



© О. А. Орловская, Л. В. Корень,
Л. В. Хотылева

УДК 575.222.78: 633.11+633.14

Институт генетики и цитологии
НАН Республики Беларусь

ВЛИЯНИЕ СТЕПЕНИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ РОДИТЕЛЕЙ НА УРОВЕНЬ ГЕТЕРОЗИСА ГИБРИДОВ F₁ ЯРОВОЙ ТРИТИКАЛЕ

✿ Проведено изучение ДНК полиморфизма 20 образцов яровой тритикале на основе ISSR- и RAPD-маркеров, что дало возможность сгруппировать изученный материал по степени генетического родства и подобрать генетически дивергентные родительские пары для скрещиваний с целью создания гибридов с высоким эффектом гетерозиса. Изучено проявление гетерозиса у полученных F₁-гибридов тритикале. Оценка влияния степени генетической дивергенции родителей на уровень гетерозиса F₁-гибридов выявила, что вероятность получения гетерозисных гибридов возрастает с увеличением значений генетических дистанций между родительскими компонентами.

✿ **Ключевые слова:** тритикале (*×Triticosecale* Wittmack); ISSR- и RAPD-маркеры; генетическая дивергенция; гетерозис.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из крупнейших достижений биологической и агрономической науки и практики является получение и широкое распространение гибридных форм хозяйственно важных растений, характеризующихся выраженным гетерозисным эффектом. Современный опыт неоспоримо свидетельствует о том, что использование эффекта гетерозиса является наиболее эффективным приемом увеличения валовой продукции в растениеводстве, значительно снижающим затраты труда и средств на единицу производимой продукции. Использование лучших по своей продуктивности гетерозисных гибридов обеспечивает увеличение урожайности сельскохозяйственных культур на 10–30%. Однако недостаточное развитие теоретических исследований в этой области сдерживает разработку предложений для производства, позволяющих более широко использовать гетерозисный эффект в сельском хозяйстве как большой резерв увеличения сельскохозяйственной продукции (Melchinger et al., 2007; Duvick, 1999).

К настоящему времени получили развитие технологии ДНК-анализа, позволяющие решать вопросы большого научного и практического значения, а также раскрывшие широкие возможности для исследования фундаментальных основ общебиологических процессов и явлений. Они позволяют подняться на качественно новую ступень и перейти от изучения теоретических моделей, описываемых классическими методами генетики и математической статистики, к исследованию генов и их взаимодействий на уровне ДНК и РНК (Stuber et al., 1999; Meyer et al., 2007; Kusterer et al., 2007). Появление молекулярных технологий послужило толчком к развитию нового витка исследований явления гетерозиса, ориентированных на углубление понимания этого феномена. Среди них особое место занимает создание гетеротических групп для гибридной селекции сельскохозяйственных культур с помощью методов молекулярного анализа (Bao et al., 2005; Song et al., 2007).

В последнее время все большее внимание исследователей привлекает гетерозис у тритикале. Тритикале (*×Triticosecale* Wittmack) (AABBRR, $2n = 6x = 42$), являясь гибридной культурой, имеет более мощное развитие по сравнению с пшеницей и рожью. Полагают, что данная культура обладает большим потенциалом проявления гетерозиса, чем пшеница, вследствие того, что в состав генома тритикале входит набор хромосом ржи, который обуславливает склонность к перекрестному опылению (Oettler et al., 2005). Анализу проявления гетерозисного эффекта у тритикале посвящен ряд работ, в которых прослеживается наличие гетерозиса при скрещивании как яровых, так и озимых форм (Pfeiffer et al., 1998; Oettler et al., 2001; Goral et al., 2005; Fischer et al., 2010). Показано, что гетерозис может с успехом применяться для повышения урожайности и улучшения отдельных компонентов качества зерна тритикале.

Важной предпосылкой для разработки программы гетерозисной селекции у тритикале является получение достаточно высокого гетерозиса. Фундаментальной проблемой в гетерозисной селекции является выбор родителей и идентифи-

Поступила в редакцию 03.05.2012
Принята к публикации 07.08.2012

кация гетерозисных гибридных комбинаций. В последние годы в литературе появились сведения об использовании ДНК-маркеров для предсказания гетерозиса у гибридов кукурузы (Schrage, Möhring, Maureg, et al., 2009), пшеницы (Fabrizius et al., 1998) и тритикале (Vyhnanek et al., 2009; Tams et al., 2002). Изучение молекулярно-генетических основ гетерозиса с использованием новейших методов генетики позволит разработать подходы к идентификации ценного исходного материала для селекции на гетерозис, которые способны обеспечить сокращение затрат на создание новых конкурентоспособных высокопродуктивных гибридов ряда сельскохозяйственных культур. Скрещивания между генетически отдаленными формами могут быть предпочтительнее для получения гетерозисных гибридов, чем между близкородственными формами, в связи с чем, целью нашего исследования является подбор генетически дивергентных родительских пар тритикале посредством методов молекулярного маркирования и изучение возможности прогнозирования эффекта гетерозиса у F₁-гибридов яровой тритикале на основе оценки ДНК-полиморфизма родительских компонентов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследование включены 20 образцов яровой тритикале, в том числе 3 белорусских сорта Узор, Лотос, Ульяна; 3 сорта польской селекции Матейко, Ванад, Дублет; 6 линий из РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» и 8 линий с различными системами генов яровизации, отобранных из F₈, ранее синтезированных нами первичных тритикале (Khotyljova, Koren, Kaminskaya, 1998). Пшенично-ржаные амфигаплоиды получены на основе почти изогенных по локусам Vrn1—3 линий мягкой пшеницы, созданных на основе сортов Triple Dirk (TD) и Мироновской 808 (M 808). В качестве опылителя использовали диплоидную озимую рожь Восход и яровую аллоплазматическую рожь (табл. 1).

Анализ полиморфизма фрагментов ДНК проводили с использованием ISSR и RAPD-маркеров. Растительную ДНК выделяли из смеси зеленых листьев 3-х индивидуальных растений каждого образца с помощью набора

«Genomic DNA Purification Kit» (Fermentas). Для ISSR-анализа использовали семь праймеров, из которых пять праймеров содержали динуклеотидный повтор (ISSR24, ISSR4, ISSR11, ISSR10, ISSR9), два — тринуклеотидный (ISSR2, ISSR17). RAPD — анализ проводили с использованием пяти 10-нуклеотидных праймеров, синтезированных по аналогам фирмы Operon Technologies, USA: OPC-01, OPC-05, OPC-11, OPD-07, OPD-15. Реакционная смесь для проведения ПЦР объемом 15 мкл содержала: 0.25 мМ каждого dNTP, 2.5 мМ MgCl₂, 6/8 (RAPD/ISSR) нМ праймера, 0.11 ед. Taq-полимеразы в 1 × буфере и 15/20 (ISSR/RAPD) нг ДНК. ПЦР проводили в амплификаторе Bio-Rad в следующих условиях: 94 °C 3 мин; 40/44 (ISSR/RAPD) циклов — 94 °C 1 мин; 36°/51,5–55,5 °C (RAPD/ISSR) 1 мин; 72 °C 2 мин; 72 °C 2/7 (RAPD/ISSR) мин. Продукты реакции разделяли электрофорезом в 1.5/1.8 % (RAPD/ISSR) агарозном геле с добавлением бромистого этидия и фотографировали в системе GelDoc (Bio-Rad). Размеры амплифицированных фрагментов определяли относительно маркера M3 (100 bp DNA Ladder).

Для построения дендрограммы применяли метод невзвешенного парно-группового кластерного анализа с арифметическим усреднением (UPGMA) с использованием программы TREECON (version 1.3b) (Van De Peer, De Wachter, 1994). Генетические дистанции между образцами тритикале рассчитывали по Нею (Nei, Li, 1979).

Выделенные на основе молекулярного анализа 9 генетически различающихся генотипов были скрещены по диагональной схеме 9 × 9. Испытания полученных 36 гибридов проводили на Биологической опытной станции Института генетики и цитологии НАН Беларуси в четырех рендомизированных повторностях на однорядковых делянках длиной 100 см по 20 растений в рядке. Анализировали высоту, продуктивную кустистость, массу зерна с растения, длину, число колосков и зерен, массу зерна главного колоса, массу 1000 зерен у 5 растений в каждой повторности. Комбинационную способность по основным признакам продуктивности изучали на основании гибридов F₁ (Гриффинг, модель 4) (Griffing, 1956; Турбин и др., 1974).

Для количественной оценки гетерозиса использовали 2 метода: по отношению к среднему выражению при-

Таблица 1

Линии тритикале с различными системами генов яровизации

Линия тритикале	Номер линии	Генотип пшеницы по системе локусов Vrn1—3
TD D × Аллорожь	3 (9)	Vrn1 vrn2 vrn3
TD F × Аллорожь	11	Vrn1 Vrn2 vrn3
TD B × Аллорожь	8 (4)	Vrn1 Vrn2 vrn3
TD B × Восход	49 (10)	Vrn1 Vrn2 vrn3
M 808—1 × Аллорожь	39 (6)	Vrn1 vrn2 vrn3
M 808—13 × Восход	9 (9)	Vrn1 vrn2 Vrn3
M 808—13 × Аллорожь, 6x	57 (4)	Vrn1 vrn2 Vrn3
M 808—13 × Аллорожь, 8x	12	Vrn1 vrn2 Vrn3

знака у родителей (Гср) и к лучшему родителю (Гл) (Турбин и др., 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Молекулярно-генетический анализ образцов яровой тритикале

Изучение молекулярно-генетической гетерогенности образцов яровой тритикале на основе ISSR-анализа проводили с использованием праймеров, для которых, согласно литературным данным, показана высокая информативность при анализе геномов злаков (Sozen, 2010). Все ISSR-праймеры дали воспроизводимый результат со всеми изученными образцами. Установлено широкое варьирование количества полиморфных ISSR-локусов у изученных форм тритикале в зависимости от праймера: от 40,0 до 100 %. В среднем уровень полиморфизма, выявленный ISSR-анализом, составил 80,2 %. ДНК 20 генотипов тритикале проанализированы также с использованием высоко-полиморфных RAPD-праймеров, отобранных на основании литературных данных (Nimbal et al., 2009). Процент полиморфных фрагментов для изученного материала был достаточно высок и варьировал от 77,8 до 100 %, в зависимости от праймера и в среднем составил 89,9 %. Анализ полиморфизма фрагментов ДНК при использовании данных ISSR- и RAPD-праймеров оказался достаточно информативным методом, который позволил различить образцы яровой тритикале (Орловская и др., 2012). На основе полученных результатов была построена дендрограмма генетического сходства исследуемого материала (рис. 1).

Все проанализированные генотипы четко разделились на два кластера, содержащих 15 и 5 образцов, соответственно. Первый кластер, в свою очередь, состоит из двух

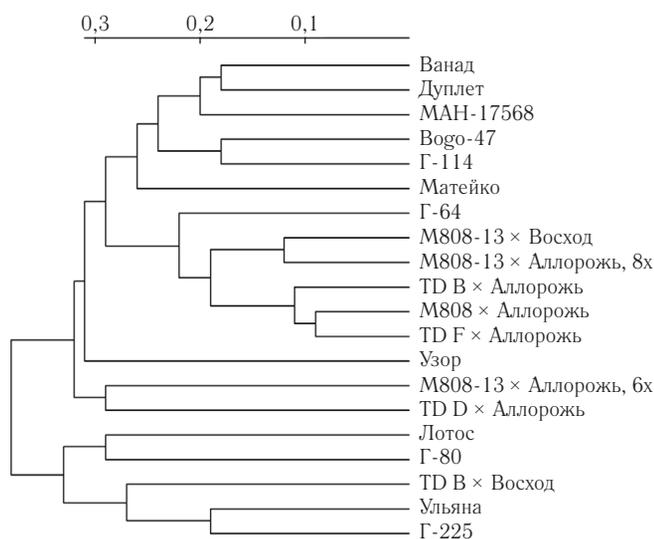


Рис. 1. Дендрограмма генетического сходства образцов яровой тритикале, построенная на основе результатов ISSR- и RAPD-анализов

подкластеров, больший из которых включает две группы образцов. В одну группу вошли сорта польской селекционно-семеноводческой фирмы «Danko Hodowla Roslin Sp. z o.o.» (Ванад, Дублет и Матейко) наряду с линиями из Научно-практического центра НАН Беларуси по земледелию: МАН-17568, Vogo-47, Г-114. Данные линии были созданы на основе сорта тритикале польской селекции Vogo, что объясняет объединение их в одну группу с польскими сортами. Вторую группу сформировали образцы тритикале, полученные в Институте генетики и цитологии в результате гибридизации изогенных по локусам *Vrn 1–3* линий и сортов мягкой пшеницы с диплоидной озимой рожью Восход и яровой аллоплазматической рожью. Сорт тритикале Узор, созданный в Научно-практическом центре НАН Беларуси по земледелию, формирует отдельную ветвь в данном подкластере, что может указывать на его обособленность от других образцов. Во втором подкластере группируются только два образца, синтезированные на основе линий пшеницы М 808–13, TD D и Аллоржи.

Второй небольшой кластер объединил в себе материал только белорусской селекции, в котором сорт Лотос группировался с линией Г-80, а сорт тритикале Ульяна — с линией Г-225, что говорит об их генетическом сходстве. Линия TD В × Восход, созданная в Институте генетики и цитологии, входила в один подкластер с сортом Ульяна и линией Г-225.

Необходимо отметить, что наименьшие значения генетических дистанций выявлены между линиями тритикале, созданными на основе изогенных по генам *Vrn 1–3* линий мягкой пшеницы и яровой аллоплазматической ржи. Так, между образцами TD В × Аллорожь и TD F × Аллорожь генетическая дистанция составила 5,69, между TD F × Аллорожь и М 808–1 × Аллорожь — 6,98, между TD В × Аллорожь и М 808–1 × Аллорожь — 7,81. Большим генетическим сходством обладали также сорта польской селекции Ванад и Дублет (10,26). По данным ISSR- и RAPD-анализа существенные различия обнаружены между линиями тритикале, созданными в Институте генетики и цитологии, и сортами яровой тритикале как белорусской, так и польской селекции. Самые большие генетические расстояния отмечены между линией TD В × Восход и сортами Ванад, Узор, Матейко и Дублет (42,28–47,17). Для получения гетерозисных гибридов в скрещивание по диаллельной схеме 9 × 9 отобраны генотипы из разных кластеров: линии 9 (9), 39 (6), 3 (9), 11, 49 (10) (табл. 1) и сорта Ванад, Дублет, Матейко и Узор.

Оценка комбинационной способности яровых форм тритикале в системедиаллельных скрещиваниях

Выделенные на основе молекулярного анализа 9 генетически различающихся генотипов были скрещены по диаллельной схеме 9 × 9. Проведены испытания полученных F1-гибридов 36 комбинаций скрещивания. В результате анализа комбинационной способности родительских форм на основе полученных диал-

лельных F1-гибридов установлено, что по основным признакам продуктивности, таким как масса зерна с растения, число колосков и зерен в главном колосе и масса зерна с колоса высокие эффекты общей комбинационной способности (ОКС) имеют созданная нами линия 49 (10) и сорта польской селекции Дублет, Ванад и Матейко (рис. 2). Данные образцы можно рекомендовать для получения перспективных комбинаций с целью отбора из них в последующих поколениях трансгрессивных высокопродуктивных форм. Высокие эффекты ОКС по массе 1000 зерен проявили линии 39 (6), 49 (10), 9 (9) и сорт Ванад. Данные генотипы могут служить генетическими источниками в селекции тритикале по массе 1000 зерен. Созданные нами линии три-

тикале, маркированные генами яровизации, за исключением линии 49 (10), характеризовались высокими значениями ОКС по признаку «продуктивная кустистость растения» (1,0–8,82). Следовательно, созданные линии могут быть использованы в селекции в качестве источников повышения продуктивной кустистости растений яровой тритикале.

Анализ проявления гетерозиса по продуктивности у F1 гибридов яровой тритикале

В большинстве гибридных комбинаций по признакам продуктивности растения наблюдался гетерозисный эффект. Так, по массе зерна с растения, основному признаку, определяющему урожайность зерна, Гср вы-

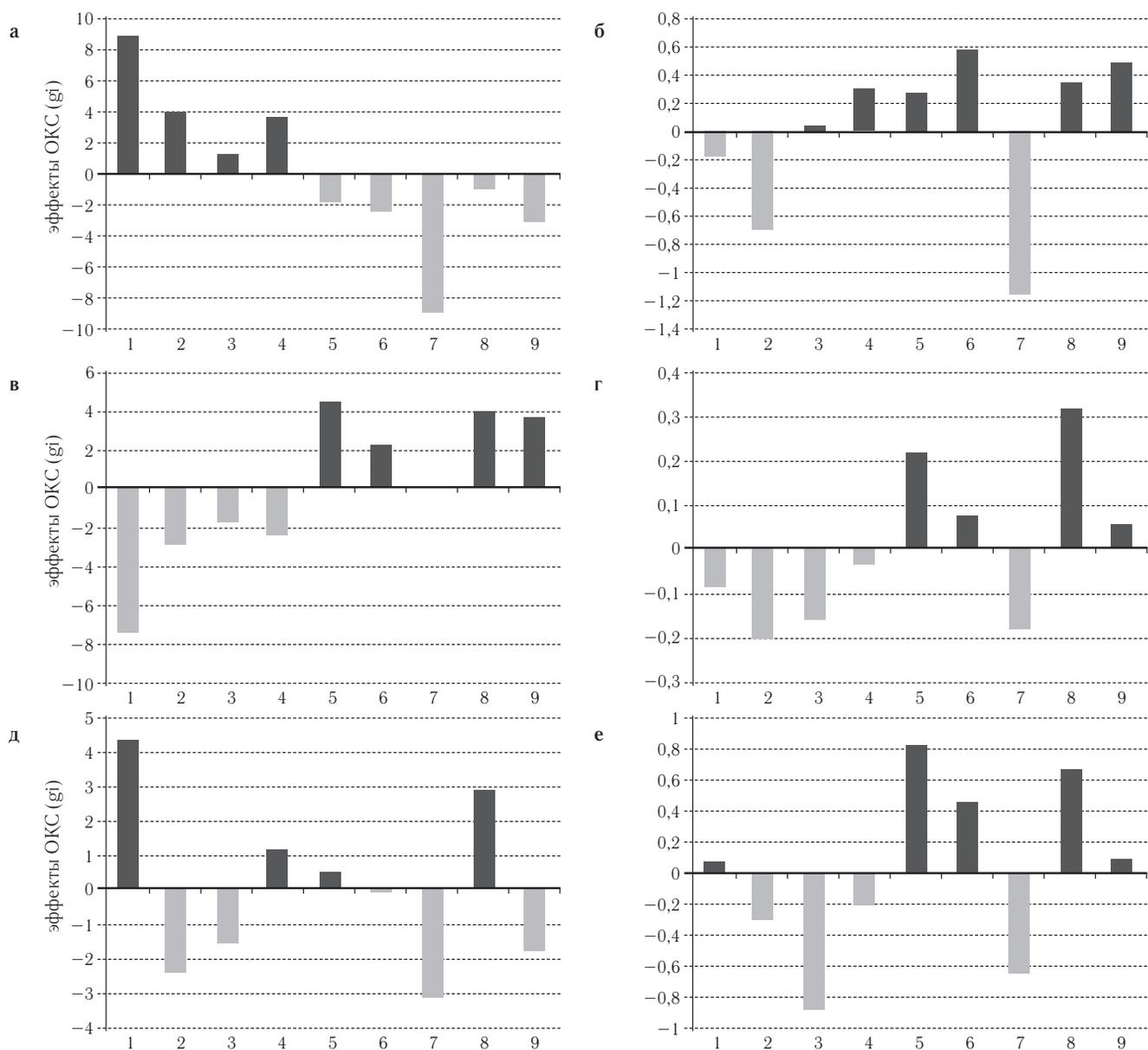


Рис. 2. Эффекты ОКС (gi) сортов и линий яровой тритикале, оцененные на основании диаллельных гибридов F1 по признакам продуктивности. а — продуктивная кустистость растения, б — число колосков главного колоса, в — число зерен главного колоса, г — масса зерен главного колоса, д — масса 1000 зерен, е — масса зерна 1 растения. На рисунках цифрами обозначены: 1 — 39 (6); 2 — 11; 3 — 3 (9); 4 — 9 (9); 5 — 49 (10); 6 — Дублет; 7 — Узор; 8 — Ванад; 9 — Матейко

явлен в 23 гибридных комбинациях из 36 (табл. 2). Лучшими компонентами скрещивания в плане получения гетерозисных гибридов оказались линия 49 (10), сорта польской селекции Матейко, Ванад, белорусский сорт Узор — гетерозис выявлен в 7 комбинациях с участием линии 49 (10) и в 6 из 8 комбинаций — с участием сортов Ванад, Матейко, Узор. Уровень гетерозиса варьировал в зависимости от комбинации скрещивания и составил по данному признаку от 11,26 % (Ванад × 11) до 101,5 % (Узор × 49 (10)). Гл выявлен в большинстве гибридных комбинаций с участием тех же образцов.

Гетерозис по урожайности зерна определяется развитием многих количественных признаков. Гибриды с высокими показателями гетерозиса по массе зерна с растения,

в нашем опыте обычно имели выраженный гетерозис по продуктивной кустистости (в 24 комбинациях из 36), числу и массе зерна главного колоса (в 17 и 20 комбинациях соответственно) массе 1000 зерен (в 17 комбинациях) (табл. 2). Уровень гетерозиса по продуктивной кустистости растения был в пределах 5,02–85,47 %, числу и массе зерна с колоса в пределах — 4,13–37,50 и 4,09–44,89 % соответственно, массе 1000 зерен — 7,86–41,45 %.

По признакам «длина колоса» и «число колосков в главном колосе» гетерозисный эффект проявлялся несколько реже. Так, по длине колоса выявлено 13 гетерозисных комбинаций, по числу колосков в колосе — всего 10. Уровень гетерозиса по данным признакам был ниже, чем по урожаю зерна с растения и колоса и соста-

Таблица 2

Генетические дистанции (GD) между компонентами скрещивания и гетерозис (%) у F1-гибридов яровой тритикале, полученных в системе диаллельных скрещиваний (2011)

Гибридные комбинации	GD	Продуктивная кустистость		Главный колос				Масса зерна 1 растения	
				Масса зерен		Масса 1000 зерен			
		Гер.	Гл.	Гер.	Гл.	Гер.	Гл.	Гер.	Гл.
11 × 39 (6)	6,98	14,05	7,44	31,88	7,63	10,81	4,36	48,98	18,01
3 (9) × 39 (6)	22,14	-28,13	-34,09	4,51	-9,09	8,05	-0,14	-21,08	-38,90
3 (9) × 11	19,05	52,12	47,81	14,46	6,15	-0,84	-2,82	59,43	54,55
9 (9) × 39 (6)	15,11	11,07	5,61	9,99	5,21	20,02	2,58	31,41	28,06
9 (9) × 11	16,42	16,43	4,62	20,18	1,69	22,56	10,47	44,15	12,04
9 (9) × 3 (9)	30,88	-23,98	-33,40	-11,00	-19,46	15,46	5,99	-55,35	-66,05
49 (10) × 39 (6)	38,46	-29,08	-39,32	-27,84	-42,15	-11,42	-25,97	-21,23	-42,77
49 (10) × 11	39,13	7,63	-2,88	16,69	14,02	7,95	-5,01	32,82	17,91
49 (10) × 3 (9)	45,71	17,65	8,99	-10,43	-18,68	-7,57	-17,21	29,63	18,36
49 (10) × 9 (9)	40,54	-1,31	-19,01	10,55	-8,21	32,20	28,67	11,35	-20,39
Дублет × 39 (6)	33,33	-39,24	-45,45	-42,51	-43,65	-33,18	-38,04	-52,50	-56,78
Дублет × 11	31,03	47,50	40,10	5,93	-14,88	-3,43	-5,03	63,48	40,00
Дублет × 3 (9)	26,53	6,83	4,36	-35,03	-44,44	-26,27	-26,52	-15,03	-29,09
Дублет × 9 (9)	30,32	-0,95	-14,96	5,07	-1,39	16,52	6,63	2,94	-8,49
Дублет × 49 (10)	47,17	31,44	24,49	4,09	-17,80	2,26	-8,69	23,62	-4,03
Узор × 39 (6)	23,81	-7,32	-17,11	-20,92	-30,72	-14,75	-25,82	-17,69	-36,71
Узор × 11	25,62	20,65	14,14	36,72	25,82	-0,30	-8,38	68,13	61,48
Узор × 3 (9)	20,33	8,93	-20,31	15,73	14,77	0,45	-5,95	33,52	32,25
Узор × 9 (9)	26,72	5,02	-10,15	-5,33	-13,68	16,36	13,92	-3,34	-26,99
Узор × 49 (10)	46,67	25,54	19,39	44,89	30,56	34,30	28,06	101,5	85,60
Узор × Дублет	23,94	-4,95	-5,36	-2,65	-16,17	-6,22	-12,47	2,09	-15,45
Ванад × 39 (6)	27,14	8,11	-9,09	-1,95	-6,61	-7,81	-14,29	-5,38	-21,31
Ванад × 11	28,89	12,48	-0,39	6,85	-9,25	-11,19	-12,41	11,26	4,63
Ванад × 3 (9)	27,01	13,94	3,54	0,75	-8,45	-3,74	-4,35	16,61	6,52
Ванад × 9 (9)	25,52	21,62	2,27	23,64	23,08	38,22	26,15	44,44	17,68
Ванад × 49 (10)	42,28	34,34	31,55	12,17	-6,53	15,65	3,01	60,21	34,83
Ванад × Дублет	10,26	17,65	9,24	-16,57	-10,29	-21,37	-21,60	-0,62	-10,11
Ванад × Узор	16,67	85,47	36,36	18,20	8,22	7,86	-13,73	99,26	80,45
Матейко × 39 (6)	37,33	6,62	-1,86	25,80	23,07	10,52	-0,32	27,99	21,60
Матейко × 11	37,93	7,80	5,16	20,24	-3,52	12,81	7,71	25,59	3,55
Матейко × 3 (9)	30,61	-10,45	-10,81	-14,12	-26,68	-12,49	-14,80	-13,27	-30,22
Матейко × 9 (9)	29,03	-1,58	-13,48	17,91	10,45	41,45	33,14	12,81	4,59
Матейко × 49 (10)	47,17	42,97	31,96	28,56	1,37	23,02	12,89	76,08	32,35
Матейко × Дублет	16,87	-4,51	-7,09	-9,65	-9,83	-6,80	-9,56	-11,29	-15,25
Матейко × Узор	32,39	-2,37	-5,41	-0,23	-14,23	-2,34	-6,19	12,12	-10,43
Матейко × Ванад	19,23	22,39	10,81	-0,85	-7,51	-12,37	-15,21	28,69	11,75

вил 4,09–16,91 % по признаку «длина колоса» и 4,88–15,0 % по признаку «число колосков главного колоса».

Интересующие нас низкорослые, но продуктивные гибридные формы были получены в комбинациях между родителями, один или оба из которых характеризовались отрицательной ОКС по данному признаку, однако имели высокую ОКС по основным признакам продуктивности. Из полученных гибридных комбинаций выделились Узор × 39 (6), Узор × 49 (10), Ванад × Узор, Ванад × 11, Матейко × Дублет, Матейко × Узор, Матейко × Ванад, высота растений у которых составила 101,5–106,1 см, а масса зерна растения — 4,65–8,03 г. Данные гибридные формы могут служить ценным селекционным материалом при создании новых сортов тритикале, устойчивых к полеганию.

С целью изучения возможности прогнозирования гетерозисных комбинаций на основе анализа полиморфизма фрагментов ДНК ISSR и RAPD-методами мы сопоставили частоту проявления гетерозиса по основным признакам продуктивности у гибридов разных комбинаций скрещивания с уровнем генетических дистанций между скрещиваемыми образцами. Корреляционный анализ между уровнем проявления гетерозиса и величиной генетических дистанций родителей не выявил статистически достоверных связей. Высокие показатели гетерозиса по основным признакам продуктивности обнаружены в комбинациях, созданных как на основе образцов с высоким уровнем генетической дивергенции, так и с участием образцов с небольшими значениями генетических дистанций. Необходимо отметить, что при больших значениях генетических дистанций между родителями ($GD > 30$) гетерозис проявляется чаще, чем при более низких значениях. Частота гетерозисных комбинаций по признаку «масса зерна с растения» при значениях генетических дистанций родителей, превышающих 30, составила 75 %, по признакам «масса 1000 зерен» и «масса зерна главного колоса» — 62,5 %, в то время как при значениях генетических дистанций менее 30, частота таких комбинаций была ниже и составила, соответственно 65, 45 и 60 %. Самые большие генетические дистанции выявлены между линией 49 (10) и другими генотипами, включенными в скрещивание и составляли от 38,46 до 47,17 (табл. 2), и как следствие, в большинстве комбинаций с ее участием выявлен гетерозис по основным признакам продуктивности. Из 8 комбинаций, полученных на основе линии 49 (10), гетерозис обнаружен в 7 — по массе зерна с растения, в 6 — по массе 1000 зерен и продуктивной кустистости. Уровень гетерозиса по отношению к среднему значению признака у родителей составил в данных комбинациях 11,35–101,5 % по массе зерна с растения, 7,63–42,97 % по продуктивной кустистости растения, 2,26–34,30 % — по массе 1000 зерен. В других комбинациях, полученных между родительскими формами с высокими значениями генетических дистанций, таких как Матейко × 11, Матейко × 39 (6), Матейко × Узор ($GD = 37,93; 37,33; 32,39$ соответственно) также наблюдался гетерозис по основным

признакам продуктивности. Например, по массе зерна с растения эффект гетерозиса составил в данных комбинациях 27,99; 25,59; 12,12 % соответственно.

Таким образом, анализ полиморфизма фрагментов ДНК на основе ISSR- и RAPD-праймеров позволил сгруппировать образцы яровой тритикале по степени генетического родства и подобрать генетически удаленные родительские пары для скрещиваний с целью получения гибридов с высоким эффектом гетерозиса. В скрещивание по диаллельной схеме 9×9 были включены линии 9 (9), 39 (6), 11, 3 (9), 49 (10) и сорта Ванад, Дублет, Матейко и Узор, различающиеся по уровню генетических дистанций.

На основе анализа полученных диаллельных F1-гибридов, установлено, что по большинству анализируемых признаков высокой ОКС характеризовались линия 49 (10) и польские сорта Дублет, Ванад и Матейко, что позволяет рекомендовать эти формы для получения перспективных гетерозисных комбинаций.

Четкой зависимости между уровнем проявления гетерозиса у F1-гибридов яровой тритикале и степенью генетической дивергенции родителей обнаружено не было, однако вероятность получения гетерозисных гибридов возрастает с увеличением значений генетических дистанций между родительскими компонентами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Орловская О. А., Корень Л. В., Хотылева Л. В., 2012. Оценка генетического полиморфизма образцов яровой тритикале (*Triticosecale* Wittmack) посредством RAPD- и ISSR-маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 16. С. 279–284.
2. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутина Л. А., 1974. Диаллельный анализ в селекции растений. Мн. 182 с.
3. Bao J., Lee S., Chen C. et al., 2005. Serial analysis of gene expression study of a hybrid rice strain (LYP9) and its parental cultivars // Plant Physiol. Vol. 138. P. 1216–1231.
4. Duvick D. N., 1999. Heterosis: feeding people and protecting natural resources // The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops / Eds. J. G. Coors, S. Pandey: American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI. P. 19–29.
5. Fabrizio M. A., Busch R. H., Khan K. et al., 1998. Genetic diversity and heterosis of spring wheat crosses // Crop. Sci. Vol. 38. P. 1108–1112.
6. Fischer S., Maurer H. P., Würschum T. et al., 2010. Development of heterotic groups in triticale // Crop Sci. Vol. 50. P. 584–590.
7. Goral H., Tyrka M., Spiss L., 2005. Assessing genetic variation to predict the breeding value of winter Triticale cultivars and lines // J. Appl. Genet. Vol. 46. P. 125–131.
8. Griffing, B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system // Aust. J. Biol. Vol. 9. P. 463–493.

9. *Khotyljova L. V., Koren L. V., Kaminskaya L. N.*, 1998. Development and study of spring triticale lines with Vrn genes // Proc. 4th International Triticale Symposium, Canada. P. 21–23.
10. *Kusterer B., Piepho H.-P., Utz H.F.* et al., 2007. Heterosis for biomass-related traits in Arabidopsis investigated by quantitative trait loci analysis of the triple testcross design with recombinant inbred lines // Genetics. Vol. 177. P. 1839–1850.
11. *Melchinger A.E., Piepho, H.-P., Utz H.F.* et al., 2007. Genetic basis of heterosis for growth-related traits in Arabidopsis investigated by testcross progenies of near-isogenic lines reveals a significant role of epistasis // Genetics. Vol. 177. P. 1827–1837.
12. *Meyer S., Pospisil H., Scholten S.* et al., 2007. Heterosis associated gene expression in maize embryos 6 days after fertilization exhibits additive, dominant and overdominant pattern // Trends Biochem Sci. Vol. 20. P. 56–59.
13. *Nei M., Li W.-H.*, 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 76. P. 5269–5273.
14. *Nimbal S., Behl R.K., Chhabra A.K.*, 2009. RAPD analysis for genetic polymorphism in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes varying for grain protein content // The South Pacific Journal of Natural Science. Vol. 27. P. 49–56.
15. *Oettler G., H.C. Becker and G. Hoppe.*, 2001. Heterosis for yield and other agronomic traits of winter triticale F1 and F2 hybrids // Plant Breed. Vol. 120. P. 351–353.
16. *Oettler G., Tams S.H., Utz H.F.* et al., 2005. Prospect for hybrid breeding in winter triticale: I. Heterosis and combining ability for agronomic traits in European elite germplasm // Crop. Sci. Vol. 45. P. 1476–1482.
17. *Pfeiffer W.H., Sayre K.D., Mergoum M.*, 1998. Heterosis in spring triticale hybrids // Proc. 4th Int. Triticale Symp., Canada, Vol. I. P. 86–91.
18. *Schrag T.A., Möhring H.P., Maurer B.S.* et al., 2009. Molecular marker-based prediction of hybrid performance in maize using unbalanced data from multiple experiments with factorial crosses // TAG. Vol. 118. P. 741–751.
19. *Song S, Qu H, Chen C.* et al., 2007. Differential gene expression in an elite hybrid rice cultivar (*Oryza sativa*, L) and its parental lines based on SAGE data // BMC. Plant Biol. Vol. 7. P. 49.
20. *Sozen E.*, 2010. Evaluation of ISSR markers to assess genetic variability and relationship among winter triticale (*x Triticosecale* Wittmack) cultivars // Pak. J. Bot. Vol. 42. P. 2755–2763.
21. *Stuber CW., Polacco M., Senior M.L.*, 1999. Synergy of empirical breeding, marker-assisted selection, and genomics to increase crop yield potential // Crop Sci. Vol. 39. P. 1571–1583.
22. *Tams S.H., Melchinger A.E., Oettler G., Bauer E.*, 2002. Assessment of genetic diversity in European winter triticale using molecular markers nad pedigree data // Proc. 5th Int. Triticale Symp., Poland, Vol. I. P. 95–103.
23. *Van De Peer Y., De Wachter R.*, 1994. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Comput. Applic. Biosci. Vol. 10. P. 569–570.
24. *Vyhnánek T., Nevrtalová E., Slezáková K.*, 2009. Detection of the genetic variability of triticale using wheat and Rye SSR markers // Genetics. Vol. 37. P. 23–29.

IMPACT OF PARENTS GENETIC DIVERGENCE ON HETEROSIS OF F₁-HYBRIDS OF SPRING TRITICALE

Orlovskaya O. A., Koren L. V., Khotyleva L. V.

☉ **SUMMARY:** Molecular heterogeneity was studied in 20 spring triticale accessions by using ISSR- and RAPD-markers, which allowed the studied material to be grouped according to the degree of genetic relationship and to choose genetically distant parental pairs for crosses to obtain heterotic hybrids. Expression of heterosis of F₁ triticale hybrids was studied. Evaluation of the degree of parents genetic divergence on the heterosis level of F₁-hybrids revealed that increase of genetic distance values between parental components leads to higher probability of obtaining heterotic hybrids.

☉ **KEY WORDS:** triticale (*x Triticosecale* Wittmack); ISSR- and RAPD-markers; genetic divergence; heterosis.

☉ Информация об авторах

Орловская Ольга Александровна — к.б.н., старший научный сотрудник лаборатории экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси. 220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. E-mail: O.Orlovskaya@igc.bas-net.by.

Корень Лидия Васильевна — к.б.н., ведущий научный сотрудник лаборатории экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси. 220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. E-mail: L.Koren@igc.bas-net.by.

Хотылева Любовь Владимировна — д.б.н. академик НАН Беларуси, главный научный сотрудник лаборатории экологической генетики и биотехнологии. Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси. 220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, 27. E-mail: L.Khotyleva@igc.bas-net.by.

Orlovskaya Olga Aleksandrovna — Ph.D., senior scientist of laboratory of ecological genetics and biotechnology. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus. 220072, Republic of Belarus, Minsk, Akademicheskaya St., 27. E-mail: O.Orlovskaya@igc.bas-net.by.

Koren Lidiya Vasilyevna — Ph.D., leading scientist of laboratory of ecological genetics and biotechnology. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus. 220072, Republic of Belarus, Minsk, Academycheskaya St., 27. E-mail: L.Koren@igc.bas-net.by.

Khotyleva Lyubov Vladimirovna — D.Sc., academician, head scientist of laboratory of ecological genetics and biotechnology. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus. 220072, Republic of Belarus, Minsk, Academycheskaya st., 27. E-mail: L.Khotyleva@igc.bas-net.by.