

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

УДК 575.222.78+575.832:635.64(582.951.4)

© М. Н. Шаптуренко<sup>1</sup>,  
Л. А. Тарутина<sup>1</sup>,  
Л. А. Мишин<sup>2</sup>,  
С. В. Кубрак<sup>1</sup>,  
А. В. Кильчевский<sup>1</sup>,  
Л. В. Хотылева<sup>1</sup>

## ПЕРСПЕКТИВЫ ПРЕДСКАЗАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА F<sub>1</sub> ТОМАТА (*SOLANUM LYCOPERSICUM* L.) НА ОСНОВЕ ОЦЕНКИ SSR ПОЛИМОРФИЗМА

### ВВЕДЕНИЕ

<sup>1</sup>Институт генетики и цитологии  
НАНБ, г. Минск;

<sup>2</sup>Институт овощеводства,  
п. Самохваловичи

✿ Изучены перспективы использования SSR-маркеров для предсказания генетического потенциала F<sub>1</sub> томата. Показано, что оценка SSR-полиморфизма может быть полезна, однако имеет ограничения, так как только часть гетерозиготного преимущества F<sub>1</sub> может быть объяснена уровнем генетической дивергенции (GD) их родителей. Для понимания генетических основ гетерозиса и его эффективного практического использования необходимо детализировать оценку GD для выбора «положительных» маркеров, т. е. обеспечивающих выявление той части гетерогенности, которая связана с экспрессией гетерозиса в F<sub>1</sub>.

✿ **Ключевые слова:** томат (*Solanum lycopersicum* L.); генетическая дивергенция; гетерозис; комбинационная способность; SSR-маркеры.

Гетерозис, или гибридная мощь, является одним из наиболее значимых феноменов генетики. Терминологически, это превосходство гибрида F<sub>1</sub> над родителями в плодovitости, биомассе, адаптивной способности и др. К настоящему времени в сельскохозяйственном производстве преимущественно используются гибриды F<sub>1</sub>, что обеспечивает получение выровненной высокоурожайной и качественной продукции. Тем не менее генетические механизмы, объясняющие гибридную мощь окончательно не ясны.

Эффект гетерозиса может быть обусловлен подавляющим действием доминантных генов в отношении вредных рецессивов (доминированием) (Davenport, 1908; Jones, 1917), неаллельными взаимодействиями между несцепленными локусами (эпистазом) (Goodnight, 1999; Stuber, 1999) или гетерозиготным преимуществом (сверхдоминированием) (East, Hayes 1912; Shull, 1911). Все перечисленные механизмы не являются взаимоисключающими, скорее это взаимодополняющие фрагменты общей теории (Турбин, 1961; Goff, Zhang, 2013). Сложность вычленения основополагающих причин этого явления имеет вполне обоснованное объяснение. Гетерозис связан с гетерозиготностью и выражает совокупный эффект действия многих динамически изменяющихся во времени факторов на различных уровнях, который приводит к формированию гетеротического ответа в F<sub>1</sub>. Хотя весьма вероятно, что для конкретных признаков различных организмов преимущественное значение имеют определенные генетические механизмы, тем не менее даже для одних и тех же признаков одного организма были экспериментально обоснованы различные генетические модели гетеротического ответа F<sub>1</sub> (Semel et al., 2006).

Теоретически вероятность получения гетерозиса в F<sub>1</sub> увеличится, если в скрещиваниях используются генетически отдаленные формы, так как число сегрегирующих локусов оптимизируется. Основываясь на этом допущении, предприняты попытки поиска прогностического критерия отбора, который мог бы обеспечить применение полученной о геноме информации в селекционном процессе. Наиболее распространенным является использование молекулярного маркирования для установления генетических расстояний GD (Genetic Distance) между компонентами гибридизации (т. е. родительскими линиями) и изучения связи GD с величиной гетерозиса в F<sub>1</sub>. В результате таких исследований были предложены некоторые методические подходы для предсказания гетерозисного преимущества F<sub>1</sub> и создания гетеротических групп (Frisch et al., 2010; Gärtner et al., 2009; Schrag et al., 2010). Однако полученные результаты оказались разноречивыми (Lee et al., 2007). С одной стороны, на точность предсказания может влиять генетическая структура экспериментального материала и тип маркерной системы (Riedelsheimer et al., 2012; Saatchi et al., 2011), с другой стороны, важным фактором искажения оценки являются взаимодействия генотип—среда (Burgueño et al., 2012).

Поступила в редакцию 26.05.2014  
Принята к публикации 11.07.2014

Cho Y.-I. et al. (2004) показали, что прогностическая модель может быть улучшена за счет селективного комбинирования аллелей. Авторы предложили стратегию создания ключевых маркеров, основанную на отборе «позитивных», «нейтральных» и «негативных» для гетерозисной селекции аллелей. Многообещающими оказались выводы Crossa et al. (2010), основанные на результатах обширных исследований кукурузы и пшеницы, которые свидетельствуют о том, что модели использующие информацию DAT (Diversity Array Technology) и SNP (single-nucleotide polymorphisms) имеют высокую прогностическую ценность.

В настоящем исследовании выполнена оценка эффективности использования SSR маркеров для предсказания генетического потенциала  $F_1$  томата. Диплоид *Solanum lycopersicum* L. ( $2n = 24$ ) характеризуется низким уровнем инбридинговой депрессии, но при гибридизации способен давать потомство  $F_1$  с высоким уровнем гетерозиса, что делает его удобной системой для изучения генетических основ этого феномена.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проводили изучение 10 линий томата различного эколого-географического происхождения, отличающихся по морфологическим признакам, элементам продуктивности, скороспелости, устойчивости к заболеваниям. Гибридизацию выполняли вручную в фазе желто-зеленого бутона по схеме топкросса  $4 \times 6$ . Полученные 24 комбинации  $F_1$  испытывали в остекленных необогреваемых теплицах Института генетики и цитологии НАН Беларуси в весенне-летнем обороте 2011–12 гг. в 4-кратной повторности в рандомизированных блоках с площадью питания  $60 \times 40$  см<sup>2</sup>. В период вегетации учитывали основные количественные признаки, которые характеризуют общую продуктивность: масса плодов с растения (МПП), количество плодов с растения (КПП), средняя масса плода (МсрП).

Анализ комбинационной способности родительских линий выполнен согласно Comstock, Robinson (1948). Относительный гипотетический гетерозис (ГГ) рассчитывали как превышение значения признака  $F_1$  над средним значением обеих родительских линий, истинный (ИГ) — как превышение  $F_1$  над лучшим родителем. Если показатель гибрида  $F_1$  оказывался хуже худшего родителя, гетерозис считали как отклонение гибрида от худшего родителя. В этом случае величина истинного гетерозиса была отрицательной (Мазер, Джинкс, 1985).

При проведении молекулярно-генетических исследований ДНК выделяли из листьев семян в 3-кратной повторности при помощи DNA Purification Kit (K0512) производства Fermentas. Для анализа аллельного состава микросателлитных (SSR — Simple Sequence Repeats) локусов использовали информативные праймеры (Geethanjali et al., 2010, 2011; Kabelka et al., 2004; Mazzucato et al., 2008; Ruiz et al., 2005). Разделение

флуоресцентно-меченых SSR-фрагментов выполняли на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems Genetic Analyzer 3500 (США) в трис-боратном буфере. Полученные данные анализировали с помощью пакета прикладных программ GeneMapper Software Version 4.1.

Анализ ДНК полиморфизма включал составление бинарных матриц, в которых отмечали присутствие (1) или отсутствие (0) фрагментов с одинаковой молекулярной массой. Генетические дистанции (GD) рассчитывали по Nei, Li (1979). Кластеризацию экспериментального материала осуществляли методом UPGMA с использованием программного пакета Treeconw (vers. 1.3b).

Оценка связи генетической дивергенции родительских форм с эффектом гетерозиса  $F_1$  и константой специфической комбинационной способности осуществлена на основе подсчета парных корреляций.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ аллельного состава SSR-локусов томата

Значительная часть ядерной ДНК состоит из tandemно повторяющихся последовательностей. В семействах таких повторов особое место занимают микросателлиты (SSR), которые характеризуются мультиаллельностью и кодоминантным наследованием. Часть SSR-локусов находится в тесном сцеплении с адаптивно значимыми генами (Gupta, Varshney, 2000; Varshney et al., 2005). Все это делает микросателлиты удобными маркерами для генетики и селекции растений.

При исследовании аллельного состава SSR-локусов томата использовали 11 пар микросателлитных маркеров, локализованных на II, V, VI, X и XII хромосомах (табл. 1). Уровень выявленного полиморфизма составил 96,2%. В целом у 10 изученных линий рассмотрено 52 аллеля. Число аллелей на маркер варьировало от 3 до 9. Наиболее информативными оказались мультиаллельные маркеры SLM6-5 (PIC = 0,85) и SLM12-12 (PIC = 0,81). В общем уровень индекса информативности достигал значений 0,28–0,85, что свидетельствует об эффективности использования данного набора маркеров для генетической дифференциации и типирования томата.

Величина генетических дистанций, рассчитанных на основе бинарных SSR матриц при помощи коэффициента Nei-Li (GD), варьировала от 13,3 до 80,6. В результате иерархической дифференциации линии распределились в пределах двух кластеров (рис. 1). Кластер I с величиной дистанций 14,2–72,4 образовали линии: L7264, L7827, L7614, L8720, L8477, L8165, L8655. Второй кластер с диапазоном GD 13,3–56,2 составили L8397, L8129 и L8705.

### Генетический анализ линий и гибридов $F_1$ томата

Дисперсионный анализ показал, что между гибридами существуют достоверные генотипические разли-

Таблица 1

Характеристика использованных SSR-маркеров

№	Маркер	Хромосомная локализация	Мотив	Размер (п. н.)	Число аллелей	Индекс информативности (PIC)
1	SLM6-5	VI	(AT) <sub>30</sub>	133–193	9	0,85
2	SLM6-14	VI	(AT) <sub>31</sub>	156–266	5	0,68
3	SLM6-15	VI	(TA) <sub>24</sub>	232–243	4	0,55
4	SLM6-18	VI	(AC) <sub>10</sub> (AT) <sub>8</sub>	136–145	3	0,39
5	SLM12-10	XII	(AT) <sub>21</sub>	110–243	4	0,60
6	SLM12-12	XII	(TTA) <sub>26</sub>	131–219	7	0,81
7	SLM12-16	XII	(AT) <sub>22</sub>	213–236	5	0,65
8	SLM12-31	XII	(AT) <sub>27</sub>	169–187	5	0,76
9	LEMDDN	V	(TA) <sub>9</sub>	214–230	3	0,62
10	LELE25	X	(TA) <sub>13-1</sub>	224–228	3	0,28
11	SSR96	II	(AT) <sub>12</sub>	204–222	4	0,70

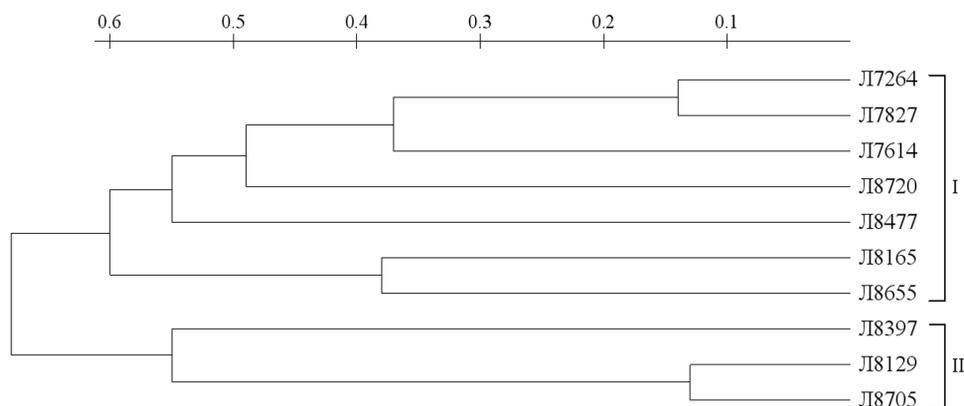


Рис. 1. Иерархическая кластеризация линий томата, выполненная на основе оценки аллельного состава SSR- локусов

чия по всем проанализированным признакам, которые обусловлены комбинационной ценностью родительских линий.

Сравнение оценок дисперсий СКС и ОКС (объединенной по матерям и тестерам) указывает на преобладание аддитивного действия генов в наследовании признака

количество плодов с растения ( $\sigma^2_{\text{гса}} > \sigma^2_{\text{ска}}$ ) и эффективность отбора по нему. Для массы плодов с растения и средней массы плода отмечено преимущество неаддитивного действия генов ( $\sigma^2_{\text{гса}} < \sigma^2_{\text{ска}}$ ) (табл. 2).

По всем анализируемым признакам вклад отцовских форм в дисперсию ОКС выше, чем материнских

Таблица 2

Оценки комбинационной способности и наследуемости основных компонентов продуктивности линий томата

Причина вариации	Степень свободы (df)	Средний квадрат (MS)		
		МПП, кг	КПП, шт	МсрП, г
Общая	95			
Повторности	3	0,77**	119,8*	51,7**
Гибриды	23	3,85**	537,1**	273,6**
ОКС <sub>♀</sub>	3	5,42**	1890,2**	245,7*
ОКС <sub>♂</sub>	5	11,07**	813,1**	924,3**
СКС	15	1,13**	174,5**	62,4**
Наследуемость $h^2$		0,63	0,65	0,61
$h^2_{\text{♀}}$		0,24	0,53	0,32
$h^2_{\text{♂}}$		0,76	0,67	0,79

\* — P<0,05, \*\* — P<0,01; МПП — масса плодов с растения, КПП — количество плодов с растения, МсрП — средняя масса плода

Таблица 3

Средние значения компонентов продуктивности ( $x_i$ ) в общем сборе, эффекты ОКС ( $g_i$ ) и варианты СКС ( $\sigma_{si}^2$ ) материнских линий ( $\text{♀}$ ) и тестеров ( $\text{♂}$ )

Линия	МПР, кг			КПР, шт			МсрП, г			
	$x_i$	$g_i$	$\sigma_{si}^2$	$x_i$	$g_i$	$\sigma_{si}^2$	$x_i$	$g_i$	$\sigma_{si}^2$	
♀	Л8477	2,67	0,18	0	41,7	-0,10	27,1	70,7	4,64	11,0
	Л8397	3,49	0,54	0,20	62,3	11,65	26,9	61,6	-1,35	21,2
	Л8705	1,31	-0,58	0,13	25,0	-9,90	49,8	56,2	-0,65	0,6
	Л8655	2,33	-0,14	0,38	43,7	-1,65	28,2	56,5	-2,64	9,9
	Ошибка ( $g_i - g_j$ )	0,25			4,2			2,92		
♂	Л8165	1,59	-0,32	0,32	40,3	-1,77	44,9	41,0	-3,53	19,5
	Л8720	1,68	-0,33	0	40,0	-1,90	8,5	45,3	-3,53	3,3
	Л8129	4,35	1,68	0,67	60,3	13,85	90,2	80,6	15,49	11,3
	Л7264	1,58	-0,55	0,12	47,3	-7,08	19,8	37,5	-3,23	17,1
	Л7827	1,02	-0,25	0,16	32,3	-2,02	17,7	35,9	-2,59	10,5
	Л7614	1,43	-0,23	0,03	35,3	-1,08	4,0	43,3	-2,60	0,2
Ошибка ( $g_i - g_j$ )	0,19			3,2			2,23			
$r(x_i, g_i)$		0,93 ± 0,13			0,85 ± 0,19			0,85 ± 0,19		

МПР — масса плодов с растения, КПР — количество плодов с растения, МсрП — средняя масса плода

( $\sigma_{gsa\text{♀}}^2 < \sigma_{gsa\text{♂}}^2$ ), следовательно, большинство взаимодействующих аллелей, определяющих развитие признаков у гибридов, привносятся отцовскими формами.

При анализе наследуемости в узком смысле ( $h^2$ ) выявлено, что удельный вес вариации, обусловленной наследственными различиями, выше, чем вариации, вызванной влиянием условий среды, что подтверждает высокую эффективность отбора по признакам масса и количество плодов с растения (таб. 2). По соотношению коэффициентов наследуемости у материнских и отцовских линий также можно заключить, что вклад отцовских форм в аддитивную изменчивость выше, чем материнских ( $h_{\text{♂}}^2 > h_{\text{♀}}^2$ ).

При оценке эффектов ОКС ( $g_i$ ) и варианты СКС ( $\sigma_{si}^2$ ) выявлены значительные различия между линиями по всем компонентам урожайности (табл. 3). Высокие значения  $g_i$  по массе и количеству плодов имели Л8655 и Л8165, что определяет их высокую ценность при получении высокоурожайных гибридов  $F_1$ . По средней массе плода выделилась Л8477, которая при высокой ОКС имела сравнительно высокую вариансу СКС ( $\sigma_{si}^2 = 11,0$ ) и, следовательно, имеет хорошие перспективы при получении крупноплодных гибридов  $F_1$ . Линия Л7614 имеет относительно высокие значения  $\sigma_{si}^2$  по всем компонентам продуктивности. Это свидетельствует о том, что в отдельных гибридных комбинациях, полученных с участием Л7614, могут наблюдаться значимые отклонения от ожидаемой величины, полученной на основе оценки эффектов ОКС самой линии.

Корреляционный анализ показал, что между  $g_i$  и  $x_i$  родительских линий существует тесная связь ( $r = 0,85 - 0,93$ ). Следовательно, по выражению призна-

ков продуктивности линий с высокой вероятностью можно судить об их ОКС, что значительно упрощает отбор компонентов скрещивания.

При анализе  $F_1$  томата по основным компонентам продуктивности выявлены достоверные различия по степени проявления гетерозиса. Наиболее часто гетерозис проявлялся по массе и количеству плодов с растения. Так, гипотетический гетерозис по массе плодов с растения был отмечен у 11 гибридов из 24, причем 10 гибридов достоверно превосходили среднюю обоих родителей и только один показал отрицательный гетерозис (табл. 4). Аналогичные результаты получены по признаку количество плодов с растения. Здесь гипотетический гетерозис выявлен в 9 гибридных комбинациях.

Значимое превосходство над лучшим родителем (истинный гетерозис) отмечено у трех гибридов по массе плодов с растения и только у одного по количеству плодов растения. По средней массе плода гибриды преимущественно имели промежуточное наследование (табл. 4).

*Связь уровня генетических дистанций (GD) с эффектом гетерозиса и константой специфической комбинационной способности*

Основываясь на данных проведенного анализа, которые позволили установить иерархические связи между экспериментальными формами, оценить комбинационную ценность линий и эффект гетерозиса у гибридов  $F_1$ , мы исследовали перспективы использования SSR-маркеров для предсказания генетического потенциала томата при его селекции на гетерозис.

Таблица 4

**Генетические дистанции, эффект гетерозиса F<sub>1</sub> и константы специфической комбинационной способности томата по некоторым компонентам продуктивности**

Гибрид (♀ × ♂)	GD	Средняя (x)			Гипотетический гетерозис, %			Истинный гетерозис, %			Константа СКС (s <sub>ij</sub> )		
		МсрП, г	МПР, кг	КПР, шт.	МсрПл	МПР	КПР	МсрПл	МПР	КПР	МсрПл	МПР	КПР
Л8477 × Л7614	55,5	57,6	2,77	48	3,2	30,0*	17,1*	—	3,7	15,1	1,67	0,21	1,7
Л8477 × Л7827	57,1	59,4	2,63	44,3	2,4	21,2	8,3	—	—	6,2	3,49	0,09	—1,9
Л8477 × Л8165	58,6	72,1	4,4	56,3	—4,6	15,1	10,4*	—	—	—	—2,93	—0,52	—5,6
Л8477 × Л8129	73,3	54,3	2,37	43,5	0,4	11,8	—2,2	—	—	—	—1,93	0,04	2,5
Л8477 × Л7264	57,1	58,8	2,86	48,8	10,3	55,4**	31,9*	—	7,1	17	1,9	0,24	2,7
Л8477 × Л8720	51,7	54,7	2,6	47,5	—4	26,8*	23,4*	—	—	13,9	—2,19	—0,05	0,5
Л8655 × Л7827	50	47,9	3,04	63,3	—10,3	17,8	23,6*	—	—	1,6	—2,05	0,14	5,4
Л8655 × Л8165	37,9	66	4,61	69,5	—7,2	17,6	13,4*	—	6,0	11,6	—2,99	—0,31	—4,1
Л8655 × Л8129	60	56,3	2,89	51	13,7*	14,25	—6,9	—	—	—	6	0,2	—1,7
Л8655 × Л7264	50	55,1	3,46	63	13,1*	53,8**	33,2*	—	—	1,1	4,16	0,48	5,2
Л8655 × Л8720	51,7	52,8	3,3	62,5	0,8	34,1*	28,1*	—	—	0,3	1,9	0,29	3,8
Л8397 × Л7614	79,3	53	2,38	45	9,1	64,1**	38,0*	—	49,7*	11,7	2,36	0,59	8,5
Л8397 × Л7827	66,6	49,4	1,64	33,3	—2,6	10,1	2,5	—	—	—	—1,27	—0,15	—3,1
Л8397 × Л8165	67,7	70,8	3,4	47,3	3,5	20,1	11	—	—	—	1,11	—0,4	—4,9
Л8397 × Л8129	56,2	51,3	1,88	36,5	9,6	30,5	0,8	—	19,0	—	0,33	0,3	5,3
Л8397 × Л7264	53,3	48,9	1,52	31	6,3	31*	8	—	16,0	—	—2,73	—0,35	—5,2
Л8397 × Л8720	67,7	51,8	1,89	36,5	4,2	38*	20,9*	—	32,2*	3,4	0,2	0,0	—0,7
Л8705 × Л7614	70,3	51,7	2,23	43	6,2	13,8	2,4	—	—	—	2,99	0,0	—1,7
Л8705 × Л7827	64,2	48,5	2,15	44,3	—4,7	7,5	6	—	—	1,4	—0,16	—0,08	—0,3
Л8705 × Л8165	79,3	72,5	5,48	75	5,8	64,1**	44,2*	—	26,0*	24,4*	4,82	1,24	14,6
Л8705 × Л8129	13,3	44,6	1,47	33,3	—5,1	—24,6*	—26,8*	—	—7,0	—23,8*	—4,41	—0,54	—6,2
Л8705 × Л7264	50	46,3	1,94	41,8	0,2	16,2	10,0*	—	—	—	—3,33	—0,37	—2,7
Л8705 × Л8720	72,4	49,7	2,08	41,8	—0,4	10,6	5,8	—	—	—	0,09	—0,25	—3,7
Ошибка средней		2,0	0,17	2,9									

— — промежуточное наследование; \* — значимо при P < 0,05; \*\* — значимо при P < 0,01; МсрП — средняя масса плода, МПР — масса плодов с растения; КПР — количество плодов с растения

Проведенные исследования показали, что уровень генетической разнородности томата (GD), оцененный на основе анализа аллельного состава SSR-локусов, достоверно ассоциирован с истинным (r = 0,46) и гипотетическим (r = 0,48) гетерозисом топкроссных гибридов F<sub>1</sub> по признаку масса плодов с растения (рис. 2). Позитивный вклад GD в реализацию гетерозиса отмечен также для признаков количество плодов с растения (r<sub>ГГ</sub> = 0,4; r<sub>ГП</sub> = 0,49) и средняя масса плода (r<sub>ГГ</sub> = 0,35).

Следует отметить, что наибольшие значения истинного и гипотетического гетерозиса по продуктивности растения получены в F<sub>1</sub> от комбинаций наиболее дивергентных родителей Л8397 × Л7614 и Л8397 × Л7614 (GD = 79,3). Самые низкие негативные значения гетерозиса отмечены в потомстве наименее дивергентных линий Л8705 и Л8129 (SSR GD = 13,3) (табл. 4). Несмотря на то что в нашем эксперименте крайние значения

величины гетерозиса в F<sub>1</sub> соответствуют комбинациям с максимальными и минимальными GD, основная группа представляет значительный разброс значений, вследствие чего выявленные корреляции характеризуются низким прогностическим потенциалом.

Поскольку при формировании гетерозиса по отдельным признакам у гибридов F<sub>1</sub> вклад СКС родительских линий был более важен, чем ОКС, нами была предпринята попытка найти связь между GD, оцененными с использованием молекулярных маркеров, и константами СКС (рис. 3).

При подсчете корреляций позитивные ассоциации установлены для GD и s<sub>ij</sub> по массе и числу плодов с растения (рис. 3). Вероятно, часть использованных маркеров может находиться в сцеплении с локусами с неаддитивным действием аллелей (доминирование, сверхдоминирование, эпистаз), которые при взаимодействии оказывают влияние на формирование гетеротического ответа в F<sub>1</sub>.

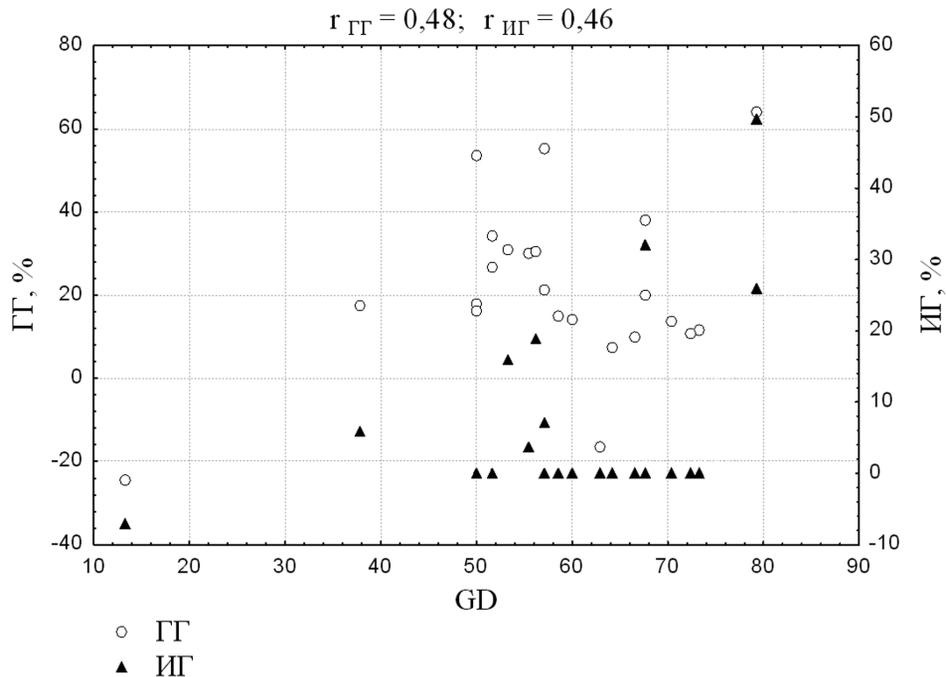


Рис. 2. Распределение вариантов в корреляционной решетке при анализе связи генетической дивергенции (GD) с эффектом гипотетического (ГГ) и истинного (ИГ) гетерозиса в  $F_1$  томата по признаку масса плодов с растения

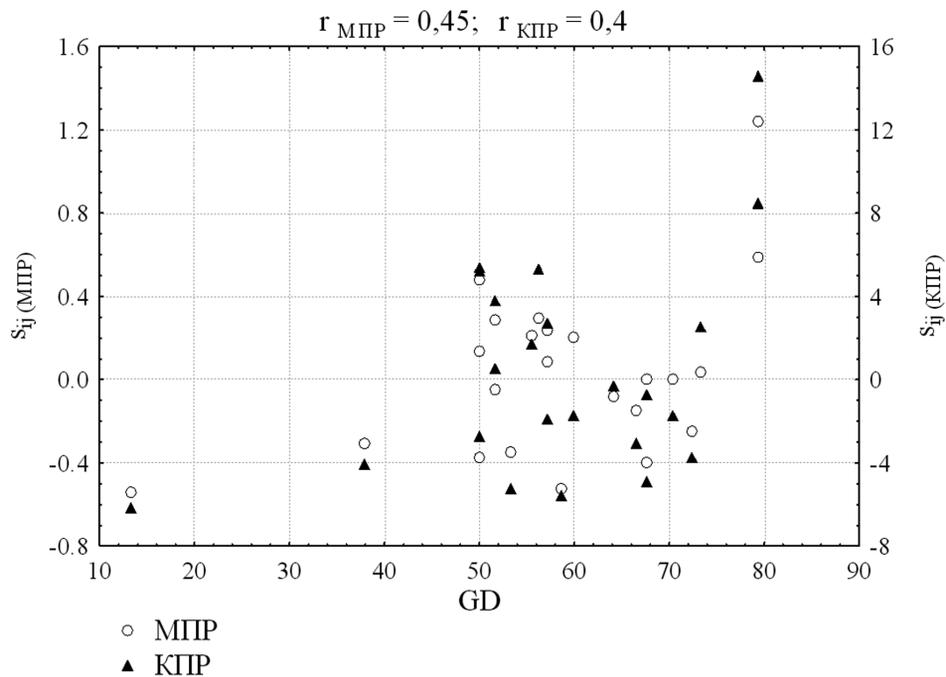


Рис. 3. Распределение вариантов в корреляционной решетке при анализе связи константы специфической комбинационной способности ( $s_{ij}$ ) по признакам масса (МПР) и количество плодов (КПР) с растения с уровнем генетической дивергенции (GD) родительских линий

Результаты наших исследований подтверждают важность различных типов действия генов для экспрессии гетерозиса. Причем преимущественная роль тех или иных механизмов зависит от признака и генетического фона. Общая и локус-специфическая гетерозиготность имеют важное значение при формировании гетероти-

ческого ответа в  $F_1$ . Поэтому, с одной стороны, оценка молекулярно-генетического полиморфизма может быть полезна для предсказания перспективных комбинаций. С другой стороны, концепция генетической дивергенции имеет некоторые ограничения. Не удастся получить прямую зависимость между GD и эффектом гетерозиса.

Как правило, наблюдается значительное варьирование величины гетерозиса в комбинациях скрещивания с низким и высоким уровнем генетической разнородности.

Вероятно, для понимания генетических основ гетерозиса и его эффективного практического использования необходимо детализировать оценку GD для выбора «положительных» маркеров, т.е. обеспечивающих выявление той части гетерогенности, которая связана с экспрессией гетерозиса в  $F_1$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Мазер К., Джинкс Дж. (1985) Гетерозис. В кн. Биометрическая генетика. Москва: Мир. С. 156–163.
2. Турбин Н.В. (1961) Гетерозис и генетический баланс. В кн. Гетерозис. Теория и методы практического использования. Минск: изд-во АН БССР. С. 3–34.
3. Burgueño J., Campos G., Weigel K., Crossa J. (2012) Genomic prediction of breeding values when modeling genotype  $\times$  environment interaction using pedigree and dense molecular markers. *Crop Sci.* V. 52: P. 707–719.
4. Cho Y.I., Park Ch.W., Kwon S.W. et al. (2004) Key DNA markers for predicting heterosis in  $F_1$  hybrids of japonica rice. *Breeding Sci.* V. 54. P. 389–397.
5. Comstock R.E., Robinson H.F. (1948) The components of genetic variance in population of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, V. 4(3): P. 254–266.
6. Cox T., Kiang Y., Gorman M., Rodgers D. (1984) Relationship between coefficient of parentage and genetic similarity indices in the soybean. *Crop Sci.* V. 25 (3): P. 529–532.
7. Crossa J., Campos G., Pérez P. et al. (2010) Prediction of Genetic Values of Quantitative Traits in Plant Breeding Using Pedigree and Molecular Markers. *Genetics*. V. 186(2): P. 713–724.
8. Davenport C.B. (1908) Degeneration, albinism and inbreeding. *Science*. V. 28 (718): P. 454–455.
9. East E.M., Hayes H.K. (1912) Heterozygosity in evolution and in plant breeding. U.S. Dept. Agr., Bur. Plant. Indus. Bull. 243. 58 p.
10. Frisch M., Thiemann A., Fu J. et al. (2010) Transcriptome-based distance measures for grouping of germplasm and prediction of hybrid performance in maize. *Theor Appl Genet.* V. 120(2): P. 441–450.
11. Gärtner T., Steinfath M., Andorf S., Lisek J., Meyer Rh.C., Altmann T., Willmitzer L., Selbig J. (2009) Improved Heterosis Prediction by Combining Information on DNA- and Metabolic Markers. *PLoS ONE*. V. 4(4): e5220.
12. Geethanjali S., Kadirvel P., Pana R. et al. (2011) Development of tomato SSR markers from anchored BAC clones of chromosome 12 and their application for genetic diversity analysis and linkage mapping. *Euphytica* V. 178(2): P. 283–295.
13. Geethanjali S., Wang J.F., Chen K.Y., Pastrana D.V. (2010) Development and characterization of tomato SSR markers from genomic sequences of anchored BAC clones on chromosome VI. *Euphytica*. V. 173(1): P. 85–97.
14. Goff S.A., Zhang Q. (2013) Heterosis in elite hybrid rice: speculation on the genetic and biochemical mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology*. V. 16(2): P. 221–227.
15. Goodnigh C.J. (1999) Epistasis and heterosis. In: James Coors and Shivaji Pandey, editors. *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. Am. Soc. of Agronomy/Crop. Sci. Soc. of Am. Madison, WI.: P. 59–68.
16. Gupta P.K., Varshney R.K. (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica*. V. 113(3): P. 163–185.
17. Jones D.T. (1917) Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 3(4): P. 310–312.
18. Kabelka E., Yang W., Francis D.M. (2004) Improved tomato fruit color within an inbred backcross line derived from *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum* involves the interaction of loci. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* V. 129 (2): P. 250–257.
19. Lee E.A., Ash M.J., Good B. (2007) Re-examining the relationship between degree of relatedness, genetic effects, and heterosis in maize. *Crop Sci.* V. 47(2): P. 629–635.
20. Mazzucato A., Papa R., Bitocchi E. et al. (2008) Genetic diversity, structure and marker-trait associations in a collection of Italian tomato (*Solanum lycopersicon* L.) landraces. *Theor Appl Genet.* V. 116(5): P. 657–669.
21. Nei M., Li M.H. (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 76: P. 5269–5273.
22. Riedelsheimer C., Czedik-Eysenberg A., Grieder C. et al. (2012) Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize. *Nat Genet.* V. 44(2): P. 217–220.
23. Ruiz J.J., Garcia-Martinez S., Pico B. et al. (2005) Genetic variability and relationship of closely related Spanish traditional cultivars of tomato as detected by SRAP and SSR markers. *J Amer Soc Hort Sci.* V. 130(1): P. 88–94.
24. Saatchi M., McClure M.C., McKay S.D. et al. (2011) Accuracies of genomic breeding values in American Angus beef cattle using K-means clustering for cross-validation. *Genetics Selection Evolution*. V. 43: 40. URL: <http://www.gsejournal.org/content/43/1/40> (doi:10.1186/1297-9686-43-40).
25. Semel Y., Nissenbaum J., Menda N. et al. (2006) Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103(35): P. 12981–12986.

26. Schrag T.A., Möhring J., Melchinger A.E. et al. (2010) Prediction of hybrid performance in maize using molecular markers and joint analyses of hybrids and parental inbreds. *Theor Appl Genet.* V. 120(2): P. 451–461.
27. Stuber C.W. (1994) Heterosis in plant breeding. *Plant Breed. Rev.* V. 12: P. 227–251.
28. Shull G.H. (1911) The genotypes of maize. *Amer Naturalist.* V. 45(2): P. 232–252.
29. Varshney R.K., Graner A., Sorrells M.E. (2005) Genic microsatellite markers in plants: features and applications. *Trends in Biotechnology.* V. 23(1): P. 48–55.
2. Cho Y.I., Park Ch.W., Kwon S.W. et al. (2004) Key DNA markers for predicting heterosis in F1 hybrids of japonica rice. *Breeding Sci.* V. 54. P. 389–397.
3. Comstock R.E., Robinson H.F. (1948) The components of genetic variance in population of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics.* V. 4(3): P. 254–266.
4. Cox T., Kiang Y., Gorman M., Rodgers D. (1984) Relationship between coefficient of parentage and genetic similarity indices in the soybean. *Crop Sci.* V. 25(3): P. 529–532.
5. Crossa J., Campos G., Pérez P. et al. (2010) Prediction of Genetic Values of Quantitative Traits in Plant Breeding Using Pedigree and Molecular Markers. *Genetics.* V. 186(2): P. 713–724.
6. Davenport C.B. (1908) Degeneration, albinism and inbreeding. *Science.* V. 28(718): P. 454–455.
7. East E.M., Hayes H.K. (1912) Heterozygosis in evolution and in plant breeding. U.S. Dept. Agr., Bur. Plant. Indus. Bull. 243. 58p.
8. Frisch M., Thiemann A., Fu J. et al. (2010) Transcriptome-based distance measures for grouping of germplasm and prediction of hybrid performance in maize. *Theor Appl Genet.* V. 120(2): P. 441–450.
9. Gärtner T., Steinfath M., Andorf S., Lisek J., Meyer Rh.C., Altmann T., Willmitzer L., Selbig J. (2009) Improved Heterosis Prediction by Combining Information on DNA- and Metabolic Markers. *PLoS ONE.* V. 4(4): e5220.
10. Geethanjali S., Kadirvel P., Pana R. et al. (2011) Development of tomato SSR markers from anchored BAC clones of chromosome 12 and their application for genetic diversity analysis and linkage mapping. *Euphytica.* V. 178(2): P. 283–295.
11. Geethanjali S., Wang J.F., Chen K.Y., Pastrana D.V. (2010) Development and characterization of tomato SSR markers from genomic sequences of anchored BAC clones on chromosome VI. *Euphytica.* V.173(1): P. 85–97.
12. Goff S.A., Zhang Q. (2013) Heterosis in elite hybrid rice: speculation on the genetic and biochemical mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology.* V.16(2). P. 221–227.
13. Goodnigh C.J. (1999) Epistasis and heterosis. In: James Coors and Shivaji Pandey editors. *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops.* Am. Soc. of Agronomy/Crop. Sci. Soc. of Am. Madison, WI.: P. 59–68.
14. Gupta P.K., Varshney R.K. (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica.* V. 113(3): P. 163–185.
15. Jones D.T. (1917) Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 3(4): P. 310–312.

### PREDICTION OF F<sub>1</sub> PROGENY VARIATION IN TOMATO (*SOLANUM LYCOPERSICUM L.*) FROM PARENTAL DIVERGENCE ASSESSED BY SSR MARKERS

Shapturenko M. N., Tarutina L. A., Mishin L. A., Kubrak S. V., Kilchevskiy A. V., Khotyleva L. V.

✿ **SUMMARY: Background:** Although the use of heterosis is one of the most significant achievements of agriculture, the genetic mechanisms of this phenomenon still remain unclear. Development of numerous molecular tools stimulated efforts to determine the prognostic criteria for selection of best parental combinations. In result of studying the relationship between heterosis in F<sub>1</sub> and genetic divergence of the parents, the prospects of utilizing DNA markers have not been persuasively established due to inconsistent findings. **Materials and methods:** Molecular-genetic data have been used to predict heterosis in F<sub>1</sub> hybrids of tomato. Estimates of the genetic dissimilarity of parents for all pair-wise combinations of testcross (4 × 6) were performed based on patterns of 11 SSR informative markers (PIC 0.28–0.85). The general (GCA) and specific (SCA) combining ability of line, mid-parent heterosis (MPH) and high-parent heterosis (HPH) of F<sub>1</sub> were assessed. Relationship between GD, MPH and HPH were calculated by correlation analysis. **Result:** The level of total SSR divergence of the parental lines was significantly associated with heterosis and SCA (sij) for fruit weight and fruit number per plant. Notably, the highest values of MPH and HPH were obtained in the most divergent pair-wise combinations. Lowest negative values of heterosis were observed in the F<sub>1</sub> progeny from the least divergent lines. But the main group of F<sub>1</sub> progeny demonstrates wide variation of heterosis due to SSR GD have low prognostic potential. **Conclusion:** Estimation of GDs may be useful for predicting promising combinations, but has limitations, since only a part of F<sub>1</sub> heterotic advantage may be explained by the genetic divergence of its parents. Probably for understanding and manipulating heterosis the genetic divergence must be dissected to select “positive” markers, i.e. those that allow identifying the part of heterogeneity associated with the expression of heterosis in F<sub>1</sub>.

✿ **KEY WORDS:** tomato (*Solanum lycopersicum L.*); genetic divergence; heterosis; combining ability, SSR.

#### ✿ REFERENCES (TRANSLITERATED)

1. Burgueño J., Campos G., Weigel K., Crossa J. (2012) Genomic prediction of breeding values when modeling genotype × environment interaction using pedigree and dense molecular markers. *Crop Sci.* V. 52: P. 707–719.

16. Kabelka E., Yang W., Francis D. M. (2004) Improved tomato fruit color within an inbred backcross line derived from *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum* involves the interaction of loci. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* V. 129(2): P. 250–257.
17. Lee E. A., Ash M. J., Good B. (2007) Re-examining the relationship between degree of relatedness, genetic effects, and heterosis in maize. *Crop Sci.* V. 47(2): P. 629–635.
18. Mather K, Jinks J L. 1982. *Biometrical Genetics*, 3rd edn. Chapman and Hall, London.
19. Mazzucato A., Papa R., Bitocchi E. et al. (2008) Genetic diversity, structure and marker-trait associations in a collection of Italian tomato (*Solanum lycopersicon* L.) landraces. *Theor Appl Genet.* V. 116(5): P. 657–669.
20. Nei M., Li M. H. (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 76: P. 5269–5273.
21. Riedelsheimer C., Czedik-Eysenberg A., Grieder C. et al. (2012) Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize. *Nat Genet.* V. 44(2): P. 217–220.
22. Ruiz J. J., Garcia-Martinez S., Pico B. et al. (2005) Genetic variability and relationship of closely related Spanish traditional cultivars of tomato as detected by SRAP and SSR markers. *J Amer Soc Hort Sci.* V. 130(1): P. 88–94.
23. Saatchi M., McClure M. C., McKay S. D. et al. (2011) Accuracies of genomic breeding values in American Angus beef cattle using K-means clustering for cross-validation. *Genetics Selection Evolution.* V. 43: 40. URL: <http://www.gsejournal.org/content/43/1/40> (doi:10.1186/1297-9686-43-40).
24. Semel Y., Nissenbaum J., Menda N. et al. (2006) Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 103(35): P. 12981–12986.
25. Schrag T. A., Möhring J., Melchinger A. E. et al. (2010) Prediction of hybrid performance in maize using molecular markers and joint analyses of hybrids and parental inbreds. *Theor Appl Genet.* V. 120(2): P. 451–461.
26. Stuber C. W. (1994) Heterosis in plant breeding. *Plant Breed. Rev.* V. 12: P. 227–251.
27. Shull G. H. (1911) The genotypes of maize. *Amer Naturalist.* V. 45 (2): P. 232–252.
28. Turbin N. V. (1961) Heterosis and genetic balance, in *Geterozis: Teoriya i metody prakticheskogo ispol'zovaniya* [Heterosis: Theory and Methods of Practical Use], Minsk: Akad. Nauk Beloruss. SSR, 1961, pp. 3–34. (in Russian).
29. Varshney R. K., Graner A., Sorrells M. E. (2005) Genic microsatellite markers in plants: features and applications. *Trends in Biotechnology.* V. 23(1): P. 48–55.

✪ Информация об авторах

**Шаптуренко Марина Николаевна** — к. б. н., ведущ. науч. сотр., доцент. Лаборатория экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии НАНБ. 220072, Минск, ул. Академическая, д. 27, Беларусь. E-mail: [Shapturenko@igc.bas-net.by](mailto:Shapturenko@igc.bas-net.by).

**Тарутина Людмила Александровна** — к. б. н., ведущ. науч. сотр., доцент. Лаборатория экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии НАНБ. 220072, Минск, ул. Академическая, д. 27, Беларусь. E-mail: [L.Tarutina@igc.bas-net.by](mailto:L.Tarutina@igc.bas-net.by).

**Мишин Леонид Александрович** — к. б. н., заведующий лабораторией. Лаборатория пасленовых культур. Институт овощеводства. 223013, п. Самохваловичи, ул. Ковалева, д. 2а, Беларусь. E-mail: [Leo123@tut.by](mailto:Leo123@tut.by).

**Кубрак Светлана Владимировна** — младш. науч. сотр. Лаборатория экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии НАНБ. 220072, Минск, ул. Академическая, д. 27, Беларусь. E-mail: [S.Kubrak@igc.bas-net.by](mailto:S.Kubrak@igc.bas-net.by).

**Кильчевский Александр Владимирович** — д. б. н., зав. лабораторией, член-корреспондент. Лаборатория экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии НАНБ. 220072, Минск, ул. Академическая, д. 27, Беларусь. E-mail: [A.Kilchevsky@igc.bas-net.by](mailto:A.Kilchevsky@igc.bas-net.by).

**Хотылева Любовь Владимировна** — д. б. н., глав. науч. сотр., профессор, академик. Лаборатория экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии НАНБ. 220072, Минск, ул. Академическая, д. 27, Беларусь. E-mail: [L.Khotyleva@igc.bas-net.by](mailto:L.Khotyleva@igc.bas-net.by).

**Shapturenko Marina Nikolayevna** — Leading Researcher, PhD. Laboratory of Ecological Genetics and Biotechnology. Institute of Genetics & Cytology National Academy of Sciences. 220072, Minsk, Akademicheskaya, 27. Belarus. E-mail: [Shapturenko@igc.bas-net.by](mailto:Shapturenko@igc.bas-net.by).

**Tarutina Lyudmila Aleksandrovna** — Leading Researcher, PhD. Laboratory of Ecological Genetics and Biotechnology. Institute of Genetics & Cytology National Academy of Sciences. 220072, Minsk, Akademicheskaya, 27. Belarus. E-mail: [L.Tarutina@igc.bas-net.by](mailto:L.Tarutina@igc.bas-net.by).

**Mishin Leonid Aleksandrovich** — Head of the Laboratory solanaceous crops, PhD. Institute of Vegetable Crops. 223013, p. Samokhvalovich, Kovaleva, 2a. Belarus. E-mail: [Leo123@tut.by](mailto:Leo123@tut.by).

**Kubrak Svetlana Vladmimrovna** — Junior Researcher. Laboratory of Ecological Genetics and Biotechnology. Institute of Genetics & Cytology National Academy of Sciences. 220072, Minsk, Akademicheskaya, 27. Belarus. E-mail: [S.Kubrak@igc.bas-net.by](mailto:S.Kubrak@igc.bas-net.by).

**Kilchevskiy Aleksandr Vladimirovich** — Head of the Laboratory, Dr.Sci., Prof. Laboratory of Ecological Genetics and Biotechnology. Institute of Genetics & Cytology National Academy of Sciences. 220072, Minsk, Akademicheskaya, 27. Belarus. E-mail: [A.Kilchevsky@igc.bas-net.by](mailto:A.Kilchevsky@igc.bas-net.by).

**Khotyleva Lyubov Vladimirovna** — Chief Scientist, Dr.Sci., Prof., Academician. Laboratory of Ecological Genetics and Biotechnology. Institute of Genetics & Cytology National Academy of Sciences. 220072, Minsk, Akademicheskaya, 27. Belarus. E-mail: [L.Khotyleva@igc.bas-net.by](mailto:L.Khotyleva@igc.bas-net.by).