

Обзорная статья

УДК 575.22;631.524;631.527

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-224-232



Андрогенез и гиногенез в культуре томата (*Solanum lycopersicum* L.) *in vitro*

А. А. Шергина, А. Б. Курина

*Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия***Автор, ответственный за переписку:** Алиса Андреевна Шергина, a.shergina@vir.nw.ru

Томат (*Solanum lycopersicum* L.) – одна из наиболее потребляемых овощных культур. Плоды томата богаты витаминами, минералами и пигментами, включая ликопин. В связи с высоким спросом и увеличением производства появляется необходимость в получении новых улучшенных сортов и гибридов F_1 .

Биотехнологические методы сокращают время для создания исходного материала и снижают трудоемкость селекционных работ. Получение удвоенных гаплоидных растений позволяет фиксировать и анализировать новые комбинации генов за меньшее время, чем требуется при традиционной селекции, а также получать гомозиготные растения. Считается, что томаты малоотзывчивы к гаплоидной индукции, что является предметом исследований уже более 40 лет и все еще представляет особый интерес. Основные методы получения гаплоидов основаны на андрогенезе и гиногенезе.

Целью данной работы является обзор исследований получения гаплоидов томата путем андрогенеза и гиногенеза. В настоящее время нет эффективных и воспроизводимых протоколов для получения удвоенных гаплоидов этой культуры. Необходимо определить инкубационные условия, физико-химические условия среды, зависимость генотипа культуры *in vitro*, физиологическое состояние донорного растения и развитие пыльника, которые влияют на повторяемость протоколов для достижения индукции гаплоидии.

Культура пыльников для получения гаплоидных растений томата не дала успешных результатов, а исследований по культуре микроспор было проведено мало, поэтому трудно дать оценку эффективности данного способа. Методы на основе гиногенеза малоизучены, однако потенциально культура неоплодотворенных семязпочек может стать успешным способом получения гаплоидов томата при ее дальнейшей разработке.

Ключевые слова: томат, гаплоиды, гиногенез, андрогенез

Благодарности: статья подготовлена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0012 «Клеточные технологии для расширения селекционного потенциала культур овощного направления использования».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шергина А.А., Курина А.Б. Андрогенез и гиногенез в культуре томата (*Solanum lycopersicum* L.) *in vitro*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(1):224-232. DOI:10.30901/2227-8834-2024-1-224-232

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-224-232

Androgenesis and gynogenesis in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) *in vitro*

Alisa A. Shergina, Anastasia B. Kurina

*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Alisa A. Shergina, a.shergina@vir.nw.ru

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most consumed vegetable crops worldwide. Tomato fruits are rich in vitamins, minerals, and pigments, including lycopene. The high demand and the need to enhance tomato production call for new improved cultivars and F_1 hybrids.

Biotechnological methods reduce the time for source material development and the labor intensity of breeding efforts. Obtaining doubled haploid plants makes it possible to fix and analyze new gene combinations faster than with conventional breeding techniques, and produce homozygous genotypes. Tomato is highly unsusceptible to haploid induction, which has been continuously studied for more than 40 years and is still of special interest. The main methods for producing haploids are based on androgenesis and gynogenesis. Androgenesis is the production of haploids from the cells of the male gametophyte, and gynogenesis from the cells of the female gametophyte.

The objective was to review the research on the induction of tomato haploids based on androgenesis and gynogenesis. No standardized, efficient or reproducible protocols are currently available to produce doubled haploids of tomato. It is necessary to determine the incubation conditions, physicochemical environments, dependence of the genotype *in vitro*, physiological state of the donor plant, and development of the anther, which affect the reproducibility of protocols to achieve haploid induction.

Anther culture for obtaining haploid tomato plants has not yielded successful results, and the studies on microspore culture were too few, so it is difficult to understand the effectiveness of this technique. The method of gynogenesis is poorly investigated, but the culture of unfertilized ovules can become a successful way to obtain tomato haploids, with more research on this subject.

Keywords: tomato, haploids, gynogenesis, androgenesis

Acknowledgments: the article was prepared as part of the state task assigned to VIR in accordance with the theme plan on Project No. FGEM-2022-0012 "Cell technologies for expanding the breeding potential of vegetable crops".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shergina A.A., Kurina A.B. Androgenesis and gynogenesis in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) *in vitro*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(1):224-232. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-224-232

Введение

Томат (*Solanum lycopersicum* L. (= *Lycopersicon esculentum* Mill.) является одной из наиболее потребляемых овощных культур во всем мире. По данным ФАО ООН, в 2021 г. в мире было произведено 189,14 млн т томатов на площади более 5 млн га, в России произведено 3,06 млн т на площади 7,9 тыс. га, а средняя урожайность с квадратного метра составила 3,7 кг в мире и 3,9 кг в России (FAOSTAT..., 2021). В Государственном реестре селекционных достижений РФ, допущенных к использованию на 2023 год, насчитывается 3570 образцов томата, из которых 58,6% являются гибридами F_1 .

Томат – это травянистое растение, выращиваемое в однолетней культуре (Yershova, 1978). Являясь факкультативным самоопылителем, он может скрещиваться внутри вида, а также с некоторыми дикими видами, благодаря чему возможно получение спонтанных гибридов (Avdeev, 1982; Iqbal et al., 2019).

Плоды томата богаты биологически активными веществами – микроэлементами, полифенолами, витаминами и каротиноидами (включая ликопин), которые имеют выраженные антиоксидантные свойства, помогая снизить риск онкологических и других заболеваний (Avdeev, 1982; Abewoy Fentik, 2017). В связи с высоким спросом и увеличением производства появляется необходимость в получении новых улучшенных сортов и гибридов F_1 .

Существуют традиционные (классические) и современные методы селекции. Прогресс в селекции томатов был достигнут в основном за счет классических методов: интрогрессия признаков из родственных диких видов *Solanum*, массовый и индивидуальный отбор из популяций и гибридизация (Avdeev, 1982; Lin et al., 2014; Abewoy Fentik, 2017; Iqbal et al., 2019). К современным методам относятся биотехнологические: культура тканей, получение гаплоидных растений, культура протопластов и соматическая гибридизация, спасение эмбрионов, а также генная инженерия (Thomas, Pratt, 1981; Van den Bulk et al., 1990; Wijbrandi et al., 1990; Ali et al., 2014; Seguí-Simarro, 2016).

Наилучшие показатели по урожайности и качеству плодов показывают гибриды F_1 (Seguí-Simarro, 2016). Использование традиционных методов селекции для получения генетически однородных гибридов у самоопыляемых растений, в том числе у томата, требует большего количества времени. Чистые линии получают путем 5-6 поколений инбридинга; это означает, что время, затраченное на выведение нового сорта, составляет от 11 до 13 лет (Yan et al., 2017). Биотехнологические методы сокращают время создания исходного материала и снижают трудоемкость селекционных работ (Gerszberg et al., 2015).

В настоящее время имеется много информации о физиологических, генетических и биохимических особенностях томата, разработаны молекулярные маркерные системы, составлены генетические карты, но до сих пор не разработана технология получения гаплоидов этой культуры (Rick, Butler, 1956; Foolad, 2013; Ali et al., 2014; Abewoy Fentik, 2017; Kurina et al., 2021; Musa et al., 2023).

Получение гаплоидов предоставляет возможность фиксировать и анализировать новые комбинации генов за меньшее время, чем требуется при традиционной селекции, а также позволяет создавать полностью гомозиготные растения (Zorzoli et al., 2007). Удвоенные гаплоиды наиболее широко используются у различных сельскохозяйственных культур из-за их эффективности в полу-

чении чистых линий (Yan et al., 2017). В настоящее время разрабатывают различные методы для получения гаплоидов томата.

В данной работе представлен обзор исследований по получению гаплоидов томата с использованием клеточных технологий *in vitro*.

Гаплоидия у томата

В последние годы все больше развиваются методы ускоренного получения чистых линий через удвоенные гаплоиды. Основные методы базируются на таких формах развития, как андрогенез и гиногенез. Путем андрогенеза гаплоиды получают из клеток мужского гаметофита через культуру пыльников или микроспор. На основе гиногенеза используются клетки женского гаметофита посредством культуры неоплодотворенных семязачек (Marín-Montes et al., 2022).

Считается, что томаты малоотзывчивы к гаплоидной индукции (Seguí-Simarro, 2010). В мировой практике был выполнен ряд исследований по получению гаплоидов томата, но они не дали однозначных результатов, так как не были разработаны стандартизированные и воспроизводимые протоколы (Marín-Montes et al., 2022). В результате были выявлены факторы, препятствующие достижению поставленной цели, в частности слабая отзывчивость на культивирование *in vitro* (Bal, Abak, 2007; Niazian et al., 2019), а также полиплоидия, вызванная слиянием ядер (Corral-Martínez et al., 2011; Julião et al., 2015). Также на частоту эмбриогенеза влияет генотип, состояние донорного растения и стадия развития микроспор (Seguí-Simarro, 2016; Niazian et al., 2019).

Ниже мы подробнее рассмотрим результаты исследований по получению гаплоидов путем андрогенеза и гиногенеза.

Андрогенез в культуре томата. Первое исследование культуры микроспор томата опубликовали W. R. Sharp et al. (1971), в нем сообщалось, об образовании каллуса, однако получить растения-регенеранты не удалось. P. M. Greeshoff, C. H. Doy (1972) впервые написали о индуцировании каллуса из пыльников томата.

В работе U. Bal, K. Abak (2007) выявлены факторы, влияющие на отзывчивость пыльников томата к каллусогенезу: генотип, стадия развития микроспор, предварительная обработка бутонов, а также состав питательной среды.

Генотип донорного растения является одним из важных факторов, определяющих реакцию микроспор на состав питательной среды и условия культивирования. P. M. Greeshoff, C. H. Doy (1972) отмечали, что каллусообразование наблюдалось только у трех культурных сортов, а побегообразование – у одного из 43 используемых генотипов. Сообщалось, что некоторые мутантные линии томата, несущие ген *ms10³⁵* мужской стерильности, отзывчивы к индукции андрогенных каллусов (Zamir et al., 1980; Zagorska et al., 1998; Shtereva et al., 1998; Zagorska et al., 2004; Seguí-Simarro, Nuez, 2005, 2007).

Стадия развития микроспор является важным фактором для индукции эмбрио- или каллусогенеза. Однако данные об этом в разных исследованиях противоречивы. В первых исследованиях сообщается об индукции каллуса из пыльников с микроспорами на ранних стадиях мейоза (Greeshoff, Doy, 1972; Zamir et al., 1980; Summers et al., 1992). Позднее в некоторых работах появились данные о том, что критический период совпадает с мейотиче-

ским развитием и тетрадами (Summers et al., 1992; Shtereva et al., 1998). Также есть мнение, что индукция каллусогенеза из пыльников происходит на последней стадии вакуолизованных микроспор (Nguen, Shamina, 1978; Bal, Abak, 2005). Позже J. M. Seguí-Simarro, F. Nuez (2005) в своем исследовании сообщали, что индуцируемая стадия развития микроспор находится между метафазой I и телофазой II.

Предварительная обработка бутонов благоприятно сказывается на индукции эмбрио- и каллусогенеза. У томата проводилась обработка повышенными или пониженными температурами (температурный шок). L. Shtereva et al. (1998) изучали влияние предварительной температурной обработки при 4, 7, 10 и 35°C в течение разного количества дней. В этом же исследовании было проведено облучение гамма-лучами в качестве предварительной обработки в разных дозах 2 Гр, 4 Гр и 8 Гр. Также изучалось влияние комбинированного действия гамма-лучей и температурного шока. В результате комбинированной обработки 4 Гр и 10°C в течение

9 дней индуцирован каллус с высокой способностью к регенерации.

В своем исследовании M. Seguí-Simarro, F. Nuez (2007) проводили предварительную обработку бутонов средой, состоящей из 2 мг/л⁻¹ тиамин хлорида, 5 мг/л⁻¹ никотиновой кислоты, 0,5 мг/л⁻¹ D(+)-биотина, 10 мМ CaCl₂, 100 мг/л⁻¹ колхицина, 5 мг/л⁻¹ AgNO₃ и 0,3 М маннита, pH 5,7. Однако данный способ оказался неэффективным.

В ранних исследованиях использовались три основные питательные среды: DBM I, DBM II и DBM III с различными концентрациями НУК (1-нафталинуксусная кислота) и кинетина (Greeshoff, Doy, 1972). Сейчас наиболее часто используемая питательная среда – МС (Мурасиге – Скуга) с различным содержанием регуляторов роста (Zamir et al., 1980; Zagorska et al., 2004; Seguí-Simarro, Nuez, 2006, 2007; Corral-Martínez et al., 2011; Ahmadi et al., 2015; Kumar et al., 2020).

В таблице представлены результаты исследований методов на основе андрогенеза за последние 20 лет.

Таблица. Сравнительный анализ методов на основе андрогенеза томата
Table. Comparative analysis of androgenesis-based methods for tomato

Тип экспланта / Explant type	Предварительная обработка / Pretreatment	Питательная среда / Nutrient medium	Результат / Result	Источник / Reference
Пыльники, размер бутонов 2,0–3,0 мм	–	Индукционная среда: МС + 20 г/л сахарозы, 7 г/л агар, 1 мг/л 2-ИП и 2 мг/л ⁻¹ ИМК; МС + 20 г/л сахарозы, 7 г/л агар, 0,25 мг/л зеатина + 0,5 мг/л ИУК Среда для укоренения: ½ МС + 2 мг/л ИМК и 0,5 мг/л ⁻¹ ГК	Из 700 регенерированных растений 151 были гаплоидными, 79 были диплоидными, а остальные были миксплоидными с широким диапазоном числа хромосом	Zagorska et al., 2004
Пыльники, размер бутонов 4,0–6,5 мм	–	Индукционная среда: МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 1 мг/л 2-ИП и 2 мг/л ИУК Среда для регенерации: 4,4 г/л МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 0,25 мг/л рибозид-зеатина Среда для укоренения: ½ МС + 2 мг/л ИМК и 0,5 мг/л ГК	Получены три различных типа каллуса. Каллус первого типа – соединительная ткань, отсутствуют гаплоидные клетки. Каллус второго и третьего типа – 7% гаплоидных клеток	Seguí- Simarro, Nuez, 2006
Пыльники, размер бутонов 1,0–9,0 мм	–	Индукционная среда: МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 1 мг/л 2-ИП и 2 мг/л ИУК Среда для регенерации: МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 0,25 мг/л рибозид-зеатина Среда для укоренения: ½ МС + 10 г/л сахарозы	Образование каллуса наблюдалось у шести из восьми протестированных генотипов: 66% каллусов были миксплоидными, 13% – гаплоидными. Получены растения- регенеранты из двух генотипов. 20,4% растений- регенерантов оказались миксплоидными, а гаплоидных – 9,3%	Seguí- Simarro, Nuez, 2007

Таблица. Продолжение
Table. Continued

Тип экспланта / Explant type	Предварительная обработка / Pretreatment	Питательная среда / Nutrient medium	Результат / Result	Источник / Reference
Пыльники, размер бутон 1,0–9,0 мм	Питательная среда: 2 мг/л ⁻¹ тиамин хлорида, 5 мг/л ⁻¹ никотиновой кислоты, 0,5 мг/л ⁻¹ D(+)-биотина, 10 мМ CaCl ₂ , 100 мг/л ⁻¹ колхицина, 5 мг/л ⁻¹ AgNO ₃ и 0,3 М маннита при 7°C в течение 6 дней в темноте	Индукционная среда: NLN + 2,5 г/л фитагеля, 130 г/л сахарозы, 0,5 мг/л БАП и 0,5 мг/л НУК	Реакции не наблюдалось. Через 2 месяца культивирования пыльники отмирили	Seguí- Simarro, Nuez, 2007
Микроспоры, размер бутон 1,0–9,0 мм	–	Индукционная среда: МС + 20 г/л сахарозы, 1 мг/л 2-ИП и 2 мг/л ⁻¹ ИУК	Образования каллуса или эмбрионов не наблюдалось	
	–	Индукционная среда: NLN + 130 г/л сахарозы, 0,5 мг/л БАП и 0,5 мг/л НУК	Появление многоклеточных эмбриоподобных структур у двух из восьми протестированных генотипов	
Пыльники, размер бутон 4,0–5,0 мм	–	Индукционная среда: МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 1 мг/л 2-ИП и 2 мг/л ИУК Среда для регенерации: 4,4 г/л МС + 2,5 г/л фитагеля, 20 г/л сахарозы, 0,25 мг/л рибозид-зеатина Среда для укоренения: 2,2 г/л МС + 2,5 г/л фитагеля и 10 г/л сахарозы	Было получено 965 каллусов от трех генотипов. Из 83 регенерированных растений получено одно гаплоидное	Corral- Martínez et al., 2011
Пыльники на разных стадиях развития микроспор	–	Индукционная среда: МС + 2% сахарозы, 0,25% фитагеля, мг/л 2-ИП, 2 мг/л ИУК Среды для регенерации: МС + 2% сахарозы, 0,25% фитагеля, 0,25 мг/л рибозид-зеатина МС + 2% сахарозы, 0,25% фитагеля, 0,125 мг/л рибозид-зеатина, 0,5 г/л Д-сорбитол и 1% агара Среда для укоренения: МС + 2% сахарозы, 0,25% фитагеля, 0,5 г/л Д-сорбитол, 1% агара, 1 мг/л CuSO ₄ ·5H ₂ O	Гаплоидных растений не получено. 5 из 56 диплоидов и 1 из 27 полиплоидов были частично гомозиготными	Moreno et al., 2012

Таблица. Окончание
Table. The end

Тип экспланта / Explant type	Предварительная обработка / Pretreatment	Питательная среда / Nutrient medium	Результат / Result	Источник / Reference
Пыльники, размер бутонов 2,0–8,0 мм	Холодовой шок при 4°C и 7°C в течение 2, 4, 6, 7, 8, и 9 дней	Индукционные среды: МС + 2 мг/л ИУК, 1 мг/л 2-ИП; МС + 2 мг/л НУК + 1 мг/л кинетин + 2 мг/л 2,4-Д; МС + 2 мг/л НУК + 1 мг/л кинетин; NLN + 0,5 мг/л БАП + 0,5 мг/л НУК; МС + 2,5 мг/л НУК + 0,5 мг/л кинетин Среды для регенерации: МС + 2,0 мг/л БАП + 0,2 мг/л НУК; МС + 0,5 мг/л зеатин; МС + 1,5 мг/л БАП; МС + 1 мг/л ГК + 0,05 мг/л БАП + 0,1 мг/л НУК Среда для укоренения: ½ МС с добавлением 0,1 мг/л ИМК	Индукция каллуса наблюдалась только на среде МС + 2-ИП (1 мг/л), ИУК (2 мг/л). У 8 генотипов из 31 наблюдалась индукция каллуса. Регенерация наблюдалась только на среде МС + зеатин (0,5 мг/л)	Kumar et al., 2020

При разработке технологии получения гаплоидов на основе андрогенеза с использованием культуры пыльников и культуры микроспор так и не было получено успешных и воспроизводимых результатов.

Гиногенез в культуре томата. Альтернативным методом получения гаплоидных растений томата является культура неоплодотворенных семяпочек. Однако таких исследований было крайне мало, и они не дали успешных результатов.

Был проведен ряд работ по получению гаплоидных растений с помощью культуры неоплодотворенных семяпочек. Впервые о возможности культивирования семяпочек томата сообщили в своем исследовании U. Bal, K. Abak (2003b). Развития каллуса не наблюдалось, однако авторы отмечали, что семязачатки оставались живы в течение некоторого времени, а из соматических тканей каллус не развился, вследствие чего авторами был сделан вывод о том, что данный способ является перспективным и многообещающим и необходимы дальнейшие исследования.

В исследовании H. Zhao et al. (2014) сообщалось о получении каллуса из семяпочки. В эксперименте использовали индукционную среду B5 с различными регуляторами роста. После переноса каллуса на среду для регенерации (B5 + ИУК 0,01 мг/л + зеатин 2,0 мг/л) получены растения-регенеранты у одного из двух используемых сортов, однако набор хромосом оказался диплоидным.

Для получения гаплоидов используется метод на основе партеногенеза через опыление облученной пыльцой. Сообщалось о том, что пыльца *Solanum pimpinellifolium* L. сохраняет свою прорастающую способность, что дает возможность получать плоды с несколькими семенами при дозах рентгеновского излучения от 2000 до 7000 Гр (Nishiyama, Tsukuda, 1959). В следующем исследовании I. Nishiyama и S. Tsukuda (1961) рассказывали о применении облучения в дозировках от 100 до 1100 Гр с шагом 100 Гр и γ -излучении пыльцы *S. pimpinellifolium*, в ходе чего обнаружили, что это оказывает одинаковое влияние на прорастание и образование плодов; при этом

способность прорастания пыльцы составляет менее 50% с дозами выше 300 Гр.

В исследовании Г. А. Кирилловой и Е. Н. Богдановой (Kirillova, Bogdanova, 1978) сообщалось о применении облученной рентгеновскими лучами пыльцы в дозировке 500 Гр. В результате только одно растение из 8964 было гаплоидным и имело 12 хромосом.

Представленные исследования показали, что опыление облученной пыльцой малоэффективно, так как используемые дозы не позволяют полностью инактивировать генетический материал микроспор и вызвать гаплоидный партеногенез.

Следующий метод путем партеногенеза базируется на отдаленной гибридизации, а именно: опылении чужеродной пыльцой, которая имеет способность прорасти на рыльце пестика, пылевые трубки способны достигать семяпочки, но при этом оплодотворения не происходит (Shmikova, 2009). Попытки получения гаплоидов этим способом проводились с использованием пыльцы *Solanum sisymbriifolium* Lam., но положительный результат так и не был получен (Bal, Abak, 2003a).

Возможность получения гаплоидов *in vivo* с использованием CRISPR/Cas9 у томата недостаточно изучена, но имеет большой потенциал. В своем исследовании Y. Zhong et al. (2022) предлагают использовать мутанты *sldmp* для увеличения уровня гаплоидной индукции с 0,5% до 3,7% и идентифицировать гаплоидные эмбрионы с помощью маркера FAST-Red.

Немногочисленные исследования методов на основе гиногенеза у томата показали, что данная технология малоизучена, так что необходима дальнейшая работа по разработке и совершенствованию протоколов получения гаплоидов у данной культуры.

Заключение

Несмотря на экономическую значимость, на накопленные знания в области генетики, биохимии и физиологии томата, для данной культуры все еще нет эффективных протоколов получения гаплоидов. По-прежнему

необходимо определить инкубационные условия, физико-химические условия среды, влияние генотипа культуры *in vitro*, физиологическое состояние донорного растения и стадии развития микроспор, которые влияют на воспроизводимость протоколов.

Культура пыльников для получения гаплоидных растений томата не дала успешных результатов, а исследований культуры микроспор было проведено недостаточно, поэтому трудно дать оценку эффективности данного способа. Методы на основе гиногенеза недостаточно изучены, однако культура неоплодотворенных семяпочек может стать успешным способом получения гаплоидов томата при дальнейшей разработке успешных протоколов.

References / Литература

- Abewoy Fentik D. Review on genetics and breeding of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). *Advances in Crop Science and Technology*. 2017;5(5):306. DOI: 10.4172/2329-8863.1000306
- Ahmadi B., Shariatpanahi M.E., Asghari-Zakaria R., Zare N., Azadi P. Efficient microspore embryogenesis induction in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) using shed microspore culture. *Journal of Pure and Applied Microbiology*. 2015;9:21-29. DOI: 10.13140/RG.2.1.3265.8805
- Ali A., Muzaffar A., Awan M.F., ud Din S., Nasir I.A., Husnain T. Genetically modified foods: engineered tomato with extra advantages. *Advancements in Life Sciences*. 2014;1(3):139-152.
- Avdeev Yu.I. Tomato breeding (Seleksiya tomatov). Kishinev: Știința; 1982. [in Russian] (Авдеев Ю.И. Селекция томатов. Кишинев: Штиинца; 1982).
- Bal U., Abak K. Attempts of haploidy induction in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) via gynogenesis I: Pollination with *Solanum sisymbriifolium* Lam. pollen. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 2003a;6(3):745-749. DOI: 10.3923/pjbs.2003.745.749
- Bal U., Abak K. Attempts of haploidy induction in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) via gynogenesis II: *In vitro* non-fertilized ovary culture. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 2003b;6(8):750-755. DOI: 10.3923/pjbs.2003.750.755
- Bal U., Abak K. Haploidy in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.): a critical review. *Euphytica*. 2007;158(1):1-9. DOI: 10.1007/s10681-007-9427-1
- Bal U., Abak K. Induction of symmetrical nucleus division and multicellular structures from the isolated microspore of *Lycopersicon esculentum* Mill. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. 2005;19(1):35-42. DOI: 10.1080/13102818.2005.10817151
- Bhatia P., Ashwath N., Senaratna T., Midmore D. Tissue culture studies of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2004;78(1):1-21. DOI: 10.1023/B:TICU.0000020430.08558.6e
- Corral-Martínez P., Nuez F., Seguí-Simarro J.M. Genetic, quantitative and microscopic evidence for fusion of haploid nuclei and growth of somatic calli in cultured ms10³⁵ tomato anthers. *Euphytica*. 2011;178(2):215-228. DOI: 10.1007/s10681-010-0303-z
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and agriculture data. Rome: FAO; 2021. Available from: <http://www.fao.org/faostat/en/#data> [accessed Jan. 29, 2023].
- Foolad M.R. High lycopene content tomato plants and markers for use in breeding for same. USA; patent number: US20090241209A1; 2013.
- Gerszberg A., Hnatuszko-Konka K., Kowalczyk T., Kononowicz A.K. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in the service of biotechnology. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2015;120(3):881-902. DOI: 10.1007/s11240-014-0664-4
- Greeshoff P.M., Doy C.H. Development and differentiation of haploid *Lycopersicon esculentum* (tomato). *Planta*. 1972;107(2):161-170. DOI: 10.1007/BF00387721
- Iqbal R.K., Saeed K., Khan A., Noreen I., Bashir R. Tomato (*Lycopersicon esculentum*) fruit improvement through breeding. *Scholar Journal of Applied Sciences and Research*. 2019;2(7):21-25.
- Julião S.A., Carvalho C.R., da Silva T.C.R., Koehler A.D. Multiploidy occurrence in tomato calli from another culture. *African Journal of Biotechnology*. 2015;14(40):2846-2855. DOI: 10.5897/AJB2015.14525
- Kirillova G.A., Bogdanova E.V. Comparative study of the long-existing haploid form of tomato and homozygous derived from it. *Russian Journal of Genetics*. 1978;14(8):1030-1037. [in Russian] (Кириллова Г.А., Богданова Е.Н. Сравнительное изучение длительно существующей гаплоидной формы томата и гомозиготной полученной из нее. *Генетика*. 1978;14(8):1030-1037).
- Kumar S., Jindal S.K., Sarao N.K., Dhaliwal M.S. Callus induction and plant regeneration of tomato through another culture. *Vegetable Science*. 2020;47(1):23-27.
- Kurina A.B., Solovieva A.E., Khrapalova I.A., Artemyeva A.M. Biochemical composition of tomato fruits of various colors. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(5):514-527. DOI: 10.18699/VJ21.058
- Lin T., Zhu G., Zhang J., Xu X., Yu Q., Zheng Z. et al. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nature Genetics*. 2014;46(11):1220-1226. DOI: 10.1038/ng.3117
- Marin-Montes I.M., Rodríguez-Pérez J.E., Robledo-Paz A., de la Cruz-Torres E., Peña-Lomelí A., Sahagún-Castellanos J. Haploid induction in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) via gynogenesis. *Plants*. 2022;11(12):1595. DOI: 10.3390/plants11121595
- Moreno A., Claveria E., Pujol M., Dolcet-Sanjuan R. Development of a methodology for the production of doubled haploid lines in *Solanum lycopersicum* L. *Acta Horticulturae*. 2012;935:95-100. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.935.13
- Musa U.H., Isa H., Dasikwo S.Y., Kabido A.I., Abdullahi M.H. Cytological characterization of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) germplasm. *Journal of Agripreneurship and Sustainable Development*. 2023;6(1):106-112. DOI: 10.59331/jasd.v6i1.398
- Nguyen T.D., Shamina Z.B. Culture of isolated tomato anthers. *Russian Journal of Plant Physiology*. 1978;25(1):155-160. [in Russian] (Нгуен Т.Д., Шамина З.Б. Культура изолированных пыльников томата. *Физиология растений*. 1978;25(1):155-160).
- Niazian M., Shariatpanahi M.E., Abdipour M., Oroojloo M. Modeling callus induction and regeneration in an anther culture of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) using image processing and artificial neural network method. *Protoplasma*. 2019;256(5):1317-1332. DOI: 10.1007/s00709-019-01379-x
- Nishiyama I., Tsukuda S. Effects of X- and gamma-irradiations on pollen fertility of *Lycopersicon pimpinellifolium*. *The Japanese Journal of Genetics*. 1961;36:423-427. DOI: 10.1266/jjg.36.423
- Nishiyama I., Tsukuda S. Radiobiological studies in plants I. Effects of X-rays upon pollen germination and fertility. *The Japanese Journal of Genetics*. 1959;34(11):363-370. DOI: 10.1266/jjg.34.363

- Prigge V., Xu X., Li L., Babu R., Chen S., Atlin G.N. et al. New insights into the genetics of *in vivo* induction of maternal haploids, the backbone of doubled haploid technology in maize. *Genetics*. 2011;190(2):781-793. DOI: 10.1534/genetics.111.133066
- Rick C.M., Butler L. Cytogenetics of the tomato. *Advances in Genetics*. 1956;8:267-382. DOI: 10.1016/S0065-2660(08)60504-0
- Seguí-Simarro J.M. Androgenesis in Solanaceae. *Methods in Molecular Biology*. 2016;1359:209-244. DOI: 10.1007/978-1-4939-3061-6_9
- Seguí-Simarro J.M. Androgenesis revisited. *The Botanical Review*. 2010;76(3):377-404. DOI: 10.1007/s12229-010-9056-6
- Seguí-Simarro J.M., Nuez F. Androgenesis induction from tomato anther cultures: callus characterization. *Acta Horticulturae*. 2006;725:855-861. DOI: 10.17660/ActaHortic.2006.725.118
- Seguí-Simarro J.M., Nuez F. Embryogenesis induction, callogenesis, and plant regeneration by *in vitro* culture of tomato isolated microspores and whole anthers. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(5):1119-1132. DOI: 10.1093/jxb/erl271
- Seguí-Simarro J.M., Nuez F. Meiotic metaphase I to telophase II as the most responsive stage during microspore development for callus induction in tomato (*Solanum lycopersicum*) anther cultures. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2005;27(4):675-685. DOI:10.1007/s11738-005-0071-x
- Sharp W.R., Dougall D.K., Paddock E.F. Haploid plantlets and callus from immature pollen grains of *Nicotiana* and *Lycopersicon*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1971;98(4):219-222. DOI: 10.2307/2483689
- Shmikhova N.A. Haploidy in tomato. *Vegetable Crops of Russia*. 2009;1(3):12-15. [in Russian] (Шмыкова Н.А. Гаплоидия у томата. *Овощи России*. 2009;1(3):12-15).
- Shtereva L., Zagorska N., Dimitrov B., Kruleva M.M., Oanh H.K. Induced androgenesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). II. Factors affecting induction of androgenesis. *Plant Cell Reports*. 1998;18(3-4):312-317. DOI: 10.1007/s002990050578
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023). URL: <https://gossortrf.ru/publication/reestry.php> [дата обращения: 10.11.2023].
- Summers W.L., Jaramillo J., Bailey T. Microspore developmental stage and anther length influence the induction of tomato anther callus. *HortScience*. 1992;27(7):838-840. DOI: 10.21273/HORTSCI.27.7.838
- Thomas B.R., Pratt D. Efficient hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum* via embryo callus. *Theoretical and Applied Genetics*. 1981;59(4):215-219. DOI: 10.1007/BF00265495
- Van den Bulk R.W., Löffler H.J., Lindhout W.H., Koornneef M. Somaclonal variation in tomato: effect of explant source and a comparison with chemical mutagenesis. *Theoretical and Applied Genetics*. 1990;80(6):817-825. DOI: 10.1007/BF00224199
- Wijbrandi J., Posthuma A., Kok J.M., Rijken R., Vos J.G.M., Koornneef M. Asymmetric somatic hybrids between *Lycopersicon esculentum* and irradiated *Lycopersicon peruvianum*: 1. Cytogenetics and morphology. *Theoretical and Applied Genetics*. 1990;80(3):305-312. DOI: 10.1007/BF00210064
- Yan G., Liu H., Lu Z., Wang Y., Mullan D. et al. Accelerated generation of selfed pure line plants for gene identification and crop breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1786. DOI: 10.3389/fpls.2017.01786
- Yershova V.L. Cultivation of tomatoes in the opened field (Vozdelyvaniye tomato v otkrytom grunte). Kishinev: Ştiinţa; 1978. [in Russian] (Ершова В.Л. Возделывание томатов в открытом грунте. Кишинев: Штиинца; 1978).
- Zagorska N. A., Shtereva L.A., Dimitrov B.D., Kruleva M.M. Induced androgenesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) I. Influence of genotype on androgenetic ability. *Plant Cell Reports*. 1998;17(12):968-973. DOI: 10.1007/s002990050519
- Zagorska N.A., Shtereva L.A., Kruleva M.M., Sotirova V.G., Baralieva D.L., Dimotrov B.D. Induced androgenesis in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). III. Characterization of the regenerants. *Plant Cell Reports*. 2004;22(7):449-456. DOI: 10.1007/s00299-003-0720-8
- Zamir D., Jones R.A., Kedar N. Anther culture of male sterile tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) mutants. *Plant Science Letters*. 1980;17(3):353-361. DOI: 10.1016/0304-4211(80)90168-6
- Zhao H., Wang X.X., Du Y.C., Zhu D.W., Guo Y.M., Gao J.C. et al. Haploid induction via *in vitro* gynogenesis in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Integrative Agriculture*. 2014;13(10):2122-2131. DOI: 10.1016/S2095-3119(13)60672-3
- Zhong Y., Chen B., Wang D., Zhu X., Li M., Zhang J. et al. *In vivo* maternal haploid induction in tomato. *Plant Biotechnology Journal*. 2022;20(2):250-252. DOI: 10.1111/pbi.13755
- Zorzoli R., Pratta G.R., Rodríguez G.R., Picardi L.A. Advances in biotechnology: Tomato as a plant model system. *Functional Plant Science and Biotechnology*. 2007;1(1):146-159.

Информация об авторах

Алиса Андреевна Шергина, аспирант, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.shergina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0008-9964-0265>

Анастасия Борисовна Курина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, nastya_n11@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3197-4751>

Information about the authors

Alisa A. Shergina, Postgraduate Student, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.shergina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0008-9964-0265>

Anastasia B. Kurina, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, nastya_n11@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3197-4751>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 05.09.2023; одобрена после рецензирования 05.12.2023; принята к публикации 04.03.2024.
The article was submitted on 05.09.2023; approved after reviewing on 05.12.2023; accepted for publication on 04.03.2024.