×7. По результатам испытаний (2018–2020 гг.) выделены 8 гибридных комбинаций (Линия С-9464 × Линия-08; Линия С-9464 × Линия-022; Линия С-9464 × Линия-046; Линия С-9464 × Линия-049; Линия-4 × Линия-08; Линия-4 × Линия-010; Линия-4 × Линия-022 и Линия-83 × Линия-049), превышающих стандарт Черри Коралл по ранней урожайности на 75,0–200,0 %, по товарной урожайности на 67,5–82,5 %, по общей урожайности на 58,7–87,0 % (табл. 1). Три из них в 2020 г. переданы для испытания в ГСИ под названием Пьеро  $F_1$ , Базилио  $F_1$  и Артемон  $F_1$ .

Таблица 1. Хозяйственно ценные признаки лучших гибридов томата черри (2018–2020 гг., среднее)

Образец	Урожайность, кг/м <sup>2</sup>			Масса плода, г
	ранняя	товарная	общая	
Черри Коралл (стандарт)	0,8	4,0	4,6	17,1
Линия-08	0,7	3,1	3,7	8,7
Линия – 09	0,6	2,6	2,9	8,8
Линия-010	1,3	5,1	5,9	9,1
Линия-020	0,5	6,9	7,8	14,0
Линия-022	1,1	5,5	6,0	7,2
Лини-046	0,8	3,7	4,9	8,5
Линия-049	0,9	4,9	5,3	9,1
Линия С-9464 (ФМС)	0,0	0,0	0,0	0,0
Линия-4 (ФМС+pat-2)	2,0	6,6	7,2	65,0
Линия-83 (ФМС)	0,0	0,0	0,0	0,0
Линия С-9464 х Линия-08	2,4	7,2	8,0	19,1
Линия С-9464 х Линия-09	1,2	3,6	4,3	15,0
Линия С-9464 х Линия-010	1,7	5,0	5,9	21,6
Линия С-9464 х Линия-020	1,5	6,1	7,0	21,8
Линия С-9464 х Линия-022	2,2	7,2	7,8	22,0
Линия С-9464 х Линия-046	2,1	7,0	7,5	21,0
Линия С-9464 х Линия-049	1,8	6,7	7,5	21,7
Линия-4 х Линия-08	2,0	7,3	8,6	23,6
Линия-4 х Линия-09	2,2	6,3	7,0	25,3
Линия -4 х Линия-010	2,4	6,9	7,5	28,0
Линия-4 х Линия-020	1,8	6,2	6,6	31,6
Линия-4 х Линия-022	1,8	7,3	7,8	29,3
Линия-4 х Линия-046	1,8	6,2	6,7	28,0
Линия-4 х Линия-049	2,0	5,4	5,9	26,4
Линия-83 х Линия-08	1,6	5,5	6,1	21,3
Линия-83 х Линия-09	1,2	3,8	4,7	16,9
Линия-83 х Линия-010	1,5	4,7	5,7	19,2
Линия-83 х Линия-020	1,2	4,8	5,9	24,4
Линия-83 х Линия-022	1,3	5,4	5,9	21,7
Линия-83 х Линия-046	1,1	5,5	6,4	18,7
Линия-83 х Линия-049	1,4	6,7	7,3	24,9

Из комбинаций скрещивания Линия С-9464 × Линия 19/0, Линия Б-3-1-8 × Линия 19/0, Линия Б-3-1-8 × Линия-9, Линия С-9464 × Иришка были получены семнадцать крупноплодных линий томата (табл. 2). На протяжении 2018–2020 гг. в конкурсном питомнике осуществлялось испытание этих линий. В качестве стандарта выступали индетерминантный гибрид F<sub>1</sub> Старт и детерминантный ранне-спелый гибрид F<sub>1</sub> Евро, в 2020 г. также использовался стандарт F<sub>1</sub> Аламина.

Таблица 2. Результаты испытания крупноплодных образцов томата (2018–2020 гг., среднее)

Образец	Урожайность, кг/м <sup>2</sup>			Масса плода, г	Наличие аллелей устойчивости
	ранняя	товарная	общая		
<b>Старт F<sub>1</sub> (ст.)</b>	1,4	11,0	12,7	136,5	<i>Cf-4A</i>
<b>Евро F<sub>1</sub>(ст.)</b>	3,6	10,2	11,2	82,1	–
<b>Аламина F<sub>1</sub> (ст.)</b>	0,4	7,4	9,1	171,4	<i>I-2, Cf-4, Cf-4A, Ph-3*, Tm-2<sup>2</sup>/tm-2*</i>
Линия 16-62	3,6	7,1	7,7	72,9	–
Линия 17-9	1,1	8,4	9,3	118,1	<i>I-2, Ph-3</i>
Линия 17-10/3	0,7	6,9	8,3	124,4	<i>I-2, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-23	1,8	13,5	14,2	260,6	<i>Cf-5</i>
Линия 17-24	1,3	7,8	9,2	50,5	<i>Cf-5</i>
Линия 17-25	1,6	10,0	11,0	156,8	<i>I-2, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-26	0,4	7,3	9,1	166,6	<i>I-2, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-27	0,5	5,5	6,6	86,5	<i>I-2, Tm-2/ Tm-2<sup>2</sup>, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-28	0,2	5,2	6,3	97,2	<i>I-2, Cf-5, Ph-3, Tm-2/ Tm-2<sup>2</sup>, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-29	0,1	5,0	6,1	82,9	<i>I-2, Cf-5</i>
Линия 17-30	0,4	4,7	6,3	68,5	<i>I-2</i>
Линия 17-31	1,0	7,9	11,6	127,4	<i>I-2, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-34	0,6	5,2	6,8	88,2	<i>I-2</i>
Линия 17-35	1,3	7,9	9,4	84,9	<i>I-2, Cf-5, Ph-3, Tm-2/ Tm-2<sup>2</sup>, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-36	0,8	7,8	9,3	84,0	–
Линия 17-37	0,3	4,0	5,9	84,4	<i>I-2, Cf-5, Tm-2/ Tm-2<sup>2</sup>, Cf-4, Cf-4A</i>
Линия 17-38	0,6	6,6	8,2	55,9	<i>Cf-5</i>

\* нахождение гена в гетерозиготном состоянии.

Согласно данным трехлетних испытаний, выделены десять линий, обладающих комплексом генов устойчивости к болезням и формирующих 0,4–3,6 кг/м<sup>2</sup> раннеспелых плодов, 7,1–13,5 кг/м<sup>2</sup> товарных плодов, 7,7–14,2 кг/м<sup>2</sup> общего урожая с массой товарного плода от 72,9 до 260,6 г. Проведен ДНК-анализ полученных линий и стандартов для идентификации генов устойчивости к фузариозному увяданию (*I-2*), к вирусу мозаики томата (*Tm-2/Tm-2<sup>2</sup>*), к кладоспориозу (*Cf-5*, *Cf-4*, *Cf-4A*), к фитофторозу (*Ph-3*). Примеры электрофореграмм продуктов амплификации с праймерами к аллелям устойчивости к фитофторозу и кладоспориозу представлены на рис. 2. Десять из семнадцати изучаемых линий характеризуются сочетанием аллелей 2–6 генов устойчивости к болезням. Полученные линии рекомендуются для использования в селекции на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам.

### Заключение

Использование микрогаметофитного отбора и ДНК-анализа является важным инструментом при создании гибридов и линий томата с желаемой комбинацией генов. Применение данных методов позволяет проводить целенаправленный отбор интересующих селекционера генотипов, несущих желательные аллели, и при этом сокращать время на их создание. ДНК-анализ необходим на этапах подбора родительских линий, анализа расщепляющихся поколений F<sub>2</sub>–F<sub>3</sub>, контроля состояния материала при завершении работ. Микрогаметофитный отбор рекомендуется проводить в расщепляющихся поколениях F<sub>2</sub>–F<sub>3</sub>.

С использованием вышеуказанных методов выделена стерильная Линия-83 с маркерным признаком «картофельный лист» и комплексом генов устойчивости к болезням (*I-2*, *Ph-3*, *Tm-2<sup>2</sup>/tm-2*, *Cf-4*, *Cf-4A*). Отобраны фертильные крупноплодные линии томата, формирующие раннюю урожайность от 0,4 до 3,6 кг/м<sup>2</sup>, товарную урожайность от 7,1 до 13,5 кг/м<sup>2</sup>, общую урожайность от 7,7 до 14,2 кг/м<sup>2</sup> и массу плода от 72,9 до 260,6 г. Достигнут эффект пирамидирования 2-6 генов устойчивости к болезням (*I-2*, *Cf-5*, *Ph-3*, *Tm-2/Tm-2<sup>2</sup>*, *Cf-4*, *Cf-4A*).

### ЛИТЕРАТУРА

1. Молекулярные технологии в селекции томата (*Solanum lycopersicom* L.) / А. В. Кильчевский [и др.] // Генетические основы селекции растений: в 4 т / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси; науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. – Минск: Беларус. навука, 2008–2014. – Т. 4: Биотехнология в селекции растений. Геномика и генетическая инженерия. – 2014. – С. 290–345.
2. A co-dominant SCAR marker, *Mi23*, for detection of the *Mi-1.2* gene for resistance to root-knot nematode in tomato germplasm [Electronic resource] / В. Е. Garcia [et al.]. – Mode of access: www.plantpath.wisc.edu. – Date of access: 22.11.2012.
3. Kawchuk, L. M. Development of sequence characterized DNA markers linked to a dominant *Verticillium wilt* resistance gene in tomato / L. M. Kawchuk, J. Hachey, D. R. Lynch // Genome. – 1998. – Vol. 41. – P. 91–95.
4. Shuan-CanYu. A co-dominant molecular marker of *fusarium wilt* resistance gene *I-2* derived from gene sequence in tomato / Shuan-CanYu, ZOU Yan-Min1, Yan-Min // Hereditas (Beijing). – 2008. – Vol. 30, № 7. – P. 926–932.
5. Development of Molecular Markers Linked to *Cladosporium fulvum* Resistant Gene *Cf-6* in Tomato by RAPD and SSR Methods / A. Wang [et al.] // Hort Science. – 2007. – Vol. 42, № 1. – P. 11–15.
6. Molecular Markers Associated with *Ph-3* Gene Conferring Late Blight Resistance in Tomato / R. Dilip [et al.] // American Journal of Plant Sciences. – 2015. Vol. 6. – P. 2144–2150.
7. Molecular Markers for *Tm-2* Alleles of Tomato Mosaic Virus Resistance in Tomato / A. Shi [et al.] // American J. of Plant Sciences. – 2011. – Vol. 2, № 2. – P. 180–189.
8. Identification of molecular markers for *Sw-5* gene of *tomato spotted wilt* virus resistance / A. Shi [et al.] // Am. J. Biotechnol. Mol. Sci. – 2011. – Vol. 1, № 1. – P. 8–16.
9. Moose, S. P. Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement / S. P. Moose, R. H. Mumm // Plant Physiol. – 2008. – V. 147. – P. 969–977.
10. Mulcahy, D. L. The Rise of the Angiosperms: a Genecological Factors / D. L. Mulcahy // Science. – 1979. – Vol. 206, № 4414. – P.20–23.
11. Hormaza, J. I. Gametophytic competition and selection / J. I. Hormaza, M. Herrero // Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants; eds.: E. G. Williams., A. E. Clarke, R. B. Knox. – Kluwer: Dordrecht, 1994. – P. 372–400.
12. Методические указания по гаметной селекции сельскохозяйственных растений (методология, результаты и перспективы) / Рос. акад. с.-х. наук, Мин-во промышленности науки и технологий РФ, ВНИИССОК; под. ред. акад. РАСХН В. Ф. Пивоварова. – М., 2001. – С. 75–79.
13. Пугачева, И. Г. Изучение зависимости между холодостойкостью спорофита и гаметофита у томата / И. Г. Пугачева, А. В. Кильчевский // Биологическая продуктивность растений и пути ее повышения: Сб. науч. тр. / БГСХА. – Горки, 1999. – С. 101–106.
14. Микрогаметофитный отбор у томата как инструмент повышения устойчивости к абиотическим (низкие положительные температуры) и биотическим (фузариозное увядание, кладоспориоз) стрессам / И. Е. Зайцева [и др.] // Земледелие и защита растений. – 2018. – №3 (118). – С.8–12.