

ГЕНЕТИЧНІ ДИСТАНЦІЇ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ ТА ЇХ ЦИТОСТЕРИЛЬНИХ АНАЛОГІВ ЗА ПОЛІМОРФІЗМОМ SNP- МАРКЕРІВ

Т. М. Сатарова, В. В. Борисова, В. Ю. Черчель, К. В. Деркач, О. Є. Абраїмова
ДУ Інститут сільського господарства степової зони НААН, НВФГ
«Компанія «Маїс»

Наведено результати порівняльного аналізу одонуклеотидного поліморфізму (SNP) за 384 ДНК-маркерами для набору з 90 ліній української селекції і набору з 342 ліній світової селекції. Модальним класом генетичних дистанцій для обох наборів є клас 0,40000-0,49999, куди потрапляють 58,13–60,67 % всіх досліджених ліній. Генетичні дистанції між вихідними лініями та їх стерильними аналогами за проаналізованими SNP-маркерами при достатній кількості схрещувань наближаються до нуля. Аналоги-відновники фертильності мають залишкові генетичні дистанції відносно відповідних вихідних ліній та стерильних аналогів.

Кукурудза, ДНК-поліморфізм, генетична дистанція, SNP-маркер, цитоплазматична чоловіча стерильність

Вступ. Сучасний селекційний процес кукурудзи оперує генофондом з десятків тисяч самоzapилених ліній, які мають різний ступінь спорідненості через складні родоводи, диференційований прояв господарсько-цінних ознак, варіабельність комбінаційної здатності, нерівнозначний характер взаємодії з умовами оточуючого середовища. Значна фенотипова мінливість та обсяг сучасного селекційного матеріалу роблять актуальним залучення до селекційного процесу аналізу генотипової мінливості на рівні нуклеотидних послідовностей ДНК та з'ясування механізмів їх варіабельності. Існує декілька методів аналізу геномного поліморфізму, одним з яких є метод SNP, заснований на оцінці одонуклеотидних замінів в певних маркерних сайтах ДНК [1]. SNP-маркери, тобто ті нуклеотиди впродовж всієї нуклеотидної послідовності ДНК, які обираються для визначення нуклеотидного стану та порівняння у різних генотипів, відповідають певним критеріям. Вони є поліморфними, як правило, біалельними, рівномірно вкривають геном. Завдяки розробленим методикам SNP-маркери доступні для визначення одночасно у значній кількості ліній, а сам аналіз легко може бути автоматизований та відтворений [2, 3].

Метод аналізу однонуклеотидного поліморфізму для кукурудзи вважається перспективним для паспортизації ліній та гібридів, упорядкування та кластеризації селекційного матеріалу за походженням, визначення ступеня гомозиготності та прогнозування ефекту гетерозису, локалізації ДНК-маркерів певних господарсько-цінних ознак для ідентифікації цінних генотипів на ранніх етапах добору [4-7]. Однак в Україні відсутній досвід оцінки вітчизняного селекційного матеріалу за однонуклеотидним поліморфізмом, а особливості застосування методу SNP у селекційному процесі у кукурудзи не розроблено.

На наш погляд, на початковому етапі аналізу поліморфізму селекційного генофонду кукурудзи за частотою однонуклеотидних замін необхідно провести порівняння груп ліній, відібраних за певним принципом. Такими групами можуть бути лінії української селекції, відселектовані в ґрунтово-кліматичних умовах України, у порівнянні з лініями, створеними в інших зонах; групи, об'єднані за походженням або за проявом окремих ознак. Актуальним, як в теоретичному, так і в практичному відношенні, є аналіз за генетичними дистанціями вихідних ліній, їх аналогів з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС) та відновників фертильності.

У сучасному насінництві найбільш розповсюджені стерильні аналоги ліній кукурудзи молдавського (М) та парагвайського (С) типів [8], існують також і інші типи ЦЧС – техаський (Т) та болівійський (Б). Слід зазначити, що у кукурудзи виявлено багато джерел ЦЧС [9], але пошук нових типів стерильності не припиняється [10]. ЦЧС контролюється генами цитоплазми та ядерними рецесивними генами *rf*. Відновлення фертильності обумовлене наявністю домінантних генів *Rf*, зокрема, алеля *Rf₃* при відновленні фертильності молдавського типу стерильності та алелів *Rf₄*, *Rf₅* і *Rf₆* при відновленні фертильності С-типу [10-13].

Метою нашої роботи була оцінка діапазону попарних генетичних дистанцій, визначених за однонуклеотидним поліморфізмом ДНК, у ліній кукурудзи української і світової селекції та характеристика генетичної спорідненості при створенні стерильних аналогів та аналогів-відновників.

Матеріали і методи. Матеріалом для порівняльного SNP-дослідження слугували два набори ліній кукурудзи. Перший набір містив 90 ліній української селекції, які були створені в Інституті сільського господарства степової зони НААН та компанії «Маїс» в північній підзоні Степу України (Дніпропетровська область) та входять до сучасних селекційних програм. Другий набір включав 342 лінії кукурудзи світової селекції, переважно американські та європейські, які широко використовуються в селекційному процесі та загальнодоступні для SNP-аналізу.

SNP-аналіз проводився в США з використанням 384 SNP-маркерів панелі BDI-III на базі фірми BioDiagnostics Inc. за A.-Ch. Syvänen [2] та *biodiagnostics.net* [14]. Обрані SNP-маркери є ядерними і розташовуються на всіх 10 хромосомах кукурудзи. Середня щільність локалізації SNP-маркерів

BDI-III в ядерному геномі кукурудзи становить 1 на 5,36 Mbp. По кожному з маркерів для окремої дослідної лінії був визначений тип дезоксирибонуклеотиду, який розташовується в маркерному сайті, тобто алельний стан маркера. Попарні генетичні дистанції (GD) між лініями усередині кожного набору розраховували за J. S. Rogers [15]. Кожна попарна генетична дистанція визначена як відношення кількості маркерів, відмінних між двома лініями, до загальної кількості проаналізованих маркерів та наведена в частках одиниці.

Результати та обговорення. Розподіл 90 проаналізованих ліній української селекції за попарними генетичними дистанціями, визначеними методом SNP, представлено на рисунку 1. Розмах попарних генетичних дистанцій для набору українських ліній склав 0,00279-0,70213. Мінімальна генетична відстань відмічена між лініями DK744 та DK744M, а максимальна – між K4 та Dn3. Серед набору українських ліній 4,82 % з них мали невеликі, до 0,20000, попарні відмінності за SNP-маркерами. Найбільша частка проаналізованих попарних відстаней (60,69 %) входила до діапазону від 0,40000 до 0,49999. Зовсім незначна частка генетичних дистанцій (0,14 %) відносилася до діапазону 0,60000 і більше.

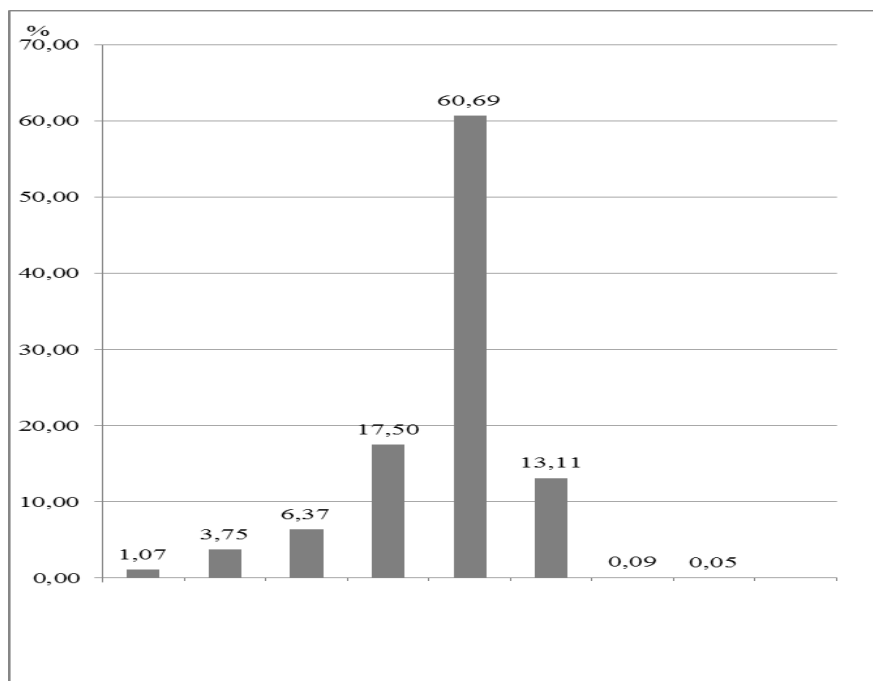


Рис. 1. Розподіл вибірки ліній української селекції за попарними генетичними дистанціями, визначеними SNP-аналізом

На рисунку 2 більш детально представлено модальний кластер попарних генетичних дистанцій ліній українського набору – від 0,40000 до 0,49999. Їх розподіл між лініями, які увійшли до цього кластеру, більш рівномірний. Так, високі відстані усередині цього кластеру присутні одразу у чотирьох діапазонах: до діапазону 0,42000-0,42999 відносяться 12,87 % проаналізованих дистанцій, до діапазону 0,43000-0,43999 – 13,24 %, до діапазону 0,44000-0,44999 – 12,10%, а до діапазону 0,45000-0,45999 – 12,18 %. Тобто, дана вибірка характеризується кривою нормального розподілу.

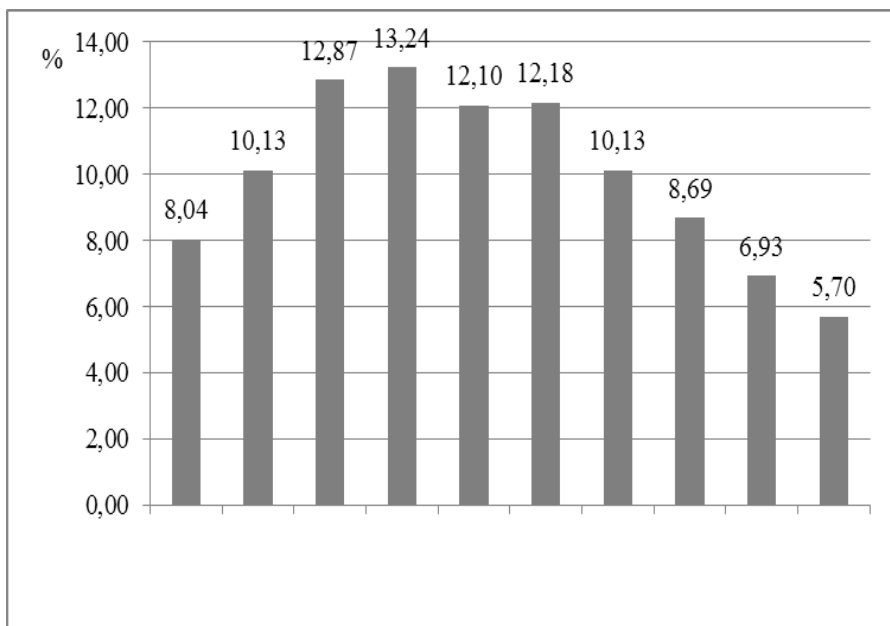


Рис. 2. Розподіл ліній української селекції за попарними генетичними дистанціями, визначеними SNP-аналізом, в діапазоні 0,40000-0,49999

На рисунку 3 представлено розподіл за генетичними дистанціями колекції з 342 ліній світової селекції. Розмах попарних генетичних дистанцій для набору світових ліній склав 0,00279-0,75490. Мінімальна генетична відстань відмічена між лініями B14 та B14A, а максимальна – між лініями PNV та LH128. Серед попарних генетичних дистанцій набору світових ліній відстані до 0,20000 займали частку 1,13 %. Найбільша частка проаналізованих попарних відстаней (58,13%) входила до діапазону від 0,40000 до 0,49999, як і для набору українських ліній. Частка відстаней від 0,60000 і більше серед попарних дистанцій ліній світового набору складала 0,20 %.

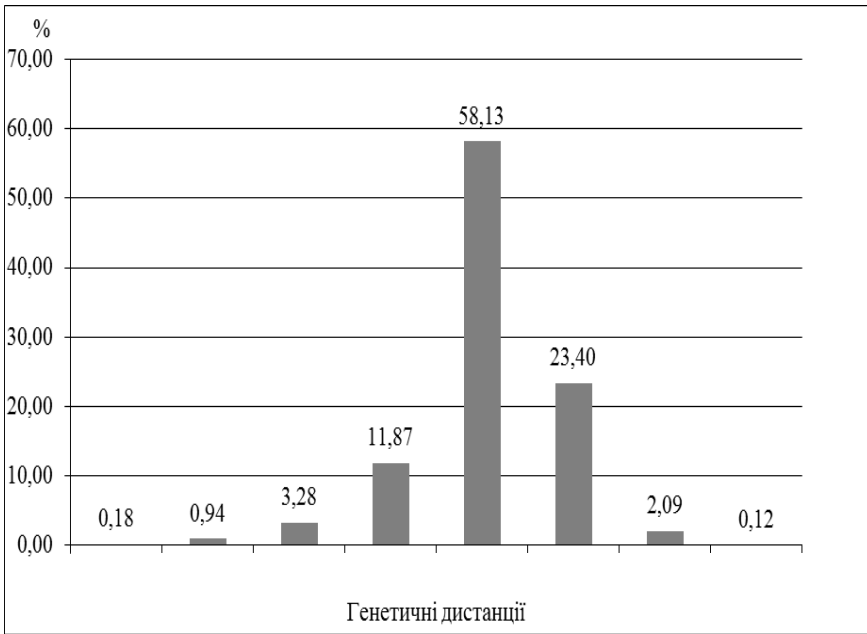


Рис. 3. Розподіл вибірки ліній світової селекції за попарними генетичними дистанціями, визначеними SNP-аналізом

На рисунку 4 висвітлено модальний кластер попарних генетичних дистанцій набору ліній світової селекції, від 0,40000 до 0,49999. Їх розподіл також більш рівномірний, як і на рисунку 2: в діапазон 0,42000-0,42999 потрапляють 10,32 % проаналізованих відстаней, в діапазон 0,43000-0,43999 – 10,83 %, в діапазон 0,44000-0,44999 – 12,21 %, а в діапазон 0,45000-0,45999 – 12,44 %. Треба відмітити, що в кластер 0,40000-0,49999 потрапляє генетична дистанція між лініями P502 та P346 (0,40294), які є батьківськими компонентами відомого гібрида Pioneer 3978. Слід зазначити, що обидві варіаційні криві мають невелику асиметрію модальних кластерів, у вітчизняній вибірці позитивну (див. рис. 2), а у лінії світової селекції негативну (див. рис. 4). Аналогічна тенденція до асиметрії спостерігається і при загальній характеристиці обох наборів ліній (див. рис. 1 та 3). Так, другий за частотою клас (17,5 %) попарних дистанцій вітчизняних ліній розташовується в діапазоні 0,30000-0,39999, а у вибірці ліній світової селекції - в діапазоні 0,50000-0,59999 (23,40 %). Виявлений вектор асиметрії відображає рівень різноманіття попарних генетичних дистанцій, який у наборі ліній світової селекції вищий, ніж серед вітчизняних форм.

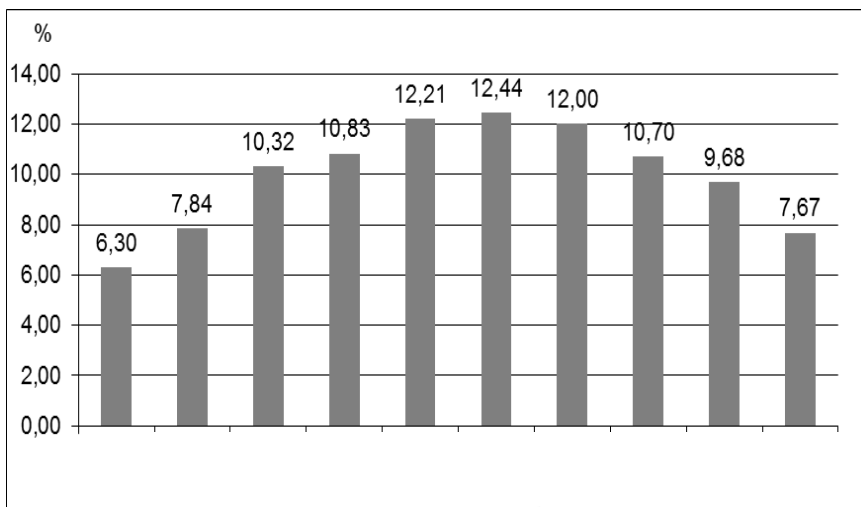


Рис. 4. Розподіл попарних генетичних дистанцій в діапазоні 0,40000-0,49999, визначених SNP-аналізом, для ліній світової селекції

Проте за розмахом та характером розподілу попарних генетичних дистанцій сучасні лінії української селекції суттєво не відрізняються від набору світових ліній.

Окремо ми розглянули характер зміни попарних генетичних дистанцій усередині специфічної групи, до якої увійшли вихідні лінії кукурудзи, їх стерильні аналоги та аналоги-відновники.

У таблиці 1 представлено генетичні дистанції між лінією закордонної селекції P502 та її цитостерильними аналогами відкритих у кукурудзи чотирьох типів ЦМС. Розраховано також генетичні відстані між вихідними лініями та аналогами відновниками фертильності, окремо молдавського, техаського та універсального одночасно техаського та болівійського типів. Всі аналоги лінії P502 було створено в Україні доктором біологічних наук В. О. Гонтаровським та люб'язно надано для вивчення в цих дослідженнях.

Генетичні дистанції між вихідною лінією P502 та її стерильними аналогами молдавського, парагвайського, техаського та болівійського типів відсутні (див. табл. 1). Це можна пояснити тим, що SNP-аналіз проводився за ядерними маркерами, тоді як різноманітні типи цитоплазматичної чоловічої стерильності забезпечуються роботою специфічних цитоплазматичних генів. Отже, за ядерними геномами лінія P502 і її стерильні аналоги є ідентичними.

Створення аналогів-відновників більш складний процес, який здійснюється за допомогою специфічних методичних заходів, до яких відноситься селекція ліній-відновників на стерильній або фертильній основі.

Таблиця 1

Попарні генетичні дистанції між лінією кукурудзи P502, її стерильними аналогами та відновниками фертильності різних типів

| | P502 | P502M | P502C | P502T | P502Б | P502MB | P502TB | P502ТБВ |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| P502 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,03801 | 0,03509 | 0,04678 |
| P502M | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,03582 | 0,03284 | 0,04192 |
| P502C | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,03824 | 0,03509 | 0,04692 |
| P502T | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,03801 | 0,03540 | 0,04706 |
| P502Б | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,03824 | 0,03571 | 0,04762 |
| P502MB | 0,03801 | 0,03582 | 0,03824 | 0,03801 | 0,03824 | 0 | 0,05588 | 0,07353 |
| P502TB | 0,03509 | 0,03284 | 0,03509 | 0,03540 | 0,03571 | 0,05588 | 0 | 0,03519 |
| P502ТБВ | 0,04678 | 0,04192 | 0,04692 | 0,04706 | 0,4762 | 0,07353 | 0,03519 | 0 |

Примітка. P502 – вихідна лінія; P502M, P502C, P502T та P502Б – стерильні аналоги лінії P502, відповідно, молдавського, парагвайського, техаського та болівійського типів; P502MB, P502TB – відновники фертильності, відповідно, молдавського та техаського типів; P502ТБВ – відновник фертильності одночасно техаського та болівійського типів.

Існують різні модифікації методів створення відновників фертильності, що відображає проблему отримання штучних відновників, які, як правило, дещо відрізняються від вихідної форми. Створені відновлені аналоги лінії P502 – P502MB, P502TB та P502ТБВ, не повністю рівнозначні вихідній лінії P502, а відмінні від неї, відповідно, на 3,80 %, 3,51 % та 4,68 % (див. табл. 1). Разом з тим, відновлені варіанти P502MB та P502TB відрізняються кожен і від свого стерильного аналога, хоча і на меншу відстань (3,58 % та 3,54 %). Цікаво, що між собою аналоги-відновники P502MB та P502TB розрізняються значніше – на 5,59 %. Універсальний відновник фертильності P502ТБВ найбільше віддалений від стерильних аналогів всіх типів (на 4,19-4,76 %). За відмінностями у ядерному геномі універсальний аналог-відновник дещо більше відрізняється від аналога-відновника молдавського типу (на 7,35 %), ніж техаського типу (на 3,52 %).

Серед ліній української селекції ми також аналізували генетичні дистанції між вихідними лініями, які використовуються як закріплювачі стерильності, їх стерильними аналогами М- та С-типів та аналогами-відновниками (табл. 2, 3). Генетичні дистанції оцінювали, використовуючи насіння після семи бекросів та восьми бекросів. Для порівняння в таблиці 3 наведено дані стосовно лінії P502.

Ситуація з генетичними дистанціями стерильних аналогів ліній української селекції, як молдавського, так і С-типу, в цілому подібна до аналогів лінії P502 (див. табл. 2), але має свої особливості. Так, частина проаналізованих ліній, а саме ДК411, ДК742, Дн2 та ВК377 в обидва роки досліджень за SNP-маркерами не відрізнялася від стерильних аналогів. Решта ліній та відповідних стерильних аналогів на 0,05-6,61 % не співпадали за оцінками у 2010 році, що можна пояснити неповним, незавершеним циклом зворотних схрещувань при переведенні ліній на стерильну основу.

Таблиця 2

Попарні генетичні дистанції між лініями кукурудзи української селекції при створенні стерильних аналогів

| Пари ліній | Попарні генетичні дистанції | | Пари ліній | Попарні генетичні дистанції | |
|--|-----------------------------|------------------|------------|-----------------------------|------------------|
| | сьома генерація | восьма генерація | | сьома генерація | восьма генерація |
| Вихідна лінія (закріплювач стерильності молдавського типу) – стерильний аналог молдавського типу | | | | | |
| ДК257зМ | 0,06609 | 0,03274 | ДК744зМ | 0,00279 | - |
| ДК257М | | | ДК744М | | |
| ДК247зМ | 0,00549 | 0 | Дн2зМ | 0 | 0 |
| ДК247М | | | Дн2М | | |
| ДК411зМ | 0 | 0 | ВК377зМ | 0 | 0 |
| ДК411М | | | ВК377М | | |
| ДК742ззМ | 0 | 0 | ВК377М | 0 | 0 |
| ДК742М | | | | | |
| Вихідна лінія (закріплювач стерильності С-типу) – стерильний аналог С-типу | | | | | |
| МС236зС | 0,01366 | 0,00551 | К4зС | 0 | 0 |
| МС236С | | | К4С | | |
| ДК2/427зС | 0 | 0 | К4С | 0 | 0 |
| ДК2/427С | | | | | |

Таблиця 3

Попарні генетичні дистанції між лініями кукурудзи при створенні аналогів-відновників молдавського типу стерильності

| Пари ліній | Попарні генетичні дистанції | | Пари ліній | Попарні генетичні дистанції | |
|--|-----------------------------|----------|---|-----------------------------|----------|
| | 2010 рік | 2011 рік | | 2010 рік | 2011 рік |
| Вихідна лінія (закріплювач стерильності молдавського типу) – аналог-відновник молдавського типу стерильності | | | Стерильний аналог – аналог-відновник молдавського типу стерильності | | |
| ДК247зМ | - | 0,04573 | ДК247М | - | 0,04834 |
| ДК247МВ | | | ДК247МВ | | |
| ВК387зМ | 0,01366 | 0,01366 | Р165М | 0,00551 | 0,00551 |
| ВК387МВ | | | Р165МВ | | |
| Р502 | - | 0,03801 | Р502М | - | 0,03582 |
| Р502МВ | | | Р502МВ | | |

У 2011 р. після проведення ще одного схрещування у ліній ДК257М, ДК247М, ДК236С генетичні дистанції між вихідними лініями та їх стерильними аналогами суттєво зменшилися, причому швидкість зменшення зворот-

ньопрорційно залежала від вихідного значення генетичної дистанції (значення в 2010 році). Так, для стерильного аналога лінії ДК257, який мав найбільшу відстань від вихідної лінії у 2010 році ($GD=0,06609$), зменшення дистанції за один беккрос склало близько 50 %, а для стерильного аналога лінії МС236 (в 2010 році $GD=0,01366$) – 60 %. Для стерильного аналога лінії ДК247 (в 2010 році $GD=0,00549$) генетична відстань з вихідною лінією зменшилося на 100 %, тобто за SNP-маркерами вони стали повністю генетично спорідненими. Враховуючи, що до досліджень включені нові інбредні лінії, певні відмінності між новоствореними аналогами і вихідними формами можуть бути обумовлені залишковою гетерозиготністю чи наявністю біотипів.

Всупереч характеру змін генетичних дистанцій при створенні стерильних аналогів, нуклеотидний склад в маркерних SNP-точках у аналогів-відновників фертильності, які ми досліджували на прикладі молдавського типу, порівняно з вихідною лінією та стерильним аналогом дещо змінений (див. табл. 3). Так, при проведенні оцінки у 2011 р. спостерігалася залишкова генетична дистанція між аналогом-відновником та вихідною лінією і стерильним аналогом, як це було відмічено для лінії P502. Розмір відстані між вихідною лінією і аналогом-відновником для ДК247 був трохи більшим (4,57 %), а для ВК387 суттєво меншим (1,37 %), ніж для P502 (3,80 %). Подібна закономірність відмічається для відстаней між стерильним аналогом та аналогом-відновником у ДК247 (4,83 %) та P165 (0,55 %) порівняно з P502 (3,58 %). Як це відмічалось для P502, у вітчизняної лінії ДК247 генетичні відмінності між аналогом-відновником і стерильною лінією були дещо вищими, ніж між аналогом-відновником і вихідною лінією. Вірогідно, що рівень залишкових генетичних дистанцій вихідної лінії і її аналога-відновника фертильності залежить не скільки від присутності ядерних генів *Rf*, скільки від якості робіт з введення таких генів в геном вихідної форми, а також від складності їх введення. Зазвичай при створенні аналогів-відновників фертильності здійснюють шість зворотних схрещувань з подальшими 2-3 генераціями самозапилення і контролем відновлення фертильності. Вочевидь, така кількість беккросів недостатня для досягнення повної ідентичності аналога з вихідним зразком. Проте, селекціонер, як правило, дотримується принципу ситуаційної доцільності обсягу насичуючих схрещувань, спрямованого на прискорене отримання результату і впровадження його у виробництво, що і обумовлює наявність залишкових генетичних дистанцій.

Таким чином, генетичні дистанції між вихідною лінією та її стерильним аналогом за проаналізованими SNP-маркерами при достатній кількості зворотних схрещувань (понад 9-10) будуть наближатись до нуля. Аналоги-відновники фертильності мають залишкові генетичні дистанції відносно вихідних ліній та стерильних аналогів на рівні 0,55-4,83 %. У подальших дослідженнях доцільно застосовувати метод аналізу одонуклеотидного поліморфізму для об'єктивної оцінки повноти переводу ліній кукурудзи на стерильну основу. Необхідно також визначитися, яка генетична відстань

між аналогом-відновником та вихідною лінією, а також аналогом-відновником та стерильною формою може вважатися остаточною, а яка містить в собі частку, що потребує доопрацювання. Перспективно, на наш погляд, у майбутньому провести спеціальне дослідження для з'ясування динаміки зміни генетичних дистанцій при створенні стерильних аналогів та аналогів-відновників за нуклеотидним складом SNP-маркерів від першого бекросу протягом 5-7 поколінь та визначити конкретні маркери з 384 досліджених, зміна яких корелює з переведенням на стерильну основу чи створенням аналога-відновника. Встановлення таких, інформативних відносно цитоплазматичної чоловічої стерильності, маркерів дозволило б більш цілеспрямовано та прискорено виконувати селекційні програми створення стерильних та фертильних форм для забезпечення високорентабельного насінництва кукурудзи.

Висновки. 1. Аналіз вибірки ліній української селекції не виявив суттєвих відмінностей від розширеного набору ліній світової селекції за розподілом нуклеотидів ДНК SNP-маркерів. Ліміти генетичних дистанцій обох наборів вкладаються в діапазон 0,00200-0,79999, але вибірка світових ліній дещо варіабельніша за цим параметром (0,00279-0,75490), ніж вибірка ліній української селекції (0,00279-0,70213). Модальним класом генетичних дистанцій для обох наборів є клас 0,40000-0,49999, куди потрапляють 58,13-60,67 % всіх проаналізованих ліній. Тобто, українська селекція крокує у тому ж напрямку, що і провідні іноземні селекційно-насінницькі компанії.

2. Генетичні дистанції між вихідною лінією та її стерильним аналогом за проаналізованими SNP-маркерами при достатній кількості схрещувань (понад 9-10) наближаються до нуля.

3. Аналоги-відновники фертильності мають залишкові генетичні дистанції з джерел *Rf* генів як відносно відповідних вихідних ліній, так і їх стерильних аналогів.

Список використаних джерел

1. Сиволап Ю. М. Вариабельность и специфичность геномов сельскохозяйственных растений / Ю. М. Сиволап, Н. Э. Кожухова, Р. Н. Календарь. – Одесса.: Астропринт, 2011. – 336 с.
2. Syvänen A.-Ch. Accessing genetic variation: genotyping single nucleotide polymorphisms / A.-Ch. Syvänen // Nature reviews Genetics. – 2001. – Vol. 2. – P. 930-942.
3. Vignal A. A review SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics / A. Vignal et al. // Genetics, selection, evolution. – 2002. – Vol. 34, N 3. – P275-305.
4. Lu Y. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms / Y. Lu et al. // Theor. Appl. Genet. – 2009. – Vol.120. – P.93-115.

5. *Buckler E. S.* The genetic architecture of maize flowering time / E. S. Buckler et al. // *Science*. – 2009. – Vol. 325, N 5941. – P. 714-718.
6. *Poland J. A.* Genome-wide nested association mapping of quantitative resistance to northern leaf blight in maize / J. A. Poland et al. // *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*. – 2011. – Vol. 108, N 17. – P. 6893-6898.
7. *Zheng P.* A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize / P. Zheng et al. // *Nature Genetics*. – 2008. – Vol. 40, N 3. – P. 367-372.
8. Гонтаровский В. А. Изучение реакции самоопыленных линий кукурузы на скрещивание с парагвайским типом ЦМС / В. А. Гонтаровский, Л. В. Кирикашвили // Доклады ВАСХНИЛ. –1986. – №8 – С. 13-15.
9. *Duvick D. N.* Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems / D. N. Duvick // *Proc. of 27th Ann. Corn and Sorghum Res. Conf.* – 1972. – Vol. 27. – P. 192-201.
10. *Партас Е. К.* Новые источники цитоплазматической мужской стерильности у кукурузы / Е. К. Партас, Ф. В. Брынзилэ, В. Г. Чобану // Генетика, селекция и технология возделывания кукурузы. – Майкоп : РИПО Адыгея, 1999. – С. 178–186.
11. *Гонтаровский В. А.* Генетические основы использования цитоплазматической мужской стерильности в селекции гибридной кукурузы : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03. 00. 15 / Гонтаровский Вячеслав Афанасьевич. – Харьков, 1986. – 47 с.
12. *Гонтаровский В. А.* Комплементарное взаимодействие Rf-генов в цитоплазме молдавского типа ЦМС кукурузы / В. А. Гонтаровский // *Цитология и генетика*. – 2003. – Т. 37, № 3 – С. 16–23.
13. *Сатарова Т. Н.* Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии / Т. Н. Сатарова, В. Ю. Черчель, А. В. Черенков. – Днепропетровск: Новая идеология. 2013. – 552 с.
14. www.biodiagnosics.net
15. *Rogers J. S.* Measures of genetic similarity and genetic distance / J. S. Rogers // *Studies in genetics VII*. University of Texas Publication. – 1972. – Vol. 7213. – P. 145-153.