

КАРТИРОВАНИЕ ГЕНОМА РЖИ (*Secale cereale* L.) С ПОМОЩЬЮ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ

С.В. Малышев¹, А.В. Войлоков², В.Н. Корзун³, А. Бёрнер⁴, Н.А. Картель¹

¹ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, 220072, Минск, Беларусь, e-mail: S.Malyshov@igc.bas-net.by; ² Биологический НИИ СПбГУ, Старый Петергоф, 198504, Санкт-Петербург, Россия; ³ Lochow-Petkus GmbH, PF 1197, 29296 Bergen, Germany; ⁴ Institute of Plant Genetics and Plant Crop Research, D-06466, Gatersleben, Germany

Среди злаков рожь (*Secale cereale* L.) способна расти в экстремальных климатических и почвенных условиях и является основной культурой в Северной Европе. В данной статье описано создание генетической карты ржи с использованием нескольких F₂ популяций. Карта состоит из 139 RFLPs, 19 изозимных и белковых маркеров, 13 микросателлитов, 10 последовательностей с известной функцией и 2 морфологических генов. Маркеры случайно распределены по 7 хромосомам с максимумом 38 на хромосоме 5R и минимумом 19 на хромосоме 3R. В дополнение в различных хромосомных районах локализовано 99 SSR маркеров, 18 генных локусов и более 45 локусов количественных признаков. Показано, что для некоторых из картированных или локализованных генов сравнимые локусы присутствуют у других злаков.

Рожь (*Secale cereale* L.) – ценная сельскохозяйственная культура, представляющая хозяйственный интерес в условиях Центральной и Восточной Европы как источник производства зерна и как культура, возделывание которой возможно на почвах с невысоким содержанием питательных веществ. Одновременно рожь имеет значение как генетический источник для улучшения имеющихся сортов пшеницы и как компонент синтетического гибрида *Triticale*, сочетающего хорошие адаптивные качества ржи с количественными и качественными элементами урожайности пшеницы.

Значительные успехи в картировании ржи были достигнуты благодаря использованию молекулярных маркеров.

В начале 1990-х гг. мы включились в исследование по картированию генома ржи, большая часть которых в последующем была проведена совместно с Институтом генетики и растениеводства (Гатерслебен, Германия) и Санкт-Петербургским государственным университетом (Россия).

Результатом данного сотрудничества стала генетическая карта генома ржи, включающая помимо RFLP маркеров изоферментные и

микросателлитные локусы. Кроме этого, посредством использования общих молекулярных маркеров на данной карте интегрированы гены, картированные авторами в различных популяциях ржи.

Создание базовой RFLP-карты генома ржи

К середине 1990-х гг. был опубликован ряд молекулярно-генетических карт ржи, основанных на RFLP- или RAPD-маркерах и охватывающих основную часть генома (Devos *et al.*, 1993; Philipp *et al.*, 1994; Korzun *et al.*, 1994; 1996a, b; Loarce *et al.*, 1996; Senft, Wricke, 1996). Однако большинство этих карт не поддавались сравнению в силу использования различных наборов молекулярных маркеров. С целью создания интегрированной генетической карты нами были созданы две популяции ржи F₂ путем реципрокного скрещивания инбредных линий P87 и P105. Обе линии были получены на материале от скрещивания линии из потомства гибрида Поликроссная × Болгарская 3. С использованием данных популяций была построена генетическая карта, опубли-

кованная нами в 1998 г. (Korzun *et al.*, 1998) и состоящая из 88 RFLP-маркеров из других карт ржи (Devos *et al.*, 1993; Korzun *et al.*, 1994, 1996a; b; Philipp *et al.*, 1994; Senft, Wricke, 1996), пшеницы (Nelson *et al.*, 1995; Gale *et al.*, 1995), ячменя (Graner *et al.*, 1991; Heun *et al.*, 1991) и овса (O'Donoghue *et al.*, 1995), а также одного изозимного и двух морфологических локусов.

В последующие годы данная карта была существенно расширена за счет включения 51 зонда из геномных и кДНК-библиотек ячменя и *T. tauschii* (Graner *et al.*, 1991). Кроме того, на данной карте было картировано 14 ржаных SCB-маркеров, созданных нами на основе геномной ДНК-библиотеки, обогащенной низкокопийными последовательностями за счет применения чувствительно-го к метилированию фермента рестрикции PstI (Korzun *et al.*, 1994).

Полученная генетическая карта состоит из 183 локусов и показана на рисунке. Эти локусы формируют 7 групп сцепления, которые представляют собой все 7 хромосом ржи. Общая длина генетической карты составила 1063,4 сМ со средней дистанцией между маркерами 5,8 сМ. Генетическая длина отдельных хромосом ржи колебалась от 118,9 сМ для хромосомы 3R до 205,6 сМ для хромосомы 5R, составляя в среднем 148 сМ.

В среднем генетическая карта состоит из 26 маркеров на хромосому с максимальным числом 38 маркеров для хромосомы 5R и минимальным – 19 для хромосомы 3R. Общим для всех 7 хромосом является кластеризация маркеров вблизи центромера, что связано с более высоким уровнем рекомбинационных процессов в дистальных районах хромосом.

Поскольку рожь является строгим перекрестником, для нее, как правило, наблюдается высокий уровень полиморфизма, составляющий около 70–50 % для зондов различного происхождения. В связи с этим генетическая карта ржи является удобным инструментом для локализации генов, не обладающих достаточным полиморфизмом у таких видов, как пшеница и ячмень. Поэтому помимо использования анонимных RFLP-зондов на данной карте также были интегрированы 10 локусов с установленной функцией.

Соответствующие гены были локали-

зованы с помощью последовательностей, клонированных у различных представителей злаков. Так, на хромосоме 1R картированы локусы *Xlrk10* и *Xbm2* (Korzun *et al.*, 2001), представляющие собой ген рецептороподобной киназы, сцепленной с локусом устойчивости к бурой ржавчине пшеницы *Lr10*, и ген, участвующий в реакции самонесовместимости у *Phalaris coerulea* соответственно. На хромосомах 1R, 2R и 5R картировано три MSH-локуса, представляющие собой гены репарации неспаренных оснований пшеницы (Korzun *et al.*, 1999). Лocus *Xwaw1023* (хромосома 3RL) представляет собой пшеничный геномодуль *Vp1*-гена кукурузы, контролирующего период покоя семян (Korzun *et al.*, 2001). Также нам удалось картировать последовательности пыльцевого аллелгена пшеницы (*XtrialIII*, 5RL), двух транспортеров сахарозы ячменя (*Xhvsut1*, 7RS; *Xhvsut2*, 5RS) и никотинаминсинтазы ячменя (*Xnashor1*, 7R), фермента, который активно используется в стрессовых условиях дефицита железа (Korzun *et al.*, 2001).

Интеграция изозимных и микросателлитных маркеров

В сравнении с другими маркерными методами RFLP обладает такими существенными недостатками, как использование при анализе большого количества ДНК, необходимость изотопов и высокая затратность в отношении труда и времени. Поэтому несмотря на успехи, достигнутые с использованием RFLP-маркеров, значительные усилия были сделаны для интеграции других маркерных систем.

В силу простоты использования и установившихся традиций изозимные маркеры часто являются предметом выбора в селекционной практике. Кроме того, эти маркеры отражают полиморфизм основных ферментных систем растительного организма, многие гены которых уже клонированы, что позволяет в ближайшей перспективе легко конвертировать их в PCR-маркеры современного типа. За длительный период изучения генома ржи с помощью изозимных маркеров накоплены значительные объемы информации о сцеплении маркеров этого типа

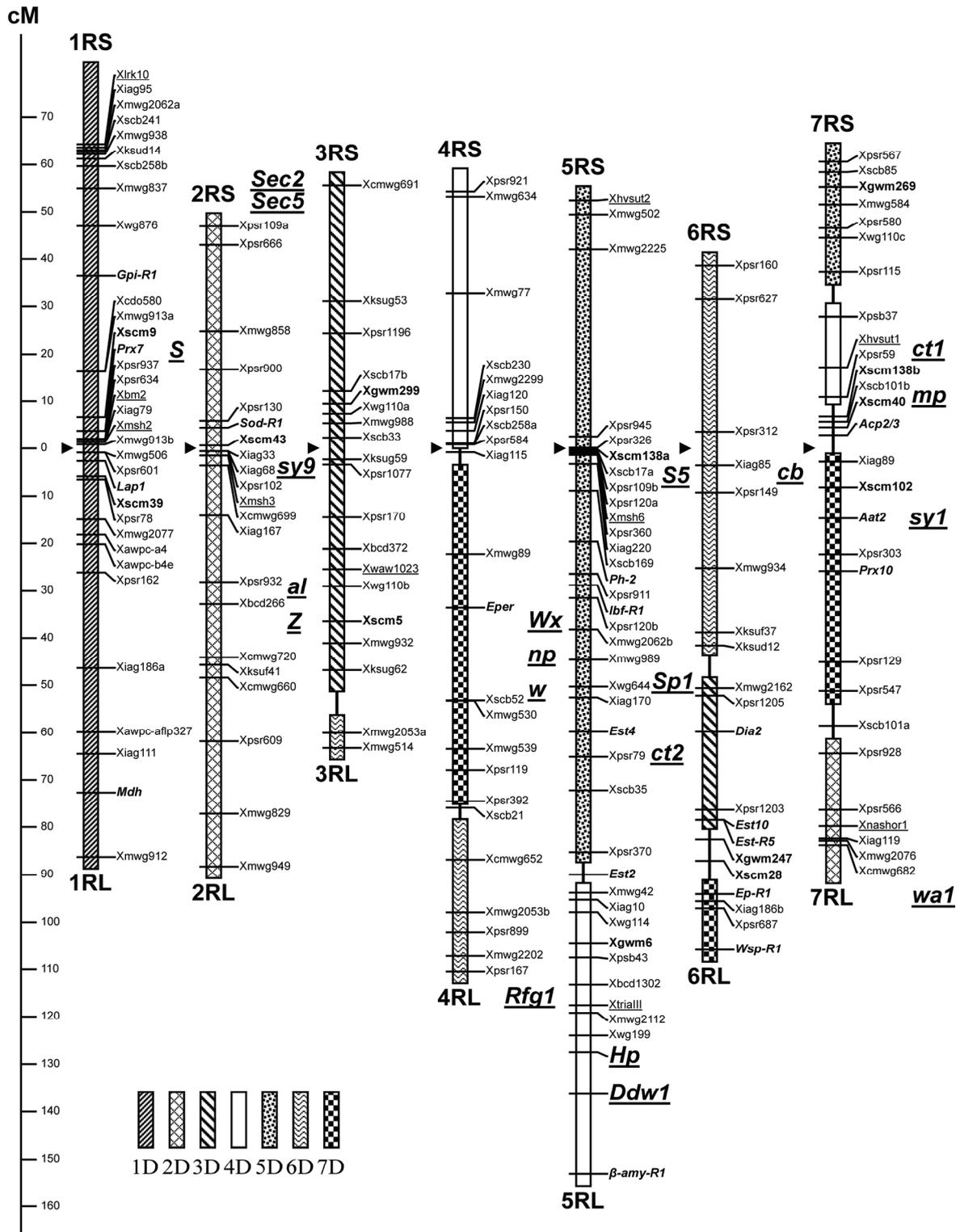


Рис. Генетическая карта ржи (*Secale cereale* L.).

Штриховкой показана гомеологическая локализация зондов у пшеницы. Лocusы изоферментов обозначены курсивом, микросателлиты – жирным шрифтом. S – короткое плечо; L – длинное плечо.

с различными селекционно ценными признаками (Priyatkina *et al.*, 1995). Поэтому мы поставили себе задачу интегрировать этот тип маркеров в RFLP-карту генома ржи. В исследуемой популяции было обнаружено и картировано 19 полиморфных биохимических маркеров, экстрагированных из эндосперма или листовой ткани и разделенных методами акриламидного электрофореза или изозлектрического фокусирования (Kozun *et al.*, 2001). (Соответствующие локусы показаны на рисунке курсивом).

Одним из наиболее перспективных типов маркеров в настоящее время являются микросателлиты (SSR). Они сочетают такие преимущества, как кодоминантность, методическую простоту, возможность автоматизации и специфичность. Единственным недостатком являются высокие затраты при их создании. Существует несколько подходов к созданию SSR-маркеров. Клоны, содержащие SSR-последовательности, могут быть обнаружены в геномных библиотеках, в том числе и специально обогащенных микросателлитными последовательностями; они могут быть идентифицированы в базах данных, созданных в ходе выполнения EST-проектов и, кроме того, они могут быть непосредственно перенесены из близкородственных видов.

Для насыщения генетической карты ржи микросателлитными последовательностями были использованы все эти подходы. Наиболее перспективным из них является создание видоспецифичных микросателлитов ржи. К сожалению, до настоящего времени опубликовано только 27 пар таких праймеров (Saal, Wricke, 1999). Из них нами было картировано 8 таких локусов (SCM).

С целью изучения возможности использования микросателлитных маркеров пшеницы для картирования генома ржи в нашем первоначальном исследовании 30 праймерных пар были тестированы в PCR-реакциях с геномной ДНК ржаных родительских линий. В результате удалось выявить только 3 полиморфные праймерные пары (WMS247, WMS269 и WMS299). В аналогичных результатах, полученных ранее (Röder *et al.*, 1995), из 15 тестированных праймеров 6 были полиморфными и только 2 (WMS2 и WMS6) действительно амплифицировали микросателлитную последовательность. Эти 6 праймеров были проанали-

зированы также на другом материале (Saal, Wricke, 1999). Только два из них дали полиморфные PCR-продукты (WMS6 и WMS44), причем WMS44 сегрегировал по типу присутствие/отсутствие и, по-видимому, не содержал микросателлитных последовательностей, что согласуется с данными (Röder *et al.*, 1995). В нашей популяции из этих двух праймеров только WMS6 оказался полиморфным. Локусы, детектируемые данными праймерами, были картированы на хромосомах 5RL (*Xgwm6*), 6RL (*Xgwm247*), 7RS (*Xgwm269*) и 3RS (*Xgwm299*). Отметим, что с учетом известных эволюционных перестроек все 4 локуса оказались гомеологичны пшеничному. Кроме того, гомеологичный локус, выявляемый WMS6, обнаружен и у ячменя (Ma *et al.*, 1996).

Таким образом, в общей сложности из 45 тестированных праймерных пар было выявлено только 4 (менее 10 %) пригодных для перекрестной амплификации таких близких видов, как пшеница и рожь. Это позволяет сделать вывод о нецелесообразности использования чужеродных микросателлитов для картирования генома ржи. Тем не менее даже такое малое число перекрестно амплифицирующихся пар праймеров может явиться полезным источником маркеров для ржи, благодаря тому что к настоящему времени уже описано около 1500 маркеров у пшеницы. В следующем более масштабном исследовании, проведенном в сотрудничестве с учеными Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск), была проанализирована 651 пара SSR-праймеров из пшеничной коллекции Гатерслебена (Германия). Из них 81 пара амплифицировала продукты хорошего качества с ДНК пшеницы. 60 локусов были полиморфными в одной из 4 F₂ популяций и были картированы (Khlestkina *et al.*, 2004).

В последние годы помимо геномных библиотек другим источником микросателлитных маркеров становятся банки нуклеотидных последовательностей, создаваемые в ходе выполнения EST-проектов. В отличие от геномных микросателлитов EST-SSR-маркеры происходят из экспрессируемой части генома и вследствие этого несколько менее полиморфны. С другой стороны, эти маркеры менее видоспецифичны, что позволяет им стать реальной альтернативой

RFLP-маркерам для целей сравнительного картирования. В том же исследовании 8930 ржаных EST-последовательностей было проанализировано на наличие ди-, три- и тетра-нуклеотидных повторов. Было идентифицировано 207 последовательностей (2,3 %). Из них для 65 удалось создать эффективно работающие пары праймеров (31,4 %). Среди них 36 были полиморфными хотя бы в одной из 4 популяций и амплифицировали 39 локусов, равномерно распределенных по всему геному ржи (Khlestkina *et al.*, 2004). В сходном проекте другой группе исследователей удалось создать 157 EST-SSR-маркеров, из которых 57 были картированы (Haskauf, Wehling, 2001, 2002).

Таким образом, в общей сложности нам удалось картировать около 112 микросателлитных локусов, которые в настоящее время могут использоваться как важнейший инструмент для локализации отдельных генов и локусов количественных признаков.

Картирование морфологических и других генных локусов

Эволюционный консерватизм злаковых хромосом, проявляющийся в сходном расположении перекрестно гибридизующихся зондов и генных локусов, может эффективно использоваться в сравнительном генетическом анализе. Локализация гена в интересующем виде растений может выполняться быстро, если уже известна его позиция на карте в родственных видах. При этом, однако, должны учитываться существующие между некоторыми видами транслокационные различия хромосом. В качестве примера на рисунке показано сравнение генетической карты ржи с D-геномом пшеницы.

Для картирования отдельных локусов было создано более 16 F₂-популяций путем скрещивания мутантных линий ржи различного происхождения (табл.).

Используя эти популяции, мы картировали 20 различных генов ржи, расположенных на шести хромосомах: гены, определяющие высоту растения (*ct1*, *ct2*, *Ddw1* и др.), на хромосомах 7R, 5R и 4R (Plaschke *et al.*, 1993; 1995; Korzun *et al.*, 1996b; Malyshev *et al.*, 2001); гены, определяющие самофертильность (*S*, *Z* и *S5*), на хромосомах 1R, 2R и 5R

(Voylokov *et al.*, 1997); ген ярвости (*Sp1*) на хромосоме 5R (Plaschke *et al.*, 1993); ген-восстановитель мужской стерильности G-типа (*Rfg1*) на хромосоме 4R (Börner *et al.*, 1998); ген, определяющий отсутствие лигулы (*al*), на хромосоме 2R (Korzun *et al.*, 1997); гены, определяющие отсутствие воскового налета на растении (*wal* и *w*), на хромосомах 7R и 4R (Korzun *et al.*, 1997; Malyshev *et al.*, 2001); ген, определяющий вакси-эндосперм (*Wx*), на хромосоме 4R (Korzun *et al.*, 1997); ген, определяющий опушенность колосоножки (*Hp*), на хромосоме 5R (Korzun *et al.*, 1996b); ген коричневой окраски стебля (*cb*) на хромосоме 6R и ген многопестичности цветков (*mp*) на хромосоме 7R (Malyshev *et al.*, 2001); гены, определяющие синтез запасных белков эндосперма (75K g-секалинов) (*Sec2* и *Sec5*), на хромосоме 2R (Malyshev *et al.*, 1998); асинаптические гены (*sy1*) и (*sy9*) на хромосомах 7R и 2R (Malyshev *et al.*, 2005).

Полученные нами данные о локализации RFLP-маркеров и генных локусов у ржи сравнивались с уже существующими данными для гомеологичных регионов, содержащих эквивалентные локусы в других злаках. Показано, что многие локусы у ржи имеют высококонсервативные гомеолокусы у многих злаков от риса до пшеницы.

Благодаря использованию общего набора маркеров все индивидуальные карты, полученные для каждой популяции, в отдельности сравнивались с базовой картой генома. Благодаря этому удалось построить интегрированную карту, показанную на рисунке.

Картирование количественных (QTL) признаков

Следует также отметить, что созданная карта является хорошей основой для картирования локусов количественных признаков (QTL) ржи.

Впервые маркерный анализ некоторых количественных признаков у ржи был проведен нами в 1999 г. с использованием только одной хромосомы 5R. Были идентифицированы локусы для признаков «высота» и «длина колосоножки» (Börner *et al.*, 1999). После создания полногеномной карты был проведен более полный QTL анализ (Börner *et al.*, 2000). В этом исследовании удалось

Таблица

Характеристика популяций ржи, использованных для конструирования генетической карты ржи

Популяции	Хромосомы	Гены	Число маркеров	Литература
P87 × P105, P105 × P87	1R, 2R, 3R, 4R 5R, 6R, 7R	<i>Ddw1, Hp</i> ; QTL	180	Korzun <i>et al.</i> , 1998; Korzun <i>et al.</i> , 2001
Petka × Московский карлик	5R	<i>Sp1, ct2</i>	21	Plaschke <i>et al.</i> , 1993
Halo × Gulzow Kurz	7R	<i>ct1</i>	11	Plaschke <i>et al.</i> , 1995
R1620 × R347/1	5R, 4R	<i>Ddw1, Hp, Rfg1</i> QTL	22	Korzun <i>et al.</i> , 1996b; 1998
S1 × N 6	2R, 4R, 7R	<i>al, Wx, wal</i>	21	Korzun <i>et al.</i> , 1997
L2 × L7	2R	<i>Sec2, Sec5</i>	12	Malyshev <i>et al.</i> , 1998
V × L6, V × L454	1R, 2R, 5R	<i>S, Z, S5</i>	35	Voylokov <i>et al.</i> , 1997
L(np, w) × 7A	4R	<i>np, w</i>	12	Malyshev <i>et al.</i> , 2001
L(al, cb, mp) × L(wal)	6R, 7R	<i>cb, wal, mp</i>	19	
L2 × L7, L2 × L6, L6 × L7	1R, 2R, 3R, 4R 5R, 6R, 7R	QTL	57, 64, 61	Malyshev <i>et al.</i> , 2003
Lsy1 × L6	7R	<i>sy1</i>	7	Malyshev <i>et al.</i> , 2005
Lsy9 × L6	2R	<i>sy9</i>	6	

выявить 21 QTL. Были обнаружены два основных кластера на хромосомах 2R и 5R.

С целью оценки аллельных эффектов QTL были получены межлинейные F₂-популяции от скрещивания линий N 6 (сорт Сталь), линии N 2 (образец Ветвистоколосая) и N 7 (сорт Вятка). Популяции 6 × 2, 7 × 2 и 6 × 7, состоящие из 90 растений, были выращены и проанализированы по 17 признакам в условиях Ленинградской области. Для этих популяций были построены генетические карты сцепления с использованием 51 RFLP-маркера. Данные маркеры выявляли 64 (популяция 6 × 2), 61 (популяция 7 × 6) и 57 (популяция 7 × 2) локусов, охватывающих 1098,4, 1148,8 и 1177,7 сМ соответственно. Генетические карты отдельных хромосом содержали от 5 до 11 маркеров со средней дистанцией между маркерами 17,4–20,5 сМ. Для всех 17 изученных признаков были обнаружены QTL-локусы хотя бы в одной из трех популяций. В том числе в популяции 7 × 6 было выявлено 30 локусов, в популяции 7 × 2 – 45 локусов и в популяции 6 × 2 – 26 локусов с уровнем значимости ($P < 0,05$). Доля общей фенотипической вариации, объясняемой отдельным QTL-локусом, колебалась от 7,5 % до 44,2 % для популяции 7 × 2; от 9,5 % до 46,3 % для популяции 6 × 2 и от 8,1 % до 48,5 % для популяции 7 × 6.

Таким образом, за последние 10 лет применение (RFLP и SSR) методов для изучения закономерностей структурной организации геномов ржи позволило нам создать высоконасыщенную генетическую карту генома ржи, которая является эффективным инструментом для изучения организации генома, а также для маркирования селекционно ценных генов.

Литература

- Börner A., Korzun V., Polley A. *et al.* Genetics and molecular mapping of a male fertility restoration locus (*Rfg1*) in rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 1998. V. 97. P. 99–102.
- Börner A., Korzun V., Voylokov A.V., Weber W.E. Detection of quantitative trait loci on chromosome 5R of rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 1999. V. 98. P. 1087–1090.
- Börner A., Korzun V., Voylokov A. V. *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci in rye (*Secale cereale* L.) // *Euphytica.* 2000. V. 116. P. 203–209.
- Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N. *et al.* Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1993. V. 85. P. 673–680.
- Gale M.D., Atkinson M.D., Chinoy C.N. *et al.* Genetic maps of hexaploid wheat // *Proc. 8th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Li Z.S. and Xin Z.Y. China

- Agricultural Sciencetech Press, Beijing: 1995. P. 1333–1500.
- Graner A., Jahoor A., Schondelmaier J. *et al.* Construction of an RFLP map of barley // *Theor. Appl. Genet.* 1991. V. 83. P. 250–256.
- Hackauf B., Wehling P. Development of microsatellite markers in rye: map construction // *Proc. of the EUCARPIA Rye Meeting, July 4–7, Radzikow, Poland, 2001.* P. 333–340.
- Hackauf B., Wehling P. Identification of microsatellite polymorphisms in an expressed portion of the rye genome // *Plant Breed.* 2002. V. 121. P. 1725.
- Heun M., Kennedy A.E., Anderson J.A. *et al.* Construction of a restriction fragment length polymorphism map for barley (*Hordeum vulgare*) // *Genome.* 1991. V. 34. P. 437–447.
- Khlestkina E.K., Than M.H.M., Pestsova E.G. *et al.* Mapping of 99 new microsatellite-derived loci in rye (*Secale cereale* L.) including 39 expressed sequence tags // *Theor. Appl. Genet.* 2004. V. 109. P. 725–732.
- Korzun V., Balzer H.-J., Balzer A. *et al.* Chromosomal location of three wheat sequences with homology to a pollen allergen encoding, DNA replication regulating and DNA (cytosine-5)-methyltransferase genes in wheat and rye // *Genome.* 1996a. V. 39. P. 1213–1215.
- Korzun V., Melz G., Börner A. RFLP mapping of the dwarfing (*Ddw1*) and hairy peduncle (*Hp*) genes on chromosome 5 of rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 1996b. V. 92. P. 1073–1077.
- Korzun V., Börner A., Siebert R. *et al.* Chromosomal location and genetic mapping of the mismatch repair gene homologs *MSH2*, *MSH3*, and *MSH6* in rye and wheat // *Genome.* 1999. V. 42. P. 1255–1257.
- Korzun V., Kartel N., Plaschke J., Börner A. Construction and screening of a rye DNA library for RFLP mapping // *Cereal Res. Commun.* 1994. V. 22. P. 151–157.
- Korzun V., Malyshev S. *et al.* A genetic linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 1998. V. 96. P. 203–208.
- Korzun V., Malyshev S., Voylokov A., Börner A. RFLP based mapping of three mutant loci in rye (*Secale cereale* L.) and their relation to homoeologous loci within the *Gramineae* // *Theor. Appl. Genet.* 1997. V. 95. P. 468–473.
- Korzun V., Malyshev S., Voylokov A. V., Bömer A. A genetic map of rye (*Secale cereale* L.) combining RFLP, isozyme, protein, microsatellite and gene loci // *Theor. Appl. Genet.* 2001. V. 102. P. 709–717.
- Loarce Y., Hueros G., Ferrer E. A molecular linkage map of rye // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 93. P. 1112–1118.
- Ma Z.Q., Röder M., Sorrells M.E. Frequencies and sequence characteristics of di-, tri-, and tetra-nucleotide microsatellites in wheat // *Genome.* 1996. V. 39. P. 123–130.
- Malyshev S.V., Kartel N.A., Voylokov A.V. *et al.* Comparative analysis of QTLs affecting agronomical traits in rye and wheat // *EWAC-News.* 2003. V. 12. P. 120–122.
- Malyshev S., Korzun V., Voylokov A.V. *et al.* Linkage mapping of mutant loci in rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2001. V. 103. P. 70–74.
- Malyshev S.V., Dolmatovich T.V., Voylokov A.V., Kartel N.A. SSR mapping of two asynaptic mutants in rye // 13 EWAC Meeting, June 27 – July 1. 2005. Prague, Czech Republic. P. A-2.
- Malyshev S.V., Khmyl T.O., Zabenkova K.I. *et al.* RFLP-based mapping of the *Sec-2* and *Sec-5* loci encoding 75K g-secalins of rye // *Plant Breed.* 1998. V. 117. P. 329–333.
- Nelson J.C., Sorrells M.E., Van Deynze A.E. *et al.* Molecular mapping of wheat: Major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7 // *Genetics.* 1995. V. 141. P. 721–731.
- O'Donoghue L.S., Kianian S.F., Rayapati P.J. *et al.* A molecular linkage map of cultivated oat // *Genome.* 1995. V. 38. P. 368–380.
- Philipp U., Wehling P., Wricke G. A linkage map of rye // *Theor. Appl. Genet.* 1994. V. 88. P. 243–248.
- Plaschke J., Börner A., Xie D.X. *et al.* RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye // *Theor. Appl. Genet.* 1993. V. 85. P. 1049–1054.
- Plaschke J., Korzun V., Koebner R.M.D., Börner A. Mapping of the GA₃-insensitive dwarfing gene *ct1* on chromosome 7R in rye // *Plant Breed.* 1995. V. 114. P. 113–116.
- Priyatkina S.N., Voylokov A.V., Linz A., Fam T.F. Genetic mapping in rye (*S. cereale* L.) // *Proc. 9th EWAC Conference, 1995. European Wheat Aneuploid Co-operative Newsletter.* P. 134–139.
- Röder M.S., Plaschke J., König S.U. *et al.* Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat // *Mol. Gen. Genet.* 1995. V. 246. P. 327–333.
- Saal B., Wricke G. Development of simple sequence repeat markers in rye (*Secale cereale* L.) // *Genome.* 1999. V. 42. P. 964–972.
- Senft P., Wricke G. An extended genetic map of rye (*Secale cereale* L.) // *Plant Breed.* 1996. V. 115. P. 508–510.
- Voylokov A.V., Korzun V., Börner A. Mapping of three self-fertility mutations in rye (*Secale cereale* L.) by using RFLP, isozyme and morphological markers // *Theor. Appl. Genet.* 1997. V. 97. P. 147–153.

Genetic mapping in rye (*Secale cereale* L.) using molecular markers

S.V. Malyshev¹, A.V. Voylokov², V.N. Korzun³, A. Börner⁴, N.A. Kartel¹

¹ Institute of Genetics and Cytology of NASB, 220072, Minsk, Belarus, e-mail: S.Malyshev@igc.bas-net.by; ² Biological Research Institute of St.-Petersburg State University, Stariy Petergof, 198504, St.-Petersburg, Russia; ³ Lochow-Petkus GmbH, PF 1197, 29296 Bergen, Germany; ⁴ Institute of Plant Genetics and Plant Crop Research, D-06466, Gatersleben, Germany

Summary

Among the cereals, rye (*Secale cereale* L.) can be grown under extreme climatic and poor soil conditions and, is a major crop in North Europe. In the present paper, we report the development of a genetic linkage map of rye using several F₂ mapping populations. The map consist of 139 RFLPs, 19 isozyme and protein markers, 13 microsatellites, 10 known function sequences and 2 morphological genes. The markers are randomly distributed on the seven chromosomes with a maximum of 38 on chromosome 5R and a minimum of 19 on chromosome 3R. In addition, 99 SSR markers, 18 gene loci, and more then 45 quantitative trait loci were aligned to chromosome regions. For some of the mapped or aligned genes comparable loci are present in other cereals.