

УДК 633.15:631.523:581.192

**ЗЕИНОВЫЕ МАРКЕРЫ В АНАЛИЗЕ ГЕНОФОНДА КУКУРУЗЫ И
ПОВЫШЕНИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ СЕЛЕКЦИИ***

В.В.Сидорова¹, Г.В.Матвеева¹, А.В.Конарев¹, Ю.А.Керв¹,

А.М.Кудрявцев², В.П.Упелниек², Н.К.Янковский²

¹Всероссийский Научно-Исследовательский Институт Растениеводства имени Н.И.

Вавилова Россельхозакадемии (ВИР), Санкт-Петербург 190000; e-mail:

a.konarev@vir.nw.ru

²Институт общей генетики имени Н.И.Вавилова РАН (ИОГен РАН), Москва

119991; e-mail: kudryav@vigg.ru

Зеиновые маркеры – электрофоретические спектры запасного белка семян кукурузы (зеина) использовали в анализе инбредных линий, сортов и гибридов из мировой коллекции ВИР им. Н.И.Вавилова и полученных от селекционеров. Выявлены зеиновые маркеры признаков «лопаемости», гибридности и раннеспелости кукурузы. Эффективность маркеров продемонстрирована на образцах лопающейся, раннеспелой и позднеспелой кукурузы (линиях, гибридах, сортах) и гетерозисных гибридах. Показано: чем больше различий в спектрах родительских линий, тем больший гетерозисный эффект можно ожидать от гибридной комбинации. Применение белковых (зеиновых) маркеров позволяет осуществлять скрининг коллекции кукурузы на наличие ценных для селекции и практического использования форм, их паспортизацию по белковым спектрам, а также маркировать спектрами зеина генотипы с селекционно-ценными признаками: раннеспелость, «лопаемость», осуществлять объективный контроль за степенью генетической однородности линий, выявлять генетически более отдаленные линии для получения максимального гетерозисного эффекта, определять «процент» гибридности и т.д.

Ключевые слова: лопающаяся кукуруза, раннеспелость, позднеспелая кукуруза, электрофоретические спектры зеина, гибридность, высокий гетерозисный эффект, образцы семян *Zea mays*: subsp. *everta* (Sturt.), Zhuk. , subsp. *indurate* (Sturt.) Zhuk., subsp. *indentata* (Sturt.) Zhuk., subsp. *amylacea* (Sturt.), Zhuk.

ZEIN MARKERS IN MAIZE GENEPOOL ANALYSIS AND BREEDING IMPROVEMENT

V. V. Sidorova¹, G.V.Matveeva¹, A.V.Konarev¹, Yu.A.Kerv¹, A.M.Kuryavtsev²,
V.P.Upelnik², N.K.Yankovskii²

¹N.I.Vavilov Institute of Plant Industry (VIR), Sankt-Petersburg 190000 **e-mail:**
a.konarev@vir.nw.ru

²N.I.Vavilov Institute of General Genetic, Moscow 119991; **e-mail:** kudryav@vigg.ru

Zein markers – electrophoretic patterns of maize seed storage proteins (zein) for analysis inbred lines, varieties and hybrids from N.I.Vavilov Institute world collection and received from breeders were used. Markers of bursting corn, earliness and hybridity corn are revealed. Efficiency of markers was shown on earliness and the late-ripening corn accessions (populations), a bursting corn and heterosis hybrids; comparing zein spectra, it is possible to assume (to predict) what lines at crossing give high heterosis hybrids: the more differences (distinctions) have spectra of parental lines, the greater heterosis effect it is possible to expect from a hybrid combination. Desirable forms (genotypes) with breeding value can be selected by protein (zein) markers in maize world collection with following of their registration and passportization. Zein markers of maize above mentioned selected characters may be used in breeding, for evaluation of homogeneity and marking of inbred lines, to reveal parental lines with essential zein pattern differences for high heterotic effect, to determine of seed hybridity level in hybrid maize seed production.

Key words: bursting corn, earliness, late-ripening corn, zein electrophoretic spectra, hybridity, high heterotic effect, *Zea mays* seed samples: subsp. *everta* (Sturt.), Zhuk. , subsp. *indurate* (Sturt.) Zhuk., subsp. *indentata* (Sturt.) Zhuk., subsp. *amylacea* (Sturt.), Zhuk.

Успех селекции во многом обусловлен правильным подбором исходного материала. Последнее, в свою очередь, зависит от его наличия, качества, степени изученности и т.д. Стратегия и тактика селекции конкретной культуры определяется многими факторами, среди которых важными являются биологические особенности культуры, а также требования современного рынка сельскохозяйственной продукции (пищевое, кормовое или техническое использование сырья, пригодность к современным технологиям переработки и т.д.).

В последние десятилетия в селекции кукурузы преобладает получение гибридов от скрещивания линий, несущих желаемые хозяйственно- ценные признаки. Успехи в создании гетерозисных гибридов в значительной мере определяются правильным подбором исходного материала для скрещиваний – самоопыленных (инбредных) линий. Высокогетерозисные гибриды кукурузы, как правило, получаются от скрещивания генетически разнокачественных инбредных линий [1]. Отмечено, что для получения гетерозисного эффекта генетические различия между родительскими формами могут иметь даже большее значение, чем комбинационная способность [2, 3].

Когда анализ популяций, сортов, линий и гибридов кукурузы осуществляется по морфологическим признакам, часть генетических различий не выявляется. Поиск удачных гетерозисных гибридных комбинаций преимущественно проводится путем анализа родословных и скрещивания огромного количества инбредных линий между собой или известных простых гибридов со стародавними инбредными линиями. В скрещиваниях в основном используют ограниченный набор исходных родительских форм (например, линий). Обеднение генетического пула используемого селекционного материала может, например, вызвать вспышки болезней [4].

Существенный сдвиг на пути к раскрытию генетической гетерогенности в морфологически однородных популяциях произошел благодаря появлению методов молекулярного анализа, основанных на белковых и ДНК-маркерах. Эти методы позволяют с большей полнотой и надежностью выявлять полиморфизм популяций, идентифицировать и регистрировать генотипы, определять их соотношение в популяциях, линиях и т.п. Поскольку инбредные линии

интенсивно используются для получения гибридов кукурузы (в гибридной селекции кукурузы) необходимы знания генетической природы и родства среди мирового генофонда линий, понимание распределения у них генетического разнообразия [5,6]. Эффективность анализа исходного и селекционного материала с использованием молекулярных маркеров показана в последние десятилетия в работах отечественных и зарубежных исследователей [5-13].

В селекции и семеноводстве кукурузы актуальны проблемы идентификации и маркирования инбредных линий, контроль их генетической чистоты (однородности), оценка степени генетических различий линий и, наконец, оценка семян межлинейных гибридов на уровень гибридности. Важной проблемой и узким местом является поиск и идентификация надежных генетических маркеров ценных (селекционных) признаков.

Для решения многих проблем генетических ресурсов, генетики и селекции сельскохозяйственных растений эффективным оказался электрофорез генетически полиморфных запасных белков семян [10-19]. В выборе запасных белков в качестве генетических маркеров принципиально то, что полиморфизм запасных белков семян, выявляемый электрофорезом, носит адаптивный характер [10]. Немаловажную роль играет относительная простота метода и его надежность. Во многом благодаря этому электрофорез запасных белков более 30 лет лежит в основе международных и отечественных стандартных методов семенного контроля (идентификации сортов) многих ведущих сельскохозяйственных культур [12, 14, 17].

Анализ полиморфизма запасного белка зерна – зеина также положен в основу международных и отечественных стандартных методов идентификации линий и сортов, оценки степени гибридности кукурузы [12,14]. Электрофоретический анализ запасных белков позволяет оценивать инбредные линии кукурузы на генетическую однородность. Многочисленными опытами показано: у генетически чистой линии все зерна выборки (как правило, 50-100 семян) имеют одинаковый спектр зеина [12,13]. По компонентному составу спектров зеина можно с большой долей вероятности говорить о степени генетического родства тех или иных линий между собой [15].

В данной работе мы поставили перед собой задачу выявить и охарактеризовать белковые маркеры селекционно- и практически ценных признаков кукурузы: гибридность и вероятность проявления эффекта гетерозиса, высокое качество зерна лопающихся форм («лопаемость») и раннеспелость. Применение этих маркеров позволит не только осуществлять поиск в коллекции кукурузы ценных для селекции и практического использования образцов и их паспортизацию по белковым спектрам, но также повысит результативность селекционного процесса. Появится возможность маркировать спектрами зеина селекционно-ценные (желаемые) генотипы, осуществлять объективный контроль за степенью генетической однородности линий, выявлять генетически более отдаленные линии для получения гетерозисного эффекта, определять процент гибридности при создании новых гибридов, анализе партий зерна и т.д.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Репрезентативную выборку образцов кукурузы – носителей и потенциальных источников ряда ценных селекционных свойств кукурузы подбирали из коллекции ВИР им. Н.И.Вавилова на основе имеющихся оценочных данных. Были подобраны образцы с признаками высоких технологических качеств зерна лопающейся кукурузы, раннеспелости и проявившие высокий гетерозис у гибридов. При подборе материала посчитали целесообразным привлечь линии, одновременно несущие выше названные ценные признаки и обеспечивающие по имеющимся данным (установлено при гибридизации) высокий гетерозисный эффект. Составлен набор из образцов, содержащий: родительские линии А96 и АГ96 (лопающаяся кукуруза - ЛК) и их гибрид с высоким гетерозисным эффектом; линии А374 и АГ69 (ЛК), линии А375 и АГ52 (ЛК), линии А344 и АГ44 (ЛК). В изучение также взяты линии кремнистого и зубовидного подвидов кукурузы, при скрещивании дающие высокий гетерозисный эффект: N6 и Mc401, V158 и B55, МК01 и МК03, F7 и F2; B40 и С103 и соответствующие им гибриды. Для выявления электрофоретического маркера признака раннеспелости взяли контрастные по данному признаку линии (раннеспелые линии кремнистого подвида - F2, F7, F4, Ep1, MA21, CM7, МК195,

FC18, 4Y, T135, раннеспелые линии зубовидного подвида - RA188, Tva1086, PLS61, A385, P346, S72, МК03, ДК66а, P354, A344, МК01, С49 и позднеспелые линии зубовидного подвида - Jt1701, B73, Oh7, Fk4, Mo17, W187-2, B37 и Oh40), контрастные по признаку раннеспелости сорта: ультрараннеспелые и раннеспелые кремнистого подвида кукурузы (Аляска, Бессарабка, Первенец, Скороспелка, North Dakota, Белая ночь, Белоярое пшено), раннеспелые сахарного подвида (Extra early и Black Mexicana), крахмалистого подвида (Mandan), сорт подвида лопающейся кукурузы (к-683) и позднеспелый сорт зубовидного подвида кукурузы (местный, Зимбабве), сортовые популяции P16 (раннеспелая) и BS16 Eto (позднеспелая) и местные сорта Старинская Местная (раннеспелый) и Funk's Krug Corn (позднеспелый). Ряд линий и гибридов кукурузы получены от селекционеров. От акад. РАСХН В.С. Сотченко (ВНИИ кукурузы): раннеспелая линия подвида кремнистой кукурузы РП111 и две раннеспелые линии зубовидного подвида (РД253 и РС201), раннеспелый гибрид первого поколения Катерина. От В.Г. Гаркушки (НПО «КОС МАИС»): родительские линии кукурузы (материнская линия 761А - среднеранняя полузубовидная и отцовская раннеспелая линия БП141 - кремнистого подвида) и их гибрид F₁.

Электрофорез зеина – запасного белка зерна кукурузы проводили в вертикальных пластинах ПААГ по стандартной методике [11-15]. Гелевая пластина содержала 10% акриламида и 8 М мочевины. В раствор для экстракции зеина входила 6 М мочевина и 0,01 М дитиотрейтол. Электрофорез проводили без охлаждения в течение 5 ч при напряжении 500-580 В. Электрофоретический спектр зеина содержит от 12 до 22 основных компонентов. При регистрации их записывали в величинах электрофоретической подвижности (rf). Для оценки интенсивности компонентов использовали трехбалльную шкалу. На рис.1 представлены суммарный (эталонный) спектр электрофоретических компонентов зеина, спектр инбредной линии F2 и пример записи ее спектра в виде формулы зеина [11-15].

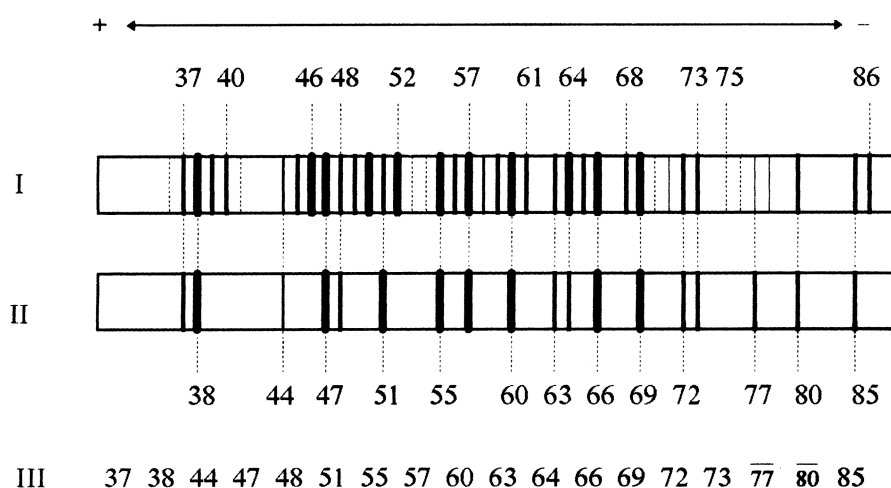


Рис. 1. Номенклатура электрофоретического (ЭФ) спектра зеина и запись формулы спектра инбредной линии кукурузы. I – эталонный ЭФ спектр, II – спектр инбредной линии F2, III – запись линии F2 по ЭФ эталону

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 2 представлены электрофоретические спектры зеина инбредных линий (N6, Mc401 и др.) и их гибридов (Г), отличающихся высокой степенью гетерозиса. Цифрами (32, 37, 38, 40, 69 и т.д.) обозначены основные маркерные компоненты гибридности (происходящие от отцовской линии, присутствующие у гибрида и отсутствующие у материнской линии). Из представленных спектров видно, что родительские линии высоко гетерозисных гибридов достаточно сильно отличаются друг от друга по компонентному составу (по трем-четырем компонентам). Отсутствие различий по спектрам зеина (или минимальном) свидетельствует о близком родстве линий и малой вероятности высокого гетерозиса. Данный вывод основан на результатах изучения большого числа отечественных и зарубежных линий и гибридов (простых, трехлинейных, двойных межлинейных и др.) [15].

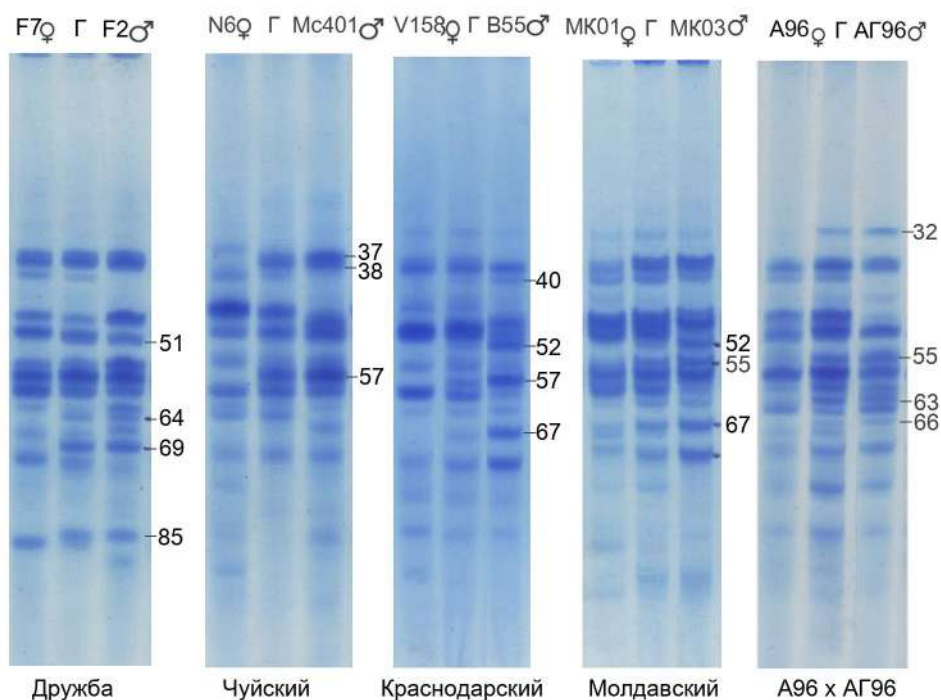


Рис. 2. Примеры наследования компонентов зеина исходных родительских линий в гибридах (Г) первого поколения. Цифрами обозначены маркерные компоненты гибридности

Таким образом, используя белковые маркеры, можно заранее предположить какие линии при скрещивании дадут высокогетерозисное потомство: чем больше различий в спектрах скрещиваемого материала по маркерным компонентам, тем большего гетерозисного эффекта можно ожидать от гибридной комбинации [1].

В результате анализа спектров зеина большого числа линий и местных сортов подвита лопающейся кукурузы было выяснено, что отличительным признаком (маркером) для изученных нами образцов подвита лопающейся кукурузы является присутствие в их электрофоретических спектрах компонента 32 [19]. Этот компонент одновременно является и одним из маркеров гибридности при скрещивании образцов (линий) лопающейся (если они используются в качестве отцовской формы) и зубовидной кукурузы, дающих гетерозисный эффект (рис.2).

Наши исследования, проведенные на большом числе образцов коллекции ВИР показали, что по спектрам зеина можно различать и идентифицировать

новые линии и местные сорта лопающейся кукурузы, и в дальнейшем контролировать их генетическую целостность при репродуцировании. Оригинальные образцы новых линий лопающейся кукурузы также надежно различаются между собой по электрофоретическим спектрам зеина. Более подробно вопросы характеристики местных сортов и новых линий лопающейся кукурузы по спектрам зеина разобраны в нашей отдельной публикации [19].

Увеличить площади посева кукурузы на зерно в нашей стране можно за счет продвижения этой культуры на Север, что потребует создания раннеспелых линий, сортов и гибридов с повышенной продуктивностью, надежно созревающих в условиях короткого безморозного периода. Современные селекционные программы по созданию раннеспелых линий (сортов и гибридов) кукурузы нуждаются в эффективных маркерах данного признака.

Перспективность поиска маркеров признака раннеспелости среди белков обусловлена, как было сказано выше, адаптивным характером полиморфизма запасных белков семян, выявляемым электрофорезом [10]. Для получения более надежных результатов использовали широкий набор самоопыленных линий и сортов кукурузы из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова, а также селекционный материал от ведущих селекционеров страны по кукурузе. Предстояло выявить в электрофоретических спектрах зеина компоненты, характерные для ультрараннеспелых и раннеспелых образцов кукурузы и стабильно отсутствующие в спектрах зеина позднеспелых линий и сортов кукурузы.

Известно, что признак раннеспелости наиболее часто встречается среди образцов подвида кремнистой кукурузы и реже, среди образцов подвида зубовидной кукурузы. В ходе работы изучили контрастные по периоду вегетации самоопыленные линии и сорта кукурузы из коллекции ВИР: раннеспелые и ультрараннеспелые образцы (группы спелости по ФАО – 100-299) и позднеспелые (группы спелости по ФАО – 700-800). В качестве стандарта взяли раннеспелую самоопыленную линию F2 кремнистого подвида кукурузы.

Установлено, что в спектрах зеина большинства изученных ультрараннеспелых и раннеспелых линий и сортов кукурузы присутствует маркерная комбинация компонентов 38-57 (рис.3). Она обнаружена во всех спектрах раннеспелых линий кремнистого подвида кукурузы из коллекции ВИР

(F2, F7, F4, Ep1, MA21, CM7, MK195, FC18, 4Y, T135), а также и в спектрах раннеспелых самоопыленных линий относящихся к подвиду зубовидной кукурузы (RA188, Tva1086, PLS61, A385, P346, S72, МК03, ДК66а, P354, А344, МК01, С49). На рисунке 3 представлены лишь некоторые из них.

Изучили позднеспелые линии зубовидного подвида кукурузы (вегетационный период до цветения початка 70-80 и более дней): Jt1701, B73, Oh7, Fk4, Mo17, W187-2, B37 и Oh40. Маркерная комбинация компонентов 38-57, характерная для спектров раннеспелых линий подвидов кремнистой, полузубовидной и зубовидной кукурузы, в спектрах позднеспелых образцов не выявлена (рис. 3).

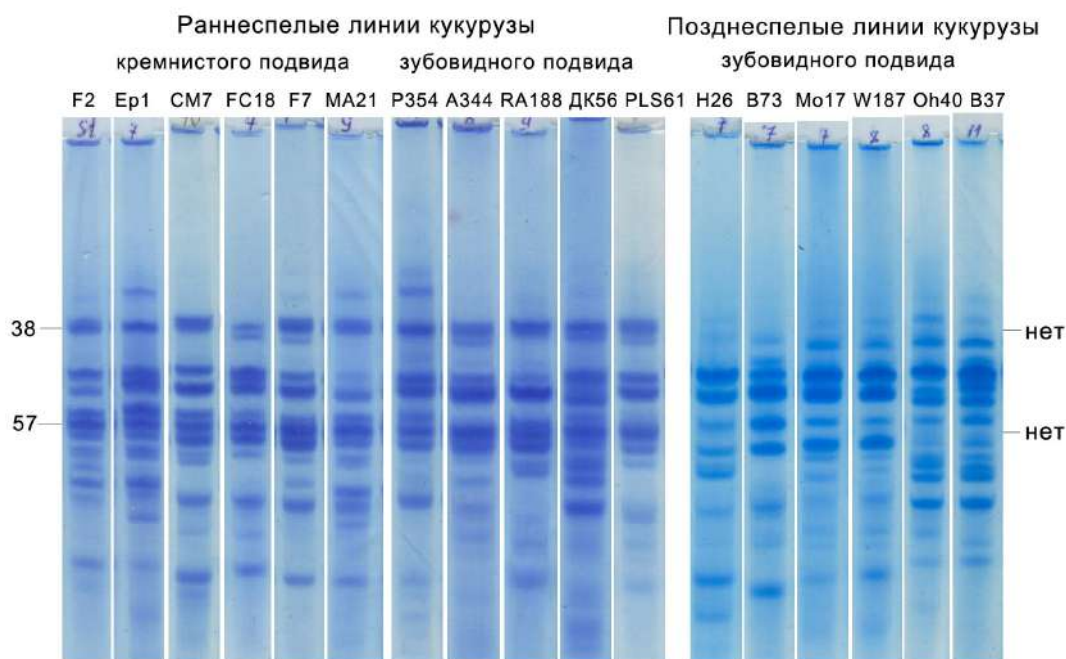


Рис. 3. Выявление маркеров признака раннеспелости (38-57) у линий кукурузы. Стандарт – раннеспелая линия F2

На рис. 4 представлены результаты выявления маркеров признака раннеспелости у линий подвида зубовидной кукурузы. В этой группе линий нет ультрараннеспелых линий с вегетационным периодом 42-50 дней до цветения початка. Вегетационный период у этой группы линий составляет 52-55 дней. В

спектрах этих линий кукурузы (V158, W64, CG10, L317, Од301, ОК104 и МК159) присутствуют интенсивные компоненты 38 и 49 (нет маркерного компонента 57).

Особо выделилась группа раннеспелых линий ползубовидного подвида кукурузы происхождения из США (P101, P165 и P343). В их спектрах (рис.4) присутствует только маркерный компонент «раннеспелости» 57 (нет компонентов 38 и 49). Вегетационный период этой группы линий в условиях Кубани составляет 51-55 дней до цветения початка.

Таким образом, для образцов подвида зубовидной кукурузы были выделены дополнительные маркеры (компоненты и сочетания компонентов спектра зеина) признака раннеспелости. Если для раннеспелых линий кремнистого подвида кукурузы это в основном маркерная комбинация компонентов 38-57, то для раннеспелых линий зубовидного подвида кроме упомянутой комбинации компонентов 38-57 выявлены «самостоятельные» маркеры 38, 49 и 57.

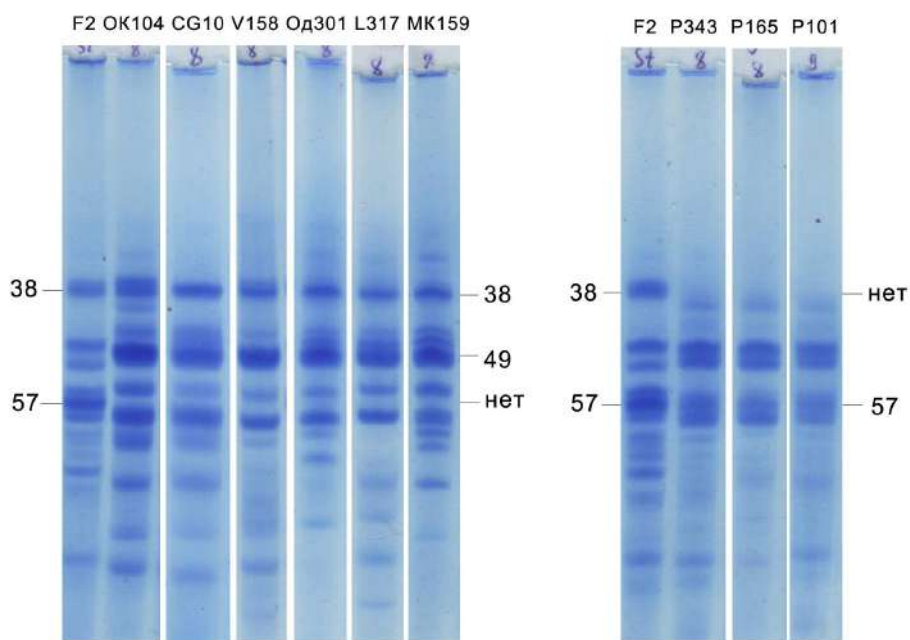


Рис. 4. Выявление маркеров признака раннеспелости (38, 49 и 57) у раннеспелых линий зубовидного подвида кукурузы. Стандарт – раннеспелая линия F2

Надежность выявленных маркеров признака раннеспелости проверили на материале, предоставленном селекционерами В.С. Сотченко (ВНИИ кукурузы) и В.Г. Гаркушкой (НПО «КОС МАИС») (рис. 5).

В образцах из ВНИИ кукурузы присутствовала одна раннеспелая линия подвида кремнистой кукурузы РП111 и две раннеспелые линии зубовидного подвида кукурузы (РД253 и РС201). Все линии имели в спектрах белков маркерную комбинацию признака раннеспелости 38-57. Эти маркеры также обнаружены у раннеспелого гибрида первого поколения Катерина (рис. 5).

Селекционный материал из НПО «КОС МАИС» представлен родительскими линиями кукурузы и их гибридом F₁, где материнская форма (линия 761А) – среднеранняя полузубовидная и отцовская форма – раннеспелая линия (БП141) кремнистого подвида. В спектрах материнской линии 761А полузубовидного подвида (рис. 5) выявлены маркерные компоненты 38 и 49 (нет компонента 57), характерные для раннеспелых линий зубовидного подвида кукурузы (рис.4). В спектрах отцовской линии БП141 обнаружена характерная для раннеспелой кукурузы кремнистого подвида маркерная комбинация 38-57 (рис. 5). В спектрах среднераннего полузубовидного гибрида (761А x БП141) присутствуют все указанные выше маркерные компоненты признака раннеспелости от его родительских форм (рис. 5). В спектре линии БП141 четко проявляются компоненты 64 и 69, которых нет у материнской линии (рис.5, М). Они служат надежными маркерами гибридности семян и наряду с маркерами раннеспелости присутствуют в спектре гибрида.

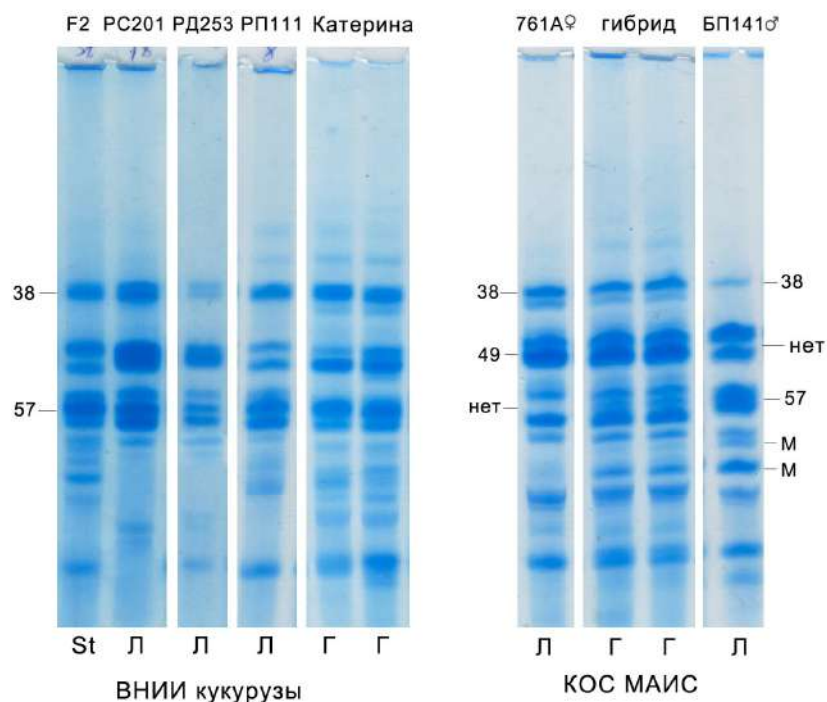


Рис. 5. Выявление маркеров признака раннеспелости (38, 49 и 57) у линий (Л) и гибридов (Г) кукурузы. М – маркеры гибридности

Мы изучили местные ультрараннеспелые сорта подвида кремнистой кукурузы (42-50 дней до цветения початка): Аляска, Бессарабка, Первенец, Скороспелка, North Dakota, Белая ночь, Белоярое пшено, раннеспелые сорта подвида сахарной кукурузы Extra early, Black Mexicana, сорт подвида крахмалистой кукурузы Mandan и местный сорт из США подвида лопающейся кукурузы (к-683) из коллекции ВИР. У всех сортов, несмотря на некоторый внутрисортовой полиморфизм по спектрам зеина, выявлена маркерная комбинация компонентов признака раннеспелости 38-57 (рис. 6 и 7). В спектрах позднеспелого местного сорта подвида зубовидной кукурузы из Зимбабве (рис.6), а также ряда других позднеспелых образцов кукурузы (популяция BS16 Eto, сорт Funk's Krug Corn и др.) маркеры признака раннеспелости отсутствуют.

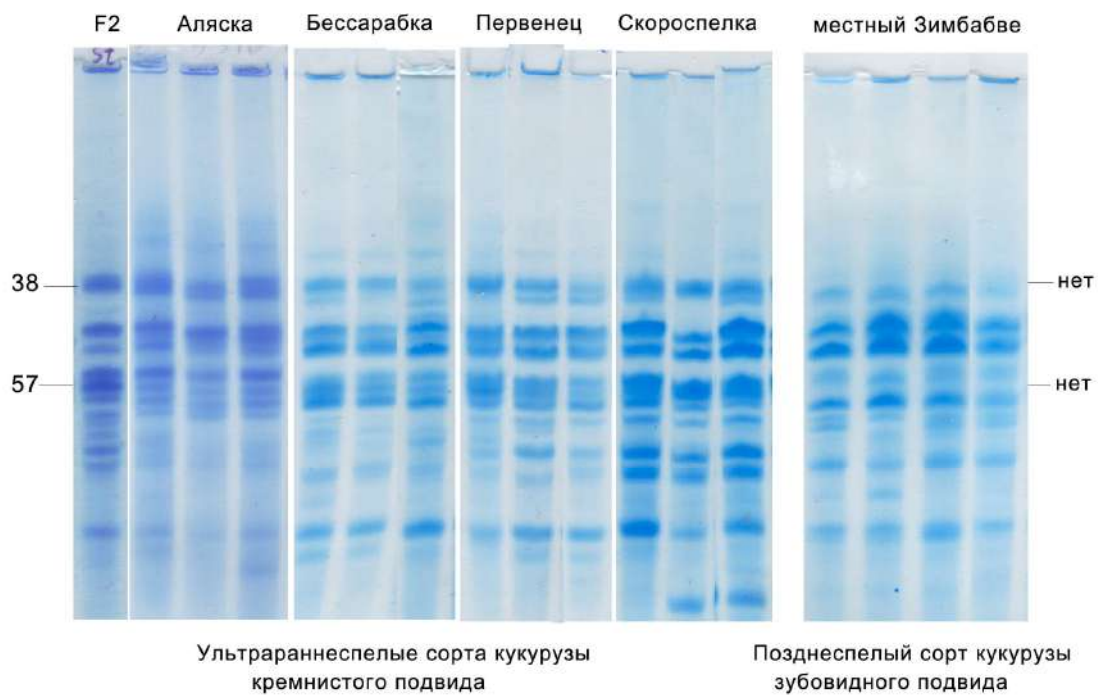


Рис. 6. Выявление маркеров признака раннеспелости (38-57) у сортов кукурузы. Стандарт – раннеспелая линия F2

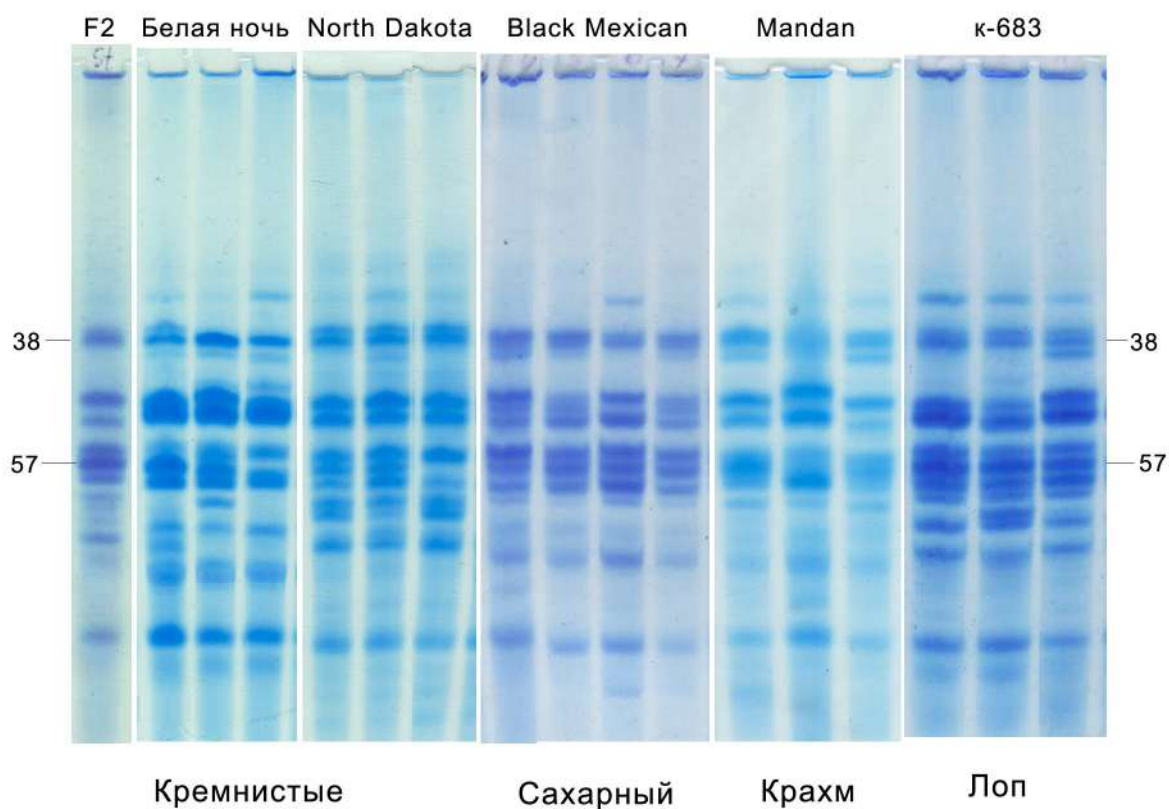


Рис. 7. Выявление маркеров признака раннеспелости (38-57) у сортов кремнистого, сахарного, крахмалистого (крахм) и лопающегося (лоп) подвидов кукурузы. Стандарт – раннеспелая линия F2

В результате изучения контрастных по признаку раннеспелости линий кукурузы из коллекции ВИР выявлены белковые маркеры признака раннеспелости. Полученные результаты получили подтверждение в исследованиях большого числа раннеспелых и позднеспелых образцов кукурузы (линий, гибридов, сортов) из коллекции ВИР, а также представленных селекционерами.

Выявлены также белковые маркеры признаков «лопаемости» и гибридности кукурузы. Эффективность маркеров продемонстрирована при скрининге образцов лопающейся кукурузы и гетерозисных гибридов; сравнивая спектры зеина, можно прогнозировать какие линии при скрещивании дадут высокогетерозисное потомство: чем больше различий в спектрах родительских

линий, тем больший гетерозисный эффект можно ожидать от гибридной комбинации [1, 12].

Т. И. Пеновой на основании результатов изучения большого числа линий и сортов ржи сделано заключение, что сведения о составе и встречаемости спектров и компонентов проламина линий и сортов ржи можно использовать при подборе пар для скрещивания, анализе их комбинационной способности и для прогнозирования возможного гетерозисного эффекта [5]. Ранее связь эффекта гетерозиса с числом специфических компонентов проламина у родительских линий была показана нами для сорго [18].

Выявленные в ходе данного исследования белковые (зеиновые) маркеры важнейших селекционных признаков кукурузы рекомендуются для научного и прикладного использования для скрининга генетического разнообразия (исходного материала) культуры с целью поиска желаемых форм (генотипов, образцов, линий и др.). Зеиновые маркеры эффективны в анализе селекционного материала (контроль за генетической однородностью инбредных линий, определение степени гибридности при гибридной селекции и пр.), а также при оценке товарных партий гибридов (семенной контроль). Авторы готовы передать в установленном порядке заинтересованным специалистам разработанные методики идентификации выше упомянутых маркеров.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект № 09-04-13841

ЛИТЕРАТУРА

1. Сидорова В.В., Конарев А.В., Матвеева Г.В. и др. / Аграрная Россия. 2004. № 6. С. 34-41.
2. Югенхеймер Р.У. Кукуруза. Улучшение сортов, производство семян, использование / М.: Колос. 1979. С. 103.
3. Шмараев Г.Е. / Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1974. Т. 53. С. 82-105.
4. Ullstrup A.J. / Annual Review of Phitopathology. 1972. 10. P. 37.
5. Pejic I., Ajmone-Marsan P., Morgante M., Kozumplik V., Castiglioni P., Taramino G., Motto M. / Theor Appl Genet. 1998. V. 97. P. 1248-1255.

6. Liu Kejun, Goodman M., Muse S., Smith J.S.C., Buckler Ed, and Doebley J. / Genetics. 2003. V. 165. P. 2117-2128.
7. Конарев А.В. / Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 4-22.
8. Кудрявцев А.М. / Молекулярная и прикладная генетика (Минск). 2009. Т. 9. С. 28-31
9. Nagy E., Szoke Cs., Spitko T., Marton L.Cs. / СХНИИ Венгерской Академии наук. Мартонвашар. В кн.: Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы. Материалы научно-практической конференции, посвященной 20-летию ГНУ ВНИИ кукурузы. Пятигорск. 2009. С. 88-91.
10. Конарев А.В. / Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 3-13.
11. Конарев В.Г., Сидорова В.В., Тимофеева Г.И. / С.-х. биология. 1990. № 3. С. 167-177.
12. Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К. и др. / Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. СПб.: РАСХН ВИР. 2000. С. 73-89.
13. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции / под ред. В.Г. Конарева. Том I. М.: Колос. 1993. 447 с.
14. Рекомендации по использованию белковых маркеров в сортоиспытании, семеноводстве и семенном контроле / под ред. В.Г. Конарева. М., Л.: Госагропром. СССР. ВИР. 1989. 20 с.
15. Сидорова В.В., Матвеева Г.В., Тимофеева Г.И. / Методические указания и каталог белковых формул / (под ред. В.Г. Конарева). СПб.: ВИР. 1998. 50 с.
16. Сидорова В.В., Тимофеева Г.И., Конарев В.Г. / Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 114. С. 61-75.
17. International Rules for Seed Testing. Rules 1996. Verification of species and cultivar / Seed Sci.& Technol. 1996. V. 24 (Supplement). P. 253-270.
18. Konarev A.V., Khomutnikova L.A., Malinovski B.N. / Extended synopsis FAO IEAE Int. Symp. : The Use of induced Mutations and Molec. Techniques for Crop Improvement. Austria. Vienna. 1995. P. 201.

19. Сидорова В.В., Матвеева Г.В., Конарев А.В., Янковский Н.К. / Аграрная Россия. 2010. № 3. С. 6-10.

Сидорова В. В., канд. биол. наук;
Матвеева Г. В., канд. биол. наук;
Конарев А. В., д-р биол. наук;
Керв Ю.А., канд. биол. наук;
Всероссийский НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Курявцев А.М., д-р биол. наук
Упелник В.П., канд. биол. наук
Янковский Н.К., д-р биол. наук, чл.-корр. РАН
Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова РАН