

С.В. МАЛЫШЕВ¹, В.Н. КОРЗУН^{1,2},
К.И. ЗАБЕНЬКОВА¹, А.В. ВОЙЛОКОВ³,
А. БЕРНЕР², Н.А. КАРТЕЛЬ¹

¹ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Академическая ул. 27, Минск, Беларусь; E-mail: kartel@biobel.bas-net.by

² Институт генетики растений и исследования культурных растений (IPK), D-06466 Гатерслебен, Германия

³ Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия

СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ КАРТИРОВАНИЕ ГЕНОМА РЖИ (*SECALE CEREALE* L.) И ДРУГИХ ЗЛАКОВ



*Построена генетическая карта генома ржи, состоящая из 149 RFLP, 20 изоферментных и 12 микросателлитных маркеров. С использованием набора перекрестно-гибридирующих зондов показано наличие множественных транслокаций в геноме ржи по отношению к геному пшеницы или ячменя. В пределах крупных участков генома, однако, наблюдается строгая коллинеарность маркеров, что позволяет использовать метод сравнительного картирования для включения новых генов. На полученной генетической карте локализовано 18 морфологических и селекционно-ценных генов с использованием различных популяций ржи. Проведен сравнительный анализ гомеологичных локусов в геномах видов *Triticaceae*, а также геномах риса и кукурузы. Показано, что гены, контролирующие ряд морфологических признаков, высоту растений, фотопериодическую реакцию и признак яркости/озимости, высоко консервативны у злаков и формируют четкие гомеологические ряды.*

© С.В. МАЛЫШЕВ, В.Н. КОРЗУН, К.И. ЗАБЕНЬКОВА,
А.В. ВОЙЛОКОВ, А. БЕРНЕР, Н.А. КАРТЕЛЬ, 2003

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

Для успешного решения селекционных задач посредством создания новых высокопродуктивных сортов и гибридов, сочетающих наряду с комплексной устойчивостью к вредителям и заболеваниям высокое качество белка в зерне, важное значение имеют знания в области частной генетики ржи. Генетическое картирование ржи посредством использования морфологических признаков и изоферментов лимитировано в силу их ограниченного количества. Вместе с тем в случае наличия тесного сцепления между интересующим геном/признаком использование данной маркерной системы оправдано в силу низкой стоимости и простоты анализа.

Как у многих других культивируемых злаков, значительный успех в составлении генетической карты ржи достигнут благодаря использованию молекулярных маркеров. К настоящему времени опубликован ряд молекулярно-генетических карт ржи, основанных на RFLP или RAPD маркерах и охватывающих все семь хромосом [1–5].

Однако не все опубликованные карты поддаются сравнению в силу различного набора молекулярных маркеров, использованных для их построения. В этом отношении значительное преимущество имеет генетическая карта, опубликованная нами в 1998 г. [5], которая построена на основе маркеров различного происхождения, что позволяет успешно использовать ее для построения консенсусной карты генома ржи. В настоящей работе мы представляем расширенный вариант карты, включающий помимо RFLP маркеров изоферментные и микросателлитные локусы. Кроме этого, в данную карту включены гены, картированные авторами с использованием различных популяций ржи благодаря наличию общих молекулярных маркеров. В настоящей работе авторы на основе собственных данных и опубликованных новейших результатов проводят

анализ современного состояния в области генетического картирования генома ржи и других родственных видов.

Материалы и методы. В качестве исходного материала для картирования использовали две F_2 популяции, P87 × P105 и P105 × P87, состоящие из 154 и 121 растений соответственно и полученные посредством реципрокных скрещиваний инбредных ржаных линий P87 и P105. Обе линии получены на материале от скрещивания линии (I₁) из потомства гибрида Поликроссная × Болгарская низкостебельная (ген *Ddw1*) с сортом Литовская 3. Линии P87 и P105 являются источниками морфологических генов доминантной короткостебельности *Ddw1* (синоним *H1*) и опушенной колосоножки *Hp* соответственно. Для картирования других генов были использованы популяции, перечисленные в таблице.

Методы ДНК экстракции, рестрикции, гелелектрофореза, блоттинга по Саузерну, мечения гибридизационного зонда и гибридизации фильтров описаны ранее [5].

В качестве ДНК-зондов были отобраны 233 кДНК и геномных клонов из различных библиотек ржи, пшеницы, ячменя, эгилопса (*Triticum tauschii*) и овса.

ПЦР-реакцию проводили в объеме 50 мкл при использовании Perkin-Elmer амплификатора. Реакционная смесь содержала 250 нмоль каждого праймера, 0,2 ммоль каждого деексинуклеотида, 1,5 ммоль $MgCl_2$, 1 ед. Таq-полимеразы и 50–100 нг матричной ДНК. После 3 мин при 94 °С выпол-

нялось 45 циклов: 1 мин при 94 °С, 1 мин при 55 или 60 °С (в зависимости от праймерной пары) и 2 мин при 72 °С.

Анализ полученных ПЦР-продуктов выполняли на автоматическом лазерном флюоресцентном секвенаторе (Pharmacia) с использованием коротких гель-кассет. Денатурирующие гели (0,35 мм) с 6%-ным полиакриламидом готовили с использованием SequaGel™ (Biozym). Электрофорез проводили в 1×TBE буфере при 600 В, 50 мА и 50 Вт, а также 2 мВт мощности лазера и тестинтервалом 0,84 с. Гели были повторно использованы 4–5 раз. Каждая дорожка помимо образца содержала в качестве стандарта фрагменты ДНК известного размера. Размер фрагментов вычисляли путем сравнения с данными стандартами при использовании программы Fragment Manager 1.2 (Pharmacia).

Генетические карты сцепления создавали с помощью программы MAPMAKER 3.0b [6] с использованием функции Kosambi. Карты были получены для каждой комбинации скрещивания отдельно на основе 154 и 121 растений соответственно. Кроме того, вычисляли суммарную карту для 275 особей из реципрокных комбинаций.

Результаты исследований и их обсуждение. Генетическая карта ржи. ДНК родительских инбредных линий расщеплялась рестрикционными эндонуклеазами *EcoRI*, *EcoRV*, *HindIII* и *DraI*. Средний полиморфизм для комбинаций «зонд–фермент» составлял 46 % и уменьшался в порядке *EcoRI*, *EcoRV* (42 %) < *HindIII* (47 %) < *DraI* (51 %).

Характеристика популяций ржи, использованных для конструирования генетической карты ржи

Популяции	Хромосомы	Гены	Число маркеров	Литература
P87 × P105, P105 × P87	1R, 2R, 3R, 4R, 5R, 6R, 7R	<i>Ddw1</i> , <i>Hp</i>	180	5
Петка × Московский карлик	5R	<i>Sp1</i> , <i>ct2</i>	21	10
Halo × Gulzow Kurz	7R	<i>ct1</i>	11	11
R1620 × R347/1	5R, 4R	<i>Ddw1</i> , <i>Hp</i> , <i>Rfg1</i>	22	13, 42
S1 × N6	2R, 4R, 7R	<i>al</i> , <i>Wx</i> , <i>wa1</i>	21	14
L2 × L7	2R	<i>Sec2</i> , <i>Sec5</i>	12	15
V × L6, V × L454	1R, 2R, 5R	<i>S</i> , <i>Z</i> , <i>S5</i>	35	12

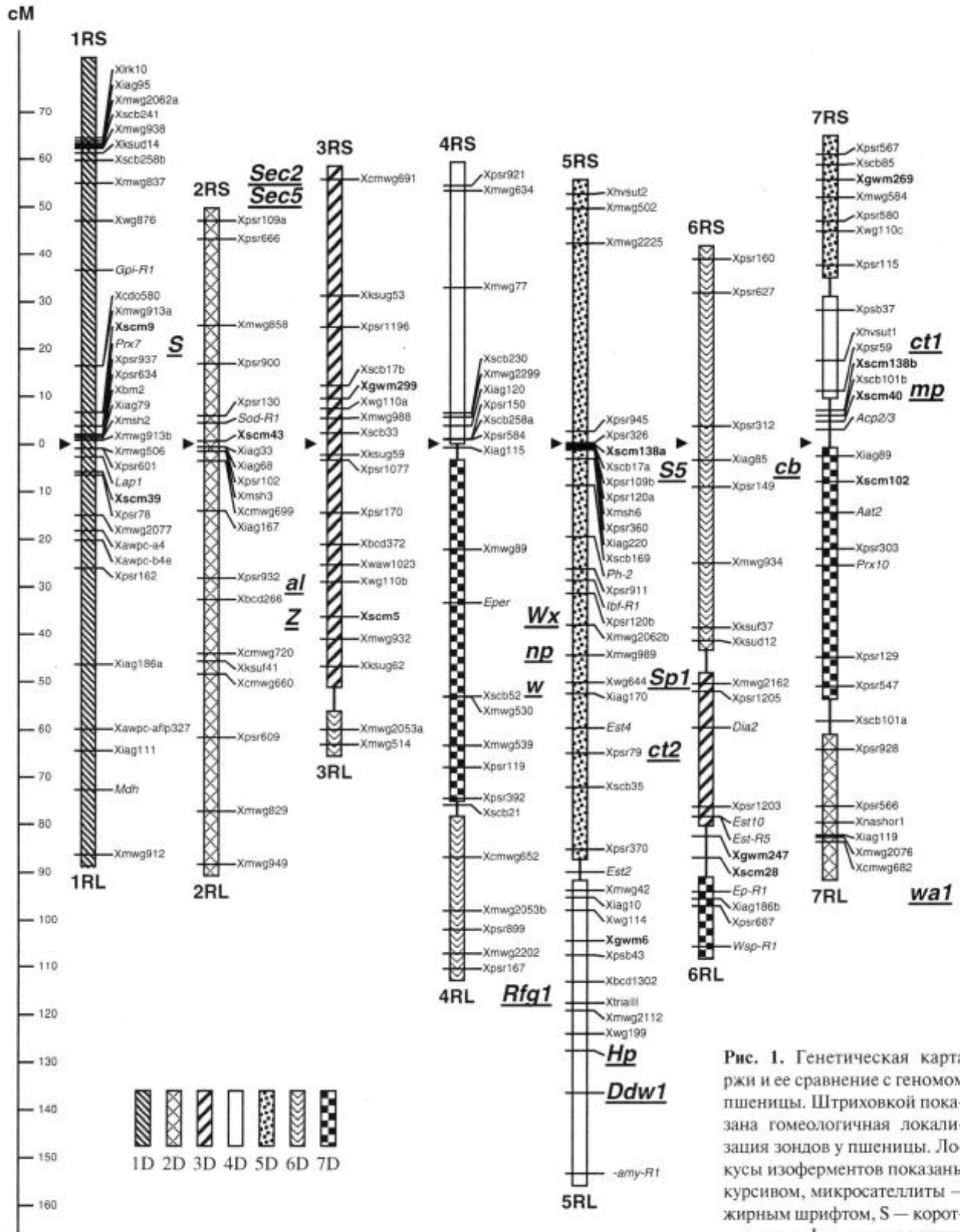


Рис. 1. Генетическая карта ржи и ее сравнение с геномом пшеницы. Штриховкой показана гомеологичная локализация зондов у пшеницы. Локусы изоферментов показаны курсивом, микросателлиты — жирным шрифтом, S — короткое плечо, L — длинное плечо

Из 233 отобранных RFLP зондов 134 были полиморфными и обнаруживали 149 локусов (рис. 1). Общее число использованных клонов для библиотек, принадлежащих к разным видам, было различным. Однако можно отметить, что доля полиморфных клонов зависела от их видовой принадлежности, уменьшаясь от ржи до овса в порядке рожь (81 %) > пшеница (71 %) > эгилопс (*T. tauschii*) (50 %) > ячмень (42 %) > овес (20 %).

Как видно, ржаные зонды оказались наиболее полезными для картирования ржи. Помимо использования ранее картированных на другой популяции ржаных зондов, принадлежащих к библиотеке IAG, нам удалось картировать 14 новых, созданных нами, SCB зондов.

Большинство зондов были однокопийными, однако некоторые зонды имели по две или три копии в геноме ржи. По два локуса было картировано для зондов PSR109 (хромосомы 2R и 5R), PSR120 (хромосома 5R), MWG2062 (хромосомы 1R и 5R), MWG913 (хромосома 1R), MWG2053 (хромосомы 3R и 4R), SCB17 (хромосомы 3R и 5R), SCB101 (хромосома 7R), SCB258 (хромосомы 1R и 4R) и IAG186 (хромосомы 1R и 6R). Зонд WG110 выявлял три полиморфных локуса на хромосомах 3R (2) и 7R (1) (рис. 1).

При сравнении двух рецiproкных комбинаций были найдены четыре маркера, полиморфных только в одном скрещивании. Полиморфизм отсутствовал для локусов *Xpsr911* (хромосома 5R) и *Xwg110c* (хромосома 7R) в популяции P87 × P105 и для локусов *Xpsr130* (хромосома 2R) и *Xpsr160* (хромосома 6R) в популяции P105 × P87.

Расщепление было проанализировано для 149 RFLP маркеров, 20 изозимных маркеров, 12 микросателлитных маркеров и двух морфологических признаков. Как кодоминантные наследовались 139 локусов (77 %), тогда как 42 локуса (23 %) проявляли доминантный характер наследования и оценивались как присутствие/отсутствие полосы. Число маркеров на хромосому колебалось от минимально 18 (хромосома 6R) до максимально 36 (хромосома 5R).

Генетические карты хромосом 1R, 2R, 3R, 4R, 5R, 6R и 7R показаны на рис. 1. Общая длина генетической карты генома ржи составила 1040 сМ со средним расстоянием между маркерами 5,8 сМ. Генетическая длина отдельных хромосом ржи колебалась от минимально 118,8 сМ для хромо-

сомы 3R до максимально 199,2 сМ для хромосомы 5R, составляя в среднем 148 сМ.

Локусы, для которых наблюдалось отклонение от ожидаемого менделевского соотношения, выявлены для всех хромосом ржи за исключением 3R. Значимое отклонение от менделевского расщепления, которое наблюдалось хотя бы в одном из рецiproкных скрещиваний, было зафиксировано для 25 локусов. Для комбинированной популяции, полученной в результате суммирования данных из рецiproкных популяций, было обнаружено 20 таких локусов. Наибольшее скопление локусов с неправильным расщеплением (12) наблюдалось в районе центромеры на хромосоме 4R.

С целью изучения возможности использования микросателлитных маркеров пшеницы для картирования генома ржи 30 праймерных пар были тестированы в ПЦП-реакциях с геномной ДНК ржаных родительских линий. Для сравнения использовали также сорт пшеницы Chinese Spring (в качестве позитивного контроля) и сорт ячменя Betzes. На первом этапе проводили ПЦП-реакцию в менее строгих условиях, чем для амплификации пшеничной ДНК. Амплификация была слабой, и в большинстве случаев обнаруживались многие минорные фрагменты. Чтобы подтвердить наличие в продуктах амплификации микросателлитных последовательностей, была проведена Саузерн-гибридизация с использованием в качестве гибридизационных зондов (GA)_n и (GT)_n. Было отобрано 10 праймерных пар. Из-за наличия неспецифических фрагментов полиморфизм между родительскими линиями трудно было оценить, поэтому отобранные праймеры были затем тестированы в более строгих условиях. В результате удалось выявить только три полиморфные праймерные пары (WMS247, WMS269 и WMS299).

В аналогичных исследованиях, проведенных ранее [7], из 15 тестированных праймеров шесть были полиморфными и только два (WMS2 и WMS6) действительно амплифицировали микросателлитную последовательность. Эти шесть праймеров были проанализированы также на другом материале [8]. Только два из них дали полиморфные ПЦП-продукты (WMS6 и WMS44), причем WMS44 расщеплялся по типу присутствие/отсутствие и, вероятно, не содержал микросателлитных последовательностей, что согласуется с данными [7]. В нашей популяции из

этих двух праймеров только WMS6 оказался полиморфным.

Локусы, детектируемые данными праймерами, были картированы на хромосомах 5RL (*Xgwm6*), 6RL (*Xgwm247*), 7RS (*Xgwm269*) и 3RS (*Xgwm299*). Интересно, что с учетом известных эволюционных перестроек все четыре локуса оказались гомеологичны пшеничному. Кроме того, гомеологичный локус, выявляемый WMS6, обнаружен и у ячменя [9].

Таким образом, в общей сложности из 45 тестированных праймерных пар было выявлено только 4 (менее 10%), пригодных для перекрестной амплификации таких близких видов, как пшеница и рожь. Это позволяет сделать вывод о практической нецелесообразности использования чужеродных микросателлитов для картирования генома ржи. Более перспективным является создание видоспецифичных микросателлитов ржи [8]. В частности, нами было картировано 8 таких локусов (SCM).

Картирование генов и создание интегрированной карты генома ржи. Как и для многих других культурных видов растений, многие исследования у ржи были направлены на создание генетических карт с использованием молекулярных маркеров. Однако в большинстве таких случаев использовались анонимные зонды или зонды с известной функцией, и только в отдельных случаях были привлечены гены, контролирующие определенные признаки растений. С использованием популяций, перечисленных в таблице, нами было картировано 18 различных генов ржи, расположенных на шести хромосомах ржи: гены, определяющие высоту растения (*ct1*, *ct2*, *Ddw1*, *np*) — на хромосомах 7R, 5R и 4R [10, 11]; гены, определяющие самофертильность (*S*, *Z*, *S5*) — на хромосомах 1R, 2R и 5R [12]; ген, определяющий яровость (*Sp1*) — на хромосоме 5R [10]; ген — восстановитель мужской стерильности (*Rfg1*) — на хромосоме 4R [13]; ген, определяющий отсутствие лигулы (*al*) — на хромосоме 2R [14]; ген, определяющий отсутствие воскового налета на растении (*wa1*) и (*w*) — на хромосомах 7R и 4R [14]; ген, определяющий ваху-эндосперм (*Wx*) — на хромосоме 4R [14]; ген, определяющий опушенность колосножки (*Hp*) — на хромосоме 5R [5]; ген, определяющий коричневую окраску стебля (*cb*) — на хромосоме 6R; ген, определяющий многопестичность цветков (*mp*) — на хромосоме 7R; гены,

определяющие синтез запасных белков эндосперма (75K γ -секалинов) (*Sec2* и *Sec5*) — на хромосоме 2R [15].

Объединяя результаты, полученные разными авторами, можно построить консенсус-карту генома ржи, включающую около 580 маркеров [16]. При этом около одной трети маркеров были успешно использованы более чем в одном исследовании. В среднем такая карта включает около 60 маркеров на хромосому, достигая максимума для хромосомы 1R (90) и минимума для хромосомы 3R (30).

Общей особенностью ржаных хромосом является кластеризация маркеров в центромерных регионах. Это явление объясняется локализацией большей части событий кроссинговера в дистальных регионах хромосом. В центромерных районах, кроме того, наиболее часто обнаруживаются несоответствия в порядке маркеров, что, вероятно, объясняется недостаточной разрешающей способностью метода на очень коротких генетических интервалах при использовании небольших популяций (100–200 растений).

Сравнительное картирование генома ржи. Полученные нами данные о локализации RFLP маркеров и генных локусов у ржи сравнивали с уже существующими данными для гомеологичных районов, содержащих эквивалентные локусы в геномах других злаков. Оказалось, что некоторые локусы высоко консервативны. Эволюционный консерватизм злаковых хромосом, проявляющийся в сходном расположении перекрестно-гибридизирующихся зондов и генных локусов, может эффективно использоваться в новом подходе генетического анализа. Локализация гена в интересующем виде растений может выполняться быстро, если уже известна информация о его позиции на карте в родственных видах. При этом, однако, должны учитываться существующие между некоторыми видами транслокационные различия хромосом.

При сравнении карт риса и D генома пшеницы (с учетом ограничений современного анализа) может быть обнаружено только 11 разрывов коллинеарности, несмотря на тот факт, что хромосомные числа этих видов различны ($x = 12$ и 7 соответственно) (рис. 2). Вместе с тем для пшеницы и ржи или пшеницы и *Aegilops umbellulata* [17], видов с базовым хромосомным числом 7, обнаружено 11 и 12 разрывов коллинеарности соот-

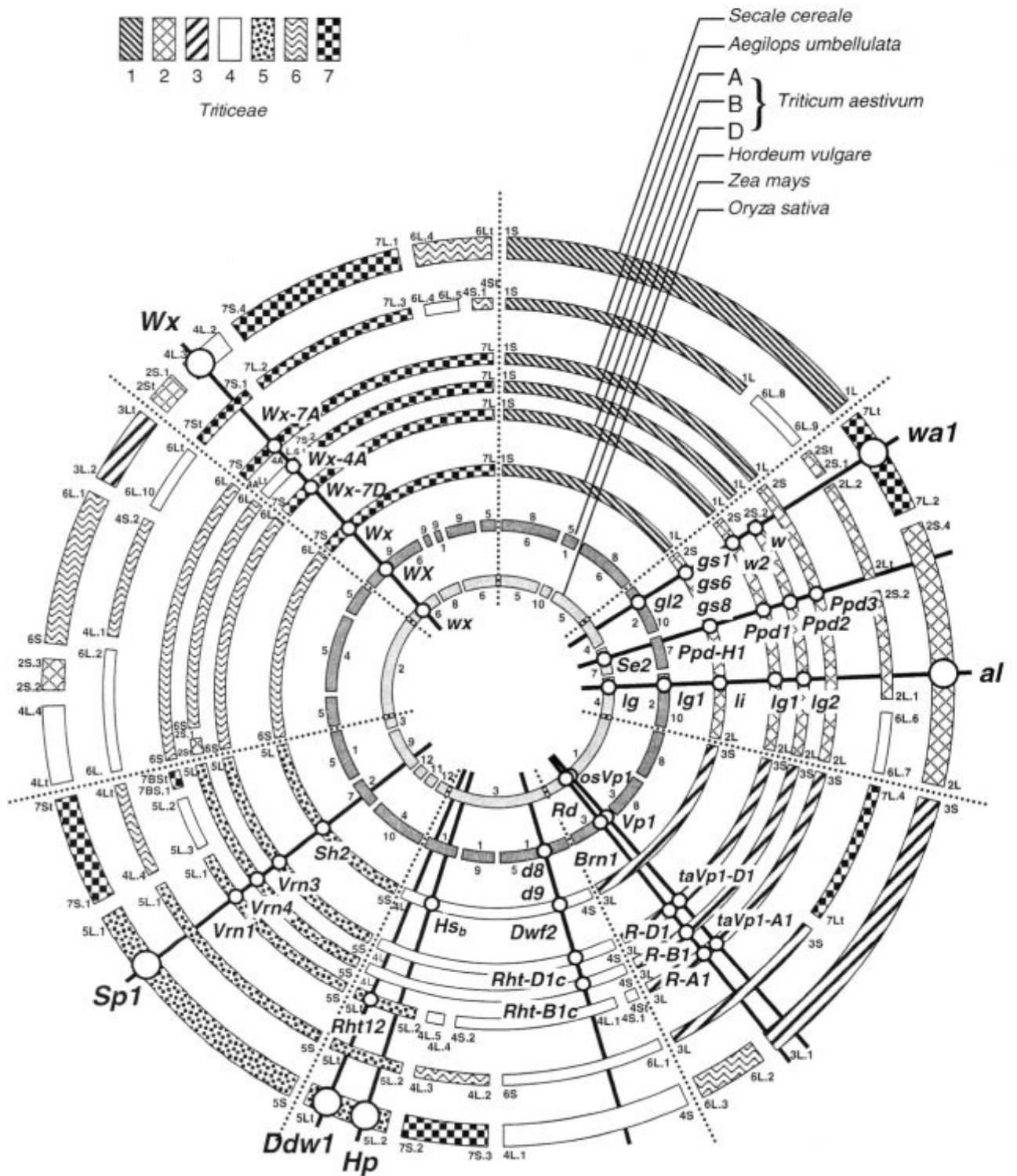


Рис. 2. Сравнительная генетическая карта геномов злаков. Штриховкой показаны индивидуальные хромосомы различных видов *Triticeae*. Данные по сравнительному картированию приводятся в основном по [65, 66]. S — короткое плечо, L — длинное плечо

ветственно, хотя эти виды дивергировали менее 8 млн лет назад. В то же время ячмень (*Hordeum vulgare*), вид дивергировавший прежде пшеницы и ржи, показывает почти полную коллинеарность с D геномом пшеницы. Таким образом, кажется маловероятным, что процесс возникновения хромосомных перестроек является случайным, хотя в некоторых случаях возникновение измененной структуры генома может, вероятно, ускорять процесс видообразования.

Гены безлигульности. Как известно, мутанты, характеризующиеся отсутствием лигулы на всех листьях, имеются у многих злаков. В частности, такие локусы были картированы на хромосомах 4 и 2 у риса и кукурузы соответственно, а также на хромосоме 2HL — у ячменя [18]. Как и у ячменя, ген, определяющий отсутствие лигулы у ржи, локализуется на длинном плече хромосомы 2. В то время как у ржи он картирован проксимально к *Xpsr540*, который косегрегирует с *Xcdo373* и *Xbcd266*, у ячменя позиция *li* дистальна по отношению к *Xcdo373* и *Xbcd266*. На данном этапе нельзя определить, вызвано ли это различие внутрихромосомными перестройками этого сегмента хромосом ячменя и ржи либо относительно небольшим размером популяций, использованных в обоих экспериментах. В любом случае вероятно, что *al* у ржи и *li* у ячменя являются мутациями сходного гена. Для пшеницы известно два гена, определяющих отсутствие лигулы (*lg1* и *lg2*) и расположенных на хромосомах 2B и 2D соответственно [19]. Хотя в настоящее время молекулярные данные для этих генов отсутствуют, можно предположить, что рожь, ячмень и пшеница содержат гомеоаллели, определяющие этот морфологический признак. При использовании в качестве моста двух локусов из хромосомы 2H [20] можно обнаружить сходные регионы у риса и кукурузы, а это в свою очередь говорит о том, что многие безлигульные мутанты, найденные у злаков, являются следствием нарушений функционирования одного консервативного гена [18, 19].

Гены, контролирующие отсутствие воскового налета на растении. Как ожидалось, локус, определяющий отсутствие воскового налета на растении, был картирован на транслоцированном участке хромосомы 7R, который гомеологичен у других видов *Triticeae* хромосомам группы 2. Из рис. 2 видно, что локус *wa1* ржи гомеоаллелен локусам *w1* или *w2^l* пшеницы. Локус *w2^l* был карти-

рован по отношению к маркеру *Xcmwg682* на расстоянии менее чем 20 сМ [21]. В ржаной популяции также использовался зонд *Xcmwg682*. Для локуса *w1* пшеницы не было описано молекулярных данных, однако известно, что этот ген, кодирующий ингибитор воскового налета, локализован на хромосоме 2BL на дистанции около 42 единиц кроссинговера от центромеры [22]. У ячменя было описано девять генов/аллелей, определяющих признак отсутствия воскового налета на листовом влагалище/колосе. Три таких гена/аллеля (*gs1*, *gs6*, *gs8*) локализируются на коротком плече хромосомы 2H и сцеплены с маркером *Xmwg48*. Известно также, что RFLP маркер *Xmwg48* сцеплен с *Xcmwg682*. Следовательно, можно предположить наличие гомеоаллельного родства между ржаным *wa1* геном и ячменными генами *gs1/gs6/gs8*. Хромосома 2 кукурузы также несет ген *gl2*, который изменяет кутикулярный воск и сцеплен с маркером *umc44b* [23]. При использовании другой генетической карты кукурузы в качестве промежуточного моста можно обнаружить сходство этого участка генома кукурузы с районом, окружающим *w2^l* ген на хромосоме 2DS у пшеницы [19, 21].

Гены, определяющие *ваху-эндосперм*. Термин *ваху-эндосперм* был впервые предложен Collins [24], чтобы описать новый тип индийской кукурузы, найденной в Китае, которая имела эндосперм, сходный с воском по оптической плотности. К настоящему времени *ваху* локус был клонирован из ряда растений, включая кукурузу, рис, ячмень и пшеницу. Поскольку у ржи подобные мутанты не описаны, для обнаружения локализации гена *ваху* у ржи были использованы два функциональных зонда, изолированных из ячменя и пшеницы [25, 26]. Как видно из рис. 2, *ваху* локус был обнаружен на участке хромосомы 4R, который имеет гомеологию с короткими плечами хромосом 7AS и 7DS у пшеницы. Порядок маркеров и их ориентация относительно центромеры у сравниваемых видов одинаковы. При использовании анеуплоидных генетических линий третий *ваху* локус пшеницы был локализован на длинном плече хромосомы 4A [27]. Однако этот локус не был картирован по отношению к сравнимым маркерам. Поскольку эволюция хромосомы 4A включала по крайней мере три транслокации, в данном случае также можно предполагать наличие гомеоаллелизма. Используя ячменный зонд

MWG2080 для картирования ржи, удалось сравнить наши данные с данными, полученными для ячменя [28]. В обоих случаях наблюдалось близкое сцепление *waxy* локуса с этим зондом. Кроме того, оказалось возможным показать сходство этого участка генома ржи с регионами кукурузной хромосомы 6 и рисовой хромосомы 9, содержащими *waxy* локус. Из полученных данных можно сделать вывод, что ген, контролирующий признак *waxy*-эндосперма, высоко консервативен у различных видов злаков, включая рожь.

Гены, контролирующие опушенность листового влагалища/колосоножки. Признак опушенности колосоножки в течение долгого времени использовался как фенотипический маркер определенной хромосомы в пшенично-ржаных гибридах и пшенично-ржаных дополненных линиях. В 1951 г. O'Mara [29] локализовал этот ген на длинном плече хромосомы 5R, используя пшенично-ржаные дополненные линии. Эти данные хорошо совпадают с картой, полученной нами [5]. Хотя имеется по крайней мере четыре описанных гена, контролирующих признак опушенности колосоножки и/или листового влагалища, а также моно-, ди- и тригенный тип наследования признака, в данном случае косегрегация между двумя признаками опущения позволяет говорить о том, что они контролируются плейотропно одним геном. Суриков и Романова [30] описали моногенное доминантное наследование для гена опушенности (*Hp*) и его сцепление с геном, контролирующим признак яровости (*Sp1*) на расстоянии 32,2 %. Данный ген был недавно картирован в середине длинного плеча хромосомы 5R с применением RFLP маркеров [10]. Philipp et al. [2] подтвердили локализацию гена *Hp* на хромосоме 5R и показали его сцепление с изозимным маркером *Aco2*.

Сходный признак у ячменя (*Hs_b*) был картирован с использованием рекомбинантной линии *Hordeum vulgare* L./*Hordeum bulbosum* L. Ген локализуется на хромосоме 4HL между *Xcdo465* и косегрегирующими маркерами *Xwg199* и *Xmwig616* [31]. Сравнение этих данных с ржаной картой показывает, что гены, контролирующие опушенность листового влагалища у *H. bulbosum* (*Hs_b*) и *S. cereale* (*Hp1*), гомеоаллельны. Оба локуса расположены дистально по отношению к четырем общим маркерам, наиболее близким из которых является *Xwg199*. Было показано также, что ген *Hs_b* аллелен гену *Hs* *H. vulgare* [32]. В отличие от

ржи, где ген *Hp1* плейотропно определяет опушенность листового влагалища и колосоножки, у ячменя он контролирует опушенность только листового влагалища. Это различие может объясняться присутствием различных аллелей в гомеологичных локусах.

Гены карликовости. Полукарликовые сорта, которые содержат гены, уменьшающие высоту растений, широко распространены во всех областях выращивания пшеницы. В зависимости от их ответа на внесение экзогенных гибберрелинов (GA) карликовые мутанты могут классифицироваться на чувствительные к GA или не чувствительные к GA. Генетика генов карликовости у пшеницы, включая новую их номенклатуру, была недавно описана Bonner et al. [33]. У пшеницы не чувствительные к GA гены карликовости *Rht-B1* и *Rht-D1* локализируются на хромосомах 4B и 4D соответственно. В обоих локусах была идентифицирована серия множественных аллелей, контролирующих различную степень карликовости. Для *Rht-B1* локуса известны *Rht-B1a* (высокое растение), *Rht-B1b* (ранее *Rht1*), *Rht-B1c* (ранее *Rht3*), *Rht-B1d* (ранее *Rht5*), *Rht-B1e* (ранее *Rht Krasnodari 1*) и *Rht-B1f* (ранее *Rht T. aethiopicum*). В *Rht-D1* локусе описаны *Rht-D1a* (высокое растение), *Rht-D1b* (*Rht2*), *Rht-D1c* (*Rht10*) и *Rht-D1d* (*Rht Aibian 1a*). Среди других видов *Triticeae* не чувствительные к GA мутанты были также описаны у ржи [34, 35] и ячменя [36].

Данные по сравнительному картированию известных генов карликовости, не чувствительных к GA, у пшеницы, ржи и ячменя представлены на рис. 2. Результаты McVittie et al. [37], которые картировали *Rht* локусы на коротких плечах хромосом 4B и 4D, были подтверждены для *Rht-B1* по сцеплению с *Xpsr144* маркеру, локализованному на 4BS вблизи центромеры [38]. В отличие от *Rht*-генов, проявляющих неполное доминирование, рецессивные *ct* гены ржи локализованы на хромосомах 5RL и 7R [10, 11]. Для обеих хромосом 5R и 7R были найдены сегменты с гомологией к хромосомам гомеологичной группы 4 *Triticeae* [1]. Однако данные транслокации включают участок длинного плеча хромосомы гомеологичной группы 4 *Triticeae*, в то время как *Rht* гены пшеницы расположены на коротком плече. Кроме того, было показано, что *ct2* расположен вблизи по крайней мере пяти маркеров. Эти маркеры локализируются на длинных плечах хромосом

гомеологической группы 5 *Triticeae*, недалеко от точки разрыва транслокации.

Не чувствительный к GA ген карликовости ячменя *gai* (*Rht-H1*) локализуется в центромерном регионе на хромосоме 2HL [39] и следовательно также не родственен *Rht* генам пшеницы. Таким образом, в пределах *Triticeae* хромосомы четырех гомеологических групп (группа 4 пшеницы, группы 5 и 7 ржи и группа 2 ячменя) несут не чувствительные к GA гены карликовости.

Среди описанных генов карликовости, чувствительных к GA, данные по сравнительному картированию получены только для пшеничного гена *Rht12* [40, 41] и ржаного гена *Ddw1* [42, 5]. Оба гена локализируются на длинных плечах хромосом 5A и 5R и сцеплены с изозимными локусами β -*amy-A1* и β -*amy-R1* соответственно. Кроме того, установлено сцепление этих генов с четырьмя (пшеница) и шестью (рожь) RFLP маркерами, локализующимися на сегменте длинного плеча хромосомы 5, который гомеологичен 4L хромосомам *Triticeae*. Хотя только один RFLP маркер (*Xpsr114*) был полиморфен для пшеничной и ржаной популяций, сравнение полученных карт с данными для хромосом 5A^mL [43] и 4HL [44] показывает, что *Rht12* и *Ddw1* являются членами гомеологичной серии у видов *Triticeae*.

Гены ярвости/озимости. Главные гены, определяющие признак ярвость/озимость у пшеницы, были описаны Pugsley [45]. Цитогенетические исследования показали, что три доминантных *Vrn* гена локализируются на хромосомах гомеологической группы 5 [19]. Среди других видов *Triticeae* гены, определяющие признак ярвости, были описаны для ржи (*Sp1*) [46] и ячменя (*Sh2*) [47] и также располагаются на хромосомах гомеологической группы 5. Карта пшеницы, полученная Korzun et al. [40], показывает близкое сцепление между *Vrn1* и маркером *Xwg644*. Этот RFLP маркер косегрегирует с *Vrn1* и другим RFLP маркером (*Xpsr426*) согласно данным Galiba et al. [48]. Для ржи также показано близкое сцепление зонда *Xpsr426* с *Sp1* геном [10]. Кроме того, Laurie et al. [49] картировали *Xwg644* вблизи и дистально по отношению к гену *Sh2* на ячменной хромосоме 7(5H). Результаты картирования ясно показывают, что *Vrn1* (пшеничная хромосома 5A), *Sp1* (ржаная хромосома 5R), *Sh2* (ячменная хромосома 5H) и вероятно гены, описанные различными авторами как *Vrn4* или *Vrn2* (пшеничная хромосома

5B) и *Vrn3* (пшеничная хромосома 5D), являются гомеологической серией хромосом группы 5 *Triticeae*.

Гены фотопериодизма. Генетический контроль начала цветения по отношению к длине дня определяется главным образом тремя генами фотопериодизма (*Ppd*), локализованными на коротких плечах пшеничных хромосом группы 2 [19]. Описаны также гены, расположенные на других хромосомах, например 3D [50]. Результаты картирования генов *Ppd2* (хромосома 2B) и *Ppd1* (хромосома 2D) показывают их близкое сцепление с маркером *Xpsr130*. Как и у пшеницы, главный ген, контролирующий фотопериодическую реакцию у ячменя, расположен на коротком плече хромосомы 2 (2H) [49]. В обоих видах *Ppd* гены сцеплены с локусом, детектируемым RFLP-зондом *Xpsr666*. Хотя результаты картирования *Ppd* генов по отношению к RFLP маркерам подтверждают, что данные гены расположены в гомеологичных районах геномов пшеницы и ячменя, у пшеницы главные аллели этих генов определяют нечувствительность к фотопериоду. Следовательно, наибольший эффект эти гены проявляют на растениях, выращиваемых при коротком дне. Вместе с тем у ячменя наибольший эффект был выявлен при длинном дне. Таким образом, в процессе отбора у пшеницы и ячменя были селектированы различные аллели генов, контролирующих фотопериодическую реакцию.

Гены, определяющие красную пигментацию семян. Интерес к генам, контролирующим красную окраску семян у пшеницы, связан с их плейотропным действием на сроки покоя семян и возможностью практического применения для предотвращения явления «предуборочного прорастания». Три *R* гена пшеницы были локализованы на хромосомах группы 3 с использованием анеуплоидного анализа [51, 52] и два из них были картированы на длинных плечах 3A и 3D [53, 54]. С использованием RFLP маркеров была показана коллинеарность между хромосомами группы 3 и идентифицированы маркеры для *R-A1*, *R-D1* [55] и *R-B1* [56]. Известно, что хромосома 6R может сообщать красную окраску семенам при интродукции в белую пшеницу [57]. Частичная коллинеарность между хромосомами группы 3 пшеницы и ржи была описана Devos and Gale [58]. Кроме того, эта хромосома была вовлечена в транслокационное событие, включающее разрыв исходной хромо-

сомы 3 между локусами *Xcsp1* и *R*, а также реципрокный обмен на фрагмент из хромосомы 6R. Интересно отметить, что хромосома 1 риса, которая гомеологична хромосомам группы 3 *Triticeae*, также несет ген, контролирующий красную окраску семян *Rd*. Этот ген картирован в сходном районе [59], хотя и несколько более проксимально.

Помимо описанных выше генов, контролирующих пигментацию семенной оболочки, хромосомы гомеологической группы 3 *Triticeae* несут другую группу генов, участвующую в управлении созреванием и покоем семян (*Vp1* гены). Впервые *Vp1* ген был выделен из кукурузы [60] и представляет собой фактор транскрипции, играющий ключевую роль в индукции и поддержании периода покоя семян. В настоящее время эти гены клонированы из ряда растений, в том числе риса [61] и дикого овса [62]. У кукурузы этот ген был картирован на длинном плече хромосомы 3 [63]. С использованием в качестве зонда клонированного *Vp1* гомолога из дикого овса эти гены были картированы в сходных позициях на хромосомах 3A и 3D пшеницы и хромосоме 1 риса [64] и, таким образом, представляют собой гомеологическую серию генов.

Выводы. Сравнительное картирование генов растений с применением новейших методов молекулярной генетики и геномной инженерии позволило выявить ряд важных закономерностей в структурной организации геномов эукариот, убедительно показать консервативность генов и порядка их расположения на хромосомах среди различных систематических групп.

Полученная к настоящему времени информация уже позволяет в ряде случаев быстро выявлять нужные гомеогены, особенно когда сходство фенотипов очевидно. С накоплением данных по сравнительному картированию и секвенированию небольших геномов (арабидопсис, рис) эффективность работы по локализации и клонированию генов будет существенно возрастать.

Исследования показывают, что злаки, включая все основные сельскохозяйственные культуры, могут рассматриваться как единая генетическая система, и вся имеющаяся информация о структуре и действии генов, метаболизме, физиологии и фенотипе, полученная за последнее столетие для различных видов семейства злаков, может быть объединена и активно использоваться в се-

лекционной практике. Можно с уверенностью сказать, что в XXI веке гомеогены и различные их аллели из многих видов можно будет получать из соответствующих банков и использовать для поиска нужной изменчивости в интересующем виде растений. Так, например, для работы с геномом ржи можно будет использовать информацию, полученную для таких более просто организованных видов, как рис и арабидопсис.

SUMMARY. The genetic map of rye consisting of 149 RFLP, 20 isozyme and 12 microsatellite markers was developed. Using the collection of cross-hybridizing probes, the presence of multiple translocations in rye genome with respect to wheat and barley genomes was shown. However, within large regions of genome a strict collinearity of marker order was observed that allow us to use the method of comparative mapping for an introduction of new genes. In the developed genetic map 18 morphological and breeding-valuable genes mapped in different rye populations were integrated. The comparative analysis of homeological loci in genomes of *Triticeae* species as well as in genomes of rice and maize was carried out. The genes controlling a number of morphological traits, plant height, photoperiodic response and winter/spring growth habit were shown to be conserve among cereals and to form clear homeologous rows.

РЕЗЮМЕ. Побудовано генетичну карту генома жита, яка складається з 149 RFLP, 20 ізоферментних і 12 мікросателітних маркерів. З використанням набору зондів, які перехресно гібридизуються, показано наявність множинних транслокацій в геномі жита по відношенню до генома пшениці чи ячменю. В межах значних ділянок генома, проте, спостерігається суворя колінеарність маркерів, яка дозволяє використовувати метод порівняльного картування для включення нових генів. На одержаній генетичній карті локалізовано 18 морфологічних і селекційно-цінних генів з використанням різних популяцій жита. Проведено порівняльний аналіз гомеологічних локусів в геномах видів *Triticeae*, а також геномах рису та кукурудзи. Показано, що гени, які контролюють ряд морфологічних ознак, висоту рослин, фотоперіодичну реакцію і ознаку яровина/озимість, високо консервативні у злаків і формують чіткі гомеологічні ряди.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N., Francis H.A., Harcourt R.L., Koebner R.M.D., Liu C.J., Masojc P., Xie D.X., Gale M.D. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **85**. — P. 673–680.
2. Philipp U., Wehling P., Wricke G. A linkage map of rye // *Theor. Appl. Genet.* — 1994. — **88**. — P. 243–248.
3. Senft P., Wricke G. An extended genetic map of rye (*Secale cereale* L.) // *Plant Breed.* — 1996. — **115**. — P. 508–510.
4. Loarce Y., Hueros G., Ferrer E. A molecular linkage map of rye // *Theor. Appl. Genet.* — 1996. — **93**. — P. 1112–1118.

5. Korzun V., Malyshev S., Kartel N., Westermann T., Weber W.E., Börner A. A linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet. — 1998. — **96**. — P. 203–208.
6. Lander E.S., Green P., Abrahamson J., Barlow A., Daly M.J., Lincoln S.E., Newburg I. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations // Genomics. — 1987. — **1**. — P. 174–181.
7. Röder M.S., Plaschke J., König S.U., Börner A., Sorrells M.E., Tanksley S.D., Ganai M.W. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat // Mol. Gen. Genet. — 1995. — **246**. — P. 327–333.
8. Saal B., Senft P., Wricke G. Erstellung einer dicht besetzten Koppulungskarte mit Hilfe molekularer Marker beim Roggen (*Secale cereale* L.) // Vortr. Pflanzenzucht. — 1997. — **38**. — P. 267–285.
9. Ma Z.Q., Röder M., Sorrells M.E. Frequencies and sequence characteristics of di-, tri-, and tetra-nucleotide microsatellites in wheat // Genome. — 1996. — **39**. — P. 123–130.
10. Plaschke J., Börner A., Xie D.X., Koebner R.M.D., Schlegel R., Gale M.D. RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye // Theor. Appl. Genet. — 1993. — **85**. — P. 1049–1054.
11. Plaschke J., Korzun V., Koebner R. M. D., Börner A. Mapping of the GA₃-insensitive dwarfing gene *ct1* on chromosome 7R in rye // Plant Breed. — 1995. — **114**. — P. 113–116.
12. Voylovkov A.V., Korzun V., Börner A. Mapping of three self-fertility mutations in rye (*Secale cereale* L.) using RFLP, isozyme and morphological markers // Theor. Appl. Genet. — 1997. — **97**. — P. 147–153.
13. Börner A., Korzun V., Polley A., Malyshev S., Melz G. Genetics and molecular mapping of a male fertility restorator locus (*Rfg1*) in rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet. — 1998. — **97**. — P. 99–102.
14. Korzun V., Malyshev S., Voylovkov A., Börner A. RFLP based mapping of three mutant loci in rye (*Secale cereale* L.) and their relation to homoeologous loci within the *Gramineae* // Theor. Appl. Genet. — 1997. — **95**. — P. 468–473.
15. Malyshev S.V., Khmyl T.O., Zabenkova K.I., Voylovkov A.V., Korzun V.N., Kartel N.A. RFLP-based mapping of the *Sec-2* and *Sec-5* loci encoding 75K γ -secalins of rye // Plant Breed. — 1998. — **117**. — P. 329–333.
16. Börner A., Korzun V. A consensus linkage map of rye (*Secale cereale* L.) including 374 RFLPs, 24 isozymes and 15 gene loci // Theor. Appl. Genet. — 1998. — **97**. — P. 1279–1288.
17. Zhang H., Jia J., Gale M.D., Devos K.M. Relationships between the chromosomes of *Aegilops umbellulata* and wheat // Theor. Appl. Genet. — 1998. — **96**. — P. 69–75.
18. Ahn S.N., Tanksley S.D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1993. — **90**. — P. 7980–7984.
19. McIntosh R.A., Hart G.E., Gale M.D. Catalogue of gene symbols for wheat // Eds Z.S. Li, Z.Y. Xin // Proc. 8th Int. Wheat Genet Symp. Agricult. — Beijing, 1995. — P. 1333–1500.
20. Heun M., Kennedy A.E., Anderson J.A., Lapitan N.L.V., Sorrells M.E., Tanksley S.D. Construction of a restriction fragment length polymorphism map for barley (*Hordeum vulgare*) // Genome. — 1991. — **34**. — P. 437–447.
21. 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**. — P. 721–731.
22. Driscoll C.J. Gene-centromere distances in wheat by aneuploid F2 observations // Genetics. — 1966. — **54**. — P. 131–135.
23. Coe E.H., Neuffer M.G. Gene loci and linkage map of corn (maize) (*Zea mays* L.) (2n=20) / Eds S.J. O'Brian Genetic maps, locus maps of complex genomes. — New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993. — P. 6.157–6.189.
24. Collins G.N. A new type of Indian corn from China // US Dep. Agric. Bur. Plant Industry Bull. — 1909. — **161**. — P. 7–30.
25. Rohde W., Becker D., Salamini F. Structural analysis of the waxy locus from *Hordeum vulgare* // Nucl. Acids Res. — 1988. — **16**. — P. 7185–7186.
26. Clark J.R., Robertson M., Ainsworth C.C. Nucleotide sequence of a wheat (*Triticum aestivum* L.) cDNA clone encoding the waxy protein // Plant Mol. Biol. — 1991. — **16**. — P. 1099–1101.
27. Chao S., Sharp P.J., Worland A.J., Warham E.J., Koebner R.M.D., Gale M.D. RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes // Theor. Appl. Genet. — 1989. — **78**. — P. 495–504.
28. Langridge P., Karakousis A., Collins N., Kretschmer J., Manning S. A consensus linkage map of barley // Mol. Breed. — 1995. — **1**. — P. 389–395.
29. O'Mara J.G. Cytogenetic studies on Triticale. 2. The kinds of intergeneric chromosome addition // Cytologia. — 1951. — **16**. — P. 255–232.
30. Суриков И.М., Романова Н.П. Факторная генетика ржи, *Secale cereale* L. 1. Наследование различий в таких признаках, как опушенность листового влагалища и озимый или яровой тип роста // Генетика. — 1978. — **14**. — P. 396–405.
31. Korzun V., Malyshev S., Pickering R.A., Börner A. RFLP mapping of a gene for hairy leaf sheath using a recombinant line from *Hordeum vulgare* L. \times *Hordeum bulbosum* L. cross // Genome. — 1999. — **42**. — P. 960–963.
32. Pickering R.A., Hill A.M., Kynast R.G. Characterization by RFLP analysis and genomic in situ hybridization of a recombinant and monosomic substitution plant derived from *Hordeum vulgare* L. \times *Hordeum bulbosum* L. cross // Genome. — 1997. — **40**. — P. 195–200.
33. Börner A., Plaschke J., Korzun V., Worland A.J. The relationships between dwarfing genes of wheat and rye // Euphytica. — 1996. — **89**. — P. 69–75.
34. Börner A., Melz G. Response of rye genotypes differing in plant height to exogenous gibberellic acid application // Arch. Zuchtungsforsch. — 1988. — **18**. — P. 79–82.
35. Börner A. Genetical studies of gibberellic acid insensitivity in rye (*Secale cereale* L.) // Plant Breed. — 1991. — **106**. — P. 53–57.
36. Favret E.A., Favret G.C., Malvarez E.M. Genetic regulatory mechanisms for seedling growth in barley / Eds H. Gaut Proc. // 3rd Int. Barley Genet. Symp. — München: Karl Thiemig Press. — P. 37–42.

37. McVittie J.A., Gale M.D., Marshall G.A., Westcott B. The intrachromosomal mapping of the Norin 10 and Tom Thumb dwarfing genes // *Heredity*. — 1978. — **40**. — P. 67–70.
38. Börner A., Korzun V., Ben Amer I.M., Stracke S., Fürste A. RFLP mapping of genes controlling dwarfness and crossability with rye // *Ann. Wheat Newsletter*. — 1996. — **42**. — P. 80–84.
39. Börner A., Korzun V., Malyshev S., Ivandic V., Graner A. Molecular mapping of two dwarfing genes differing in their GA response on chromosome 2H of barley // *Theor. Appl. Genet.* — 1999. — **99**. — P. 670–675.
40. Korzun V., Roder M., Worland A.J., Börner A. Intrachromosomal mapping of genes for dwarfing (*Rht12*) and vernalization response (*Vrn1*) in wheat by using RFLP and microsatellite markers // *Plant Breed.* — 1997. — **116**. — P. 227–232.
41. Worland A.J., Sayers E.J., Börner A. The genetics and breeding potential of *Rht12*, a dominant dwarfing gene in wheat // *Plant Breed.* — 1994. — **113**. — P. 187–196.
42. Korzun V., Melz G., Börner A. RFLP mapping of the dwarfing (*Ddwl*) and hairy peduncle (*Hp*) genes on chromosome 5 of rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 1996. — **92**. — P. 1073–1077.
43. Devos K.M., Dubcovsky J., Dvorak J., Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **91**. — P. 282–288.
44. Langridge P., Karakousis A., Collins N., Kretschmer J., Manning S. A consensus linkage map of barley // *Mol. Breed.* — 1995. — **1**. — P. 389–395.
45. Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // *Euphytica*. — 1972. — **21**. — P. 574–552.
46. De Vries J.N., Sybenga J. Chromosomal location of 17 monogenically inherited morphological markers in rye (*Secale cereale* L.) using the translocation tester set // *Z. Pflanzenzuchtg.* — 1984. — **92**. — P. 117–139.
47. Sogaard B., von Wettstein-Knowles P. Barley: Genes and chromosomes // *Carlsberg Res. Commun.* — 1987. — **52**. — P. 123–196.
48. Galiba G., Quarrie S.A., Sutka J., Morgounov A., Snape J.W. RFLP mapping of the vernalisation (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat // *Theor. Appl. Genet.* — 1995. — **90**. — P. 1174–1179.
49. Laurie D.A., Pratchett N., Bezant J., Snape J.W. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross // *Genome*. — 1995. — **38**. — P. 575–585.
50. Miura H., Worland A.J. Genetic control of vernalisation and day length responses and earliness *per se* by the homoeologous group 3 chromosomes in wheat // *Plant Breed.* — 1994. — **113**. — P. 160–169.
51. Allan R.D., Vogel O.A. Monosomic analysis of red seed color in wheat // *Crop Sci.* — 1965. — **5**. — P. 474–475.
52. Metzger R.J., Silbaugh B.A. Location of genes for seed coat color in hexaploid wheat, *Triticum aestivum* L. // *Crop Sci.* — 1970. — **10**. — P. 495–496.
53. McIntosh R.A., Dyck P.L., The T.T., Cusick J.E., Milne D.L. Cytogenetical studies in wheat. XIII. Sr35 — a third gene from *Triticum monococcum* for resistance to *Puccinia graminis tritici* // *Z. Pflanzenzucht.* — 1984. — **92**. — P. 1–14.
54. Rao M.V.P. Mapping the gene *R1* for red seed color on chromosome 3D of wheat // *Wheat Info. Service*. — 1973. — **36**. — P. 9.
55. Flinham J.E., Humphray S.J. Red coat genes and wheat dormancy // *Aspects Appl. Biol.* — 1993. — **36**. — P. 135–141.
56. Flinham J.E., Gale M.D. Dormancy gene maps in homoeologous cereal genomes // 7th Int. Symp. on Pre-Harvest Sprouting in Cereals. — 1995. — P. 143–149.
57. Riley R., Chapman V. The production and phenotypes of wheat-rye addition lines // *Heredity*. — 1958. — **12**. — P. 301–315.
58. Devos K.M., Gale M.D. Extended genetic maps of the homoeologous group 3 chromosomes of wheat, rye and barley // *Theor. Appl. Genet.* — 1993. — **85**. — P. 649–652.
59. Kurata N., Moore G., Nagamura Y., Foote T., Yano M., Minobe Y., Gale M.D. Conservation of genome structure between rice and wheat // *Bio/Technology*. — 1994. — **12**. — P. 276–278.
60. McCarty D.R., Hattori T., Carson C.B., Vasil V., Lazar M., Vasil I.K. The *Viviparous-1* developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator // *Cell*. — 1991. — **66**. — P. 895–905.
61. Hattori T., Terada T., Hamasuna S.T. Sequence and functional analyses of the rice gene homologous to the maize *Vp1* // *Plant Mol. Biol.* — 1993. — **24**. — P. 805–810.
62. Jones H.D., Peters N.C.B., Holdsworth M.J. Genotype and environment interact to control dormancy and differential expression of the VIVIPAROUS 1 homologue in embryos of *Avena fatua* // *Plant J.* — 1997. — **12**. — P. 911–920.
63. Burr B., Burr F.A., Matz E.C. Maize molecular map // Ed. S.J. O'Brien. Genetic maps. — New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993. — P. 190–203.
64. Bailey P.C., McKibbin R.S., Lenton J.R., Holdsworth M.J., Flinham J.E., Gale M.D. Genetic map locations for orthologous *Vp1* genes in wheat and rice // *Theor. Appl. Genet.* — 1999. — **98**. — P. 281–284.
65. Van Deynze A.E., Nelson J.C., Yeglesias E.S., Harrington S.E., Braga D.P., McCouch S.R., Sorrells M.E. Comparative mapping in grasses. Wheat relationships // *Mol. Gen. Genet.* — 1995. — **248**. — P. 744–754.
66. Gale M.D., Devos K.M. Comparative genetics in the grasses // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1998. — **94**. — P. 1871–1974.

Поступила 29.07.03