

БИОЛОГИЯ

УДК 575.222.78+575.832:635.64(582.951.4)

М. Н. ШАПТУРЕНКО¹, Л. А. ТАРУТИНА¹, Л. А. МИШИН², С. В. КУБРАК¹,
член-корреспондент А. В. КИЛЬЧЕВСКИЙ¹, академик Л. В. ХОТЫЛЕВА¹

**СВЯЗЬ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОГО ДНК-ПОЛИМОРФИЗМА ТОМАТА
(*SOLANUM LYCOPERSICUM* L.) С ГЕТЕРОТИЧЕСКИМ ПОТЕНЦИАЛОМ ГИБРИДОВ F₁**

¹Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь
m.shapturenko@igc.by; l.tarutina@igc.by; s.kubrak@igc.by; kilchev@presidium.bas-net.by; l.khotyleva@igc.by

²Институт овощеводства НАН Беларуси, Самохваловичи, Беларусь
leo123@tut.by

При изучении роли дифференциального ДНК-полиморфизма исходного материала в формирование гетерозиготного преимущества гибридов F₁ выполнен скрининг аллельного состава микросателлитных локусов томата. Проведен генетический анализ линий и гибридов, полученных по схеме топкросса. В результате показано, что общая и локус-специфическая гетерозиготность имеют важное значение при формировании гетеротического ответа в F₁ и оценка молекулярно-генетического полиморфизма может быть полезна для предсказания перспективных комбинаций.

Ключевые слова: томат (*Solanum lycopersicum* L.), ДНК-полиморфизм, гетерозис, комбинационная способность, SSR-маркеры.

M. N. SHAPTURENKO¹, L. A. TARUTINA¹, L. A. MISHIN², S. V. KUBRAK¹, A. V. KILCHEVSKY¹, L. V. KHOTYLEVA¹

**IMPACT OF DIFFERENTIAL DNA POLYMORPHISM OF TOMATO (*SOLANUM LYCOPERSICUM* L.)
ON THE FORMATION OF THE SUPERIOR F₁ HYBRID PERFORMANCE**

¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus
m.shapturenko@igc.by; l.tarutina@igc.by; s.kubrak@igc.by; kilchev@presidium.bas-net.by; l.khotyleva@igc.by

²Institute of vegetable growing of the National Academy of Sciences of Belarus, Samokhvalovichy, Belarus
leo123@tut.by

To investigate the impact of differential DNA polymorphisms of initial breeding sources on the superior F₁ performance, we carried out the screening of their allelic composition and performed the genetic analysis of lines and its hybrids in the test cross design. As a result, it is shown that the overall and locus-specific heterozygosity is important for the formation of the F₁ heterotic response, and the evaluation of molecular polymorphisms could be useful for the prediction of promising cross-combinations.

Keywords: tomato (*Solanum lycopersicum* L.), DNA-polymorphism, heterosis, combining ability, SSR-markers.

Введение. Гетерозис, или гибридная мощьность, является одним из наиболее значимых феноменов генетики, эволюционной биологии и селекции. Терминологически, это превосходство гибрида F₁ над родителями в плодовитости, биомассе, адаптивной способности и др. К настоящему времени в производстве большинства хозяйственно ценных растений используются гибриды F₁, что обеспечивает получение выровненной высокоурожайной и качественной продукции. Тем не менее, генетические механизмы, объясняющие гибридную мощьность, детально не выяснены.

Классические теории рассматривают гетерозиготность гибридов F₁ как основной фактор, обуславливающий гетерозис и в связи с этим предполагают существование линейной зависимости между генетическими дистанциями (GD) исходных родительских форм и гетеротическим ответом F₁ [1]. Теоретически, варианса потомства F₁ увеличится в скрещиваниях более дивергентных родителей, так как число гетерозиготных локусов максимизировано [2]. Исходя из этого предположения, были предприняты попытки разработки эффективных критериев для отбора

перспективных комбинаций скрещивания на основе использования различных типов ДНК-маркеров [3]. В результате таких исследований были предложены некоторые методические подходы для предсказания гетерозисного преимущества F_1 и создания гетеротических групп [4; 5]. Однако полученные результаты оказались разноречивыми [6]. С одной стороны, на точность предсказания могла влиять генетическая структура экспериментального материала и тип маркерной системы [7; 8], с другой – важным фактором искажения оценки являются взаимодействия генотип–среда [9]. Y.-I. Cho и соавт. (2004) [10] показали, что прогностическая модель может быть улучшена за счет селективного комбинирования аллелей. Авторы предложили стратегию создания ключевых маркеров, основанную на отборе «положительных», «нейтральных» и «негативных» для гетерозисной селекции аллелей. Многообещающими также оказались выводы Crossa и соавт. (2010) [11], которые, основываясь на обширных исследованиях кукурузы и пшеницы в различных условиях среды и данных селективного набора ДНК-маркеров, показали, что модели, использующие информацию DAT (Diversity Array Technology) и SNP (single-nucleotide polymorphisms), имеют высокую прогностическую способность.

В настоящем исследовании проведено изучение генетической гетерогенности томата и дана оценка эффективности использования данных о дифференциальном полиморфизме ДНК исходных родительских форм для отбора перспективных комбинаций скрещивания.

Материалы и методы исследования. Проводили изучение 10 линий томата, полученных в результате отбора из образцов различного происхождения, отличающихся по морфологическим признакам, элементам продуктивности, скороспелости, устойчивости к заболеваниям. Гибридизацию выполняли вручную в фазе желто-зеленого бутона по схеме топкросса 4×6 . Испытания F_1 гибридов осуществляли в остекленных необогреваемых теплицах Института генетики и цитологии НАН Беларуси в весенне-летнем обороте 2011–2012 гг. в четырехкратной повторности в рендомизированных блоках с площадью питания 60×40 см². 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).

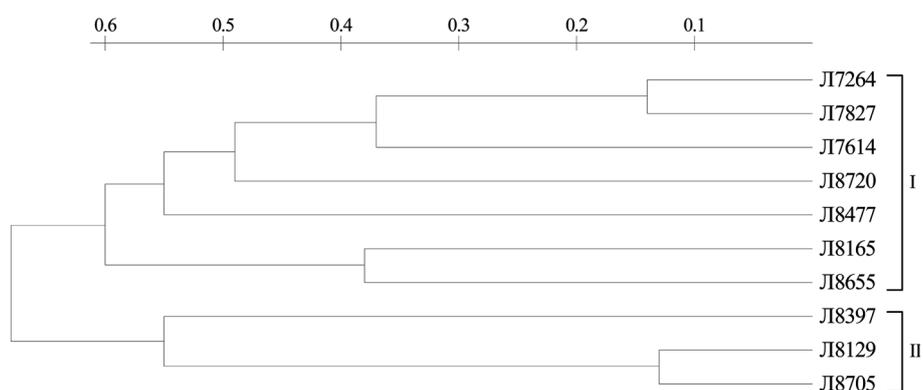
Анализ комбинационной способности родительских линий выполнен согласно Comstock и Robinson (1948) [12]. Относительный гипотетический гетерозис (ГГ) рассчитывали как превышение F_1 над средней величиной обеих родительских линий, истинный (ИГ) – как превышение F_1 над лучшим родителем. Если показатель гибрида F_1 оказывался хуже худшего родителя, гетерозис считали как отклонение гибрида от худшего родителя. В этом случае величина истинного гетерозиса была отрицательной [13].

При проведении молекулярно-генетических исследований ДНК выделяли из листьев сеянцев в 3-кратной повторности. Для анализа аллельного состава микросателлитных (SSR – Simple Sequence Repeats) локусов использовали апробированные нами ранее информативные праймеры [14] в соответствии с предложенными протоколами. Разделение флуоресцентно-меченых SSR-фрагментов выполнено 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 и Li (1979) [15]. Для оценки дифференциального полиморфизма (DP) проводили подсчет числа и соотношения полиморфных/мономорфных локусов в каждой парной комбинации скрещивания. 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 их обсуждение. Анализ аллельного состава SSR-локусов томата. При исследовании аллельного состава SSR-локусов томата использовали 11 пар микросателлитных маркеров, локализованных на II, V, VI, X и XII хромосомах [14]. Уровень выявленного полиморфизма



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

составил 96,2 %. В целом у 10 экспериментальных линий рассмотрено 52 аллеля. Число аллелей на маркер варьировало от 3 до 9. В целом уровень индекса информативности достигал значений 0,28–0,85 в зависимости от маркера.

Величина генетических дистанций, рассчитанных на основе бинарных SSR-матриц при помощи Nei–Li коэффициента (GD), варьировала от 13,3 до 80,6. В результате иерархической дифференциации линии распределились в пределах двух кластеров (рисунок). Кластер I с величинами 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 различия по всем проанализированным признакам, которые обусловлены комбинационной ценностью родительских линий.

Сравнение оценок varianс SKC и OKC (объединенной по матерям и тестерам) указывает на преобладание аддитивного действия генов в наследовании признака «количество плодов с растения» ($\sigma^2_{\text{гса}} \text{объед} > \sigma^2_{\text{sca}}$) и эффективность отбора по нему. Для массы плодов с растения и средней массы плода отмечено преимущество неаддитивного действия генов ($\sigma^2_{\text{гса}} \text{объед} < \sigma^2_{\text{sca}}$) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Оценки комбинационной способности и наследуемости основных компонентов продуктивности линий томата

Причина вариации	Степень свободы (df)	Средний квадрат (MS)		
		МПП	КПП	МсрП
Общая	95			
Повторности	3	0,77**	119,8*	51,7**
Гибриды	23	3,85**	537,1**	273,6**
OKC _♀	3	5,42**	1890,2**	245,7*
OKC _♂	5	11,07**	813,1**	924,3**
SKC	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

П р и м е ч а н и я: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$; МПП – масса плодов с растения, КПП – количество плодов с растения, МсрП – средняя масса плода.

По всем анализируемым признакам вклад отцовских форм в вариансу OKC выше, чем материнских ($\sigma^2_{\text{гса♀}} < \sigma^2_{\text{гса♂}}$), 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». По соотношению коэффициентов наследуемости материнских линий и те-

стеров также можно заключить, что вклад отцовских форм в аддитивную изменчивость выше, чем материнских ($h^2_{\sigma} > h^2_{\rho}$).

При оценке эффектов ОКС (g_i) и дисперсии СКС (σ^2_{si}) выявлены значительные различия между линиями по всем компонентам урожайности. 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 дисперсию СКС ($\sigma^2_{si} = 11,0$) и, следовательно, имеет хорошие перспективы при получении крупноплодных гибридов F_1 . Линия Л7614 имеет относительно высокие значения σ^2_{si} 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.

Анализ эффекта гетерозиса F_1 томата по основным компонентам продуктивности выявил 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 обоим родителей и только один показал отрицательный гетерозис (табл. 2). Аналогичные результаты получены по признаку «количество плодов с растения». Здесь гипотетический гетерозис выявлен в 9 гибридных комбинациях.

Т а б л и ц а 2. Генетические дистанции, эффект гетерозиса F_1 и константы специфической комбинационной способности томата по некоторым компонентам продуктивности

Гибрид (♀ × ♂)	GD	Средняя (x)			Гипотетический гетерозис, %			Истинный гетерозис, %			Константа СКС (s_{ij})		
		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	513	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									

Примечания: «—» – 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.

Значимое превосходство над лучшим родителем (истинный гетерозис) отмечено у трех гибридов по массе плодов с растения и только у одного по количеству плодов с растения. По средней массе плода гибриды, преимущественно, имели промежуточное наследование (табл. 2).

Анализ сопряженности генетической разнородности родительских линий томата с эффектом гетерозиса F_1 . Основываясь на данных проведенного анализа, которые позволили установить иерархические связи между экспериментальными формами, оценить комбинационную ценность линий и эффект гетерозиса F_1 , мы исследовали перспективы использования SSR-маркеров для предсказания генетического потенциала томата при его селекции на гетерозис.

Проведенные исследования показали, что уровень общей ДНК-дивергенции, оцененный на основе анализа аллельного состава SSR-локусов достоверно ассоциирован с истинным гетерозисом топкроссных гибридов F_1 томата по признакам «масса» и «количество плодов с растения» (табл. 3). Позитивный вклад дивергенции отмечен в реализации гипотетического гетерозиса для признака «масса плодов с растения».

Т а б л и ц а 3. Сопряженность генетических дистанций с эффектом гетерозиса, константой СКС и абсолютным выражением некоторых компонентов продуктивности в выборке гетерозисных комбинаций томата

Показатель		SSR GD	
		Все гибриды	Гетерозисные гибриды
x_i	МсрПл	-0,02	0,04
	МПР	0,11	0,30
	КПР	0,02	0,27
ГГ	МсрПл	0,27	0,73*
	МПР	0,41*	0,95**
	КПР	0,38	0,89**
ИГ	МсрПл	–	–
	МПР	0,45*	0,84**
	КПР	0,48*	0,75*
s_{ij}	МсрПл	0,40*	0,86**
	МПР	0,39	0,82**
	КПР	0,35	0,79*

П р и м е ч а н и е. *, ** – значимо при $p < 0,05$; $p < 0,01$ соответственно.

Следует отметить, что наибольшие значения истинного и гипотетического гетерозиса по продуктивности растения получены в F_1 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. 2). Несмотря на то что в нашем эксперименте крайние значения величины гетерозиса в F_1 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 отдельных признаков и гибридных комбинаций 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. При подсчете корреляций позитивные ассоциации установлены для GD и s_{ij} по массе и числу плодов с растения (табл. 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_1 .

Поскольку выявление потенциальных гетеротических маркеров возможно при анализе комбинаций, проявляющих истинный гетерозис по целевым признакам, мы отобрали 9 комбинаций, в которых гибриды проявляли положительный, либо отрицательный гетерозис по массе и количеству плодов с растения, а также достоверно превосходили среднюю обоих родителей по этим же признакам. Такой подход позволил исключить из анализа «негетеротические» сочетания аллелей.

При изучении связи GD с гетерозисом в данной выборке генотипов мы обнаружили, что оценка GD позитивно коррелирует с ИГ на уровне 0,75–0,84 и с ГГ на уровне 0,73–0,95, в зависимости от признака (табл. 3). При этом вклад SSR-GD в детерминацию гетерозиса основных компонентов урожая достигает 62–74 %.

Поскольку SSR GD были ассоциированы с гетерозисом, мы оценили вклад дифференциального полиморфизма (DP), выраженного количеством и соотношением общего числа полиморфных/мономорфных локусов, в реализацию гетеротического потенциала гибридов F₁ и выявили некоторые закономерности. Результаты показали, что для общей выборки генотипов существуют достоверные положительные связи между общим числом полиморфных локусов, истинным и гипотетическим гетерозисом (r ; 0,43–0,47), но их величина непредсказательна для отбора. В то же время дифференциальный полиморфизм в выборке гетерозисных комбинаций предопределяет (r^2 , %) превосходство гибридов F₁ над лучшим и средней обоих родителей на 75 и 84 % соответственно (табл. 4). Число неполиморфных локусов связано с гетерозисом обратно пропорциональной зависимостью. Высокую прогностическую ценность, согласно нашим результатам, имеет коэффициент соотношения числа полиморфных локусов к общему числу неполиморфных локусов (табл. 4). Помимо этого, в нашем эксперименте наблюдался значимый вклад дифференциального полиморфизма родительских форм в константу СКС, позволяя обсуждать селекционную ценность отдельных комбинаций на основе этого показателя.

Т а б л и ц а 4. Корреляционный анализ связи дифференциального полиморфизма с гетерозисом, константой специфической комбинационной способности и абсолютным выражением некоторых признаков у топкроссных гибридов F₁ томата

Показатель	Средняя (\bar{x})			Гипотетический гетерозис			Истинный гетерозис			Константа СКС (s_{ij})			
	МсрПл	МПР	ЧПР	МсрПл	МПР	ЧПР	МсрПл	МПР	ЧПР	МсрПл	МПР	ЧПР	
<i>24 гибридные комбинации с различной степенью проявления истинного и гипотетического гетерозиса</i>													
DP	SSR GD			0,35	0,48*	0,4*	–	0,46*	0,49*	0,39	0,45*	0,4*	
	Число мономорфных локусов	0,07	–0,16	–0,16	–0,15	–0,38	–0,45*	–	–0,36	–0,48*	–0,38	–0,42*	–0,42*
	Число полиморфных локусов	0,06	0,15	0,10	0,32	0,47*	0,43*	–	0,44*	0,42*	0,47*	0,47*	0,44*
	K ⁺	–0,07	0,19	0,14	0,22	0,43*	0,42*	–	0,55**	0,39	0,39	0,53**	0,53**
<i>Комбинации, проявляющие истинный гетерозис</i>													
DP	SSR GD	0,86**	0,82**	0,79*	0,73*	0,95**	0,89**	–	0,84**	0,75**			
	Число мономорфных локусов	0,02	–0,34	–0,31	–0,67*	–0,93**	–0,89**	–	–0,83**	–0,77**	–0,86**	–0,81**	–0,78*
	Число полиморфных локусов	0,12	0,24	0,21	0,74*	0,92**	0,83**	–	0,87**	0,68*	0,81**	0,78*	0,77*
	K ⁺	–0,10	0,38	0,36	0,52	0,80**	0,79**	–	0,86**	0,58	0,80**	0,86**	0,85**

Пр и м е ч а н и е: K⁺ – коэффициент соотношения полиморфных локусов к общему числу неполиморфных локусов; *, ** – значимо при $p < 0,05$; $p < 0,01$ соответственно.

Полученные данные позволяют рассматривать отдельные сочетания SSR-локусов в данной группе генотипов как потенциальный прогностический критерий для отбора перспективных пар скрещивания.

З а к л ю ч е н и е. 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 гетеротического ответа в F₁. Поэтому оценка молекулярно-генетического полиморфизма может быть полезна в предсказании перспективных комбинаций. Однако для понимания генетических основ гетерозиса и его эффективного практического использования необходимо проводить детализацию оценки ДНК-полиморфизма на основе отбора «позитивных» маркеров, т. е. обеспечивающих выявление той части гетерогенности, которая связана с экспрессией гетерозиса в F₁.

Список использованной литературы

1. Falconer, D. S. Introduction to quantitative Genetics / D. S. Falconer, T. F. Mackay. – London: Longman Group Ltd., 1996. – 4th ed. – 255 p.
2. Relationship between coefficient of parentage and genetic similarity indices in the soybean / T. Cox [et al.] // Crop. Sci. – 1984. – Vol. 25. – P. 529–532.
3. Reif, J. C. Genetic basis of heterosis and prediction of hybrid performance / J. C. Reif, V. Hahn, Melchinger // Helia. – 2012. – Vol. 35. – P. 1–8.
4. Improved Heterosis Prediction by Combining Information on DNA- and Metabolic Markers / T. Gärtner [et al.] // PLoS ONE. – 2009. – Vol. 4(4). – e5220.
5. Prediction of hybrid performance in maize using molecular markers and joint analyses of hybrids and parental inbreds / T. A. Schrag [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010. – Vol. 120(2). – P. 451–461.
6. Lee, E. A. Re-examining the relationship between degree of relatedness, genetic effects, and heterosis in maize / E. A. Lee, M. J. Ash, B. Good // Crop. Sci. – 2007. – Vol. 47(2). – P. 629–635.
7. Accuracies of genomic breeding values in American Angus beef cattle using K-means clustering for cross-validation / M. Saatchi [et al.] // Genetics Selection Evolution. – 2011. – Vol. 43. – P. 40.
8. Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize / C. Riedelsheimer [et al.] // Nat. Genet. – 2012. – Vol. 44(2). – P. 217–220.
9. Genomic Prediction of Breeding Values when Modeling Genotype \times Environment Interaction using Pedigree and Dense Molecular Markers / J. Burgueño [et al.] // Crop. Sci. – 2012. – Vol. 52. – P. 707–719.
10. Key DNA markers for predicting heterosis in F1 hybrids of japonica rice / Y. I. Cho [et al.] // Breeding Sci. – 2004. – Vol. 54. – P. 389–397.
11. Prediction of Genetic Values of Quantitative Traits in Plant Breeding Using Pedigree and Molecular Markers / J. Crossa [et al.] // Genetics. – 2010. – Vol. 186(2). – P. 713–724.
12. Comstock, R. E. The components of genetic variance in population of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance / R. E. Comstock, H. F. Robinson // Biometrics. – 1948. – Vol. 4(3). – P. 254–266.
13. Mather, K. Biometrical Genetics / K. Mather, J. L. Jinks. – London: Chapman and Hall, 1982. – 3rd ed.
14. The possibilities of the prediction of the genetic potential of the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) F1 based on the assessment of a simple sequence research polymorphism / M. Shapturenko [et al.] // Russian J. of Genetics: Applied Research. – 2015. – Vol. 5(5). – P. 486–493.
15. Nei, M. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases / M. Nei, M. H. Li // Proc. Natl. Acad. Sci. – 1979. – Vol. 76. – P. 5269–5273.

Поступило в редакцию 25.05.2016