

УДК 633.1:575.116:575.26

ГЕНЫ, ДЕТЕРМИНИРУЮЩИЕ ОКРАСКУ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ПШЕНИЦЫ

© 2012 г. Е.К. Хлесткина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: khlest@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 21 октября 2011 г. Принята к публикации 16 декабря 2011 г.

Окраска некоторых органов пшеницы имеет адаптивное значение. Признаки окраски широко используются в таксономии и для паспортизации сортов пшеницы, а также являются удобной моделью для генетических и молекулярно-генетических исследований. В обзоре представлены данные по хромосомной локализации, генетическому картированию и структурно-функциональной организации всех известных генов, определяющих окраску у пшеницы. К настоящему времени определена локализация около 30 генов пшеницы, детерминирующих окраску различных органов. Данные гены представлены главным образом гомеологичными локусами в геномах А, В и D, большинство из которых расположены в ген-богатых районах 1S0.8 и 7S0.4 генома пшеницы. Сравнительное картирование у разных видов злаков указывает на то, что ортологичные гены, контролирующие окраску, могут как встречаться у отдельных представителей (гомеологичный ряд генов *Rg* выявлен только у пшениц и эгилопсов, *R* – у пшениц, эгилопсов и ржи), так и быть широко представленными во всем семействе злаков (гены, определяющие фенотип по признакам антоциановой окраски). Данные по сравнительному картированию в сочетании с результатами последних работ, направленных на клонирование и исследование функции генов, детерминирующих окраску органов пшеницы, дают основание считать, что эти гены относятся к семействам *Mub*- и *Mus*-подобных генов, кодирующих активаторы транскрипции структурных генов биосинтеза флавоноидных пигментов у растений.

Ключевые слова: пшеница, морфологические признаки, окраска, хромосомная локализация генов, молекулярно-генетическое картирование.

Введение

У пшеницы окрашенными могут быть зерно, колосковые чешуи, колеоптиле, стебель, лист, ушки листового влагалища, пыльники (рис. 1). Различные аллели в локусах, определяющих признаки окраски, дают легко различимые фенотипы, поэтому признаки окраски широко используются для таксономической классификации (например, признак окраски колоса используется для определения подвидов пшеницы) и паспортизации сортов (окраска колеоптиле и ушек листового влагалища).

Окраска некоторых органов пшеницы имеет адаптивное значение. Еще Ч. Дарвин, ссылаясь на «Gardener's Chronicle», сообщал о многочисленных наблюдениях относительно большей жизнеспособности в районах с холодным кли-

матом красноколосой пшеницы по сравнению с белоколосой (Darwin, 1883). Позже Е.Н. Синская (1925) в своей работе «О полевых культурах Алтая» отмечала, что в данном регионе основной фон составляет остистая красноколосая пшеница – var. *ferrugineum*. При этом попытки местных земледельцев распространить другую разновидность – белоколосую var. *lutescence* – затруднены, так как *lutescence* сильнее страдает от заморозков и быстро вытесняется более приспособленной к местным условиям красноколосой пшеницей. В руководстве по апробации сельскохозяйственных культур (Якубцинер, Савицкий, 1947) отмечается, что в СССР красноколосые сорта мягкой пшеницы тяготеют к северу и более возвышенным зонам, а в Сибири в яровых посевах имеют распространение или продвигаются сорта, которые имеют чешую

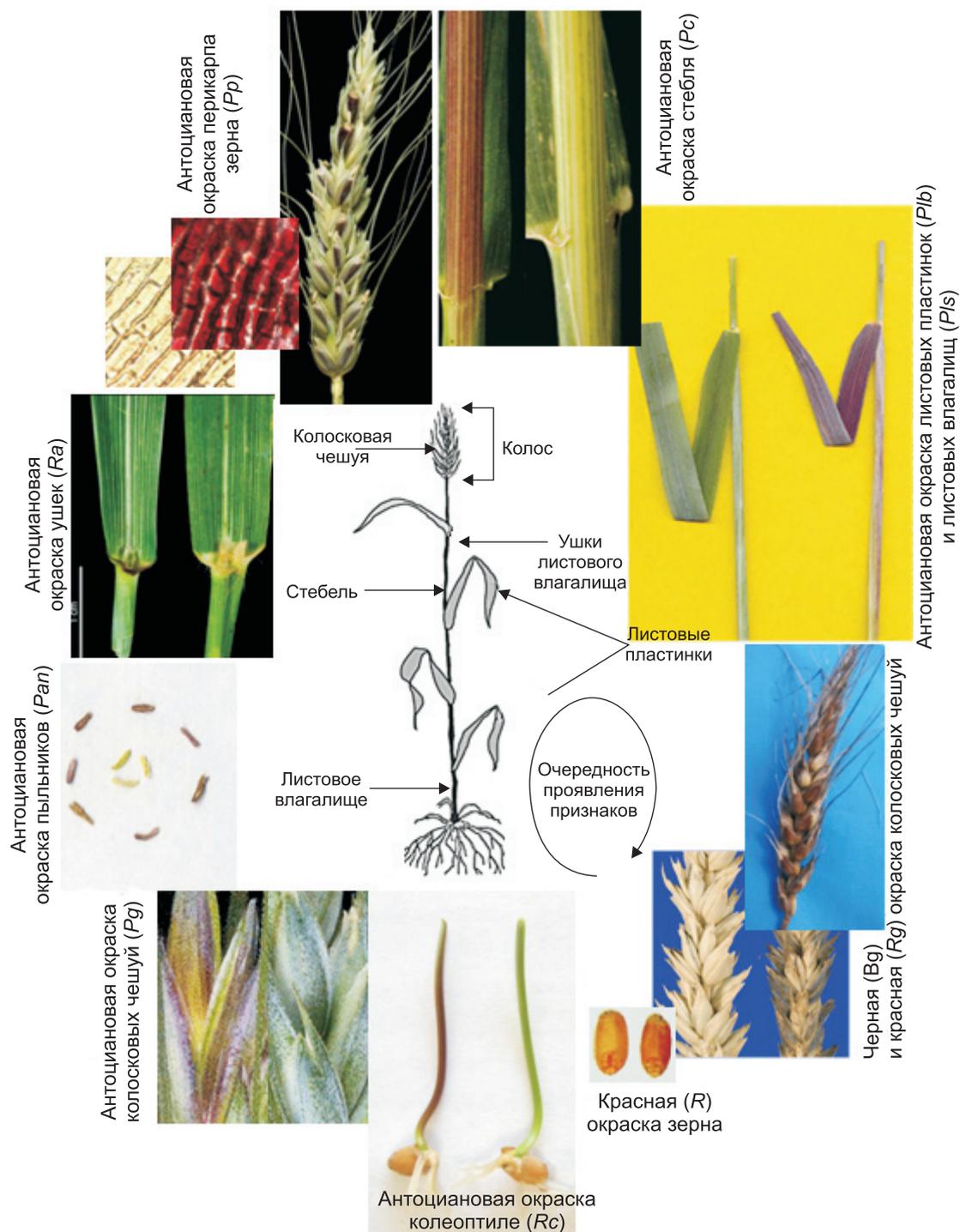


Рис. 1. Признаки окраски у пшеницы.

серо-дымчатой окраски. Позднее Мартынов и Добротворская (1997), изучив распространение морфологических признаков колоса мягкой пшеницы на территории бывшего СССР, сделали вывод о том, что в регионах с недостаточной теплообеспеченностью вегетационного перио-

да частота аллелей, определяющих красную окраску колоса, значительно повышается по сравнению с другими регионами.

Известно свойство высокой устойчивости краснозерных сортов пшеницы к прорастанию на корню (Freed *et al.*, 1976). О селективном

преимущество краснозерных сортов пшеницы в районах с повышенной влажностью свидетельствуют результаты исследований частот встречаемости доминантных аллелей в локусах, детерминирующих красную окраску зерна (Пухальский, 1984), и соотношения краснозерных и белозерных сортов в регионах, контрастных по количеству осадков, на территории бывшего СССР (Мартынов, Добротворская, 1997). Также отмечалось, что растения мягкой пшеницы, имеющие интенсивную фиолетовую окраску coleoptиле, стебля и пыльников, проявляют устойчивость к твердой и пыльной головне (Богданова и др., 2002).

Интерес к признакам окраски обусловлен еще и тем, что они представляют удобную модель для генетических и молекулярно-генетических исследований. Самые первые работы по генетике пшеницы были посвящены окраске колоса и зерна (Tschermak, 1901; Spillman, 1902; Biffen, 1905; Nilsson-Ehle, 1909, 1914; Howard A., Howard G., 1912, 1915). Изучение данных признаков позволило впервые описать явление полимерии (Nilsson-Ehle, 1909, 1914). С участием генов, детерминирующих окраску, проводились построение первых генетических карт мягкой пшеницы (Law, Wolfe, 1966) и создание коллекций изогенных линий твердой (Watanabe, 1994) и мягкой пшеницы (Коваль, 1997; Arbuzova *et al.*, 1998). В последние годы система генов, детерминирующих окраску, используется в качестве модели для изучения механизмов согласованной работы гомеологичных генов при формировании признаков мягкой пшеницы, и особенностей экспрессии гомеологичных генов злаков различного происхождения в геноме пшеницы (Khlestkina *et al.*, 2008b, 2009e; Khlestkina, 2010).

Гены, определяющие красную окраску зерна пшеницы. Первые работы по исследованию генетических основ признака красной окраски зерна пшеницы восходят к началу XX в. Р. Биффен наблюдал моногенный доминантный характер наследования окраски зерна (Biffen, 1905). В 1914 г. Г. Нильссон-Эле впервые сообщил о наличии трех независимых доминантных генов, определяющих красную окраску зерна у пшеницы (Nilsson-Ehle, 1914), показав при этом увеличение периода покоя семян пшеницы в зависимости от дозы гена, контролирующего данный признак.

Вплоть до середины XX в. велись обширные работы по изучению наследования красной окраски зерна с помощью классического генетического анализа. Выявлялись сорта с доминантными аллелями в 1, 2 или 3 локусах, определяющих окраску (Ausemus, 1946). Получение анеуплоидных линий пшеницы Эрн Сирсом и развитие метода моносомного анализа позволили установить хромосомную локализацию данных генов. Так, было установлено, что краснозерный сорт мягкой пшеницы Chinese Spring несет один ген (*R1* – red grain), определяющий данный признак, который локализуется в хромосоме 3D (Sears, 1954). Затем, помимо гена *R1*, были локализованы и два других гена – *R2* в хромосоме 3A и *R3* в хромосоме 3B (Allan, Vogel, 1965; Metzger, Silbaugh, 1970).

Создание RFLP (restriction fragment length polymorphism – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов) карт пшеницы позволило картировать гены *R* в дистальных районах длинных плеч хромосом 3 гомеологической группы вблизи RFLP-локуса *Xbcd131* (Gale *et al.*, 1995; Flintham, Gale, 1995). Одинаковое расположение генов *R* на хромосомах 3A, 3B и 3D позволило отнести их к одной гомеологической группе генов, в связи с чем им были присвоены новые названия *R-A1* (бывший *R2*), *R-B1* (*R3*) и *R-D1* (*R1*) согласно правилам обозначения гомеологичных генов пшеницы (McIntosh *et al.*, 1998). У тетраплоидной пшеницы проведены детальное физическое картирование гена *R-A1* (Kuraparthu *et al.*, 2008) и микросателлитное картирование гена *R-B1* (Nalam *et al.*, 2006). У синтетической аллогексаплоидной пшеницы с помощью микросателлитных маркеров картирован ген *R-D1*, унаследованный от *Aegilops tauschii* (Li *et al.*, 2010). Гены *R* располагаются в ген-богатом районе генома пшеницы 3L0.9, который содержит в том числе гены, контролирующие устойчивость к бурой (*Lr24* в хромосоме 3D) и стеблевой (*Sr24-3D*, *Sr35-3A*) ржавчине (McIntosh *et al.*, 2008; Erayaman *et al.*, 2004). Ген, определяющий красную окраску зерна ржи (*R-R1*), гомеологичный генам *R-1* пшеницы, локализован в хромосоме 6R (Miller, 1984). Гены, контролирующие похожий признак у других видов злаков, например гены *Re2/Pre2* ячменя и ген *P* кукурузы, локализованы в негомеологичной позиции (Lundqvist *et al.*, 1996; Davis *et al.*, 1999).

Параллельно с генетическими исследованиями проводился и биохимический анализ пигментов зерна пшеницы. На основании позитивной корреляции между интенсивностью красной (красно-коричневой) окраски зерна и количеством флавоноидных соединений катехина и катехинтанина в незрелом зерне было установлено, что основным пигментом, окрашивающим оболочку зерна пшеницы, является красно-коричневый флавоноидный пигмент, производный катехинов (Miyamoto, Everson, 1958). Авторы предположили, что данный пигмент может относиться к флобафенам. Однако в настоящее время известно, что флобафен является производным флаван-4-олов, а не флаван-3-олов (катехинов; Winkel-Shirley, 2001, 2002), обнаруженных в оболочке зерна (Miyamoto, Everson, 1958). Поэтому можно предположить, что оболочка зерна окрашена не флобафенами, а проантоцианидинами, производными катехинов, которые наряду с флобафенами являются красно-коричневыми пигментами.

Развитие методов структурно-функциональной геномики позволило выйти в последние годы на новый уровень изучения генов, определяющих красную окраску зерна. Так, при использовании изогенных линий по окраске зерна (Коваль и др., 1997) было установлено, что гены *R* кодируют Mub-подобные факторы транскрипции, регулирующие экспрессию генов биосинтеза флавоноидов *Chs*, *Chi*, *F3h* и *Dfr* (Himi *et al.*, 2005, 2011; Himi, Noda, 2005); описаны структурные изменения генов *R*, определяющие их рецессивное состояние. Тот факт, что ген *R* регулирует транскрипцию гена *F3h*, участие которого в биосинтезе флобафенов не требуется, но является необходимым для получения проантоцианидинов (Winkel-Shirley, 2001, 2002), еще раз указывает на то, что красная окраска зерна пшеницы обусловлена накоплением проантоцианидинов, а не флобафенов.

Гены, определяющие окраску колоса и остей пшеницы. Еще до переоткрытия законов Менделя Г. де Вильморен и В. Римпау описали результаты скрещивания белоколосых пшениц с красноколосыми (Zeven, 1983). Вывод о моногенном доминантном характере наследования красной окраски колоса впервые сделал Э. Чермак (Tschermak, 1901), затем Р. Биффен (Biffen, 1905). Впоследствии ряд исследовате-

лей также наблюдали моногибридный характер расщепления по данному признаку при скрещивании многих красноколосых сортов мягкой пшеницы с белоколосыми (Филипченко, 1934; Вавилов, 1935; Ausemus *et al.*, 1946). Вместе с тем Нильссон-Эле (Nilsson-Ehle, 1909) наряду с расщеплением 3 : 1 обнаружил при скрещивании некоторых красноколосых сортов с белоколосыми расщепление 15 : 1 с различными градациями красной окраски. Аналогичное явление, впервые установленное Нильссоном-Эле для красной окраски зерна и заключающееся в контроле признака двумя независимыми и однозначными по своему действию генами, позднее получило название полимерии. После Нильссона-Эле наличие в геноме мягкой пшеницы доминантных аллелей в двух локусах, определяющих красную окраску колоса, обнаружили и другие исследователи (Howard A., Howard G., 1912; Kiessling, 1914; Malinowski, 1914). У сортов твердой пшеницы выявлялся моногенный (Howard A., Howard G., 1912; Kiessling, 1914) или дигенный (Malinowski, 1914) характер наследования красной окраски колоса.

Параллельно с изучением наследования красной окраски колоса проводилось исследование генетических основ признака черной окраски колоса, имеющего моногенный характер наследования (Biffen, 1905; Engledow, 1914; Kezer, Voyack, 1918; Percival, 1921) и тесно сцепленного с признаком опушения колосковых чешуй у твердой (Engledow, 1914; Kezer, Voyack, 1918; Kadam, 1936) и мягкой (Sikka *et al.*, 1961; Панин, Нецветаев, 1986) пшеницы. В отдельных случаях наблюдалась рекомбинация между локусами, детерминирующими черную окраску и опушение колосковых чешуй (у тетраплоидной пшеницы – 2,4 %; Ваценко, 1934; у диплоидной – 6,1 %; Kuspira *et al.*, 1989).

Развитие методов анеуплоидного генетического анализа позволило локализовать ген, определяющий опушение колоса (*Hg* – hairy glume), а вместе с ним и тесно сцепленный ген, определяющий черную окраску колоса (*Bg* – black glume), в хромосоме 1А мягкой пшеницы (Burnham, 1962; Law, Chapman, 1974). Первый ген, определяющий красную окраску колоса (*Rg1*), был локализован в хромосоме 1В мягкой пшеницы (Unrau, 1950; Metzger, Silbaugh, 1970; Алиев, Мусаев, 1981; Efremova *et al.*, 1998) в

плече 1BS (Fletcher, McIntosh, 1974). Второй ген (*Rg2*) был локализован в хромосоме 1D (Kerber, Dusk, 1969; Rowland, Kerber, 1974) в плече 1DS (Jones *et al.*, 1990) у искусственных аллогексаплоидов, созданных на основе тетраплоидной пшеницы и *Ae. tauschii* (красная окраска наследовалась от *Ae. tauschii*). Третий ген (*Rg3*) был выявлен в коротком плече хромосомы 1AS (Елохина, 1990; Собко, Созинов, 1993; Efremova *et al.*, 1998). С помощью моносомного анализа был локализован ген, определяющий серо-дымчатую окраску колоса в хромосоме 1DS (Пшеничникова и др., 2005).

Развитие методов молекулярно-генетического картирования позволило установить более точную внутривидовую локализацию генов *Bg* у *Triticum monococcum* (van Deynze *et al.*, 1995), *T. timopheevii* (Salina *et al.*, 2006) и *T. aestivum* (Хлесткина и др., 2000; Khlestkina *et al.*, 2006, 2009d); *Rg1* у *T. durum* (Blanco *et al.*, 1998) и *T. aestivum* (Хлесткина и др., 2000; Khlestkina *et al.*, 2006, 2009d); *Rg2* у *T. aestivum* (Arzani *et al.*, 2004; Khlestkina *et al.*, 2006, 2009c); *Rg3* у *T. aestivum* (Khlestkina *et al.*, 2006) и гена, детерминирующего серо-дымчатую окраску колоса у *T. aestivum* (Khlestkina *et al.*, 2006). Наличие общих маркеров в хромосоме 1A позволило провести сравнение результатов картирования гена *Bg* у разных видов пшеницы (рис. 2). Видно, что порядок генов/маркеров одинаков у гексаплоидной, тетраплоидной и диплоидной пшениц, хотя расстояние между генами/маркерами варьирует, являясь наименьшим (1,5 сМ) между *Bg* и *Xgwm0136* у *T. aestivum* и наибольшим (12,5 сМ) у *T. durum* (рис. 2).

Гены, определяющие черную, красную и серо-дымчатую окраску колосковых чешуй,

были картированы в гомеологичных позициях в дистальных районах хромосом 1AS, 1BS и 1DS мягкой пшеницы. Доказано, что *Rg3* и *Bg* являются разными аллелями одного и того же локуса. Согласно правилам обозначения генов пшеницы, данный локус получил наименование *Rg-1* с обозначением *Rg-1a* аллеля, определяющего отсутствие окраски, *Rg-1b* вместо *Rg3* и *Rg-1c* вместо *Bg*. Также показано, что ген *Rg2* и ген, определяющий серо-дымчатую окраску колоса, картированные в хромосоме 1D, являются аллельными (обозначены *Rg-D1b* и *Rg-D1c* соответственно). Гомеологичный ген в хромосоме 1B (*Rg1*) был обозначен *Rg-B1* (Khlestkina *et al.*, 2006, 2009c, d).

Гены, определяющие окраску колосковых чешуй, гомеологичные генам *Rg* мягкой пшеницы, изученным в настоящей работе, выявлены только у пшениц (van Deynze *et al.*, 1995; Korzun *et al.*, 1999; Khlestkina *et al.*, 2006, 2009b; Salina *et al.*, 2006d) и эгилопсов (Arzani *et al.*, 2004; Khlestkina *et al.*, 2006, 2009c). Гены, контролируемые похожий признак у других видов злаков (*B/Blp* и *Re2/Pre2* ячменя, *P* кукурузы), локализованы в негемеологичной позиции (Ahn *et al.*, 1993; Lundqvist *et al.*, 1996; Davis *et al.*, 1999).

Сравнительный анализ транскрипции структурных генов биосинтеза флавоноидных пигментов в колосковых чешуях изогенных линий, отличающихся аллельным состоянием локусов *Rg-1* и *Rg-D1*, выявил участие генов *Rg* в активации транскрипции генов биосинтеза флавоноидных пигментов флорафенов и/или 3-дезоксидантоцианидинов в колосковых чешуях (Khlestkina, 2010).

В отличие от окраски колоса окраска остей пшеницы остается мало изученной с генети-

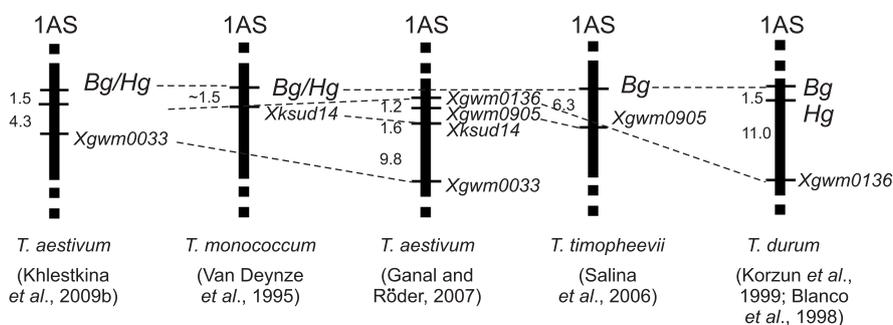


Рис. 2. Локализация генов, определяющих черную окраску (*Bg*) и опушение (*Hg*) колоса, на генетических картах хромосомы 1A диплоидной, тетраплоидных и гексаплоидной пшеницы.

ческой точки зрения, хотя считается, что эти признаки связаны между собой. Действительно, у остистых форм пшеницы с окрашенным колосом нередко наблюдается и окраска остей (McIntosh *et al.*, 2008). В противоположность более ранним сообщениям о моногенном доминантном характере наследования окраски остей у твердой и мягкой пшениц (Ausemus, 1946) В. Панин и В. Нецветаев (1986) наблюдали присутствие у пшеницы трех комплементарных генов, определяющих черную окраску остей (*Bla1*, *Bla2* и *Bla3*), один из которых (*Bla1* – black awn) им удалось локализовать в хромосоме 1AS. Позже на молекулярно-генетической карте мягкой пшеницы (Röder *et al.*, 1998) вблизи локусов *Gli-1* были выявлены 3 QTL-локуса *Raw* (red awn), определяющих красную окраску остей (*QRaw.ipk-1A*, *QRaw.ipk-1B* и *QRaw.ipk-1D*; Börner *et al.*, 2002). Однако с помощью той же самой картирующей популяции был выявлен только один локус, определяющий красную окраску колоса (по локализации совпадающий с *QRaw.ipk-1D*), а не три локуса, как следовало бы ожидать в случае плейотропного влияния одного и того же гена на окраску и колоса, и остей (Börner *et al.*, 2002).

Локусы *Rg* и *Raw* (Börner *et al.*, 2002; Khlestkina *et al.*, 2006) располагаются в ген-богатом районе генома пшеницы 1S0.8, который, как известно, содержит наибольшее число фенотипических маркеров (32) по сравнению с остальными 47 ген-богатыми районами пшеницы (Erayaman *et al.*, 2004). Из этих фенотипических маркеров наиболее близко к генам *Rg* и *Raw* расположены гены, контролирующие устойчивость к бурой ржавчине (*Lr10*) и мучнистой росе (*Pm3*) (хромосома 1AS), к желтой ржавчине (*Yr10* и *Yr15*; 1BS), к бурой (*Lr21*) и желтой (*Yr10b*) ржавчине (хромосома 1DS; Erayaman *et al.*, 2004; McIntosh *et al.*, 2008). Кроме того, ген *Rg-A1* является тесносцепленным с геном *Hg*, контролирующим опушение колосковых чешуй (Khlestkina *et al.*, 2006), и все локусы *Rg-1* тесно сцеплены с локусами *Gli-1*, кодирующими запасные белки зерна гладыны (Leisle *et al.*, 1985; Панин, Нецветаев, 1986; Payne *et al.*, 1986; Собко, Созинов, 1993, 1997; Кудрявцев, Попова, 1994; Pshenichnikova, Maystrenko, 1995; Пшеничникова и др., 2005).

Гены, определяющие антоциановую окраску различных органов пшеницы. Впервые

характер наследования антоциановой (красной) окраски колеоптиле был изучен Гоулденом с соавторами (Goulden *et al.*, 1928), установившими роль двух факторов, определяющих развитие данного признака у сорта Н-44 мягкой пшеницы. Впоследствии выявлялись как моногенный (Ausemus *et al.*, 1946; Zeven, 1973), так и дигенный (Quisenberry, 1931; Churchward, 1938; Sutka, 1977) характер наследования, отмечалось неполное доминирование окраски (Jha, 1964; Sutka, 1977) и сообщалось о сцеплении окраски колеоптиле с устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчине (Goulden *et al.*, 1928; Wu, Ausemus, 1930), с признаком «удлиненный колос» (Matsumura, 1950).

Э. Сирс (Sears, 1954) с помощью созданных им анеуплоидных линий пшеницы показал, что в хромосоме 7A сорта Норе локализован ген, определяющий красную окраску колеоптиле. Впоследствии с помощью биохимического анализа замещенных линий Chinese Spring (Норе) было установлено участие хромосом 7A и 7B сорта Норе в контроле антоциановой пигментации колеоптиле (Gale, Flavell, 1971). Гены, локализованные в хромосомах 7A и 7B, получили обозначение *Rc1* и *Rc2* (red coleoptile) соответственно. На основе анеуплоидного генетического анализа, проведенного при использовании синтетической гексаплоидной пшеницы, удалось доказать существование в хромосоме 7D третьего гена *Rc* (*Rc3*), ответственного за формирование данного признака, унаследованного от диплоидного предка D-генома *Ae. tauschii* (Jha, 1964). С помощью телоцентрических линий *Rc3* был картирован в хромосоме 7DS на расстоянии около 10 рекомбинационных единиц от центромеры (Rowland, Kerber, 1974). Гены-супрессоры антоциановой пигментации выявлены в хромосомах 2A, 2B, 2D, 3B и 6A *T. spelta* (Tahir, Tsunewaki, 1969) и 2A, 2B, 2D, 4B и 6A *T. aestivum* (Sutka, 1977).

В популяциях, используемых для картирования RFLP-маркеров мягкой пшеницы (Chao *et al.*, 1989; Nelson *et al.*, 1995), обнаружилось расщепление среди прочих признаков и по окраске колеоптиле. В результате С. Чао с соавт. картировали ген *Rc3* на расстоянии 3cM от RFLP-маркера *Xpsr108* в хромосоме 7DS мягкой пшеницы (Chao *et al.*, 1989), а Дж. Нельсон с соавторами, используя QTL-анализ, локализовали

ген *Rc1* в районе RFLP-маркера *Xcdol7* в хромосоме 7AS (Nelson *et al.*, 1995). Ген *Rc2* оставался некартированным, пока не было осуществлено сравнительное картирование всех трех генов *Rc1*, *Rc2* и *Rc3* с помощью SSR-маркеров (Khlestkina *et al.*, 2002a, b). В результате было установлено, что данные гены локализируются в прицентромерных районах хромосом 7AS, 7BS и 7DS на почти одинаковом расстоянии (около 15–21 сМ) от центромеры. Таким образом, было показано, что *Rc1*, *Rc2* и *Rc3* являются гомеоаллельными локусами, в связи с чем им были присвоены новые обозначения *Rc-A1*, *Rc-B1* и *Rc-D1* соответственно (Khlestkina *et al.*, 2002a, b). QTL-локусы, определяющие красную окраску колеоптиле, были выявлены в хромосомах 7AS, 7DS и 4BL (Khlestkina *et al.*, 2002a) при использовании популяции ITMI (Röder *et al.*, 1998). Лocus в хромосоме 4BL совпадает по локализации с геном, ингибирующим окраску колеоптиле, описанным ранее (Sutka *et al.*, 1977). У диплоидной пшеницы ген *Rc-A1* был картирован в хромосоме 7AS (Singh *et al.*, 2007). У эгилопсов секции Sitopsis окраска колеоптиле контролируется хромосомой 7S (Friebe *et al.*, 1993, 1995, 2000; Khlestkina *et al.*, 2009b), у ржи – хромосомой 4R (Zeller, Koller, 1981; Miller, 1984; Khlestkina *et al.*, 2009e) и локализуется в участке длинного плеча 4RL (Khlestkina *et al.*, 2009e), соответствующего короткому плечу хромосомы 7 остальных видов *Triticeae* (Devos *et al.*, 1993) (табл. 1).

В первых работах, направленных на изучение наследования окраски колеоптиле, сообщалось о тесном сцеплении данного признака с окраской стебля (Clark, 1924; Worzella, 1937, 1942; Chin, 1944a), пыльников (Chin, 1944b) и перикарпа зерна (Шрайбер, 1931), тогда как с окраской ушек листового влагалища сцепления не наблюдалось. Позже выяснилось, что гены, определяющие красную окраску ушек, локализованы в других гомеологичных группах: *Ra* (red awicle) в хромосоме 1D (Гуляева, 1984); *Ra2* – в 4В и *Ra3* – в 6В (Melz, Thiele, 1990), тогда как гены, детерминирующие окраску стебля, пыльников и перикарпа, относятся, как и гены *Rc*, к 7-й гомеологической группе хромосом. Так, ген, определяющий антоциановую окраску стебля (*Pc1* – purple culm), был локализован в хромосоме 7В сорта Hope (Kuspira, Unrau, 1958). Позже

Pc1 был картирован в коротком плече данной хромосомы на расстоянии 31 рекомбинационная единица от центромеры (Law, Wolfe, 1966). Локализация другого гена, определяющего окраску колоса (*Pc2*), была определена в хромосоме 7D (Майстренко, 1992; Maustrenko, Laikova, 1995; Лайкова и др., 2005) у ряда сортов и линий, у которых окраска стебля была сцеплена с антоциановой пигментацией пыльников (purple anther – ген *Pan1*). Возможность плейотропного влияния одного и того же гена на окраску и пыльников и стебля была отвергнута, так как в потомстве F_2 , полученном от скрещивания окрашенных сортов с неокрашенными, наблюдались рекомбинантные генотипы *Pc2Pc2/pan1pan1* и *pc2pc2/Pan1Pan1* (Майстренко, 1992). С помощью моносомного анализа в хромосоме 7В был локализован один из двух комплементарных генов (*Pp1* – purple pericarp), детерминирующих пурпурную окраску перикарпа (Piech, Evans, 1979; Arbuzova *et al.*, 1998). Локализация второго комплементарного гена (о возможном наличии двух доминантных генов *Pp* с комплементарным взаимодействием первыми сообщали McIntosh, Backer (1967); Bolton (1970) оставалась спорной (в хромосоме 6А – *Pp2* и 2А – *Pp3* (Arbuzova *et al.*, 1998), до тех пор пока не было установлено, что гены *Pp2* и *Pp3* являются разными аллелями одного и того же локуса (*Pp3*) в хромосоме 2А (Dobrovolskaya *et al.*, 2006).

Использование RFLP-маркеров позволило картировать ген *Pc1* в хромосоме 7BS у мягкой (Chao *et al.*, 1989) и твердой (Blanco *et al.*, 1998) пшениц, а также новый ген *Pan2* в хромосоме 7AS твердой пшеницы (Blanco *et al.*, 1998). В пользу существования локуса *Pc* в хромосоме 7А свидетельствовало выявление в данной хромосоме QTL-локуса, контролирующего окраску стебля (Lohwasser *et al.*, 2004).

С помощью микросателлитных маркеров проведено сравнительное картирование трех генов *Pc*, гена *Pan1*, генов *Rc-1* и ряда новых локусов, детерминирующих антоциановую пигментацию листовых пластинок (*Plb* – purple leaf blade), листовых влагалищ (*Pls* – purple leaf blade), перикарпа зерна и колосковых чешуй (*Pg* – purple glume) (Khlestkina *et al.*, 2009b, 2010a, b; Tereshchenko *et al.*, 2012b). При этом характер наследования признаков антоциановой окраски листовых пластинок, листовых влагалищ и

колосковых чешуй был изучен впервые. Фенотипический анализ F_2 популяции тетраплоидной пшеницы *T. durum* показал, что данный признак контролируется одним доминантным геном, обозначенным *Pg*, а картирование позволило выявить локализацию данного гена в хромосоме 2A в тесном сцеплении с геном *Pp3* (Khlestkina *et al.*, 2010a). На основе схожей функции и хромосомной локализации предполагаемыми ортологами генов *Pp3* и *Pg* могут являться гены, кодирующие Мус-подобные гены-регуляторы биосинтеза антоцианов риса (*Pb/Ra*) и кукурузы (*Lc/R*) (Dooner, Kermicle, 1976; Ludwig *et al.*, 1989; Hu *et al.*, 1996; Wang, Shu, 2007). У ржи и ячменя антоциановую окраску зерна контролируют хромосомы 2R и 2H (de Vries, Sybenga, 1984), что согласуется с локализацией гена *Pp3* в хромосоме 2A мягкой пшеницы (Dobrovolskaya *et al.*, 2006; Khlestkina *et al.*, 2010a) (табл. 2).

Фенотипический анализ нескольких F_2 популяций мягкой и твердой пшениц показал, что признаки антоциановой окраски листовых пластинок и листовых влагалищ наследуются моногенно с доминированием окрашенных форм. Микросателлитное картирование позволило локализовать гены, определяющие антоциановую окраску листовых пластинок (*Plb-1*), листовых влагалищ (*Pls-1*), колеоптиле (*Rc-1*) и стебля (*Pc-1*), в коротком плече каждой из хромосом 7-й гомеологической группы (Khlestkina *et al.*, 2008a, 2009b, 2010a, b). В некоторых популяциях между данными признаками окраски рекомбинация не наблюдалась. В хромосоме 7В твердой пшеницы вместе с кластером генов *Pls-B1*, *Plb-B1*, *Pc-B1* и *Rc-B1* колокализовался один из двух комплементарных доминантных генов, определяющих антоциановую окраску перикарпа зерна, обозначенный *Pp-B1* (Khlestkina *et al.*, 2010a).

В хромосоме 7D мягкой пшеницы вместе с кластером генов *Pls-D1*, *Plb-D1*, *Pc-D1* и *Rc-D1* также колокализовался один из двух комплементарных доминантных генов, определяющих антоциановую окраску перикарпа зерна, обозначенный *Pp-D1*, и ген, определяющий окраску пыльников, *Pan1* (*Pan-D1*) (Khlestkina *et al.*, 2009b; Tereshchenko *et al.*, 2012b). Отметим, что донорами функциональных аллелей одного из двух комплементарных генов *Pp3* или *Pp-1* могут являться виды злаков, для которых пур-

пурная окраска перикарпа зерна нехарактерна (*T. timopheevii* и *Ae. speltoides* соответственно) (Tereshchenko *et al.*, 2012a). Необходимость одновременного присутствия функциональных аллелей двух комплементарных генов из разных геномов (А и В или А и D) объясняет тот факт, что формы с пурпурной окраской перикарпа зерна выявляются лишь среди аллополиплоидных видов *T. durum* и *T. aestivum* (Zeven, 1991; Arbuzova *et al.*, 1998; Tereshchenko *et al.*, 2012a, b).

Кластеры генов, определяющих антоциановую окраску колеоптиле, стебля, пыльников, листовых пластинок и листовых влагалищ, располагаются в хромосомах 7A, 7B и 7D в гомеологических позициях относительно друг друга (Khlestkina *et al.*, 2009b, 2010a, b; Tereshchenko *et al.*, 2012b). Данные гены колокализируются с гомологами генов *C1/Pl*, кодирующих Муб-подобные регуляторные факторы биосинтеза антоцианов у кукурузы, выявленными ранее у пшеницы с помощью блот-гибридизации (Li *et al.*, 1999; Khlestkina *et al.*, 2008a). Гены *Pc-1*, *Pan-1*, *Plb-1*, *Pls-1*, *Rc-1* и *Pp1-1* могли произойти в результате дупликации гена-гомолога *C1/Pl*, расположенного в коротком плече хромосомы 7 диплоидного предка группы видов *Triticum-Aegilops*, вследствие неравного кроссинговера и последующей тканевой специализации образовавшихся копий. Сравнительное изучение влияния доминантных и рецессивных аллелей в локусах *Rc-A1*, *Rc-B1* и *Rc-D1* на транскрипционную активность структурных генов биосинтеза антоцианов в колеоптиле пшеницы (Khlestkina *et al.*, 2008b, 2009e, 2010b) подтвердило регуляторную роль генов *Rc* в биосинтезе антоцианов. С помощью анализа содержания антоцианов в колеоптиле (Khlestkina *et al.*, 2011) и эффекта разных аллелей *Rc* на транскрипцию структурных генов биосинтеза антоцианов (Khlestkina *et al.*, 2010b) выявлен множественный аллелизм в локусах *Rc*.

Кластеры генов, контролирующих антоциановую окраску, относятся к ген-богатому району 7S0.4 генома пшеницы (Egyanman *et al.*, 2004), где также локализируются гены, контролирующие развитие растений, качество зерна, урожайность и устойчивость пшеницы к различным заболеваниям. Так, в районе 7S0.4 хромосомы 7AS располагаются локусы, контролирующие длину колоса (Wang *et al.*, 2002), массу зерна

Таблица 1

Гены-ортологи, контролирующие антоциановую окраску колеоптиле, стебля, листа и пыльников у разных видов злаков

Характеристика генов	Пшеница <i>Triticum aestivum</i>	Этилопсы <i>Aegilops speltoides</i> , <i>Aegilops longissima</i> , <i>Aegilops sharonensis</i>	Рожь <i>Secale cereale</i>	Ячмень <i>Hordeum vulgare</i>	Кукуруза <i>Zea mays</i>
Обозначение гена (генов)	<i>Pc-1</i> , <i>Pan-1</i> , <i>P1b-1</i> , <i>P1s-1</i> , <i>Rc-1</i> и <i>Pp-1</i>	<i>Rc-S1</i> у <i>Ae. speltoides</i> также <i>Pc-S1</i> , <i>Pan-S1</i> , <i>P1b-S1</i> , <i>P1s-S1</i> и <i>Pp-S1</i>	<i>Rc-R1</i>	<i>Ant1</i>	<i>CI</i>
Контролирует антоциановую окраску	стебля, пыльников, листовых пластинок, листовых влагалищ, колеоптиле и перикарпа зерна	колеоптиле, стебля, пыльников, листовых пластинок, листовых влагалищ и перикарпа зерна*	колеоптиле, стебля	стебля	лиственной обертки початка, колеоптиле, листовых влагалищ, пыльников, стебля, листовых пластинок
Локализация. Ссылка на лит. источник	A, 7B, 7D (Khlestkina et al., 2008a, 2009b, 2010a, b)	7S (Friebe et al., 1993, 1995, 2000; Khlestkina et al., 2009b; Tereshchenko et al., 2012a)	4R (Zeller, Koller, 1981; Khlestkina et al., 2009e)	7H (Lundqvist et al., 1996)	9 (Cone et al., 1993)
Коллинеарность данных участков геномов злаков. Ссылка на лит. источник					

Devos et al., 1993, 1994

* Окраска перикарпа зерна проявляется только при переносе гена *Pp-S1* в генотип пшеницы, имеющий комплементарный ген *Pp3*.

Таблица 2

Гены-ортологи, контролирующие антоциановую окраску перикарпа зерна и колосковой/цветковой чешуи у разных видов злаков

Характеристика генов	Пшеница <i>Triticum aestivum</i>	Пшеница <i>Triticum durum</i>	Рожь <i>Secale cereale</i>	Ячмень <i>Hordeum vulgare</i>	Рис <i>Oryza sativa</i>	Кукуруза <i>Zea mays</i>
Обозначение гена (генов)	<i>Pp3</i>	<i>Pp3</i> и <i>Pg</i>	Нет обозначения	<i>Pvc</i> и <i>Pre2 (Re2)</i>	<i>Pb (Ra)</i>	<i>Lc (R)</i>
Контролирует антоциановую окраску	перикарпа зерна	перикарпа зерна и колосковой чешуи	перикарпа зерна	перикарпа зерна и нижней цветковой чешуи	перикарпа зерна	перикарпа зерна, верхней и нижней цветковой и колосковой чешуи, а также ушек листового влагалища, лигулы и главной жилки листа
Локализация. Ссылка на лит. источник	2A (Dobrovolskaya et al., 2006)	2A (Khlestkina et al., 2010a)	2R (de Vries, Sybenga, 1984)	2H (Lundqvist et al., 1996)	4 (Wang, Shu, 2007)	10 (Dooner, Kemmle, 1976)
Коллинеарность данных участков геномов злаков. Ссылка на лит. источник						

Ahn, Tanksley, 1993; Devos et al., 1993; Hu et al., 1996; Stein et al., 2007

(Pshenichnikova *et al.*, 2009), содержание белка в зерне (Blanco *et al.*, 2002) и чувствительность к фотопериоду (Kuchel *et al.*, 2006). В аналогичном районе хромосомы 7BS располагаются гены, контролирующие содержание белка в зерне (Blanco *et al.*, 2002; Khlestkina *et al.*, 2009a) и чувствительность к фотопериоду (Khlestkina *et al.*, 2009a), а в 7DS – гены, контролирующие массу зерна (Röder *et al.*, 2008), устойчивость к

септориозу, бурой ржавчине, церкоспореллезу и тле (Worland *et al.*, 1988; Ellerbrook, Worland, 2001; Arraiano *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2001, 2002; Adhikari *et al.*, 2004; Simon *et al.*, 2010).

Таким образом, многие гены, детерминирующие окраску, являются тесно-сцепленными с хозяйственно ценными генами и могут служить морфологическими маркерами при отборе форм пшеницы, несущих полезные признаки.

Таблица 3

Гены, определяющие фенотип пшеницы по признакам окраски, их геномная и хромосомная локализация у разных видов

Признак	Геном А	Геномы В или S	Геном D
Красная окраска зерна	<i>R-A1</i> (3A) ^{Ta, Td} (Flintham, Gale, 1995; Kuraparthu <i>et al.</i> , 2008)*	<i>R-B1</i> (3B) ^{Ta, Td} (Flintham, Gale, 1995; Nalam <i>et al.</i> , 2006)*	<i>R-D1</i> (3D) ^{Ta, At} (Flintham, Gale, 1995; Li <i>et al.</i> , 2010)*
Окраска колоса (красная, черная или серо-дымчатая)	<i>Rg-A1</i> (1A) ^{Ta, Td, Tt, Tm} (van Deynze <i>et al.</i> , 1995; Blanco <i>et al.</i> , 1998; Salina <i>et al.</i> , 2006; Khlestkina <i>et al.</i> , 2006)*	<i>Rg-B1</i> (1B) ^{Ta, Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2006)*	<i>Rg-D1</i> (1D) ^{Ta, At} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2006, 2009c)*
Окраска остей (красная или черная)	<i>QRaw.ipk-1A</i> (1A) ^{Td} (Börner <i>et al.</i> , 2002)* и <i>Bla1</i> (1A) ^{Td} (Панин, Нещетаев, 1986)**	<i>QRaw.ipk-1B</i> (1B) ^{Td} (Börner <i>et al.</i> , 2002)*	<i>QRaw.ipk-1D</i> (1D) ^{At} (Börner <i>et al.</i> , 2002)*
Красная окраска колеоптиле	<i>Rc-A1</i> (7A) ^{Ta, Td, Tb} Khlestkina <i>et al.</i> , 2002a; Singh <i>et al.</i> , 2007)*	<i>Rc-B1</i> (7B) ^{Ta, Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2002a; Хлесткина, 2011)* и <i>Rc-S1</i> (7S) ^{As} (Friebe <i>et al.</i> , 2000)**	<i>Rc-D1</i> (7D) ^{Ta, At} Khlestkina <i>et al.</i> , 2002a)*
Пурпурная окраска стебля	<i>Pc-A1</i> (7A) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2010b)*	<i>Pc-B1</i> (7B) ^{Ta, Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b, 2010a)* и <i>Pc-S1</i> (7S) ^{As} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)**	<i>Pc-D1</i> (7D) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b)*
Пурпурная окраска пыльников	<i>Pan-A1</i> (7A) ^{Td} (Blanco <i>et al.</i> , 1998)*	<i>Pan-S1</i> (7S) ^{As} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)**	<i>Pan-D1</i> (7D) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b)*
Пурпурная окраска листовых пластинок	<i>Plb-A1</i> (7A) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2010b)*	<i>Plb-B1</i> (7B) ^{Ta, Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b, 2010a)* и <i>Plb-S1</i> (7S) ^{As} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)**	<i>Plb-D1</i> (7D) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b)*
Пурпурная окраска листовых влагалищ	<i>Pls-A1</i> (7A) ^{Ta} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2010b)*	<i>Pls-B1</i> (7B) ^{Ta, Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2009b, 2010a)* и <i>Pls-S1</i> (7S) ^{As} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)**	<i>Pls-D1</i> (7D) ^{Ta} (Хлесткина, 2011)*
Пурпурная окраска перикарпа зерна	<i>Pp3</i> (2A) ^{Ta, Td, Tt} (Dobrovolskaya <i>et al.</i> , 2006; Khlestkina <i>et al.</i> , 2010a; Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)*	<i>Pp-B1</i> (7B) ^{Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2010a)* и <i>Pp-S1</i> (7S) ^{As} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012a)**	<i>Pp-D1</i> (7D) ^{Ta} (Tereshchenko <i>et al.</i> , 2012b)*
Пурпурная окраска колоса	<i>Pg</i> (2A) ^{Td} (Khlestkina <i>et al.</i> , 2010a)*	Нет	Нет
Красная окраска ушек листового влагалища	Нет	<i>Ra2</i> (4B) ^{Ta} и <i>Ra3</i> (6B) ^{Ta} (Melz, Thiele, 1990)**	<i>Ra1</i> (1D) ^{Ta} (Гуляева, 1984)**
Голубая окраска алейронового слоя зерна	<i>Ba</i> (blue aleurone, 4A) ^{Tb} (Dubcovsky <i>et al.</i> , 1996; Singh <i>et al.</i> , 2007)*	Нет	Нет

Ta – *T. aestivum*, Tb – *T. boeoticum*, Td – *T. durum*, Tm – *T. monococcum*, Tt – *T. timopheevii*, Tu – *T. urartu*, As – *Ae. speltooides*, t – *Ae. tauschii*. Приведены ссылки на работы по картированию* (если гены не картированы, то по локализации**) соответствующих генов.

Заключение

В табл. 3 суммированы данные по числу и локализации генов, определяющих фенотип пшеницы по признакам окраски. Видно, что большинство известных на данный момент генов представлено в виде гомеологичных копий в геномах А, В и D. Исключение составляют гены, встречающиеся только в геноме А (*Ba*, *Pg* и *Pp3*), и мало изученные гены *Ra*, выявленные в разных хромосомах геномов В (2 локуса) и D (1 локус).

Сравнительное картирование у разных видов злаков показало, что ортологичные гены, контролирующие окраску, могут как встречаться у отдельных представителей злаковых растений (гомеологичный ряд генов *Rg* выявлен только у пшениц и эгилопсов, *R* – у пшениц, эгилопсов и ржи), так и быть широко представленными во всем семействе злаков (гены, детерминирующие антоциановую окраску различных органов).

Накопленные к настоящему моменту знания позволяют считать, что гены, определяющие разнообразие форм пшеницы по окраске, являются регуляторными и кодируют **Мyb- или Мус-подобные активаторы транскрипции** структурных генов биосинтеза различных классов флавоноидных пигментов.

Литература

- Алиев Э.Б., Мусаев А.Д. Идентификация гена *Rg1*, контролирующего окраску колоса у ярового сорта мягкой пшеницы Диамант 2 // Изв. СО АН СССР. 1981. № 10. С. 87–92.
- Богданова Е.Д., Сарбаев А.Т., Махмудова К.Х. Устойчивость пшеницы к твердой головне // Матер. науч. генет. конф. Москва, 26–27 февраля 2002. М., 2002. С. 43–44.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 70–87.
- Ващенко А.А. Наследование опушения чешуй и черной окраски колоса у твердых пшениц *Triticum durum* Desf. // Докл. АН СССР. 1934. Т. 4. С. 338–342.
- Гуляева З.Б. Локализация генов, контролирующих опушение колосковых чешуй и окраску ушек листового влагалища у озимого сорта Ульяновка // Тр. прикл. ботан. генет. селекции. Л., 1984. Т. 85. С. 95–96.
- Елохина Л.П. Генетический контроль окраски колоса мягкой яровой пшеницы Мильтурум 553 // Роль науки в интенсификации сельского хозяйства: Сб. тр. конф. Ч. 1. Омск, 20–21 апреля 1989. Новосибирск, 1990. С. 13–14.
- Коваль С.Ф. Каталог изогенных линий яровой мягкой пшеницы Новосибирская 67 и принципы их использования в эксперименте // Генетика. 1997. Т. 33. С. 1168–1173.
- Кудрявцев А.М., Попова Т.А. Генетическое сцепление между глиадинкодирующими генами и генами окраски и опушения колоса у яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) // Генетика. 1994. Т. 30. С. 1587–1592.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Генетический анализ окраски стебля и пыльников у растений мягкой пшеницы // Генетика. 2005. Т. 41. С. 1428–1433.
- Майстренко О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы // Онтогенетика высших растений: Сб. тр. конф. Кишинев: Штиинца, 1992. С. 98–113.
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Особенности распространения морфологических признаков колоса мягкой пшеницы на территории бывшего СССР // Генетика. 1997. Т. 33. С. 350–357.
- Панин В.М., Нецветаев В.П. Генетический контроль глиадина и некоторых форм морфологических признаков колоса у твердой озимой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ (Одесса). 1986. № 2. С. 31–36.
- Пухальский В.А. Число генов окраски зерна у сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Генетика. 1984. Т. 20. С. 457–461.
- Пшеничникова Т.А., Бокарев И.Е., Щукина Л.В. Гибридологический и моносомный анализ признака дымчатой окраски колоса у мягкой пшеницы // Генетика. 2005. Т. 41. С. 1147–1149.
- Синская Е. О полевых культурах Алтая (краткий отчет о поездке летом 1924 г.) // Тр. прикл. ботан. селекции. 1925. Т. 14. С. 359–376.
- Собко Т.А., Созинов А.А. Генетический контроль морфологических признаков колоса и взаимосвязь аллельной изменчивости маркерных локусов хромосом 1А и 1В озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1993. Т. 27. С. 15–22.
- Собко Т.А., Созинов А.А. Картирование локусов, контролирующих морфологические признаки колоса и запасные белки зерна, в хромосоме 1А озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1997. Т. 31. С. 18–26.
- Филипченко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. 262 с.
- Хлесткина Е.К., Салина Е.А., Пшеничникова Т.А. и др. Анализ изогенных линий мягкой пшеницы, несущих доминантные аллели генов *Bg*, *Hg* и *Rg1*, с помощью микросателлитных и белковых маркеров // Генетика. 2000. Т. 36. С. 1374–1379.
- Хлесткина Е.К. Геномная локализация и структурно-функциональные особенности генов биосинтеза флавоноидов пшеницы и ее сородичей: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2011. 325 с.
- Шрайбер Л.Л. Антоцианы // Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц (К познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц) / Ред. Н.И. Вавилов. Л.: ВИР, 1931. С. 16–17.
- Якубцинер М.М., Савицкий М.С. Зерновые культуры // Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. М.: Сельхозгиз, 1947. С. 20.
- Adhikari T.B., Cavaletto J., Dubcovsky J. *et al.* Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to septoria tritici blotch in wheat // Phytopathology. 2004. V. 94. P. 1198–1206.
- Ahn S., Tanksley S.D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1993.

- V. 90. P. 7980–7984.
- Allan R.E., Vogel O.A. Monosomic analysis of red seed color in wheat // *Crop Sci.* 1965. V. 5. P. 474–475.
- Arbuzova V.S., Maystrenko O.I., Popova O.M. Development of near-isogenic lines of the common wheat cultivar ‘Saratovskaya 29’ // *Cereal Res. Commun.* 1998. V. 26. P. 39–46.
- Arraiano L.S., Worland A.J., Ellerbrook C., Brown J.K.M. Chromosomal location of a gene for resistance to septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat ‘Synthetic 6x’ // *Theor. Appl. Genet.* 2001. V. 103. P. 758–764.
- Arzani A., Peng J.H., Lapitan N.L.V. DNA and morphological markers for a Russian wheat aphid resistance gene // *Euphytica.* 2004. V. 139. P. 167–172.
- Ausemus E.R., Harrington Y.B., Worzella W.S., Reitz R.L. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats // *J. Amer. Soc. Agron.* 1946. V. 38. P. 1082–1099.
- Biffen R.H. Mendel’s law of inheritance and wheat breeding // *J. Agr. Sci.* 1905. V. 1. P. 48.
- Blanco A., Bellomo M.P., Cenci A. *et al.* A genetic linkage map of durum wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1998. V. 97. P. 721–728.
- Blanco A., Pasqualone A., Troccoli A. *et al.* Detection of grain protein content QTLs across environments in tetraploid wheats // *Plant Mol. Biol.* 2002. V. 48. P. 615–623.
- Bolton F.E. Inheritance of blue aleurone and purple pericarp in hexaploid wheat // *Plant Breed. Abstr.* 1970. V. 40. P. 2684.
- Börner A., Schumann E., Färste A. *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 105. P. 921–936.
- Burnham C.R. *Discussions in Cytogenetics.* Minneapolis: Burgess Publ. Co., 1962. 375 p.
- Chao S., Sharp P.J., Worland A.J. *et al.* RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* 1989. V. 78. P. 495–504.
- Chin K.-C. Le pigment pourpre dans le hybrides de bles europeens, africains et canadiens // *C. r. Acad. Sci. Paris.* 1944a. V. 219. P. 78–80.
- Chin K.-C. Relations phylogenetiques entre *Tr. vulgare* et le *Tr. monococcum* d’après le pigment pourpre // *C. r. Acad. Sci. Paris.* 1944b. V. 218. P. 975.
- Churchward J.G. Studies on physiologic specialization of the organisms causing bunt in wheat, and the genetic resistance to this and certain others wheat diseases. Part II. Genetical studies // *Roy. Soc. N. S. Wales J.* 1938. V. 71. P. 547–590.
- Clark J.A. Segregation and correlated inheritance in crosses between Kota and Hard Federation wheats for rust and drought resistance // *J. Agric. Res.* 1924. V. 29. P. 1047.
- Cone K.C., Cocciolone S.M., Burr F.A., Burr B. Maize anthocyanin regulatory gene *pl* is a duplicate of *c1* that functions in the plant // *Plant Cell.* 1993. V. 5. P. 1795–1805.
- Darwin C. *The Variation of Animals and Plants under Domestication.* N.Y.: D. Appelton and Co, 1883. 495 p.
- Davis G.L., McMullen M.D., Baysdorfer C. *et al.* A maize map standard with sequenced core markers, grass genome reference points and 932 expressed sequence tagged sites (ESTs) in a 1736-locus map // *Genetics.* 1999. V. 152. P. 1137–72.
- de Vries J.N., Sybenga J. Chromosomal location of 17 monogenically inherited morphological markers in rye (*Secale cereale* L.) using translocation tester set // *Z. Pflanzenzücht.* 1984. V. 192. P. 117–139.
- 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.
- Devos K.M., Chap S., Li Q.Y. *et al.* Relationship between chromosome 9 of maize and wheat homoeologous group 7 chromosomes // *Genetics.* 1994. V. 138. P. 1287–1292.
- Dobrovolskaya O.B., Arbuzova V.S., Lohwasser U. *et al.* Microsatellite mapping of complementary genes for purple grain colour in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica.* 2006. V. 150. P. 355–364.
- Dooner H.K., Kermicle J.L. Displaced and tandem duplications in the long arm of chromosome 10 in maize // *Genetics.* 1976. V. 82. P. 309–322.
- Dubcovsky J., Luo M.C., Zhong G.Y. *et al.* Genetic map of diploid wheat, *Triticum monococcum* L., and its comparison with maps of *Hordeum vulgare* L. // *Genetics.* 1996. V. 143. P. 983–999.
- Efremova T.T., Maystrenko O.I., Arbuzova V.S., Laikova L.I. Genetic analysis of glume colour in common wheat cultivars from the former USSR // *Euphytica.* 1998. V. 102. P. 211–218.
- Ellerbrook C., Worland A.J. Using precise genetic stocks to study the genetics of disease resistance in wheat // *EWAC Newslett.* 2001. V. 11. P. 31–37.
- Engledow F.L. A case of repulsion in wheat // *Cambridge Phil. Soc. Proc.* 1914. V. 17. P. 433–435.
- Erayman M., Sandhu D., Sidhu D. *et al.* Demarcating the gene-rich regions of the wheat genome // *Nucl. Acids Res.* 2004. V. 32. P. 3546–3565.
- Fletcher R.J., McIntosh R.A. Isolation and identification of the chromosome arm bearing *Rg* determining glume color in Federation wheat // *EWAC Newslett.* 1974. V. 4. P. 65–66.
- Flintham J.E., Gale M.D. Dormancy gene maps in homoeologous cereal genomes // *Proc. 7th Intern. Symp. on pre-harvest sprouting in cereals.* Japan, Osaka, 1995. P. 143–149.
- Freed R.D., Everson E.H., Ringlund K., Gullord M. Seed coat color in wheat and the relationship to seed dormancy at maturity // *Cereal Res. Commun.* 1976. V. 4. P. 147–149.
- Friebe B., Tuleen N., Jiadg J., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum longissimum* and relationship with *T. aestivum* // *Genome.* 1993. V. 36. P. 731–742.
- Friebe B., Tuleen N.A., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum searsii* and its relationship with other S-genome species and common wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1995. V. 91. P. 248–254.
- Friebe B., Qi L.L., Nasuda S. *et al.* Development of a complete set of *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* chromosome addition lines // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V. 101. P. 51–58.
- Gale M.D., Flavell R.B. The genetic control of anthocyanin biosynthesis by homoeologous chromosomes in wheat // *Genet. Res. Camb.* 1971. V. 18. P. 237–244.
- Gale M.D., Atkinson M.D., Chinoy C.N. *et al.* Genetic maps of hexaploid wheat / Eds Z.S. Li, Z.Y. Xin. *Proc. 8th Int. Wheat genet. symp.* Beijing: China Agricultural Sciencetech Press, 1995. P. 1333–1500.
- Ganal M., Röder M.S. Microsatellite and SNP markers in

- wheat breeding // Genomics-assisted crop improvement / Eds R.K. Varshney, R. Tuberosa. V. 2. Genomics applications in crops. Dordrecht (The Netherlands): Springer, 2007. P. 1–24.
- Goulden C.H., Neatby K.W., Welsh J.N. The inheritance of resistance to *Puccinia graminis tritici* in a cross between to varieties of *Triticum vulgare* // Phytopathol. 1928. V. 18. P. 627.
- Himi E., Noda K. Red grain colour gene (*R*) of wheat is a Myb-type transcription factor // Euphytica. 2005. V. 143. P. 239–242.
- Himi E., Nisar A., Noda K. Colour genes (*R* and *Rc*) for grain and coleoptile upregulate flavonoid biosynthesis genes in wheat // Genome. 2005. V. 48. P. 747–754.
- Himi E., Maekawa M., Miura H., Noda K. Development of PCR markers for Tamyb10 related to *R-1*, red grain color gene in wheat // Theor. Appl. Genet. 2011. V. 122. P. 1561–1576.
- Howard A., Howard G. On the inheritance of some characters in wheat. I. // India Dept. Agr. Mem. Bot. Ser. 1912. V. 5. P. 1–47.
- Howard A., Howard G. On the inheritance of some characters in wheat. II. // India Dept. Agr. Mem. Bot. Ser. 1915. V. 7. P. 273–285.
- Hu J., Anderson B., Wessler R. Isolation and characterization of rice *R* genes: evidence for distinct evolutionary paths in rice and maize // Genetics. 1996. V. 142. P. 1021–1031.
- Jha K.K. The association of a gene for purple coleoptile with chromosome 7D of common wheat // Can. J. Genet. Cytol. 1964. V. 6. P. 370–372.
- Jones S.S., Dvorak J., Qualset C.O. Linkage relations of *Gli-D1*, *Rg2*, and *Lr21* on the short arm of chromosome 1D in wheat // Genome. 1990. V. 33. P. 937–940.
- Kadam B.S. Genetics in Bansi wheat of the Bombay-Deccan and synthetic Khapli. Part I // Proc. Indian Acad. Sci. 1936. V. 4. P. 357–369.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Inheritance in hexaploid wheat of leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // Can. J. Genet. Cytol. 1969. V. 11. P. 639–647.
- Kezer A., Boyack B. Mendelian inheritance in wheat and barley crosses, with probable error studies on class frequencies // Colo. Agr. Exp. Sta. Bul. 1918. P. 249.
- Khlestkina E.K. Regulatory-target gene relationships in allopolyploid and hybrid genomes // Advances in Genetics Research / Ed. K.V. Urbano. N.Y.: NOVA Science Publishers, 2010. V. 3. P. 311–328.
- Khlestkina E.K., Pestsova E.G., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002a. V. 104. P. 632–637.
- Khlestkina E.K., Pestsova E.G., Salina E.A. *et al.* Molecular mapping and tagging of wheat genes using RAPD, STS and SSR markers // Cell. Mol. Biol. Lett. 2002b. V. 7. P. 795–802.
- Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S. *et al.* Comparative mapping of genes for glume colouration and pubescence in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 113. P. 801–807.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Pshenichnikova T.A. *et al.* Genes for anthocyanin pigmentation in wheat: review and micro-satellite-based mapping // Chromosome mapping research developments / Eds J.F. Verrity, L.E. Abbington. N.Y.: NOVA Science Publishers, Inc, 2008a. P. 155–175.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Salina E.A. Relationship between homoeologous regulatory and structural genes in allopolyploid genome – a case study in bread wheat // BMC Plant Biol. 2008b. V. 8. P. 88.
- Khlestkina E.K., Giura A., Röder M.S., Börner A. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat // Euphytica. 2009a. V. 165. P. 579–585.
- Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Börner A. Clustering anthocyanin pigmentation genes in wheat group 7 chromosomes // Cereal Res. Commun. 2009b. V. 37. P. 391–398.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Identification of glume coloration genes in synthetic hexaploid and common wheats // Wheat Inf. Serv. (eWIS) 2009c. V. 108. P. 1–3.
- Khlestkina E.K., Salina E.A., Pshenichnikova T.A. *et al.* Glume coloration in wheat: allelism test, consensus mapping and its association with specific microsatellite allele // Cereal Res. Commun. 2009d. V. 37. P. 37–43.
- Khlestkina E.K., Tereshchenko O. Yu., Salina E.A. Anthocyanin biosynthesis genes location and expression in wheat-rye hybrids // Mol. Genet. Genom. 2009e. V. 282. P. 475–485.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Mapping genes controlling anthocyanin pigmentation on the glume and pericarp in tetraploid wheat (*Triticum durum* L.) // Euphytica. 2010a. V. 171. P. 65–69.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Pshenichnikova T.A., Börner A. Functional diversity at *Rc* (red coleoptile) locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Mol. Breed. 2010b. V. 25. P. 125–132.
- Khlestkina E.K., Antonova E.V., Pershina L.A. *et al.* Variability of *Rc* (red coleoptile) alleles in wheat and wheat-alien genetic stock collections // Cereal Res. Commun. 2011. V. 39. P. 465–474.
- Kiessling L. Erbanalytische Untersuchungen über die Spelzenfarbe des weizens // Landw. Jahrbuch Bayern. 1914. Nr. 2. P. 102–170.
- Korzun V., Röder M.S., Wendehake K. *et al.* Integration of dinucleotide microsatellites from hexaploid wheat into a genetic linkage map of durum wheat // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 1202–1207.
- Kuchel H., Hollamby G., Langridge P. *et al.* Identification of genetic loci associated with ear-emergence in bread wheat // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 113. P. 1103–1112.
- Kuraparthi V., Sood S., Gill B.S. Targeted genomic mapping of a red seed color gene (*R-A1*) in wheat // Crop Sci. 2008. V. 48. P. 37–48.
- Kuspira J., Maclagan J., Bhambhani R.N. *et al.* Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of *Triticum monococcum* L. V. Inheritance and linkage relationships of genes determining the expression of 12 qualitative characters // Genome 1989. V. 32. P. 869–881.
- Kuspira J., Unrau J. Determination of the number and dominance relationships of genes on substituted chromosomes in common wheat *Triticum aestivum* L. // Can. J. Plant Sci. 1958. V. 38. P. 119–205.
- Law C.N., Chapman V. An inhibitor of glume colour // EWAC Newslett. 1974. V. 4. P. 8–9.
- Law C.N., Wolfe M.C. Location of genetic factors for mildew resistance and ear emergence time on chromosome 7B of

- wheat // *Can. J. Genet. Cytol.* 1966. V. 8. P. 462–470.
- Leisle D., Kovacs M.I., Howes N. Inheritance and linkage relationships of gliadin proteins and glume color in durum wheat // *Can. J. Genet. Cytol.* 1985. V. 27. P. 716–721.
- Li J., Wei H., Hu X. *et al.* Locus R-D1 conferring red-grain-color in synthetic derivative wheat Chuanmai 42 mapped with SSR markers // *Mol. Plant Breed.* 2010. V. 1. P. 16–20.
- Li W.L., Faris J.D., Chittoor J.M. *et al.* Genomic mapping of defense response genes in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1999. V. 98. P. 226–233.
- Liu X.M., Smith C.M., Gill B.S., Tolmay V. Microsatellite markers linked to six Russian wheat aphid resistance genes in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2001. V. 102. P. 504–510.
- Liu X.M., Smith C.M., Gill, B.S. Identification of microsatellite markers linked to Russian wheat aphid resistance genes *Dn4* and *Dn6* // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 104. P. 1042–1048.
- Lohwasser U., Röder M.S., Börner A. **QTL mapping of vegetative characters in wheat (*Triticum aestivum* L.)** // *Gen. Var. Plant Breed.: proc. 17th EUCARPIA gen. congr. Tulln, 8–11 September, 2004.* P. 195–198.
- Ludwig S.R., Habera L.F., Dellaporta S.L., Wessler S.R. *Lc*, a member of the maize *R* gene family responsible for tissue-specific anthocyanin production, encodes a protein similar to transcriptional activators and contains the myc-homology region // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1989. V. 86. P. 7092–7096.
- Lundqvist U., Franckowiak J.D., Konishi T. New and revised descriptions of barley genes // *Barley Genet. Newslett.* 1996. V. 26. P. 22–43.
- Malinowski E. Les hybrides du froment // *Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie.* 1914. V. 3. P. 410–450.
- Matsumura S. Linkage studies in wheat, II. *P*-linkage and the manifold effects of *P* gene // *Jap. J. Genet.* 1950. V. 25. P. 111–118.
- Maystrenko O.I., Laikova L.I. Chromosomal localization and linkage relationship of the *Pan1* and *Pc2* genes controlling anthocyanin pigmentation of the anthers and culm in common wheat // *EWAC Newslett.* 1995. V. 9. P. 120–122.
- McIntosh R.A., Backer E.P. Inheritance of purple pericarp in wheat // *Proc. Linnean Soc.* 1967. V. 92. P. 204–208.
- McIntosh R.A., Hart C.E., Devos K.M. *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat // *Proc. IX Intern. Wheat Genet. Symp.* V. 5. Saskatoon, 1998. 235 p.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat. 2008. [<http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>]
- Melz G., Thiele V. Chromosome locations of genes controlling ‘purple leaf base’ in rye and wheat // *Euphytica.* 1990. V. 49. P. 155–159.
- Metzger R.J., Silbaugh B.A. Location of genes for seed coat color in hexaploid wheat *Triticum aestivum* L. // *Crop Sci.* 1970. V. 10. P. 495–496.
- Miller T.E. The homoeologous relationship between the chromosomes of rye and wheat. Current status // *Can. J. Genet. Cytol.* 1984. V. 26. P. 578–589.
- Miyamoto T., Everson E.H. Biochemical and physiological studies of wheat seed pigmentation // *Agron. J.* 1958. V. 50. P. 733–734.
- Nalam V.J., Vales M.I., Watson C.J. *et al.* Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 373–381.
- 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.
- Nilsson-Ehle H. Kreuzungsversuchungen an Hafer und Weizen // *Lands. Univ. Aersskrift N.F. Afd. 2* (2), 1909. 122 p.
- Nilsson-Ehle H. Zur Kenntnis der mit der keimungsphysiologie des weizens in zusammenhang stehenden inneren faktoren // *Z. Pflanzenzucht.* 1914. V. 2. P. 153–187.
- Payne P.I., Holt L.M., Johnson R., Snape J.W. Linkage mapping of four gene loci *Glu-B1*, *Gli-B1*, *Rgl1*, and *Yr10* on chromosome 1B of bread wheat // *Genet. Agrar.* 1986. V. 40. P. 231–242.
- Percival J. *The Wheat Plant: A Monograph.* London: Duckworth and Co, 1921. 463 p.
- Piech J., Evans L.E. Monosomic analysis of purple grain colour in hexaploid wheat // *J. Pflanzenzucht.* 1979. V. 82. P. 212–217.
- Pshenichnikova T.A., Maystrenko O.I. Inheritance of genes coding for gliadin proteins and glume colour introgressed into *Triticum aestivum* from a synthetic wheat // *Plant Breed.* 1995. V. 114. P. 501–504.
- Pshenichnikova T.A., Ermakova M.F., Chistyakova A.K. *et al.* Mapping of QTLs associated with the important agronomic traits using recombinant substitution dihaploid lines Saratovskaya 29 (Janetzki Probat 4D) // *Abstr. German-Russian Forum Biotechnology (GRFB). Novosibirsk, 15–19 June, 2009.* P. 39.
- Quisenberry K.S. Inheritance of winter hardiness, growth habit and stem rust reaction in crosses between Minhardi winter and H-44 spring wheats // *Tech. Bull. U.S.D.A.* 1931. No 218. P. 1–45.
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K. *et al.* A microsatellite map of wheat // *Genetics.* 1998. V. 149. P. 2007–2023.
- Röder M.S., Huang X.Q., Börner A. **Fine mapping of the region on wheat chromosome 7D controlling grain weight** // *Funct. Integr. Genomics.* 2008. V. 8. P. 79–86.
- Rowland G.G., Kerber E.R. Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // *Can. J. Genet. Cytol.* 1974. V. 16. P. 137–144.
- Salina E.A., Leonova I.N., Efremova T.T., Röder M.S. **Wheat genome structure: translocations during the course of polyploidization** // *Funct. Integr. Genomics.* 2006. V. 6. P. 71–80.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat // *Univ. Mo. Agr. Sta. Res. Bul.* 1954. V. 572. P. 1–59.
- Sikka S.M., Jain K.B.L., Parmar K.S. Inheritance of some morphological characters in intervarietal crosses of *Triticum aestivum* L. // *J. Indian Bot. Soc.* 1961. V. 40. P. 217–233.
- Simon M.R., Khlestkina E.K., Castillo N.S., Börner A. **Mapping quantitative resistance to septoria tritici blotch in spelt wheat** // *Eur. J. Plant Pathol.* 2010. V. 128. P. 317–324.
- Singh K., Ghai M., Garg M. *et al.* An integrated molecular linkage map of diploid wheat based on a *Triticum boeoticum* × *T. monococcum* RIL population // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 115. P. 301–312.
- Spillman W.J. Quantitative studies on the transmission of parental characters to hybrid offspring // *U.S.D.A. Off. Exp. Sta. Bul.* 1902. No 115. P. 88–89.

- Stein N., Prasad M., Scholz U. *et al.* A 1,000-loci transcript map of the barley genome: new anchoring points for integrative grass genomics // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. P. 823–839.
- Sutka J. The association of genes for purple coleoptile with chromosomes of the wheat variety Mironovskaya 808 // *Euphytica.* 1977. V. 26. P. 475–479.
- Tahir C.M., Tsunewaki K. Monosomic analysis of *Triticum spelta* var. *duhamelianum*, a fertility-restorer for *T. timopheevi* cytoplasm // *Jap. J. Genet.* 1969. V. 44. P. 1–9.
- Tereshchenko O.Y., Pshenichnikova T.A., Salina E.A., Khlestkina E.K. Development and molecular characterization of a novel wheat genotype having purple grain colour // *Cereal Res. Commun.* 2012a. V. 40. In press.
- Tereshchenko O.Y., Gordeeva E.I., Arbuzova V.S. *et al.* The D genome of wheat carries one of the two complementary genes determining purple grain colour in wheat // *Cereal Res. Commun.* 2012b. V. 40. In press.
- Tschermak E. Ueber Züchtung neuer Getreiderassen mittelst künstlicher Kreuzung // *Zeitschr. Landw. Versuch. Oesterreich.* 1901. V. 4. P. 1029–1060.
- Unrau J. The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies in common wheat // *Sci. Agr.* 1950. V. 30. P. 66–89.
- van Deynze A.E., Dubovsky J., Gill K.S. *et al.* Molecular-genetic maps for group 1 chromosomes of Triticeae species and their relation to chromosomes in rice and oat // *Genome.* 1995. V. 38. P. 45–59.
- Wang C., Shu Q. Fine Mapping and candidate gene analysis of purple pericarp gene *Pb* in rice (*Oryza sativa* L.) // *Chinese Sci. Bull.* 2007. V. 52. P. 3097–3104.
- Wang H.-J., Huang X.Q., Röder M.S., Börner A. Genetic mapping of loci determining long glumes in the genus *Triticum* // *Euphytica.* 2002. V. 123. P. 287–293.
- Watanabe N. Near-isogenic lines of durum wheat: their development and plant characteristics // *Euphytica.* 1994. V. 72. P. 143–147.
- Winkel-Shirley B. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology and biotechnology // *Plant Physiol.* 2001. V. 126. P. 485–493.
- Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2002. V. 5. P. 218–223.
- Worland A.J., Law C.N., Hollins T.W. *et al.* Location of a gene for resistance to eyespot (*Pseudocercospora herpotrichoides*) on chromosome 7D of bread wheat // *Plant Breed.* 1988. V. 101. P. 43–51.
- Worzella W.W. Research in soft red winter wheat // *Purdue Univ. Agr. Exp. Sta. Ann. Rep.* 1937. V. 50. P. 26.
- Worzella W.W. Inheritance and inter-relationship of components of quality, cold resistance and morphological characters in wheat hybrids // *J. Agric. Res.* 1942. V. 65. P. 501–522.
- Wu C.S., Ausemus E.R. Inheritance of leaf rust and other characters in spring wheat cross // *Agron. J.* 1930. V. 45. P. 43–48.
- Zeller F.J., Koller O.L. Identification of 4A/7R and 7B/4R wheat-rye chromosome translocation // *Theor. Appl. Genet.* 1981. V. 59. P. 33–37.
- Zeven A.C. The colour of the coleoptile of wheat: a review and geographical distribution of the purple coleoptile of *Triticum aestivum* // *Euphytica.* 1973. V. 22. P. 471–478.
- Zeven A.C. The character brown ear of bread wheat: a review // *Euphytica.* 1983. V. 32. P. 299–310.
- Zeven A.C. Wheats with purple and blue grains: a review // *Euphytica.* 1991. V. 56. P. 243–258.

GENES DETERMINING COLORATION OF DIFFERENT ORGANS IN WHEAT

E. K. Khlestkina

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: khlest@bionet.nsc.ru

Summary

Coloration of some wheat organs may be of adaptive significance. Coloration traits are widely used in wheat taxonomy and variety identification. They also provide a suitable model for genetic and molecular studies. Here, data on chromosome location, genetic mapping, and structural and functional organization of all known genes determining coloration in wheat are reviewed. To date, thirty genes determining coloration in wheat have been mapped. These genes are represented mainly by homoeologous loci in the A, B and D genomes, and most of them are located in the 1S0.8 and 7S0.4 gene-rich regions of wheat genome. Comparative mapping in cereals shows that some orthologous genes determining coloration occur in a few species (homoeologous series *Rg* has been found in wheat and *Aegilops* only, and *R*, in wheat, *Aegilops* and rye), whereas others (genes determining anthocyanin pigmentation) widely occur in Poaceae. The data on comparative mapping together with the results of recent studies dedicated to cloning and functions of genes determining coloration in wheat suggest that these genes belong to the Myb- and Myc-like families of genes, encoding transcriptional activators for structural genes involved in plant flavonoid pigments biosynthesis.

Key words: wheat, morphological traits, coloration, chromosome localization of genes, molecular mapping.