

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 формировании 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, варiances 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).

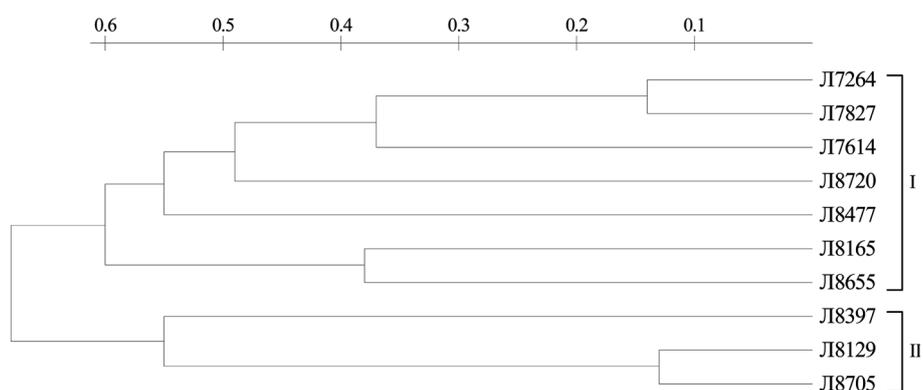
Анализ комбинационной способности родительских линий выполнен согласно Comstock и Robinson (1948) [12]. Относительный гипотетический гетерозис (ГГ) рассчитывали как превышение F_1 над средней величиной обеих родительских линий, истинный (ИГ) – как превышение F_1 над лучшим родителем. Если показатель 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 дисперсий СКС и ОКС (объединенной по матерям и тестерам) указывает на преобладание аддитивного действия генов в наследовании признака «количество плодов с растения» ($\sigma^2_{\text{гса}} \text{объед} > \sigma^2_{\text{ска}}$) и эффективность отбора по нему. Для массы плодов с растения и средней массы плода отмечено преимущество неаддитивного действия генов ($\sigma^2_{\text{гса}} \text{объед} < \sigma^2_{\text{ска}}$) (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**
ОКС _♀	3	5,42**	1890,2**	245,7*
ОКС _♂	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

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 дисперсию ОКС 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 обратной 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**

П р 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.

Заключение. 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