

## ПРОГНОЗИРУЮЩИЙ ПОТЕНЦИАЛ ДНК-МАРКЕРОВ В ГЕТЕРОЗИСНОЙ СЕЛЕКЦИИ КУКУРУЗЫ



*Проведен ПЦР-анализ ДНК инбредных линий кукурузы, рассчитаны генетические дистанции между ними, определен аллельный состав и уровень гетерозиса F<sub>1</sub>-гибридов. По мере увеличения генетических дистанций между исходными линиями достоверно возрастал уровень гетерозиса по урожаю зерна гибридов. Выявлена связь аллельного состава микросателлитных локусов инбредных линий и уровня гетерозиса соответствующих гибридов.*

© Н.Э. КОЖУХОВА, Б.Ф. ВАРЕНИК, Ю.М. СИВОЛАП, 2005

**Введение.** Получение стабильно высоких урожаев зерна является актуальным для сельскохозяйственного производства [1]. Успехи гетерозисной селекции кукурузы в значительной мере зависят от генетического разнообразия исходного материала, которое обуславливает физиологический потенциал культуры и способствует созданию высокоурожайных, адаптированных к определенным природным зонам гибридов, обладающих эффективными системами защиты и улучшенным качеством зерна [2].

Подбор линий для гибридных комбинаций традиционно осуществляют на основе характеристики морфологических (фенотипических) признаков. Несмотря на то, что эти методы для некоторых целей достаточно эффективны, морфологические сравнения имеют такие ограничения, как субъективность в анализе признака; влияние среды или техники возделывания на проявление признака; ограниченные различия между сортами близкородственного происхождения; возможность тестирования только на стадии взрослых растений и др. Эти ограничения, а также возрастающие масштабы селекции кукурузы инициируют разработку новых, более эффективных методов оценки и распределения исходного материала по степени генетической удаленности [3].

Наличие связи между генетической дивергенцией родительских форм и гетерозисом простых гибридов, показанное в 1962 г. Моллом и соавт. [4], послужило началом анализа корреляции между урожаем зерна F<sub>1</sub>-гибридов и генетическими дистанциями, полученными с использованием различных маркеров [5, 6]. В 1991 г. осуществлены теоретические расчеты линейной корреляции между показателями генетических дистанций линий, полученными на основе информации о маркерных локусах, и гетерозисом у соответствующих F<sub>1</sub>-гибридов [7]. Авторами сделан вывод о том, что прогнозирование гетерозиса F<sub>1</sub>-гибридов на основе маркерных локусов может быть более эффективным, если маркеры отбирают по их родству к аллелям, связанным с желаемыми гетерозисными признаками.

Анализ полиморфизма белковых систем, в частности запасных белков, сыграл определенную роль в изучении генетического разнообразия селекционного материала. Несмотря на относительную простоту, быстроту, дешевизну данного вида анализа, белки ограничены в использовании по числу систем, которые можно визуализи-

ровать, и на изозимную экспрессию могут влиять условия среды. Пригодность анализа для решения определенных селекционных проблем также ограничена недостаточной представленностью генома из-за малого числа энзимных локусов, имеющих у большинства видов, и небольшого числа полиморфных локусов, обычно обнаруживаемых в селекционном материале с узкой генетической основой [8].

В последние десятилетия стало возможным получение информации о степени генетических различий сортов, линий, гибридов, представляющих интерес в качестве исходного материала, при использовании ДНК-маркеров. Преимущества маркеров, основанных на типировании ДНК, следующие: независимость последовательности ДНК организма от природных условий; наличие идентичной ДНК в каждой живой клетке растения, что позволяет проводить исследование любой ткани; потенциальная возможность получения неограниченного количества информативных ДНК-маркеров.

Новое поколение ДНК-маркеров, генерируемых в результате ферментативной амплификации определенных участков ДНК с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР), вошло в практику исследования генетического разнообразия исходного селекционного материала [9]. Различные типы ПЦР-анализа (RAPD-, SSR-, ISSR-ПЦР) позволяют решать широкий спектр генетико-селекционных задач, в том числе проводить идентификацию и оценку степени родства исходного материала, проверять генетическую чистоту сортов, линий, гибридов, классифицировать исходный материал в важные для практической селекции группы [10]. ПЦР-маркеры также используют для демонстрации их прогнозирующего потенциала в гетерозисной селекции различных сельскохозяйственных культур, в частности, кукурузы [11, 12], подсолнечника [13], риса, сои [14], гороха [15].

Цель нашей работы заключалась в ПЦР-анализе молекулярно-генетического разнообразия инбредных линий кукурузы для оценки прогнозирующего потенциала ДНК-маркеров. Для достижения поставленной цели решали следующие задачи: дифференциация инбредных линий с помощью ISSR- и SSR-маркеров; расчет генетических дистанций между линиями по данным ISSR-анализа; анализ корреляций генетических

дистанций между родительскими линиями с показателем урожайности гибридов; поиск ассоциаций аллельного состава микросателлитных локусов инбредных линий с уровнем гетерозиса гибридов.

**Материалы и методы.** Анализировали 15 инбредных линий кукурузы, относящихся к ранней группе спелости: Од7, Од17, Од18, Од24, Од139, Од141, Дк2/165, Oh43, X5753, R221, PLS61, W401, Екс15, ВАМ97, Ок109.

ДНК выделяли из смеси 5–7-дневных этилированных проростков согласно СТАВ-методу [16].

ПЦР проводили на термоциклере «Терцик» («ДНК-Технология», Россия) в следующем температурном режиме: начальная денатурация — 93 °С, 1 мин; 30 циклов — 93 °С, 30 с; 55 °С, 30 с; 70 °С, 1 мин; заключительная элонгация — 70 °С, 2 мин. Реакционная смесь объемом 20 мкл содержала буфер, в состав которого входили 50 мМ КСl; 20 мМ трис-НСl рН 8,4; 2 мМ MgCl<sub>2</sub>; 0,01 % твин-20; 0,2 мМ каждого из dNTPs; 0,2 мкМ праймера; 20 нг ДНК; 1 ед. ДНК-полимеразы Taq.

Использовали десять ISSR-праймеров следующей последовательности: (ac)<sub>9</sub>g; (ag)<sub>9</sub>c; (agc)<sub>6</sub>g; (gt)<sub>9</sub>c; (gct)<sub>6</sub>a; (gtg)<sub>7</sub>a; (ga)<sub>9</sub>c; (ca)<sub>10</sub>c; gt(cac)<sub>7</sub>; (ct)<sub>9</sub>g и 20 пар праймеров к микросателлитным локусам phi001, phi064, phi127, phi083, phi029, phi047, phi076, phi093, phi008, phi085, phi070, nc012, phi051, phi091, phi116, phi115, phi061, phi027, phi041, phi071, расположенных по два на каждой хромосоме (дизайн праймеров и характеристика SSR-локусов приведены в MaizeDB [17]).

Продукты амплификации SSR-локусов фракционировали с помощью электрофореза в 10%-ных полиакриламидных гелях, а ISSR-ампликоны — в 2%-ных «подводных» агарозных гелях. Электрофорез проводили при комнатной температуре в течение 2 ч при 500 или 100 В в 1×TBE-буфере в аппарате для вертикального или горизонтального электрофореза («Hoefel Scientific Instruments», США) соответственно. Продукты SSR- и ISSR-амплификации детектировали окрашиванием азотнокислым серебром или бромистым этидием соответственно. Видеоизображение электрофоретических профилей амплифицированной ДНК получали с помощью системы документации и анализа электрофорезных гелей Image Master VDS («Amersham Pharmacia Biotech», Австрия).

Подсчет генетических дистанций согласно коэффициенту NL по данным электрофоретического разделения продуктов амплификации осуществляли с помощью компьютерной программы «TREE 4.5» [18]. Истинный гетерозис рассчитывали по [19]. Корреляционный анализ проводили по [20].

**Результаты исследований и их обсуждение.**  
**ISSR-анализ.** При ПЦР-анализе с использованием десяти ISSR-праймеров получены спектры амплифицированной ДНК, индивидуальные для

каждой линии и включающие от 10 до 17 компонентов. Проанализировано 187 ампликонов, из которых 87 % полиморфных.

Значения генетических дистанций (D) между линиями варьировали от 0,033 до 0,538. Согласно значениям D пары линии разделены на четыре группы: I —  $D < 0,2$ ; II —  $0,2 < D < 0,3$ ; III —  $0,3 < D < 0,4$ ; IV —  $D > 0,4$  (табл. 1). В I группе генетические дистанции составляли от 0,033 до 0,182; во II группе — от 0,200 до 0,294; в III — от 0,300 до 0,399; в IV — от 0,412 до 0,538. Среднее значение

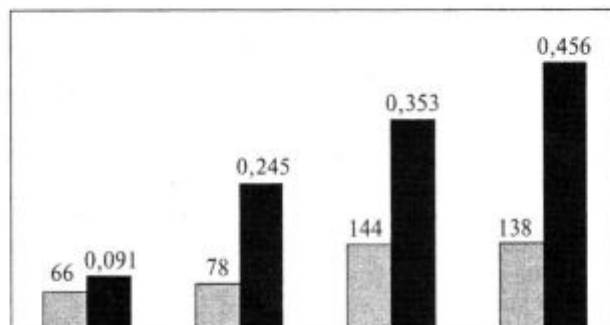
Таблица 1

Значения генетических дистанций (D) между инбредными линиями и гетерозис (H) соответствующих гибридов

Гибрид между линиями		H, %	D	Гибрид между линиями		H, %	D
I группа				III группа			
Од7	Од139	3	0,033	Од24	R221	44	0,3
Од24	Од139	6	0,033	W401	EKC15	84	0,3
Од18	Од7	46	0,033	Oh43	OK109	75	0,333
Од24	Од17	47	0,033	X5753	BAM97	76	0,333
W401	Од18	66	0,033	Oh43	X5753	122	0,333
Од139	PLS61	90	0,033	Од18	Од141	253	0,333
Од24	Од18	68	0,068	X5753	Од17	160	0,368
Од24	W401	96	0,091	Од7	R221	200	0,368
ДК2/165	Од139	15	0,143	Од7	Oh43	84	0,375
R221	OK109	82	0,143	ДК2/165	BAM97	140	0,399
Од7	Од17	139	0,176	ДК2/165	R221	225	0,399
PLS61	W401	98	0,182	R221	PLS61	267	0,399
ДК2/165	W401	122	0,182	Среднее		144	0,353
Среднее		66	0,091				
II группа				IV группа			
Од18	Од139	19	0,2	R221	BAM97	57	0,4
OK109	Од141	63	0,2	OK109	EKC15	94	0,412
Од24	PLS61	86	0,2	Oh43	R221	104	0,412
X5753	W401	11	0,217	Од139	R221	82	0,429
W401	OK109	17	0,217	PLS61	X5753	97	0,429
Од17	R221	165	0,222	Од18	X5753	113	0,467
X5753	Од24	6	0,238	Од17	Oh43	148	0,467
X5753	R221	9	0,238	BAM97	Од7	156	0,474
ДК2/165	X5753	36	0,238	Од18	R221	373	0,474
Од139	BAM97	39	0,238	ДК2/165	EKC15	169	0,5
Од18	Oh43	166	0,25	Oh43	EKC15	124	0,538
Од18	BAM97	65	0,263	Среднее		136	0,456
ДК2/165	Од18	113	0,263				
Од141	R221	122	0,263				
X5753	OK109	36	0,273				
Од139	X5753	73	0,273				
R221	W401	110	0,273				
W401	BAM97	177	0,273				
ДК2/165	Oh43	123	0,294				
Од17	Од141	130	0,294				
Среднее		78	0,245				

урожая при 14 %-ной влажности зерна линий за 2003 г. составило 8,2 ц/га, гибридов — 19,6 ц/га. Определили истинный гетерозис (Н) по урожаю зерна (табл. 1). Среднее значение Н составило 108 %.

Сравнили группировку исходных линий, осуществленную по значениям D, с распределением уровня гетерозиса (табл. 1). Среднее значение D I группы линий составило 0,091, II — 0,245, III — 0,353, IV — 0,456. Среднее значение Н гибридов, полученных от скрещивания линий I—IV групп, составило 66, 78, 144 и 138 % соответственно. Коэффициенты корреляции г значений генетических дистанций между линиями и уровнем гетерозиса соответствующих гибридов следующие: 0,60; 0,46; 0,61 (достоверно при уровне значимости P = 0,05) и 0,41 (недостоверно) для линий I—IV групп соответственно. По мере увеличения значений генетических дистанций между исходными линиями наблюдается достоверное возрастание уровня гетерозиса соответствующих гибридов (рисунок). С учетом низких значений генетических дистанций между линиями возможна «выбраковка» близкородственных скре-



Сравнение средних значений генетических дистанций между исходными линиями, рассчитанными по данным ISSR-анализа, и уровня гетерозиса соответствующих гибридов

щиваний, а высокие значения генетических дистанций позволяют прогнозировать получение высокогетерозисных гибридов.

Наши результаты согласуются с представленными в работе [21]. Авторы с помощью RAPD-ПЦР с 32 праймерами оценили генетическое разнообразие 18 тропических инбредных линий кукурузы и определили корреляции между гене-

Таблица 2

Сравнение уровня гетерозиса простых гибридов кукурузы и аллельного состава SSR-локусов исходных линий

SSR-локус (код)	Oa139	OK109	Oa24	W401	ВAM97	X5753	On43	EKC15	DK2/165	Oa141	Oa18	PLS61	Oa17	Oa7	R221	Коэффициент корреляции
	Средний гетерозис, %															
	38	58	59	65	78	99	111	121	126	126	149	155	180	199	222	
phi001 (A)	1	1	3	1	1	1	2	2	4	3	3	2	3	4	3	<b>0,678185</b>
phi064 (B)	1	2	2	2	1	2	3	2	2	3	3	2	4	4	3	<b>0,767604</b>
phi127 (C)	1	1	3	2	2	1	2	2	3	2	2	3	3	3	2	0,501771
phi083 (D)	2	2	2	2	1	3	3	2	1	1	1	1	1	1	2	-0,37432
phi029 (E)	2	2	2	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	-0,34997
phi047 (G)	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	-0,06702
phi076 (H)	3	2	3	2	2	2	2	2	1	1	3	1	1	1	1	-0,68175
phi093 (J)	2	2	3	2	1	2	2	1	3	1	1	1	2	2	2	-0,24674
phi008 (K)	4	4	3	3	2	3	2	2	2	1	2	2	2	2	1	-0,76605
phi085 (L)	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	<b>0,543713</b>
phi070 (M)	2	2	2	1	2	3	2	3	2	2	3	3	2	2	2	0,23689
nc012 (N)	2	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	<b>0,572149</b>
phi051 (O)	4	3	4	4	3	3	3	2	2	2	2	1	2	2	2	-0,7977
phi091 (P)	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	-0,55157
phi116 (Q)	3	2	3	2	1	2	3	2	2	2	2	1	2	2	2	-0,31661
phi115 (R)	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	<b>0,696068</b>
phi061 (S)	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	<b>0,567004</b>
phi027 (T)	1	1	2	2	1	1	3	2	2	2	3	2	2	2	3	<b>0,608158</b>
phi041 (U)	3	2	2	2	1	2	2	2	3	2	3	3	3	4	3	<b>0,62581</b>
phi071 (V)	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	<b>0,654473</b>



Таблица 3

Сравнение уровня гетерозиса и аллельного состава SSR-локусов у простых гибридов кукурузы

Уровень гетерозиса, %	Наиболее часто встречающиеся сочетания аллелей SSR-локусов									
	phi001	phi064	phi127	phi083	phi029	phi047	phi076	phi093	phi008	phi085
0—5	<b>13</b>	22	<b>13</b>	<b>22</b>	<b>11</b>	12	<b>13</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	12
50—100	<b>12</b>	22	<b>22</b>	12	<b>22</b>	12	12	<b>22</b>	<b>23</b>	12
100—150	<b>14</b>	<b>23</b>	23	<b>11</b>	12	12	12	<b>13</b>	<b>22</b>	12
>150	<b>34</b>	<b>34</b>	23	12	12	<b>22</b>	12	12	12	<b>22</b>
Коэффициент корреляции	<b>0,796782</b>	<b>0,816199</b>	<b>0,824107</b>	-0,77139	-0,17419	<b>0,77459</b>	-0,7746	-0,77159	-0,85907	<b>0,77459</b>

Уровень гетерозиса, %	Наиболее часто встречающиеся сочетания аллелей SSR-локусов									
	phi129	phi070	phi051	phi091	phi116	phi115	phi061	phi027	phi041	phi071
0—5	22	12	<b>24</b>	<b>11</b>	<b>22</b>	<b>11</b>	12	<b>12</b>	23	<b>22</b>
50—100	23	12	23	12	23	12	12	<b>13</b>	<b>22</b>	12
100—150	22	12	23	12	23	12	22	23	23	12
>150	23	<b>22</b>	23	12	12	12	22	23	23	12
Коэффициент корреляции	0,447214	<b>0,77459</b>	-0,7746	<b>0,77459</b>	-0,72336	<b>0,77459</b>	<b>0,89442</b>	<b>0,91365</b>	0,258199	<b>-0,7746</b>

тическими дистанциями, рассчитанными по данным ПЦР-анализа, и важными агрономическими признаками и гетерозисом у простых гибридов. Авторы показали возможность использования RAPD-техники для уменьшения количества неэффективных скрещиваний. Однако следует отметить, что одним из недостатков RAPD-техники является недостаточный уровень воспроизводимости результатов: из-за небольшой длины праймеров их отжиг проводят при относительно низкой температуре, что приводит к неполной комплементации в сайтах праймирования; RAPD-профиль ДНК может различаться в условиях разных лабораторий. Аналогичные исследования проведены на двух подвидах риса с использованием ПЦР со 100 произвольными декамерными праймерами и 22 парами SSR-праймеров [22]. Авторы показали, что генетические дистанции, рассчитанные на основе RAPD- и SSR-ПЦР-анализа, могут быть успешно использованы для прогнозирования гетерозиса по урожаю у внутривидовых гибридов, но не у межвидовых гибридов.

**SSR-анализ.** ПЦР-анализ 20 микросателлитных локусов позволил получить индивидуальные для каждого генотипа наборы аллелей. Для всех инбредных линий отмечено гомозиготное состояние исследованных локусов. В табл. 2 представлены данные генотипирования линий.

Аmplифицированные аллели кодировали 1, 2, n от низкомолекулярного по возрастанию молекулярной массы.

Сравнительный анализ аллельного состава SSR-локусов линии и гибридов среднего уровня гетерозиса, полученных от скрещивания данной линии со всеми остальными, показал достоверную корреляцию (уровень значимости P = 0,05) по девяти микросателлитным локусам (значения выделены жирным шрифтом в табл. 2).

При разделении линий на три группы по уровню гетерозиса соответствующих гибридов (I группа — гетерозис до 100%; II группа — 100—150%; III группа — выше 150%) выявилась взаимосвязь аллельного состава SSR-локусов с уровнем гетерозиса, что дало возможность записать модельные генетические формулы «линии X»: A<sub>1</sub>B<sub>2</sub>C<sub>1</sub>K<sub>1</sub>M<sub>1</sub>R<sub>1</sub>S<sub>1</sub>U<sub>1</sub> и «линии Y»: A<sub>3</sub>B<sub>4</sub>C<sub>3</sub>D<sub>1</sub>E<sub>1</sub>I<sub>2</sub>K<sub>2</sub>M<sub>2</sub>O<sub>1</sub>S<sub>2</sub>T<sub>3</sub>U<sub>2</sub>, предположительно обладающие разной комбинационной способностью. Буквенная часть генетической формулы означает микросателлитный локус (кодировка приведена в табл. 2), цифровая часть — аллель, полученный по данному локусу для определенного генотипа. Так как исследованные линии гомозиготны по всем анализированным микросателлитным локусам, в формуле указан только один аллель. Если при генотипировании какой-либо линии аллельный состав по локусам А, В, С, К,

M, R, S, U будет таким же, как у модельной «линии X» (при этом аллельный состав по остальным локусам может быть любым), возможно предположить, что для данной линии характерна низкая комбинационная способность. Аналогично, при совпадении аллельного состава какой-либо линии и «линии Y» данная линия будет обладать высокой комбинационной способностью.

Результаты генотипирования линий использовали для определения аллельного состава соответствующих гибридов, учитывая, что наследование аллелей определенного локуса осуществляется по законам Менделя, т.е. в каждом локусе гибрид F<sub>1</sub> должен получить один аллель от материнской линии, другой — от отцовской. Следовательно, гибрид F<sub>1</sub> объединяет аллели исходных форм (данные не приведены). Сравнили группировку гибридов, осуществленную по уровню проявленного ими гетерозиса (I группа — гетерозис до 50 %; II группа — 50—100 %; III группа — 100—150 %; IV группа — выше 150 %), и аллельный состав микросателлитных локусов. Выявлены достоверные корреляции ( $P = 0,05$ ) между уровнем гетерозиса и аллельным составом по 7—11 SSR-локусам для разных групп гибридов. Для каждой группы гибридов отобраны наиболее часто встречающиеся сочетания аллелей исследованных локусов (табл. 3). Следует отметить, что количество гомозиготных локусов в суммарном наборе, характерном для определенной группы гибридов, уменьшалось по мере роста уровня гетерозиса (8, 5, 4, 4 гомозиготных локусов у I, II, III, IV групп гибридов соответственно). Подсчитали корреляции между уровнем гетерозиса и сочетаниями аллелей отдельных микросателлитных локусов (достоверные при  $P = 0,05$  значения выделены жирным шрифтом). Коэффициент корреляции уровня гетерозиса и суммарного набора аллелей по 20 SSR-локусам составил 0,77 (достоверно при  $P = 0,05$ ).

Определили сочетание состава аллелей и состава локусов, характерное для определенной группы гибридов (выделены жирным шрифтом в табл. 3). Уникальное сочетание аллелей и локусов в предполагаемом гибриде, вычисленное по генотипам исходных линий, позволит отнести его в группу с определенным уровнем гетерозиса, что исключит малоэффективные скрещивания.

В нашей работе исследовано относительно не-

большое число микросателлитных локусов, расположенных по два на каждой из 10 хромосом кукурузы, но без какой-либо связи с локусами количественных признаков, влияющих на гетерозис (Quantitative Trait Loci, QTL). Поэтому данные SSR—ПЦР-анализа не использовали для подсчета генетических дистанций между линиями и дальнейшего прогнозирования гетерозиса простых гибридов. Это согласуется с результатами ПЦР-анализа 23 микросателлитных локусов 12 самоопыленных линий кукурузы [23]. Коэффициенты корреляции генетических дистанций между линиями, подсчитанные по данным SSR-анализа, и гетерозисом соответствующих простых гибридов были относительно малы, недостоверны и признаны авторами недостаточными для предсказания гетерозиса.

Молекулярно-генетическая идентификация и оценка степени родства исходного материала имеют большое значение в практической селекции на гетерозис. Эмпирический характер отбора из десятков тысяч наиболее продуктивных гибридных комбинаций приводит к огромному объему неинформативных тестерных скрещиваний, значительным затратам времени и средств, а также не всегда обеспечивает желательный результат. Внедрение в селекционную практику ДНК-технологий оценки исходного материала позволяет проводить дифференциацию и идентификацию линий и гибридов кукурузы, определять степень генетической дивергенции между ними и более целенаправленно подбирать родительские пары для получения высокогетерозисных простых гибридов.

**SUMMARY.** PCR-analysis of maize inbred lines has been carried out. Genetic distances between the lines have been calculated, allelic composition and heterosis level of F<sub>1</sub>-hybrids have been determined. Heterosis level of hybrid seed yield risen according to increasing of genetic distances between initial lines. Correlation of allelic composition of inbred line microsatellite loci and heterosis level of the respective hybrids has been revealed.

**РЕЗЮМЕ.** Проведено ПЛР-аналіз ДНК інбредних ліній кукурудзи, розраховано генетичні дистанції між ними, визначено алельний склад і рівень гетерозису F<sub>1</sub>-гібридів. При збільшенні генетичних дистанцій між вихідними лініями достовірно зростає рівень гетерозису за врожаєм зерна гібридів. Виявлено зв'язок алельного складу микросателітних локусів інбредних ліній і рівня гетерозису відповідних гібридів.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Козубенко Л., Чуников Н., Камышан Т. Генетико-селекционные аспекты гетерозисной селекции кукурузы // Труды по фундаментальной и прикладной генетике (к 100-летию юбилею генетики). — Харьков : Штрих. 2001. — С. 183—196.
2. Коломацкая В.П. Изучение линий кукурузы и проблема создания базовых коллекций // Современные проблемы генетики, биотехнологии и селекции растений : Сб. тез. Международ. конф. молод. ученых. — Харьков, 2001. — С. 192—193.
3. Morell M., Peakall R., Appels R., Preston L., Lloyd L. DNA profiling techniques for plant variety identification // Austr. J. Exp. Agric. — 1995. — 35. — P. 807—819.
4. Moll R. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize // Crop Sci. — 1962. — № 2. — P. 197—198.
5. Stuber C., Goodman M. Allozyme genotypes for popular and historically important inbred lines of corn // USDA, Agric. Res. Serv., Southern Series. — 1983. — 16. — 28 p.
6. Smith J., Smith O. The use of morphological, biochemical, and genetic characteristics to measure distance and to test for minimum distance between inbred lines of maize (*Zea mays* L.) // UPOV Document., 1989. — 18 p.
7. Charcosset A., Lefort-Buson M., Gallais A. Relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci: a theoretical computation // Theor. and Appl. Genet. — 1991. — 81. — P. 571—575.
8. Melchinger A., Lee M., Lamkey K., Woodman W. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: relation to estimated genetic effects in maize inbreds // Crop Sci. — 1990. — 30. — P. 1033—1040.
9. Mullis K., Faloona F., Scharf S., Saiki R., Horn G., Erlich H. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: The polymerase chain reaction // Cold Spring Symp. Quant. Biol. — 1986. — 51. — P. 263—273.
10. Pejic I., Ajmone-Marsan P., Morgante M., Kozumplick V., Castiglioni P., Taramino G., Motto M. Comparative analysis of genetic similarity among maize inbred lines detected by RFLPs, RAPDs, SSRs and AFLPs // Theor. and Appl. Genet. — 1998. — 97. — P. 1248—1255.
11. Вербницкая Т.Г., Сиволоп Ю.М., Соколов В.М. Генетический полиморфизм линий кукурузы и его связь с продуктивностью гибридов // Докл. РАСХН. — 1997. — 4. — С. 10—12.
12. Ajmone-Marsan P., Castiglioni P., Fusari F., Kuiper M., Motto M. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance in maize as revealed by RFLP and AFLP markers // Theor. and Appl. Genet. — 1998. — 98. — P. 219—227.
13. Сиволоп Ю.М., Солоденко А.Е., Бурлов В.В. Исследование молекулярно-генетического разнообразия инбредных линий и уровня гетерозиса у гибридов подсолнечника // Цитология и генетика. — 1998. — 32. — С. 5—9.
14. Cerna F., Cianzio S., Rafalski A., Tingey S., Dyer D. Relationship between seed yield heterosis and molecular marker heterozygosity in soybean // Theor. and Appl. Genet. — 1997. — 95, № 3. — P. 460—467.
15. Sant V., Patankar A., Sarode N., Mhase L., Sainani M., Deshmukh R., Ranjekar P., Gupta V. Potential of DNA markers in detecting divergence and in analyzing heterosis in Indian elite chickpea cultivars // Theor. and Appl. Genet. — 1999. — 98, № 8. — P. 1217—1225.
16. Сиволоп Ю.М., Календарь Р.Н. Генетический полиморфизм ячменя, детектируемый ПЦР с произвольными праймерами // Генетика. — 1995. — 31, № 10. — С. 1358—1364.
17. www.maizegdb.org
18. Календарь Р.Н. Компьютерная программа для построения эволюционных деревьев на основе электрофореграмм ДНК и белков // Молекулярно-генетические маркеры и селекция растений : Материалы конф. — Киев, 1994. — С. 25—26.
19. Домашнев П.П., Дзюбецкий Б.В., Костюченко В.И. Селекция кукурузы. — М.: Агропромиздат, 1992. — 208 с.
20. Рокшцкий П.Ф. Биологическая статистика. — Минск : Вышэйш. шк., 1973. — 320 с.
21. Lanza L., de Souza C., Ottoboni L., Vieira V., de Souza A. Genetic distance of inbred lines and prediction of maize single-cross performance using RAPD markers // Theor. and Appl. Genet. — 1997. — 94, № 8. — P. 1023—1030.
22. Xiao J., Li J., Yuan L., McCouch S., Tanksley S. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance and heterosis in rice as revealed by PCR-based markers // Theor. and Appl. Genet. — 1996. — 92, № 6. — P. 637—643.
23. Дринич М., Трифунович С., Дринич Г., Константинов К. Генетическая дивергенция на основе SSR-молекулярных маркеров и прогнозирование гетерозиса кукурузы // Кукуруза и сорго. — 2003. — № 5. — С. 20—27.

Поступила 13.10.04