УДК 577.2:633.15
© 2016

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ГЕНОМУ КУКУРУДЗИ

Т.М. Сатарова,
доктор біологічних наук
ДУ Інститут зернових культур НААН

Мета. *Аналіз сучасного стану досліджень геному кукурудзи, зокрема структурної організації ядерної ДНК та внутрішньовидового поліморфізму геному, зумовленого появою транспозонів, інделів, мікросателітів, однонуклеотидних замін.* **Висновки.** *Високий ступінь вивченості структурної організації геному кукурудзи дає змогу ідентифікувати молекулярні маркери для оцінки поліморфізму селекційних зразків, здійснювати пошук функціональних маркерів цінних господарських ознак і використовувати їх у програмах маркер-асоційованої селекції.*

Ключові слова: *геном, гени, транспозони, геномний поліморфізм, мікросателіти, SNP, кукурудза.*

Завдяки високому рівню розвитку селекції в Україні вітчизняні селекційні установи створюють високогетерозисні гібриди кукурудзи всіх груп стиглості, які відповідають світовим вимогам щодо врожайності, якості зерна, адаптованості до стресових абіотичних і біотичних чинників. Стратегічні напрями розвитку селекції кукурудзи в Україні перебувають у площині використання сучасних біотехнологічних методів, зокрема маркер-асоційованої селекції для оцінки поліморфізму, пошуку та застосування функціональних маркерів [1–3]. Бурхливе вдосконалення молекулярно-генетичних методів оцінки геномного поліморфізму, перехід від селекції за фенотипом до селекції за генотипом, поширення доборів за молекулярними маркерами, запровадження генетичної паспортизації та охорони авторських прав на комерційні генотипи кукурудзи потребують детальної обізнаності щодо структурних та інших характеристик геному кукурудзи.

Мета роботи — узагальнення сучасного стану досліджень геному кукурудзи, зокрема структурної організації її ядерної ДНК.

За визначенням P.S. Schnable et al. [4], довжина геному кукурудзи лінії B73 становить $2{,}3 \cdot 10^9$ п.н., проте внутрішньовидовий генетичний поліморфізм призводить до певної варіабельності довжини геномів різних ліній і гібридів [5]. Уміст GC-пар за [4] — 46,8%. Сучасний розмір геному кукурудзи сформувався за кілька раундів дуплікації геному предкової форми, головний з яких відбувся 70 млн років, а додатковий — 5–12 млн років тому. Значний внесок у подовження геному кукурудзи було зроблено транспозоновими елементами, зокрема близько 3 млн років тому геном цієї культури набув свого кінцевого розміру через активізацію ретротранспозонів [6].

Геном кукурудзи містить значну кількість повторюваних елементів, які мають різноманітне походження, функціональну активність, тривалість існування в геномі. Їх загальна кількість у кукурудзи за G. Haberer et al. [7] оцінюється у 66% від довжини геному, за P.S. Schnable et al. [4] — у 85% для лінії B73, за J. Messing et al. [8] — лише 58–63%. Основну частку повторюваних елементів геному кукурудзи становлять мобільні генетичні елементи — транспозони. Значна частина геному представлена численними родинами 2-х класів транспозонів — ретротранспозонів і ДНК-транспозонів, нерівномірно розташованих уздовж ядерної ДНК.

Ретротранспозони кукурудзи. Основним типом ретротранспозонів кукурудзи є *LTR-ретротранспозони*, тобто такі, що містять на кінцях довгі термінальні повтори. *LTR*-ретротранспозони за різними оцінками становлять 60–72% довжини ядерного геному кукурудзи. За розташуванням вони виявляють тенденцію до гніздових асоціацій, тобто часто є вбудованими один в одного. 80% *LTR*-ретротранспозонів кукурудзи належать до 5-ти основних родин — *Opie-Ji*, *Cinful-Zeon, Huck, Prem1* і *Grande*, які розрізняють за нуклеотидними послідовностями окремих доменів транспозону, 5′- та 3′-кінців, специфікою процесу транспозиції, онтогенетичною, тканино- та

органоспецифічністю [8–10]. Кількість копій *LTR*-ретротранспозонів на геном для деяких родин доходить до 200 тис., але є родини, які містять навіть менше 100 елементів. Саме такі малокопійні транспозони «гніздяться» всередині інших ретротранспозонів, розміщених, як правило, у міжгенних ділянках. У кукурудзи відомі й *nonLTR-ретротранспозони*, які подібні до *LTR*-ретротранспозонів, але не мають довгих термінальних повторів. Вони представлені родиною *Cin4*, члени якої варіюють за довжиною від 1,1 до 6,6 тис. п.н. [11].

ДНК-транспозони кукурудзи. ДНК-транспозони трапляються в геномі кукурудзи значно рідше, ніж ретротранспозони [12]. Лише близько 2% повторів представлені ДНК-транспозонами. За [4], ДНК-транспозони розташовані переважно всередині інтронів, а за [13], більшість ДНК-транспозонів вбудовується в неметильовані ділянки поблизу активних генів.

У геномі кукурудзи наявні майже всі групи ДНК-транспозонів. Більше того, саме в кукурудзи значна частина груп була вперше ідентифікована і позначена. *Ac-подібні елементи* в кукурудзи — перші транспозони, виявлені і описані в живих істотах. Це відкриття належить Барбарі МакКлінток [14]. З групи *Ac*-подібних елементів у геномі кукурудзи є автономні ДНК-транспозони *Ac* (кількість копій 0–2, розмір 4565 п.н.), *Bg* (кількість копій не встановлена, розмір 4869 п.н.), неавтономні ДНК-транспозони *rDT* (кількість копій до 20, розмір 704 п.н.), *Ds* (кількість копій понад 50, розмір до 30000 п.н.) [11,15]. До групи *En/Spm-подібних елементів*, наявних у геномі кукурудзи, належать автономний ДНК-транспозон *En/Spm* (кількість копій 0–2, розмір 8287 п.н.), його дефектна, неавтономна копія *I/dSpm* (кількість копій понад 50, розмір 900–8300 п.н.), невизначений щодо автономності та кількості копій ДНК-транспозон *MPII* розміром 9000 п.н. [9]. У кукурудзи також вперше відкрито й досліджено ДНК-транспозони типу *Mu* (*Mutator*) *і MULE* (*Mu*-like elements), ідентифіковані під час вивчення описаної D. Robertson [16] лінії з надвисокою (100-разовою) здатністю до мутування. *Гелітрони* — тип ДНК-транспозонів, широко представлений у геномі кукурудзи, саме вони містяться в ділянках ДНК, збагачених генами [17]. За транспозиції гелітрони здатні захоплювати сусідні нуклеотидні послідовності, генні фрагменти, серед яких можуть бути окремі інтрони та екзони. Це призводить до появи нових транскриптів, кількість яких у кукурудзи оцінюється на рівні 25% від загальної кількості генів у геномі [18]. M. Morgante et al. [19] зазначають, що в кукурудзи понад 4000 генних фрагментів запозичено за допомогою гелітронів. Неавтономні гелітронні вставки, які містять генні фрагменти, є відповідальними за мутації, що призводять до втрати функцій генів *schrunken* 2 і *barren stalk* 1 [20].

Аналіз рекомбінантних інбредних ліній кукурудзи виявив майже 100-разове варіювання частоти рекомбінації вздовж геному — від 0,08–0,10 до 10,43–11,50 см на мільйон пар нуклеотидів [21]. Мейотична рекомбінація в кукурудзи переважно відбувається в однокопійних компонентах геному, де розміщені гени, а в місцях перебування ретротранспозонів рекомбінація проходить дуже рідко або взагалі не проходить [9].

Отже, у процесі еволюції, штучної гібридизації та селекції різні види транспозонів через механізм транспозиції, захоплення і переміщення ділянок ДНК з різною функціональною активністю відігравали істотну роль у формуванні структурної організації геному кукурудзи, функціонуванні і регуляції експресії генів та у виникненні геномного поліморфізму.

Поліморфізм геному кукурудзи. Для селекційної практики дуже важливим є внутрішньовидове порівняння геномів, зокрема характеристика геномного (генетичного) поліморфізму, визначення його закономірностей серед генофонду селекційного матеріалу та зв'язку з фенотиповим різноманіттям. Ю.М. Сиволап та ін. [5] визначають генетичний поліморфізм як існування в популяції 2-х і більше уривчастих варіантів генів (алелів) або негенних ділянок ДНК. Селекційний процес зумовлює зменшення нуклеотидного різноманіття, збільшення частки рідкісних алелів, широкого варіювання за кількістю копій повторюваних елементів, за однонуклеотидним поліморфізмом, інделами тощо [22].

Поліморфізм геному кукурудзи через транспозони. Найбільше варіювання в розмірах геномів рослин зумовлюється різницями в кількості повторюваної ДНК. 74% різниць у послідовності нуклеотидів між кукурудзою і *Sorghum bicolor* вважається результатом акумуляції ретротранспозонів за часів дивергенції цих 2-х видів [23]. S. Brunner et al. [24] провели порівняльне дослідження геномів ліній кукурудзи Mo17 та B73, яке продемонструвало внесок транспозонів різних типів у збільшення геномного поліморфізму. Було з'ясовано, що ядерна ДНК цих 2-х ліній має спільні (колінеарні) та неспільні нуклеотидні послідовності.

Останні наявні (відсутні) лише в однієї з ліній. Більшість неспільних послідовностей представлена *LTR*-ретротранспозонами та іншими мобільними елементами. Щільність генів у неспільних сегментах значно нижча, ніж у спільних. У більшості випадків неспільні гени об'єднані в кластери і орієнтовані всередині кластерів у однаковому напрямі. Вважається, що комплементація гаплотипів, які несуть різні неспільні гени, робить внесок у гетерозис. Неспільні послідовності можуть брати участь у фланкуванні генів, що активно експресуються, активізуватися різними стресами і впливати на експресію сусідніх генів через утворення одиничних химерних та антисенсних транскриптів [24], значно знижувати ступінь рекомбінації ретротранспозонної фракції [25].

Поліморфізм геному кукурудзи через CNVs, PAVs. Нуклеотидні послідовності, які в різних індивідуумів трапляються в різній кількості копій, позначаються як CNVs (copy number variations), а наявні в однієї лінії і відсутні в іншої, тобто неспільні, — як PAVs (presence and absence variations). Причинами виникнення CNVs можуть бути транспозони різних типів та звичайні дуплікації, делеції та інсерції. Констатація поліморфізму за кількістю повторюваних сегментів геному не завжди дає змогу визначити причини виникнення і походження варіювання кількості копій, але може розглядатися як порівняльна структурна характеристика геномів різних генотипів кукурудзи. Проведений у розвиток дослідження S. Brunner et al. [24] широкогеномний аналіз ліній Mo17 та B73 виявив у них близько 400-т тандемних дуплікацій, у інших 14-ти ліній кукурудзи — тисячі CNVs [26], їх наявність показана і в 14-ти популяціях теосинте [27]. Це дало можливість ідентифікувати в кукурудзи 479 генів зі збільшеною і 3410 генів зі зменшеною кількістю копій на геном. Установлено, що ділянки геному кукурудзи, що слабко рекомбінують, зокрема теломери, містять більше CNVs [26–27]. Порівняння сиквенованих послідовностей ліній Mo17 та B73 виявило також 1783 PAVs, пов'язаних з 1270-ма генами. Аналіз PAVs підтверджує їхній зв'язок з анцестральною еволюцією і доместикацією [4]. PAVs трапляються і в мітохондріальній ДНК кукурудзи [21, 28].

Поліморфізм геному кукурудзи через мікросателіти. З використанням програми MISA (Microsatellite identification tool), яка дає змогу сканувати мікросателіти (SSRs), J. Qu, J. Liu [29] провели детальний порівняльний аналіз референсного геному лінії B73 та 345-ти інших ліній кукурудзи. За його результатами геном лінії B73 містить 179681 мікросателіт, які трапляються на всіх 10-ти хромосомах, у середньому 1 мікросателіт на кожні 11,46 Kb. Найбільша частка SSRs (77,25%) припадає на міжгенні ділянки геному, найменша (1,86%) — на кодувальні послідовності генів. Щільність мікросателітів зменшується в напрямі 5'UTR → 3'UTR → промотор → інтрон → міжгенні ділянки → кодувальні послідовності. Загальна середня довжина SSRs лінії B73 — 20,34 п.н., а найрозповсюдженішим мотивом є $(C/G)_n$ (24,44%). Загалом поліморфізм мікросателітів підпадає під вплив штучного добору в процесі селекції. Щодо SSR-поліморфізму генетичне варіювання інбредних ліній кукурудзи є дуже значним порівняно з іншими видами рослин [30].

Поліморфізм геному кукурудзи через однонуклеотидні заміни. Розглянутий вище поліморфізм геному кукурудзи через транспозони, дуплікації, делеції та мікросателіти проявляється в якісній зміні ділянок ДНК і у варіюванні їх довжини. Поліморфізм через однонуклеотидні заміни лише змінює порядок чергування нуклеотидів і не впливає на довжину ДНК. Кількість однонуклеотидних замін у кукурудзи оцінюється як 1 на 44–75 п.н., у середньому одна заміна на 31 п.н. у некодувальних і на 124 п.н. у кодувальних ділянках геному [31, 32]. В.В. Борисовою та ін. [33] показано, що в досліджених 384 маркерних SNP-сайтах, спеціально відібраних за ознаками високої поліморфності та біалельності, у ліній кукурудзи, створених у степовій зоні України, домінують пуринові нуклеотиди, а піримідинові нуклеотиди представлені в значно меншій кількості маркерних сайтів. Найпоширенішими типами однонуклеотидних замін у генофонді ліній кукурудзи української селекції є транзиції пуринових нуклеотидів A↔G (63,2%), тоді як транзиції піримідинових нуклеотидів (C↔T) зовсім не трапляються. Трансверсії як тип однонуклеотидних замін трапляються значно рідше, ніж транзиції. Серед трансверсій частіше реєструються трансверсії цитозину, ніж тиміну, причому для останнього заміни на гуанін (T↔G) у вітчизняному селекційному матеріалі взагалі не було. Подібне розподілення типів однонуклеотидних замін виявлено і для ліній колекцій CIMMYT, Китаю та Бразилії [34]. Різні підвиди та типи зародкової плазми кукурудзи істотно розрізняють за інтенсивністю та кінцевим обсягом однонуклеотидних замін у ДНК

[35–37], що є підґрунтям для використання SNP-аналізу в селекційному процесі.

Гени кукурудзи. За [4], геном лінії кукурудзи B73 містить 39 тис. 454 гени, які кодують 63 тис. 335 типів протеїнів. Разом з тим N. N. Alexander et al. [38] на основі аналізу кДНК визначили, що кількість білок-кодувальних генів у кукурудзи сягає майже 50 тис. Щільність генів у кукурудзи варіює в широких межах — від 0,5 до 10,7 генів на 100 тис. п.н. [7,39]. Структура генів кукурудзи має низку особливостей, характерних для рослинних генів. Так, гени рослин відносно компактні, переважно через малий розмір інтронів промотори та інші регуляторні елементи в генах рослин розташовані дуже близько від структурної частини гена [9, 40].

За G. Haberer et al. [7], гени кукурудзи дуже варіюють за розміром. У дослідженому авторами селекційному матеріалі гени в середньому мали довжину 4 тис. п.н. і містили по 5 екзонів, тоді як найдовший ген мав 59 тис. п.н. і 31 екзон. Середній розмір інтрона кукурудзи за [38] — 607 п.н., за іншими даними, — менший за 150 п.н. [41], але виявлено і гени без інтронів, які містять 1 довгий екзон [18]. Гени кукурудзи, як і представників усієї родини *Poaceae*, за нуклеотидним складом кодонів поділяють на 2 класи. До 1-го класу належать гени, транскрипти яких містять менше гуаніну та цитозину в 3-му положенні кодону, що загалом більш характерно для 2-дольних. До 2-го класу належать гени, транскрипти яких мають високий уміст гуаніну та цитозину у 3-му положенні кодону, що характерно для трав'янистих рослин. Саме у генів II групи значно частіше немає інтронів, що дає змогу припустити важливу роль в їхній еволюції горизонтального перенесення генетичної інформації [18]. У 51% транскриптів стоп-кодоном є UGA, 30% — UAG, у 19% транскриптів — UAA [7]. Промотори генів кукурудзи багаті на сайти зв'язування транскрипційних факторів. За рівнем експресії їх поділяють на 5 груп, причому найбільшу кількість TATA-боксів серед нуклеотидних послідовностей промоторів знайдено в групі найсильніших промоторів та генах з високим умістом гуаніну і цитозину в 3-му положенні кодонів [38].

Висновки

Структурна організація геному кукурудзи вирізняється значною внутрішньовидовою варіабельністю кількісних і якісних ознак. Це створює умови для використання результатів молекулярно-генетичного аналізу в характеристиці внутрішньовидової мінливості в кукурудзи та залучення отриманих даних до цілеспрямованого відбору кращих генотипів. Основними напрямами застосування геномних даних у селекції кукурудзи є відбір і використання молекулярних маркерів для оцінки геномного поліморфізму селекційних зразків кукурудзи, пошук та використання функціональних маркерів цінних господарських ознак у програмах маркер-асоційованої селекції.

Бібліографія

1. *Kytayova S.S.* The utilization of marker systems in the selection of maize hybrids with high heterosis (in Ukrainian)/S.S. Kytayova, V.V. Kyrichenko, L.M. Chernobaj//Selekcia i nasinnictvo. — 2014. — Is. 105. — P. 23–31.

2. *Satarova T.N.* Maize: biotechnological and breeding aspects of haploidy: [monograph] (in Russian)/ T.N. Satarova, V.Yu. Cherchel, A.V. Cherenkov. — Dniepropetrovsk: Novaja ideologia, 2013. — 552 p.

3. *Volkova N.E.* Molecular and genetical investigations of maize nuclear genome: [monograph] (in Ukrainian)/ N.E. Volkova. — Odessa: Astroprint, 2015. — 120 p.

4. *The* B73 maize genome complexity, diversity and dynamics/P.S. Schnable, D. Ware, R.S. Fulton et al.// Science. — 2009. — V. 326. — P. 1112–1115.

5. *Syvolap Yu.M.* Variability and specificity of the genomes of agricultural plants: [monograph] (in Russian)/Yu.M.yvolap, N.E. Koschuchova, R.N. Calendar. — Odessa: Astroprint, 2011. — 336 p.

6. *Paterson A.H.* Ancient polyploidization predating divergence of the cereals and its consequences for comparative genomics/A.H. Paterson, J.E. Bowers, B.A.Chapman//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2004. — V. 101. — P. 9903–9908.

7. *Structure* and architecture of the maize genome/ G. Haberer, S. Young, A.K. Bharti et al.//Plant Physiol. — 2005. — V. 139, № 4. — P. 1612–1624.

8. *Sequence* composition and genome organization of maize/J. Messing, A.K. Bharti, W.M. Karlowski et al.//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2004. — V. 101. — P. 14349–14354.

9. *Bennetzen J.L.* Handbook of maize: genetics and genomics/J.L. Bennetzen, S.C.Hake. — Springer, 2009. — 800 p.

10. *Meyers B.C.* Abundance, distribution and transcriptional activity of repetitive elements in the maize genome/B.C. Meyers, S.V. Tingey, M. Morgante//Genome Res. — 2001. — V. 11, № 10. — P. 1660–1676.

11. *Kunach V.A.* Mobile genetic elements and plant genome plasticity (in Ukrainian)/V.A. Kunach. — K.: Logos, 2013. — 288 p.

12. *Fedoroff N.V.* Transposons and genome evolution in plants/N.V. Fedoroff//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — V. 97, № 13. — P. 7002–7007.

13. *Fedoroff N.V.* Isolation of the transposable maize controlling elements Ac and Ds/N.V. Fedoroff, S. Wessler, M. Shure//Cell. — 1983. — V. 35, № 1. — P. 235–242.

14. *McClintock B.* Controlling elements and the gene/B. McClintock//Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. — 1956. — V. 21. — P. 197–216.

15. *Genetics* of plant development (in Russian)/ L.A. Lutova, N.A. Provorov, O.N. Tikhodeev et al. — St. Petersburg: Nauka, 2000. — 536 p.

16. *Robertson D.S.* Differential activity of the maize mutator Mu at different loci and in different cell lineages/D.S. Robertson//Mol. Gen. Gent. — 1985. — V. 200. — P. 9–13.

17. *Slotkin R.K.* Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome/R.K. Slotkin, R. Martienssen//Nature reviews. Genetics. — 2007. — V. 8, № 4. — P. 272–285.

18. *Bull C.T.* Interactions between Myxobacteria, plant pathogenic fungi, and biocontrol agents/C.T. Bull, K.G. Shetty, K.V. Subbarao//Plant Dis. — 2002. — V. 86. — P. 889–896.

19. *Gene* duplication and exon shuffing by helitron like transposons generate intraspecies diversity in maize/M. Morgante, S. Brunner, G. Rea et al.//Nat. Genet. — 2005. — V. 37, № 9. — P. 997–1002.

20. *A novel* class of helitron-related transposable elements in maize contain portions of multiple pseudogenes/S. Gupta, A. Gallavotti, G.A. Stryker et al.//Plant Mol. Biol. — 2005. — V. 57. — P. 115–127.

21. *Saxena R.K.* Structural variations in plant genomes/R.K. Saxena, D. Edwards, R.V. Varshney//Brief. Funct. Genomics. — 2014. — V. 13, № 4. — P. 296–307.

22. *Genome-wide* genetic changes during modern breeding of maize/Y. Jiao, H. Zhao, Ren L. et al.//Nat. Genet. — 2012. — V. 44, № 7. — P. 812–815.

23. *Colinearity* and its exceptions in orthologous adh regions of maize and sorghum/A.P. Tikhonov, P.J. SanMiguel, Y. Makajima et al.//Natl. Acad. Sci. USA. — 1999. — V. 96. — P. 7409–7414.

24. *Evolution* of DNA sequence nonhomologies among maize inbreds/S. Brunner, K. Fengler, M. Morgante et al.//Plant Cell. — 2005. — V. 17. — P. 343–360.

25. *Molecular* characterization of meiotic recombination across the 140–kb multigenica 1– sh2 interval of maize/H. Yao, Q. Zhou, J. Li et al.//Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2002. — V. 99, № 9. — P. 6157–6162.

26. *Allelic* genome structural variations in maize detected by array comparative genome hybridization/ A. Belo, M.K. Beatty, D.S. Hondred et al.//Theor. Appl. Genet. — 2010. — V. 120, № 2. — P. 355–367.

27. *Pervasive* gene content variation and copy number variation in maize and its undomesticated progenitor/R.A. Swanson-Wagner, S.R. Eichten, S. Kumari et al.//Genome Res. — 2010. — V. 20, № 12. — P. 1689–1699.

28. *Comparisons* among two fertile and three male-sterile mitochondrial genomes of maize/J.O. Allen, C.M. Fauron, P. Minx et al.//Genetics. — 2007. — V. 177, № 2. — P. 1173–1192.

29. *Qu J.* A genome-wide analysis of simple sequence repeats in maize and the development of polymorphism markers from next-generation sequence data/J. Qu, J. Liu//BMC Res. Notes. — 2013. — V. 6. — DOI: 10.1186/1756–0500–6–403.

30. *Buckler E.S.* Molecular and functional diversity of maize/E.S. Buckler, B.S. Gaut, M.D. McMullen//Cur. Opin. Plant Biol. — 2006. — V. 9, № 2. — P. 172–176.

31. *SNP frequency*, haplotype structure and linkage diserquilibrium in elite maize inbred lines/A. Ching, K.S. Caldwell, Z.M. MaurineDolan et al.//BMC Genet. — 2002. — V. 3. — DOI: 10.1186/1471–2156–3–19.

32. *A large* maize (Zea mays L.) SNP genotyping array: development and germplasm genotyping, and genetic mapping to compare with the B73 reference genome/M.W. Ganal, G. Durstewitz, A. Polley et al.// PLoS ONE. — 2011. — V. 6, № 12. — DOI: 10.1371/ journal.pone.0028334.

33. *Frequencies* of SNP-alelles in maize lines of Ukrainian selection (in Ukrainian)/V.V. Borisova, V.Yu. Cherchel, B.V. Dzubetskij, T.M. Satarova//Tavrijskij naukovij visnik. — 2013. — Is. 84. — P. 21–25.

34. *Molecular* characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms/Y. Lu, J.Yan, C.T. Guimarães et al.//Theor. Appl. Genet. — 2009. — V. 120. — P. 93–115.

35. *Frascaroli E.* Genetic diversity analysis of elite European maize (Zea mays L.) inbred lines using AFLP, SSR, and SNP markers reveals ascertainment bias for a subset of SNPs/E. Frascaroli, T.A. Schrag, A.E. Melchinger//Theor. Appl. Genet. — 2013. — V. 126, № 1. — P.133–141.

36. *Comprehensive* genotyping of the USA national maize inbred seed bank/M.C. Romay, M.J. Millard, J.C. Glaubitz et al.//Genome Biol. — 2013. — V. 14, № 6. — DOI: 10.1186/qb–2013–14–6–r55.

37. *Genetic* characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers/J. Yan, T. Shah, M. L. Warburton et al.// PLoS ONE. — 2009. — V. 4. — Is. 12. — P. 1–13.

38. *Insights* into corn genes derived from large-scale cDNA sequencing/N.N. Alexander, V.V. Brover, S. Freidin et al./Plant Mol. Biol. — 2009. — V. 69, № 1—2. — P. 179–194.

39. *Sequence*, regulation, and evolution of the maize 22–kD alpha zein gene family/R. Song, V. Llaca, E. Linton, J. Messing//Genome Res. — 2001. — V. 11. — P. 1817–1825.

40. *Intron* size and genome size in plants/ J.F. Wendel, R.C. Cronn, I. Alverez et al.//Mol. Biol. Evol. — 2002. — V. 19. — P. 2346–2352.

41. *Uneven* chromosome contraction and expansion in the maize genome/R. Bruggmann, A.K. Bharti, H. Gundlach et al.//Genome Res. — 2006. — V. 16. — P. 1241–1251.

Надійшла 8.08.2016.