

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТАБИЛЬНОСТИ ОБРАЗЦОВ КОЛЛЕКЦИИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ МНОГОЛЕТНЕГО ПОДДЕРЖАНИЯ ПУТЕМ МНОГОКРАТНЫХ РЕПРОДУКЦИЙ

А. В. Конарев, Н. К. Губарева, Д. Л. Корнюхин, А. Бернер

Работа посвящена исследованию полиморфизма запасных белков — глиадинов у образцов мягкой пшеницы, полученных из коллекции генбанка Гатерслебена — IPK (Германия). Цель работы — оценить степень генетической идентичности ранних и поздних репродукций соответствующих образцов после многочисленных пересевов. Исследования подтвердили достаточно высокий уровень сохранения генетической стабильности образцов мягкой пшеницы в ходе многократных репродукций. Анализ спектров отдельных семян позволил выявить изменения в биотипном составе ранних и поздних репродукций некоторых образцов. Простота метода, возможность использования нежизнеспособных семян дает белковым маркерам определенные преимущества. Целесообразность применения разных маркерных технологий, взаимно дополняющих друг друга, очевидна. В частности, это связано с возможным различным адаптивным характером молекулярного полиморфизма белков и ДНК, используемых в качестве маркеров. Применение различных подходов позволит получить более полную и объективную информацию о генетических изменениях в репродуцируемых в геновых банках образцах (популяциях).

Введение

Одной из основных задач генных банков является сохранение образцов коллекции (генетического разнообразия) без изменения их (его) генетической конституции, или генетической стабильности. Во всех генных банках и центрах генетических ресурсов растений всегда существовала необходимость воспроизведения коллекционных образцов для поддержания их в живом виде и передачи в селекционные центры, а также для изучения и т.д. [13, 15, 17, 25]. Очевидно, что нужна экономически эффективная и генетически основанная процедура поддержания (репродукции) образцов коллекции. Во ВНИИР им. Н. И. Вавилова в течение многих лет воспроизведение образцов коллекций, как правило, осуществлялось в оптимальных условиях для сохранения оригинальной генетической конституции каждого образца. К таковым относятся: репродукция в соответствующих почвенно-климатических условиях, определенный размер образца, условия изоляции (особенно для перекрестноопыляющихся видов), исключение механических примесей и т.д.

Контроль генетической стабильности образцов традиционно осуществлялся с использованием морфологических признаков. Уязвимость такого подхода для большинства образцов в том, что последние часто представляют собой разной сложности смеси генотипов (биотипов). Надежно идентифицировать генотипы в таких полиморфных образцах (популяциях), как правило, трудно, поскольку надежных морфологических маркеров мало [2, 4, 7, 15]. Наличие же в популяциях (образцах) генетического полиморфизма придает особую ценность такому сохраняемому материалу для селекции [1].

В коллекции ВИР сохраняется большое число образцов (особенно старо-местных популяций и сортов), представляющих ценность, как источники простых и сложных экономически важных признаков [1]. Эти об-

разцы чаще всего генетически полиморфны [1, 3, 6 – 8, 25]. Другая группа образцов, также представляющих сложность в сохранении их генетической стабильности, — это так называемые генетические коллекции с идентифицированными генами, а также формы или сорта, содержащие чужеродный генетический материал — хромосомы, транслокации. Сохранение оригинальности, контроль стабильности генетической конституции любых образцов коллекций и особенно упомянутых выше — серьезная проблема, поскольку в процессе репродукции возможны: потеря или появление “новых” генотипов, изменение частоты их встречаемости [3, 8, 9, 19, 25], полная или частичная элиминация чужеродной хромосомы либо транслокации [8].

Существенный прогресс в деле контроля генетической стабильности сохраняемых и репродуцируемых образцов коллекций культивируемых растений и их дикараствущих сородичей был достигнут в последние десятилетия с развитием молекулярных маркерных подходов. Полиморфные спектры белков и ДНК в ряде случаев могут служить весьма надежными генетическими маркерами для идентификации отдельных генотипов в популяции [5 – 10]. Принципы белкового и ДНК-“фингерпринтинга” успешно используются в последние десятилетия для решения многих фундаментальных и прикладных проблем в медицине, сельском хозяйстве и других отраслях. Наиболее распространенным является использование их для идентификации личности (индивидуума) в криминалистике, а также при идентификации сортов с.-х. растений [2]. Использование белковых и ДНК-маркеров оказалось весьма полезным для контроля динамики популяций у различных видов [5 – 9, 11 – 16, 19, 20, 25]. В сортиспытании, семеноводстве и семенному контролю для этих целей наибольшее практическое распространение получили стандартные методы электрофореза белков [7 – 10, 18, 26].

Данная работа посвящена исследованию полиморфизма запасных белков — глиадинов — у образцов мягкой пшеницы, полученных из коллекции генбанка Института генетики и растениеводства г. Гатерслебена (Германия). Цель работы: оценить с использованием полиморфизма по глиадиновым локусам степень генетической идентичности ранних и поздних репродукций образцов после многочисленных пересевов.

Методы исследования

Материалом для исследования послужили 11 образцов мягкой пшеницы из коллекции генбанка г. Гатерслебена. В течение 50 лет и более образцы репродуцировались от 5 до 24 раз. Анализировали семена первой (или ранней) и одной из последних репродукций каждого из взятых в исследование образцов. Обстоятельством, лимитирующим число изученных семян каждого образца, явилось ограниченное их количество в образце ранней репродукции. В среднем для каждого образца (репродукции) было изучено 25–30 зерновок. Годы репродукций, номера типов спектра глиадина, количество репродукций указаны в таблице.

Метод электрофореза глиадина, принцип записи белковых спектров в виде формул описан неоднократно [6–9]. Осуществляли посеменной анализ.

Результаты и обсуждение

В таблице представлены результаты электрофоретического анализа отдельных семян оригинальных и репродуцированных образцов мягкой пшеницы. Компонентный состав спектров представлен в виде белковых формул. A(α)- ω — фракции глиадина (проламина). Цифры в строчках означают позиции компонентов спектра в стандартном эталонном спектре [6].

Ранняя репродукция образца № 249 в основном представлена зерновками с электрофоретическими спектрами типа I. Зерновки с типом спектра II представлены с частотой около 7%. После 11 репродукций доминирующими в популяции остались биотипы со спектром типа I (66%). Зерновки со спектром типа II представлены в репродукции с частотой порядка 8%. В репродуцированном образце с частотой около 24% идентифицированы зерновки с типом спектра III, не найденные в первоначальном образце (отсутствуют компоненты 3₃ и 3 в β - и γ -зонах соответственно).

Образец № 1646 репродукции 1948 г. оказался монотипным по спектрам глиадина (все 26 зерновок дали только один тип спектра глиадина). В репродукции 1979 г. этого же образца помимо зерновок с типом спектра I (93%) обнаружены с частотой 7% зерновки с другим типом спектра глиадина.

В репродукции 1952 г. образца № 4599 обнаружено три типа спектра — один доминирующий (около 72%) и два минорных, представленных в образце в равных долях. В репродукции этого образца 1996 г. были идентифицированы зерновки только с типами спектра I и II в пропорции 3:1 соответственно. Таким образом, в репродукции 1996 г. не найдены зерновки с типом спектра III.

Сравнение спектров глиадина зерновок ранних и более поздних репродукций остальных образцов показало следующее. Монотипные по спектрам глиадина ранние репродукции образцов №№ 1634, 1648, 2292, 3342, 12922 остались таковыми и после многочисленных последующих репродукций. В поздних репродукциях этих образцов не найдено каких-либо других типов спектра.

Ранние и более поздние репродукции образцов №№ 2519, 4591, 11742, по нашим данным, представлены каждый двумя биотипами — с типами спектра глиадина I и II соответственно. Важно подчеркнуть, что соотношения биотипов в соответствующих образцах ранних и поздних репродукций мало изменились после многочисленных пересевов. Более или менее заметный сдвиг по частоте встречаемости типов спектра отмечен в образце № 4591.

Молекулярные маркеры достаточно широко использовались для контроля динамики генотипического состава дикорастущих и сортовых популяций различных видов растений. Наибольшее число таких исследований выполнено на изоферментах и запасных белках [7–12, 16, 19, 20, 25]. В последние годы для этих целей применяются ДНК-маркерные системы, в частности микросателлитные маркеры (SSR) [13]. Преимуществом использования для решения такого рода задач спектров запасных белков является то, что метод прост в исполнении, позволяет работать с отдельными зерновками и таким образом характеризовать генотипический состав образцов. Важно, что качественные спектры белков могут быть получены для семян, имеющих значительный срок хранения и потерявших всхожесть [7], в частности для зерновых злаков более 100 лет [23, 24]. Так, проведенный ранее в нашей лаборатории с использованием спектров глиадина анализ генетической стабильности образцов стародавних мягких пшениц в процессе репродукции показал не только наличие существенных сдвигов в генотипическом составе репродуцированных образцов, но и возможность утраты ряда минорных генотипов [6, 8, 25]. Аналогичные исследования были проведены в нашем институте за последние 25 лет и с другими культурами — злаками, бобовыми, крестоцветными [8, 10].

Все образцы, исследованные в настоящей работе, были предварительно проанализированы с использованием SSR-маркеров [12]. В ряде случаев не удалось получить амплификацию ДНК для навесок семян ранних репродукций — 1946, 1950 и 1952 гг. Тем не менее для репродукции 1952 г. образца № 4599 было найдено два фрагмента ДНК, амплифицированных с праймером WMS261, а для репродукции соответствующего образца 1966 г. — только один фрагмент. Таким образом, по данным анализа с SSR маркерами было сделано заключение, что с 1952 по 1966 гг. в результате 15 репродукций образца № 4599 был утерян один аллель, выявляемый с праймером WMS261. Сравнительный анализ генотипического состава репродукции 1966 г. с использованием спектров глиадина отдельных семян показал, что в процессе репродукций (пересевов) образца

Типы спектров глиадина оригинальных образцов мягкой пшеницы и их репродукций из коллекции генбанка г. Гатерслебена (Германия)

№ образца*	Год репро-дукции (их число)	№ типа спектра	Белковые (глиадиновые) формулы						Частота встречаемости биотипов, %
			A	β	γ	ω			
249	1946	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	2 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ <u>3</u> 4	<u>2</u> <u>3</u>	6 ₂ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	93
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ 3 4	<u>3</u>	6 ₂ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	7
1634	1995 (11)	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	2 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ <u>3</u> 4	<u>2</u> <u>3</u>	6 ₂ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	66
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>3</u>	6 ₂ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	8
		III	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ <u>4</u> 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ 4	<u>3</u>	6 ₂ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	24
1646	1948	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ <u>3</u> 5	4 ₁ 4 ₃ <u>5</u> 6 ₁ 7 ₁	8 ₂ 9 ₂ 10 ₁		100
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 5	4 ₁ 4 ₃ <u>5</u> 6 ₁ 7 ₁	8 ₂ 9 ₂ 10 ₁		100
2292	1979 (16)	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	3 4 ₂	6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁	<u>2</u> 3 ₂ <u>4</u> 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	3 4 ₂	6 ₃ 7 ₁	8 ₂ 9 ₂ 10 ₁	7
		III	<u>6</u> ₁ <u>6</u> ₂ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ <u>4</u> 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	3 4 ₂	6 ₃ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100
2519	1983 (16)	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 3 ₃ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	3	6 ₁ 6 ₃	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>1</u> <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	4 ₁ 4 ₃	6 ₂	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100
3342	1948	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 5	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		90
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>1</u> ₂ 2 ₃ 3 4	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂		10
		III	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 5	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		90
4591	1996 (24)	I	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 5	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		10
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 5	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		10
4599	1951	I	3 5 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ 3 4	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		100
		II	3 5 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	2 ₁ 2 ₃ 3 4	4 ₁ 4 ₃ 6 ₁ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂		100
4591	1952	I	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	60
		II	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	40
11742	1983 (10)	I	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	80
		II	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	20
4599	1952	I	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>1</u> <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	72
		II	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>1</u> <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₂ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	14
4599	1996 (15)	III	<u>6</u> ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>1</u> <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	14
		II	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	1 <u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	75
11742	1978	I	3 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	90
		II	3 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₂ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	10
12922	1997 (5)	I	3 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	90
		II	3 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₁	<u>2</u> ₁ 2 ₃ 3 4	<u>2</u>	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 7 ₁	<u>8</u> ₁ 8 ₂ 9 ₂	10
12922	1979	I	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	1 2 ₃ 3	4 ₁ 4 ₃ 5		<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100
		II	<u>2</u> 4 6 ₁ <u>7</u> ₁ 7 ₂	<u>2</u> 3 ₂ 4 5 ₂	1 2 ₃ 3	4 ₁ 4 ₃ 5		<u>8</u> ₂ <u>9</u> ₂	100

Примечания: * — № по каталогу генбанка г. Гатерслебена; 1 – 5 – 9 — позиции белковых компонентов в электрофоретическом спектре в соответствии с эталонным спектром; 6₂ — субпозиция “2” компонента “6”; 6 — интенсивный компонент; 6 и 6 — очень низкая и низкая интенсивность компонента соответственно.

№ 4599 были утеряны биотипы с типом спектра III. Как видно из таблицы, биотипы с таким типом спектра были идентифицированы в ранней (1952 г.) репродукции этого образца.

Иные результаты были получены для ранней и поздней репродукций образцов №№ 249 и 1646. В репродукции 1995 г. (№ 249) найдены генотипы (зерновки) с типом спектра III, отсутствующие в репродукции 1946 г. Для убедительности исследовали большее число

зерновой ранней репродукции, однако зерновок с типом спектра III не обнаружили. Не исключено, что генотипы со спектрами типа III присутствовали в ранней репродукции, но с очень низкой встречаемостью, которая возросла в процессе 11 пересевов. Аналогичная картина получена для ранних и поздних репродукций образца № 1646. В репродукции 1948 г. идентифицирован только один тип спектра, а в репродукции 1979 г. появился еще и минорный биотип с типом спектра II.

При использовании SSR-маркерной системы в опытах с репродукциями образцов №№ 249 и 1646 не удалось выявить каких-либо различий между поздними и ранними репродукциями этих образцов.

Проведенные исследования с использованием спектров глиадина подтвердили достаточно высокий уровень сохранения генетической стабильности изученных образцов мягкой пшеницы после многократных репродукций в генбанке г. Гатерслебена. Анализ спектров отдельных семян позволил сравнить биотипный состав ранних и поздних репродукций соответствующих образцов, в том числе по моральным биотипам. Все это подтверждает наши прежние выводы о необходимости контроля генотипического состава пересеваемых в генбанках образцов и эффективности использования для этих целей спектров запасных белков семян [25]. Простота, возможность использования в опытах семян с большим сроком хранения (в том числе нежизнеспособных), а также отдельных семян обеспечивают большую разрешающую способность метода в выявлении генетического дрейфа в образцах (популяциях), что дает белковым маркерным системам определенные преимущества. Целесообразность применения разных маркерных технологий, взаимно дополняющих друг друга, очевидна. В частности, это связано с возможным различным адаптивным характером молекулярного полиморфизма белков и ДНК, используемых в качестве маркеров [8, 11]. Применение различных подходов позволяет получить более полную и объективную информацию о генетических изменениях в репродуцируемых в генных банках образцах (популяциях). В любом случае необходимость поддержания генетической стабильности образцов коллекции, равно как и актуальность применения для этих целей эффективных давно используемых (белковый "фингерпринтинг") и новых молекулярных подходов (ДНК-“фингерпринтинг”), сейчас не вызывает сомнений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н. И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции / Под ред. Н. И. Вавилова. — М.-Л., 1935. — Т. 1. — С. 17–18.
2. Глазко В. И., Глазко Г. В. Словарь терминов по прикладной генетике и ДНК технологиям. — Киев, 1999. — 342 с.
3. Бриггс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений. — М.: Колос, 1972. — 398 с.
4. Картель Н. А., Макеева Е. Н., Мезенко А. М. Генетика. Энциклопедический словарь. — Минск: Тэхналогія, 1999. — 275 с.
5. Конарев А. В. Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений // Сельхоз. биол. — 1998. — № 5. — С. 3–25.
6. Идентификация стародавних сортов озимой мягкой пшеницы по электрофоретическим спектрам глиадина // Каталог мировой коллекции ВИР. — Л., 1990. — Вып. 559. — 63 с.
7. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции / Под ред. В. Г. Конарева. — М.: Колос, 1993. — Т. I. — 447 с.
8. Молекулярные маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. — 2002. — № 3. — С. 4–65.
9. Применение электрофореза белков в первичном семеноводстве зерновых культур. Метод. указания / Под ред. В. Г. Конарева и В. Г. Еникеева. — СПб.: ВИР, 1993. — 42 с.
10. Фарбер С. П., Артемьев А. М. Полиморфизм основного запасного белка семян видов рода *Brassica* L. // Сельхоз. биол. — 2000. — № 3. — С. 17–23.
11. Allard R. W. Genetic basis of the evolution of the adaptedness in plants. Adaptation in plant breeding / Ed. P. M. A. Tigerstedt. — 1997. — P. 1–12.
12. Bergman F., Gregorius H. R. Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehydrogenase (IDH) allozymes in European silver Fir (*Abies alba*) // Biochem. Syst. Ecol. — 1993. — № 21. — P. 597–605.
13. Boerner A., Chebotar S., Korzun V. Molecular characterization of the genetic integrity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm after long-term maintenance // Theor. Appl. Genet. — 2000. — V. 100. — P. 494–497.
14. Clegg M. T., Allard R. W. Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species *Avena Barbata* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — V. 69. — P. 1820–1824.
15. Hodgkin T. Some current issues in the conservation and use of plant genetic resources. Molecular genetic techniques for plant genetic resources // Rep. of an IPGRI Workshop, October 1995. — Rome, Italy, 1997. — P. 3–10.
16. Hayward M. D. and Balls T. Isozyme polymorphism in natural populations of *Lolium perenne* // Rep. Welsh Plant Breed. Sta. — 1978. — P. 43–45.
17. Jones C. J., Edwards K. J., Castaglione S., et al. Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by network of European laboratories // Molec. Breed. — 1997. — № 3. — P. 381–390.
18. International Rules for Seed Testing. Rules 1996. Verification of species and cultivar // Seed Sci. Technol. — 1996. — V. 24 (Suppl.). — P. 253–270.
19. Kennedy S. J., Gardiner S. J., Gilliland T. J., Camlin M. S. The use of electrophoretic techniques to distinguish perennial ryegrass cultivars when sown in mixtures // J. Agric. Sci. — 1985. — V. 104. — P. 1–9.
20. Konarev A. V., Vvedenskaya I. O., Nasonova E. A., and Percruk I. N. Use of prolamine polymorphism in studying genetic resources of forage grasses // Gen. Res. Crop Evol. — 1995. — V. 42. — P. 197–209.
21. Kresovich S., McFerson J., and Westman A. Using molecular markers in genbanks: identity, duplication, contamination and regeneration. Molecular genetic techniques for plant genetic resources // Rep. of an IPGRI Workshop, October 1995. — Rome, Italy, 1997. — P. 23–38.
22. Molecular genetic techniques for plant genetic resources / Rep. of an IPGRI Workshop, 9–11 October, 1995, Rome, Italy // Ed. Ayard W. G., Hodgkin T., Jaradat A., and Rao V. R. — IPGRI, 1997. — 137 p.
23. Schulze A., Steiner A., and Ruckenbauer P. Variability of an Austro-Hungarian landrace of barley (*Hordeum vulgare* L.) — Electrophoretic analysis of the hordeins of the Vienna sample of 1877 // Plant Variet. Seeds. — 1994. — № 7. — P. 193–197.
24. Steiner A. M., Ruckenbauer P., Goeke E. Maintenance in genebanks, a case study: contaminations observed in the Nurnberg oats of 1831 // Gen. Res. Crop Evol. — 1997. — V. 44. — P. 533–538.
25. Vvedenskaja I. O., Alpatyeva N. V., Gubareva N. K., Konarev A. V. Use of storage protein electrophoresis in the analysis of genetic resources of some cereals // Vortrage fur pflanzenzuchtung. — 1993. — V. 25. — P. 187–201.
26. Wrigley C. W., Batey I. L. Methods for establishing: distinctness of cereal-grain genotype in cultivar registration // Plant Variet. Seeds. — 1999. — № 12. — P. 169–179.

Конарев А. В., докт. биол. наук, профессор; Губарева Н. К., канд. биол. наук; Корнюхин Д. Л., аспирант;
Государственный научный центр (ГНЦ) РФ Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Бернер А., докт., Институт генетики и селекции растений (IPK), Германия, Гатерслебен