

**EVALUAREA PARTICULARITĂȚILOR VARIABILITĂȚII
PARAMETRILOR FRUCTULUI ÎN POPULAȚIILE HIBRIZILOR
INTRA- I INTERSPECIFICI DE TOMATE CA URMĂRE A ACȚIUNII
INFECȚIEI VIRALE**

Măriș Liliana

*Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Academiei de Științe
a Moldovei*

Rezumat

În populațiile descendente de la hibridii F_1 infectate cu Virusul Mozaicului Tutunului și Virusul X al Cartofului s-a atestat o variabilitate diferită a caracterelor *masa fructului* și *componentele precocității* comparativ cu populațiile martor. Acest fapt s-a exprimat prin diferențe după unii parametri statistici ca rezultat al manifestării unor fenotipuri ce lipseau în populațiile martor sau se întâlneau cu frecvențe diferite. Manifestarea efectelor specifice a fost în funcție de combinația concretă virus - genotipul plantei. Totodată, nu s-au atestat diferențe evidente în reacția manifestată între populațiile hibridilor intra- și interspecifici.

cuvinte cheie: variabilitate, infecție virală, tomate, masa fructului, componentele precocității

Depus la redacție 04 aprilie 2014

Adresă pentru corespondență: Măriș Liliana, Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Academiei de Științe a Moldovei, str. P. Durii, 20, MD-2002 Chișinău, Republica Moldova; e-mail: lilimaryi@gmail.com; tel. (+373 22) 660389.

Introducere

Tomatele sunt cultivate pe larg grație însușirilor nutritive speciale ale fructelor. Aspectul fructului și calitatea lui constituie un deziderat important al procesului de ameliorare. De rând cu alte însușiri, precocitatea este un caracter economic important pentru tomatele consumate în stare proaspătă. Actualmente este confirmat statutul genetic al acestui caracter [14,15], precum și componentele precocității [5, 16].

Evaluarea precocității la liniile de cultur în cazul introgresiei este dificilă deoarece plantele pot manifesta sincronizare la etapa de anteză și pot devia la etapa coacerii fructelor. O formă nouă de precocitate a fost sesizată la hibridarea dintre speciile *Solanum esculentum* și *S. pimpinellifolium* [10]. Aceasta se axează pe micșorarea perioadei de la anteză până la primele fructe coapte, nefiind însă de micșorarea semnificativă a masei fructului. Interesant de remarcat este faptul că formele *S. pimpinellifolium* au fost identificate ca purtătoare de alele care micșorează perioada de timp între încolțirea semințelor și apariția primului fruct copt [3]. Totodată, precocitatea ce se datorează unei treceri mai rapide de la etapa vegetativă la cea generativă corelează cu micșorarea masei fructului, preponderent din cauza perioadei scurte de timp pentru producerea și acumularea biomasei, fapt ce se reflectează frecvent și asupra calității fructului [7]. În acest context se aduc argumente despre rolul efectelor pleiotropice [6] sau *linkage* [8] în ereditarea acestor caractere. Ca rezultat se pare, este destul de dificil de a obține soiuri care îmbină precocitatea cu masa mare a fructului [1].

Problema ereditării în lăna a unor caractere valoroase, care corelează negativ, ar putea fi soluționată prin intermediul utilizării factorilor recombinogeni [19]. Cele

men ionate anterior ne permit sa presupunem c utilizarea unor factori recombinogeni ar putea contribui la m rirea inciden ei formelor ce îmbin caractere de interes i care sunt dificil de ob inut pe cale tradi ional , efectul recombinogen fiind deja stabilit pentru un ir de factori biotici i abiotici [9, 12, 17, 18, 4], inclusiv i pentru infec iile virale [2]. Pornind de la aceste idei, lucrarea în cauz are drept scop analiza rolului infec iei produse de Virusul Mozaicului Tutunului i Virusul X al Cartofului în inducerea i l rgirea variabilit ii unor caractere complexe (*masa fructului, con inutul de substan e uscate solubile, pH i precocitatea coacerii fructelor*) în popula iile hibrizilor intra- i intespecifici de tomate.

Materiale i metode

În studiu au fost inclu i 3 hibrizi intraspecifici i 5 hibrizi interspecifici de tomate. În calitate de forme maternel pentru hibrizii F_1 selecta i au servit soiurile Novicioc (coacere tardiv , mas mare a fructului), Nistru (coacere medie, mas medie a fructului), Nota (coacere medie, mas mare a fructului) i Mo 393 (coacere tardiv , mas mic a fructului), iar în calitate de forme paterne sunt soiurile - Krasnoiarskii rannii (coacere timpurie, mas medie a fructului), Colocolcic (coacere timpurie, mas medie a fructului), Victorina (coacere tardiv , mas mare a fructului) i formele spontane cu masa foarte mic a fructului - *Solanum cheesmanii, S.racemigerum* i *S. pimpinellifolium*. Genotipurile hibride au fost notate conven ional:

- Nistru x *S. racemigerum* - Ns28
- Nistru x *S.pimpinellifolium* - Ns27
- Nistru x *S. cheesmanii* - Ns25
- Novicioc x *S. pimpinellifolium* - Nw12
- Novicioc x *S. racemigerum* - Nw14
- Mo 393 x Victorina - H1
- Nota x Krasnoiarskii rannii - H2
- Novicioc x Colocolcic - H3

Schema experien ei: Plantele F_1 care au fost inoculate mecanic prin frecare cu carborund i inocul al plantelor de tomate ce con ineau particule ale Virusul Mozaicului Tutunului (VMT) i Virusul X al Cartofului (VXC) la stadia diferen ierii primei ciorchine (înainte de a începe meioza) au servit pentru ob inerea genera iei F_2 a variantei experien , iar cele ob inute de la plantele F_1 inoculate cu seva plantelor s n toase pentru varianta martor. Popula iile hibride F_2 au fost analizate în condi ii de câmp. Au fost evaluate urm toarele caractere: *masa fructului, con inutul de substan e uscate solubile (SUS), pH-ul fructului* [20], *indicele fructului i componentele precocit ii*. Parametrii fructului au fost estima i pentru fiecare plant aparte, la câte 3-5 fructe, în func ie de genotip. Analiza fenologic a fost efectuat în dinamic , la fiecare 2-5 zile, în func ie de etap . Valoarea *indichelui fructului* ce determin forma fructului a fost calculat dup formula: $H=I/D$, unde I este în l imea fructului, iar D - diametrul fructului.

Ini ierea coacerii fructelor – a fost luat drept num rul de zile de la *încol irea semin elor* pân la *coacerea primelor fructe*. *Coacerea fructelor în mas* pentru hibrizii analiza i a constituit num rul de zile de la *încol irea semin elor* pân la *coacerea fructelor* pentru mai mult de 60 % din plantele popula iei.

Datele au fost prelucrate cu ajutorul pachetului de programe statistice Stagraphics Plus 2.1 i a op iunilor Excel. Pentru evaluarea variabilit ii în cadrul popula iilor

hibride, în variantele experien i martor au fost apreciate: distribu ia valorilor, valorile medii i eroarea standard, coeficientul de corela ie i analiza varian ei (Testul Anova). Diferen ele statistice dintre valori au fost estimate cu ajutorul testului Student.

Rezultate i discu ii

Analiza popula iilor hibrizilor intra- i interspecifici F_2 a stabilit, c rata formelor recombinante (FR) dup complexe de caractere de interes este de regul mai mare în cazul variantelor descendente din seminele plantelor afectate de infec ia viral comparativ cu martorul. În mod similar, diferen e în manifestarea caracterelor au fost atestate pentru combina iile *S. esculentum* x *S. cheesmanii* în cazul analizei descenden ilor ob inu i în diferite zone geografice [13].

Conform datelor expuse în literatur [11], în genera ia F_1 , la hibrizii interspecifici, de regul , se mo tenesc caracterele formei spontane, fructele fiind mici cu num r redus de carpele, iar valorile coninutului de substan e uscate solubile i pH, dimpotriv fiind mai mari. Rezultatele ob inute de noi nu contravin datelor din literatur referitor la ereditarea caracterului masa fructului. În genera ia F_2 cota major a fenotipurilor atestate se apropia mult de forma spontan dup masa fructului. Totodat , s-au remarcat i plante ce indicau valori intermediare ale caracterelor formelor parentale.

Evaluând valorile medii ale masei fructului (tabelul 1), în popula iile segregante F_2 ale hibrizilor intra- i intespecifici au fost atestate urm toarele tendin e generale:

1. *masa fructului* a crescut cu 32-61% fa de martor la 3 hibrizi interspecifici-Nw12, Nw14, Ns27, i cu 21 % la hibridul intraspecific H1;
2. *masa fructului* a sc zut cu 21 i 19% în cazul hibrizilor intra- i interspecifici-H2 i Ns28, respectiv;
3. nu s-au atestat modific ri pentru *masa fructului* pentru hibrizii intra- i interspecifici - H3 i Ns25.

Astfel, constat m c , tendin ele exprimate pentru valorile medii ale masei fructului, în popula iile experien comparativ cu cele martor, nu depind de tipul hibrid rii, în fiecare grup men ionat anterior încadrându-se atât combina ii intra- cât i interspecifice. Totodat , constat m c efectele se manifest în func ie de combina ia concret virus-genotip gazd . Diferen ele atestate pentru valorile medii ale caracterelor s-ar putea datora modific rii frecven ei i/sau a limitei de distribu ie a valorilor caracterului pentru formele din incinta popula iei (tabelul 1, figura 1).

Evaluarea a dou popula ii hibride F_2 care au manifestat segregare dup forma fructului a permis s determin m o diferen iere a masei fructului în func ie de forma lui pentru combina ia Nw12, i mai pu in pentru combina ia Ns28 în popula iile experien i martor (tabelul 2).

Important de remarcat c , odat cu cre terea masei fructului s-au atestat cazuri de mic orare a perioadei de timp *încol irea semin elor - coacerea fructelor în mas* (Ns27 i H1), precum i lipsa diferen ei dup num rul de zile pentru aceea i perioad la o cre tere semnificativ a masei fructului (Nw12) în variantele experien comparativ cu martorul (tabelul 1).

Precocitatea este de regul definit ca num rul de zile de la încol irea semin elor până la coacerea primului fruct [6]. Diferen e în valorile medii ale num rului de zile pentru *coacerea fructelor în mas* au fost atestate pentru 3 din 5 combina ii hibride interspecifice i pentru toate 3 combina ii hibride intraspecifice (tabelul 1).

Datorit diferen elor mari dintre valorile caracterelor analizate la formele parentale (Materiale i metode), în popula iile segregante F_2 s-a stabilit un spectru larg de distribu ie a valorilor, uneori manifestând o reparti ie bi- sau trimodal (figura 1).

Un interes particular al analizei caracterului *coacerea fructelor* îl reprezint eviden ierea unor forme de interes cu coacere mai timpurie sau mai tardiv decât în popula iile martor. Astfel, la 103-112 zile de la încol irea semin elor 7.15 % din num rul plantelor variantei martor a hibridului Ns27 au avut fructe coapte, fa de 36.47 % din num rul plantelor atestate în varianta experien , în timp ce o coacere târzie, în limitele 121-127 zile, au exprimat 35.7 % din plantele martor i 14.49 % la experien (figura 1A). Conform celor expuse se atest l rgirea spectrului de distribu ire a valorilor peste limitele martorului pentru formele precoce.

Tabelul 1. Varia ia caracterelor *coacerea fructelor* în mas i masa fructului în popula iile F_2 de tomate descendente de la hibridi F_1 infecta i cu VMT+VXC.

Genotip	Varianta	<i>Coacerea fructelor</i> în mas , zile		
		$X \pm S_x$	$X \pm S_x$	min-max
Ns28	Martor	109.07±0.42	30.50±2.75	14.9-75.0
	Experien	105.74±0.50**	24.63±0.57***	11.6-54.5
Ns25	Martor	117.55±0.72	14.13±0.98	4.58-67.0
	Experien	118.94±1.15 <i>ns</i>	14.96±0.98 <i>ns</i>	2.16-32.8
Ns27	Martor	119.79±0.55	26.24±1.17	4.9-35.6
	Experien	115.12±0.62***	34.76±1.48**	3.2-68.7
Nw14	Martor	107.53±0.64	17.83±0.94	4.2-132.0
	Experien	111.43±0.82***	28.71±1.56***	15.8-48.3
Nw12	Martor	111.46±0.72	44.34±2.28	17.9-158.0
	Experien	112.23±0.76 <i>ns</i>	58.31±1.97***	11.5-125.0
H1	Martor	108.82±0.48	30.07±1.01	4.8-83.0
	Experien	105.72±0.43***	36.40±0.96***	3.0-139.8
H2	Martor	108.83±1.40	80.22±2.34	27.7-182.9
	Experien	104.91±0.47***	62.83±1.80***	13.6-155.2
H3	Martor	102.66±0.90	66.73±2.23	16.9-128.0
	Experien	108.51±0.79***	68.88±1.86 <i>ns</i>	17.5-137.5

***, ** Semnificativ pentru $P = 0,001, 0,01$, respectiv; *ns* – *nesemnificativ*

Tabelul 2. Valorile medii ale caracterului *masa fructului* în func ie de forma acestuia.

Genotip	Varianta	Alungit	Aplatisat	Rotund
Nw 12	<i>Martor</i>	42.40±4.41	62.37±11.27	40.51±2.52
	<i>Experien</i>	47.60±16.3	75.91±7.47	52.85±0.21
Ns 28	<i>Martor</i>	21.72±4.54	nu au fost	32.70±16.03
	<i>Experien</i>	22.49±5.87	24.55±4.99	31.97±13.22

Un tablou similar a putut fi urm rit i pentru popula ia Ns28 (figura 1B). O particularitate a spectrului de distribu ie a caracterului *coacerea fructelor* este l rgimea acestuia, astfel 45.46 % din plante aflându-se în afara limitelor claselor marginale comparativ cu martorul, dintre care 33.91 % au constituit plantele cu o coacere mai

timpurie decât cele mai precoce forme de plante la martor, iar 11.55 % cu o coacere mai târzie decât cele mai tardive forme la martor.

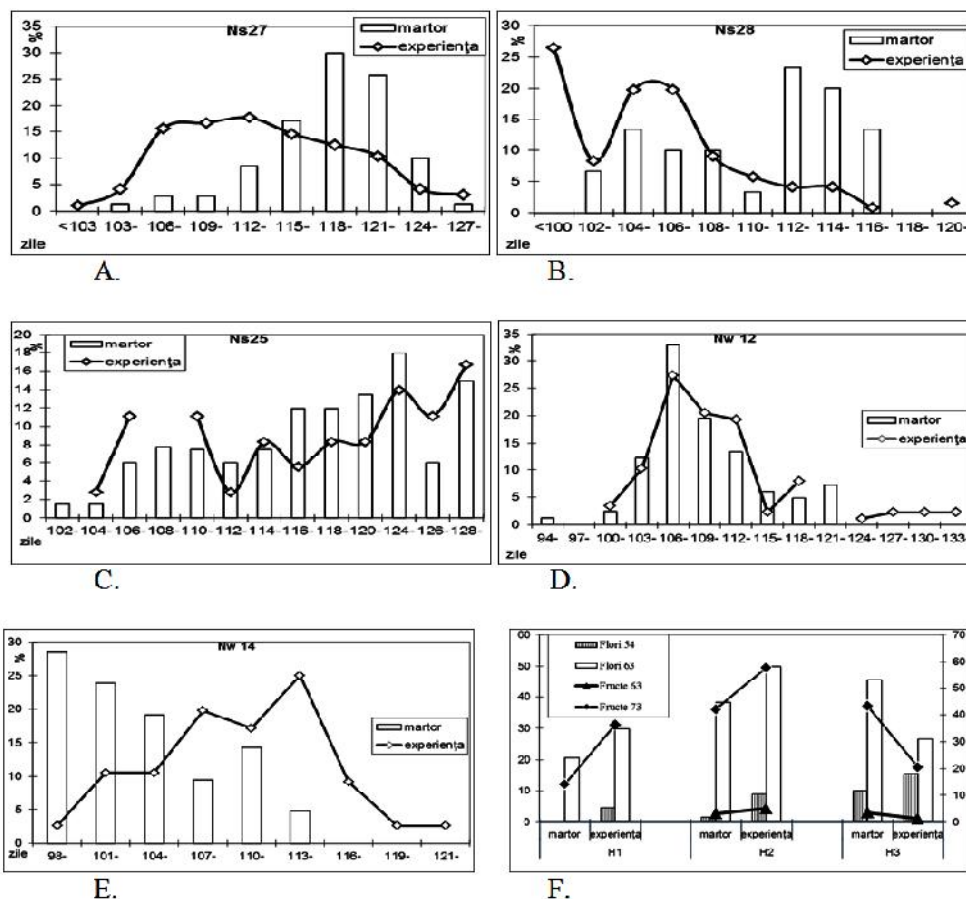


Figura. 1. A-E. Dinamica coacerii fructelor în populațiile hibrizilor interspecifici ca urmare a acțiunii infecției virale. F. Ponderea plantelor înflorite (la 54 și 63 zile) și cu fructe formate (la 63 și 73 zile) în populațiile F₂ a 3 hibrizilor intraspecifici - H1, H2 și H3 (descendenți de la hibrizii F₁ infectați cu virus), %. Scara din dreapta indică cota plantelor înflorite, %; Scara din stânga – cota plantelor cu fructe formate.

Caracterul distribuției frecvenței plantelor conform caracterului *coacerea fructelor* a exprimat unele momente specifice. Astfel, în populația hibrizului Ns27 s-a manifestat o distribuție normală (aproape de curba Gauss), atât la varianta martor, cât și la experiență, însă cu unele specificități – maximele curbelor sunt deplasate pe segmente diferite (figura 1A). În cazul analizei altor genotipuri incluse în studiu (Ns28, Ns25 și Nw12), observăm o distribuție bi- sau trimodală, atât la martor, cât și la experiență. Totuși, dacă analizăm amplasarea valorilor frecvențelor pe același segment de axă putem constata deviații cauzate de deplasarea și nesuprapunerea curbelor de distribuție a valorilor (Ns25, figura 1C). În alte situații se atestă apariția sau dispariția unor clase marginale (Ns27, Ns28, Nw12 și Nw14,) în cazul variantelor experiență comparativ cu martorul (figura 1A, 1B, 1D și 1E).

Pentru combina ia Ns 25, de i nu au fost sesizate devieri în num rul de zile pân la *coacerea fructelor în mas*, totu i, cca 10 % din plante în varianta experien s-au copt mai târziu decât cele mai tardive forme la martor. Actualmente sunt stabilite componentele principale ale precocit ii: (1) durata de zile de la încol ire pân la antez, (2) zile de la antez pân la primul set de fructe, (3) zile de la apari ia primului fruct pân la coacerea primului fruct, (4) zile de la coacerea primului fruct pân la sfâr itul coacerii [5,16]. Analiza popula iilor martor i experien a 3 hibrizi interspecifici F₂, care au avut în calitate de form matern soiul Nistru, a scos în eviden c durata perioadei *ini ierea – coacerea fructelor în mas* manifest unele particularit i. Astfel, în varianta martor Ns28 pentru derularea perioadei *ini ierea – coacerea fructelor în mas* sunt necesare cca 8 zile, în timp ce în varianta experien cca 12, de i ini ierea coacerii fructelor în varianta experimental are loc cu 6-8 zile mai timpuriu fa de martor (tabelul 3).

Un alt tablou se urm re te în cazul hibridului Ns27, unde ini ierea practic concomitent a coacerii fructelor în variantele martor i experien, a fost înso it de o diferen iere la *coacerea fructelor în mas* - cu 5 zile mai timpuriu în varianta experimental fa de martor. Tendin ele diferite ar putea avea la baz reac iile specifice pentru fiec e fitopatosistem virus-genotip gazd.

Particularit ile rezultatelor ob inute s-ar putea datora mic or rii perioadei de timp *ini ierea – coacerea fructelor în mas* pentru hibridul Ns27, fapt de altfel atestat în literatur în cazul utiliz rii speciei *L. pimpinellifolium*, i anume pentru etapa „încol irea semin elor-ini ierea coacerii fructelor” [3].

În ceea ce prive te dinamica altor componente ale precocit ii – *înflorirea i legarea fructelor*, rezultatele au ar tat c, de regul, se atest corelare pozitiv dintre fazele nominalizate. Aceast fapt permite s presupunem, c mic orarea duratei unor etape fenologice precedente coacerii fructului ar putea contribui la o coacere mai timpurie, manifestarea acestui fapt fiind ins în dependen de genotip (figura 1F). Conform datelor din literatur [7], varianta optim în cazul ob inerii unor forme precoce ar constitui mic orarea duratei altor etape decât *formarea fructelor - coacerea fructelor*, astfel favorizând acumularea de substan e uscate solubile din fruct precum i cre terea poten ial a masei fructului.

Tabelul 3. Dinamica unor componente ale precocit ii în cadrul a 3 hibrizi interspecifici de tomate F₂ (zile).

Genotip	Varianta	Ini ierea coacerii	Coacerea fructelor în mas	Ini ierea coacerii –Coacerea fructelor în mas
Ns25	<i>Martor</i>	102-104	116-118	16
	<i>Experien a</i>	106-107	118-120	14
Ns28	<i>Martor</i>	100-102	109-110	8
	<i>Experien a</i>	94-96	104-106	12
Ns27	<i>Martor</i>	105-107	119-120	15
	<i>Experien a</i>	102-104	112-114	10

Corela ia dintre anumite caractere poate avea la baz diferite fenomene genetice – pleiotropie sau *linkage* [6, 8]. De regul, între caracterele *masa fructului, perioada de coacere i con inutul de substan e uscate solubile* din fruct se atest o corelare

negativ. Conform rezultatelor ob inute, cel mai frecvent au fost atestate diferen e dup gradul de corela ie pentru perechile de caractere *num rul de zile pân la coacerea fructelor în mas i masa fructului*, precum i *masa fructului i con inutul de substan e uscate solubile* - la 2 din 4 combina ii analizate, direc ia modific rii fiind în dependen de genotip.

Conform celor prezentate în dendrogram , constat m c rela iile dependen ei dintre *con inutul de substan e uscate solubile* i alte caractere analizate nu sunt identice în variantele martor i experien , fapt ce ne permite sa sus inem ideea despre modificarea corela iei dintre anumite caractere, la plantele popula iilor descendente de la hibridii infecta i cu virus fa de cei neinfecta i (figura 2A, 2B).

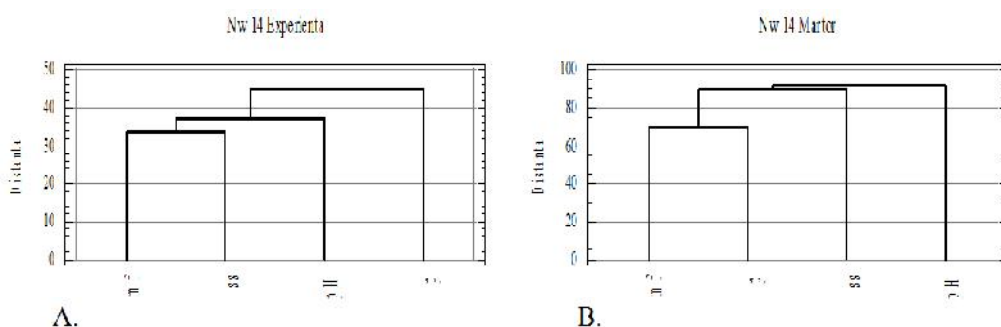


Figura 2. Distribu ia clasterian a caracterelor în popula iile martor i experien a hibridului interspecific de tomate Nw 14. SS-con inutul de substan e uscate solubile; pH- indicele pH; mf- masa fructului; P- (precoitate) num rul de zile pân la coacerea fructelor în mas . (Metoda - Nearest Neighbor, distan a exprimat în Squared euclidean).

Analiza statistic bifactorial a caracterelor - *masa fructului* i *ini ierea coacerii fructelor* a 5 combina ii hibride interspecifice a determinat o influen semnificativ a factorilor inclu i în studiu - virus i genotip, precum i interac iunea lor în variabilitatea caracterelor (tabelul 4).

Tabelul 4. Analiza varian ei caracterelor masa fructului i ini ierea coacerii fructelor în popula iile a 5 combina ii hibride F₂.

Sursa varia iei	GL	Suma p tratelor	F	P
<i>Masa fructului</i>				
Virus -V	1	5443.32	24.12	0.000
Genotip -G	4	113395.0	125.64	0.000
Interac iunea V x G	4	6792.97	7.53	0.000
Total	571	252438.0		
<i>Ini ierea coacerii fructelor</i>				
Virus -V	1	1219.63	35.15	0.000
Genotip - G	4	12104.2	7.25	0.000
Interac iunea V x G	4	944.609	6.81	0.000
Total	726	39147.7		

În conformitate cu cele relatate, putem vorbi despre un efect semnificativ al infeciei virale în inducerea variabilităii caracterelor *masa fructului* și *coacerea fructelor în mas* la hibridii intra- și interspecifici la tomate. Se constată diferențe semnificative după valorile medii ale caracterelor, devieri după spectrul de distribuție, precum și frecvența anumitor fenotipuri ce îmbină caractere valoroase care de regulă corelează negativ (*masa fructului, precocitatea, conținutul de substanțe uscate solubile*).

Concluzii

1. În populațiile F_2 descendente de la hibridii F_1 infectați cu VMT și VXC s-au atestat devieri la parametrii statistici (valoarea medie a caracterului, spectrul de distribuție, frecvența, corelațiile și varianța) pentru caracterele *masa fructului, conținutul de substanțe uscate solubile, pH* și *componentele precocității* comparativ cu populațiile descendente de la hibridii neinfecțiați. Diferențele în manifestarea caracterelor analizate permit evidențierea unor fenotipuri de interes pentru ameliorarea unor caractere sau perechi de caractere.

2. Manifestarea efectelor specifice a fost în funcție de combinația concretă virus-genotipul plantei. Totodată, nu s-au atestat diferențe evidente în reacția manifestată în populațiile hibridilor intra- și interspecifici ca urmare a acțiunii infecției virale.

Bibliografie

1. Banerjee M, Kalloo K. The inheritance of earliness and fruit weight in crosses between cultivated tomato and two wild species of *Lycopersicon*. // Plant Breeding. 1989, vol.102, p.148-152.
2. Boyko A, Palak K, Zemp et al. Transgenerational changes in the genome stability and methylation in pathogen-infected plants (Virus-induced plant genome instability). // Nucleic Acids Research. 2007, vol. 35, p.1714–1725.
3. Doganlar S., Tanksley M. Mutschler. Identification and molecular mapping of loci controlling fruit ripening time in tomato // Theor Appl Genet. 2000, vol.100, p.249–255.
4. Filkowski J, Yeoman A, Kovalchuk O, Kovalchuk I. Systemic plant signal triggers genome instability.//The Plant Journal. 2004, vol.38, p.1–11.
5. Gibrel G, Boe A, Simpson W. Evaluation of F_1 hybrid tomato cultivars for earliness, fruit size, and yield using diallel analysis. // J Am Soc Hort Sci. 1982, vol.107, p.243–247.
6. Kemple J, Gardner R. Inheritance of shortened fruit maturation in the cherry tomato Cornell 871213-1 and its relation to fruit size and other components of earliness. // J Amer Soc Hort Sci. 1992, vol.117 (4), p.646-650.
7. Khalf-Allah AM, Pierce LC. A comparison of selection methods for improving earliness, fruit size and yield in the tomato // Proc. Am. Soc. Hort. Soci. 1963, vol. 82,414-419.
8. Kinzer S, Schwager S, Mutschler M. Mapping of ripening-related. or -specific cDNA clones of tomato. // Theor Appl Genet. 1990, vol. 79, p.489-496.
9. Lebel E, Masson J, Bogucki A, Paszkowski J. Stress- induced intrachromosomal recombination in plant somatic cells. // PNAS. 1993, vol. 90, p.422–426.
10. Lindhout P., Van Heusden S., Pet G et al., Perspectives of molecular markers assisted breeding for earliness in tomato. // Phytica. 1994, vol. 79, p.279-286.
11. Lippman, Tanksley S. Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. giant heirloom. // Genetics. 2001, vol. 158, p.413-422.
12. Lucht J, Mauch-Mani B, Steiner H, et al., Pathogen stress increases somatic recombination frequency in Arabidopsis. // Nature Genet. 2002, vol. 30, p.311–314.
13. Paterson A, Deverna J, Lanini B, Tanksley S. Fine mapping of quantitative trait loci

using selected overlapping recombinant chromosomes in an interspecies cross of tomato. // Genetics. 1990, vol. 124, p.735-742.

14. *Pierce LC, Currence TM.* The efficiency of selecting for earliness, yield, and fruit size in a tomato cross. // Proc Am Soc Hortic. Sci. 1959, vo.73, p.294-304.

15. *Powers L, Lyon CB* Inheritance studies on duration of developmental stages in crosses within the genus *Lycopersicon* // Agric Res. 1941, vol. 63, p.129-148.

16. *Poysa, V.* Rate of fruit development, leaf growth and earliness in determinate tomatoes // Canadian Journal of Plant Science. 1991, vol.71, p. 1211-1218.

17. *Puchta H, Swoboda P, Hohn B.* Induction of intrachromosomal recombination in whole plants // Plant J.1995, vol. 7, p. 203-210.

18. *Ries G, Heller W, Puchta H, Sandermann H, Seidlitz H, Hohn B.* Elevated UV-B radiation reduces genome stability in plants // Nature. 2000, vol.406, p. 98-101.

19. *Schuermann D, Molinier J, Fritsch O, Hohn B.* The dual nature of homologous recombination in plants // Trends in Genetics. 2005, vol. 21, p.172-181.

20.

1987, 429