

УДК 631.527.5:582.926.2

*Л.А. Тарутина, кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник ИГиЦ НАН Беларуси;*
*В.Н. Кавцевич, кандидат биологических наук,
доцент кафедры ботаники и основ сельского хозяйства БГПУ;*
*М.Н. Шаптуренко, кандидат биологических
наук, старший научный сотрудник ИГиЦ НАН Беларуси;*
*Л.А. Мишин, кандидат биологических наук,
заведующий лабораторией РУП «Институт овощеводства»;*
*Л.В. Хотылева, доктор биологических наук, главный
научный сотрудник ИГиЦ НАН Беларуси*

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ГЕТЕРОЗИС У ГИБРИДОВ F₁ ТОМАТА ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА

Введение. Получение новых высокоурожайных сортов и гибридов, сочетающих высокую урожайность, скороспелость и устойчивость к заболеваниям, является одной из главных целей в селекции томата. Для достижения этих целей наиболее приемлемым является использование явления гетерозиса, при котором гибриды первого поколения превосходят своих родителей. Гетерозис может возникать главным образом из-за аллельного (доминирования, сверхдоминирования) и неаллельного (эпистаза) взаимодействия генов [1–2]. Если гетерозис обусловлен доминированием или сверхдоминированием, он не может быть фиксирован в гомозиготном состоянии, то есть его нельзя сохранить в последующих поколениях. Однозначного ответа на роль эпистаза в генетической детерминации гетерозиса у культурных растений в настоящее время нет. Некоторые исследователи отмечают, что наличие и величина гетерозиса положительно связана с присутствием эпистаза [3–4]. Другие авторы, наоборот, делают заключение, что хотя и существует корреляция между этими явлениями, тем не менее, гетерозис может проявляться и без эпистаза [5].

В связи с эффективным использованием гетерозиса у томата особое значение придается правильному подбору компонентов скрещивания, основанному на знании величины и характера различных типов взаимодействия наследственных факторов, полученных гибридом от родительских форм [6–7]. Эпистаз и здесь занимает особое место. С одной стороны, он обуславливает дополнительную разнородность средних показателей гибридов с участием одной и той же

линии, что приводит к смещению в оценках других типов генного действия, с другой – он может являться одной из причин достаточно высокого гетерозиса у гибридов.

Отсутствие информации по данному вопросу для линий томата, используемых в селекции гетерозисных гибридов в Беларуси, побудило нас изучить роль различных типов взаимодействия наследственных факторов, в том числе и эпистаза, в генетической детерминации гетерозиса по основным компонентам продуктивности.

Объекты и методы исследований. В качестве исходного материала использовались 11 линий томата защищенного грунта, 28 топкроссных гибридов F₁, F₂ и прямой беккросс на одного из родителей V₁ = F₁ × P₁. Беккросс на второго родителя был получен как теоретически ожидаемая величина V₂ = 2F₂ – V₁. Материнские линии Ф1/6-3, Ф2/6-1, Ф3/6-3, Ф4/6-2, Ф5/6-1, Ф6/6-2 и Ф7/6-1 были получены из сортов зарубежной селекции Morerou 161, Motelle, Morporum, IVT 1149, Purdu, Vetamold и Sterling Castle соответственно. Линии-тестеры Л8, Л9, Л10 и Л11 получены из местных сортов Вежа, Превосходный, Зорка и Ляна соответственно. Испытания линий и гибридов проводились в остекленных необогреваемых теплицах ГНУ «Институт генетики и цитологии НАНБ» в пятикратных полностью рендомизированных повторностях. Анализировали основные компоненты продуктивности: массу, количество плодов с растения, среднюю массу плода в раннем (первый месяц) и общем сборах.

Относительный гетерозис рассчитывали как процент превышения F₁ над средней

величиной двух родительских линий. Неаллельные взаимодействия и компоненты абсолютного гетерозиса были получены с использованием параметров [m], [d], [h], [i], [j] и [l], вычисленных методом наименьших квадратов на основании 6 поколений P₁, P₂, F₁, F₂, B₁ B₂ [1–2].

Результаты и обсуждение. В таблице 1 приведены средние значения родительских линий и гибридов разных поколений, показавших в F₁ гетерозис по отношению к среднеродительской величине по признаку «масса плодов с растения в общем сборе». Таких гибридов было 15.

В качестве критерия наличия эпистаза (неаллельного взаимодействия) в генетическом контроле признаков использовалось соотношение между ожидаемыми и фактическими (полученными в эксперименте) средними значениями различных поколений.

При отсутствии эпистаза средние значения признака, например, в поколении F₂, полученном самоопылением F₁, отличаются от среднего значения родительских линий на половину той величины, на которую среднее значение в F₁ отличается от среднего родительского значения, то есть

$$F_2 - \frac{1}{2} (P_1 + P_2) = \frac{1}{2} [F_1 - \frac{1}{2}(P_1 + P_2)],$$

тогда $F_2 = \frac{1}{4} P_1 + \frac{1}{4} P_2 + \frac{1}{2} F_1$.

Правая часть этого уравнения представляет собой ожидаемое значение признака в F₂. Разница между фактическими и ожидаемыми значениями

$$F_2 - \frac{1}{4} P_1 - \frac{1}{4} P_2 - \frac{1}{2} F_1 = 4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2 = C$$

должна быть равна нулю. Но поскольку все эти величины и имеют свои ошибки выборочности, то равенство C = 0 можно оценить с точностью до выборочной ошибки, которую можно подсчитать на основании выборочных ошибок средних поколений следующим образом:

$$s_C = \sqrt{(16s_{F_2}^2 + 4s_{F_1}^2 + s_{P_1}^2 + s_{P_2}^2)}.$$

Аналогично можно представить ожидаемые значения в поколении возвратного скрещивания B₁: B₁ = 1/2 P₁ + 1/2 F₁. Разница между фактическим и ожидаемым значениями B₁ - 1/2 P₁ - 1/2 F₁ = 2B₁ - P₁ - F₁ = A в этом случае также должна не отличаться от нуля с точностью до своих выборочных ошибок, равных

$$s_A = \sqrt{(4s_{B_1}^2 + s_{P_1}^2 + s_{F_1}^2)}.$$

Таким образом, сравнения A и C со своими выборочными ошибками s_A и s_C являются тестами на эпистаз: в случае присутствия эпистаза в наследовании признака хотя бы одна из этих величин (а возможно, и обе) по абсолютному выражению должна достоверно превосходить свою ошибку.

В нашем случае значимые величины A и C были получены для 7 гибридов из 15 (таблица 1).

Таблица 1 – Масса плодов с растения в общем сборе у 8 линий томата, их топкроссных гибридов F₁, F₂, беккросса B₁, тесты на наличие эпистаза и гетерозис в F₁ по отношению к среднеродительской величине

Гибрид	Масса плодов с растения в общем урожае					Тесты на эпистаз		Относительный гетерозис, %
	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	B ₁	A	C	
Л8 х Ф1/6-3	2,57 ± 0,15	1,48 ± 0,15	2,28 ± 0,15	2,17 ± 0,15	2,53 ± 0,15	0,21 ± 0,36	0,07 ± 0,69	13 ± 10
Л8 х Ф2/6-1	2,57 ± 0,16	2,06 ± 0,16	2,47 ± 0,16	2,40 ± 0,16	2,81 ± 0,16	0,58 ± 0,39	0,03 ± 0,74	7 ± 11
Л8 х Ф4/6-2	2,57 ± 0,13	2,11 ± 0,13	2,52 ± 0,13	2,17 ± 0,13	2,50 ± 0,13	-0,09 ± 0,31	1,04 ± 0,60	8 ± 8
Л8 х Ф5/6-1	2,57 ± 0,15	1,97 ± 0,15	2,91 ± 0,15	2,13 ± 0,15	2,28 ± 0,15	-0,92 ± 0,36	-1,84 ± 0,69	28 ± 11
Л9 х Ф1/6-3	1,98 ± 0,08	1,48 ± 0,08	2,18 ± 0,08	2,17 ± 0,08	1,93 ± 0,08	-0,30 ± 0,19	0,86 ± 0,38	28 ± 7
Л9 х Ф2/6-1	1,98 ± 0,11	2,06 ± 0,11	2,42 ± 0,11	2,64 ± 0,11	2,48 ± 0,11	0,56 ± 0,27	1,68 ± 0,52	20 ± 7
Л9 х Ф4/6-2	1,98 ± 0,11	2,11 ± 0,11	2,28 ± 0,11	1,97 ± 0,11	2,06 ± 0,11	-0,14 ± 0,27	-0,77 ± 0,52	12 ± 6
Л10 х Ф1/6-3	1,31 ± 0,09	1,48 ± 0,09	2,03 ± 0,09	1,77 ± 0,09	2,02 ± 0,09	0,70 ± 0,21	0,23 ± 0,40	45 ± 10
Л10 х Ф2/6-1	1,31 ± 0,10	2,06 ± 0,10	2,27 ± 0,10	2,16 ± 0,10	2,20 ± 0,10	0,82 ± 0,24	0,73 ± 0,48	35 ± 11
Л10 х Ф4/6-2	1,31 ± 0,08	2,11 ± 0,08	2,08 ± 0,08	1,81 ± 0,08	1,80 ± 0,08	0,21 ± 0,19	-0,34 ± 0,38	22 ± 10
Л10 х Ф5/6-1	1,31 ± 0,12	1,97 ± 0,12	1,90 ± 0,12	1,81 ± 0,12	1,46 ± 0,12	-0,29 ± 0,29	0,16 ± 0,56	16 ± 9
Л11 х Ф1/6-3	2,13 ± 0,11	1,48 ± 0,15	2,15 ± 0,11	2,13 ± 0,11	1,70 ± 0,11	-0,88 ± 0,26	0,61 ± 0,51	19 ± 9
Л11 х Ф2/6-1	2,13 ± 0,12	2,06 ± 0,12	2,44 ± 0,12	2,03 ± 0,12	1,83 ± 0,12	-0,91 ± 0,29	-0,95 ± 0,56	16 ± 7
Л11 х Ф4/6-2	2,13 ± 0,13	2,11 ± 0,13	2,54 ± 0,13	2,48 ± 0,13	2,52 ± 0,13	0,37 ± 0,31	0,60 ± 0,61	20 ± 5
Л11 х Ф5/6-1	2,13 ± 0,15	1,97 ± 0,15	2,36 ± 0,15	2,06 ± 0,15	2,27 ± 0,15	0,05 ± 0,36	-0,58 ± 0,69	15 ± 7

Примечание: жирным шрифтом отмечены величины, достоверно отличающиеся от нуля.

Это свидетельствует о том, что неаллельные взаимодействия проявляются в наследовании массы плодов с растения у половины из проанализированных гибридов и, следовательно, можно говорить о необходимости использования для анализа компонентов гетерозиса модели, учитывающей неаллельные взаимодействия генов. Все 7 гибридов показали достоверный гетерозис по отношению к среднеродительской величине. С другой стороны, у гибридов с участием линии Ф4/6--2, имеющих достаточно высокий гетерозис, обе величины А и С были равны нулю, что свидетельствует об отсутствии неаллельных взаимодействий.

Аналогичные результаты, указывающие на отсутствие прямой связи между гетерозисом и неаллельным взаимодействием, были получены при анализе таких признаков, как количество плодов на растении и средняя масса плода как в раннем, так и в общем сборе. Причем по первому признаку большинство гибридов имели гетерозис от 30 % до 60 %, а по второму признаку гетерозис был до 8 % и наблюдался только у двух гибридов.

При наличии данных о среднем значении признака у родительских линий и в поколениях F₁, F₂, В₁ и В₂ (таблица 1) можно не только установить сам факт влияния неаллельных взаимодействий на эти средние значения, но и оценить их величину для каждой гибридной комбинации.

В таблице 2 представлены оценки шести параметров *m*, *d*, *h*, *i*, *j* и *l* с их стандартными

ошибками для 15 проанализированных гибридов. Параметр *m* оценивает среднее значение двух родителей, *d* отражает фенотипические различия между двумя гомозиготными родителями, *h* – отклонение F₁ от среднеродительской величины, то есть доминирование, *i* отражает неаллельное взаимодействие типа гомозигота-гомозигота, *j* – гомозигота-гетерозигота и *l* – гетерозигота-гетерозигота. Параметры взаимодействия имеют ясный генетический смысл, и с их помощью можно описать все классические типы взаимодействий генов [1–2]. Кроме того, с помощью этих параметров можно представить средние значения признаков в каждом поколении. Например,

$$P_1 = m + d + i; P_2 = m - d + i; F_1 = m + h + l.$$

Тогда абсолютный гетерозис в F₁ будет выглядеть как линейная функция параметров, характеризующих рассматриваемые генотипы, то есть

$$F_1 - P_1 = (h + l) - (d + i).$$

Параметры *h* и *d* являются первыми приближениями, не учитывающими неаллельных взаимодействий. В следующем приближении рассматриваются взаимодействия между двумя генами (*i*, *j*, *l*), затем между тремя и т. д. Однако каждая последующая аппроксимация имеет все меньшее значение. Обычно различия по фенотипу обусловлены в основном *d* и *h*, затем идут по значимости параметры взаимодействия между двумя генами и т. д.

Таким образом, в таблице 2 представлены линейные параметры, описывающие аддитивное действие генов, доминирование

Таблица 2 – Компоненты гетерозиса у гибридов F₁ томата по признаку «масса плодов с растения в общем сборе»

Гибрид	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	Гетерозис		Тип эпистаза
							абсолютный = h+l-(d+i)	относительный, %	
Л8 х Ф1/6-3	2,63±0,37	0,54±0,05*	-1,47±0,88	-0,06 ±0,37	0,95±0,23*	1,13±0,55*	0,26	13	дупликатный
Л8 х Ф2/6-1	1,88±0,39	0,26±0,06*	1,51±0,94	0,44±0,39	0,69±0,50	-0,91±0,58	0,16	7	нет эпистаза
Л8 х Ф4/6-2	1,90 ± 0,25	0,23 ± 0,35	0,46 ± 0,60	0,44 ± 0,25	0,42 ± 0,16*	0,16 ± 0,37	0,18	8	не известен
Л8 х Ф5/6-1	2,07 ± 0,37	0,30 ± 0,05*	-0,60 ± 0,88	0,20 ± 0,37	-0,20 ± 0,23	1,44 ± 0,55*	0,64	28	дупликатный
Л9 х Ф1/6-3	2,97 ± 0,20	0,25 ± 0,03*	-2,41 ± 0,97*	-1,24 ± 0,20*	-0,22 ± 0,26	1,62 ± 0,60*	0,48	28	дупликатный
Л9 х Ф2/6-1	2,26 ± 0,28	-0,04 ± 0,08	1,36 ± 0,68*	-0,24 ± 0,28	-0,32 ± 0,18	-1,20 ± 0,42*	0,40	20	дупликатный
Л9 х Ф4/6-2	1,42 ± 0,29	-0,06 ± 0,04	1,33 ± 0,68*	0,62 ± 0,28*	-0,21 ± 0,18	-0,47 ± 0,42	0,24	12	не известен
Л10 х Ф1/6-3	0,44 ± 0,21	-0,09 ± 0,03*	3,75 ± 0,51*	0,96 ± 0,21*	0,21 ± 0,14	-2,15 ± 0,32*	0,63	45	дупликатный
Л10 х Ф2/6-1	1,49 ± 0,26	-0,38 ± 0,35	1,91 ± 0,61*	0,20 ± 0,25	0,71 ± 0,16*	-1,13 ± 0,38*	0,59	35	дупликатный
Л10 х Ф4/6-2	1,31 ± 0,20	-0,40 ± 0,03*	1,23 ± 0,99	0,40 ± 0,20*	0,36 ± 0,13*	-0,46 ± 0,30	0,37	22	не известен
Л10 х Ф5/6-1	2,36 ± 0,30	-0,33 ± 0,05*	-1,74 ± 0,73*	-0,72 ± 0,30*	-0,02 ± 0,20	1,28 ± 0,45*	0,26	16	дупликатный
Л11 х Ф1/6-3	2,92 ± 0,27	0,33 ± 0,04*	-2,41 ± 0,65*	-1,12 ± 0,27*	-1,25 ± 0,17	1,63 ± 0,40*	0,34	19	дупликатный
Л11 х Ф2/6-1	2,66 ± 0,30	0,04 ± 0,14	-2,28 ± 0,73*	-0,56 ± 0,30	-0,31 ± 0,20	2,07 ± 0,45*	0,34	16	дупликатный
Л11 х Ф4/6-2	2,60 ± 0,32	0,01 ± 0,05	-0,42 ± 0,77	-0,48 ± 0,32	0,62 ± 0,21*	0,36 ± 0,98	0,42	20	не известен
Л11 х Ф5/6-1	1,75 ± 0,37	0,08 ± 0,05	0,63 ± 0,88	0,30 ± 0,37	0,38 ± 0,23	-0,02 ± 0,55	0,31	15	нет эпистаза

Примечание: жирным шрифтом отмечены величины, достоверно отличающиеся от нуля.

и различные типы неаллельного взаимодействия (эпистаза). Поскольку средние значения каждого поколения были получены на основании достаточно большого числа индивидуальных наблюдений, то граничные значения t -критерия при проверке значимости генетических параметров можно принять равными 2 (при $P=0,05$): если параметр превосходит свою ошибку выборочности не меньше, чем в 2 раза, то его можно считать достоверно отличающимся от нуля. Ясно, что значимость величин i, j, l эквивалентна значимости отклонения от нуля величин A или C , то есть речь идет о присутствии определенного типа эпистаза.

Для двух гибридов Л8×Ф2/6-1 и Л11×Ф5/6-1 оценки параметров взаимодействия либо меньше, чем их стандартные ошибки, либо превышают их незначительно. Следовательно, эпистаз в наследовании признака «масса плодов с растения» у этих гибридов отсутствует. Это согласуется с результатами, полученными при использовании тестов A и C . Для остальных 13 гибридов оценки одного из трех параметров взаимодействия значительно отличаются от нуля. У шести гибридов основной вклад во взаимодействие вносил один параметр: i – у гибрида Л9×Ф4/6-2; j – у гибридов Л8×Ф4/6-2 и Л11×Ф4/6-2; l – у гибридов Л8×Ф5/6-1, Л9×Ф2/6-1 и Л11×Ф2/6-1. У гибрида Л11×Ф1/6-3 все три типа неаллельного взаимодействия вносили вклад в наследование массы плодов с растения. У остальных 6 гибридов оказались значимыми по два типа неаллельных взаимодействий, причем наиболее частым было сочетание параметров i и l .

К. Мазер и Дж. Джинкс [1] провели аналогию между типами взаимодействия генов, имеющих место в наследовании качественных и количественных признаков, и пришли к выводу, что классифицировать все взаимодействия по количественным признакам можно лишь на два типа: взаимодействия, характеризующие комплементарный или рецессивный эпистаз, и взаимодействия, характеризующие дубликатность или доминантный эпистаз. На практике разделять их лучше всего с помощью параметров h и l : если эти параметры одного знака, то присутствует комплементарный тип эпистаза, если разного, то – дубликатный. В том случае, когда параметры h и l не отличаются значительно от нуля, как это имело место у гибридов с участием линии Ф4/6-2, провести классификацию эпистаза невозможно.

У девяти гибридов, представленных в таблице 2, преимущественно отмечается дубликатный тип эпистаза: у них параметры h и l разного знака и достоверно отличаются от нуля. У семи из этих девяти гибридов была значима доминантная компонента h . Это свидетельствует о том, что среднее доминирование генов наряду с неаллельными взаимодействиями вносят существенный вклад в гетерозис этих гибридов. Комплементарного типа эпистаза не было обнаружено ни у одного из изученных гибридов.

У гибрида Л11×Ф5/6-1, имеющего гетерозис 15 % и не показавшего неаллельного взаимодействия, была недостоверна и величина параметра h . Вероятно, для этого гибрида адекватной будет аддитивно-доминантная модель.

Как показывают данные, представленные в таблице 2, отклонения F_1 от среднеродительской величины у большинства гибридов, за редким исключением, обуславливаются присутствием доминирования. Величина h меняется от минус 2,41 до плюс 3,75 в зависимости от гибрида. Это свидетельствует о различной степени «насыщенности» разных генотипов доминантным вкладом генов, что в конечном итоге приводит к разнородности между гибридами.

Выводы. Таким образом, рассмотрение явления гетерозиса с точки зрения генетического баланса позволило изучить вклады отдельных видов взаимодействия наследственных факторов как причин гетерозиса у гибридов F_1 томата защищенного грунта, полученных от скрещивания линий различного эколого-географического происхождения. С помощью теоретических моделей нами было установлено, что отклонения F_1 -гибридов от среднего значения обеих родительских линий преимущественно обуславливается присутствием доминирования. Однако у некоторых гибридов существует определенная связь между гетерозисом и эпистазом: в присутствии эпистаза гетерозис был выше по абсолютному выражению. Убедительно подтверждают это результаты наших анализов признака «масса плодов с растения в общем сборе». Анализ компонентов гетерозиса показал, что в тех случаях, когда положительный гетерозис проявляется в присутствии эпистаза, то последний был дубликатного типа. Комплементарный тип эпистаза не встречался ни у одного из проанализированных гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мазер, К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс. – М., 1985. – С. 343–350.
2. Тарутина, Л.А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л.А. Тарутина, Л.В. Хотылева. – Минск: Наука и техника, 1990. – 176 с.
3. Vazquez, J.F. Correlations, epistasis, and heterosis of plant height and internode length in barley / J.F. Vazquez, E. Sanchez-Monge / Genome. – 1987. – Vol. 29. – P. 532–536.
4. Jinping Hua, Yongzhong Xing et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid // PNAS. – 2003. – Vol. 100, № 5. – P. 2574–2579.
5. Lamkey, K.R. The genetics and exploitation of heterosis in crops / K.R. Lamkey, J.W. Edwards. – USA. 1999. – P. 31–48.
6. Wehner, T.C. Heterosis in vegetable crops / T.C. Wehner // The genetics and exploitation of heterosis in crops. – USA, 1999. – P. 387–398.
7. Хотылева, Л.В. Генетический контроль основных компонентов раннего и общего урожая тепличных томатов / Л.В. Хотылева, Л.А. Тарутина, С.И. Посканная и др. // Весті АН Беларусі. Серія біял. навук. – 1994. – № 4. – С. 29–33.
8. Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий // Высшая школа. – 1978. – 448 с.

SUMMARY

The mechanism of formation heterosis effect in hybrids of greenhouse tomato is analyzed. It is established that the level of heterosis observed in various hybrids does not always directly depend on the value and behavior of gene action. For instance, high estimates of dominance as well as the presence of epistasis are not always accompanied by higher heterosis.