

# Генетика, селекція, біотехнологія

УДК 633.15.631.527

© 2015

*Н.Е. Волкова,*

*доктор  
біологічних  
наук*

*Селекційно-генетичний  
інститут —  
Національний центр  
насіннезнавства  
та сортовивчення*

## **КУКУРУДЗА ЯК МОДЕЛЬНИЙ ОРГАНІЗМ ДЛЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНИХ І ПРИКЛАДНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ У БІОЛОГІЇ РОСЛИН**

**Мета.** Огляд літератури щодо використання кукурудзи як модельної системи для генетичних досліджень. **Результати.** Наведено історію кукурудзи як модельного організму, починаючи з класичних робіт Г. Менделя, переваги кукурудзи як модельної рослини, інформацію щодо походження, доместикації та поширення кукурудзи з урахуванням сучасних молекулярних та археологічних даних. Показано сучасний стан досліджень з генетики та геноміки кукурудзи. **Висновки.** Генетичні закономірності, вперше виявлені на кукурудзі, перенесено на інші культури, що сприяло підвищенню загального рівня генетичних досліджень і селекційних розробок для сільськогосподарського виробництва.

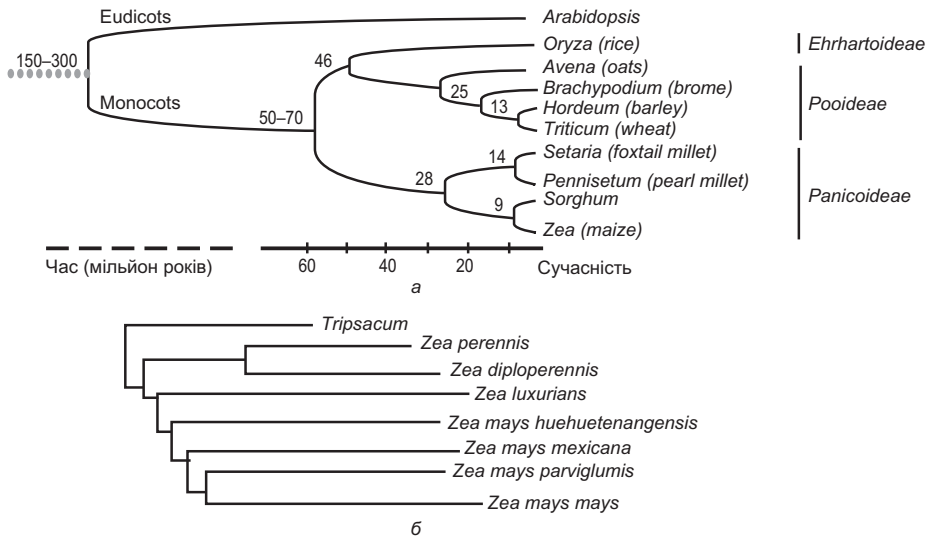
**Ключові слова:** кукурудза, модельний організм, генетика, геноміка.

**Вступ.** *Zea mays ssp. mays* є однією з найважливіших культур у світі, яка забезпечує багатомільярдні доларові річні доходи (<http://faostat.fao.org>). Водночас із агрономічною важливістю кукурудза є модельним організмом для проведення фундаментальних досліджень майже впродовж століття. Серед зернових, які містять інші рослинні модельні види, такі як рис (*Oryza sativa*), сорго (*Sorghum bicolor*), пшениця (*Triticum spp.*), ячмінь (*Hordeum vulgare*), кукурудза є найбільш ретельно вивченою генетичною системою. Деякі особливості кукурудзи, зокрема значна колекція мутантів, великі гетерохроматинові хромосоми, численна нуклеотидна різноманітність і генна колінеарність серед споріднених трав, позиціонують цей вид як центральний для генетичних, цитогенетичних та геномних досліджень. Як модельний організм, кукурудза є предметом таких далекосяжних біологічних досліджень, як доместикація

рослин, еволюція геному, фізіологія розвитку, епігенетика, стійкість до шкідників, гетерозис, кількісне успадкування та порівняльна геноміка [45, 49]. Ці та інші дослідження підсилено повним секвенуванням ядерного геному кукурудзи [46].

**Походження кукурудзи.** Розшифрування генетичної історії кукурудзи у світлі її одомашнення має вирішальне значення для розуміння її природної історії [17]. Крім того, кукурудза є моделлю для дослідження еволюції рослинних ядерних геномів [24].

Трав'янистий вид *Zea mays L. ssp. mays*, кукурудза належить до триби *Andropogoneae* сімейства злаків *Gramineae (Poaceae)*. Трави виникли 55–70 млн років тому (мрт), а потім диверсифікували. Всі основні види зернових культур увійшли додатково до майже 10 000 неодомашнених родичів. Дивергенція попередників основних зернових культур відбулася протягом останніх 50 мрт (рисунок).



**Еволюційні відносини кукурудзи щодо зернових культур і в межах роду Zea: а — часткова філогенія зернових (Arabidopsis обрано як «аутсайдера»); б — філогенія роду Zea [7, 49, 52]**

Кукурудза та рис розійшлися близько 50 мрт, а кукурудза та сорго — 9 мрт [7]. Після дивергенції від роду *Tripsacum*, з предкового роду *Zea* виникло 4 наявних види і принаймні 4 підвиди. Найближчі дикі споріднені види одомашненої (доместикованої) кукурудзи — теосинте, однорічні і багаторічні трави роду *Zea* [23], включають 4 види: *Z. luxurians*, *Z. diploperennis*, *Z. perennis* та *Z. mays*. Вид *Z. mays* складається щонайменше з 4-х підвидів (ssp. *mays*, ssp. *mexicana*, ssp. *parviglumis*, ssp. *huehuetenangensis*). Вважається, що кукурудза дивергувала від свого предка теосинте 6000–9000 років тому [33].

Геном кукурудзи виник 4,8 мрт через сегментарну алотетраплоїдизацію 2-х геномів прародителів, які самі дивергували з предка — сорго [50]. Хоча геноми зернових відрізняються за плодючістю і загальним розміром, вони мають відносно високий ступінь генної колінеарності і консерватизму послідовностей [6]. Значна частина варіації розміру в межах геномів зернових пов'язана з дуплікацією геному і ампліфікацією мобільних елементів [4].

За результатами генетичних досліджень доместикації кукурудзи, молекулярними та археологічними даними, *Z. mays* ssp. *parviglumis* ідентифіковано як прямого предка та найближчого родича сучасної кукурудзи (*Z. mays* ssp. *mays*); ці 2 підвиди розійшлися близько 9000 років тому [38, 52]. Є постулатом єдина

подія доместикації, яка, ймовірно, сталася в центральному регіоні річки Balsas південної Мексики. Подальша диверсифікація (розходження) кукурудзи відбулася в мексиканському високогір'ї між провінціями Оахаса та Jalisco.

Сучасна кукурудза потім поширювалася за двома принциповими маршрутами: північний маршрут — від північно-західної Мексики, через південно-західну до східної частини США і Канади; а південний маршрут — від південно-західної низовини Мексики до Гватемали, Карибського басейну і Південної Америки [33]. На території Євразії перші зразки та насіння кукурудзи потрапили в Іспанію після повернення Х. Колумба з другого плавання в Америку в 1496 р. Потім вона поширилась у Португалії, Італії, Франції, Англії, країнах Південно-Східної Європи, Туреччині, північних районах Африки. В Україну кукурудза потрапила з Бессарабії близько 200 років тому [1].

Завдяки своєму винятковому генетичному різноманіттю кукурудза є високоадаптивною і реагує на селективний тиск. Її культивують в обох півкулях Землі — від тропіків до зон помірного клімату, у широкому біогеографічному діапазоні, який передбачає величезну різноманітність у складі ґрунту, кліматі, тривалості дня, висоті над рівнем моря. Тривалість вегетаційного періоду та якість світла навколишнього середовища є основними детермінантами географічного поширення, що підходить

для польового культивування специфічних інбредних ліній кукурудзи.

**Історія кукурудзи як модельного організму.** Кукурудза — організм історичної важливості для всіх біологів. Історія кукурудзи як модельного організму починається з ранніх досліджень G. Mendel (1869 р.), який використав кукурудзу для підтвердження своїх відоміших селекційних експериментів, здійснених раніше на горосі *Pisum* [12, 43]. Як і горох, кукурудза є великою рослиною, тому підходить для фенотипового аналізу і має значну перевагу в генетичному аналізі морфологічних мутантів. Близько 30 років потому С. Correns і Н. de Vries використали кукурудзу у своїх дослідженнях ксеній, а саме домінантного впливу пилку батька на фенотип ендосперму. Результати цих досліджень доповнили і розширили оригінальні генетичні дослідження G. Mendel і були невід'ємною частиною перевідкриття його історичної праці.

Хоча С. Correns і Н. de Vries були серед піонерів досліджень кукурудзи, R. Emerson та E. East вважаються засновниками сучасної генетики кукурудзи. Вони розробили концепції епістатичної та кількісної генетики [21, 22]. R. Emerson був наставником першого покоління генетиків кукурудзи (G. Beadle, С. Burnham, M. Rhoades, В. McClintock), яке зробило значні відкриття у генетиці кукурудзи. Так, G. Beadle відкрив таке важливе біологічне явище, як генетичний контроль мейозу [3]. У дослідженнях L. Stadler встановлено, що рентгенівське випромінювання призводить до мутацій [48]. У роботах Н. Creighton і В. McClintock показано, що генетичний кросинговер супроводжується фізичними кросоверами між хромосомами [14]. M. Rhoades відкрив цитоплазматичне успадкування чоловічої стерильності [42]. В. McClintock описала і характеризувала мобільні генетичні елементи [36], що отримало високу оцінку світового співтовариства — присудження Нобелівської премії. Отже, концептуальні дослідження цієї групи науковців з генетики та цитології, зроблені протягом 20–30-х років ХХ ст., забезпечили основу для подальшого використання кукурудзи як модельної генетичної системи.

У наступні роки відкрито такі важливі біологічні явища, як парамутація [9, 13], встановлено наявність В-хромосоми [41], доведено використання А–В-транслокації для локалізації генів [44]. Слід зазначити, що на кукурудзі розроблено теоретичні аспекти таких значних біологічних явищ, як гетерозис та цитоплазматична

чоловіча стерильність, завдяки чому створено комплекс методів селекції гібридів [20, 28, 42, 47]. Закономірності, вперше виявлені на кукурудзі, перенесено на інші культури, що сприяло підвищенню загального рівня як генетичних досліджень, так і селекційних розробок для сільськогосподарського виробництва.

**Переваги кукурудзи як модельної рослини.** Кукурудза особливо підходить для генетичного аналізу завдяки її однодомному розвитку квіток. Поділ розвитку чоловічих і жіночих квіток мав значення для відкриття генів, що контролюють визначення статі [11, 15]. Крім того, це фізичне розділення чоловічих і жіночих квіток значно полегшує контрольоване запилення. Схрещування кукурудзи не тільки просте, а й високопродуктивне: кілька сотень насінин можливо отримати з одного запиленого качана. Це дає змогу відокремити кукурудзу від інших зернових як вигідну генетичну систему, оскільки генетичні схрещування в інших зернових потребують кастрації — трудомісткої процедури, яка дає одне насіння на квітку.

Мейоз у кукурудзи синхронізований у такий спосіб, що відносний розмір пиляків, які розвиваються, корелює з мейотичною стадією мікроспороцитів. Ця корисна функція в поєднанні з відносно великими фізичними розмірами хромосом кукурудзи зробила кукурудзу піонером з цитогенетичних досліджень рослин [53]. Виявлення мейотичних мутантів кукурудзи є відносно простим. Крім того, хромосомні аберації, зокрема транслокації та інверсії, використано для хромосомної локалізації генів [43]. Наприклад, хаху-маркована транслокація має зв'язок цього ендоспермального маркера з кожним плечем 10 гаплоїдних хромосом кукурудзи, тим самим полегшуючи розміщення генів на плечах хромосом [31]. Останні, складніші підходи до цитогенетичного аналізу, такі як розвиток технологій однокопійної флуоресцентної *in situ* гібридизації (fluorescence *in situ* hybridization, FISH) і волоконно-FISH, революціонізували дослідження геномної організації кукурудзи [27, 29, 54].

Однонасінний плід — велике зерно кукурудзи стало об'єктом сотень генетичних аналізів морфологічних і біохімічних ознак зерна, зокрема розвиток ембріона, накопичення запасних білків і крохмалю в ендоспермі, напрямів біосинтезу певних речовин [19, 30, 36, 45].

Кукурудза є дуже «слухняною» системою для генетики та геноміки розвитку. Відносно великий розмір органів кукурудзи, таких як

примордії (зачатки) листя і кореневі апікальні меристеми, особливо підходить для лазерної мікродисекції, яка дає змогу ізолювати окремі клітини, тканини або органи від тонких зрізів фіксованих рослинних тканин, іммобілізованих на склі. РНК, виділена із таких зразків, підходить для використання в аналізах експресії, таких як кількісні ПЛР у реальному часі (quantitative real-time PCR, qRT-PCR), гібридизація мікрочипів, а також масове паралельне РНК-секвенування (massive parallel RNA sequencing, RNA-Seq).

Як перехресний вид, кукурудза має винятково високий рівень генотипової різноманітності. Частота нуклеотидного поліморфізму, яку спостерігають під час порівняння геномів будь-яких двох сучасних інбредних ліній кукурудзи, є еквівалентною різноманітності послідовностей між шимпанзе і людиною [10]. Оскільки це нуклеотидне розмаїття має вирішальне значення для успішної доместики кукурудзи, його продовжують експлуатувати в сучасних селекційних програмах. Наприклад, природну гетерозиготність геному кукурудзи використовують у стратегіях асоціативного картування, в якому кореляції між фенотиповим і генетичним різноманіттям ідентифікуються в аналізі складних природних популяцій [10]. У таких дослідженнях виявлено гені-кандидати, пов'язані з комплексними ознаками, зокрема час цвітіння [51], біосинтез крохмалю [56], уміст каротиноїдів у зерні [26], якими селекціонер може маніпулювати для агрономічного і поживного поліпшення сортів кукурудзи.

Центр співробітництва з генетики кукурудзи (Maize Genetics Cooperation Stock Center, MGCSC) (США) — основне джерело мутантів кукурудзи, які використовують у дослідженнях. Як безкоштовний сервіс для «кукурудзяної» спільноти MGCSC отримує, підтримує і поширює запаси насіння на міжнародному рівні, містить інформацію про всі відомі алельні та цитологічні варіанти у кукурудзи. Колекція MGCSC містить понад 100 000 родоводів, кілька сотень генних мутантів і алелів, зразки з хромосомними аберациями та анеуплоїдією, колекцію інбред-специфічних етилметансульфонатних (ethyl methane sulfonate, EMS) мутантів, величезну колекцію добре охарактеризованих транспозонних елементів, які є відмінною рисою генетичних досліджень кукурудзи.

**Генетика та геноміка кукурудзи.** Різноманітні ресурси та інструментарій для генетичних аналізів кукурудзи легкодоступні для наукової спільноти. Хоча сотні інбредних ліній

кукурудзи описано, В73, Мо17 і W22 найширше використовують у лабораторних дослідженнях.

Лінію В73 обрано як референтний ядерний геном для секвенування, яке завершено в 2009 р. [46]. Її широко використовують на більшій частині США, вона має високу врожайність, є найпопулярнішою інбредною лінією в основних науково-дослідних лабораторіях. Отже, В73 є джерелом більшості послідовностей, що експресуються (expressed sequence tag, EST), та переважної колекції бібліотек бактеріальних штучних хромосом (bacterial artificial chromosome, BAC) [5].

Завдяки значній синтенії серед геномів зернових порівняльні дослідження забезпечують потужний інструмент для виявлення генів та аналізу еволюції геному [16]. Цю значну колінеарність генного порядку й орієнтації між кукурудзою, сорго, рисом, пшеницею, ячменем часто використовують, щоб обійти експериментальні бар'єри. Геном кукурудзи має середній розмір ( $2,5 \times 10^9$  п.н.) порівняно з багатьма родичами, такими як рис ( $0,4 \times 10^9$  п.н.), сорго ( $0,75 \times 10^9$  п.н.), ячмінь ( $6,0 \times 10^9$  п.н.) і пшениця ( $17 \times 10^9$  п.н.) [40]. Як перший геном трав, що повністю секвенований [25], рис широко використовують під час анотації геномної послідовності кукурудзи.

Всеосяжну, стандартизовану номенклатуру генів кукурудзи розроблено наприкінці 90-х років ХХ ст. Керівні принципи для іменування ядерних, органельних генів і генних продуктів, алельних та неалельних позначок, транспозон-індукованих мутацій, хромосомних перебудов і молекулярно-генетичних маркерів локусів доступні на сайті Бази даних з геному і генетики кукурудзи (Maize Genome and Genetics Database) ([http://www.maizegdb.org/maize\\_nomenclature.php](http://www.maizegdb.org/maize_nomenclature.php)).

Для досліджень широко використовують колекцію генетичних мутантів кукурудзи [37]. В останнє десятиліття розпочато високотехнологічні програми мутагенезу. Наприклад, проект Maize TILLING (Targeting Induced Local Lesions IN Genomes) — підхід зворотної генетики, в якому використовують генспрямований скринінг EMS-мутагенізованої інбредної популяції [55]. Інший проект передбачає використання системи транспозонних елементів *Activator (Ac)/Dissociation (Ds)* у стратегії цільового, регіонального мутагенезу, метою якої є насичення конкретних хромосомних регіонів, прилеглих до картованих *Ac/Ds* транспозонів, для створення нових

інсерційних мутацій у генах, тісно зчеплених з наявними транспозонами [2]. Після ідентифікації нові *Ac/Ds* інсерційні мутації генерують молекулярний тег (ярлик), який використовують для клонування цільових генів. Події неточних видалень/вставок транспозонів можуть створити «слідові» («footprint») алелі, які сприяють еволюції геному [2]. Система транспозонних елементів *Mutator (Mu)* стала популярним методом для мутагенезу серед генетиків кукурудзи. Зокрема, у проєкті *Maize-Targeted Mutagenesis (MTM)* застосовано стратегію зворотної генетики на основі полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) для виявлення ген-специфічних інсерцій транспозонів у популяції близько 44 000 рослин, збагачених мобілізованими *Mu* елементами, та стратегію епігенетичного мовчання *Mu killer*, яка елімінує нові *Mu* транспозиції в потомстві [34]. Систему стаціонарного мутагенезу застосовують у стратегії прямої і зворотної генетики *UniformMu*, в якій активні *Mu* транспозони інтрогресовані в інбредну лінію W22, а інсерційні мутації ідентифіковані способом технології широкомасштабних паралельних послідовностей (*massively parallel sequence technology*) [35].

Використання різних типів молекулярних маркерів на рекомбінантних інбредних лініях (РІЛ) від схрещування В73×Mo17 [32] значно збільшило роздільність генетичної карти кукурудзи. Створено популяцію 5000 РІЛ від схрещування лінії В73 з 25 інбредними лініями

з різних зародкових плазм кукурудзи, яка охоплює більшу частину природної мінливості алелів, наявних у *Zea mays* spp. *mays*, і є потужним інструментом для виявлення генів, що відповідають за складні ознаки [10, 57]. Позиційне клонування стає найпотужнішим засобом для ідентифікації генів у кукурудзі та процедурою, яка значно посилюється через геномне секвенування [8].

У 1991 р. з метою збирання, зберігання та підтримки даних з генетики кукурудзи співробітниками Департаменту сільськогосподарства — Служби сільськогосподарських досліджень США (US Department of Agriculture-Agricultural Research Service, USDA-ARS) розроблено базу даних щодо геному кукурудзи — *Maize genome database (MaizeDB)* [39]. *MaizeDB* — це одна з перших біологічних баз даних, яка існує в режимі on-line (у діалоговому режимі). Також створено іншу «кукурудзяну» базу даних *Zea mays database (ZmDB)* [18], яка містить інформацію про мікрочипи, EST-клони, бібліотеки транспозонних вставок, GSS-послідовності геному (*Genome Survey Sequence*), білки. У 2001 р. USDA-ARS ініціював об'єднання баз даних *MaizeDB* і *ZmDB* в базу даних генетики і геноміки кукурудзи (*Maize Genetics and Genomics Database, MaizeGDB*). Отже, в 2003 р. створено єдину базу даних з сучасними інтерфейсом і протоколами web-дизайну (<http://www.maizegdb.org>). *MaizeGDB* стала обов'язковим інструментом досліджень генетиків кукурудзи всього світу.

## Висновки

Кукурудза — класичний модельний об'єкт для вивчення генетики забарвлення, ізоферментів, мобільних диспергованих елементів, хлорофільних мутацій, біохімічного складу зерна, ознак статі, цитоплазматичних і мейотичних мутацій, кросинговеру, різних транслокацій. Кукурудза є одним з найзручніших генетичних об'єктів. Окреме розташування чоловічого і жіночого суцвіт'я дає змогу виконувати перехресне запилення та самозапилення досить швидко і легко. Жіноче суцвіт'я дає потрібну кількість насіння для статистичної оцінки результату.

Генетичні дослідження кукурудзи, розпочаті на межі XIX і XX ст., сприяли не лише докорінному поліпшенню цієї культури, а й стали основою для розвитку теоретичної

і прикладної генетики рослин. Видатні досягнення біологічної науки XX ст. — створення і впровадження гібридної кукурудзи у виробництво — приклад плідних цілеспрямованих генетичних досліджень.

Кукурудза є не тільки об'єктом інтенсивних генетичних досліджень, а й моделлю, на якій розроблено і використано в селекційній практиці важливі генетичні закономірності, зокрема такі значні відкриття біологічної науки, як гетерозис і цитоплазматична чоловіча стерильність. Закономірності, вперше виявлені на кукурудзі, перенесено на інші культури, що сприяло підвищенню загального рівня як генетичних досліджень, так і селекційних розробок для сільськогосподарського виробництва.



## Бібліографія

1. Сатарова Т.Н. Кукуруза: биотехнологические и селекционные аспекты гаплоидии [монография]/ Т.Н. Сатарова, В.Ю. Черчель, А.В. Черенков. — Днепрпетровск: Новая идеология, 2013. — 552 с.
2. Bai L. Generating novel allelic variation through *Activator* insertional mutagenesis in maize/L. Bai, M. Singh, L. Pittl//Genetics. — 2007. — V. 175. — P. 981–992.
3. Beadle G. Genetic and Cytological Studies of Mendelian Asynapsis in *Zea mays*/G. Beadle//Doctoral Dissertation, Cornell University, NY. — 1930. — 120 p.
4. Bennetzen J. Comparative sequence analysis of plant nuclear genomes: Microcolinearity and its many exceptions/J. Bennetzen//Plant Cell. — 2000. — V. 12. — P. 1021–1029.
5. Bennetzen J. National Science Foundation-sponsored workshop report. Maize genome sequencing project/J. Bennetzen, V. Chandler, P. Schnable//Plant Physiol. — 2001. — V. 127. — P. 1572–1578.
6. Bennetzen J. The genetic colinearity of rice and other cereals on the basis of genomic sequence analysis/J. Bennetzen, J. Ma//Curr. Opin. Plant Biol. — 2003. — V. 6. — P. 128–133.
7. Bolot S. The «inner circle» of the cereal genomes/S. Bolot, M. Abrouk, U. Masood-Quraishi//Curr. Opin. Plant Biol. — 2009. — V. 12. — P. 119–125.
8. Bortiri E. Advances in maize genomics: The emergence of positional cloning/E. Bortiri, D. Jackson, S. Hake//Curr. Opin. Plant Biol. — 2006. — V. 9. — P. 164–171.
9. Brink R. Raramutation: directed genetic change/R. Brink, E. Styles, J. Axtell//Science. — 1968. — V. 159, № 3811. — P. 161–170.
10. Buckler E. Molecular and functional diversity of maize/E. Buckler, B. Gaut, M. McMullen//Curr. Opin. Plant Biol. — 2006. — V. 9. — P. 172–176.
11. Chuck G. The maize *tasselseed4* microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting *Tasselseed6/indeterminate spikelet1*/G. Chuck, R. Meeley, E. Irish//Nat. Genet. — 2007. — V. 39. — P. 1517–1521.
12. Coe E. The origins of maize genetics/E. Coe//Nat. Rev. Genet. — 2001. — V. 2. — P. 898–905.
13. Coe E. The properties, origin and mechanism of conversion — type of inheritance at the B locus in maize/E. Coe//Genetics. — 1966. — V. 53, № 6. — P. 1035–1063.
14. Creighton H. A correlation of cytological and genetical crossing-over in *Zea mays*/H. Creighton, B. McClintock//PNAS. — 1931. — V. 17, № 8. — P. 492–497.
15. DeLong A. Sex determination gene *Tasselseed2* of maize encodes a short-chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion/A. DeLong, A. Calderon-Urrea, S. Dellaporta//Cell. — 1993. — V. 74. — P. 757–768.
16. Devos K. Updating the «crop circle»/K. Devos//Curr. Opin. Plant Biol. — 2005. — V. 8. — P. 155–162.
17. Doebley J. The genetics of maize evolution/J. Doebley//Annu. Rev. Genet. — 2004. — V. 38. — P. 37–59.
18. Dong Q. ZmDB, an integrated database for maize genome research/Q. Dong, L. Roy, M. Freeling//Nucl. Acids Res. — 2003. — V. 31, № 1. — P. 244–247.
19. Dooner H. Structure of the Rr tandem duplication in maize/H. Dooner, J. Kermicle//Genetics. — 1971. — V. 67. — P. 427–436.
20. East E. Inbreeding in corn/E. East//Conn. Agric. Exp. Sta. Rept. — 1907. — P. 419–428.
21. Emerson R. A fifth pair of factors, Aa, for aleurone color in maize, and its relation to the C and Rr pairs/R. Emerson//Cornell Un. Agric. Exp. Sta. Mem. — 1918. — V. 16, № 2. — P. 225–289.
22. Emerson R. The inheritance of quantitative characters in maize/R. Emerson, E. East//Bull. Agric. Exp. Sta. NE. — 1913. — V. 2, № 1. — P. 1–120.
23. Fukunaga K. Genetic diversity and population structure of Teosinte/K. Fukunaga, J. Hill, Y. Vigouroux//Genetics. — 2005. — V. 169. — P. 2241–2254.
24. Gaut B. Maize as a model for the evolution of plant nuclear genomes/B. Gaut, M. d'Ennequin, A. Peek//PNAS. — 2000. — V. 97, № 13. — P. 7008–7015.
25. Goff S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*)/S. Goff, D. Ricke, T. Lan//Science. — 2002. — V. 296. — P. 92–100.
26. Harjes C. Natural genetic variation in lycopene epsilon cyclase tapped for maize biofortification/C. Harjes, T. Rocheford, L. Bai//Science. — 2008. — V. 319. — P. 330–333.
27. Jiang J. A molecular view of plant chromosomes/J. Jiang, J. Birchler, W. Parrott//Trends Plant Sci. — 2003. — V. 8. — P. 570–575.
28. Jones D. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis/D. Jones//Genetics. — 1917. — V. 2, № 2. — P. 466–479.
29. Kato A. Chromosome painting using repetitive DNA sequences as probes for somatic chromosome identification in maize/A. Kato, J. Lamb, J. Birchler//PNAS. — 2004. — V. 101. — P. 13554–13559.
30. Laughnan J. The effect of the *sh2* factor on carbohydrate reserves in the mature endosperm of maize/J. Laughnan//Genetics. — 1953. — V. 38. — P. 485–499.
31. Laughnan J. The placement of genes using waxy-marked reciprocal translocations/J. Laughnan, S. Gabay-Laughnan//The maize handbook (eds. M. Freeling and V. Walbot). — Springer, New York, 1994. — P. 255–257.
32. Lee M. Expanding the genetic map of maize with the intermated B73. Mo17 (IBM) population/M. Lee, N. Sharopova, W. Beavis//Plant Mol. Biol. — 2002. — V. 48. — P. 453–461.
33. Matsuoka Y. A single domestication for maize shown by microsatellite genotyping/Y. Matsuoka, Y. Vigouroux, M. Goodman//PNAS. — 2002. — V. 99. — P. 6080–6084.
34. May B. Maize-targeted mutagenesis: A knockout resource for maize/B. May, H. Liu, E. Volbrecht//PNAS. — 2003. — V. 100. — P. 11541–11546.
35. McCarty D. Steady-state transposon mutagenesis in inbred maize/D. McCarty, A. Settles, M. Suzuki//Plant J. — 2005. — V. 44. — P. 52–61.

36. *McClintock B.* The origin and behavior of mutable loci in maize/B. McClintock//PNAS. — 1950. — V. 36, № 6. — P. 344–355.
37. *Neuffer M.* Mutants of maize/M. Neuffer, E. Coe, S. Wessler/Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY. — 1997. — 200 p.
38. *Piperno D.* The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications/D. Piperno, K. Flannery//PNAS. — 2001. — V. 98. — P. 2101–2103.
39. *Polacco M.* MaizeDB: the maize genome database/M. Polacco, E. Coe//Bioinformatics: Databases and Systems. — Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA, 1999. — P. 151–162.
40. *Rabinowicz P.* The maize genome as a model for efficient sequence analysis of large plant genomes/P. Rabinowicz, J. Bennetzen//Curr. Opin. Plant Biol. — 2006. — V. 9. — P. 149–156.
41. *Randolf L.* Genetic characteristics of the B-chromosomes in maize/L. Randolf//Genetics. — 1941. — V. 26, № 6. — P. 608–631.
42. *Rhoades M.* Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*/M. Rhoades//PNAS. — 1932. — V. 18, № 7. — P. 481–484.
43. *Rhoades M.* The early years of maize genetics/M. Rhoades//Annu. Rev. Genet. — 1984. — V. 18. — P. 1–29.
44. *Roman H.* Mitotic nondisjunction in the case of interchanges involving the B-type chromosome in maize/H. Roman//Genetics. — 1947. — V. 32, № 4. — P. 391–409.
45. *Scanlon M.* Genetic analysis of 63 mutations affecting maize kernel development isolated from *Mutator* stocks/M. Scanlon, P. Stinard, M. James//Genetics. — 1994. — V. 136. — P. 281–294.
46. *Schnable P.* The B73 Maize Genome: Complexity, Diversity and Dynamics/P. Schnable, D. Ware, R. Fulton//Science. — 2009. — V. 326. — P. 1112–1115.
47. *Shull G.* The composition of a Weld of maize/G. Shull//Am. Breed. Assoc. Rep. — 1908. — V. 4, № 1. — P. 296–301.
48. *Stadler L.* Genetic effects of x-rays in maize/L. Stadler//PNAS. — 1928. — V. 14, № 1. — P. 69–75.
49. *Strable J.* Maize (*Zea mays*): A Model Organism for Basic and Applied Research in Plant Biology/J. Strable, M. Scanlon/Cold Spring Harbor Laboratory Press. — 2009. — V. 4, Issue 10. — P. 1–9.
50. *Swigonova Z.* Close split of sorghum and maize genome progenitors/Z. Swigonova, J. Lai, J. Ma//Genome Res. — 2004. — V. 14. — P. 1916–1923.
51. *Thornberry J.* *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time/J. Thornberry, M. Goodman, J. Doebley//Nat. Genet. — 2001. — V. 28. — P. 286–289.
52. *Vollbrecht E.* Amazing grass: Developmental genetics of maize domestication/E. Vollbrecht, B. Simon//Biochem. Soc. Trans. — 2005. — V. 33. — P. 1502–1506.
53. *Wang C.* Cytogenetic mapping in maize/C. Wang, C. Chen//Cytogenet. Genome Res. — 2005. — V. 109, № 1–3. — P. 63–69.
54. *Wang C.* High-resolution singlecopy gene fluorescence in situ hybridization and its use in the construction of a cytogenetic map of maize chromosome 9/C. Wang, L. Harper, W. Cande//Plant Cell. — 2006. — V. 18. — P. 529–544.
55. *Weil C.* Getting to the point—mutations in maize/C. Weil, R. Monde//Crop Sci. — 2007. — V. 47. — P. S60–S67.
56. *Wilson L.* Dissection of maize kernel composition and starch production by candidate gene association/L. Wilson, S. Whitt, A. Ibanez//Plant Cell. — 2004. — V. 16. — P. 2719–2733.
57. *Yu J.* Genetic association mapping and genome organization of maize/J. Yu, E. Buckler//Curr. Opin. Biotech. — 2006. — V. 17. — P. 155–160.

Надійшла 10.02.2014.