

Преимущества Применения Маркер-Ориентированной Селекции (Mas) И Методов Генотипирования При Создании Высокоурожайных Гибридов Баклажана, Пригодных Для Выращивания В Открытом Грунте

Камилов Муроджон Мукумжонович,

доктор философии (PhD) по сельскохозяйственным наукам

ORCID ID: 0009-0006-9445-4485

Эсонов Садриддин Олимович,

директор Андижанской научно-опытной станции Научно-исследовательского института овощных, бахчевых культур и картофеля

ORCID ID: 0009-0007-7993-8656

Абдуллаев Исмоилжон Ибрахимжонович,

доктор философии (PhD) по сельскохозяйственным наукам, доцент

ORCID ID: 0000-0003-0222-0763

Рахмонов Шухратбек Хусанбоевич,

доктор философии (PhD) по сельскохозяйственным наукам

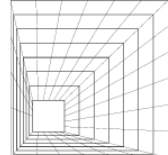
ORCID ID: 0009-0009-9264-4738

Андижанская научно-опытная станция Научно-исследовательского института овощных, бахчевых культур и картофеля, Андижан, Узбекистан.

Аннотация. В статье рассмотрены значение и практические преимущества применения маркер-ориентированной селекции (marker-assisted selection, MAS) и современных методов генотипирования при создании высокоурожайных гибридов F₁ баклажана (*Solanum melongena* L.), пригодных для возделывания в открытом грунте. Показано, что использование молекулярных маркеров, тесно сцепленных с генами устойчивости к бактериальному, фузариозному и вертициллёзному увяданию, к плодovому и побеговому мотыльку и другим вредным организмам, а также с локусами хозяйственно ценных признаков, позволяет существенно сократить продолжительность селекционного цикла, повысить точность отбора и обеспечить пирамидирование нескольких генов устойчивости. Особое внимание уделено роли диких видов рода *Solanum* (*S. torvum*, *S. aethiopicum*, *S. incanum*) как доноров устойчивости и эффективности маркер-ориентированной интрогрессии их генов. Приведены сведения о важнейших генах и сцепленных с ними маркерах, дана сравнительная характеристика методов генотипирования. Обоснована целесообразность внедрения технологий MAS в селекционные программы Андижанской научно-опытной станции для ускоренного создания конкурентоспособных гибридов баклажана для открытого грунта.

Ключевые слова: баклажан, *Solanum melongena*, маркер-ориентированная селекция, MAS, генотипирование, молекулярные маркеры, SNP, KASP, устойчивость к болезням и вредителям, интрогрессия, дикие виды *Solanum*, гибриды F₁, открытый грунт.

Abstract. The paper considers the importance and practical advantages of marker-assisted selection (MAS) and modern genotyping methods in developing high-yielding F₁ hybrids of eggplant (*Solanum melongena* L.) suitable for open-field cultivation. It is shown that the use of molecular markers tightly linked to genes conferring resistance to bacterial, Fusarium and



Verticillium wilts, to the fruit and shoot borer and other harmful organisms, as well as to loci of economically valuable traits, considerably shortens the breeding cycle, increases selection accuracy and enables pyramiding of several resistance genes. Particular attention is paid to the role of wild *Solanum* species (*S. torvum*, *S. aethiopicum*, *S. incanum*) as donors of resistance and to the efficiency of marker-assisted introgression of their genes. Data on the most important genes and their linked markers are presented, and a comparative assessment of genotyping methods is given. The expediency of introducing MAS technologies into the breeding programmes of the Andijan Research and Experimental Station for the accelerated development of competitive open-field eggplant hybrids is substantiated.

Keywords: eggplant, *Solanum melongena*, marker-assisted selection, MAS, genotyping, molecular markers, SNP, KASP, disease and pest resistance, introgression, wild *Solanum* species, F1 hybrids, open field.

Введение. Баклажан (*Solanum melongena* L.) — одна из важнейших овощных культур семейства паслёновых, широко возделываемая в странах с тёплым климатом. Его плоды богаты пищевыми волокнами, антоцианами, фенольными соединениями и минеральными веществами, что определяет их диетическую и лечебно-профилактическую ценность. Баклажан входит в число ведущих овощных культур мира, а основные площади его возделывания сосредоточены в открытом грунте.

В Республике Узбекистан баклажан является традиционной и востребованной культурой открытого грунта. Благоприятные почвенно-климатические условия республики позволяют получать высокие урожаи, однако продуктивность посевов существенно ограничивается комплексом болезней и вредителей. В открытом грунте наибольший ущерб наносят бактериальное, фузариозное и вертициллёзное увядание, а также плодовой и побеговый мотылёк (*Leucinodes orbonalis*), потери урожая от которого могут достигать 60–70 %. В этих условиях особую актуальность приобретает создание гибридов, сочетающих высокую урожайность с комплексной устойчивостью и адаптивностью к абиотическим стрессам.

Наиболее полно требованиям интенсивного производства отвечают гетерозисные гибриды первого поколения (F₁), превосходящие сорта-популяции по урожайности, выравненности растений и товарности плодов. Вместе с тем создание конкурентоспособных гибридов классическими методами требует 8–12 лет напряжённой работы, включающей выведение и оценку родительских линий на устойчивость и комбинационную способность.

Классическая селекция, опирающаяся преимущественно на фенотипическую оценку, имеет объективные ограничения: сильное влияние среды на проявление признаков, трудоёмкость и невоспроизводимость оценок устойчивости на искусственном инфекционном и инвазионном фоне, сложность контроля рецессивных и полигенных признаков. Особые трудности возникают при интрогрессии генов устойчивости из диких видов рода *Solanum*, сопровождающейся переносом нежелательных признаков (сцепленный балласт) и требующей многократных беккроссов.

Эффективным средством преодоления этих ограничений служит маркер-ориентированная селекция (marker-assisted selection, MAS), основанная на использовании молекулярных маркеров — участков ДНК, тесно сцепленных с целевыми генами или локусами количественных признаков (QTL). MAS позволяет вести отбор на уровне генотипа независимо от условий среды и фазы развития растения, надёжно контролировать интрогрессию генов из диких видов и ускорять восстановление генома культурного баклажана при беккроссах. Развитие технологий генотипирования — от



микросателлитов (SSR) до высокопроизводительного анализа однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) — сделало эти подходы доступными для практической селекции. Цель работы — обобщить научно-методические основы, раскрыть значение и практические преимущества применения маркер-ориентированной селекции и современных методов генотипирования при создании высокоурожайных гибридов баклажана для открытого грунта и обосновать целесообразность их внедрения в селекционные программы Андижанской научно-опытной станции.

Материалы и методы. Аналитико-обобщающие исследования выполнены в лаборатории селекции овощных культур Андижанской научно-опытной станции Научно-исследовательского института овощебахчевых культур и картофеля (Андижанский район Андижанской области Республики Узбекистан). В качестве объекта рассмотрения использованы местные и интродуцированные образцы баклажана (*Solanum melongena* L.) из коллекции станции, дикие сородичи как потенциальные доноры устойчивости, а также опубликованные научные данные о молекулярно-генетических основах селекции культуры.

Растительный материал и создание популяций. Основой маркер-ориентированного отбора служат расщепляющиеся популяции (F_2 , беккроссы, рекомбинантные инбредные линии), получаемые при гибридизации контрастных родительских форм, в том числе межвидовых. Фенотипическую оценку проводят по стандартным методикам: определяют урожайность и её элементы (число и масса плодов, длина и диаметр плода), товарные и биохимические качества, устойчивость к болезням и вредителям на естественном и искусственном фоне.

Выделение ДНК и молекулярный анализ. Геномную ДНК выделяют из молодых листьев модифицированным СТАВ-методом; качество и концентрацию оценивают спектрофотометрически и электрофоретически. Для генотипирования применяют микросателлитные (SSR), CAPS/dCAPS-, SCAR-маркеры, а также однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), анализируемые методами KASP, на SNP-чипах или методом генотипирования секвенированием (GBS). Полимеразную цепную реакцию проводят по оптимизированным протоколам; анализ сцепления, картирование QTL и обработку данных выполняют с применением программного обеспечения JoinMap, QTL IciMapping и TASSEL. Достоверность различий оценивают методами дисперсионного анализа.

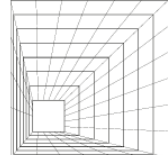
Результаты и обсуждение

Молекулярные маркеры хозяйственно ценных признаков баклажана. Для баклажана идентифицированы и картированы гены и локусы, определяющие устойчивость к важнейшим болезням и вредителям, а также качество плодов; для многих из них разработаны сцепленные молекулярные маркеры. Наибольшее значение для открытого грунта имеют гены устойчивости к увяданиям различной природы, к плодovому и побеговому мотыльку и галловой нематоде, а также локусы, контролирующие партенокарпию, окраску, форму плода и систему мужской стерильности для производства гибридных семян. Основные из них приведены в таблице 1.

Таблица 1.

Важнейшие хозяйственно ценные признаки баклажана и сцепленные с ними молекулярные маркеры

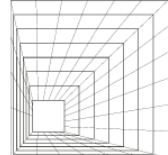
Признак	Ген / локус / QTL	Тип маркера	Значение для открытого грунта
Устойчивость к бактериальному	QTL Bwr-6, Bwr-12	SSR, SNP	Основная почвенная



увяданию (<i>Ralstonia solanacearum</i>)			инфекция открытого грунта
Устойчивость к фузариозному увяданию (<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>melongenae</i>)	Rfo-sa1 (от <i>S. aethiopicum</i>)	SCAR, CAPS	Защита в условиях повторной культуры
Устойчивость к вертициллёзному увяданию (<i>Verticillium dahliae</i>)	QTL	SNP, SSR	Снижение потерь при почвенном заражении
Устойчивость к плодovому и побеговому мотыльку (<i>L. orbonalis</i>)	QTL	SSR, SNP	Важнейший вредитель баклажана
Устойчивость к галловой нематode (<i>Meloidogyne</i>)	интрогрессия от <i>S. torvum</i>	SSR, SCAR	Защита корневой системы
Устойчивость к фомопсису (<i>Phomopsis vexans</i>)	QTL	SNP	Снижение плодовой гнили
Партенокарпия	локусы <i>Cor</i> , QTL	SNP, CAPS	Завязываемость при перепадах температур
Окраска плода (антоцианы)	гены синтеза антоцианов (MYB)	CAPS, SNP	Формирование товарной фиолетовой окраски
Форма и размер плода	QTL	SNP	Соответствие товарным стандартам
Отсутствие шиповатости чашечки	Pr	SSR, SCAR	Удобство уборки и товарность
Содержание хлорогеновой кислоты / потемнение мякоти	PPO, QTL	SNP	Качество и лёжкость плодов
Мужская стерильность (для F1)	ЦМС / ГМС, ms	CAPS, SCAR	Основа производства гибридных семян

Примечание: приведены наиболее изученные гены и маркеры, применимые в практической селекции баклажана.

Данные таблицы 1 показывают, что для большинства хозяйственно важных признаков баклажана уже разработаны молекулярные маркеры, пригодные для практического отбора. Особую ценность представляют маркеры генов устойчивости к увяданиям и мотыльку, поскольку в открытом грунте именно эти вредные организмы определяют



основные потери урожая, а их фенотипическая оценка трудоёмка и зависит от условий среды.

Дикие виды *Solanum* как источники устойчивости. Существенная часть генов устойчивости баклажана происходит от диких сородичей, обладающих высокой устойчивостью к почвенным патогенам и вредителям. Наиболее ценными донорами являются *S. torvum*, *S. aethiopicum*, *S. incanum* и другие виды (рисунок 3). Однако межвидовая гибридизация сопровождается переносом нежелательных признаков и требует многократных беккроссов для восстановления генома культурного баклажана. Применение молекулярных маркеров позволяет одновременно контролировать наличие целевого гена (foreground selection) и долю восстановленного генома реципиента (background selection), что многократно ускоряет и удешевляет интрогрессию.

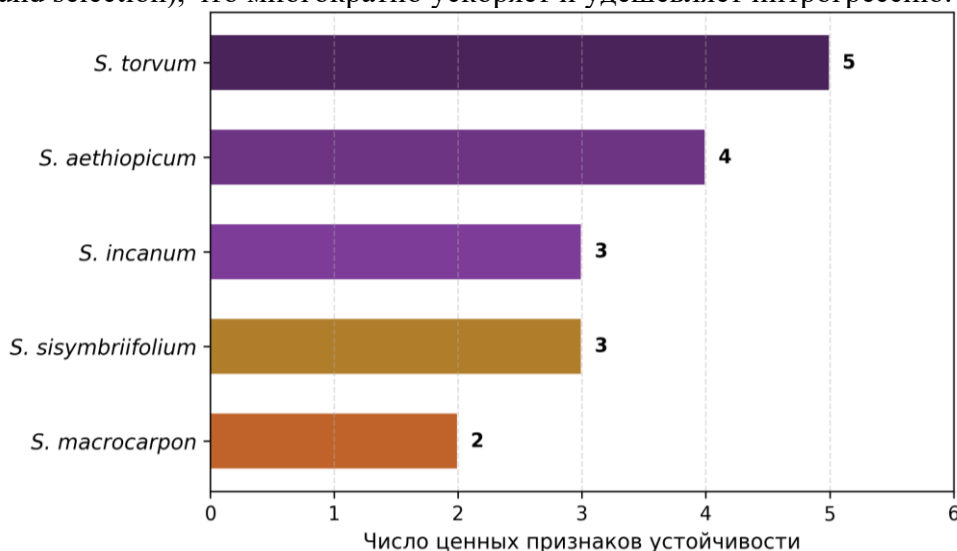


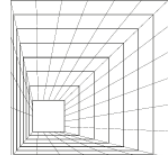
Рисунок 3. Дикие виды рода *Solanum* как источники устойчивости для селекции баклажана

Сравнительная характеристика методов генотипирования. Выбор метода генотипирования определяется задачами программы, числом образцов и локусов, а также имеющимися ресурсами. Сравнительная характеристика основных методов приведена в таблице 2.

Таблица 2.

Сравнительная характеристика методов генотипирования, применяемых в селекции баклажана

Метод	Пропускная способность	Относительная стоимость	Точность	Основная область применения
SSR (микросателлиты)	Низкая — средняя	Средняя	Высокая	Картирование, оценка разнообразия
CAPS / dCAPS	Низкая	Низкая	Высокая	Отбор по отдельным генам
SCAR	Низкая — средняя	Низкая	Высокая	Скрининг устойчивости
KASP (SNP)	Средняя — высокая	Низкая	Очень высокая	Массовый MAS, интрогрессия
SNP-чипы (массивы)	Высокая	Средняя — высокая	Очень высокая	Полногеномный анализ, GS



Генотипирование секвенированием (GBS)	Очень высокая	Высокая	Очень высокая	Открытие маркеров, GWAS
---------------------------------------	---------------	---------	---------------	-------------------------

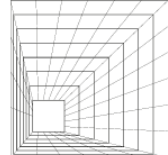
Примечание: *GS* — геномная селекция; *GWAS* — полногеномный поиск ассоциаций.

Как следует из таблицы 2, для рутинного маркер-ориентированного отбора и контроля межвидовой интрогрессии наиболее рационально применение технологии KASP, сочетающей высокую точность, низкую стоимость единичного анализа и возможность автоматизации. Для открытия новых маркеров, картирования QTL и полногеномного поиска ассоциаций целесообразно использовать генотипирование секвенированием и SNP-чипы.

Общая схема маркер-ориентированной селекции. Последовательность этапов маркер-ориентированной селекции при создании гибридов баклажана для открытого грунта представлена на рисунке 1. Процесс включает подбор родительских форм, создание расщепляющихся популяций, их параллельную фенотипическую и молекулярно-генетическую оценку, картирование целевых локусов и отбор желательных генотипов.



Рисунок 1. Основные этапы маркер-ориентированной селекции (MAS) при создании гибридов баклажана для открытого грунта



Сокращение продолжительности селекционного цикла. Важнейшим преимуществом MAS является существенное сокращение продолжительности селекционного процесса за счёт браковки нежелательных генотипов уже на стадии проростков и ускоренного восстановления генома реципиента при беккроссах. Сравнительная оценка продолжительности этапов селекции при классическом и маркер-ориентированном подходах приведена на рисунке 2.

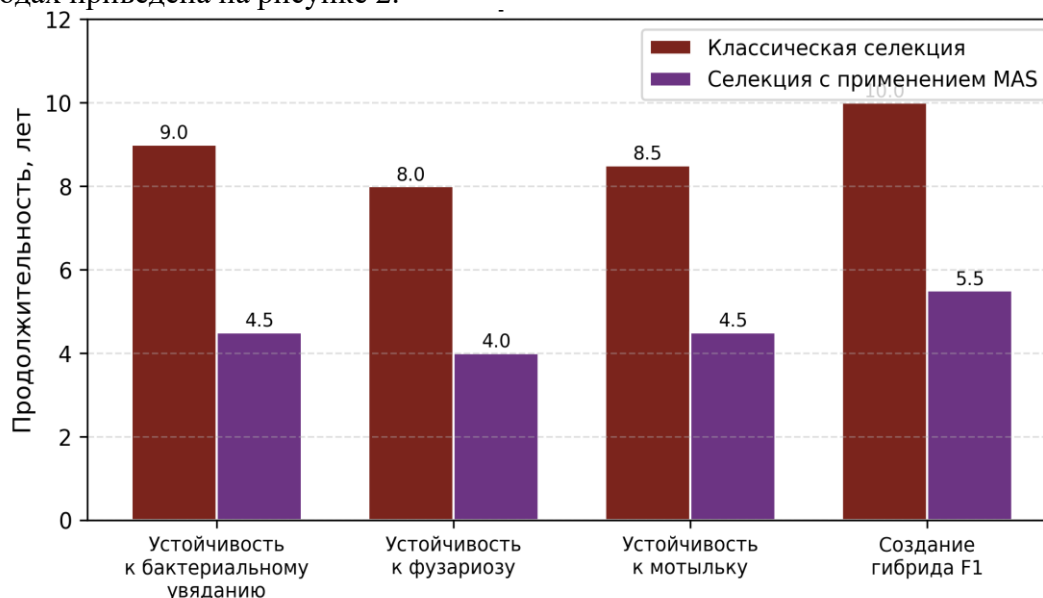
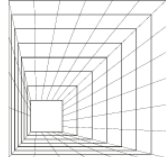


Рисунок 2. Сокращение продолжительности селекционного цикла баклажана при использовании MAS

Приведённые данные свидетельствуют, что применение молекулярных маркеров сокращает сроки создания устойчивых форм и гибридов практически вдвое: продолжительность работ по введению устойчивости к бактериальному увяданию уменьшается с 9 до 4,5 лет, а полный цикл получения гибрида F₁ — с 10 до 5,5 лет. Это обеспечивает более быстрый вывод новых конкурентоспособных гибридов и повышает эффективность использования селекционных ресурсов станции.



Повышение точности отбора и пирамидирование генов. Молекулярные маркеры отражают непосредственно генотип растения, что значительно повышает точность отбора по сравнению с фенотипической оценкой (рисунок 4). Точность отбора возрастает от 56 % при чисто фенотипической оценке до 81–88 % при маркер-ориентированном отборе по одному или нескольким генам и достигает 93 % при геномной селекции.

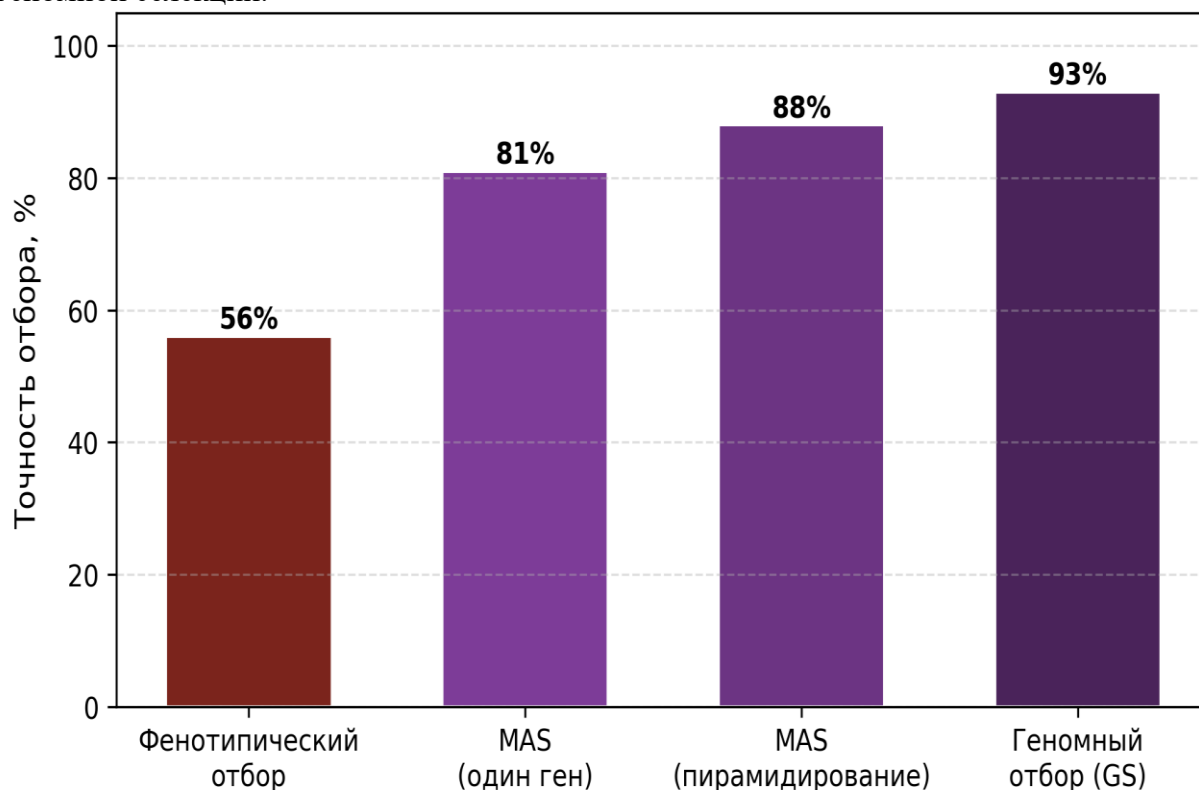
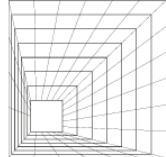


Рисунок 4. Повышение точности отбора при использовании молекулярных маркеров

MAS обеспечивает возможность пирамидирования — объединения в одном генотипе нескольких генов устойчивости к разным патогенам и вредителям. Поскольку растение с одним геном фенотипически неотлично от растения с несколькими генами, классическими методами такое объединение практически неосуществимо. Использование специфичных для каждого гена маркеров (например, QTL устойчивости к бактериальному увяданию в сочетании с геном Rfo-sal устойчивости к фузариозу и QTL устойчивости к мотыльку) позволяет надёжно отбирать растения с полным комплексом целевых генов, обеспечивая более широкую и длительную (durable) устойчивость в условиях открытого грунта.



Применение MAS при производстве гибридных семян. Производство гибридных семян баклажана основано на системах контроля опыления, включая цитоплазматическую (ЦМС) и функциональную мужскую стерильность. Молекулярные маркеры, разработанные для идентификации типа цитоплазмы и генов, контролирующих стерильность и фертильность, позволяют быстро и надёжно определять генотип родительских линий без трудоёмких тестерных скрещиваний. Это ускоряет создание материнских и отцовских линий, повышает чистоту гибридных семян и снижает затраты на их производство.

Перспективы внедрения на Андижанской научно-опытной станции. Внедрение маркер-ориентированной селекции в программы Андижанской научно-опытной станции открывает возможности для ускоренного создания гибридов баклажана открытого грунта, сочетающих высокую урожайность, товарность плодов и комплексную устойчивость. Первоочередными задачами являются: молекулярная паспортизация коллекционных образцов и диких сородичей; маркер-ориентированная интрогрессия генов устойчивости из диких видов *Solanum*; создание родительских линий с пирамидированными генами устойчивости; применение маркеров системы мужской стерильности в семеноводстве. Реализация этих направлений повысит конкурентоспособность отечественных гибридов и снизит зависимость овощеводства региона от импортных семян.

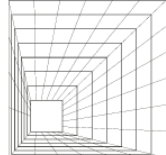
Заключение. Проведённый анализ показывает, что маркер-ориентированная селекция и современные методы генотипирования являются эффективным инструментом создания высокоурожайных гибридов баклажана, пригодных для возделывания в открытом грунте. Основные преимущества применения MAS заключаются в следующем:

- сокращение продолжительности селекционного цикла в 1,8–2 раза за счёт отбора на уровне ДНК на ранних стадиях развития растений;
- повышение точности отбора с 56 % при фенотипической оценке до 81–93% при использовании молекулярных маркеров и геномной селекции;
- эффективный контроль межвидовой интрогрессии генов устойчивости из диких видов *Solanum* с одновременным ускоренным восстановлением генома культурного баклажана при беккроссах;
- возможность пирамидирования нескольких генов устойчивости к болезням и вредителям в одном генотипе, обеспечивающего длительную комплексную устойчивость;
- надёжная идентификация родительских линий по системе мужской стерильности, повышающая эффективность семеноводства гибридов F1;
- снижение затрат труда и средств на создание искусственных инфекционных и инвазионных фонов и многолетние фенотипические оценки.

Внедрение технологий маркер-ориентированной селекции в программы Андижанской научно-опытной станции позволит ускорить создание конкурентоспособных отечественных гибридов баклажана с высокой урожайностью и комплексной устойчивостью к болезням и вредителям, что отвечает задачам развития овощеводства открытого грунта Республики Узбекистан и укрепления её продовольственной безопасности.

Список литературы

1. Collard B. C. Y., Mackill D. J. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. — 2008. — Vol. 363, № 1491. — P. 557–572.



2. Barchi L., Pietrella M., Venturini L. et al. A chromosome-anchored eggplant genome sequence reveals key events in Solanaceae evolution // *Scientific Reports*. — 2019. — Vol. 9. — P. 11769.
3. Salgon S., Jourda C., Sauvage C. et al. Eggplant resistance to the *Ralstonia solanacearum* species complex involves both broad-spectrum and strain-specific quantitative trait loci // *Frontiers in Plant Science*. — 2017. — Vol. 8. — P. 828.
4. Mutlu N., Boyaci F. H., Göçmen M., Abak K. Development of SRAP, SRAP-RGA, RAPD and SCAR markers linked with a *Fusarium* wilt resistance gene in eggplant // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2008. — Vol. 117. — P. 1303–1312.
5. Miyatake K., Saito T., Nunome T. et al. Detailed mapping of a resistance locus against *Fusarium* wilt in cultivated eggplant (*Solanum melongena*) // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2016. — Vol. 129. — P. 357–367.
6. Barchi L., Lanteri S., Portis E. et al. A RAD tag derived marker based eggplant linkage map and the location of QTLs determining anthocyanin pigmentation // *PLoS ONE*. — 2012. — Vol. 7, № 8. — e43740.
7. Toppino L., Vale G., Rotino G. L. Inheritance of *Fusarium* wilt resistance introgressed from *Solanum aethiopicum* into cultivated eggplant // *Molecular Breeding*. — 2008. — Vol. 22. — P. 237–250.
8. Gramazio P., Prohens J., Plazas M. et al. Location of chlorogenic acid biosynthesis pathway and polyphenol oxidase genes in a new interspecific anchored linkage map of eggplant // *BMC Plant Biology*. — 2014. — Vol. 14. — P. 350.
9. Semagn K., Babu R., Hearne S., Olsen M. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP) // *Molecular Breeding*. — 2014. — Vol. 33. — P. 1–14.
10. Frary A., Frary A., Daunay M.-C. et al. QTL hotspots in eggplant (*Solanum melongena*) detected with a high-resolution map and CIM analysis // *Euphytica*. — 2014. — Vol. 197. — P. 211–228.
11. Rotino G. L., Sala T., Toppino L. Eggplant // *Alien Gene Transfer in Crop Plants*. — New York: Springer, 2014. — Vol. 2. — P. 381–409.
12. Plazas M., Vilanova S., Gramazio P. et al. Interspecific hybridization between eggplant and wild relatives from different genepools // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. — 2016. — Vol. 141. — P. 34–44.
13. Xu Y., Crouch J. H. Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice // *Crop Science*. — 2008. — Vol. 48. — P. 391–407.
14. Kumar S., Singh M., Rai M. et al. Marker-assisted selection for disease resistance in solanaceous vegetables // *Vegetable Science*. — 2015. — Vol. 42. — P. 1–12.
15. Абдуллаев И.И. Селекция и семеноводство овощных культур в условиях открытого грунта. — Ташкент, 2024. — 192 с.