

УДК
635.15: 633.15: 631.523: 581.192

**В. В. Сидорова,
Ю. А. Керв,
Г. В. Матвеева,
А. В. Конарев,**

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений
имени Н. И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: sidorova42@mail.ru

Ключевые слова:
восковидная кукуруза,
электрофоретические спектры
зеина, биотипный состав

Поступление:
30.05.2018

Принято:
19.09.2018

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗЕИНОВЫХ МАРКЕРОВ В СЕЛЕКЦИИ ЛИНИЙ И СОРТОВ ВОСКОВИДНОГО ПОДВИДА КУКУРУЗЫ

Актуальность. Среди большого количества образцов кукурузы из коллекции ВИР имени Н. И. Вавилова, особое внимание привлекают линии и сорта восковидного подвида кукурузы, поскольку их отличительной особенностью считается содержание высококачественного крахмала в зерне, состоящего из 100% амилопектина. В амилопектиновом крахмале особенно заинтересованы медицинская, крахмалопаточная и кондитерская отрасли промышленности. Одним из наиболее важных применений амилопектинового крахмала в медицине является его использование в составе заменителя плазмы крови «Волекам». Зерно других подвидов кукурузы содержит помимо амилопектина амилозный крахмал, и получение из него амилопектина трудоемко. Поэтому создание и изучение отечественных линий и сортов восковидной кукурузы очень важно, но в настоящее время недостаточно развито. **Материалы и методы.** Объектом исследования послужили стародавние местные сорта и селекционные линии восковидной кукурузы, состоящие из 100% амилопектинового крахмала, контролируемого геном *waxy* (*wx1*). Образцы были впервые изучены методом электрофореза зеина – запасного белка кукурузы. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах 10%-ного полиакриламидного геля, содержащего 8 М мочевину. В раствор для экстракции зеина входила 6 М мочевина и 0,01 М дитиотрейтол. **Результаты и обсуждение.** Зеиновые маркеры эффективны в анализе селекционного материала, контроля генетической однородности и установления генетической целостности (подлинности) самоопыленных линий, сортов и гибридов в ходе семеноводства и промышленного производства. Задачи исследований заключались в проведении скрининга местных сортов и самоопыленных линий восковидной кукурузы по электрофоретическим спектрам зеина (белковым маркерам) с целью их идентификации и паспортизации; определении биотипного состава стародавних местных сортов восковидного подвида, их полиморфизма и степени родства; демонстрации возможности сопровождения зеиновыми маркерами процесса создания новых инбредных линий восковидной кукурузы путем насыщения (беккросса – ВС) исходной зубовидной линии геном *ixh1*. **Заключение.** По электрофоретическим спектрам зеина установлена уникальность каждого образца восковидного подвида кукурузы. Все изученные новые линии этого подвида имеют два общих характерных признака - снижение интенсивности большинства компонентов спектра зеина, и присутствие интенсивного компонента 47, которого нет в спектрах исходных линий зубовидной кукурузы. Компонент 47 может служить белковым маркером для идентификации линий восковидной кукурузы. У всех местных сортов этого подвида выявлено несколько биотипов (от двух до пяти). Несмотря на внутрисортовой полиморфизм, каждый сорт имеет специфичные типы спектра, по которым его можно идентифицировать.

V. V. Sidorova,
Yu. A. Kerv,
G. V. Matveeva,
A. V. Konarev

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant
Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: sidorova42@mail.ru

Key words:
waxy maize, electrophoretic zein
patterns, biotype composition

Received:
30.05.2018

Accepted:
19.09.2018

PROSPECTS OF USING ZEIN MARKERS IN BREEDING WAXY MAIZE LINES AND VARIETIES

Background. Among the numerous maize accessions in the VIR collection, special attention is drawn to the lines and varieties of waxy maize due to their specific feature, that is, the content of high-quality grain starch that consists entirely of amylopectin. This amylopectin starch is of special interest to the medical, starch and syrup, and confectionary industries. One of the most important applications of amylopectin starch in medicine is its use as a component of "Volekam" blood plasma substitute. Besides amylopectin, the grain of other maize subspecies contains much amylose starch which makes production of purified amylopectin expensive. Therefore, the creation and study of domestic waxy maize lines and varieties is very topical, however it is insufficiently developed at present.

Materials and methods. For the first time, zein electrophoresis was used to analyze waxy maize old landraces and breeding lines. Zein electrophoresis was carried out in vertical 10% PAA gels with 8 M urea. The solution for zein extraction contained 6 M urea and 0.01 M dithiothreitol. **Results.** The present research pursued the following aims: to use zein electrophoretic patterns (protein markers) in screening waxy maize landraces and lines for their identification and fingerprinting; to determine the biotype composition of landraces and their polymorphism and degree of relationship; and to demonstrate the possibility of applying zein markers in the development of new waxy maize inbred lines by backcrossing the *wx1* gene into the initial dent maize line. **Conclusions.** Zein electrophoretic patterns showed the uniqueness of each waxy maize accession. All the studied new lines are united by a decreased intensity of most zein pattern components, as well as by the presence of an intensive component 47 which is absent in the pattern of the initial lines of dent maize. Component 47 may serve as a protein marker for identifying waxy maize lines. All landraces were found to be composed of several biotypes (from two to five). Regardless of the intravarietal polymorphism, every variety has specific patterns which facilitate its identification.

Введение

Местные сорта так называемой «восковой» кукурузы были привезены в коллекцию ВИР из экспедиций в Индию, Бирму, Китай и Приморский край. Первые два образца были получены от экспедиции В. В. Марковича из Шанхая и зарегистрированы в коллекции кукурузы ВИР еще в 1927 году. «Восковая» кукуруза среди групп, определенных Е. Л. Стартевант еще в 1899 г., занимает особое место. В 1928 году Н. Н. Кулешов принял для нее «особое латинское наименование» – *Zea mays* L. subsp. *ceratina* Kulesh. (Kuleshov, 1928, p. 341). Отличительная особенность зерна восковидной кукурузы – непрозрачные без стекловидности, визуально определяемые, тусклые, по структуре очень твердые зерна, желтого или белого цвета. Как показали исследования, подобные непрозрачные зерновки были обнаружены и на культурах риса, просо, сорго, ячменя, и свойственны только культурам Восточной Азии.

В книге «Происхождение и география культурных растений» Н. И. Вавилов отмечал, что: «Основные центры формообразования, очаги разнообразия... характеризуются не только наличием большого числа форм, но, что не менее важно, наличием большого числа доминирующих признаков. Наоборот, вторичные центры формообразования характеризуются разнообразием преимущественно рецессивных признаков...» (Vavilov, 1987, p. 129). Этот факт и был подтвержден на разных культурах. Их подвиды, попавшие в коллекцию ВИР из вторичного центра происхождения, имеют ген *их*. Именно действием этого рецессивного гена *их* обусловлено строение молекулы крахмала, из которого состоит зерно восковидной кукурузы. Она имеет сильно разветвленную форму. Отличительной особенностью крахмала восковидной кукурузы является то, что он на 100% состоит из амилопектина (Collins, 1909; Shmaraev, Podolskaya, 1988).

У других подвидов кукурузы крахмал состоит из двух физико-химических форм, содержащих около 28% амилозы и 72% амилопектина (Jugenheimer, 1979). Американские исследователи еще в первой половине XX века провели изучение желатинизации крахмала разных подвидов кукурузы (Abegg., 1929). Выяснилось, что разные подвиды характеризуются различными условиями протекания этого процесса. У большинства сортов он проходит в интервале температур от +4°C до +30°C. Крахмал восковидной кукурузы желатинизируется при температуре от +70°C до +80°C. По-разному ведут себя и пасты, полученные из крахмала разных подвидов. Из обычной кукурузы получают непрозрачный крахмал, который садится в крепкий студенистый осадок. Паста же из восковидного крахмала, остается клейкой и вязкой несколько дней и не затвердевает даже в 20%-ной концентрации. Это свойство крахмала восковидной кукурузы является очень привлекательным для производителей пищевой и кондитерской продукции. Но наиболее важным направлением использования крахмала восковидной кукурузы является медицина. Амилопектиновый крахмал входит в состав кровезаменителя «Волекам» как противошоковый компонент. Этот кровезаменитель был разработан еще советскими учеными ВНИИ крахмалопродуктов, ВНИИ кровезаменителей и Центра хирургии в конце 60-х гг. XX века. Гидролизованный амилопектиновый крахмал можно использовать в качестве заменителя плазмы (Belotserkovskaya, 2010).

В связи с незначительным количеством первоисточников, в нашей стране отсутствуют районированные гибриды восковидной кукурузы. Однако коллекция самоопыленных линий восковидной кукурузы ВИР в последние годы значительно увеличилась благодаря селекции в условиях МОС ВИР. Для селекции использовались лучшие инбредные линии зубовидной и кремнистой кукурузы, поскольку они имели более высокую комбинационную способность и зерновую продуктивность, чем представители других подвидов. На их основе при помощи

введения гена *wx1* были созданы аналоги восковидной кукурузы (Matveeva, 2008). Благодаря целенаправленной многолетней селекционной работе в настоящее время коллекция восковидной кукурузы ВИР содержит генетические ресурсы потенциально ценного исходного материала для селекции соответствующих сортов, отвечающих возрастающему интересу медицинской и пищевой промышленности.

Эффективность использования коллекции в селекционной работе напрямую зависит от степени ее изученности. Поэтому сопровождение селекционной работы молекулярным маркированием – один из важных аспектов применения белковых (зейновых) маркеров. Это дает возможность контролировать ход селекции на всех этапах, начиная от подбора исходных родительских форм при гибридизации, и заканчивая формированием желаемого генотипического состава, а также позволяет существенно улучшить качество семеноводства этого подвида кукурузы и промышленного получения высококачественного крахмала. Мутации, влияющие на биосинтез крахмала у кукурузы, известны и изучены на молекулярном уровне. Известна и функция гена *wx1* (Vakula et al., 2018).

По итогам вышесказанного нами были поставлены следующие задачи: провести скрининг самоопыленных линий и местных сортов восковидного подвида кукурузы с целью их идентификации и паспортизации по электрофоретическим спектрам зеина (белковым маркерам); показать возможность молекулярного сопровождения белковыми маркерами селекционного процесса создания новых инбредных линий восковидной кукурузы при помощи насыщающих скрещиваний исходных линий других подвидов с носителями гена *wx1*; изучить биотипный состав стародавних местных сортов, на предмет их полиморфизма и степени родства.

Материалы и методы

Работу проводили в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР им. Н. И. Вавилова. Материалом для исследования послужили:

- образцы пяти самоопыленных линий восковидной кукурузы селекции ВИР (АД96, АД117, АД17, АД1 и АД8А);
- исходные линии зубовидной кукурузы и созданные на их основе аналоги восковидной кукурузы с разным количеством насыщений: Н84 (самоопыленная линия зубовидной кукурузы) и ее аналог Н84 BC3wx (после трехкратного насыщения пыльцой восковидной кукурузы, контролируемой геном *wx1*); линия зубовидной кукурузы СН593-9, эта же линия после однократного насыщения пыльцой *wx1* (CH593-9 BC1 wx) с последующим визуальным отбором зубовидных и восковидных зерен, а также линия СН593-9 BC4 wx (после четырехкратного насыщения пыльцой восковидной кукурузы, несущей ген *wx1*);
- семь стародавних местных сортов из Китая (к-5088, к-20871), Южной Кореи (к-5103) и Приморского края России (к-5093, к-5106, к-9991, к-2328);
- лучшие классические линии зубовидной кукурузы селекции США к-9840 OS420, ее аналог восковидной кукурузы к-16052 OS420 wx, к-10496 M14, ее аналог восковидной кукурузы к-16050 M14 wx, к-15386 W70 и ее аналог линия АД70wx.

В статье представлены данные, полученные нами с 2014 года по настоящее время. Исследования в этом направлении продолжаются.

Электрофорез зеина (запасного белка кукурузы) проводили в вертикальных пластинах ПААГ по стандартной методике ISTA для зеина кукурузы, разработанной с участием отдела биохимии и молекулярной биологии ВИР (Konarev et al., 1990; Sidorova et al., 1998; Sidorova et al., 2000; Sidorova et al. 2012). Гелевая пластина содержала 10% акриламид и 8 М мочевину. Зеин выделяли из единичных зерен раствором, содержащим 6 М мочевину и 0,01 М дитиотрейтол. Электрофорез осуществляли без охлаждения в течение 4,5–5 ч при напряжении

500–580 В. Окрашенные и высушенные пластины с электрофоретическими спектрами сканировали. Регистрацию электрофоретических спектров зеина проводили по стандарту. В качестве стандарта использовали самоопыленную линию F₂. Номера белковых компонентов соответствуют величинам их электрофоретической подвижности (Sidorova et al., 2012).

Результаты и обсуждение

Нами был проанализирован биотипный состав новых линий восковидной кукурузы. Три линии из изученных – АД17, АД8А и АД1 имеют по одному типу спектра, то есть являются мономорфными. Линии АД96 и АД117 представлены двумя биотипами, один из которых является основным, а второй встречается достаточно редко (рис. 1). Разные типы спектра характеризуются наличием или отсутствием отдельных компонентов, и разным сочетанием компонентов в каждом из них. Таким образом, из рисунка 1 видно, что изученные нами линии надежно различаются между собой по спектрам зеина.

Следует отметить, что в спектрах зеина линий АД17, АД8А и АД96 отсутствует маркерная комбинация компонентов 38-57, которая маркирует важный сельскохозяйственный признак – раннеспелость.

Были выявлены следующие характерные признаки для каждой линии. Для линии АД17 специфическим является компонент 66, отсутствующий в составе биотипов АД8А и АД96. Для линии АД8А характерным является компонент 64. Два специфических компонента 65 и 90 отличают спектр линии АД96.

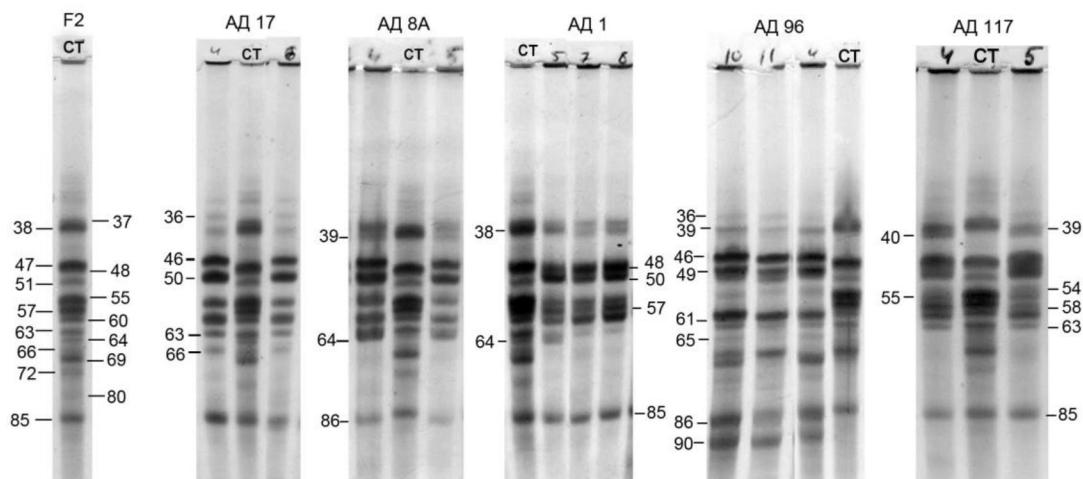


Рис. 1. Электрофоретические спектры зеина новых селекционных линий восковидной кукурузы. Стандарт (ст) – спектр зеина линии F2
(приведено из: Matveeva et al., 2015)

Fig. 1. Zein electrophoretic patterns of new breeding lines of waxy maize. Standard (st) is the banding pattern of F2 line (from: Matveeva et al., 2015)

У линии АД1 в отличие от линий АД17, АД8А и АД96 есть важная маркерная комбинация 38-57. Линия АД117 имеет маркерную комбинацию 39-58, которая не встречается у других ранее изученных нами линий и сортов восковидной кукурузы.

Линия восковидной кукурузы OS420 wx (рис. 2) создана на основе линии зубовидной кукурузы OS420. В спектре зеина новой линии, в отличие от исходной, отсутствует комбинация компонентов 38-57. Другим отличием спектра новой линии является наличие интенсивного компонента 47, которого нет в спектре исходной линии. Среди спектров зеина линии OS420 wx, составляющих основной

биотип, встречается редкий, который имеет сходство со спектром исходной линии OS420 (на рис. 2 обозначен *).

Новая селекционная линия M14 wx создана на основе линии зубовидной кукурузы M14. В спектре зеина новой линии, в отличие от исходной, отмечена низкая интенсивность большинства компонентов. Однако в ее спектре присутствует интенсивный компонент 47, которого нет в спектре исходной линии.

Линия восковидной кукурузы АД70 wx создана на основе линии зубовидного подвида W70. Спектр новой линии отличается от исходной низкой интенсивностью большинства компонентов и даже потерей некоторых из них (37-38, 46 и 64). Новая линия АД70 wx отличается присутствием в спектре интенсивного компонента 47, отсутствующего в спектре исходной линии зубовидного подвида.

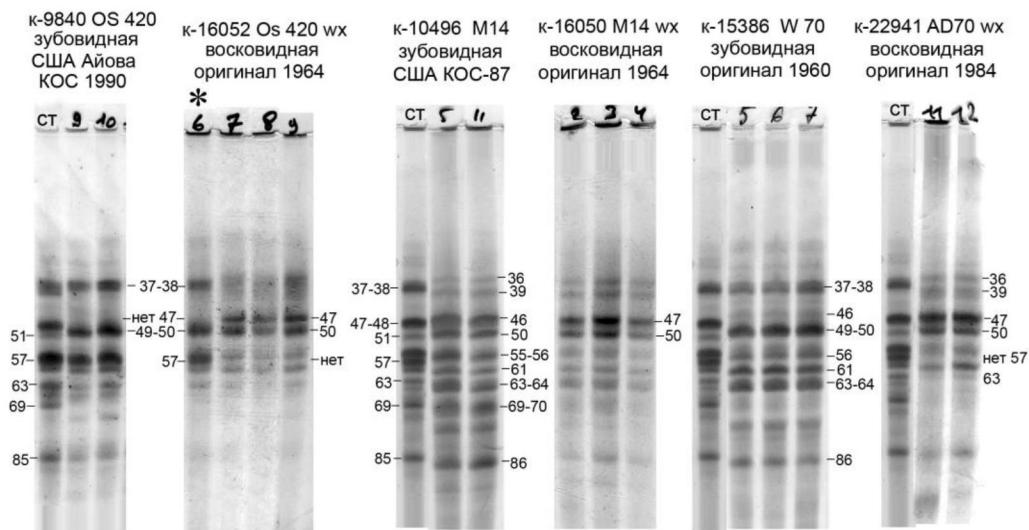


Рис. 2. Электрофоретические спектры зеина исходных линий зубовидной кукурузы и новых селекционных линий восковидной кукурузы.

Стандарт (ст) – спектр зеина линии F2

Fig. 2. Zein electrophoretic patterns of the initial dent maize line and new waxy maize breeding lines. Standard (st) is the banding pattern of F2 line

Все рассмотренные новые линии восковидного подвида кукурузы (см. рис. 2) характеризуются ослаблением интенсивности большинства компонентов спектра зеина, а также наличием интенсивного компонента 47, отсутствующего в спектрах исходных линий зубовидной кукурузы. Компонент 47 может служить белковым маркером для линий восковидной кукурузы.

В селекции при создании новых линий восковидной кукурузы в качестве исходной формы часто используют лучшие линии зубовидной кукурузы. На рисунке 3 мы привели несколько примеров этого процесса. Сравнительный анализ спектров зубовидной линии CH 593-9 и ее аналога после однократного насыщения геном *wx1* CH 593-9 BC1 wx (BC1 – показывает количество проведенных беккроссов) показал снижение интенсивности большинства компонентов в спектре зеина новой линии восковидной кукурузы. Но самым важным является появление в спектре новой линии интенсивного компонента 47, которого нет в спектрах исходной линии. Тот же тип спектра сохраняется и для восковидной линии CH 593-9 BC4 wx после четырехкратного насыщения геном *wx1* (выборка восковидных зерен из двух початков). Среди довольно однородных спектров новой восковидной линии обнаружен единичный спектр, аналогичный спектру исходной зубовидной

линии (на рисунке 3 обозначен *). Таким образом, даже четыре беккросса геном *wx1* не гарантируют полной чистоты созданной восковидной линии.

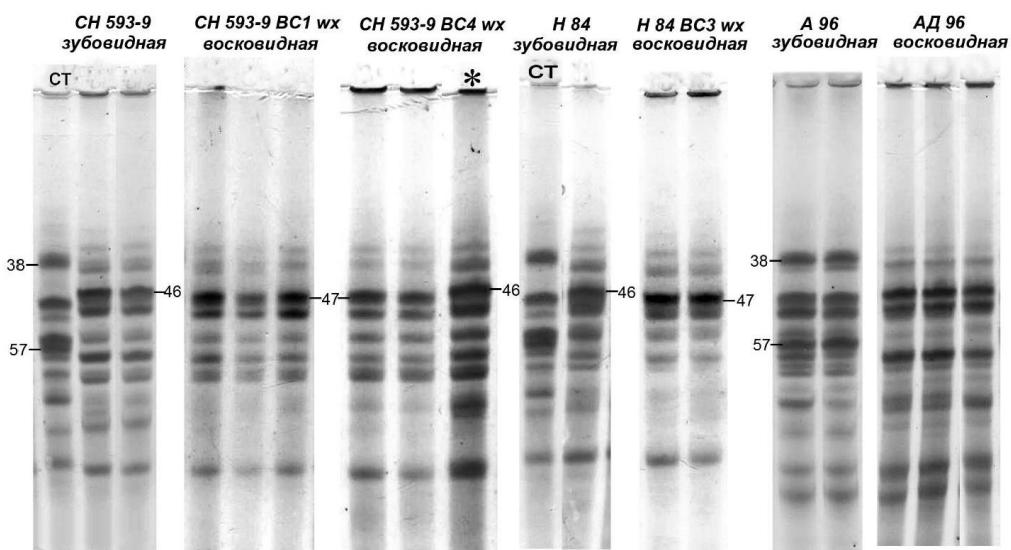


Рис. 3. Беккроссирование исходных линий зубовидной кукурузы линиями, несущими ген *wx1*

Fig. 3. Backcrossing of the dent maize initial lines with the lines bearing the *wx1* gene

Компонент 47 может служить маркером для линий восковидной кукурузы. Подтверждение этому мы получили и на других линиях восковидной кукурузы, сравнивая спектры исходных форм зубовидного подвида и их аналогов, насыщенных геном *wx1*. Например, линия Н84 ВС3 создана на основе зубовидной линии Н84 (см. рис. 3). В спектре зеина новой линии, в отличие от исходной, вместо интенсивного компонента 46 присутствует интенсивный компонент 47, все остальные компоненты спектра новой линии отличаются слабой интенсивностью.

Восковидная линия АД96 создана на основе зубовидной линии А96. В спектре зеина новой восковидной линии отсутствуют маркерная комбинация 38-57 и компонент 64. В основном интенсивность спектра зеина восковидной линии несколько слабее, чем спектр зубовидной, а также несколько изменяется компонентный состав спектра.

Стародавние местные сорта восковидной кукурузы (см. рис 4) характеризуются значительным внутрисортовым полиморфизмом по спектрам зеина. Наибольший полиморфизм (пять биотипов) имеют сорта к-5103 и к-9991. Несмотря на это, каждый сорт имеет в спектрах специфичные для него компоненты или их комбинации, по которым его можно идентифицировать. Для идентификации местного сорта Южной Кореи к-5103 (селекция ВИР, 2004) служат стабильные компоненты спектра зеина – 49, 55 и 65. У биотипов 1, 2 и 3 присутствует маркерная комбинация 38-57 (суммарная встречаемость составляет 65%). У 4 и 5-го биотипов ее нет. Маркерная комбинация 64-69 и компонент 51 встречаются только у биотипа 1. Только в спектрах этого биотипа отсутствует компонент 60 (15%). Компонент 40 встречается в спектрах 3 и 5-го биотипов (суммарная встречаемость 50%). Полиморфизм белковых спектров создают также компоненты 36, 46, 47 и 50 в разных сочетаниях.

Стародавний местный сорт восковидной кукурузы к-9991 (Россия, Приморский край) также характеризуется значительным полиморфизмом по спектрам зеина (пять биотипов). Его особенностью является наличие в спектрах стабильной

маркерной комбинации 38-57, которая отсутствует только в спектре редко встречающегося биотипа 5 (10%). Маркерная комбинация 64-69 встречается в спектрах четырех биотипов (70%) и отсутствует только в биотипе 4. В спектрах всех биотипов присутствует компонент 48, интенсивность которого варьирует у разных биотипов. В спектрах биотипов 3 и 4 компонент 48 проявляется интенсивно. У биотипов 1, 2 и 5, с появлением в спектрах интенсивного компонента 46, его интенсивность много слабее. Компоненты 40 и 63 присутствуют в спектрах четырех биотипов, за исключением биотипа 1. Полиморфизм сорта создает также разное сочетание в спектрах отдельных компонентов.

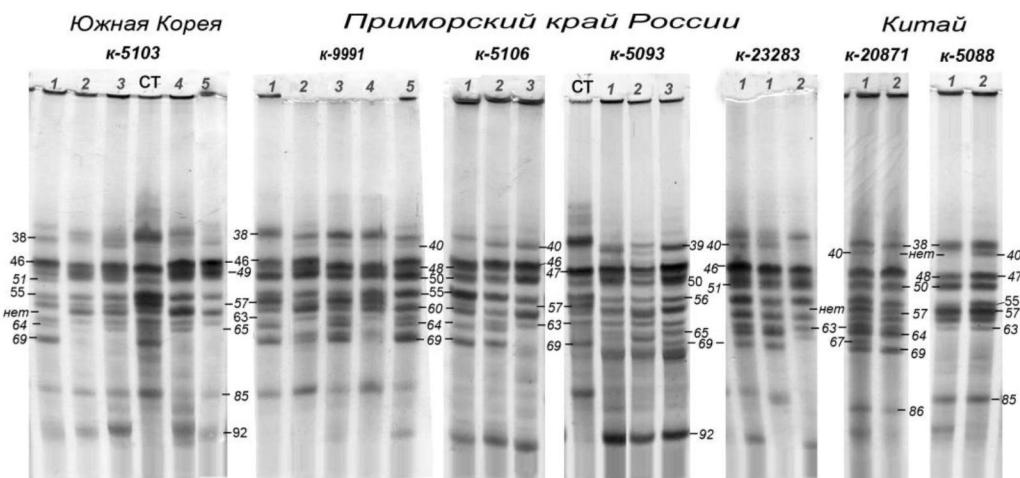


Рис. 4. Внутрисортовой полиморфизм стародавних местных сортов восковидной кукурузы. Стандарт (СТ) – спектр зеина линии F2.

Номера над спектрами (1–5) – биотипы

**Fig. 4. Intravarietal polymorphism of waxy maize old landraces. Standard (ct) is the banding pattern of F2 line.
Numbers 1–5 above banding patterns mark biotypes**

Для полиморфного местного сорта восковидной кукурузы к-5106 ('Корейская липкая', коллекция ВИР) характерно отсутствие в спектрах маркерной комбинации 38-57, за исключением биотипа 1, где данная комбинация слабо выражена. Другой особенностью этого сорта является наличие в спектрах маркерной комбинации 64-69. Она встречается в спектрах основного биотипа 2 (50%) и еще в биотипе 1 (20%), где, в отличие от основного биотипа, нет компонентов 40 и 63. В биотипе 3 маркерная комбинация 64-69 отсутствует. В отличие от других сортов, компонент 85 очень слабой интенсивности, однако хорошо проявляется быстро подвижный компонент 92. Спектры рассмотренного сорта легко узнаваемы и могут быть идентифицированы.

Стародавний местный сорт восковидной кукурузы к-5093 (Россия, Приморский край) представлен тремя биотипами. У основного биотипа 1 (75%) отсутствуют маркерные комбинации 38-57 и 64-69, а также компонент 55, которые встречаются в спектрах большинства сортов восковидной кукурузы. Характерной особенностью всех биотипов этого сорта является присутствие в спектрах стабильных компонентов 46, 47, 50, 56 и 63. Биотип 3 встречается редко, в его спектре проявляется компонент 69, не встречающийся в других биотипах этого сорта, а также отсутствует компонент 40. В спектрах всех биотипов присутствует интенсивный компонент 92, который слабо проявляется в остальных сортах восковидной кукурузы.

Слабый полиморфизм характерен для местных сортов восковидной кукурузы к-23283 ('Местная корейская', коллекция ВИР) и к-20871 ('Восковидная желтая', Китай). Сорт к-20871 представлен двумя равнозначными по встречаемости биотипами (по 50%). Характерным для спектров этого сорта является наличие маркерных комбинаций 38-57 и 64-69. Различаются два биотипа по наличию или отсутствию компонентов 40 и 67. Сорт к-23283 ('Местная корейская') по спектрам зеина представлен двумя биотипами с разной частотой встречаемости. Для основного биотипа 1 (70%) характерна маркерная комбинация 64-69 и отсутствие маркерной комбинации 38-57. Второй биотип (30%) отличается от первого отсутствием в спектрах маркерной комбинации 64-69.

Стародавний местный сорт восковидной кукурузы к-5088 (Китай, селекция ВИР) является низко полиморфным. Он представлен двумя биотипами с разной частотой встречаемости. Характерной особенностью обоих биотипов является наличие в спектрах маркерной комбинации 38-57. Отличаются два биотипа присутствием в спектрах основного биотипа 2 (70%) интенсивных компонентов 40, 47, 55 и 63. В биотипе 1 (30%) отсутствуют компоненты 40 и 55, а компонент 63 выражен значительно слабее, чем в основном биотипе.

Сравнительный анализ спектров разных сортов показал, что все они легко идентифицируются по характерным для них маркерным компонентам. Однако спектры низко полиморфного сорта к-20871 (Китай) были сходны по составу компонентов со спектрами биотипа 3 высоко полиморфного сорта к-9991 (Россия). Возможно, что сорт к-20871 со временем утратил исходный генетический полиморфизм.

Заключение

По электрофоретическим спектрам зеина установлена уникальность каждого образца восковидного подвида кукурузы. Все изученные новые линии восковидной кукурузы имеют два общих характерных признака – снижение интенсивности большинства компонентов спектра зеина, и присутствие интенсивного компонента 47, которого нет в спектрах исходных линий зубовидной кукурузы. Компонент 47 может служить белковым маркером для идентификации линий восковидной кукурузы. Показана возможность сопровождения зеиновыми маркерами процесса создания новых линий восковидной кукурузы из исходной линии зубовидной путем насыщающих скрещиваний ее с носителями гена *wx1*. Изученные линии восковидной кукурузы надежно различаются между собой по спектрам зеина, вследствие чего могут быть идентифицированы по специфичным для них маркерным компонентам.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0017 «Выявление диапазона изменчивости биохимических признаков качества генетического разнообразия важнейших зерновых, зернобобовых, масличных, овощных, плодовых и ягодных культур и их диких сородичей в связи с поиском, выделением и созданием ценного исходного материала для улучшения качества сельскохозяйственных культур», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР AAAA-A16-116040710360-1.

References/Литература

- Kuleshov N. N. Some features of Asian maize // Bulletin on Applied Botany, Genetics and Plant-breeding. 1928, vol. XIX, no. 2, pp. 325–374 [in Russian] (Кулешов Н. Н. Некоторые особенности кукурузы Азии // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1928. Т. XIX, вып. 2. С. 325–374).
- Collins G. N. A new type of Indian corn from China // U.S. Dept. Agr. of pl. ind. bull., no. 161, Washington, 1909, pp. 1–30.

- Vavilov N. I. Origin and geography of cultivated plants. Leningrad: "Nauka", Leningrad branch, 1987, 440 p. [in Russian] (Вавилов Н. И. Происхождение и география культурных растений. Л. : «Наука», Ленинградское отделение, 1987. 440 с.).
- Shmaraev G. E., Podolskaya A. P. Genetics of maize // Genetics of cultivated plants: maize, rice, millet. Leningrad, 1988, p. 6–123 [in Russian] (Шмараев Г. Е., Подольская А. П. Генетика кукурузы // Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо. Л., 1988. С. 6–123).
- Jugenheimer R. W. Maize: improvement of varieties, seed production, use. Moscow : Kolos. 1979, pp. 187–188 [in Russian] (Югенхаймер Р. У. Кукуруза: улучшение сортов, производство семян, использование. М. : «Колос». 1979. С. 187–188).
- Abegg F. A. Effects of waxy and sugary genes on reserves with special reference to modification of the waxy ratio maize. USA // Genetics, 1929, vol. 14, pp. 270–285.
- Belotserkovskaya V. Maize for artificial blood // Science and life. 2010, no. 1, pp. 30–31 [in Russian] (Белоцерковская В. Кукуруза для искусственной крови // Наука и жизнь. 2010. № 1. С. 30–31).
- Matveeva G. V. Prospects for the use of grain of waxy maize. SPb.: IV International congress of Grain and BREAD OF RUSSIA. November 11-13 2008. St. Petersburg : FarEXPO, 2008, pp. 54–55 [in Russian] (Матвеева Г. В. Перспективы использования зерна восковидной кукурузы. СПб.: IV Международный конгресс ЗЕРНО и ХЛЕБ РОССИИ. 11-13 ноября 2008. СПб.: FarEXPO, 2008. С. 54–55).
- Vakula S. I., Orlovskaya O. A., Khotyleva L. V., Kilchevsky A. V. SSR-локусы, потенциально ассоциированные с высоким содержанием амилопектина в эндосперме зерна кукурузы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018; 22 (6): 640–647.
- Konarev V. G., Sidorova V. V., Timofeeva G. I. Electrophoresis of zein as a method of identification, registration and analysis of varieties, lines and hybrids of maize // Agricultural biology, 1990, no. 3, pp. 16–17 [in Russian] (Конарев В. Г., Сидорова В. В., Тимофеева Г. И. Электрофорез зеина как метод идентификации, регистрации и анализа сортов, линий и гибридов кукурузы // С.-х. биология. 1990. № 3. С. 16–17).
- Sidorova V. V., Matveeva G. V., Timofeeva G. I. Identification, analysis and registration of maize varieties, lines and hybrids by electrophoresis and isoelectrofocusing of zein / Identification of varieties and registration of the gene pool of cultivated plants for seed proteins / ed. V. G. Konarev // St. Petersburg : RAAS, VIR, 2000, Ch. 2, pp. 73–89 [in Russian] (Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Тимофеева Г. И. Идентификация, анализ и регистрация сортов, линий и гибридов кукурузы электрофорезом и изоэлектрофокусированием зеина / Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В. Г. Конарева // СПб. : РАСХН. ВИР, 2000. Гл. 2. С. 73–89).
- Sidorova V. V., Matveeva G. V., Timofeeva G. I. Analysis and recording of maize lines, varieties and hybrids by method of electrophoresis of zein: Methodical guidelines and catalog of protein formulas // ed. V. G. Konarev. St. Petersburg: RAAS, VIR, 1998, 50 p. [in Russian] (Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Тимофеева Г. И. Анализ и регистрация линий, сортов и гибридов кукурузы по зеину методом электрофореза: Методические указания и каталог белковых формул / под ред. В. Г. Конарева СПб. : РАСХН. ВИР, 1998. 50 с.).
- Sidorova V. V., Matveeva G. V., Konarev A. V., Kerv Yu. A., Kudryavtsev A. M., Upelniek V. P., Yankovsky N. K. Zein markers in maize gene pool analysis and improving modern breeding-genetic program // Agrarnaya Rossia, 2012, no. 7, pp. 5–11 [in Russian] (Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Конарев А. В., Керв Ю. А., Кудрявцев А. М., Упельник В. П., Янковский Н. К. Зеиновые маркеры в анализе генофонда кукурузы и повышении эффективности селекционно-генетических программ // Аграрная Россия. 2012. № 7. С. 5–11).
- Sidorova V. V., Matveeva G. V., Kerv Yu. A., Konarev A. V. Possibilities of using markers of zein in increasing the efficiency of heterotic maize breeding. // Proceedings of applied botany, genetics and selection. 2012, v. 170, pp. 147–57 [in Russian] (Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Керв Ю. А., Конарев А. В. Возможности использования зеиновых маркеров в повышении эффективности гетерозисной селекции кукурузы // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2012. Т. 170. С. 147–157).
- Matveeva G. V., Sidorova V. V., Kerv Yu. A., Konarev A. V. Identification of old local varieties and breeding lines of waxy corn for spectra of zein // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2015, vol. 29, no. 7, pp. 27–30 [in Russian] (Матвеева Г. В., Сидорова В. В., Керв Ю. А., Конарев А. В. Идентификация стародавних местных сортов и селекционных линий восковидной кукурузы по спектрам зеина. Достижения науки и техники АПК. 2015. Т. 29, № 7. С. 27–30).