

Молекулярные маркеры в генетическом анализе скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью

И.В. Поротников✉, О.Ю. Антонова, О.П. Митрофанова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: i.v.porotnikov@gmail.com

Аннотация. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), сорта которой широко используются в мировом производстве зерна, плохо скрещивается с видами других родов Triticeae Dum., что ограничивает возможности введения чужеродного генетического материала в ее генофонд и создания новых сортов, хорошо адаптированных к различным неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам внешней среды. Известно, что скрещиваемость мягкой пшеницы с представителями других родов контролируется генами *Kr1-Kr4* (Crossability with Rye, *Hordeum* and *Aegilops* spp.) и геном *SKr* (Suppressor of crossability). Из названных генов наиболее сильное влияние на признак оказывают *SKr* и *Kr1*. В рецессивном состоянии, когда гены не функционируют, может завязываться более 50 % зерновок от числа цветков в колосе при опылении пыльцой чужеродного вида. Оба гена локализованы в хромосоме 5B. Расположение гена *SKr* в коротком плече хромосомы 5B ограничено маркерами GBR0233 и *Xgwm234* в тесном сцеплении с маркерами *Xcfa341*, TGlc2 и gene12. Ген *Kr1* расположен в длинном плече хромосомы 5B, проксимальнее гена *Ph1*, между EST-SSR-маркерами *Xw5145* и *Xw9340*. Маркеры, разработанные для гена *SKr*, применяли для контроля переноса его рецессивного аллеля *skr* в другие генотипы мягкой пшеницы, что позволило получать формы с высокой завязываемостью гибридных зерновок при скрещивании с рожью. Однако в целом использование маркеров генов *SKr* и *Kr1* в практической маркер-ориентированной селекции и молекулярном скрининге образцов *ex situ* коллекций изучено недостаточно. Большие перспективы в этом плане открывает определение полной нуклеотидной последовательности гена *Kr1* у контрастных по скрещиваемости сортов мягкой пшеницы, это дает возможность создания внутригенных аллель-специфичных маркеров. В представленном обзоре рассмотрены генетические ресурсы, созданные посредством гибридизации мягкой пшеницы с рожью; вопросы географического распространения легко скрещивающихся форм пшеницы и генетического контроля совместимости пшеницы и ржи; достижения в использовании молекулярных маркеров в картировании *Kr*-генов и контроле их передачи.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*; рожь; *Kr*-гены; QTLs; молекулярное картирование; молекулярно-генетические карты; генетические ресурсы пшеницы.

Для цитирования: Поротников И.В., Антонова О.Ю., Митрофанова О.П. Молекулярные маркеры в генетическом анализе скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020; 24(6):557-567. DOI 10.18699/VJ20.649

Molecular markers in the genetic analysis of crossability of bread wheat with rye

I.V. Porotnikov✉, O.Yu. Antonova, O.P. Mitrofanova

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

✉ e-mail: i.v.porotnikov@gmail.com

Abstract. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.), the varieties of which are widely used for the grain production, is difficultly crossable with related species of Triticeae Dum. This factor limits the chance of introduction of alien genetic material into the wheat gene pool and the possibility of new varieties breeding with good adaptation to adverse environmental factors. The crossability between wheat and related species is controlled by *Kr1-Kr4* genes (Crossability with Rye, *Hordeum* and *Aegilops* spp.) and the *SKr* gene (Suppressor of crossability). *SKr* and *Kr1* have the largest influence on the trait. In the case of the recessive alleles, these genes do not function and the quantity of hybrid seeds after pollination with alien species can achieve more than 50 %. *SKr* is located on 5B between the GBR0233 and *Xgwm234* markers, closely linked with the markers *Xcfa341*, TGlc2 and gene12. *Kr1* was mapped on 5BL, proximally to the *Ph1* gene, between the EST-SSR markers *Xw5145* and *Xw9340*. The markers of *SKr* were used to control the transfer of its recessive allele into other wheat genotypes, which made it possible to obtain highly crossable forms. However, the advantages of using the *SKr* and *Kr1* markers in marker-assisted selection and in the screening of *ex situ* collections are not sufficiently studied. The published *Kr1* sequence for varieties with different crossability offers great prospects, because it will be possible to create allele-specific markers. In this review,

the following issues are considered: genetic resources created by wheat and rye hybridization, the geographical distribution of easy-to-cross forms of wheat, genetic control of the wheat and rye compatibility, advances of the use of molecular markers in the mapping of *Kr*-genes and their transmission control.

Key words: *Triticum aestivum*; rye; *Kr*-genes; QTLs; molecular mapping; molecular-genetic maps; wheat genetic resources.

For citation: Porotnikov I.V., Antonova O.Yu., Mitrofanova O.P. Molecular markers in the genetic analysis of crossability of bread wheat with rye. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):557-567. DOI 10.18699/VJ20.649 (in Russian)

Введение

Пшеница – одна из важнейших сельскохозяйственных культур. В 2017 г. в мире было собрано 771.3 млн тонн ее зерна. Россия среди стран-производителей занимает третье место – 85.3 млн тонн (www.fao.org). Успехи в сборе зерна мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. ($2n = 6x = 42$, ВВААДД) и твердой пшеницы *T. durum* Desf. ($2n = 4x = 28$, ВВАА) – это результат интенсивной селекции, направленной в основном на повышение урожайности и улучшение качества зерна. Для защиты новых сортов от резких перепадов погоды, происходящих изменений в климате, действия абиотических и биотических стрессоров необходимо иметь соответствующий запас генетической изменчивости у этих культур. Однако в генофондах современных селекционных сортов такого запаса изменчивости нет. К тому же с середины прошлого столетия по всему миру имеет место процесс обеднения генетического разнообразия селекционных сортов, порожденный ходом исторического развития программ селекции и методами отбора (Porceddu et al., 1988; Kahiluoto et al., 2019). О наличии этого процесса свидетельствуют результаты анализа геномов сортов с применением SSR-маркеров во Франции (Roussel et al., 2004), Китае (Hao et al., 2006), Канаде (Fu, Somers, 2009). Чтобы защитить возделываемые пшеницы от действия различных неблагоприятных факторов, необходимо обогатить их генофонды аллелями генов, увеличивающими разнообразие адаптивных реакций. В качестве источников новых аллелей генов для пшеницы довольно широко используют другие виды родов трибы Triticeae Dum.

Одна из проблем, препятствующих успешным скрещиваниям пшеницы с представителями родов *Aegilops* L., *Hordeum* L. и *Secale* L., – наличие прогамной несовместимости (Pershina, Trubacheeva, 2017), выражающейся в замедлении или ингибировании роста пыльцевых трубок (Zeven, Van Heemert, 1970; Lange, Wojciechowska, 1976, 1977; Jalani, Moss, 1981). У мягкой пшеницы обнаружено пять генов – *Kr1*, *Kr2*, *Kr3*, *Kr4* (Crossability with Rye and *Hordeum* and *Aegilops* spp.) (McIntosh et al., 2014) и *SKr* (Suppressor of crossability) (Tixier et al., 1998), доминантные аллели которых отвечают за проявление признака несовместимости. Эти гены контролируют скрещиваемость пшеницы с видами всех названных выше родов (Snape et al., 1979; Falk, Kasha, 1981; Fedak, Jui, 1982; Sitch et al., 1985; Koba, Shimada, 1993).

Цель настоящего обзора – систематизировать сведения о генетических ресурсах, созданных с помощью межродовой гибридизации мягкой пшеницы с рожью (*Secale* L.), показать успехи в познании генетического контроля признака «легкая скрещиваемость», рассмотреть ДНК-мар-

керы, которые можно было бы использовать для быстрой и точной идентификации аллелей генов, ответственных за этот признак, и в контроле передачи их в другие генотипы.

Генетические ресурсы, созданные при скрещивании мягкой пшеницы с рожью, и их использование в селекции

Рожь посевную *Secale cereale* L. ($2n = 2x = 14$, геном R) вовлекали в скрещивания с мягкой пшеницей с конца XIX–начала XX веков (Backhouse, 1916). В 1930-х годах в Германии были получены первые формы мягкой пшеницы с транслокациями короткого плеча хромосомы 1R ржи в длинное плечо хромосомы 1В пшеницы (T1BL.1RS). В настоящее время в мире известно более 1050 сортов пшеницы, содержащих эту транслокацию, а также около 100 сортов с транслокацией T1AL.1RS (Rabinovich, 1998; Pershina, 2014; Schlegel, 2019). Широкое распространение обеих транслокаций обусловлено наличием в 1RS комплекса генов, контролирующего устойчивость к различным грибным патогенам, таким как стеблевая (*Sr31*), бурая (*Lr26*) и желтая (*Yr9*) ржавчины, мучнистая роса (*Pm8*) (Mago et al., 2005; Ren et al., 2009; Crespo-Herrera et al., 2017). Следует отметить, что большая часть сортов с транслокацией T1BL.1RS несет чужеродный хроматин от сорта ржи Petkus из Германии, а T1AL.1RS и T1DL.1RS – от Insave и Imperial соответственно (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2019).

Ограниченное разнообразие ржаного генетического материала, очевидно, не в состоянии обеспечить устойчивость пшеницы к новым расам вредных организмов, которые стали появляться уже в 90-е годы XX в. (Porter et al., 1991; Pretorius et al., 2000). Для решения этой проблемы начали создавать линии пшеницы с новыми ржаными транслокациями путем скрещивания как с теми же сортами ржи, Petkus и Insave, (Ren et al., 2009; Tang et al., 2009), так и с новыми (Ren et al., 2012, 2017; Yang et al., 2014; Li et al., 2016). Кроме того, линию пшеницы, хорошо скрещивающуюся с рожью и несущую T1BL.1RS, использовали в гибридизации с *Secale cereale* cv. Kriszta, и за счет рекомбинации между хромосомами T1BL.1RS и 1R в пшеницу были введены новые аллели генов ржи (Molnár-Láng et al., 2010). Одна из таких рекомбинантных форм дала начало линии M9kr1-Kriszta T1BL.1RS line 179, обладающей устойчивостью к желтой и бурой ржавчинам в сочетании с высоким качеством зерна (Szakács et al., 2020). При использовании совместимых с рожью местных китайских сортов пшеницы Mianyang 11 и A42912 были также созданы линии с T1BL.1RS от разных сортов ржи, которые содержали новые эффективные аллели генов устойчивости к расам *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* и

Blumeria graminis f. sp. *tritici* (Ren et al., 2012, 2017; Yang et al., 2014; Li et al., 2016). Передача генетического материала хромосомы 2R ржи в пшеницу сопровождалась переносом генов устойчивости к бурой (*Lr25* и *Lr45*) и стеблевой (*Sr59*) ржавчинам, повышением адаптивности растений к засушливым условиям климата (Ehdaie et al., 2003). В хромосомах 5RL и 7R обнаружены гены, повышающие эффективность усвоения меди и цинка из почвы (Owuochi et al., 1996; Sakmak et al., 1997). Наиболее полный перечень всех известных пшенично-ржаных транслокаций и генов устойчивости приведен в обзоре (Crespo-Herrera et al., 2017). Следует отметить, что в настоящее время потенциал генетического разнообразия, заключенный в хромосомах ржи, помимо 1R, в селекции пшеницы практически остался неиспользованным (Schlegel, 2019).

Считаем нужным подчеркнуть, что в разные периоды времени на базе коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) также проводили исследования по скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью. Признак «легкая скрещиваемость пшеницы с рожью» был целенаправленно передан в озимый сорт Прикульская 481, на его основе созданы легко скрещивающиеся линии (Суриков, Киссель, 1980), которые наряду с другими линиями использовали в гибридизации с дву- и шестирядными формами ячменя для получения различных межродовых гибридов (Суриков, Киссель, 1987). Созданы оригинальные, хорошо совместимые с разными видами ржи формы озимой мягкой пшеницы AM 808 (с привлечением к-48253 Arthur, США) и MA 808 (к-43920 Мироновская 808, УССР), которые при опылении рожью давали жизнеспособные гибридные и частично фертильные растения F_1 (Рехметулин, 1988). Возможность получения частично фертильных гибридных растений и от них константных первичных высокопродуктивных зимостойких пшенично-ржаных линий подтверждена и в наши дни, при этом методом геномной *in situ* гибридизации у всех линий обнаружены элиминация хромосом генома D и наличие полных геномов B, A и R (Pyykkinen et al., 2019).

Факторы, влияющие на уровень скрещиваемости пшеницы с рожью

Большая работа по обобщению имеющихся в литературе сведений и результатов собственных исследований по скрещиваемости сортов/линий преимущественно мягкой пшеницы с рожью выполнена А.С. Zeven (1987). На основании собранных нами данных (см. таблицу) можно заключить, что мягкая пшеница в целом плохо скрещивается с рожью. Легко (хорошо) скрещивающиеся формы находили с частотой 5.9 %, причем в определенных географических регионах (Lein, 1943; Писарев, 1960; Ригин, 1976; Lange, Wojciechowska, 1976; Falk, Kasha, 1981; Zeven, 1987). Так, выполненная в ВИР оценка сортов мягкой пшеницы различных агроэкологических групп показала, что наиболее высокую способность завязывать гибридные зерновки (52.5 и 53.7 % соответственно) имели сорта китайского и восточносибирского экотипов (Писарев, 1960; Ригин, 1976). Считают, что частое выявление хорошо скрещивающихся форм среди восточноазиатских сортов пшеницы, возможно, связано с тем, что в процессе эволюции у них не сформировалась генетическая система, препятствующая скрещиваемости пшеницы с рожью, поскольку ареал ржи был ограничен исключительно районами Европы и Западной Азии, и с этой культурой пшеница в Юго-Восточной Азии вместе не произрастала (Lein, 1943; Riley, Chapman, 1967).

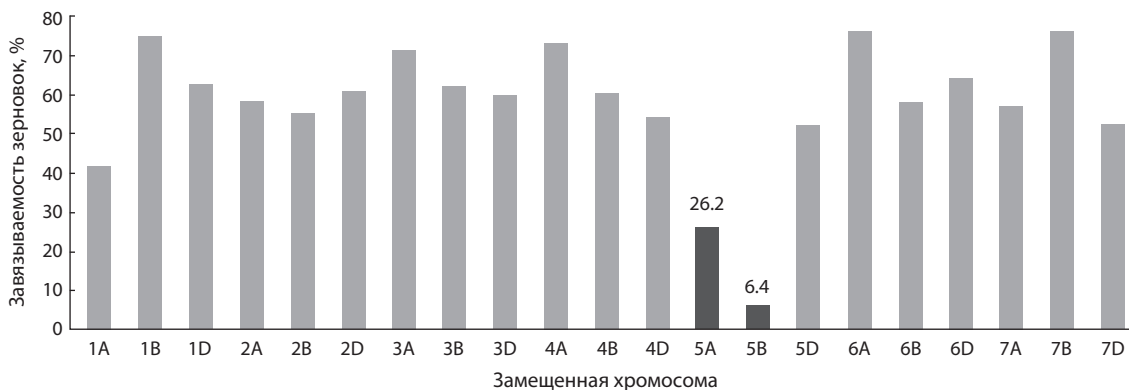
Показано, что на успех скрещиваемости пшеницы с рожью также влияет целый ряд факторов, в том числе видовая принадлежность отцовских и материнских генотипов. Наиболее высокий процент завязываемости гибридных зерновок наблюдали у гексаплоидных пшениц: *T. aestivum*, *T. spelta* L., *T. compactum* Host; средний – у тетраплоидных *T. turgidum* L., *T. durum*, и самый низкий – у диплоидных *T. monococcum* L. и *T. boeoticum* Boiss. Варьировала также успешность применения разных видов ржи в качестве опылителей: высокая скрещиваемость при опылении пылью диплоидных видов *S. cereale* и *S. vavilovii* Grossh., низкая – тетраплоидного вида *S. fragilis* M. Bieb. (Ригин, 1965, 1976; Суриков, Киссель, 1985;

Распределение образцов пшеницы по эффективности образования гибридных зерновок при опылении рожью

Уровень завязываемости гибридных зерновок, %				Всего образцов	Лит. источник
0–10	10–30	30–50	50 и более		
48	2	–	–	50	Рехметулин, 1987
97	14	6	9	126	Ригин, 1976
3	3	1	10	17	Суриков, Киссель, 1985
105	20	1	5	131	Zheng-Song et al., 1998
53	3	3	2	61	Singh, Sethi, 1991
29	23	11	34	97	Rui et al., 1995
577	27	4	6	614	Zeven, 1987
477	67	29	34	607	Zeven, 1987*
1389	159	55	100	1703	Всего
81.6	9.3	3.2	5.9	100	Доля от общего числа образцов, %

Примечание. Интервалы для распределения сортов по группам взяты из классической работы А. Lein (1943).

* Образцы из других литературных источников, цитируемые в работе А.С. Zeven (1987).



Скрещиваемость с рожью линий мягкой пшеницы с межсортовым замещением хромосом серии Chinese Spring/Hope, по данным (Riley, Chapman, 1967).

Рехметулин, 1987; Molnár-Láng, 2015). Различные аспекты проблемы скрещиваемости пшеницы с рожью и другими видами рассмотрены в обзорной статье (Molnár-Láng, 2015).

Гибридологический анализ скрещиваемости пшеницы с рожью и локализация генов легкой скрещиваемости

Первые сведения о наследовании признака «легкая скрещиваемость мягкой пшеницы с рожью» получены немецким ученым А. Lein (1943). Выяснение характера наследования признака у реципрокных гибридов F_1 – F_3 между сортом Chinese 466 из Аргентины, характеризующимся высокой (57.3 %) завязываемостью гибридных зерновок, и плохо скрещивающимися с рожью сортами Marguis (Канада), Peragis и Blausamtiger Kolben (Германия) с завязываемостью 1.9, 2.5 и 12.7 % соответственно, показало в F_1 доминирование низкой завязываемости, а в F_3 – дигибридное расщепление. Аллельные пары факторов (генов) были обозначены как *Kr1-kr1* (Kreuzbarkeitsgene) и *Kr2-kr2*, а генотипы родительских сортов – *kr1kr1kr2kr2* (Chinese 466), *Kr1Kr1Kr2Kr2* (Marquis и Peragis) и *Kr1Kr1kr2kr2* (Blausamtiger Kolben). Отмечено также, что доминантный аллель *Kr1* обладает более сильным ингибирующим эффектом роста пыльцевых трубок, чем *Kr2*, а различные генотипы характеризуются следующим процентом завязываемости гибридных зерновок: *Kr1Kr1Kr2Kr2* – до 10 %, *Kr1Kr1kr2kr2* – 10–30, *kr1kr1Kr2Kr2* – 30–50, *kr1kr1kr2kr2* – более 50 % (Lein, 1943).

Для установления хромосомной локализации генов *Kr1* и *Kr2* была использована серия из 21 линии с межсортовым замещением хромосом Chinese Spring/Hope (Sears et al., 1957; Riley, Chapman, 1967). При опылении диплоидной рожью у Chinese Spring (далее CS) наблюдали высокую (74.3 %) завязываемость гибридных зерновок, а сорт Hope таких зерновок практически не образовал. Существенное снижение уровня завязываемости зерновок обнаружено у линий с замещенными хромосомами 5A и 5B, хотя различия между линиями не имели статистического подтверждения (см. рисунок). Полученные данные навели R. Riley и V. Chapman на мысль, что замена хромосом 5B вызывает большую редукцию уровня скрещиваемости, чем хромосом 5A. Ген *Kr1* был локализован

в хромосоме 5B, а *Kr2* – в 5A (Riley, Chapman, 1967). Чтобы ответить на вопрос, рецессивные аллели *Kr*-генов поддерживают межродовую совместимость или, напротив, доминантные аллели ингибируют скрещиваемость, авторы процитированной работы протестировали линию CS nulli-5B-tetra-5D, у которой отсутствовали хромосомы 5B, но присутствовала в учетверенной дозе гомеологичная ей хромосома 5D. Эта линия, как и моносомик CS по хромосоме 5B, формировала зерновки при самоопылении. При опылении рожью в первом случае 116 цветков дали 67 гибридных зерновок (завязываемость 57.8 %), во втором – при опылении 261 цветка было получено 184 зерновки (70.5 %). Отсутствие хромосом 5B и, соответственно, пары рецессивных аллелей *kr1* или изменение их дозы не снижало уровень завязываемости гибридных зерновок. Из этого R. Riley и V. Chapman сделали вывод, что рецессивные аллели не активны, доминантные аллели гена *Kr1* действуют как ингибиторы скрещиваемости. Поскольку линии CS/Hope 5A и CS/Hope 5B, в отличие от сорта Hope, не теряли полностью способности образовывать гибридные зерновки при опылении рожью, эффекты ингибиторов *Kr1* и *Kr2*, по мнению этих ученых, были или аддитивными, или комплементарными.

Нужно отметить, что о возможном кумулятивном действии генов *Kr1* и *Kr2* ранее сообщил А. Lein (1943): гетерозиготные генотипы *Kr1kr1kr2kr2* и *kr1kr1Kr2kr2* имели более 10 % успешных скрещиваний с рожью, тогда как часть растений с генотипами *Kr1Kr1Kr2kr2* и *Kr1kr1Kr2Kr2* не завязала ни одной гибридной зерновки. Впоследствии это предположение подтвердили результаты работы (Falk, Kasha, 1983), было отмечено также, что рецессивные аллели *kr1* и *kr2* кумулятивным эффектом не обладали.

Для картирования гена *Kr1* в хромосоме 5B использовали гибриды, полученные от скрещивания замещенной линии CS/Hope 5B, имеющей низкую завязываемость зерновок при опылении рожью, с дителосомной линией CS DT5BL, у которой хромосома 5B была представлена парой телосоматриков по ее длинному плечу, а короткое плечо отсутствовало (Lange, Riley, 1973). По способности завязывать гибридные зерновки эта линия не отличалась от сорта CS. Средняя частота рекомбинации между *Kr1* и центромерой составила 11.45 ± 3.0 %. Локализацию гена *Kr1* в длинном плече хромосомы 5B подтвердили

L.A. Sitch с коллегами (1985), однако ген располагался на большем расстоянии от центромеры – 44.8 ± 3.28 % рекомбинации. Причиной такого несоответствия могло быть использование другой родительской формы – сорта Highbury.

Ген *Kr2* картировали у гибридов, полученных от скрещивания CS с линией CS/*T. spelta* 5A, у которой пара хромосом 5A мягкой пшеницы замещена на пару хромосом 5A от *T. spelta* (Sitch et al., 1985). Ген *Kr2* оказался тесно сцепленным (частота рекомбинации 4.8 ± 4.66 %) с геном *Vrn1* (Response to Vernalization), определяющим яровой тип развития растений пшеницы, и был расположен дистальнее гена *Q* (Squarehead/spelt), обуславливающего образование спельтоидного типа колоса (McIntosh et al., 2014), на расстоянии 38.1 ± 10.60 % рекомбинации от него (Sitch et al., 1985). Примерно одинаковое положение *Kr1* и *Kr2* по отношению к центромере авторы рассматривали как доказательство в пользу гомеоаллельности этих генов. Кроме того, в данной работе статистически значимые различия по завязываемости гибридных зерновок были выявлены у эуплоидных растений сорта CS и у полученных на его основе моносомиков моно-5B и дителосомных линий DT5BL. Эуплоидные растения CS завязывали в два раза меньше зерновок, чем растения двух упомянутых линий. Этот эффект L.A. Sitch с коллегами (1985) связали с уменьшением дозы короткого плеча хромосомы 5B и предположили присутствие в нем супрессора скрещиваемости. Позднее наличие такого супрессора, получившего название *SKr* (Suppressor of crossability), было доказано методами молекулярно-генетического картирования (Tixier et al., 1998).

Еще один ген, *Kr3*, был картирован у гексаплоидной пшеницы в хромосоме 5D (Krolow, 1970). У доминантного аллеля этого гена эффект ингибирования скрещиваемости был слабее, чем у *Kr1* и *Kr2*. При гибридизации с рожью влияние *Kr3* зачастую оказывалось статистически незначимым, и в ряде работ (Riley, Chapman, 1967; Falk, Kasha, 1983; Sitch et al., 1985; Zheng et al., 1992) участие хромосомы 5D в контроле завязываемости пшенично-ржаных гибридных зерновок не подтверждено. Однако действие *Kr3* как ингибитора межродовой совместимости удалось продемонстрировать при гибридизации с *Hordeum bulbosum* L. на линиях CS/Норе 5D и CS/Норе 5A, получивших от сорта-донора Норе хромосомы с доминантными аллелями генов *Kr3* и *Kr2* соответственно (Snare et al., 1979). Снижение скрещиваемости с *H. bulbosum* у этих замещенных линий было примерно одинаковым, т. е. эффект гена *Kr3* был равен эффекту гена *Kr2*.

Ген *Kr4* обнаружен моносомным анализом линии мягкой пшеницы J-11 из провинции Сычуань (Китай). Эта линия показала почти 100 % завязываемость гибридных зерновок при опылении рожью (Zheng et al., 1992). Наследование признака хорошей скрещиваемости изучали у гибридов F₁ между линией J-11 и моносомными линиями сортов Abbondanza (скрещиваемость с рожью менее 2.13 %, предположительный генотип *Kr1Kr1Kr2Kr2*) и Chinese Spring (генотип *kr1kr1kr2kr2*). В первом случае присутствие хромосом 1A, 5A и 5B от линии J-11 оказывало положительное влияние на успех скрещивания с рожью, в то время как у гибридов с моносомниками CS

для тех же хромосом наблюдали снижение скрещиваемости. При этом влияние хромосомы 1A на завязываемость зерновок оказалось сильнее, чем 5A (*kr2*), но слабее, чем 5B (*kr1*). Это позволило Y.L. Zheng с коллегами (1992) сделать вывод о наличии в хромосоме 1A линии J-11 дополнительного гена *kr4*, сходного по действию с *kr1* и *kr2*. Точная хромосомная локализация *kr4* пока остается неизвестной.

Молекулярно-генетическое картирование гена *SKr* и поиск локусов, влияющих на уровень скрещиваемости пшеницы с рожью

Новые возможности для точной локализации генов легкой скрещиваемости пшеницы с рожью возникли в связи с введением в генетический анализ технологии молекулярного маркирования и созданием насыщенных молекулярно-генетических карт (Xie et al., 1993; Nelson et al., 1995; Cadalen et al., 1997; Röder et al., 1998; Somers et al., 2004; Leonova, 2013; Khlestkina, 2014). Результаты работ разных исследователей по молекулярным маркерам и картам хромосом мягкой пшеницы и других видов трибы Triticeae доступны в цифровой базе данных GrainGenes (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>).

Основополагающая работа по определению локусов количественных признаков (QTLs), влияющих на скрещиваемость, выполнена с использованием маркеров RFLP на популяции из 187 ДН-линий, производных от гибрида CS×Courtot (Tixier et al., 1998). Скрещиваемость родительских форм и всех ДН-линий проверяли путем опыления пыльной ржи сорта Dankowskie Nowe, высокий уровень скрещиваемости был подтвержден для CS (95 %, генотип *kr1kr1kr2kr2*), низкий – для Courtot (10 %, *Kr1Kr1kr2kr2*) (Gay, Bernard, 1994). Для локализации в хромосомах QTLs, оценки их аддитивных эффектов и эффектов доминирования М.Н. Тихер с коллегами (1998) применяли метод логистической линейной регрессии, который приложим к линиям, полученным от F₁ путем самоопыления или бек-кроссирования, и ДН-линиям, при условии, что имеется информация об их генотипах по RFLP, RAPD или другим типам маркеров (Kearsey, Hуne, 1994). О местоположении QTLs судили по отношению величины аддитивного эффекта к фенотипической дисперсии:

$$avp = a^2/\sigma_p^2,$$

где a – аддитивный эффект, σ_p^2 – фенотипическая дисперсия, p – вероятность успешного скрещивания.

Всего в хромосомах 5B и 7A у ДН линий было обнаружено три локуса от сорта Courtot, подавляющие способность скрещиваться с рожью. При этом в хромосомах 5A (*Kr2*) и 5D (*Kr3*) таких локусов не найдено. Главный локус ($avp = 16.8$ %) находился в дистальном районе короткого плеча хромосомы 5B вблизи маркера *Xfba367*, который имел наибольший аддитивный эффект ($a = 13.6$) и был тесно сцеплен (2.5 cM) с маркером *Xpsr170*. Другой локус, ассоциированный с маркером *Xtam51* (хромосома 7AL), оказывал значительный аддитивный эффект ($a = 8.1$) при рассмотрении его в модели вместе с *Xfba367*. Еще один QTL, влияющий на скрещиваемость и, по-видимому, относящийся к гену *Kr1*, был картирован в длинном плече хромосомы 5B и фланкирован RFLP-

маркером *Xwg583* ($a = 6.1$; $avp = 3.3$ %) и SSR-маркером *Xgwm271*. Этот QTL оказывал более слабое влияние на фенотипическое проявление признака, для расчета его эффекта понадобилось привлечь методы маркерной логистической регрессии с двумя QTL в хромосоме 5B (Tixier et al., 1998).

Ранее в процедурах по картированию *Kr*-генов изучали расщепление в потомствах гибридов от скрещивания дителосомной по длинному плечу хромосомы 5B линии CS (*kr1kr1*) с замещенной линией CS/Норе 5B или сортом Highbury, имеющими доминантные аллели гена *Kr1*, и рассчитывали частоту рекомбинации между *kr1* и центромерой. Влияние короткого плеча хромосомы 5B CS на скрещиваемость не обнаружено (Lange, Riley, 1973; Sitch et al., 1985). Однако в работе L.A. Sitch с коллегами (1985) показано, что уменьшение дозы 5BS сопровождалось повышением уровня скрещиваемости CS с *H. bulbosum*. Выявление у гибрида CS×Courtot в коротком плече 5B локуса, существенно влияющего на уровень скрещиваемости с рожью, дало основание предположить наличие у сорта Courtot еще одного доминантного гена, подавляющего межродовую гибридизацию. Ген-супрессор был обозначен как *SKr* (Suppressor of crossability) (Tixier et al., 1998). Работа по его молекулярному картированию выполнена D. Lamoueux с коллегами (2002). Анализ QTLs проводили на основе тех же фенотипических данных, что были получены M.H. Tixier с коллегами (1998), но для картирования использовали преимущественно маркеры AFLP. Молекулярная карта хромосомы дистального участка 5BS была увеличена на 16.1 сМ путем интегрирования маркеров E36M49-287 (после секвенирования назван *Xdl103*) и E32M61-233. Несколько маркеров были также интегрированы в хромосомную карту 5B в район центромеры. Анализ подтвердил наличие в 5BS главного QTL ($a = 15.9$ %; $avp = 22.1$ %), ингибирующего скрещиваемость с рожью, который наиболее вероятно расположен на участке размером в 5.1 сМ между маркерами *Xdl103* и *Xfba367* и на расстоянии 12.7 сМ от дистального конца хромосомы. Поиск областей, ортологичных гену *SKr*, был проведен посредством скрининга библиотеки ВАС-клонов риса с помощью зондов *Xpsr170* и *Xdl103* (клонированный маркер AFLP E36M49-287), картированных вблизи *SKr*. В хромосомах 5 и 6 генома риса обнаружены QTLs с функциями, близкими к *SKr*, в том числе: локус f_5 , ответственный за фертильность (Wang et al., 1998), локус S_5 , контролирующей стерильность у межсортовых гибридов (Liu et al., 1997), а также локус S_{10} , детерминирующий мужскую стерильность (Lorieux et al., 2000).

Создание насыщенной генетической карты для района хромосомы 5BS с геном *SKr* получило продолжение в работе W. Alfares с коллегами (2009). Они изучали популяцию линий-потомков F_6 от самоопыления гибридов MP98×Courtot. Родительская линия MP98 была отобрана по признаку высокой скрещиваемости с рожью (70 ± 11.3 %) из популяции дигаплоидов гибрида CS×Courtot (Tixier et al., 1998; Lamoueux et al., 2002). Для картирования были применены новые маркеры из опубликованных баз данных: для хромосомы 5BS было взято восемь маркеров, детектирующих полиморфизм у родительских форм, включая микросателлиты *Xgwm234*, *Xgpw4098*,

Xwmc149 и *Xgwm443*, все они располагались проксимально по отношению к гену *SKr* (Alfares et al., 2009). Среди них *Xgwm234* был локализован довольно близко к *SKr* (0.2 сМ). Для насыщения карты и поиска маркеров в дистальной области привлекли дополнительные маркеры с EST-карты генома ячменя (Stein et al., 2007) как наиболее родственного пшенице злака. В результате были найдены два EST-маркера, GBR0233 и GBR1541, картированные как RFLP-зонды дистально и проксимально от *SKr* соответственно.

Секвенированная последовательность маркера GBR0233 оказалась гомологична участку гена риса *Os12g44150* (хромосома 12L) (Alfares et al., 2009), который, в свою очередь, относится к группе генов *Os12g44180–Os12g44250*, идентифицированных в другой работе как гомологи гена *GSP* (Grain softness protein = белок мягкозерности зерновки) мягкой пшеницы (Chantret et al., 2004). На основе последовательности ВАС клона 1793L02 (GenBank #CT009585), содержащего ген *GSP*, авторы разработали сцепленные с геном *SKr* SSR-маркеры *Xcfb306* и *Xcfb309*. Кроме того, последовательность RFLP-маркера GBR0233 проявляла гомологию с двумя EST-контигами мягкой пшеницы, один из которых, CTG_WHP_856.1-G356.103K22R011024, содержал специфичную для хромосомы 5B последовательность ATPase1-5B, для ее детекции также была разработана пара праймеров (Alfares et al., 2009).

Маркеры *Xcfb306*, *Xcfb309*, ATPase1-5B применяли для скрининга библиотеки ВАС-клонов сорта CS. Были выделены ВАС-клоны, 2163O14 и 317L24A, расположенные проксимально и дистально по отношению к области *SKr* соответственно. Секвенирование этих клонов дало информацию для разработки дополнительных ISBP- и SSR-маркеров. Определены 5B-специфичные SSR-маркеры *Xcfb341* и *Xcfb382*, тесно сцепленные с локусом *SKr*. Таким образом, ген *SKr* был картирован в интервале 0.1 сМ с тесно сцепленными SSR-маркерами *Xcfb306*, *Xcfb382*, *Xcfb341* и фланкирован в промежутке 0.3 сМ между GBR0233 (проксимальное положение) и *Xgwm234* (дистальное положение) (Alfares, 2009; Alfares et al., 2009). Позднее была показана достоверная ассоциация гена *SKr* и маркеров *Xcfb341*, TGlc2 (ISBP), gene12 и gene13, последние два получены на основе ортологичных генов риса *Os12g44100-1* и *Os12g44090* соответственно (Bouguennec et al., 2018). Маркеры *Xcfb306* и *Xcfb341* использовали при картировании гена *SKr* и в других популяциях, например популяции F_2 (Renan×CS) (Alfares et al., 2009), а также для молекулярно-генетического картирования хромосомы 5B (Timonova et al., 2013).

Другая попытка картирования генов легкой скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью предпринята в работе японских исследователей (Mishina et al., 2009). Для картирования использовали рекомбинантные по хромосоме 5B инбредные линии (CS×CS/Cheyenne5B) и 81 SSR-маркер из работы D.J. Somers с коллегами (2004) и интернет-ресурса Wheat composite 2004 map at GrainGenes 2.0 (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>). Включение в анализ описанных ранее маркеров *Xcfb341* и *Xgwm234* (Tixier et al., 1998; Lamoueux et al., 2002; Alfares et al., 2009) не дало положительных результатов из-за отсутствия полиморфизма у родительских форм. В этой популяции основной по силе

QTL (*SKr*) был тесно сцеплен с SSR-маркером *Xgwm443* хромосомы 5B и ограничен генетическими локусами *Xcfd5* и *Xbarc216* (интервал 50 сМ), расположенными дистально и проксимально соответственно (Mishina et al., 2009). Список молекулярных маркеров, сцепленных с геном *SKr*, приведен в Приложении¹.

Возможность практического использования маркеров гена *SKr* в маркер-ориентированной селекции (marker assisted selection, MAS) продемонстрирована в работах (Alfares et al., 2009; Vouguennec et al., 2018). Так, на этапах получения гибридов от скрещивания линии Ct(FK5B), у которой пара хромосом 5B Courtot была замещена на пару гомологов от японского сорта Fukuho Komugi, имеющего хорошую скрещиваемость, с шестью сортами мягкой пшеницы с плохой скрещиваемостью и проведения беккроссов BC₂F₂ наличие/отсутствие рецессивных аллелей *skr* контролировали с помощью маркеров *Xcfb306* и *Xcfb341*. Практически все гибридные линии показали полное соответствие между наличием диагностических фрагментов маркеров *Xcfb306* и *Xcfb341* и ожидаемым уровнем скрещиваемости с рожью (Alfares et al., 2009).

В работе A. Vouguennec с коллегами (2018) для контроля передачи рецессивных аллелей *skr* от двух линий, полученных W. Alfares с коллегами (2009), в сорт пшеницы Barok использовали как уже известные SSR-маркеры *Xcfb306*, *Xcfb341* и *Xgwm234*, так и в дополнение к ним новые разработанные маркеры TGlc2 (ISBP), gene12 и gene13. Маркеры TGlc2, *Xcfb341* и gene12 косегрегировали с *SKr*. На каждом этапе скрещиваний (до BC₃F₂) гибридные формы тестировали на наличие молекулярных маркеров, благодаря чему подтвердили возможность их использования в контроле передачи рецессивного аллеля *skr* в другие сорта. Кроме того, диагностическая эффективность маркеров *Xcfb341*, TGlc2 gene12 и gene13 была проверена при генотипировании 15 сортов и линий мягкой пшеницы различного географического происхождения. По результатам молекулярного скрининга, 11 из них (12 по маркеру gene13) имели правильную ассоциацию «маркер-признак», а для четырех сортов с плохой скрещиваемостью (трех в случае gene13) соотнести признак и диагностические фрагменты маркеров не удалось – продукты амплификации у них по размеру соответствовали аллелю «легкой скрещиваемости» (Vouguennec et al., 2018).

Молекулярно-генетическое картирование гена *Kr1*

Сначала местоположение гена *Kr1* было определено на расстоянии 20 сМ от гена-супрессора гомеологичного спаривания хромосом *Ph1*, расположенного в проксимальной области хромосомы 5BL (Snare et al., 1995). По результатам последующих исследований (Lamougeux et al., 2002) *Kr1* был локализован на расстоянии 90.3 сМ от дистального конца 5BL между маркерами E33M60-233 (AFLP) и *Xgwm271* (SSR), при этом наблюдали независимое расщепление потомства по генам *Kr1* и *SKr*. Эффект QTL, который был соотнесен с *Kr1*, оказался намного слабее ($a = 7.9\%$; $avp = 5.5\%$) эффекта *SKr* ($a = 15.9\%$; $avp = 22.1\%$).

Для уточнения локализации гена *Kr1* I. Bertin с коллегами (2009) использовали популяцию рекомбинантных линий, полученных от скрещивания сорта Hobbit sib, несущего реципрокно-транслоцированные плечи хромосом 5BL-7BL и 5BS-7BS, с замещенной линией Hobbit sib (CS 5BL, 7BL), у которой длинные плечи хромосом 5B и 7B были замещены на гомологи от CS. Показано, что *Kr1* расположен в области 13 сМ между SSR-маркерами *Xgwm213* и *Xgwm371*. С помощью этих маркеров у мутантной линии *ph1b* подтверждена локализация вблизи *Ph1* гена *Kr1*. Сведения о локализации *Ph1* и установленная синтения содержащего его участка по отношению к хромосомам 9 риса и Bd4 коротконожки *Brachypodium distachyon* L. позволили привлечь новые маркеры для тонкого картирования *Kr1* и выявить два локуса, влияющих на скрещиваемость с рожью. Один из них расположен проксимально к гену *Ph1* на расстоянии не более 2 сМ и фланкирован EST-SSR-маркерами *Xw5145* (дистальное положение) и *Xw9340* (проксимальное положение). Этот район также включает SSR-маркер *Xgwm213*, ранее примененный для картирования *Kr1*. Другой участок – *Crossability region 2*, расположенный дистально от *Ph1*, оказался более важным для тонкого картирования, поскольку имел выше уровень рекомбинации, а также синтению с участком хромосомы Bd4 у *B. distachyon* размером 2.5 Мб. Участок *Crossability region 2* ограничен в интервале 14 сМ EST-SSR-маркерами 1275L15_cg3 и Os09g38060 и включает SSR-маркер *Xgwm371*. Линии с рекомбинацией по этому участку могли скрещиваться с рожью даже при наличии доминантных аллелей гена *Kr1*. Нужно отметить, что первоначально картирование *Kr1* на участке в 13 сМ между SSR-маркерами *Xgwm213* и *Xgwm371* не позволило доказать присутствие второго локуса. Перечень молекулярных маркеров, сцепленных с локусами *Kr1* и *Crossability region 2*, представлен в Приложении.

В настоящее время удалось определить нуклеотидную последовательность доминантного (от сорта Mazhamai) и рецессивного (от CS) аллелей гена *Kr1*. Основой для этого послужили работы японских исследователей (Manickavelu et al., 2009a, b), изучивших экспрессию генов в тканях пестиков у рекомбинантных инбредных линий, различающихся по скрещиваемости с рожью, при этом впервые получены дифференциально экспрессированные фрагменты кДНК (differentially expressed fragment, DEF), среди которых, возможно, были фрагменты гена *Kr1*. Путем сравнения полученных DEF-последовательностей с последовательностями баз данных генбанков DDB Blastx и NCBI Blast обнаружены по меньшей мере две нуклеотидные последовательности, относящиеся к гену *Kr1*. Фрагмент DEF1 (#AB289691) был идентифицирован как гомолог гена *ZmPtila*, который входит в группу PTK1-подобных киназ кукурузы (Pti1-like kinases) и участвует в стимулировании прорастания пыльцевых трубок. Последовательность DEF2 (#AB379558.1) была гомологична гену кальций-зависимой протеинкиназы риса – CDPK (Calcium-dependent protein kinase) – белку, участвующему в передаче различных стресс-чувствительных сигналов при развитии цветка (Manickavelu et al., 2009a, b).

На основе опубликованной последовательности кДНК гена *Kr1* (#AB379558.1) китайские ученые с помощью

¹ Приложение см. по адресу:
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2020-24/appx7.pdf>

специфичных праймеров амплифицировали фрагменты этого гена у трех сортов пшеницы (Cai et al., 2012). Полученные последовательности на 85 % были гомологичны гену *SRK* (S-locus receptor kinase) (Stein et al., 1991), который экспрессируется в тканях пестика и отвечает за распознавание пыльцы у вида *Brassica oleracea* L. Наряду с другими генами *S*-локуса, *SRK* участвует в контроле совместимости рыльца пестика с чужеродной пыльцой.

На базе той же частичной последовательности гена *Kr1* (#AB379558.1) были разработаны наборы праймеров, позволившие провести полное секвенирование этого гена с помощью методов прогулки по геному (Genome walking) и быстрой амплификации концов кДНК (Rapid amplification of cDNA ends) (Cai et al., 2016). У плохо скрещивающегося с рожью сорта Mazhamai (*Kr1*/–) последовательность гена имеет длину 4006 п. н. и содержит три интрона, четыре экзона общей длиной 1671 п. н., которые кодируют 557 аминокислот. У сорта CS (*kr1/kr1*) последовательность гена короче (3945 п. н.) и только на 56.24 % гомологична доминантной аллели. Основные отличия рецессивного аллеля от функционального отмечены в третьем и четвертом экзонах, которые у *kr1* содержат большое количество стоп-кодонов, что указывает на невозможность его экспрессии.

Другие гены скрещиваемости пшеницы с рожью

Все описанные выше гены и QTLs, ответственные за скрещиваемость с рожью, характерны для мягкой пшеницы. Синтетическая гексаплоидная пшеница имеет тот же геномный состав, что и мягкая, но обладает куда более широким генетическим разнообразием, поскольку для ее получения в качестве родительских форм привлекают различных представителей тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$, ВВАА) и вида *Ae. tauschii* (Хакимова и др., 2019). Это позволяет предположить, что у синтетической пшеницы могут присутствовать другие локусы, эффект которых будет схож с генами семейства *Kr*.

Действительно, такие гены обнаружены у синтетической гексаплоидной пшеницы Am3, полученной путем гибридизации пшеницы карталинской *T. carthlicum* Nevski = *T. persicum* Vav. с *Ae. tauschii* (Zhang et al., 2011). После скрещивания Am3 с китайским сортом пшеницы Laizhou953 при последующем многократном беккроссировании и самоопылении гибридов популяция из интрогрессивных линий BC₅F₆ была подвергнута молекулярному скринингу с использованием 1256 SSR-маркеров. Всего было найдено 13 QTL, для 5 из них, *QCa.caas.1A*, *QCa.caas.2D*, *QCa.caas.4B*, *QCa.caas.5B* и *QCa.caas.6A*, влияние на скрещиваемость установлено в обеих провинциях. Наиболее сильный локус *QCa.caas.5B* в хромосоме 5BS был сцеплен с SSR-маркером *Xwmc149* (унаследован от *T. carthlicum*), что позволило ассоциировать его с геном *SKr*. Дополнительные локусы отмечены в хромосомах 1A, 2D, 4B и 6A. Локус *QCa.caas.1A*, полученный также от пшеницы карталинской и фланкированный SSR-маркерами *Xbarc213* (проксимальный) и *Xbarc287* (дистальный) в интервале 10 сМ в коротком плече хромосомы 1A, интересен тем, что он может относиться к *Kr4*. Как утверждают L. Zhang с коллегами

(2011), три других локуса – *QCa.caas.2D* (унаследован от *Ae. tauschii*), *QCa.caas.4B* и *QCa.caas.6A* (унаследованы от Laizhou953) – были открыты впервые.

Заключение

Насущная необходимость обогащения генофонда пшеницы новыми аллелями генов, прежде всего контролирующими различные адаптивные реакции растений, стимулирует проведение исследований по поиску новых форм, легко скрещивающихся с представителями родов *Secale*, *Aegilops* и *Hordeum*, а также по изучению генетики межродовой совместимости. Полученные новые знания о генетической природе признака «легкая скрещиваемость» напрямую связаны с введением в генетический анализ разных типов молекулярных маркеров, построением насыщенных генетических карт хромосом пшеницы, молекулярно-генетическим картированием *Kr*-генов и идентификацией QTLs, влияющих на успех межродовой гибридизации, созданием доступного для изучения исходного материала и формированием общего информационного банка данных.

В настоящее время на молекулярно-генетических картах локализованы гены *SKr* и *Kr1* и разработано значительное число ассоциированных с ними маркеров. Однако примеры применения этих маркеров в маркер-ориентированной селекции пока немногочисленны. Как сообщается в литературе, с определенной долей успеха эффективны тесно сцепленные и косегрегирующие с геном *SKr* маркеры TGlс2, *Xcfb341* и gene12. В качестве дополнительных маркеров могут выступать gene13, *Xcfb306* и *Xgwm234*. С их помощью удалось отследить интрогрессию участка хромосомы, ассоциированного с легкой скрещиваемостью, в отдельные сорта пшеницы, что во многом ускорило процесс создания желаемых форм. Эффективность маркеров, сцепленных с геном *Kr1* и районом *Crossability region 2*, в контроле такой передачи, а также для скрининга *ex situ* коллекций пшеницы только предстоит проверить. Большие перспективы открываются в связи с опубликованной недавно полной нуклеотидной последовательностью гена *Kr1*, что дает возможность разработки внутригенных аллель-специфичных маркеров.

Поиск генов легкой скрещиваемости с рожью продолжается. Примером может послужить синтетическая гексаплоидная пшеница Am3, где с помощью молекулярных маркеров обнаружено три новых QTL. Созданные путем гибридизации пшеницы с рожью разного типа генетические линии, сорта, содержащие транслокации и интрогрессии с чужеродными аллелями генов, формируют ценный ресурс для проведения научных исследований и селекции.

Список литературы / References

- Писарев В.Е. Амфидиплоиды «яровая пшеница × яровая рожь». *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*. 1960;32(2):37-55.
[Pisarev V.E. Amphidiploids “spring wheat × spring rye”. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selekcii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1960;32(2):37-55. (in Russian)]
Рехметулин Р.М. Скрещиваемость аргентинских сортов яровой мягкой пшеницы с диплоидной и тетраплоидной рожью. *Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и селекции*. 1987;111:77-81.

- [Rekhetulin R.M. Crossability in Argentine spring soft wheat varieties with diploid and tetraploid rye. *Bulletin of Applied Botany, Genetics, and Plant Breeding*. 1987;111:77-81. (in Russian)]
- Рехметулин Р.М. Использование форм мягкой пшеницы AM 808 и MA 808 в скрещивании с рожью. *Докл. ВАСХНИЛ*. 1988;9:7-10. [Rekhetulin R.M. Use of soft wheat forms AM 808 and MA 808 in crosses with rye. *Doklady VASKhNIL = Reports of the Academy of Agricultural Sciences*. 1988;9:7-10. (in Russian)]
- Ригин Б.В. Скрещивание разноросомных групп пшеницы и *Triticale* с рожью. *Сб. тр. аспирантов и молодых научных сотрудников*. Ленинград, 1965;6(10)27-35. [Rigin B.V. Crossing of different chromosome groups of wheat and *Triticale* to rye. *Collection of Papers of Postgraduates and Young Scientists*. Leningrad, 1965;6(10)27-35. (in Russian)]
- Ригин Б.В. Скрещиваемость пшеницы с рожью. *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*. 1976;58(1):12-34. [Rigin B.V. Crossability of wheat with rye. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1976;58(1):12-34. (in Russian)]
- Суриков И.М., Киссель Н.И. Наследование хорошей скрещиваемости озимой пшеницы с рожью. *Цитология и генетика*. 1980;14(4):71-73. [Surikov I.M., Kissel N.I. Inheritance of good winter wheat-rye crossability. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 1980;14(4):71-73. (in Russian)]
- Суриков И.М., Киссель Н.И. Скрещиваемость мягкой пшеницы с диплоидной и тетраплоидной рожью. *Цитология и генетика*. 1985;19(1):40-43. [Surikov I.M., Kissel N.I. Crossability of bread wheat with diploid and tetraploid rye. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 1985;19(1):40-43. (in Russian)]
- Суриков И.М., Киссель Н.И. Скрещиваемость культурного ячменя с мягкой пшеницей. *Цитология и генетика*. 1987;21(3):221-225. [Surikov I.M., Kissel N.I. Crossability of *Hordeum vulgare* with *Triticum aestivum*. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 1987;21(3):221-225. (in Russian)]
- Хакимова А.Г., Губарева Н.К., Кошкин В.А., Митрофанова О.П. Генетическое разнообразие и селекционная ценность синтетической гексаплоидной пшеницы, привлеченной в коллекцию ВИР. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):738-745. [Khakimova A.G., Gubareva N.K., Koshkin V.A., Mitrofanova O.P. Genetic diversity and breeding value of synthetic hexaploid wheat introduced into the VIR collection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):738-745. DOI 10.18699/VJ19.548. (in Russian)]
- Alfares W. Analyses génétiques et moléculaires du locus *SKr* impliqué dans l'aptitude du blé (*Triticum aestivum* L.) au croisement avec le seigle (*Secale cereale* L.). 2009. Available at: <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00724743>. (in French).
- Alfares W., Bouguennec A., Balfourier F., Gay G., Bergès H., Vautrin S., Sourdille P., Bernard M., Feuillet C. Fine mapping and marker development for the crossability gene *SKr* on chromosome 5BS of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetics*. 2009;183(2):469-481. DOI 10.1534/genetics.109.107706.
- Backhouse W.O. Note on the inheritance of "crossability". *J. Genet.* 1916;6(2):91-94.
- Bertin I., Fish L., Foote T.N., Knight E., Snape J., Moore G. Development of consistently crossable wheat genotypes for alien wheat gene transfer through fine-mapping of the *Kr1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119(8):1371-1381. DOI 10.1007/s00122-009-1141-z.
- Bouguennec A., Lesage V.S., Gateau I., Sourdille P., Jahier J., Lonnet P. Transfer of recessive *skr* crossability trait into well-adapted French wheat cultivar Barok through marker-assisted backcrossing method. *Cereal Res. Comm.* 2018;46(4):604-615. DOI 10.1556/0806.46.2018.043.
- Cadalen T., Boeuf C., Bernard S., Bernard M. An intervarietal molecular marker map in *Triticum aestivum* L. Em. Thell. and comparison with a map from a wide cross. *Theor. Appl. Genet.* 1997;94(3-4):367-377. DOI 10.1007/s001220050425.
- Cai H., Liu Q. Characterizing the sequences of *Kr* gene in common wheat. *Triticeae Genomics Genetics*. 2012;3(4):38-43. DOI 10.5376/tgg.2012.03.0004.
- Cai H., Zhao W., Xu Z., Jiang W., Yao Y., Zhao Y. the differences of molecular structure of dominant *Kr1* and recessive *kr1* gene in common wheat. *J. Nucl. Agric. Sci.* 2016;30(5):841-849. (in Chinese)
- Cakmak I., Derici R., Torun B., Tolay I., Brau H.J., Schlegel R. Role of rye chromosomes in improvement of zinc efficiency in wheat and triticale. *Plant Soil.* 1997;196:249-253. DOI 10.1023/A:1004210309876.
- Chantret N., Cenci A., Sabot F., Anderson O., Dubcovsky J. Sequencing of the *Triticum monococcum* hardness locus reveals good microcolinearity with rice. *Mol. Genet. Genomics*. 2004;271(4):377-386. DOI 10.1007/s00438-004-0991-y.
- Crespo-Herrera L.A., Garkava-Gustavsson L., Åhman I. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Hereditas*. 2017;154(14):1-9. DOI 10.1186/s41065-017-0033-5.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. *Crop Sci.* 2003;43(2):710-717. DOI 10.2135/cropsci2003.7100.
- Falk D., Kasha K.J. Comparison of the crossability of rye (*Secale cereale*) and *Hordeum bulbosum* onto wheat (*Triticum aestivum*). *Can. J. Genet. Cytol.* 1981;23(1):81-88. DOI 10.1139/g81-010.
- Falk D., Kasha K.J. Genetic studies of the crossability of hexaploid wheat with rye and *Hordeum bulbosum*. *Theor. Appl. Genet.* 1983;64(4):303-307. DOI 10.1007/BF00274168.
- Fedak G., Jui P.Y. Chromosomes of Chinese Spring wheat carrying genes for crossability with Betzes barley. *Can. J. Genet. Cytol.* 1982;24(2):227-233. DOI 10.1139/g82-024.
- Fu Y.B., Somers D.J. Genome-wide reduction of genetic diversity in wheat breeding. *Crop Sci.* 2009;49(1):161-168. DOI 10.2135/cropsci2008.03.0125.
- Gay G., Bernard M. Production of intervarietal substitution lines with improved interspecific crossability in the wheat cv Courtot. *Agro-nomie*. 1994;14(1):27-32. DOI 10.1051/agro:19940103.
- Hao C., Wang L., Zhang X., You G., Dong Y., Jia J., Liu X., Shang X., Liu S., Cao Y. Genetic diversity in Chinese modern wheat varieties revealed by microsatellite markers. *Sci. China Ser. C*. 2006;49(3):218-226. DOI 10.1007/s11427-006-0218-z.
- Hiebert C.W., Thomas J.B., Somers D.J., McCallum B.D., Fox S.L. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2007;115(6):877-884. DOI 10.1007/s00122-007-0604-3.
- Jalani B.S., Moss J.P. The site of action of crossability genes (*Kr1*, *Kr2*) between *Triticum* and *Secale*. II. Proportion of pistils containing pollen tubes and effects of alternate pollination on seed set. *Euphytica*. 1981;30(1):105-112. DOI 10.1007/BF00033665.
- Kahiluoto H., Kaseva J., Balek J., Olesen J.E., Ruiz-Ramos M., Gobin A., Kersebaum K.C., Takáč J., Ruget F., Ferrise R., Bezak P., Capellades G., Dibari C., Mäkinen H., Nendel C., Ventrella D., Rodríguez A., Bindi M., Trnka M. Decline in climate resilience of European wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2019;116(1):123-128. DOI 10.1073/pnas.1804387115.
- Kearsey M.J., Hyne V. QTL analysis: a simple 'marker-regression' approach. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89(6):698-702. DOI 10.1007/BF00223708.
- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2014;4(3):236-244. DOI 10.1134/S2079059714030022.
- Koba T., Shimada T. Crossability of common wheat [*Triticum aestivum*] with *Aegilops squarrosa*. *Wheat Inf. Serv.* 1993;77:7-12.
- Krolow K.D. Untersuchungen fiber die Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 1970;64:44-72. (in German)

- Lamoureux D., Boeuf C., Regad F., Garsmeur O., Charmet G., Sour-dille P., Lagoda P., Bernard M. Comparative mapping of the wheat 5B short chromosome arm distal region with rice, relative to a crossability locus. *Theor. Appl. Genet.* 2002;105(5):759-765. DOI 10.1007/s00122-002-0916-2.
- Lange W., Riley R. The position on chromosome 5B of wheat of the locus determining crossability with rye. *Genet. Res.* 1973;22(2):143-153. DOI 10.1017/S0016672300012933.
- Lange W., Wojciechowska B. The crossing of common wheat (*Triticum aestivum* L.) with cultivated rye (*Secale cereale* L.). I. Crossability, pollen grain germination and pollen tube growth. *Euphytica.* 1976;25(1):609-620. DOI 10.1007/BF00041598.
- Lange W., Wojciechowska B. The crossing of common wheat (*Triticum aestivum* L.) with cultivated rye (*Secale cereale* L.). II. Fertilization and early post-fertilization developments. *Euphytica.* 1977; 26(2):287-297. DOI 10.1007/BF00026990.
- Lein A. Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. *Mol. General Genet. MGG.* 1943;81(1):28-61. DOI 10.1007/BF01847441. (in German)
- Leonova I.N. Molecular markers: Implementation in crop plant breeding for identification, introgression and gene pyramiding. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2013;3(6):464-473. DOI 10.1134/S2079059713060051.
- Li Z., Ren Z., Tan F., Tang Z., Fu S., Yan B., Ren T. Molecular cytogenetic characterization of new wheat-rye 1R(1B) substitution and translocation lines from a Chinese *Secale cereale* L. Aigan with resistance to stripe rust. *PLoS One.* 2016;11(9):1-6. DOI 10.1371/journal.pone.0163642.
- Liu K.D., Wang J., Li H.B., Xu C.G., Liu A.M., Li X.H., Zhang Q. A genome-wide analysis of wide compatibility in rice and the precise location of the *S5* locus in the molecular map. *Theor. Appl. Genet.* 1997;95(5-6):809-814. DOI 10.1007/s001220050629.
- Lorieux M., Ndjiondjop M.N., Ghesquière A. A first interspecific *Oryza sativa* × *Oryza glaberrima* microsatellite-based genetic linkage map. *Theor. Appl. Genet.* 2000;100(3-4):593-601. DOI 10.1007/s001229900061.
- Mago R., Miah H., Lawrence G.J., Wellings C.R., Spielmeier W., Bariana H.S., McIntosh R.A., Pryor A.J., Ellis J.G. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1. *Theor. Appl. Genet.* 2005;112(1):41-50. DOI 10.1007/s00122-005-0098-9.
- Manickavelu A., Koba T., Mishina K., Sassa H. Identification of differential gene expression for *Kr1* gene in bread wheat using annealing control primer system. *Mol. Biol. Rep.* 2009a;36(8):2111-2118. DOI 10.1007/s11033-008-9423-0.
- Manickavelu A., Koba T., Mishina K., Sassa H. Molecular characterization of crossability gene *Kr1* for intergeneric hybridization in *Triticum aestivum* (Poaceae: Triticeae). *Plant Syst. Evol.* 2009b; 278(1-2):125-131. DOI 10.1007/s00606-008-0139-3.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers J.W., Morris C.F., Appels R., Xia X. Catalogue of gene symbols for wheat. *KOMUGI Integrated Wheat Science Database.* 2014. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>.
- Mishina K., Sato H., Manickavelu A., Sassa H., Koba T. Molecular mapping of *SKr* for crossability in common wheat. *Breed Sci.* 2009; 59(5):679-684. DOI 10.1270/jsbbs.59.679.
- Molnár-Láng M. The crossability of wheat with rye and other related species. In: Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (Eds.). *Alien Introgression in Wheat: Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics.* Chem: Springer Int. Publ., 2015;103-120. DOI 10.1007/978-3-319-23494-6_4.
- Molnár-Láng M., Cseh A., Szakács É., Molnár I. Development of a wheat genotype combining the recessive crossability alleles *kr1kr1kr2kr2* and the 1BL.1RS translocation, for the rapid enrichment of 1RS with new allelic variation. *Theor. Appl. Genet.* 2010; 120(8):1535-1545. DOI 10.1007/s00122-010-1274-0.
- Nelson J.C., Sorrells M.E., Van Deynze A.E., Lu Y.H., Atkinson M., Bernard M., Leroy P., Faris J.D., Anderson J.A. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7. *Genetics.* 1995;141(2):721-731.
- Owuochi J.O., Briggs K.G., Taylor G.J. The efficiency of copper use by 5A/5RL wheat-rye translocation lines and wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Plant Soil.* 1996;180(1):113-120. DOI 10.1007/BF00015417.
- Pershina L.A. Plant chromosome engineering is an area of biotechnology. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2014;4(4):311-317. DOI 10.1134/S207905971404008X.
- Pershina L.A., Trubacheeva N.V. Interspecific incompatibility in the wide hybridization of plants and ways to overcome it. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2017;7(4):358-368. DOI 10.1134/S2079059717040098.
- Porceddu E., Ceoloni C., Lafiandra D., Tanzarella O.A., Scarascia Mugnozza G.T. Genetic resources and plant breeding: problems and prospects. In: Miller T.E., Koebner R.M.D. (Eds.). *Proc. 7th. Int. Wheat Genetics Symp., 13-19 July.* Cambridge, UK, Institute of Plant Science Research. Cambridge, 1988;1:17-21.
- Porter D.R., Webster J.A., Burton R.L., Puterka G.J., Smith E.L. New sources of resistance to greenbug in wheat. *Crop Sci.* 1991;31(6): 1502-1504. DOI 10.2135/cropsci1991.0011183X003100060021x.
- Pretorius Z.A., Singh R.P., Wagoire W.W., Payne T.S. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Dis.* 2000;84(2):203. DOI 10.1094/PDIS.2000.84.2.203B.
- Pyykkönen V.P., Pendinen G.I., Mitrofanova O.P. The characteristics of primary hybrids obtained in crosses between common wheat from China and cultivated rye. *Russ. J. Genet.* 2019;55(11):1306-1314. DOI 10.1134/S1022795419110115.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. *Euphytica.* 1998;100(1-3): 323-340. DOI 10.1023/A:1018361819215.
- Ren T.H., Chen F., Yan B.J., Zhang H.Q., Ren Z.L. Genetic diversity of wheat-rye 1BL.1RS translocation lines derived from different wheat and rye sources. *Euphytica.* 2012;183(2):133-146. DOI 10.1007/s10681-011-0412-3.
- Ren T., Tang Z., Fu S., Yan B., Tan F., Ren Z., Li Z. Molecular cytogenetic characterization of novel wheat-rye 1T1RS.1BL translocation lines with high resistance to diseases and great agronomic traits. *Front. Plant Sci.* 2017;8:799. DOI 10.3389/fpls.2017.00799.
- Ren T.H., Yang Z.J., Yan B.J., Zhang H.Q., Fu S.L., Ren Z.L. Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat. *Euphytica.* 2009;169(2):207-213. DOI 10.1007/s10681-009-9924-5.
- Riley R., Chapman V. The inheritance in wheat of crossability with rye. *Genet. Res.* 1967;9(3):259-267. DOI 10.1017/S0016672300010569.
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics.* 1998; 149(4):2007-2023.
- Roussel V., Koenig J., Beckert M., Balfourier F. Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes. *Theor. Appl. Genet.* 2004;108(5):920-930. DOI 10.1007/s00122-003-1502-y.
- Rui M., Zheng D.S., Fan L. The crossability percentages of 96 bread wheat landraces and cultivars from Japan with rye. *Euphytica.* 1995; 92(3):301-306. DOI 10.1007/BF00037112.
- Schlegel R. Current list of wheats with rye and alien introgression. 2019. Available at: <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression/index.html>.
- Sears E.R., Loegering W.Q., Rodenhiser H.A. Identification of chromosomes carrying genes for stem rust resistance in four varieties of wheat. *Agron. J.* 1957;49(4):208-212. DOI 10.2134/agronj1957.00021962004900040012x.
- Singh S., Sethi G.S. Crossability of some bread wheat landraces and improved cultivars from western Himalayas with rye. *Euphytica.* 1991;53(2):137-141. DOI 10.1007/BF00023794.
- Sitch L.A., Snape J.W., Firman S.J. Intrachromosomal mapping of crossability genes in wheat (*Triticum aestivum*). *Theor. Appl. Genet.* 1985;70(3):309-314. DOI 10.1007/BF00304917.

- Snape J.W., Chapman V., Moss J., Blanchard C.E., Miller T.E. The crossabilities of wheat varieties with *Hordeum bulbosum*. *Heredity*. 1979;42(3):291-298. DOI 10.1038/hdy.1979.32.
- Snape J., Zhang W., Wang Y., Moore G., Foote T., Dunford R., Zheng Y. Mapping of genes controlling crossability and homoeologous chromosome pairing on chromosome 5B using molecular markers. *Ann. Wheat Newsllett*. 1995;41:205-206.
- Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2004;109(6):1105-1114. DOI 10.1007/s00122-004-1740-7.
- Stein J.C., Howlett B., Boyes D.C., Nasrallah M.E., Nasrallah J.B. Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1991;88(19):8816-8820. DOI 10.1073/pnas.88.19.8816.
- Stein N., Prasad M., Scholz U., Thiel T., Zhang H., Wolf M., Kota R., Varshney R.K., Perovic D., Grosse I., Graner A. A 1,000-loci transcript map of the barley genome: new anchoring points for integrative grass genomics. *Theor. Appl. Genet.* 2007;114(5):823-839. DOI 10.1007/s00122-006-0480-2.
- Szakács É., Szőke-Pázi K., Kalapos B., Schneider A., Ivanizs L., Rakszegi M., Vida G., Molnár I., Molnár-Láng M. 1RS arm of *Secale cereale* 'Kriszta' confers resistance to stripe rust, improved yield components and high arabinoxylan content in wheat. *Sci. Rep.* 2020;10:1792. DOI 10.1038/s41598-020-58419-3.
- Tang Z.X., Fu S.L., Ren Z.L., Zhang H.Q., Yang Z.J., Yan B.J. Characterization of three wheat cultivars possessing new 1BL.1RS wheat-rye translocations. *Plant Breed.* 2009;128(5):524-527. DOI 10.1111/j.1439-0523.2008.01598.x.
- Timonova E.M., Dobrovol'skaya O.B., Sergeeva E.M., Bildanova L.L., Sourdille P., Feuillet C., Salina E.A. A comparative genetic and cytogenetic mapping of wheat chromosome 5B using introgression lines. *Russ. J. Genet.* 2013;49(12):1200-1206. DOI 10.1134/S1022795413120132.
- Tixier M.H., Sourdille P., Charmet G., Gay G., Jaby C., Cadalen T., Bernard S., Nicolas P., Bernard M. Detection of QTLs for crossability in wheat using a doubled-haploid population. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97(7):1076-1082. DOI 10.1007/s001220050994.
- Wang J., Liu K.D., Xu C.G., Li X.H., Zhang Q. The high level of wide-compatibility of variety 'Dular' has a complex genetic basis. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97(3):407-412. DOI 10.1007/s001220050910.
- Xie D.X., Devos K.M., Moore G., Gale M.D. RFLP-based genetic maps of the homoeologous group 5 chromosomes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 1993;87(1):70-74. DOI 10.1007/BF00223747.
- Yang M.Y., Ren T.H., Yan B.J., Li Z., Ren Z.L. Diversity resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in rye chromosome arm 1RS expressed in wheat. *Genet. Mol. Res.* 2014;13(4):8783-8793. DOI 10.4238/2014.October.27.20.
- Zeven A.C. Crossability percentages of some 1400 bread wheat varieties and lines with rye. *Euphytica*. 1987;36(1):299-319. DOI 10.1007/BF00730677.
- Zeven A.C., Van Heemert C. Germination of pollen of weed rye (*Secale segetale* L.) on wheat (*Triticum aestivum* L.) stigmas and the growth of the pollen tubes. *Euphytica*. 1970;19(2):175-179. DOI 10.1007/BF01902941.
- Zhang L., Wang J., Zhou R., Jia J. Discovery of quantitative trait loci for crossability from a synthetic wheat genotype. *J. Genet. Genomics*. 2011;38(8):373-378. DOI 10.1016/j.jgg.2011.07.002.
- Zheng Y.L., Luo M.C., Yen C., Yang J.L. Chromosome location of a new crossability gene in common wheat. *Wheat Inf. Serv. (Japan)*. 1992;75:36-40.
- Zheng-Song P., Deng-Cai L., Chi Y., Jun-Liang Y. Crossability of tetraploid wheat landraces native to Sichuan, Shaanxi, Gansu and Xinjiang provinces, China with rye. *Genet. Resour. Crop Evol.* 1998;45(1):57-62. DOI 10.1023/A:1008669429068.

ORCID ID

I.V. Porotnikov orcid.org/0000-0001-5841-8803
O.Yu. Antonova orcid.org/0000-0001-8334-8069

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания по проектам № 0481-2019-0002 и 0662-2019-0006.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 19.02.2020. После доработки 11.08.2020. Принята к публикации 11.08.2020.