

Селекция гибридных форм как стимул развития молекулярно-генетических исследований у ржи

Р. Шлегель

Прежнее место работы: Лейбниц-институт генетики растений и исследования культурных растений, Гатерслебен, Германия
Текущий адрес: Корренсштрассе 1, D-06466 Гатерслебен, Германия

Селекция ржи ведет свою историю начиная с 1850 г. с направленной селекции в семеноводческом хозяйстве Probststeier (Германия). Более чем 150-летний период селекции дал колоссальные результаты. Благодаря малому числу и небольшим размерам хромосом рожь долгое время была объектом цитологических исследований. Тем не менее вплоть до начала 1980-х годов информативности в области генетических исследований ржи было не так уж много. Большие успехи были достигнуты только с развитием новых методов, таких как дифференциальное С-окрашивание, гибридизация *in situ*, белковые и молекулярные маркеры. Молекулярно-генетические исследования на ржи получили мощный импульс в значительной степени благодаря селекции гибридных форм ржи и успешному внедрению гибридных сортов в производство. Фундаментальные генетические знания, основанные на анализе внутри- и межвидового разнообразия и филогенетических отношений в роде *Secale*, в том числе с помощью ядерных и цитоплазматических ДНК-маркеров, способствовали успешному подбору родительских форм для скрещивания и тем самым внесли вклад в достижение высокого эффекта гетерозиса. Обсуждаются основные достижения гибридной селекции у ржи и генетические механизмы, используемые для реализации различных стратегий гибридной селекции. Перспективной стратегией маркер-контролируемого получения гибридных форм является перенос генов от местных стародавних сортов и диких видов ржи с помощью метода, сочетающего беккроссную селекцию с QTL-анализом и отбором по генотипу, или путем создания и использования так называемых библиотек интрогрессий. Маркер-контролируемый отбор и геномная селекция, основанные на полногеномных данных по маркерам, служат также для улучшения прогнозирования показателей получаемых гибридных форм. Результаты генетических исследований (в том числе картирования, филогенетических и популяционных исследований) рассматриваются в свете целей и задач гибридной селекции. К настоящему моменту в геноме картировано около 450 генов, контролирующих признаки и/или кодирующих известные белки, а также около 5 000 ДНК-маркеров. Они не только соотносены с определенной хромосомой или участком генома, но и успешно используются для сравнительного картирования в эволюционных исследованиях, контролируемой передачи интрогрессий, маркирования QTL и маркер-ориентированной селекции.

Ключевые слова: растение; рожь; *Secale*; молекулярный маркер; генетическое картирование; физическое картирование; локус количественного признака; SNP; RFLP.

Hybrid breeding boosted molecular genetics in rye

R. Schlegel

Previous address: Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung, Gatersleben, Germany
Current address: Corrensstrasse 1, D-06466 Gatersleben, Germany

History of rye (*Secale cereale* L.) breeding began from the first targeted selections made in Germany by the Probststeier Seed Cooperative around 1850, and over 150 years breeding yielded a tremendous amount of results. Rye has also long been used as cytological subject due to its low number of chromosomes and their size. However, genetic findings in rye up to the early 1980s were rather scant. About 120 genes could be assigned to seven linkage groups. Only through the development of new methods such as C-banding, *in situ* DNA hybridization, enzymology and molecular marker techniques achieved an enormous progress. Particularly, the latter was driven by agronomic success of hybrid breeding in rye. The basic genetic knowledge resulted from intra- and interspecies genetic diversity assay and phylogenetic studies in the genus *Secale* using nuclear and cytoplasmic molecular markers facilitated successful selection of parents for hybrid breeding and hence contributed to improvement of heterosis effects. Main achievements in rye hybrid breeding and genetic mechanisms exploited for different hybrid breeding strategies are discussed. The utilisation of landraces and wild relatives via advanced backcross procedures, combined by QTL analysis and introgression libraries, contributed to increase of heterotic effects. Those marker-assisted approaches became the basis of recent hybrid breeding of rye. Prediction of hybrid performance can also be improved significantly by marker-assisted selection and genomic selection based on genome-wide marker data. The findings in rye genetics (including phylogenetic, mapping and population studies) are reviewed in their relation with the hybrid breeding purposes and demands. Overall, about 450 morphological and biochemical traits are mapped throughout the genome plus about 5,000 DNA markers. They are not only associated with individual chromosome or segments but also efficiently used for comparative mapping (evolutionary studies),

introgression monitoring, QTL tagging, and marker-assisted selection.

Key words: plant; rye; *Secale*; molecular marker; gene mapping; linkage studies; physical mapping; QTL; SNP; RFLP.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Шлегель Р. Селекция гибридных форм как стимул развития молекулярно-генетических исследований у ржи. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(5):589-603. DOI 10.18699/VJ15.076

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Schlegel R. Hybrid breeding boosted molecular genetics in rye. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(5): 589-603. DOI 10.18699/VJ15.076

Развитие научных исследований на ржи, как и на других культурах, зависело от многих факторов. Исследования начались в конце 19-го столетия. На раннем этапе большое влияние на их развитие оказали идеи Чарльза Дарвина и его теория эволюции, в том числе положение о важности отбора.

Впервые направленный отбор ржи начал проводиться около 1850 г. в семеноводческом хозяйстве Probsteier, расположенном в с. Пробштай на севере Германии. Первым современным сортом с высокой устойчивостью к полеганию был Schlanstedter Roggen. Он был выведен В. Римпау (1842–1903), который начал заниматься селекцией озимой ржи в Шланштедте (Германия) в 1875 г. Наиболее успешными были сорта Ф. фон Лохова (1849–1924) из Петкуса (Германия), выведенные на основе генофонда Probsteier. Скрещивания, проводимые с 1880 г. в Биберице (возле Кённерна, Германия), дали начало сорту Bestehorn's Riesenroggen (автор Г. Бестехорн, 1836–1889). В Центральной России селекцию ржи начал проводить Н.В. Рудницкий (1877–1953) на станции Вятка около г. Кирова в 1894 г. Сорт Вятка все еще выращивается в сельскохозяйственных угодьях Северо-Западной России. Фридрих Георг Магнус фон Берг (1845–1938) вел селекцию ржи в хозяйстве Сангасте (Сагниц) в Эстонии. В 1875 г. была выведена местная популяция Sangaste, обладавшая зимостойкостью и крупнозерностью. В 1868 г. он начал подготовку исходного материала для селекции. Было проведено свыше 40 комбинаций скрещивания между несколькими сортами ржи. Первым был районирован сорт Probsteier. В настоящее время старейшей в мире культивируемой разновидностью ржи считается сорт Sangaste. На международной выставке, проходившей в Париже в 1889 г., рожь сорта Sangaste получила золотую медаль, а на выставке в Чикаго в 1893 г. – первый приз. Серебряные медали были присуждены этому сорту на всероссийской выставке в Харькове в 1888 г. и на Царскосельской юбилейной выставке в 1911 г.

Этот успех задал направление селекции, в котором применялись новые методы и генетические знания, а развитие исследований на ржи вступило во вторую стадию, продолжавшуюся около 100 лет. Этот этап начался с работ Ф. фон Лохова в Петкусе (Германия, к югу от Берлина). Начиная с 1882 г. он занимался селекцией ржи и вывел сорт Petkus. Вплоть до 1900 г. массовый отбор был стандартной методикой улучшения ржи, введенной немецким селекционером В. Римпау в Лангенштайне, где она отбиралась и выращивалась, по крайней мере, с 1732 г. Ф. фон Лохов независимо применил при селекции

ржи предложенный Л. Вильмореном метод изолирования перекрестноопыляющихся культур. Этот метод поэтапно улучшался и привел к так называемому отбору по материнскому потомству, который в дальнейшем Ф. фон Лохов успешно применял больше 30 лет. Рекуррентный отбор с использованием многих модификаций, учитывающих последние открытия в генетике, стал обычной процедурой в селекции ржи. Хотя селекция гибридных форм ржи обсуждалась давно, систематическое исследование началось в 1970 г. с открытия Р-цитоплазмы. Как и для многих культур, цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) стала краеугольным камнем в производстве гибридных семян.

Эта разработка ознаменовала третью стадию в селекции и генетике ржи и совпала с появлением молекулярных методов в генетике. Так, с начала 1990-х годов благодаря появлению новых методов и под влиянием селекции гибридных форм ржи и успешного внедрения их в производство началось бурное развитие молекулярно-генетических исследований на ржи.

Гетерозис и гибридные сорта

В 1877 г. К. Кляйнерт, немецкий садовод из Грушена (Шлихтингсхаузен, современная Польша), сообщил о получении гибридов между сортами ржи Swedish Snow Rye и Cognens Rye. В полученных F₁ он обнаружил лучшее кущение и завязывание зерна по сравнению с популяцией ржи сорта Probsteier. Очевидно, Кляйнерт был первым, кто сообщил о гетерозисе у ржи, явлении, которое уже давно было известно у кукурузы и других культур (Rimpaу, 1883). К наиболее ранним сообщениям о получении гибридных семян ржи относится также работа Ф. Фриммеля и Ф. Баранека, посвященная использованию в селекции ржи ксений (xenia; фенотипическое проявление признака отцовского растения в окраске, форме и величине семян – прим. ред.) (Frimmel, Baranek, 1935).

Для получения гибридных семян существовал цитогенетический подход: по аналогии с ячменем Дж. Де Фриз и Дж. Сибенга предложили использование так называемых телотретичных компенсирующих трисомиков (de Vries, Sybenga, 1989). Однако, как и в опытах с ячменем, дальше экспериментов дело не пошло.

Так же как у кукурузы, самоопыление перекрестноопыляющейся ржи приводит к сильной инбредной депрессии, а у гибридных генотипов наблюдается гетерозис. Особенно заметно гетерозис сказывается на урожае зерна. Продуктивность гибридов иногда достигает 210 % от среднеродительской величины. При дальнейшей гиб-

Таблица 1. Источники цитоплазматической мужской стерильности у ржи (*Secale sp.*)

Тип	Описание	Литературный источник
P	Цитоплазма ржи Pampa	Dohmen et al., 1994
V	Цитоплазма типа Vavilovii	Melz et al., 2001
C	Цитоплазма дикой ржи <i>Secale montanum</i>	Łapiński, 1972
R	Цитоплазма ржи	Кобылянский, Катерова, 1973
S	«Мутантная» цитоплазма ржи Kärtner	Warzecha, Salak-Warzecha, 2003
G*	«Мутантная» цитоплазма ржи Schlägler Alt и Norddeutscher Champagner	Melz et al., 2001, 2003

* Главный рецессивный ген, контролирующий мужскую стерильность, аллелен генам мужской стерильности типов C и R.

ридизации урожайность линий увеличивается, а эффект гетерозиса по отношению к среднеродительской величине снижается примерно до 140 %. Эти показатели сравнимы с таковыми у гибридных форм кукурузы и намного выше, чем у самоопыляющихся зерновых злаков, например, ячменя, пшеницы и риса, у которых величина среднеродительского гетерозиса составляет 5–10 % (Geiger, Miedaner, 1999). Кроме того, преимущество гибридной селекции наиболее заметно проявляется в достижении высоких показателей общей и специфичной комбинационной способности конечного сорта.

В соответствии с номенклатурой, применяемой к кукурузе, все гибридные сорта ржи, выведенные до сих пор, являются топкроссными гибридами (Schlegel, 2009), удовлетворяющими формуле $(A_{CMS} \times B) \times Syn_{Rf}$, где A_{CMS} – популяция A, несущая цитоплазматическую мужскую стерильность; B – популяция B; Syn_{Rf} – синтетик-восстановитель фертильности. То есть простой гибрид с ЦМС служит материнской родительской формой, а синтетик-восстановитель – вторым опылителем (Geiger, Miedaner, 2009). Такая материнская форма производится от одного или двух разных гетерогенных пулов, неродственных генному пулу опылителя. Из-за высокого уровня инбредной депрессии у ржи пока не удается получить простые гибриды, как у кукурузы или других зерновых.

Систематические исследования гибридов ржи начались в 1970 г. в Гогенгеймском университете в Германии с открытия так называемой P-цитоплазмы (Geiger, Schnell, 1970, см. табл. 1) в генотипе *Secale cereale ssp. tsitsinii var. multicaule*. Как и у многих зерновых, ЦМС стала основой для получения гибридной ржи. ЦМС можно было перенести в инбредные линии последовательным беккроссированием, получая фертильные линии с нормальной цитоплазмой или линии с мужской стерильностью и мутантной цитоплазмой при неизменном ядерном геноме.

Ф.В. Шнелль был первым, кто сообщил о цитоплазматической генетической мужской стерильности у ржи (Schnell, 1959). В линиях, полученных самоопылением европейских сортов ржи, он обнаружил многочисленное потомство со стерильной пыльцой. Наследование этого признака оказалось неясным (Кобылянский, 1969), однако более обширные опыты по скрещиванию ржи показали цитоплазматическое генетическое наследование мужской стерильности (Geiger, Schnell, 1970). Систематический отбор и генетические исследования, проводимые с 1966 г. в Гогенгеймском университете над 143 образцами ржи

из Европы, Аргентины и Ирана, выявили образец с ЦМС из Аргентины, который был в дальнейшем обозначен как линия с P-цитоплазмой (см. табл. 1). Использование P-цитоплазмы стало важным компонентом программы по селекции ржи в Германии. P-цитоплазма ржи является аналогом так называемой «техасской» цитоплазмы, используемой для гибридной селекции у кукурузы.

Растения, неспособные к самовосстановлению фертильности, служащие для поддержания стерильности, найти не сложно, тогда как идеальные восстановители фертильности для P-цитоплазмы, напротив, довольно редки. С другой стороны, есть несколько других типов цитоплазм, которые при тестировании на мужскую стерильность в скрещиваниях с определенными опылителями ведут себя подобно P-цитоплазме, но не идентичны ей. Adolf, Neumann (1981) и Steinborn с коллегами (1993) обнаружили второй тип ЦМС цитоплазмы (см. табл. 1). По аналогии с P-типом он был назван «тип Vavilovii», или V-цитоплазма. Его трудно поддерживать, тогда как, в противоположность P-цитоплазме, для него легко найти восстановители. Недавно были идентифицированы шесть различных источников. Melz с коллегами (2001) описали еще один источник, G-цитоплазму, найденную в стародавних местных сортах Schlägler Alt и Norddeutscher Champagner (см. табл. 1).

В случае мужской стерильности, контролируемой ядерными генами, наблюдалось моногенное наследование. С использованием первичных трисомиков ржи сорта Esto ядерный ген *ms1* был локализован на хромосоме 4R. Модифицирующие гены, вероятно, замаскированные в нормальной цитоплазме, но экспрессирующиеся в цитоплазме, индуцирующей мужскую стерильность вместе с геном *ms1*, были локализованы на хромосомах 3R (*ms2*) и 6R (*ms3*). В потомстве от беккроссирования трисомиков были найдены моно-, ди- и тригенные типы наследования. Молекулярно-генетические исследования митохондриальной ДНК показывают близкое родство сорта Esto с генофондом немецкого сорта Pluto.

G-цитоплазма используется для расширения генетического разнообразия в селекции европейской ржи. С участием этого типа цитоплазмы уже получены два перспективных гибридных сорта: Hellvus (2007) с прочной соломиной и Helltop (2009) с крупным зерном, занимающие площадь 600 га по состоянию на 2012 г. (Melz, личное сообщение).

Гены-восстановители фертильности были обнаружены не только в экзотических образцах, но и в нескольких

европейских сортах. Частота гамет с генами-восстановителями в этих сортах варьировала от 10 до 20 %. За последнее десятилетие эти гены были картированы и подробно описаны (Glass et al., 1995; Dreyer et al., 1996; Geiger, Miedaner, 1996; Miedaner et al., 2000).

Ядерные гены мужской стерильности не получили практического применения для создания гибридных форм ржи. Несмотря на наличие у ржи всех необходимых компонент (*ms*-гены, подходящие маркеры и сбалансированные третичные трисомики с очень низким уровнем передачи по мужской линии) для использования системы, аналогичной системе ВТТ (balanced tertiary trisomics – сбалансированные третичные трисомики) ячменя (Ramage, 1965), у ржи так и не была реализована эффективная селекционная программа, основанная на применении данного метода (Sybenga, 1985).

Интрогрессия генов, обуславливающих ЦМС, и генов-восстановителей фертильности в новые гибридные родительские растения требует фундаментальных генетических знаний и сцепленных молекулярных маркеров, подходящих для направленного переноса данных генов. Чтобы улучшить материнское растение за счет новых признаков, требуются постоянные новые скрещивания и последующее беккроссирование, которые снова приводят к образованию линий с мужской стерильностью. Они несут в своем геноме гены, поддерживающие стерильность. Улучшение отцовского растения происходит сходным образом. Фундаментальные генетические знания, основанные на анализе внутри- и межвидового разнообразия и филогенетических отношений в роде *Secale*, в том числе с помощью ядерных и цитоплазматических ДНК-маркеров, способствуют успешному подбору родительских форм для скрещивания и потому также являются важной основой достижения максимального эффекта гетерозиса. В связи с этим направление работ по гетерозису стало своеобразным драйвером для разработки новых ДНК-маркеров, картирования ряда генов и развития популяционно-генетических и филогенетических исследований на ржи.

Филогенетические и популяционно-генетические исследования рода *Secale*

Селекция гибридных форм ржи основана на использовании цитоплазматической генетической мужской стерильности, которая, как правило, индуцируется за счет интрогрессии Р-цитоплазмы аргентинской ржи, высокоустойчивой к факторам среды. Как показали Stojalowski с сотрудниками (2006), Р-цитоплазма может быть идентифицирована с помощью полиморфных митохондриальных SCAR-маркеров (SCAR, sequence-characterized amplified region – последовательность, характеризующая амплифицированную область). Эти авторы протестировали 25 инбредных линий с помощью трех SCAR-маркеров. Анализ показал тесную связь между определяемыми с помощью маркеров митотипами и плазмотипами, представленными в растениях. Митохондриальные маркеры также подтвердили нормальный тип цитоплазмы (N-тип) у трех видов дикой ржи: *S. montanum*, *S. vavilovii* и *S. kuprijanovii*. Идентификация цитоплазмы у 186 растений свободно опылявшихся сортов турецкого и южноамериканского

происхождения путем скрещивания их с двойным невосстанавливающим тестером, позволила выявить N-тип цитоплазмы у 77 растений, из них 63 подверглись дополнительной идентификации с помощью ПЦР-маркеров. Данные ПЦР полностью совпадали с генетическими данными, полученными на основе гибридологического анализа и фенотипической оценки. Митохондриальные маркеры также подтвердили наличие индуцирующей стерильности цитоплазмы в остальных 109 растениях. Кроме того, с помощью маркеров можно было различить растения, имеющие Р- или V-тип цитоплазмы, а также удалось выявить широкую распространенность индуцирующей стерильности цитоплазмы, особенно в южноамериканских популяциях (Stojalowski et al., 2006).

Можно легко выделить две группы видов, важных для эволюции культурной ржи. Во-первых, это группа однолетних сорных трав, обычных на Ближнем Востоке, таких как *S. ancestrale*, *S. dighoricum*, *S. segetale* и *S. afghanicum*, которые цитологически сходны друг с другом и с культурной рожью (Schlegel, Weryszko, 1979). Их можно было бы включить как подвиды в вид *S. cereale*. Эта группа ограничена земледельческими районами. Сорные типы широко распространены в злаковых культурах в Иране, Афганистане и Закаспии (Zohary, 1971). Вторая группа – совокупность диких многолетних форм комплекса *montanum*, широко распространенных от Марокко по всему Средиземноморью и Анатолии и далее до Ирака и Ирана. Эта группа включает *S. ciliatoglumes*, *S. dalmaticum* и *S. kuprijanovii*. Она разделена на отдельные виды, но более вероятно описать их как варианты одного вида, *S. montanum* (syn. *S. strictum*). Изолированная популяция этого вида также имеется в Южной Африке. Представители этой группы цитологически сходны и взаимоберильны. Однако они отличаются от комплекса *S. cereale* двумя большими реципрокными транслокациями, захватывающими три пары хромосом. Кроме того, на эволюцию ржи повлияли два однолетних вида, *S. vavilovii* и *S. silvestre*.

В последний раз таксономию ржи пересмотрели Frederiksen и Peterson (1998). Они выделили только три вида ржи: *S. silvestre*, *S. strictum* и *S. cereale*. *Secale strictum* имеет преимущество перед *S. montanum*. Он включает два подвида, а именно ssp. *strictum* и ssp. *africanum*. *Secale cereale* также включает два подвида. Это культивируемые таксоны, характеризующиеся крепким колосовым стержнем, как у ssp. *cereale*, и дикие или сорные таксоны с хрупким колосовым стержнем, как у ssp. *ancestrale*. По данным микросателлитных (SSR – simple sequences repeats, простые повторяющиеся последовательности) маркеров, средний уровень полиморфизма между видами выше, чем внутри *S. cereale*. Средний индекс генетического сходства (GS – genetic similarity) в роде *Secale* ниже, чем у культивируемой ржи. Наибольший внутривидовой GS в роде *Secale* наблюдался у *S. silvestre*, а наименьший – у *S. strictum*, тогда как наибольший межвидовой GS был найден между *S. cereale* и *S. vavilovii*, а наименьший – между *S. silvestre* и *S. cereale*. Среди образцов культивируемой ржи из Азии, Европы, Северной и Южной Америки не было обнаружено очевидных различий в уровнях индекса генетического сходства. По данным генотипирования,

американские сорта более родственны китайским, чем европейским, возможно, вследствие обособления последних в результате приспособления к местным условиям. Дальнейшие исследования китайских сортов с помощью RAPD-маркеров (random amplified polymorphic DNA – случайно амплифицированная полиморфная ДНК) выявили достаточно большие генетические расстояния. Возможно, такие существенные различия обусловлены культивированием ржи в географически изолированных районах Китая и отсутствием обмена генетическим материалом между данными районами. Поэтому генетический дрейф породил независимые подгруппы китайских сортов.

Между *S. cereale* и *S. vavilovii* не было найдено очевидных различий, на основании которых последний можно было бы считать видом. Это было показано с применением доминантных RAPD- и ISSR-маркеров (inter simple sequence repeats – межмикросателлитные последовательности) (Santos et al., 2015). Подвид *segetale*, представляющий промежуточную форму между *S. cereale* и *S. strictum*, по-видимому, является непосредственным предшественником культурной ржи. Однако в этой работе была подтверждена гетерогенность многолетних форм. На основе анализа кодирующей последовательности гена *ScMATE1* выявлен высокий уровень генетического разнообразия внутри рода *Secale*, а сделанные филогенетические построения согласуются с таковыми, полученными с использованием доминантных маркеров. Кроме того, показано несоответствие *S. vavilovii* отдельному виду, что согласуется с пересмотром рода *Secale*, проведенным в работе Frederiksen и Peterson (1998), которые не признавали *S. vavilovii* в качестве самостоятельного вида, но выделяли в отдельные виды *S. cereale* и *S. strictum*.

Кластерный анализ показал, что все формы *Secale* можно различать по 24 микросателлитным локусам (Shang et al., 2006). Образцы *S. silvestre*, очевидно, отличаются от образцов других видов, а образцы *S. vavilovii* близки к образцам *S. cereale*. *Secale strictum* был гетерогенен и показал большие внутривидовые различия. Дендрограммы, построенные на основе данных по микросателлитным (Shang et al., 2006) и AFLP-маркерам (amplified fragment length polymorphism – полиморфизм длины амплифицированных фрагментов) (Chikmawati et al., 2005; рис. 1), надежно показывают филогенетические отношения между видами *Secale*, но не отражают возможный процесс доместикации культивируемой ржи на основе географии образцов. Сравнение изменений в хлоропластной ДНК (хлДНК) подтвердило, что *S. silvestre* значительно отличается от остальных таксонов. Это базовое отличие *S. silvestre* от *S. montanum* и/или *S. strictum* возникло в плиоценовую эпоху или позже.

Маркерные технологии на основе микрочипов, как, например, DArT (diversity arrays technology – ДНК-чип технология для изучения разнообразия) или SNP (single-nucleotide polymorphism – однонуклеотидный полиморфизм), в частности SNP-чип ржи «Rye5K-SNP Genotyping Array» (Haseneyer et al., 2011), хорошо подходят не только для картирования генов, но и для популяционных исследований. Bolibok-Bragoszewska с коллегами (2009) получили DArT-маркеры на основе свыше 1 022 клонов, полиморфные в генотипированных изогенных линиях

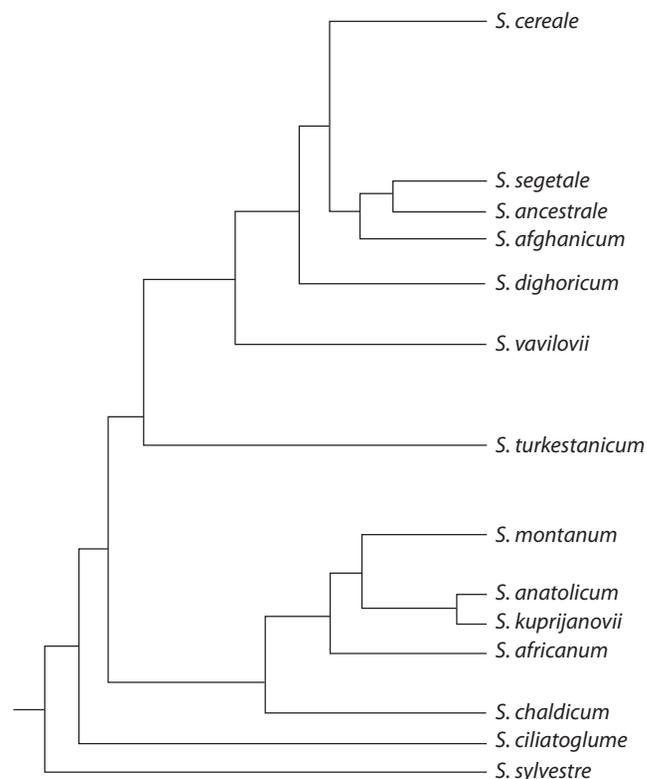


Рис. 1. Филогенетические отношения в роде *Secale* L. согласно данным AFLP и RFLP анализов (по: Chikmawati et al., 2006, с изменениями).

и сортах, и на основе 1 965 клонов, которые различались в родителемских линиях L318 и L9. С помощью кластерного анализа на основе данных, полученных с помощью 1 022 упомянутых DArT-маркеров, было изучено генетическое сходство в коллекции сортов и инбредных линий. С использованием пшенично-ржаных дополненных линий на хромосомах ржи были локализованы 1 872 DArT-маркера, на молекулярно-генетическую карту L318/L9 со средней плотностью один маркер на 2,7 сМ были нанесены 1 818 DArT-маркеров. Таким образом, впервые построена молекулярно-генетическая карта ржи столь высокой плотности, причем исключительно на основе маркеров, допускающих перекрестное применение у разных видов. Изучение генетических отношений среди сортов и генетических расстояний между инбредными линиями с помощью DArT-маркеров существенно облегчает дальнейший подбор пар для скрещивания. Коэффициенты генетического сходства для всех 600 возможных пар генотипов, вычисленные на основе коэффициента Жаккара, варьировали от 0,3 в паре инбредных линий Ot1-3 до 1,0 в каждой паре сорта Dańkowskie Złote (рис. 2). Эти методические разработки позволяют более эффективно выявлять различия в гетерозиготных популяциях и тем самым лучше подбирать пары для скрещивания.

Маркер-контролируемое создание и использование интрогрессивных линий

Несмотря на некоторые трудности, связанные с интрогрессией чужеродного генетического материала в перс-

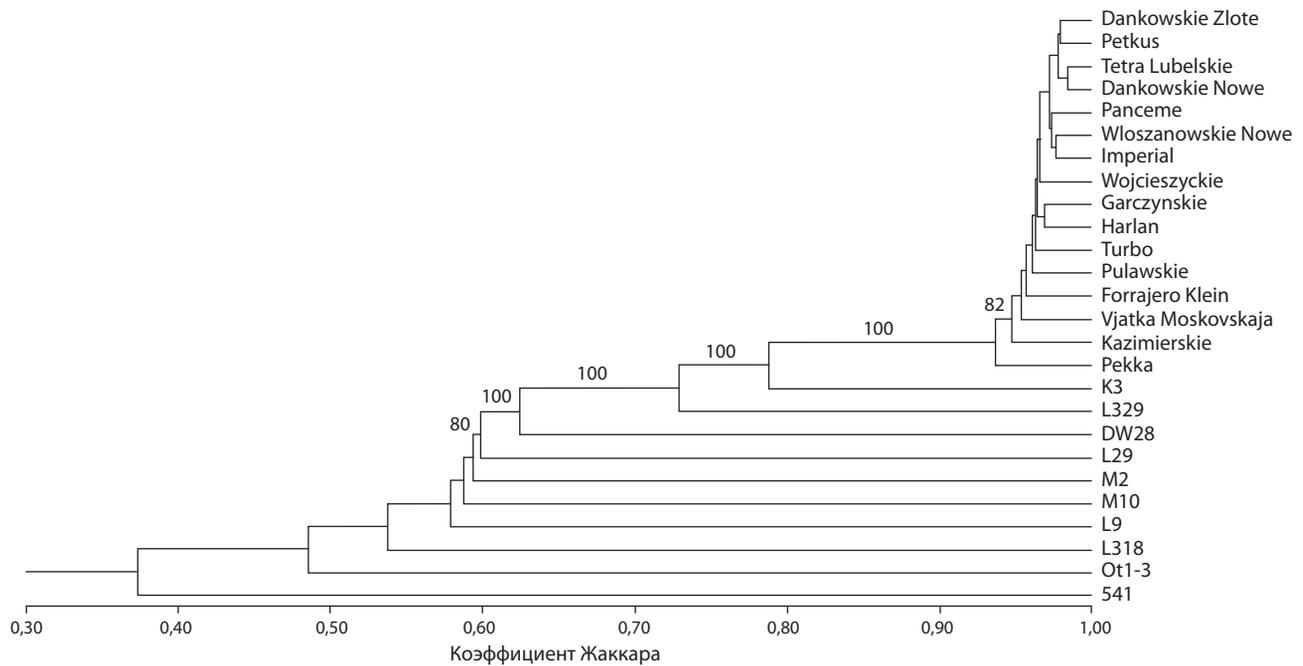


Рис. 2. Дендрограмма, построенная методом попарного внутригруппового невзвешенного среднего (UPGMA) на основе матрицы сходства Жаккара для данных, полученных путем анализа сортов и инбредных линий ржи с помощью 1 022 DArT маркеров (по: Bolibok-Bragoszewska et al., 2009).

перспективный селекционный материал, при многих селекционных стратегиях данные о местных сортах или диких видах полезны для улучшения признаков, имеющих олигогенный или полигенный контроль. При этом передача генетического материала из родственных генофондов может осуществляться по следующим схемам: за счет метода, сочетающего беккроссную селекцию с QTL-анализом (QTL – quantitative trait loci, локусы количественных признаков) и отбором по генотипу (**advanced backcross QTL-analysis**), или путем создания и использования так называемых библиотек интрогрессий, т. е. наборов линий ржи с единичными интрогрессиями, маркированных молекулярными маркерами. Передача данных интрогрессий от линий-доноров реципиентам (элитный селекционный материал) контролируется методами молекулярного анализа.

В настоящее время путем маркер-контролируемого отбора (при использовании AFLP- и SSR-маркеров) создано, по крайней мере, три библиотеки интрогрессивных линий, например библиотека, при получении которой в качестве донора использовалась стародавняя иранская рожь *Altevogt 14160*. Работы с библиотеками нацелены на выявление перспективных интрогрессивных линий, превосходящих рекуррентного родителя по различным показателям, и на идентификацию участков хромосом, ответственных за улучшенные характеристики. Библиотеки покрывают около 70 % всего генома донора. Фенотипическая оценка упомянутой библиотеки интрогрессивных линий ржи уже выявила значительную генетическую изменчивость в отношении количественно наследуемых признаков, таких как хлебопекарное качество и восстановление фертильности пыльцы (Falke et al., 2008, 2009; Geiger, Miedaner, 2009).

Участки хромосомы донора (иранской ржи) были введены в генетическое окружение элитной инбредной линии L2053-N (рекуррентный родитель) путем беккроссирования с маркер-контролируемым отбором. Гибридное потомство оценивали по урожайности, высоте растений, а также по показателям качества в течение двух лет в пяти географических точках, с несколькими повторными полевыми экспериментами, при использовании двух тестеров в каждой точке. Средние показатели гибридов, полученных от интрогрессивных линий, были сравнимы с таковыми от рекуррентного родителя. Однако сравнение каждой линии с родительской формой позволило выявить значимые различия между отдельными перспективными интрогрессивными линиями и рекуррентным родителем по большинству признаков. Среди этих значимых различий в 60 % случаев перспективные интрогрессивные линии превосходили рекуррентного родителя. Для некоторых линий были идентифицированы определенные участки донорских хромосом, предположительно содержащие QTL, ответственные за лучшие показатели гибридов (Mahone et al., 2013).

Это исследование показало, что получение и использование библиотек интрогрессивных линий дает возможность целенаправленно повышать генетическое разнообразие элитного материала в селекции ржи и улучшать показатели получаемых гибридов или популяций. Кроме того, точная локализация ответственных за улучшение показателей участков донорской хромосомы дает возможность подробно анализировать плейотропные эффекты и изучать соответствие между эффектами как *per se*, так и в тестовых скрещиваниях. Во многих случаях анализ линейной модели позволяет соотнести эффекты донора

с определенными участками донорской хромосомы даже для интрогрессивных линий с длинными или множественными донорскими участками. Возможно, это значительно увеличит эффективность получения субинтрогрессивных линий, потому что нужно выделять только такие участки, которые заведомо оказывают значительное влияние на фенотип (Mahone et al., 2013).

Таким образом, получение и использование интрогрессивных линий, сопровождаемые маркер-контролируемым отбором, могут способствовать расширению генетического разнообразия селекционного материала ржи. При этом культивируются лишь некоторые представители рода *Secale*, тогда как большая часть их является ценным генетическим ресурсом для селекции. Рожь проявляет широкий диапазон генетического разнообразия, основанный на больших экологических различиях между регионами возделывания и центром происхождения. Внутрисортовая изменчивость иногда превышает межсортовую. В различных странах имеются обширные коллекции, содержащие местные сорта из Европы, Азии и Южной Америки, исходные популяции с Ближнего Востока и дикие виды рода *Secale*. Эта всемирная коллекция представлена 22 200 образцами в 94 генных банках.

Прогнозирование показателей гибридных форм

Важнейшей составляющей селекционной работы является правильное прогнозирование изменения показателей в результате отбора. Оно начинается с простых наблюдений. Флаговый лист ржи меньше по размеру, чем у пшеницы, и менее значим для фотосинтеза. Размер второго сверху листа равен или близок размеру усредненного листа и потому может использоваться для оценки общей биомассы листовой растении. Длинные и узкие листья типичны для более засухоустойчивых сортов, а короткие и широкие листья характерны для относительно позднеспелых, подверженных поражению мучнистой росой растений с низкой урожайностью.

Генотипическая корреляция между продуктивностью линии и ее тестовых гибридов является важным количественным генетическим параметром для оптимизации селекционных программ. Для изучения связи продуктивности линии и ее тестовых гибридов на фенотипическом уровне Miedaner с коллегами (2014) проанализировали две расщепляющиеся популяции озимой ржи (А и Б, 220 гибридов в каждой) по восьми признакам, связанным с урожайностью и качеством, в шести эколого-географических районах и показали, что генотипическая вариация и коэффициент наследуемости для линий превышают соответствующие показатели для тестовых гибридов по всем изученным признакам. Как следует из соответствующих коэффициентов наследуемости, генотипическая корреляция (r_g) между показателями тестовых гибридов и самой линии тем меньше, чем сложнее признак. Наиболее высокая корреляция ($r_g \geq 0,7$) наблюдалась в популяции В по высоте растений и контрольной массе и в обеих популяциях – по признакам «масса 1 000 зерен» и «число падений», а также по содержанию крахмала. Таким образом, по этим признакам можно проводить отбор в ранних поколениях на основе показателей самих

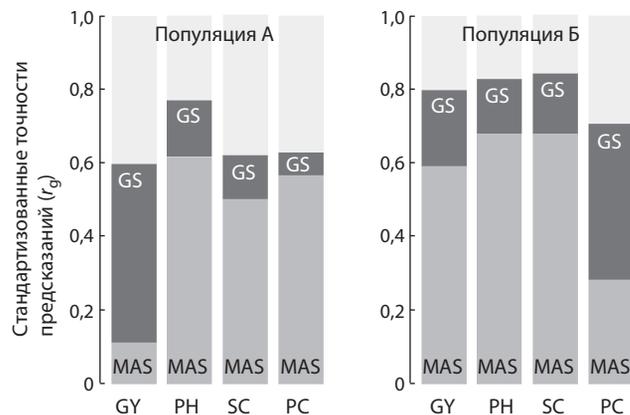


Рис. 3. Перекрестно проверенные стандартизованные точности предсказаний (r_g) для геномной селекции (темно-серый) в сравнении с маркер-контролируемым отбором (светло-серый).

Геномная селекция осуществлялась при использовании статистической модели rrBLUP. Маркер-контролируемый отбор проводился на основе QTL с пороговым значением 3,73. Даны результаты перекрестной проверки для четырех стандартных признаков (выход зерна, GY; высота растения, PH; содержание крахмала, SC; содержание пентоз, PC) по двум различным популяциям (по: Wang et al., 2014 с изменениями).

линий и тем самым экономить посевные площади при дальнейшем анализе гибридов, а следовательно, повысить эффективность гибридной селекции.

Маркер-контролируемый отбор, а также геномная селекция, основанная на полногеномных данных о маркерах, являются наилучшими инструментами для предсказания генотипической ценности популяций ржи в селекции гибридов. В настоящее время широко применяется маркер-контролируемый отбор, но он не всегда является оптимальным в случае сложных агрономических признаков, так как обычно основывается на предсказаниях, сделанных на основе небольшого числа маркеров, находящихся в неравновесном сцеплении с QTL, оказывающими большой эффект, и, таким образом, не учитывает QTL, вносящие небольшой и средний вклад в формирование признака. При проведении геномной селекции с перекрестной проверкой при использовании статистической модели rrBLUP (Whittaker et al., 2000) Wang с коллегами (2014) добились стабильно высокой стандартизованной точности предсказаний в обеих популяциях по всем изучаемым признакам (рис. 3): в популяции А точность предсказания выхода зерна при геномной селекции составила 0,6 (для сравнения, при маркер-контролируемом отборе точность предсказания по этому признаку составила 0,1), в популяции Б (по содержанию пентоз) – 0,7 (при маркер-контролируемом отборе – 0,3).

Для достижения высокой точности предсказания в геномной селекции используется большое число молекулярных маркеров, равномерно распределенных по всему геному. В отличие от маркер-ориентированной, геномная селекция позволяет вести отбор по локусам с малыми эффектами и потому использовать в селекционном процессе все генетическое разнообразие анализируемой популяции. В селекции гибридной ржи использование методов геномной селекции предпочтительнее маркер-контролируемого отбора, точность предсказаний которого, даже будучи

Таблица 2. Подборка генетических исследований ржи (*Secale cereale*), показавшей расщепление 3:1 в F₂ (из: Roemer, Rudolf, 1950 с изменениями).

Признак	Аллели		Литературный источник
	доминантный	рецессивный	
Цвет зерна	Зеленый	Желтый	Rümker, Leidner, 1914
	Черный	Желтый	Steglich, Pieper, 1922
Цвет coleoptilya	Красный	Зеленый	Treboux, 1925
Цвет проростка	Зеленый	Белый	Nilsson-Ehle, 1913
	Зеленый	Бело-зеленый	Brewbaker, 1926
	Зеленый	Золотисто-пестрый	Brewbaker, 1926
Тип листа	Восковой	Безвосковой	Nilsson-Ehle, 1928
Лигула	Есть	Нет	Krasnyuk, 1936
Соломина	Опушенная	Неопушенная	Tschermak, 1906
	Нормальная	Хрупкая	Brewbaker, 1926
Ось колоса	Хрупкая	Твердая	Tschermak, 1906
Колосковая чешуя	Зеленая	Белая	Sirks, 1929
Цвет колосковой чешуи	Бурая	Желтая	Berkner, Meyer, 1927
Фертильность	Самостерильность	Самофертильность	Heribert-Nilsson, 1916
	Самофертильность	Самостерильность	Peterson, 1934
Озерненность	Нормальная	Неравномерная	Pamme, 1905
Срок созревания	Ранний	Поздний	Tschermak, 1906
Тип развития	Яровой	Озимый	Tschermak, 1906

потенциально завышенной, все равно ниже, чем при геномной селекции (Wang et al., 2014). Однако высокая точность предсказаний в геномной селекции достигается только для кандидатов, близкородственных растительному материалу, оцениваемому в полевых опытах. Тем не менее геномная селекция приобретает все большее значение для будущих эффективных и экономичных селекционных проектов. К тому же данный подход может быть усовершенствован с помощью недавно разработанного ансамблевого метода «соответствия мягкому правилу» (soft rule fit), который позволяет учитывать нелинейные ответы QTL на стрессовые воздействия (Heslot et al., 2014). **Определение взаимодействия генотипа и среды (G × E)** – одна из основных задач при анализе фенотипов. Необходимость учета средовых данных для моделирования взаимодействия генотипа и среды рассматривалась давно, но при этом возникали те же проблемы, что и сейчас стоят при проведении геномной селекции – большое число коррелированных предикторов, каждый из которых отвечает за малую долю общей изменчивости. Дополнительную трудность создают нелинейные ответы генотипов на стрессовые воздействия. Для выведения относящихся к стрессу независимых переменных из посуточных данных о погоде с целью предсказания стадий развития растения в геномной селекции можно использовать факториальную модель регрессии. При этом в отсутствие наблюдений за счет погодных данных точность предсказания характеристика генотипа может быть увеличена в среднем на 10 %

и до такой же степени может быть снижена изменчивость в точности предсказания (Heslot et al., 2014).

Основные достижения в области генетики ржи

Генетическое исследование ржи затруднительно из-за перекрестного типа опыления. Первые публикации о моногенных признаках у ржи сведены в табл. 2. Полигенное наследование давно наблюдалось для признака «длина соломины», причем длинный стебель преобладал над коротким; для формы зерна с преобладанием длинных зерен над короткими; для формы колоса с преобладанием длинного над коротким, широкого над узким и плотного над рыхлым, а также поникшего над прямым или с преобладанием многолетнего типа развития над однолетним соответственно (Tschermak, 1906). Несмотря на перекрестный тип опыления, рецессивные признаки (альбинизм, безвосковость и т. д.) **появляются с низкой частотой (0,01–0,02 %) как нетипичные даже в сортах-популяциях (Roemer, Rudolf, 1950).** Со времени первого описания мутанта с разветвленными колосьями в 1757 г. генетика ржи прошла большой путь. Так что можно считать, что генетические исследования ржи длятся свыше 250 лет.

Изучение пшенично-ржаных транслокаций и замещений способствовало развитию генетики ржи

С момента выхода самых ранних сообщений о спонтанных замещениях хромосом пшеницы хромосомами

ржи (Katterman, 1937; O'Mara, 1947; Riley, Chapman, 1970: замещение 5R(5A) с маркирующим признаком ржи «опушенная колосоножка») и до появления недавней работы о локализации ряда QTL в области транслокации 1RS.1BL (Tahmasebi et al., 2015: QTL для признаков «масса 1000 зерен», «число колосков в колосе», «плотность колоса», «длина остей») замещения и транслокации ржи были многократно описаны в мировой коллекции сортов пшеницы. В частности, известны более 400 сортов мягкой пшеницы с замещением 1R(1B) или транслокацией 1RS.1BL (Schlegel, 2015). Характерными для таких сортов являются устойчивость к широкому спектру рас возбудителей мучнистой росы и ржавчин (Bartos, Bares, 1971; Zeller, 1973), хорошие экологическая приспособляемость, урожайность (Rajaram et al., 1983; Tahmasebi et al., 2015) и сниженное хлебопекарное качество (Zeller et al., 1982).

В начале 1970-х годов один из выдающихся селекционеров пшеницы, П.П. Лукьяненко, описал влияние транслокации 1RS.1BL на фертильность колоска (Лукьяненко, 1973). Затем это наблюдение подтвердили Schlegel, Meinel (1994) при сравнении гибридов, отличающихся по наличию/отсутствию фрагментов хромосомы 1R сорта ржи Petkus (Schlegel, Korzun, 1997). Руководствуясь методом исследования количественных признаков у животных (Geldermann, 1975), Р. Шлегель и А. Майнель (Schlegel, Meinel, 1994) впервые осуществили QTL-анализ у ржи как раз на примере признака «фертильность колоска» (*Spf*, spikelet fertility), определили физическое местоположение локуса (*Spf1*) в коротком плече хромосомы 1R и оценили его вклад в изменчивость этого признака (17 и 23 %), продемонстрировав тем самым влияние генетического фона пшеницы на экспрессию *Spf1* ржи. Таким образом, работы, связанные с изучением влияния транслокаций и хромосомных замещений ржи в геноме пшеницы, внесли существенный вклад в исследование генов ржи.

Физическое картирование

Транслокации. Цитогенетические, цитологические или генные карты отображают расположение генных локусов по отношению к концам хромосомы, центромере или определенным участкам хромосомы. Как и у других видов растений, локализация генов у ржи – весьма непростая задача. Дж. Сибенга с коллегами из университета Вагенингена (Нидерланды) выполнили первые исследования по физическому картированию с использованием реципрокных хромосомных транслокаций. Был получен набор транслокационных тестеров ржи, охватывающий все семь хромосом, путем обмена между хромосомами 1RS-4RL, 1RS-5RL, 1RS-6RS, 2RS-5RS, 2RL-6RL, 3RS-5RL, 4RL-5RL и 5RL-7RS. Эти линии были получены при облучении пыльцевых зерен ржи сорта Petkus, скрещенного с несколькими инбредными линиями (de Vries, Sybenga, 1984). Эти тестеры дали возможность хромосомной локализации 17 моногенно наследуемых морфологических маркеров.

Гибридизация ДНК *in situ*. Позднее Gustafson с коллегами (1990) использовали последовательность длиной 900 п. н. из кДНК гена *Sec1*, кодирующего запасной белок эндосперма, для мечения биотином и гибридизации

с хромосомами ржи Blanco. Примерно в 8,5 % проанализированных клеток в сателлитной части короткого плеча хромосомы 1R, где был генетически картирован ген *Sec1*, наблюдался гибридизационный сигнал. С меньшей частотой эта проба также гибридизовалась на хромосомные плечи 1RL (4,4 %) и 2RS (2,6 %). Таким образом были выявлены еще два локуса запасных белков ржи, *Sec3* и *Sec2*. Четвертый сайт гибридизации был зафиксирован на коротком плече хромосомы 6R с частотой 3 %.

Благодаря комбинации цитогенетических и молекулярных подходов, в определенном концевом участке хромосомы 5RL удалось картировать ряд локусов, контролирующих морфологические, биохимические и физиологические признаки (рис. 4). За счет обмена концевыми участками между хромосомами 5RL ржи и 4BL пшеницы были выявлены несколько генов и маркерных локусов, ассоциированных с хромосомным участком 5RL2.3 у ржи (Schlegel et al., 1993).

Делеции. Dundas с сотрудниками (2001) для физического картирования генов использовали не транслокации, а делеции. Известно, что паразитические нематоды образуют цисты у злаков. Так, *Heterodera avenae* повреждает листья и стебли, *Ditylenchus dipsaci* вызывает галлы на корнях, *Subanguina radicola* – корневые наросты, *Meloidogyne* sp. – галлы на семенах. Существуют гены, которые придают устойчивость к нематодам. В потомстве пшенично-ржаных делеционных линий идентифицированы четыре делеционных мутанта по хромосоме 6R ржи. Эта хромосома несет ген устойчивости к нематоде *Heterodera avenae*, вызывающей образование злаковых цист. Ген происходит от гексаплоидной линии тритикале «T701». Делеционные мутанты были отобраны на основе изменений, выявленных в трех изоферментных локусах на длинном плече хромосомы 6 ржи. Три растения и их потомство показали экспрессию генов ржи *α-Amy-R1* и *Got-R2*, но не *Pgd-R2*. Другое растение и его потомство показали экспрессию гена *α-Amy-R1*, тогда как гены *Got-R2* и *Pgd-R2* не выявлялись. В четырех случаях наблюдались различные по размеру концевые делеции длинного плеча, что позволило физически картировать изоферментные локусы ржи и ген устойчивости к нематоде. Порядок расположения изоферментных локусов хромосомы 6R от дистального до проксимального был следующим: *PgdR2* – *Got-R2* – *α-Amy-R1*. Биологические тесты на устойчивость показали, что ген устойчивости *Cre-R* расположен в участке длинного плеча хромосомы 6R вблизи локуса *Got-R2*.

Mohan с коллегами (2007) физически картировали 182 EST–SSR маркера ржи на 21-й хромосоме пшеницы также с помощью делеций хромосом. В исследовании использовали два подхода: экспериментальный с применением делеционных линий и компьютерный, включающий сравнение с ранее картированными маркерными экспрессирующимися последовательностями (expressed sequence tags, EST). Было показано, что значительная доля (около 77 %) изученных EST–SSR маркеров ржи могут быть использованы для анализа генома пшеницы. Поиск гомологов в базе данных белковых последовательностей позволил сделать предположения о функциях 216 SSR-содержащих EST последовательностей.

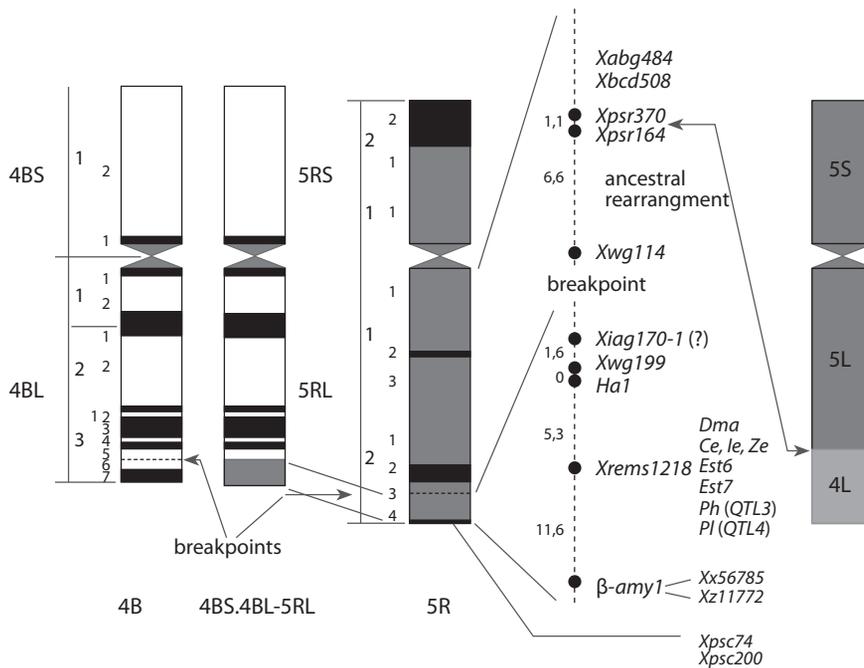


Рис. 4. Схематическое изображение хромосом пшеницы и ржи и/или участков, вовлеченных в транслокацию 4B/5R между сортами Cornell Selection и Viking-Trans, с указанием порядка и наименования генов, содержащихся в транслоцированном участке (по: Schlegel et al., 1993 с изменениями).

4BS – короткое плечо хромосомы 4B пшеницы, 4BL – длинное плечо хромосомы 4B пшеницы, 5RS – короткое плечо хромосомы 5R ржи, 5RL – длинное плечо хромосомы 5R ржи, 5S – короткое плечо гомологичной хромосомы 5, 5L – длинное плечо гомологичной хромосомы 5, 4L – длинное плечо гомологичной хромосомы 4. Числа вдоль хромосом обозначают индивидуальные области в каталоге Shlegel, Korzun (2015). Пунктирные линии на хромосомах 4B и 5R показывают предполагаемое положение точек разрыва (breakpoint) при транслокации. Четвертый столбец показывает участок гена и/или порядок маркеров, включая расстояния между локусами, напр.: X – молекулярные маркеры, Ha1 – опушенная колосоножка, Dma – синтаза дезоксиуглеводородной кислоты, Ce, le, Ze – способность к росту при дефиците меди, железа и цинка соответственно, Est... – эстераза, Ph – высота растения, Pl – длина растения, β -amy... – бета-амилаза. Ancestral rearrangement – транслокация между предковыми хромосомами 4 и 5 до эволюционного расхождения пшеницы и ржи.

Локусы количественных признаков

Количественная генетика, иногда называемая биометрической или статистической генетикой, занимается изучением наследования количественных признаков, зависящих от совокупного действия многих генов, каждый из которых производит малое действие. Признак демонстрирует непрерывную изменчивость, т. е. плавно варьирует от одного крайнего значения к другому. Таким образом, количественные признаки – это те, в которых изменчивость непрерывна, и ее классификация на дискретные категории произвольна.

Большинство агрономически важных признаков ржи являются полигенными, или количественными. В противоположность качественно наследуемым генам, поиск и описание локусов количественных признаков (QTL) затруднены. Первые косвенные данные о QTL у ржи приводятся в работе Лукьяненко (1973), где он описал немецкий сорт пшеницы Нойцухт (донор 1RS.1BL пшенично-ржаной транслокации для сортов пшеницы Аврора и Кавказ), в котором фертильность колосков была значительно повышена. Это подтвердили Schlegel, Meinel (1994). Связь увеличенной плодовитости колоска у пшеницы с наличием короткого плеча хромосомы 1R ржи была подтверждена выявлением QTL на 1RS, обозначенного «*Spf1*» (spikelet fertility). Локус *Spf1* отвечал за 20 % изменчивости признака.

Технологии молекулярных маркеров и создание насыщенных генетических карт ржи создали предпосылки для более обширных исследований QTL. В настоящее время имеется 5400 маркеров, включая изоферменты, RFLP (restriction fragment length polymorphism – полиморфизм длины рес-

триционных фрагментов), RAPD, SSR и AFLP, для маркирования количественных признаков. Этот набор маркеров позволяет создавать карты сцепления для дальнейшего выявления локусов количественных признаков, связанных с характеристиками корня, соломины, колоса, с физиологическими и биохимическими характеристиками, а также с устойчивостью (табл. 3).

Количественные признаки, определяющие морфологические свойства и урожайность, были проанализированы с использованием данных RFLP-анализа 275 растений F₂ (Börner et al., 2000). Первая составленная карта содержала 113 маркеров, включая главный ген карликовости *Ddw1*. Среднее расстояние между смежными маркерами было около 10 сМ. Десять из 21 QTL были картированы на хромосоме 5RL в области *Ddw1*. Помимо ожидаемого воздействия на высоту растения и длину стебля, на которые, вероятно, влияет наличие главного гена карликовости, был найден дополнительный эффект этой области на урожайность и время цветения. Это могло быть вызвано плейотропным действием *Ddw1*. Еще один кластер генов, состоящий из четырех QTL, контролирующих время цветения и компоненты урожайности, был открыт в центромерном районе хромосомы 2R. Другие локусы были распределены по хромосомам 1R (1), 4R (1), 6R (3) и 7R (1) (Börner et al., 2000).

Суммарно на всех хромосомах ржи обнаружено около 120 QTL (Schlegel, Korzun, 2015, рис. 5). В хромосоме 5R был найден QTL, влияющий на прорастание ржи на корню (Tenhola-Roininen et al., 2011). Для 289 локусов была построена карта сцепления с использованием картирующей популяции двойных гаплоидов из потомства от скрещивания сортов ржи Amilo × Voima, расщепляющегося по признаку «прорастание на корню». Генетическая карта была расширена до 732 сМ (т.е. один локус на 2,5 сМ) с помощью AFLP, SSR, RAPD, REMAP (retrotransposon-microsatellite amplified polymorphism – полиморфизм последовательностей, амплифицированных между ретро-транспозонами и микросателлитами), IRAP (inter-retrotransposon amplified polymorphism – полиморфизм по-

Таблица 3. Локусы количественных признаков, картированные на хромосомах ржи (Schlegel, Korzun, 2015)

Номер локуса	Признак	Хромосомная локализация
89	Способность к укоренению	1RS
53, 54	Толщина 2-го междоузлия	5RS, 7RL
49, 50, 51, 52	Длина флагового листа	2RL, 3RL, 4RL, 5RL
3, 33, 34	Высота растения	3RL, 5RL2.3
4	Высота стебля	5RL2.3
14, 15, 16, 17	Содержание хлорофилла в листьях	1RL, 3RS, 4RL, 5RL
2	Число колосьев на растение	2R
113, 114	Число колосков в колосе	3R, 5R
5	Число цветков в колосе	6R
6, 55, 56, 57, 58, 59, 115	Число семян в колосе	2R, 2RS, 3RL, 5RL, 3RS, 3RS, 4R
13	Число семян в колоске (выявлен у пшеницы)	1RS
39, 40, 41	Длина семени	2RS, 3RL, 5RL
42, 43, 44, 45, 46	Толщина семени	1RS, 2RL, 3RL, 5RS, 5RL
35	Длина колоса	5RL
7	Продуктивность колосьев на главных побегах	2R, 5RL
116, 117, 118, 119	Вес зерна на колос	2R, 3R, 4R, 6R
8, 36, 37, 38, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 120	Масса 1000 зерен	1R, 2RL, 3RL, 4R, 5RL, 6R, 7R
9	Выход соломы	5RL, 6RL
47, 48	Время колошения	4RS, 5RL
1	Время цветения, дни после посева	2RL, 5RL, 7R
12	Засухоустойчивость	2R, 4R
18, 19, 20, 21, 22, 23	Чувствительность проростков к гибберелловой кислоте	1RS, 1RL, 2RS, 5RL, 7RL
108, 109	Реакция на культивирование ткани отрицательная, незрелые зародыши, продуцирующие эмбриогенный каллус	5R, 6R
110, 111	Реакция на культивирование ткани положительная, незрелые зародыши, продуцирующие эмбриогенный каллус	1R, 6R
60, 61, 62, 63, 64, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86	Прорастание на корню	1RL, 2RL, 3RS, 4RL, 5RS, 5RL, 6RS, 6RL, 7RS, 7RL
24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 87, 88	Активность α -амилазы	1RS, 1RL, 2RS, 2RL, 3RS, 3RL, 4RS, 4RL, 5RS, 5RL, 6RS, 6RL, 7RS, 7RL
95, 96, 97, 98, 99	Содержание крахмала	1R, 2R, 3R, 5R, 7R
91, 92, 93, 94	Содержание белка	3R, 5R, 6R, 7R
90	Содержание пентоз	7R
112	Чувствительность к фузариозу	5RL
10, 11	Rf_{clb} – восстановитель ЦМС; Rf_{c2} – восстановитель ЦМС	4RL, 6RS

следовательностей, амплифицированных между ретро-транспозонами), ISSR и SRAP (sequence-related amplified polymorphism – полиморфизм последовательностей, амплифицированных с открытых рамок считывания) маркеров. Нарушенное расщепление популяции по данным маркерам было отмечено на всех хромосомах. Был найден один главный QTL, влияющий на активность α -амилазы и отвечающий за 16,1 % ее фенотипической изменчивости. Этот QTL находится на длинном плече хромосомы 5R. Теперь микросателлитные маркеры SCM74, RMS1115 и SCM77, ближайшие к этому QTL, можно использовать

для маркер-контролируемого отбора в селекционной программе по снижению потерь от прорастания на корню (Tenhola-Roininen et al., 2011).

Muskow с коллегами (2012) сообщили о QTL, влияющих на активность α -амилазы, локализованных на генетической карте, полученной с помощью популяции рекомбинантных инбредных линий ржи S120 \times S76. Линии сравнили по прорастанию на корню и сроку колошения. Было идентифицировано 14 локусов активности α -амилазы на всех семи хромосомах. Вклад обнаруженных QTL в изменчивость активности α -амилазы составлял от 6,1

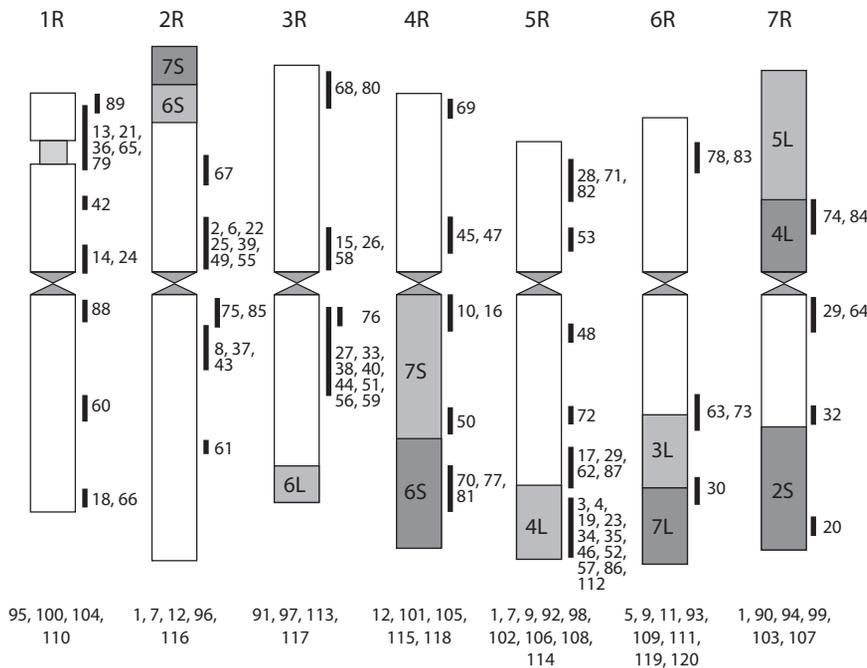


Рис. 5. Примерное распределение локусов количественных признаков (QTL), картированных на хромосомах ржи в различных работах. QTL, ассоциированные с хромосомой или плечом, но не с определенным хромосомным участком, приведены цифрами под схемой хромосомы. Соответствие номеров QTL их названиям приведено в работе Schlegel, Korzun (2015). Кариотип показывает как отдельные хромосомы, так и предполагаемые хромосомные обмены (см. текст и табл. 3).

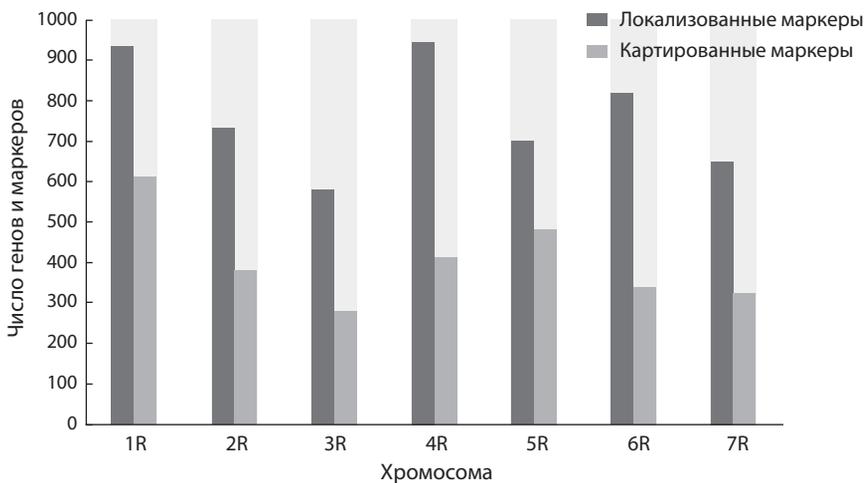


Рис. 6. Число генов и маркеров, локализованных с точностью до хромосомы (закрашенные столбцы) и число генов и маркеров, нанесенных на карты сцепления отдельных хромосом (белые столбцы), согласно последним данным (Schlegel, Korzun, 2015).

до 23,3 %. Наименьшее значение LOD (2,2) отмечено для локуса *QAa4R-M3*, а наибольшее (7,8) – для *QAa7R-M1*. Было обнаружено шесть совпадений между локусами, контролирующими активность α -амилазы и прорастание на корню (1R, 3R, 4R, 6R, 7R), и столько же между локусами, детерминирующими прорастание на корню и сроки колошения (1R, 2R, 6R, 7R). Один интервал, частично общий для всех трех признаков, был картирован на длинном плече хромосомы 1RL. Среди статистически значимых маркеров, отобранных по кри-

терию Краскела–Уоллиса ($p < 0,005$), было 55 общих для прорастания на корню и сроков колошения (1R, 2R, 6R), 30 маркеров, совпадающих для α -амилазной активности и прорастания на корню (5R, 7R), и один маркер α -амилазной активности и сроков колошения (6R). Известные QTL и их распределение по хромосомам сведены на рис. 5.

Картирование QTL можно успешно применять при отборе растений в расщепляющихся популяциях ржи. Хотя селективное влияние ряда QTL, связанных с продуктивностью и некоторыми количественными признаками, невелико, есть несколько главных локусов, влияющих на признаки «масса 1 000 зерен», «натурная масса», «число падения» и на содержание крахмала, которые вносят большой вклад в генотипическую изменчивость. Эти локусы можно использовать в маркер-контролируемом отборе и в дальнейшем генетическом анализе.

Использование методов высокопроизводительного секвенирования

Разработка и применение новых методов генетического анализа, подходов для определения хромосомного набора и манипуляций с хромосомами, а также выяснение гомеологии хромосом разных видов трибы Triticeae способствовали существенному расширению знаний о генетике и цитогенетике ржи. На основе картирования транскриптов, выявленных методом высокопроизводительного секвенирования, использования данных черногового секвенирования хромосом ржи и сопоставления с известными данными о синтенных районах отсекуированных геномов трех модельных видов злаков (*Brachypodium distachyon*, *Oryza sativa* и *Sorghum bicolor*), была получена виртуальная модель порядка генов ржи («геномная молния»), включающая 22 426 генов (72 % от выявленных 31 008 генов) (Martis et al., 2013). Эта модель позволила определить 17 консервативных синтенных блоков сцепления, составляющих геном ржи. Она подтвердила наличие шести крупных транслокаций при формировании современного генома ржи, которыми он отличается от предполагаемого предкового гено-

ма Triticeae. Наиболее ранняя транслокация произошла между предковыми хромосомами 4 и 5 до эволюционного расхождения пшеницы и ржи. Следующие транслокации произошли между хромосомами 3 и 6, 6 и 7, 4 и 7, 2 и 7 и 4 и 6 (рис. 5). Ранее их предположили К. Девос и М. Гэйл (Devos, Gale, 1997). По сравнению с геномами родственных злаков геном ржи формировался преимущественно за счет интрогрессивной гибридизации и путем сетчатой эволюции (Martis et al., 2013).

В течение длительного времени генетика ржи развивалась медленнее, чем генетика других диплоидных культур (кукуруза, ячмень, томат или горох), однако сейчас ее развитие ускорилось, а полученные данные уже можно применять для маркер-ориентированной селекции. Несмотря на предсказанные трудности получения маркеров для ржи (Jain, 1960), сейчас уже имеется значительное количество генетических и цитологических маркеров для всех хромосом ржи. На основе сопоставления данных, полученных в результате генетического анализа ржи, пшеницы, тритикале, а также пшенично-ржаных дополненных и замещенных линий, было составлено подробное описание обозначений генных символов, локализации и сцепления генов ржи (Schlegel, Korzun, 2015).

С 1960 г. (с момента выхода работы Jain, 1960) с дополнениями в 1982, 1986, 1996 и 1998 г.г. в геноме ржи локализовано свыше 2 000 биохимических, молекулярных и морфологических маркеров (рис. 6). Из них 90 % составляют молекулярные маркеры (Rogowsky et al., 1992; Quartie et al., 1994). Биохимические маркеры составляют 8 % (Hull et al., 1992), а морфологические – 2 %. Первые молекулярные карты сцепления ржи опубликованы в начале 1990-х годов. Уже тогда они содержали подходящие маркеры для признаков, важных в гибридной селекции ржи, связанных с устойчивостью и репродуктивностью (Dreyer et al., 1996). Протяженность карт сцепления ржи варьирует от 340 до 3 145 сМ. Первые генетические карты включали ограниченное число генных маркеров (Gustafson et al., 2009; Hackauf et al., 2009). С помощью RNAseq-анализа удалось выявить большой набор связанных с генами SNP-маркеров, которые стали основой для развития высокопроизводительного генотипирования ржи с использованием 5 234 маркеров (Haseneyer et al., 2011; Milczarski et al., 2011). Позднее SNP анализ был использован для построения карты транскриптов ржи с высокой плотностью. В совокупности с данными черного секвенирования хромосом ржи после их сортировки методом проточной цитофлуориметрии с последующей амплификацией эти данные позволили получить высокоплотную карту линейного порядка генов ржи. Это дало возможность провести углубленный сравнительный генетического анализа геномов ржи и других злаков, что привело к пересмотру модели эволюции генома ржи (Martis et al., 2013).

Сто пятьдесят лет селекции и фундаментальных исследований ржи дали колоссальные результаты. Данный период может быть условно разделен на три этапа: первый начался с направленного отбора ржи в семеноводческом хозяйстве Probsteier в 1850 г., второй ведет отсчет с момента получения сорта Petkus. В 1970 г. с открытием Р-цитоплазмы и в связи с началом применения ЦМС

для производства гибридных семян начался третий этап развития генетико-селекционных исследований на ржи. Он совпал с появлением молекулярных методов в генетике. В результате как в цитологии, так и в генетике ржи достигнуты значительные успехи, в том числе идентифицированы и охарактеризованы все хромосомы, на них с высоким разрешением (на генетическом расстоянии до 1 сМ) картировано в общей сложности более 5 400 генных и маркерных локусов. Такие маркеры пригодны для мечения порядка 70 % генов ржи от общего количества, составляющего примерно 30 000 генов. Для некоторых генов и маркеров проведено уже и физическое картирование. Этот объем данных открывает многочисленные возможности для более эффективной селекции ржи.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Кобылянский В.Д. Цитоплазматическая мужская стерильность у диплоидной ржи. *Вестн. с.-х. науки*. 1969;6:18-22.
- Кобылянский В.Д., Катерова А.Г. Наследование цитоплазматической и ядерной мужской стерильности у озимой диплоидной ржи. *Генетика*. 1973;9:5-11.
- Лукияненко П.П. Селекция и семеноводство озимой пшеницы. Избр. тр. М.: Колос, СССР, 1973.
- Adolf K., Neumann H. Probleme bei der Entwicklung und Nutzung eines Funktionssystems für die Hybridzüchtung beim Roggen. *Tag. Ber. AdL, Berlin (Germany)*. 1981;191:61-72.
- Bartos P., Bares I. Leaf and stem rust resistance of hexaploid wheat cultivars *Salzmünder Bartweizen* and *Weique*. *Euphytica*. 1971;20:435-440.
- Berkner F., Meyer K. Morphologische Studien an Roggenähren aus Anatolien. *Z. Pflanzenzücht.* 1927;12:229-245.
- Bolibok-Bragoszewska H., Heller-Uszyńska K., Wenzl P., Uszyński G., Kilian A., Rakoczy-Trojanowska M. DaRT markers for the rye genome – genetic diversity and mapping. *BMC Genomics*. 2009;10:578-586.
- Börner A., Korzun V., Voylokov A.V., Worland A.J., Weber W.E. Genetic mapping of quantitative trait loci in rye (*Secale cereale* L.). *Euphytica*. 2000;116:203-209.
- Brewbaker H.E. Studies of self-fertilization in rye. *Univ. Minn. Agric. Exp. State Tech. Bull.* 1926;40:1-24.
- Chikmawati T., Skovmand B., Gustafson J.P. Phylogenetic relationships among *Secale* species revealed by amplified fragment length polymorphisms. *Genome*. 2005;48:792-801.
- Devos K.M., Gale M.D. Comparative genetics in the grasses. *Plant Mol. Biol.* 1997;35:3-15.
- Dohmen G., Tudzynski P. A DNA-polymerase-related reading frame (pol-r) in the mtDNA of *Secale cereale*. *Curr. Genet.* 1994;25:59-65.
- Dreyer F., Miedaner T., Geiger H.H. Chromosomale Lokalisation von Restorergeren aus argentinischen und iranischen Roggen (*Secale cereale* L.). *Vortr. Pflanzenzücht.* 1996;32:49-51.
- Dundas I.S., Frappell D.E., Crack D.M., Fisher J.M. Deletion mapping of a nematode resistance gene on rye chromosome 6R in wheat. *Crop Sci.* 2001;41:1771-1778.
- Falke K.C., Susic Z., Hackauf B., Korzun V., Schondelmaier J., Wilde P., Wehling P. Establishment of introgression libraries in hybrid rye (*Secale cereale* L.) from an Iranian primitive accession as a new tool for rye breeding and genomics. *Theor. Appl. Genet.* 2008;117:641-652.
- Falke K.C., Susic Z., Wilde P., Wortmann H., Möhring J., Piepho H.-P., Geiger H.H., Miedaner T. Testcross performance of rye introgression lines developed by marker-assisted backcrossing using an Iranian accession as donor. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118:1225-1238.

- Frederiksen S., Peterson G. A taxonomic revision of *Secale* (Triticeae, Poaceae). *Nordic J. Bot.* 1998;18:399-420.
- Frimmel F., Baranek F. Beitrag zur Methodik der Roggenzüchtung und des Saatgutbaues. *Z. Zücht.* 1935;20:1-20.
- Geiger H.H., Miedaner T. Genetic basis and phenotypic stability of male fertility restoration in rye. *Vortr. Pflanzenzücht.* 1996;35:27-38.
- Geiger H.H., Miedaner T. Hybrid rye and heterosis. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Eds J.G. Coors, S. Pandey. Crop Science Society, America, Madison, WI, 1999.
- Geiger H.H., Miedaner T. Rye breeding. Handbook of Plant Breeding, Cereals. Ed. M.J. Carena. Springer Publishing, N.Y., 2009;3: 157-181.
- Geiger H.H., Schnell F.W. Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Crop Sci.* 1970;10:590-593.
- Geldermann H. Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers. I. Methods. *Theor. Appl. Genet.* 1975;46:319-330.
- Glass C., Miedaner T., Geiger H.H. Lokalisation von Restorerogenen der Winterroggenlinie L18 mit RFLP-Markern. *Vortr. Pflanzenzücht.* 1995;31:52-55.
- Gustafson J.P., Butler E., McIntyre C.L. Physical mapping of a low-copy DNA sequence in rye (*Secale cereale* L.). *Prod. Nat. Acad. Sci. USA.* 1990;87:1899-18902.
- Gustafson J.P., Ma X.-F., Korzun V., Snape J.W. A consensus map of rye integrating mapping data from five mapping populations. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118:793-800.
- Hackauf B., Rudd S., Voort van der J.R., Miedaner T., Wehling P. Comparative mapping of DNA sequences in rye (*Secale cereale* L.) in relation to the rice genome. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118:371-384.
- Haseneyer G., Schmutzer T., Seidel M., Zhou R., Mascher M., Schön C.C., Taudien S. From RNA-seq to large-scale genotyping – Genomics resources for rye (*Secale cereale* L.). *BMC Plant Biol.* 2011;11:131. DOI:10.1186/1471-2229-11-131
- Heribert-Nilsson N. Morphologische Studien an Roggenähren aus Anatolien. *Z. Pflanzenzücht.* 1916;5:89-113.
- Heslot N., Akdemir D., Sorrells M.E., Jannink J.-L. Integrating environmental covariates and crop modeling into the genomic selection framework to predict genotype by environment interactions. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127:463-480.
- Hull G.A., Sabelli P.A., Shewry P.R. Restriction fragment analysis of the secalin loci of rye. *Biochem. Genet.* 1992;30:85-97.
- Jain S. K. Cytogenetics of rye (*Secale* ssp.). *Bibliogr. Genet.* 1960;19: 1-86.
- Kattermann G. Zur Cytologie halmbehaarter Stämme aus Weizenroggenbastardierung. *Züchter.* 1937;9:196-199.
- Krasnyuk A.A. *Secale cereale* × *Agropyron cristatum* hybrids. *Soc. Grain Farm.* 1936;1:106-115.
- Łapiński M. Cytoplasmic-genic type of male sterility in *Secale montanum* Guss. *Wheat Inform. Serv.* 1972;35:25-28.
- Mahone G.S., Frisch M., Miedaner T., Wilde P., Wortmann H., Falke K.C. Identification of quantitative trait loci in rye introgression lines carrying multiple donor chromosome segments. *Theor. Appl. Genet.* 2013;126:49-58.
- Martis M.M., Zhou R., Haseneyer G., Schmutzer T., Vrána J., Kubaláková M., König S., Kugler K.G., Scholz U., Hackauf B., Korzun V., Schön C.-C., Doležel J., Bauer B., Klaus F.X., Mayer K.F.X., Stein N. Reticulate evolution of the rye genome. *Plant Cell.* 2013;25: 3685-3698.
- Melz G., Melz G., Hartmann F. Genetics of a male-sterile rye of «G-type» with results of the first F1-hybrids. *Proc. 7th EUCARPIA Conf.* July 4–7. Radzikow, Poland, 2001.
- Melz G., Melz G., Hartmann F. Genetics of a male-sterile rye of «G-type» with results of the first F1-hybrids. *Plant Breed. Seed Sci.* 2003;47:47-55.
- Miedaner T., Glass C., Dreyer F., Wilde P., Wortmann H., Geiger H.H. Mapping of genes for male-fertility restoration in «Pampa A» CMS winter rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2000;101: 1226-1233.
- Miedaner T., Schwegler D.D., Wilde P., Reif J. C. Association between line per se and testcross performance for eight agronomic and quality traits in winter rye. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127:33-41.
- Milczarski P., Bolibok-Bragoszewska H., Myśków B., Stojałowski S., Heller-Uszyńska K., Góralska M., Bragoszewski P., Uszyński G., Kilian A., Rakoczy-Trojanowska M. A high density consensus map of rye (*Secale cereale* L.) based on DArT markers. *PLoS ONE.* 2011;6:e28495.
- Mohan A., Goyal A., Singh R., Balyan H.S., Gupta P.K. Physical mapping of wheat and rye expressed sequence tag-simple sequence repeats on wheat chromosomes. *Crop Sci.* 2007;47:3-13.
- Myśków B., Stojałowski S., Łań A., Bolibok-Bragoszewska H., Rakoczy-Trojanowska M., Kilian A. Detection of the quantitative trait loci for α-amylase activity on a high-density genetic map of rye and comparison of their localization to loci controlling preharvest sprouting and earliness. *Mol. Breed.* 2012;30:367-376.
- Nilsson-Ehle H. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. *Z. Ind. Abst. Vererbungsl.* 1913;9:289-300.
- Nilsson-Ehle H. Inzucht als Züchtungsmethode. *Züchtungskunde.* 1928;3:257-271.
- O'Mara J.G. The substitution of a specific *Secale cereale* chromosome for a specific *Triticum aestivum* chromosome. *Genetics.* 1947;32: 99-100.
- Pammer G. Über Veredelungszüchtungen mit einigen Landsorten des Roggens in Niederösterreich. *Z. Landw. Versuchswesen.* 1905;8: 1015-1053.
- Peterson R.F. Improvement of rye through in-breeding. *Sci. Agric.* 1934;14:651-668.
- Quarrie S.A., Steed A., Semikhodsky A., Calestani C., Fish L., Galiba G., Sutka J., Snape J.W. Identifying quantitative trait loci (QTL) for stress response in cereals. *Annu. Rep. of John Innes Centre & Sainsbury Laboratory, Norwich,* 1994.
- Rajaram S., Maan C.E., Ortiz-Ferrara A., Mujeeb-Kazi A. Adaptation, stability and high yield potential of certain 1B/1R CIMMYT wheats. *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.* Kyoto, Japan, 1983.
- Ramage R.T. Balanced tertiary trisomics for use in hybrid seed production. *Crop Sci.* 1965;5:177-178.
- Riley R., Chapman V., Miller T.E. Hairy necked Viking. *Ann. Rep. Plant Breed. Inst. Cambridge, U.K.,* 1970.
- Rimpau W. Züchtung auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. *Mentzel & von Lengerke's Landwirtschaftl. Kalender,* 1883;II:33-92.
- Rogowsky P.M., Shepherd K.W., Langridge P. Polymerase chain reaction based mapping of rye involving repeated DNA sequences. *Genome.* 1992;35:621-626.
- Roemer T., Rudolf W. Handbuch der Pflanzenzüchtung. Bd. 2. Grundlagen der Pflanzenzüchtung. P. Parey Verlag, Berlin/Hamburg, Germany, 1950.
- Rümker von K., Leidner R. Ein Beitrag zur Frage der Inzucht bei Roggen. *Z. Pflanzenzücht.* 1914;2:427-444.
- Santos E., Matos M., Silva P., Figueiras A.M., Benito C., Pinto-Carnide O. Phylogenetic relationships of genus *Secale* revealed by RAPD and ISSR markers. *Genet. Res. Crop Evol.* 2015. in press.
- Schlegel R. Dictionary of Plant Breeding, 2nd ed. Taylor & Francis, Inc., N.Y., 2009.
- Schlegel R. Current list of wheats with rye and alien introgression. 2015;03-15:1-18. <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression>
- Schlegel R., Korzun V. About the origin of IRS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany. *Plant Breed.* 1997;116:537-540.
- Schlegel R., Korzun V. Genes, markers and linkage data of rye (*Secale cereale* L.). 10th updated inventory. 2015;03.15:1-115. <http://www.rye-gene-map.de>
- Schlegel R., Meinel A. A quantitative trait locus (QTL) on chromosome arm IRS of rye and its effect on yield performance of hexaploid wheat. *Cereal Res. Commun.* 1994;22:7-13.
- Schlegel R., Weryszko E. Intergeneric chromosome pairing in different wheat-rye hybrids revealed by the Giemsa banding technique and

- some implications on karyotype evolution in the genus *Secale*. *Biol. Zbl.* 1979;98:399-407.
- Schlegel R., Kynast R., Schwarzacher T., Römheld V., Walter A. Mapping of genes for copper efficiency in rye and the relationship between copper and iron efficiency. *Plant Soil.* 1993;154:61-65.
- Schnell F.W. Roggen. Dreißig Jahre Züchtungsforschung. Ed. W. Rudolf. **G. Fischer Verl., Stuttgart (Germany), 1959.**
- Shang H.-Y., Wei Y.-M., Wang X.-R., Zheng Y.-L. Genetic diversity and phylogenetic relationships in the rye genus *Secale* L. (rye) based on *Secale cereale* microsatellite markers. *Genet. Mol. Biol. São Paulo.* 2006;29:685-691.
- Sirks M.J. Über einen Fall vererbbarer Lichtempfindlichkeit des Chlorophylls beim Roggen (*Secale cereale*). **Genetica.** 1929;11:375-386.
- Steglich R., Pieper H. Vererbungs- und Züchtungsversuche mit Roggen. **Fühlings Landw. Ztg.** 1922;71:201-221.
- Steinborn R., Schwabe W., Weihe A., Adolf K., Melz G., Börner T. A new type of cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.): analysis of mitochondrial DNA. *Theor. Appl. Genet.* 1993;85: 822-824.
- Stojalowski S., Łapiński M., Szklarczyk M. Identification of sterility-inducing cytoplasm in rye using the plasmotype–genotype interaction test and newly developed SCAR markers. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112:627-633.
- Sybenga J. Critical appraisal of balanced chromosomal ms systems in hybrid rye breeding. EUCARPIA Meet. Cereal Sect., Rye, Svalöv (Sweden). 1985.
- Tahmasebi S., Heidari B., Pakniyat H., Dadkhodaie A. Consequences of 1BL/1RS translocation on agronomic and physiological traits in wheat. *Cereal Res. Commun.* 2015. DOI: 10.1556/0806.43.2015.016
- Tenhola-Roininen T., Kalendar R., Schulman A.H., Tanhuanpää P. A doubled haploid rye linkage map with a QTL affecting α -amylase activity. *J. Appl. Genet.* 2011;52:299-304.
- Treboux O. Beobachtungen über Vererbung von Kornfarbe und Anthocyan beim Roggen. **Z. Pflanzenzücht.** 1925;10:288-291.
- Tschermak E. Die Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. II. Kreuzungsstudien an Roggen. **Z. landw. Versuchsw.** 1906;9:699-743.
- de Vries J.N., Sybenga J. Chromosomal location of 17 monogenically inherited morphological markers in rye (*Secale cereale* L.) using the translocation tester set. *Z. Pflanzenzücht.* 1984;92:117-139.
- Vries de J.N., Sybenga J. Meiotic behaviour of telo-tertiary compensating trisomics of rye: Evaluation for use in hybrid varieties. *Theor. Appl. Genet.* 1989;78:889-896.
- Wang Y., Mette M.F., Miedaner T., Gottwald M., Wilde P., Reif J.C., Zhao Y. The accuracy of prediction of genomic selection in elite hybrid rye populations surpasses the accuracy of marker-assisted selection and is equally augmented by multiple field evaluation locations and test years. *BMC Genomics.* 2014;15:556. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4101178/>
- Warzecha R., Salak-Warzecha K. A new source of male sterility in rye (*Secale cereale* L.). *Plant Breed. Seed Sci.* 2003;48:61-65.
- Whittaker I.C., Thompson R., Denham M.C. Marker-assisted selection using ridge regression. *Genet. Res.* 2000;75:249-252.
- Zeller F.J. 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations. *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, USA, 1973.*
- Zeller F.J., Günzel G., Fischbeck G., Gertenkorn P., Weipert D. Veränderungen der Backeigenschaften der Weizen-Roggen-Translokationssorten. **Getreide Mehl Brot.** 1982;36:141-143.
- Zohary D. Origin of southwest Asiatic cereals: Wheats, barley, oats and rye. *Plant Life of South-West Asia.* Eds P.H. Davis et al. Aberdeen University Press, Aberdeen, 1971.

Перевод с английского В.В. Гулевича