

УДК 575

БЕЛКОВЫЕ МАРКЕРЫ В АНАЛИЗЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ, СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕННОМ КОНТРОЛЕ КУКУРУЗЫ*

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

Во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) биоразнообразие местных стародавних сортов, популяций и линий кукурузы, а также дикорастущих родичей изучают с целью выявления генотипов, ценных для селекции. На этом этапе, как и при реализации селекционных программ, для решения многих вопросов используют молекулярные маркеры. Методы молекулярного анализа, основанные на белковых и ДНК-маркерах, позволяют с большей полнотой и надежностью выявлять полиморфизм популяций, идентифицировать и регистрировать генотипы (биотипы), определять их соотношение в популяциях, линиях и т. п. В статье приведены результаты проводимой в течение многих лет в ВИР под руководством В. Г. Конарева работы по внедрению белковых маркеров в анализ исходного материала и селекцию кукурузы. Материалом для исследований послужили образцы теосинте и его естественного гибрида с кукурузой, собранного в Мексике экспедицией С. М. Букасова в 1926 г. и сохраненных в коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова, а также образцы других диких родичей трипсакум и коикс. Разработанные В. Г. Конаревым и его учениками методы успешно используют в семенном контроле кукурузы: идентификации и контроле однородности линий, анализе гибридности и сопровождении гибридной селекции, включая предсказание эффекта гетерозиса и контроль за включением в селекционный материал ряда хозяйственно-ценных признаков. Принятые в качестве отечественных и международных стандартных лабораторных методов семенного контроля методы электрофореза запасного белка семян кукурузы — зеина — успешно внедрены в работу государственных контролирующих органов систем Россельхознадзора и Россельхозцентра.

Ключевые слова: белковые маркеры; зеин; генофонд; культурные и дикие формы кукурузы; гибридная селекция; маркирование; селекционные признаки.

Успех селекции кукурузы, как и других культур, обусловлен во многом, прежде всего, правильным подбором исходного материала. В последние десятилетия приоритетным является молекулярно-генетический подход к анализу генофонда культурных форм и их дикорастущих родичей. В ВИР изучение биоразнообразия местных стародавних сортов, популяций и линий кукурузы, а также дикорастущих родичей проводят с целью выявления генотипов, ценных для селекции. На этом этапе, как и при реализации селекционных программ, для решения многих вопросов используют молекулярные маркеры. Эффективность анализа исходного и селекционного материала с использованием молекулярных маркеров показана в последние десятилетия в работах отечественных и зарубежных исследователей [1 – 9]. Методы молекулярного анализа, основанные на белковых и ДНК-маркерах, позволяют с большей полнотой и надежностью выяв-

лять полиморфизм популяций, идентифицировать и регистрировать генотипы (биотипы), определять их соотношение в популяциях, линиях и т.п. [10, 11].

Надежными маркерами генотипа растения являются электрофоретические спектры запасных белков семян [8 – 10, 21, 24]. Для увеличения генетического разнообразия генофонда культурных форм целесообразны отдаленные скрещивания с дикорастущими родичами. Для кукурузы таковыми являются теосинте (*Euchlaena Schrad.*), трипсакум (*Tripsacum L.*) и коикс (*Coix L.*). Успех селекции кукурузы с привлечением генетического материала дикорастущих родичей во многом зависит от знания характера и степени их генетического разнообразия, а также родства с культурными формами. Следует отметить, что гибридизация культурных растений с дикими родичами позволяет обогатить их генофонд, который обедняется в ходе длительного искусственного отбора перспективных форм при селекции [12].

По одной из гипотез, кукуруза, трипсакум и теосинте произошли от общего предка дивергентной эволюцией [13, 14]. По спектрам зеина и морфологическим

* Разработанные в ВИР подходы к идентификации генофонда кукурузы и гибридной селекции с использованием спектров запасных белков успешно применяются на практике.

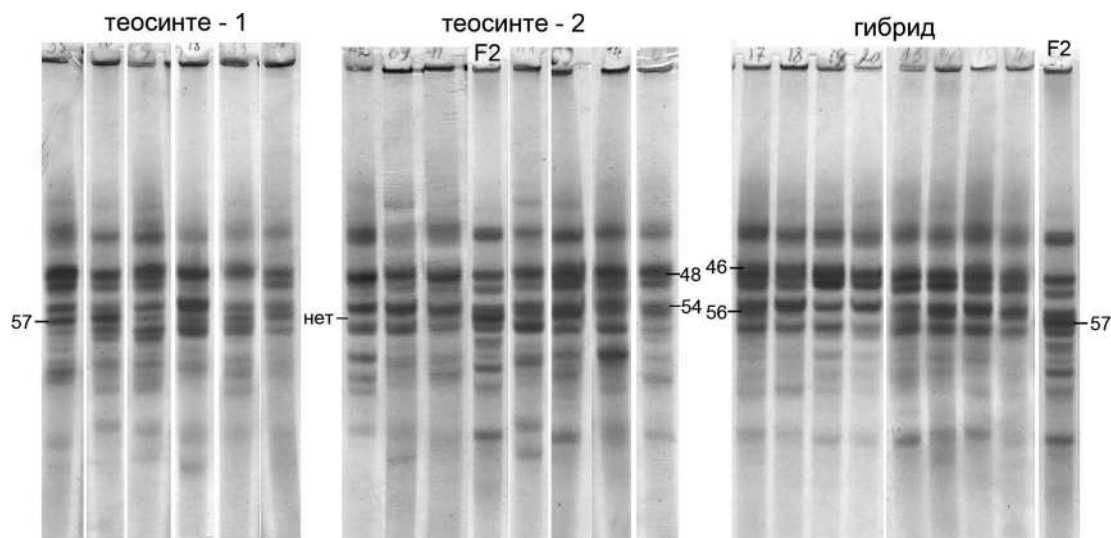


Рис. 1. Электрофоретические спектры зеина теосинте и его естественного гибрида с кукурузой: Теосинте-1 и Теосинте-2 — две генетические формы теосинте; стандарт — линия F2

признакам к кукурузе ближе теосинте, который и лучше других родичей с ней скрещивается. Теосинте является важной составляющей частью мирового генофонда кукурузы. Он способен существенно обогащать зародышевую плазму культурных форм [14].

В связи со сказанным выше были поставлены задачи: изучить с использованием белковых спектров биотипный состав образцов дикорастущего родича кукурузы теосинте и его естественного гибрида; определить степень участия дикорастущего родича в формировании гибрида [12]; установить степень родства разных подвидов кукурузы с трипсакум и коикс; маркировать спектрами зеина селекционно-ценные генотипы, несущие признаки раннеспелости, высоких технологических качеств зерна, высокого гетерозиса и т.д.

Методы исследования

Материалом для исследований послужили образцы теосинте и его естественного гибрида с кукурузой, собранного в Мексике экспедицией С. М. Букасова в 1926 г. и сохраненных в коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова, а также образцы других диких родичей трипсакум и коикс. На основе оценочных данных из коллекции ВИР были подобраны образцы разных подвидов кукурузы с признаками раннеспелости, позднеспелости, высокого гетерозиса, хороших технологических качеств зерна и др.

Электрофорез зеина — запасного белка кукурузы — проводили в вертикальных пластинах ПААГ по стандартной методике, разработанной под руководством академика В. Г. Конарева в отделе молекулярной биологии и биохимии ВИР [8, 15, 16]. Метод электрофореза зеина кукурузы применим и для запасных белков дикорастущих родичей, что также подтверждает их родство с культурными формами.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены электрофоретические спектры зеина теосинте и его естественного гибрида с кукурузой. В результате анализа спектров зеина зерновок теосинте выявлен значительный полиморфизм по наличию и отсутствию в их спектрах отдельных компонентов.

Выявлено, что зеины теосинте и кукурузы характеризуются, в общем, сходными структурами электрофоретических спектров. В то же время спектры зеина теосинте отличаются от таковых кукурузы по частоте встречаемости отдельных компонентов, а также некоторых комбинаций компонентов зеина. Установлено, что изученный образец теосинте состоит из двух генетически различных форм. Они отличаются по наличию в их спектрах маркерного компонента 57, а также по частоте встречаемости некоторых комбинаций компонентов (46 – 48 и 54 – 56). Характер электрофоретических спектров зеина естественного гибрида кукурузы и теосинте позволяет высказать предположение о различной избирательности скрещивания этих форм теосинте с кукурузой. Преимущественно скрещиваются с кукурузой растения теосинте, у которых в спектрах зеина отсутствует маркерный компонент 57. Подобную избирательность оплодотворения уже наблюдали ранее при изучении белковых спектров образцов *Triticum araraticum* при скрещивании его с *T. timopheevii*, где одна группа «спектро-образцов» *T. araraticum* имела скрещиваемость от 0 до 2 %, а другая — от 2 до 54 % [17 – 19]. Информация о возможном участии теосинте в формировании различных сортов и популяций кукурузы представлена в работе [12].

Другой дикорастущий родич кукурузы — *Tripsacum dactyloides* (синоним гамаграсс) — обладает рядом ценных признаков и свойств, которые могут быть переданы кукурузе при гибридизации. Скрещивание с трипсакум является основным источником расширения адап-

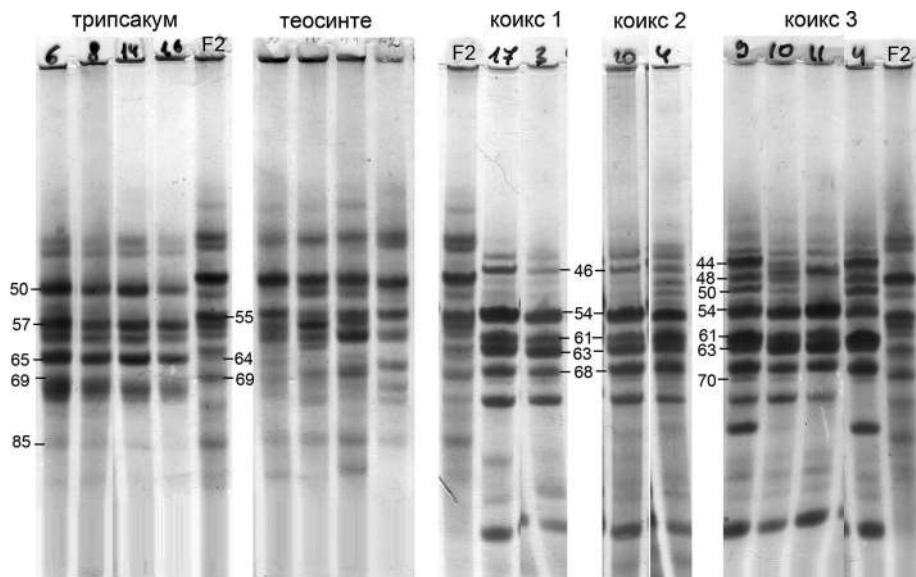


Рис. 2. Электрофоретические спектры зеина дикорастущих родичей кукурузы: койкс 1 — Canada (Ville de Montreal); койкс 2 — Франция (к-547237); койкс 3 — Индия (к-270776); стандарт — линия F2

тивных свойств культурной формы [20]. Установлено, что хромосомы трипсакума значительно короче, чем у кукурузы. Они имеют иную длину плеч и в процессе клеточного деления ведут себя по-другому, чем хромосомы кукурузы. Видимо, поэтому эти два рода трудно скрещиваются между собой [13].

На рис. 2 представлены электрофоретические спектры зеина дикорастущих родичей кукурузы *Tripsacum* и *Euchlaena* (теосинте), а также белковые спектры более далекого от кукурузы рода — *Coix* L. В электрофоретических спектрах трипсакума идентифицированы маркерные компоненты, по которым он значительно отличается от спектров зеина кукурузы и теосинте. Особенностью трипсакума является наличие в его спектрах специфических интенсивных компонентов 50, 57 и 65. Компонент 65 иногда встречается в спектрах кукурузы, но всегда слабой интенсивности. Одной из других особенностей спектра зеина трипсакума (в отличие от зеина кукурузы) является отсутствие компонентов 47, 48, 55 и 63. Образцы койкса изучены нами для уточнения филогенетических связей между дикорастущими родичами и кукурузой. В электрофоретических спектрах трех образцов койкса (репродукции КОС ВИР) присутствуют специфические компоненты и их комбинации, которыми они отличаются от спектров кукурузы и близких к ней диких родичей. Различия касаются самых интенсивных компонентов спектра койкса (54 – 55, 60 – 61, 63 и 66 – 67). Такое сочетание интенсивных компонентов, характерное для спектров койкса, в спектрах кукурузы не встречается. Также в спектрах койкса присутствует специфичный для него интенсивный компонент быстрой подвижности. Образцы койкса представлены несколькими биотипами, которые различаются между собой разным сочетанием компонентов в зоне медленной подвижности (от 37 до 53 компонента). Тот факт, что белковый спектр койкса расположен в том же диапазоне подвижности, что и спектры зеина кукурузы и близ-

ких к ней диких родичей, говорит о родственных с ними связях (рис. 2).

В селекции и семеноводстве кукурузы особенно 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. Среди различных методов и маркерных систем наиболее удобным и надежным для решения этих проблем в селекции сельскохозяйственных растений оказался электрофорез генетически полиморфных запасных белков семян [6 – 9, 21 – 26]. Анализ полиморфизма зеина положен в основу международных и отечественных стандартных лабораторных методов идентификации линий и сортов, а также оценки степени гибридности кукурузы [16, 21, 24]. Качественные спектры этих белков могут быть получены и для семян, имеющих значительные сроки хранения [12, 26, 27].

В выборе запасных белков в качестве генетических маркеров принципиально то, что полиморфизм запасных белков семян, выявляемый электрофорезом, носит адаптивный характер [6]. Во многом потому методы белковых маркеров открыли принципиально новые возможности в решении ряда наиболее актуальных проблем селекции кукурузы. В первую очередь мы поставили перед собой задачу существенно повысить эффективность использования генетического разнообразия коллекции ВИР кукурузы для селекции и промышленного использования за счет выявления надежных белковых маркеров селекционно и практически ценных признаков кукурузы, таких, например, как скороспелость, лопающиеся формы, выявление генетически более отдаленных генотипов для получения гетерозисного эффекта, определение по маркерам процента гибридности семян и т.д.

На рис. 3 представлены электрофоретические спектры зеина инбредных линий и их гибридов, отлича-

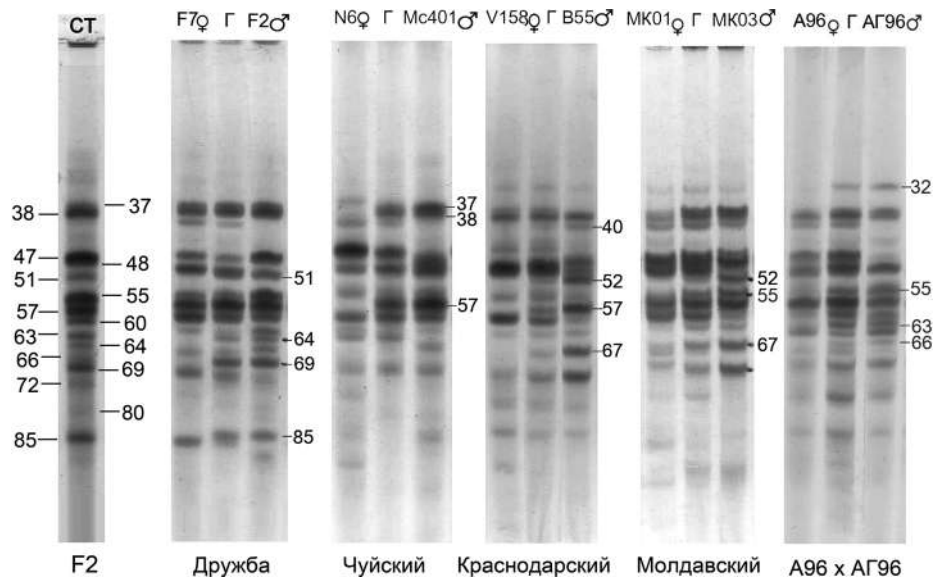


Рис. 3. Номенклатура электрофоретического спектра зеина стандартной линии (F2) и примеры наследования компонентов зеина исходных родительских линий в гибридах (Г) первого поколения; цифрами обозначены маркерные компоненты гибридности

ющихся высокой степенью гетерозиса. Цифрами обозначены основные маркерные компоненты гибридности (происходящие от отцовской линии, присутствующие у гибрида и отсутствующие у материнской линии). Из представленных спектров видно, что родительские линии высокогетерозисных гибридов достаточно сильно отличаются друг от друга по компонентному составу.

Существует мнение, что для достижения эффекта гетерозиса скрещивание двух линий подвида зубовидной кукурузы нецелесообразно. Наиболее продуктивные гибриды получаются, как правило, при скрещивании зубовидных и кремнистых подвидов. Однако известно много районированных гибридов селекции КНИИСХ им. П. П. Лукьяненко, в которые вошли линии зубовидной кукурузы. Одна из них — W64 с высокой комбинационной способностью использована в качестве родительской формы в простых (W64 × Cr25, W64 × WF9, W64 × B55), двойных и трехлинейных гибридах. Все линии этих гибридов относятся к подвиду зубовидной кукурузы и различаются по маркерным компонентам. Так, в спектре линии W64 нет маркерной комбинации 38 – 57, но имеются компоненты 45, 46 и 65. В то же время все отцовские линии в указанных гибридах имеют маркерную комбинацию 38 – 57, и у каждой из них есть дополнительные маркеры: для Cr25 — 37 и 64 – 69, для WF9 — 49 и 66, для B55 — 40, 47 и 52 – 67 (рис. 4).

Отсутствие различий по спектрам зеина у родительских форм 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 межлинейных, двойных, трехлинейных и др.) [22, 28].

В результате анализа спектров зеина большого числа самоопыленных линий (созданных на основе лучших линий подвида зубовидной кукурузы) и местных

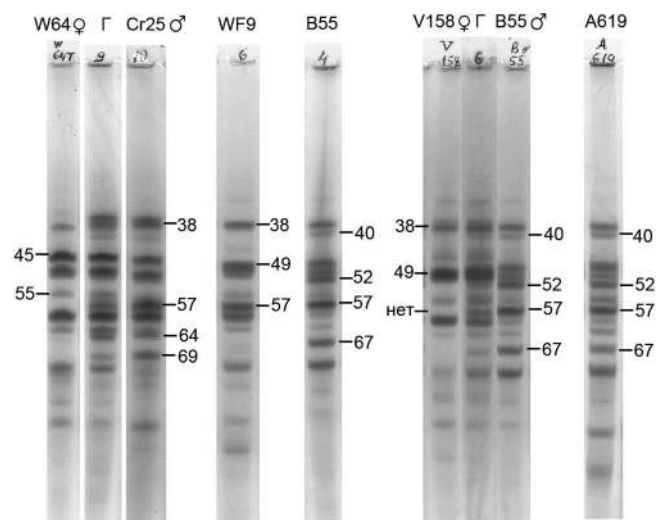


Рис. 4. Наследование маркерных компонентов зеина в простых позднеспелых высокогетерозисных гибридах (Г) Краснодарский 303ТВ (W64 × Cr25), Краснодарский 602ТВ (V158 × B55), Кубанский 422ТВ (A619 × V158ТВ) и в трехлинейном гибриде Краснодарский 362АТВ (W64 × F9) × V158

сортов (поступивших в коллекцию ВИР в 1921 и 1922 гг.) подвида лопающейся кукурузы выяснено, что каждый сорт представлен несколькими типами спектров. Наиболее стабильные (общие) компоненты 32, 50, 60 и 66 присутствуют в спектрах у всех местных сортов лопающейся кукурузы. В основном это интенсивные компоненты. Каждый сорт имеет свои специфичные компоненты, по которым его можно идентифицировать (рис. 5).

Из новых линий лопающегося подвида кукурузы выделилась линия АГ69, которая имела высокую комбинационную способность и высокие технологические и вкусовые качества зерна. Так как эта линия является хорошим опылителем, она участвовала в получении многих гибридов в качестве отцовской формы. Отличительным маркером для изученных сортов и новых ли-

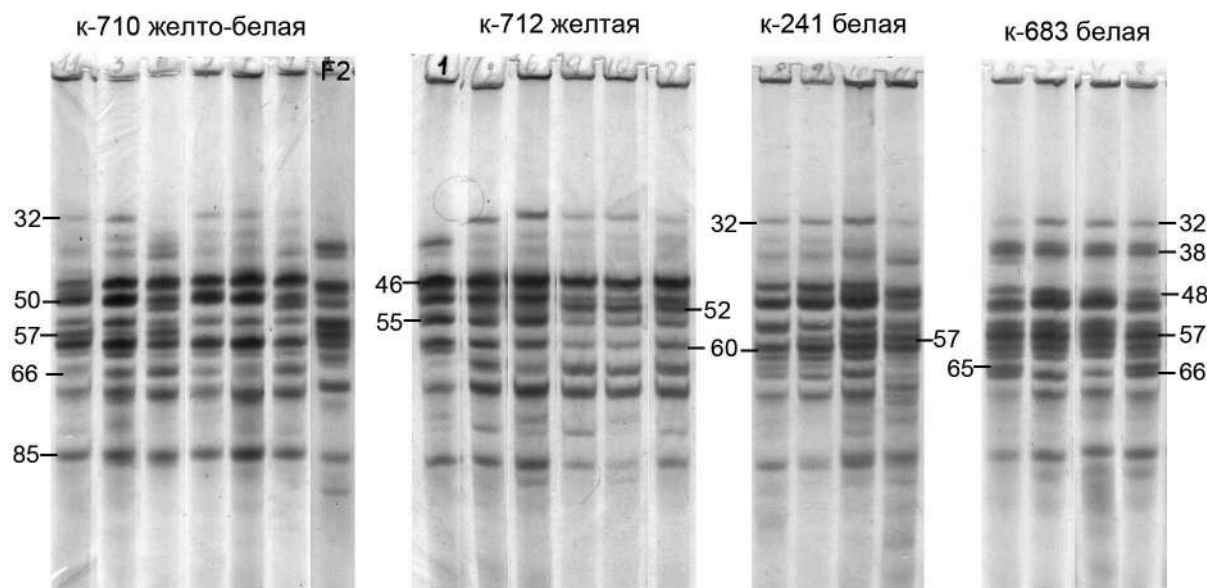


Рис. 5. Электрофоретические спектры зеина некоторых местных сортов подвиды лопающейся кукурузы разного происхождения: к-710 (Amber), к-712 (Yellow Pop Corn, США), к-241 (Mapledale), к-683 (США); стандарт — линия F2

ний лопающейся кукурузы является присутствие в их спектрах компонента 32. Этот компонент одновременно является и одним из маркеров гибридности при скрещивании с материнскими формами разного происхождения (A96 × АГ96, рис. 3).

В спектрах зеина гибридов с наилучшим качеством зерна показано наибольшее включение в них компонентов от АГ69. Гибриды, в спектры которых не включался компонент 32, теряли свои технологические качества (зерно не взрывается при поджаривании). Все гибриды с участием линии лопающейся кукурузы АГ69 имели высокий гетерозисный эффект. Более подробная характеристика новых линий лопающейся кукурузы по спектрам зеина дана в работе [26].

Увеличить площади под кукурузу на зерно в РФ можно за счет продвижения этой культуры на Север, что требует 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. Для решения этой задачи 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. Более подробно результаты идентификации маркеров признака раннеспелости в спектрах линий, сортов и гибридов кремнистого, зубовидного и других подвидов кукурузы представлены в работе [27], здесь остановимся лишь на отдельных примерах.

В ходе работы изучили контрастные по периоду вегетации самоопыленные линии и сорта кукурузы. Раннеспелые образцы (группы спелости по ФАО 100 – 299) и позднеспелые (группы спелости по ФАО 700 – 800). В качестве стандарта взяли раннеспелую самоопыленную линию F2 кремнистого подвиды кукурузы. Установлено, что в спектрах зеина большинства изученных ультрараннеспелых, раннеспелых линий и сортов кукурузы присутствует маркерная комбинация компонентов 38 – 57. Она обнаружена во всех спектрах раннеспелых линий кремнистого подвиды кукурузы из коллекции ВИР, а также и в спектрах раннеспелых самоопыленных линий, относящихся к подвиду зубовидной кукурузы. На рис. 6 представлены лишь некоторые из них.

Для сравнения изучили позднеспелые линии зубовидного подвиды кукурузы (вегетационный период до цветения початка 70 – 80 и более дней). Маркерная комбинация компонентов 38 – 57, характерная для спектров раннеспелых линий подвидов кремнистой, полужубовидной и зубовидной кукурузы, в спектрах позднеспелых образцов не выявлена (рис. 6).

Особо выделилась группа раннеспелых линий полужубовидного подвиды кукурузы происхождением из США (P101, P165 и P343). В их спектрах (рис. 7) 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 подвиды зубовидной кукурузы выделены дополнительные маркеры (компоненты спектра зеина) признака раннеспелости. Если для раннеспелых линий кремнистого подвиды кукурузы это в основном маркерная комбинация компонентов 38 – 57, то для раннеспелых линий зубовидного подвиды, кроме упомянутой комбинации компонентов

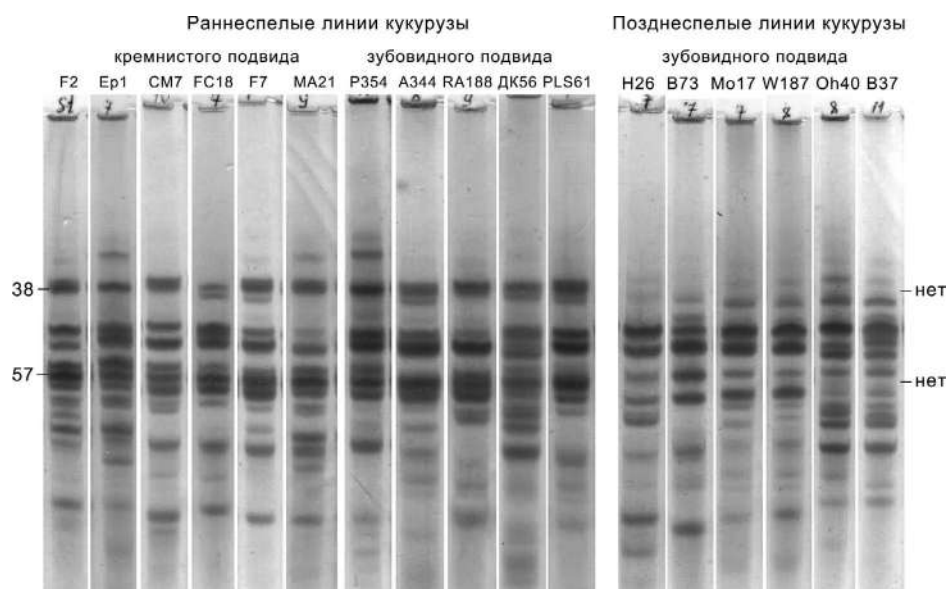


Рис. 6. Выявление маркеров признака раннеспелости (38 – 57) у линий кукурузы; стандарт — линия F2

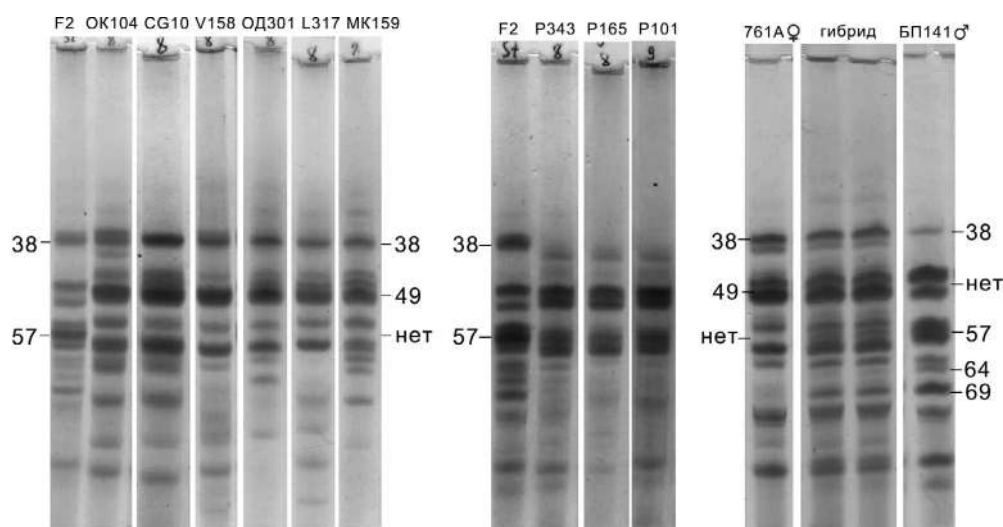


Рис. 7. Выявление маркеров признака раннеспелости (38, 49 и 57) у раннеспелых линий зубовидного подвида кукурузы и участие одной из них (761А) в простом межлинейном гибриде (из НПО «КОС МАИС»); цифрами обозначены маркеры признака раннеспелости (38, 49 и 57) и маркеры гибридности (57, 64 и 69); стандарт — линия F2

38 – 57, выявлены «самостоятельные» маркеры 38, 49 и 57 (рис. 7).

Селекционный материал из НПО «КОС МАИС» представлен родительскими линиями кукурузы и их гибридом F₁, где материнская форма (линия 761А) — среднеранняя полузубовидная, отцовская форма — раннеспелая линия (БП141) кремнистого подвида. В спектрах материнской линии 761А полузубовидного подвида выявлены маркерные компоненты 38 и 49 (нет компонента 57), характерные для раннеспелых линий зубовидного подвида кукурузы (рис. 7). В спектрах отцовской линии БП141 обнаружена характерная для раннеспелой кукурузы кремнистого подвида маркерная комбинация 38 – 57. В спектрах среднераннего полузубовидного гибрида (761А × БП141) присутствуют все указанные выше маркерные компоненты признака ран-

неспелости от его родительских форм (рис. 7). В спектре линии БП141 четко проявляются компоненты 64 и 69, которых нет у материнской линии. Они служат надежными маркерами гибридности семян и наряду с маркерами раннеспелости присутствуют в спектре гибрида.

Мы изучили местные ультрараннеспелые сорта подвида кремнистой кукурузы (42 – 50 дней до цветения початка): Аляска, Бессарабка, Первенец, Скоропелка, 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 внутрисортной полиморфизм по спектрам зеина, выявлена маркерная ком-

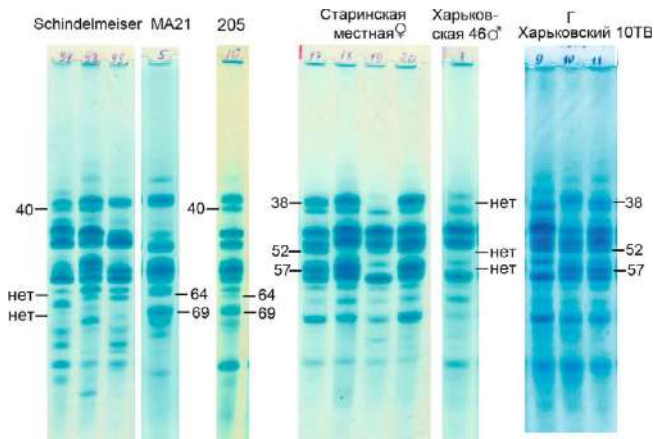


Рис. 8. Сопровождение зеиновыми маркерами процесса создания новой инбредной линии (205МВ) и наследование маркерных компонентов в гибриде (Г) Харьковский 10ТВ (Старинская местная × Харьковская 46)

бинация компонентов признака раннеспелости 38 – 57. В спектрах позднеспелого местного сорта подвида зубовидной кукурузы из Зимбабве, а также ряда других позднеспелых образцов кукурузы (популяция BS16 Eto, сорт Funk's Krug Corn и др.) маркеры признака раннеспелости отсутствуют. Фотографии спектров приведены в работе [28].

В селекционных работах использование зеиновых маркеров облегчает целенаправленное создание новых и улучшение существующих линий. Исходя из состава спектров зеина можно предположить, какие линии и сорта при скрещивании дадут высокогетерозисное гибридное потомство. В селекции при создании новых инбредных линий кукурузы часто используют староместные сорта. Основное условие — подбор генетически разнородного материала. Выбрать сорт, с которым лучше скрестить ту или иную линию, можно с помощью молекулярных маркеров. Так, В. Г. Гаркушка (НПО «КОС МАИС») на основе гибрида между высокополиморфным сортом подвида кремнистой кукурузы Schindelmeiser и французской линией подвида кремнистой кукурузы (с маркерными комбинациями 38 – 57 и 64 – 69) создал ценную с высокой комбинационной способностью линию 205 МВ. Скрещиваемые формы были очень разными не только фенотипически, но и по спектрам зеина: в сорте Schindelmeiser спектров с комбинацией компонентов 64 – 69 оказалось всего 4 % (рис. 8).

Другой пример: для получения сортолинейного гибрида Харьковский 10ТВ использовали сорт кукурузы Старинская местная и линию Харьковская 46. В сорте кукурузы Старинская местная присутствует 83 % генотипов с маркерной комбинацией 52 – 66 (из них 81 % с маркером 57), тогда как в спектрах линии этих компонентов нет. Таким образом, чем больше различий в спектрах скрещиваемых образцов по маркерным компонентам, тем большего гетерозисного эффекта можно ожидать от гибридной комбинации (рис. 8).

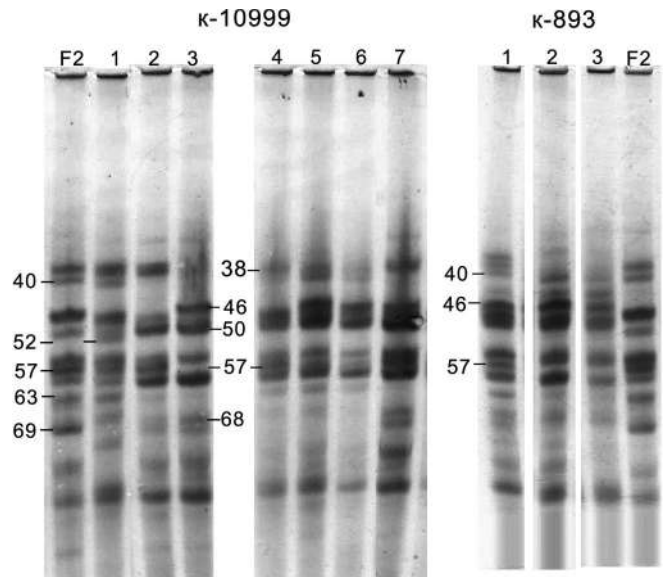


Рис. 9. Электрофоретические спектры зеина местного сорта подвида сахарной кукурузы Pisaninny от двух производителей: к-10999 (USA) и к-893 (Canada); стандарт — линия F2; цифрами над спектрами обозначены представители биотипов

В результате изучения контрастных по признаку раннеспелости линий кукурузы из коллекции ВИР выявлены белковые маркеры признака раннеспелости. Полученные результаты нашли подтверждение в исследованиях большого числа раннеспелых и позднеспелых образцов кукурузы (линий, гибридов, сортов) из коллекции ВИР, а также образцов, представленных селекционерами. Выявлены также белковые маркеры признаков высоких технологических качеств («лопачности») зерна, высокого гетерозисного эффекта и гибридности кукурузы. Эффективность маркеров продемонстрирована при скрининге образцов лопающейся кукурузы и гетерозисных гибридов; при сравнении спектров 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 [8, 28].

Зеиновые маркеры успешно использованы нами для проверки типичности сорта. В коллекции ВИР среди образцов сахарного подвида кукурузы находятся несколько местных сортов с одинаковым названием, но от разных производителей — это сорт с сине-фиолетовой окраской зерен Pisaninny, полученный от двух производителей из США (к-10999) и Канады (к-893), и сорт Black Mexican от четырех производителей (из США и Канады).

Изучен биотипный состав сорта Pisaninny. Наиболее полиморфным по спектру зеина оказался образец к-10999 (7 биотипов), 6 из них имеют общую комбинацию компонентов 38 – 57, а различаются по наличию в спектрах комбинации 52 – 67 (1-й спектр) и отдельных компонентов: 46 (3-й, 5-й и 7-й спектры), 48 (2-й, 4-й и 7-й спектры) и 68 (2-й, 3-й и 7-й спектры). Один

биотип (3-й спектр) встречается редко — в его спектрах отсутствует комбинация 38 – 57. У образца к-893 выявлено всего 3 биотипа. В отличие от к-10999, типы спектров без комбинации компонентов 38 – 57 (2-й и 3-й спектры) являются основными. Еще один биотип (1-й спектр) встречается редко. Таким образом, установлено, что сорт к-893 в процессе селекции утратил свое генетическое разнообразие (рис. 9). Также изучен биотипный состав сорта сахарного подвида кукурузы Black Mexican. Наиболее полиморфным по спектру зеина является к-30 (6 биотипов); у к-95 выявлено 5 биотипов, у к-13817 — 4 биотипа, у к-898 — 2 биотипа.

Заключение

Сказанное выше подводит некоторые итоги ведущейся в течение многих лет в ВИР под руководством В. Г. Конарева работы по внедрению белковых маркеров в анализ исходного материала (мировой коллекции кукурузы ВИР им. Н. И. Вавилова) и селекцию кукурузы. Разработанные В. Г. Конаревым и его учениками методы используются в изучении дикорастущих родичей кукурузы. Анализ связей и родства дикорастущих и культивируемых форм по белковым маркерам позволяет более контролируемо осуществлять межродовую отдаленную гибридизацию, необходимую для обогащения генофонда культурных форм кукурузы. Зеиновые маркеры эффективны в семенном контроле кукурузы: идентификации и контроле однородности линий, анализе гибридности и сопровождении гибридной селекции, включая предсказание эффекта гетерозиса и контроля над включением в селекционный материал ряда важных хозяйственно-ценных признаков. Принятые в качестве отечественных и международных стандартных лабораторных методов семенного контроля методы электрофореза запасного белка семян кукурузы — зеина — успешно внедрены в работу государственных контролирующих органов систем Россельхознадзора и Россельхозцентра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Pejic I., Ajmone-Marsan P., Morgante M., Kozumplik V., et al. / Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. P. 1248 – 1255.
2. Liu K., Goodman M., Muse S., et al. / Genetics. 2003. V. 165. P. 2117 – 2128.
3. Конарев А. В. / Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 4 – 22.
4. Кудрявцев А. М. / Мол. и приклад. генетика (Минск). 2009. Т. 9. С. 28 – 31.
5. Nagy E., Szoke Cs., Spitko T., Marton L. Cs. / Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы. Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 20-летию ГНУ ВНИИ кукурузы. — Пятигорск, 2009. С. 88 – 91.
6. Конарев А. В. / Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 3 – 13.
7. Конарев В. Г., Сидорова В. В., Тимофеева Г. И. / Сельхоз. биол. 1990. № 3. С. 167 – 177.
8. 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.

9. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции. Т. 1 / Под ред. В. Г. Конарева. — М.: Колос, 1993. С. 330 – 343.
10. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. — СПб.: ВИР, 2001. С. 298 – 304.
11. Конарев А. В. / Сельхоз. биол. 1998. № 5. С. 3 – 25.
12. Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Конарев А. В. / Аграрная Россия. 2010. № 2. С. 13 – 15.
13. Шмараев Г. Е. Кукуруза (филогения, классификация и селекция). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1971. С. 18 – 19.
14. Юенхеймер Р. У. Кукуруза. Улучшение сортов, производство семян, использование. — М.: Колос, 1979. С. 25 – 30.
15. Конарев В. Г., Сидорова В. В., Тимофеева Г. И. / Сельхоз. биол. 1990. № 3. С. 167 – 177.
16. Методика проведения лабораторного сортового контроля по группам сельско-хозяйственных растений. Метод. указ. — М.: МСХ РФ. Росинформагротех, 2004. С. 55 – 60.
17. Мигушова Э. Ф., Конарев А. В. / Генетика. 1972. Т. VIII. № 6. С. 148 – 149.
18. Мигушова Э. Ф., Конарев А. В. / Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 1973. Т. 52. Вып. 1. С. 52 – 58.
19. Конарев А. В. Дифференциация генома А пшениц по белкам. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1974. С. 12 – 19.
20. Тараканова Т. К., Соколов В. А., Абдырахманова Э. А., Блэки С. А. / Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 672 – 679.
21. Рекомендации по использованию белковых маркеров в сортоиспытании, семеноводстве и семенном контроле / Под ред. В. Г. Конарева. — М., Л.: Госагропром СССР, ВИР, 1989. С. 11 – 15.
22. Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Тимофеева Г. И. Методические указания и каталог белковых формул / Под ред. В. Г. Конарева. — СПб.: ВИР, 1998. С. 12 – 31.
23. Сидорова В. В., Тимофеева Г. И., Конарев В. Г. / Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1987. Т. 114. С. 61 – 75.
24. International Rules for Seed Testing. Rules 1996. Verification of species and cultivar / Seed Sci. Technol. 1996. V. 24. Suppl. P. 253 – 270.
25. 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 – 202.
26. Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Конарев А. В., Янковский Н. К. / Аграрная Россия. 2010. № 3. С. 6 – 10.
27. Конарев А. В., Губарева Н. К. и др. / Аграрная Россия. 2004. № 6. С. 30 – 33.
28. Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Керв Ю. А., Конарев А. В. / Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 2012. Т. 170. С. 147 – 157.

REFERENCES

1. Pejic I., Ajmone-Marsan P., Morgante M., Kozumplik V., et al. / Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. P. 1248 – 1255.
2. Liu K., Goodman M., Muse S., et al. / Genetics. 2003. V. 165. P. 2117 – 2128.
3. Konarev A. V. / Agrar. Ross. 2006. N 6. P. 4 – 22 [in Russian].
4. Kudryavtsev A. M. / Mol. Prikl. Gen. Minsk. 2009. V. 9. P. 28 – 31 [in Russian].
5. Nagy E., Szoke Cs., Spitko T., Marton L. Cs. / Selection. Seed. The technology of cultivation of corn. Proc. scientific and practical. Conf. dedicated to 20th anniversary of the State Research Institute of corn. — Pyatigorsk, 2009. P. 88 – 91 [in Russian].
6. Konarev A. V. / Agrar. Ross. 2002. N 3. P. 3 – 13 [in Russian].
7. Konarev V. G., Sidorova V. V., Timofeeva G. I. / Sel'khoz. Biol. 1990. N 3. P. 167 – 177 [in Russian].
8. Konarev V. G., Gavriluk I. P., Gubareva N. K., et al. Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kul'turnykh rastenii po belkam semyan [Identification and registration of varieties of the

- gene pool of cultivated plants for seed protein]. — St. Petersburg: Izd. RASKhN VIR, 2000. P. 73 – 89 [in Russian].
9. *Konarev V. G.* (ed.). Molekulyarno-biologicheskie aspekty prikladnoi botaniki, genetiki i selektsii. Teoreticheskie osnovy selektsii [Molecular biological aspects of applied botany, genetics and breeding. Theoretical basis of selection]. V. 1 / — Moscow: Kolos, 1993. P. 330 – 343 [in Russian].
 10. *Konarev V. G.* Morfogenez i molekulyarno-biologicheskii analiz rastenii [Morphogenesis and molecular biological analysis of plants]. — St. Petersburg: Izd. VIR, 2001. P. 298 – 304 [in Russian].
 11. *Konarev A. V.* / Sel'khoz. Biol. 1998. N 5. P. 3 – 25 [in Russian].
 12. *Sidorova V. V., Matveeva G. V., Konarev A. V.* / Agrar. Ross. 2010. N 2. P. 13 – 15 [in Russian].
 13. *Shmaraev G. E.* Kukuruz (filogeniya, klassifikatsiya i selektsiya) [Maize (phylogeny, classification and selection)]. Author's Abstract of Doctoral Thesis. — Leningrad, 1971. P. 18 – 19 [in Russian].
 14. *Yugenheimer R. U.* Kukuruz. Uluchshenie sortov, proizvodstvo semyan, ispol'zovanie [Corn. Improving varieties, seed production, use]. — Moscow: Kolos, 1979. P. 25 – 30.
 15. *Konarev V. G., Sidorova V. V., Timofeeva G. I.* / Sel'khoz. Biol. 1990. N 3. P. 167 – 177.
 16. Metodika provedeniya laboratornogo sortovogo kontrolya po gruppam sel'sko-khozyaistvennykh rastenii. Metod. ukaz. [The methodology of the laboratory groups of high-quality control of agricultural plants. Guidelines] — Moscow: Izd. MSKh RF. Rosinformagrotekh, 2004. P. 55 – 60 [in Russian].
 17. *Migushova É. F., Konarev A. V.* / Genetika. 1972. V. VIII. N 6. P. 148 – 149 [in Russian].
 18. *Migushova É. F., Konarev A. V.* / Tr. Prikl. Bot. Gen. Selekt. 1973. V. 52. Issue 1. P. 52 – 58 [in Russian].
 19. *Konarev A. V.* Differentsiatsiya genoma A pshenits po belkam [Differentiation of the genome A of the wheat by proteins]. Author's Abstract of Candidate's Thesis. — Leningrad, 1974. P. 12 – 19 [in Russian].
 20. *Tarakanova T. K., Sokolov V. A., Abdyrakhmanova É. A., Bléki S. A.* / Vestnik VOGiS. 2008. V. 12. N 4. P. 672 – 679 [in Russian].
 21. *Konarev V. G.* (ed.). Rekomendatsii po ispol'zovaniyu belkovykh markerov v sortoispytanii, semenovodstve i semennom kontrole [Recommendations for the use of protein markers in variety testing, seed production and seed control]. — Moscow – Leningrad: Izd. Gosagroprom SSSR, VIR, 1989. P. 11 – 15 [in Russian].
 22. *Sidorova V. V., Matveeva G. V., Timofeeva G. I.* Metodicheskie ukazaniya i katalog belkovykh formul [Guidelines and a catalog of protein formulas]. — St. Petersburg: Izd. VIR, 1998. P. 12 – 31 [in Russian].
 23. *Sidorova V. V., Timofeeva G. I., Konarev V. G.* / Tr. Prikl. Bot. Gen. Selekt. 1987. V. 114. P. 61 – 75 [in Russian].
 24. International Rules for Seed Testing. Rules 1996. Verification of species and cultivar / Seed Sci. Technol. 1996. V. 24. Suppl. P. 253 – 270.
 25. *Konarev A. V., Khomutnikova L. A., Malinovskii B. N.* / Extended synopsis FAO IEAE Int. Symp.: The Use of induced Mutations and Molec. Techniques for Crop Improvement. — Austria, Vienna, 1995. P. 201 – 202.
 26. *Sidorova V. V., Matveeva G. V., Konarev A. V., Yankovskii N. K.* / Agrar. Ross. 2010. N 3. P. 6 – 10 [in Russian].
 27. *Konarev A. V., Gubareva N. K., et al.* / Agrar. Ross. 2004. N 6. P. 30 – 33 [in Russian].
 28. *Sidorova V. V., Matveeva G. V., Kerv Yu. A., Konarev A. V.* / Tr. Prikl. Bot. Gen. Selekt. 2012. V. 170. P. 147 – 157 [in Russian].

Поступила 02.09.2015

Сидорова В. В., канд. биол. наук; *Матвеева Г. В.*, канд. биол. наук;
Конарев А. В., д-р биол. наук, профессор; *Керв Ю. А.*, канд. биол. наук;
 Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова
 a.konarev@vir.nw.ru