ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР «КАЗАНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

На правах рукописи

КОРЗУН ВИКТОР НИКОЛАЕВИЧ

РАЗРАБОТКА И ПРИМЕНЕНИЕ ГЕНОМНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ ДЛЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ И ПРИКЛАДНОЙ СЕЛЕКЦИИ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

03.02.07 – Генетика

06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2021

Посвящается моим дорогим учителям:

профессору А.З. Латыпову[I]*, академику АНБ Л.В. Хотылевой,*

член-корр. АНБ Н.А. Картелю[I]*, профессору Е.В. Ананьеву*[I], A. J. Worland[I].

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……..4

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ……9

1.1 Современное состояние и проблемы селекции зерновых культур…….…....12

1.2 Современные технологии молекулярной биологии в решении практических задач прикладных исследований и селекции зерновых культур…….…12

1.2.1 Молекулярно-генетические маркеры, карты и картирование генов и QTL….…....12

1.2.1.1 Консенсусные и интегрированные молекулярно-генетические карты…...28

1.2.1.2 Молекулярно-генетические карты и сравнительное картирование…...….32

1.2.1.3 Ассоциативное картирование…….34

1.2.1.4 Картирование признаков и селекция с помощью маркеров……34

1.2.2 MAS- селекция…… ……...37

1.2.3 GWAS- технологии в селекции растений…… ……38

1.2.4 Геномная селекция…… ……....43

1.2.5 Секвенирование геномов зерновых культур…….…...43

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ……..47

2.1 Объект и предмет исследований……..47

2.1.1 Растительный материал……..47

2.1.2 Популяции для картирования генов и локусов количественных признаков (QTL)……..47

2.2 Методы генетического анализа…….……...48

2.2.1 Выделение высокомолекулярной ДНК……48

2.2.2 Анализ с использованием RFLP-маркеров……...49

2.2.3 Анализ с использованием SSR-маркеров……..…49

2.2.4 Анализ с использованием SNP-маркеров……49

2.2.5 Оценка хозяйственно-ценных признаков…….…50

2.2.6 Оценка устойчивости к грибным и вирусным заболеваниям …….……..50

2.2.7 Оценка устойчивости к абиотическому стрессу…….……51

2.3 Методы статистической обработки данных……...52

2.3.1 Построение молекулярно-генетических карт хромосом, групп сцепления и картирование генов……..…...52

2.3.2 Кластерный анализ ……53

2.3.3 Анализ генетической структуры популяции……53

2.3.4 Определение расчетной селекционной ценности (GEBV) ……53

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ……...54
3.1 Современные подходы к анализу генетических ресурсов зерновых культур……..54
3.1.1 Генетическое разнообразие пшеницы……...54
3.1.2 Генетическое разнообразие ржи…….……...56
3.1.3 Использование и характеристика цитогенетического материала зерновых культур……...…….…...62
3.2. Применение методов молекулярной биологии для решения проблемы устойчивости зерновых культур к болезням……66
3.2.1 Фузариоз колоса……..68
3.2.2 Септориоз……80
3.2.3 Стеблевая и бурая ржавчина… …….……89
3.2.4 Церкоспореллёзная гниль……..93
3.2.5 Мучнистая роса…….…..96
3.2.6 Устойчивость к вирусам……...….99
3.2.7 Пиренофороз……102
3.3 Генетические исследования зерновых культур, направленные на увеличение устойчивости к абиотическому стрессу……..103
3.3.1 Низкотемпературный стресс……...103
3.3.2 Засухоустойчивость……110
3.3.3 Осмотический стресс……...114
3.4 Генетическое картирование признаков продуктивности и качества зерновых культур……..115
3.4.1 Урожайность и компоненты продуктивности…….…...115
3.4.2 Генетическая система контроля короткостебельности (*Ddw1*, *Rht1*, *Rht2*, *Rht8*, *Rht12*), длины светового дня (*Ppd*) и яровизации (*Vrn*)…….127
3.4.3 Маркерная селекция пивоваренных качеств ячменя……....142
3.5 Система восстановления фертильности (*Rfp*1, *Rfp3*) ржи ……....146
ЗАКЛЮЧЕНИЕ……...150
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ…….....152
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……153
ПРИЛОЖЕНИЕ А.……..255
ПРИЛОЖЕНИЕ Б……...…269

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Интенсификация сельского хозяйства в современных условиях требует разработки и внедрения новых инновационных подходов в селекции сельскохозяйственных растений. Для успешного решения селекционных задач путём создания новых сортов и гибридов, сочетающих наряду с высокой продуктивностью комплексную устойчивость к вредителям и заболеваниям и высокое качество зерна, особое значение приобретают новые знания в области структурной организации геномов зерновых культур.

Первая молекулярная маркерная система - полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (RFLP, ПДРФ), - была применена к геному пшеницы в Англии в середине 1980-х годов. С тех пор, использование зондов ДНК-ПДРФ среди зерновых культур является отправной точкой сравнительной геномики (Gale and Devos 1998). Для дальнейшего сопоставления генетических карт в 1990 году была основана Международная инициатива по картированию злаков (the International Triticeae Mapping Initiative, ITMI), которая привлекла большое внимание к генетике пшеницы и способствовала международному сотрудничеству путём создания общих популяций для картирования, обмену методами картирования, маркерами и другими полученными научными результатами.

Röder, Korzun et al., (1998) опубликовали одну из первых полномасштабных молекулярных карт гексаплоидной пшеницы, построенную на основании позиций 279 SSR-локусов, и получившую широкое применение во всём мире. В том же году была опубликована первая генетическая карта твёрдой пшеницы с использованием SSR-маркеров (Blanco et al., 1998). Молекулярные маркеры также широко используются для картирования локусов количественных признаков (QTL). Значительное количество генов и локусов, контролирующих признаки урожайности и качества зерна, а также устойчивость различных видов злаков к биотическим и абиотическим стрессам, было определено и картировано с помощью ДНК-маркеров. На их основе были теоретически обоснованы селекционные схемы, которые включали использование маркеров. При этом быстро выяснилось, что за такие признаки, как урожайность зерна или качество хлеба, отвечает большое количество QTL, которые сильно зависят от окружающей среды, и большинство из них имеют такой низкий эффект на конечный признак, что значительно затрудняет их статистическое выявление.

Маркер-ориентированная селекция (MAS) незаменима для интрогрессии моногенных признаков, таких как устойчивость к мучнистой росе и различным видам ржавчины. Хотя MAS ускоряет интрогрессию и отбор, её использование не может исключить высокую изменчивость популяций патогенов, которые адаптируются к новым генам устойчивости, делая их неэффективными. Таким образом, создание долговременной устойчивости остается важной задачей на будущее.

Для сложных количественных признаков метод MAS оказался слишком дорогостоящим и неэффективным. Выбор нескольких маркеров одновременно фиксирует большую часть соответствующих хромосом и увеличивает риск совместного выбора областей генома/QTL, которые негативно влияют на показатели продуктивности потомства (Miedaner & Korzun 2012). В данном случае геномная селекция (GS) представляется более перспективной для прогнозирования количественно наследуемых признаков в непроверенных селекционных популяциях на основе геномных моделей, полученных из обширных изученных модельных популяций.

Таким образом, разработка и применение геномных технологий, повышение доступности молекулярного маркирования не только для фундаментальных исследований, но и для практической селекции, являются актуальными направлениями исследований. Для этого требуется решить большое число задач структурной генетики и геномики зерновых культур, часть из которых могут найти свое применение в практических областях.

Цель исследования – создание инновационных молекулярно-генетических технологий и их использование для генетического картирования хозяйственно-ценных признаков, изучения генетических ресурсов, эффективной оценки и отбора селекционного материала для создания перспективных сортов и гибридов зерновых культур.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Определить молекулярно-генетические маркеры и создать на их основе молекулярно-генетические карты для мягкой пшеницы, твёрдой пшеницы и ржи.
2. Исследовать возможность использования разработанных молекулярно-генетических маркеров для анализа генетических ресурсов, продуктивности и качества зерна у ячменя, мягкой пшеницы и ржи, а также и устойчивости зерновых культур к:
   - облигатным и гемибиотрофным возбудителям вредоносных заболеваний пшеницы, ржи и ячменя;
   - абиотическим факторам среды – засухе, низкотемпературному и осмотическому стрессам.
3. Обосновать эффективность методов геномной селекции для ускоренного получения новых улучшенных сортов и гибридов мягкой пшеницы, ржи и ячменя.

Научная новизна работы. Результаты работы содержат новые знания по генетике пшеницы, ржи, ячменя и имеют существенное значение для частной и сравнительной генетики этих экономически важных зерновых культур. Впервые была создана наиболее полная молекулярно-генетическая карта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием SSR-маркеров (Röder, Korzun et al., 1998). Эта научная работа явилась основой для молекулярно-генетического картирования признаков у пшеницы и имеет более 2200 научных цитирований.

Впервые проведена полная расшифровка генома ржи (*Secale cereale* L.) и создан первый масштабный набор SNP-чипов для этой культуры (Bauer et al., 2017).

Впервые научно обоснован метод геномной селекции для отбора генотипов ячменя по пивоваренным качествам (Schmidt et al., 2016).

Впервые реализован инновационный подход по картированию генов с использованием секвенирования, получения специфических SNP-маркеров и масштабных генетических популяций с более 5000 растений, который доказал свою эффективность для решения задачи по определению генов *Rfp1* (восстановление фертильности) у озимой ржи.

Приоритетное значение имеют результаты разработанных молекулярных маркеров ключевых генов для анализа генетических ресурсов устойчивости зерновых культур к низкотемпературному и осмотическому стрессам и засухе, а также продуктивности и качества зерна.

Получены приоритетные результаты мирового уровня, которые вносят важный вклад и определяют дальнейшее развитие исследований по созданию качественно нового генетического материала.

Разработанные технологии геномной селекции непосредственно используются в практической селекции зерновых культур.

Теоретическая и практическая значимость работы. Значительная часть опубликованных результатов, созданного генетического материала и молекулярных маркеров ключевых генов, определяющих хозяйственно-важные признаки нашли дальнейшее использование в научных исследованиях и в селекционном процессе ведущих зерновых культур. Экспериментально обоснован вклад геномных технологий и технологий молекулярного маркирования в практику для создания новых сортов и селекционных линий. Проведено всестороннее изучение, детальное картирование с определением генов-кандидатов и создание нового улучшенного генетического материала с геном восстановления фертильности пыльцы *Rfp1* у озимой ржи (получено 3 патента). Данные работы явились одним из важнейших элементов существенного улучшения селекции гибридной ржи путём значительного уменьшения поражения колоса спорыньёй (*Claviceps purpurea* [Fr.] Tul.), уменьшения риска токсичности продовольственного зерна и повышения стабильности урожая гибридной ржи.

Методология и методы исследования. Детальное описание использованного генетического материала, методов генетического анализа, оценки хозяйственно-ценных признаков и статистической обработки данных приводится в Главе 2 диссертации и автореферата.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Разработанные технологии генетического маркирования и сконструированные первые молекулярно-генетические карты основных зерновых культур являются основой для решения широкого спектра актуальных задач в селекции, генетике и геномике пшеницы, ржи и ячменя.
2. Созданы системы молекулярных маркеров для управления коллекциями генетических ресурсов зерновых культур, выявления локусов, контролирующих устойчивость к факторам биотического и абиотического стресса, продуктивности и качества зерна у пшеницы, ржи и ячменя.
3. Маркер-ориентированная селекция в сочетании с рациональным использованием генетических ресурсов ржи значительно увеличивает эффективность создания конкурентноспособных гибридов. Высокоэффективное использование генетических ресурсов и маркерной селекции для создания новых высокоурожайных и устойчивых к спорынье гибридов ржи.

Степень достоверности и апробация работы. Объективность и достоверность полученных результатов подтверждена многолетними исследованиями, анализом обширного экспериментального материала, полученного с применением существующих передовых методов, современного лабораторного оборудования, статистической обработкой экспериментальных данных и высокой степенью цитирования опубликованных автором научных работ. Результаты исследований были доложены автором на 115 международных конференциях, съездах и совещаниях, преимущественно в форме пленарных и секционных докладов. Наиболее значимыми являются: Word Grain Forum, June 6-7th, 2009, St.-Petersburg, Russia; 11th International Barley Genetics Symposium, April 16-20th, 2012, Hangzhou, China; 12th International Wheat Genetics Symposium, Yokohama, September 10, 2013; the EUCARPIA International Conference on Rye, Wroclaw, Poland, June 23-26, 2015; 12th International Barley Genetics Symposium, June 26-30th, 2016, Minneapolis, USA; VII Baltic Genetics Congress, Riga, Latvia, October 26th , 2018; 5th Conference on Cereals Biotechnology and Breeding, November 4-7, 2019, Budapest, Hungary.

Публикации. Автором диссертации опубликовано более 170 статей в ведущих научных (80% в Q1 и 20% в Q2) изданиях. Научные и селекционные достижения защищены тремя патентами.

Личный вклад автора. Диссертантом лично обоснована концепция диссертационной работы и осуществлен подбор ранее опубликованной научной литературы. Автор принимал непосредственное участие в выработке рабочих гипотез, получении экспериментальных результатов анализе полученного материала, подготовке к печати научных публикаций, которые использовались в представленной диссертации. Основные положения и выводы

диссертационной работы сформулированы автором. В диссертации обобщены результаты научно-исследовательской работы, выполненной в Институте генетики культурных растений (the Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Гатерслебен, Германия) в 1995 - 1999 гг. и KWS SAAT SE & Co. KGaA (Айнбек, Германия) в 1999 - 2021 гг. в рамках совместных проектов по германской национальной программе исследования генома растений GABI (www.gabi.de) и GABI Future в 2000 - 2010 гг., научных программах Plant Biotechnology и Plant Breeding Research (https://www.pflanzenforschung.de/de/forschung-plant-2030/projekte) в 2011 - 2020 гг. и FP7, Horizon 2020 исследовательских программах Европейского Союза (https://ec.europa.eu/) в 2005 - 2016 годах и в Лаборатории инфекционных заболеваний растений, созданной в Федеральном исследовательском центре "Казанский научный центр Российской академии наук" в рамках мегагранта Минобрнауки № 075-15-2019-1881 в 2019 – 2021 годах.

Объём и структура и диссертации. Диссертация изложена на 281 странице, содержит 10 таблиц, 83 рисунка. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, результатов и обсуждения, заключения и списка цитированной литературы, содержащего 1365 источников, из них 124 публикаций с участием диссертанта.

Благодарности. Выражаю свои искреннюю благодарность моей семье за постоянную поддержку и создание оптимальных условий для подготовки этой диссертационной работы.

Мои слова признательности моему дяде профессору Белорусской сельскохозяйственной академии Анвару Закировичу Латыпову[I]. Именно благодаря ему я избрал для себя генетику растений, получил первые импульсы научного познания.

Я очень благодарен академику АН Республики Беларусь Любовь Владимировне Хотылевой и член-корреспонденту АНБ Николаю Александровичу Картелю[I] (ИгиЦ, АНБ, Минск, Республика Беларусь), профессору Евгению Витальевичу Ананьеву[I] (ИОГен, РАН, Москва, Российская Федерация), которые непосредственным образом на ранних этапах способствовали моему вовлечению в молекулярную генетику зерновых культур.

Я благодарен и признателен профессору Andreas Börner и профессору Andreas Graner (the Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Germany)), Antony J. Worland[I], профессору John W. Snape (John Innes Research Centre, Norwich, UK), профессору Mark E. Sorrells (Cornell University, Ithaca, USA) за поддержку на различных этапах моей научной карьеры.

И конечно же мои самые теплые слова благодарности моим родителям Николаю Ананьевичу и Саиде Закировне Корзун, которые воспитали меня с любовью к труду, целеустремленностью и интересу к новому, ранее неизведанному и непознанному.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Отправной точкой современной генетики стало открытие «законов наследования» Грегора Менделя в 1865 и 1866 годах, а также их повторное открытие в 1900 году. После этого исследователи изучали "Менделевские законы" по многим признакам, представляющим практический интерес. Исследования были успешными до тех пор, пока наследование признаков было моногенным. До настоящего времени мы активно используем в научных исследованиях и селекции такие признаки, особенно для устойчивости к заболеваниям, также для физиологических признаков, к примеру - высота растений у пшеницы (*Rht*), сроки цветения (*Ppd*) и другие. С появлением количественной генетики, начиная с Р.А. Фишера (1930), генетика была дополнена полигенно-унаследованными признаками. Еще одной вехой в генетике пшеницы было создание большого количества анеуплоидов Sears (1966) и 400 делеционных линий, полученных Endo и Gill (1996), создание замещённых, дополненных и других генетических линий.

В середине 1980-х годов, первая молекулярная маркерная система, полиморфизм длин рестрициионных фрагментов (RFLP = ПДРФ), была применена к пшенице в Англии. С тех пор использование зондов ДНК-ПДРФ среди зерновых культур является отправной точкой сравнительной геномики (Gale and Devos 1998). Для дальнейшего сопоставления карт в 1990 году была основана организация Международная инициатива по картированию зерновых культур (the International Triticeae Mapping Initiative, ITMI), которая привлекла большое новое внимание к генетике пшеницы и благоприятно способствовала международному сотрудничеству путём создания общих популяций для картирования, обмена методами картирования, маркерами и полученными научными результатами.

Röder, Korzun et al., (1998) опубликовали одну из первых молекулярных карт гексаплоидной пшеницы, первоначально состоящую из 279 SSR локусов и получившую очень широкое применение во всём мире. Одновременно была опубликована первая генетическая карта твёрдой пшеницы (Blanco et al., 1998), которая в 1999 была успешно дополнена Korzun et al., SSR маркерами. Молекулярные маркеры также использовались для картирования локусов количественных признаков (QTL). Между тем, стало быстро ясно, что за такие признаки, как урожайность зерна или качество хлеба, отвечает большое количество QTL, которые сильно зависят от окружающей среды, и большинство из которых имеет низкий эффект проявления, благодаря чему они не могут быть обнаружены статистически.

В течение длительного времени функциональная геномика пшеницы сильно отставала от исследований кукурузы, риса и ячменя из-за большого размера генома у данной культуры и наличия большого количества повторяющихся последовательностей. Для определения функций отдельных генов (Gupta et al., 2008) использовались такие методы, как TILLING и картирование

экпрессионных QTL (e'QTL). С помощью этих методов можно было обнаружить гены-кандидаты для индивидуальных признаков у пшеницы, что стало отправной точкой для их клонирования. Первое клонирование и перенос генов пшеницы, основанное на генетическом картировании, было сделано с генами устойчивости к ржавчине листьев *Lr1, Lr10, Lr21* и локусом яровизации (*Vrn*) несколькими научными группами в 2003 году (по обзору Gupta et al., 2008). В настоящее время новые методы клонирования, сочетающие технологии секвенирования нового поколения (NGS) с недавними достижениями в области геномики, сделали клонирование генов в пшенице и других злаках более быстрым и эффективным. Одним из препятствий в процессе клонирования генов является проверка клонированного гена-кандидата путем переноса (трансформации) гена(ов) в другой генотип, изначально не обладающий исследуемыми признаками. Это ограничение объясняется у многих зерновых культур ограниченным числом генотипов, которые могут быть трасформированы, и отсутствием высокоэффективных протоколов для успешной трансформации зерновых культур. Вместе с тем последние научные разработки по редактированию геномов растений, оптимизация регенерации культуры клеток и тканей и дальнейшее усовершенствование протоколов трансформации зерновых культур предполагают устранение этого ограничения в ближайшее время.

Публичные библиотеки EST ДНК последовательностей (к примеру, Lazo et al., 2004) стали важной основой для большого количества исследований по разработке однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) маркеров, построению более насыщенных генетических карт, экспрессии генов, изучения организации геномов и сравнительной геномики. Наконец, они привели к созданию первой карты высокой плотности маркеров (iSelect с 90 000 SNP) для гексаплоидной пшеницы (Wang et al., 2014).

Первая инициатива по секвенированию всего генома (WGS) пшеницы была выдвинута на заседании Международного общества исследования генома пшеницы (IGROW), состоявшемся в Виннипеге, Канада, 1-4 июня 2003 года. Этот форум превратился в Международный консорциум по секвенированию генома пшеницы (IWGSC), где секвенирование каждой хромосомы было поручено стране и консорциуму исследовательских групп. Технологии секвенирования нового поколения (NGS) значительно ускорили этот международный проект. Первой вехой стала публикация первого проекта последовательности генома пшеницы (IWGSC 2014) и аннотация первой пшеничной хромосомы 3B (Choulet et al., 2014), опубликованной в специальном выпуске в журнале Science 18 июля 2014 года. Проект на основе секвенирования хромосом дал новое представление о структуре, организации и эволюции большого сложного генома пшеницы. Для ячменя полная физическая, генетическая и функциональная сборка последовательности была достигнута двумя годами ранее (IBGSC 2012). С момента выпуска IWGSC WGA v0.4 в июле 2016 года сборка генома была дополнительно усовершенствована для производства сборки IWGSC

RefSeq v1.0 путём интеграции последовательностей и ресурсов на основе хромосом IWGSC (http://www.wheatgenome.org/Projects/IWGSC-Bread-Wheat-Projects/Reference-genome), которая была обнародована 14 января 2017 года и опубликована в 2018 году.

Проект «Геномы пшеницы» нацелен на новую «сборку» WGS и аннотацию 10 или более элитных сортов пшеницы из семи стран мира для определения генома и выявления индивидуальных вариаций в геноме пшеницы. Результаты этого значимого международного проекта опубликованы в журнале Nature (Walkowiak et al., 2020). Проект генома ржи на основе WGS был опубликован Bauer et al., в 2017 году. Публикация его улучшенного варианта состоялась в Nature Genetics (Rabanus-Wallace et al., 2021) в апреле 2021 года.

Маркер-обусловленная селекция (MAS = marker-assisted selection) незаменима для интрогрессии моногенных признаков, к примеру таких как устойчивость к мучнистой росе и ржавчине. Хотя MAS ускоряет интрогрессию и отбор, его использование не может исключить высокую изменчивость популяций патогенов, которые еще быстрее адаптируются к новым генам устойчивости, делая их неэффективными. Таким образом, создание долговременной устойчивости остается важной задачей на будущее.

Для сложных признаков MAS оказался слишком дорогостоящим и недостаточно эффективным. Выбор нескольких маркеров одновременно фиксирует большую часть соответствующих хромосом и увеличивает риск совместного выбора областей генома/QTL, которые негативно влияют на показатели продуктивности потомства («linkage drag», Miedaner, Korzun 2012). Таким образом, геномный отбор (genomic selection = GS) представляется более перспективным для прогнозирования количественно унаследованных признаков в непроверенных селекционных популяциях на основе геномных моделей, полученных из обширных экспериментальных популяций.

Сегодня мы находимся на рубеже использования геномики не только для передовых исследований, но и для практической селекции. С новым набором инструментов, включающим как известные (цито-) генетические методы двух последних веков, так и большое количество геномных подходов нового века, мы можем более уверенно решать глобальные задачи, связанные с изменением климатических условий и продовольственной безопасностью в будущем.

1.1 Современное состояние и проблемы селекции зерновых культур

Улучшение зерновых культур в XX веке осуществлялось в основном с использованием традиционных методов селекции. Стратегия "скрещивания лучших с лучшими" привела к сужению генетического разнообразия новых сортов и стагнации в повышении урожайности в

селекции зерновых культур. Стало очевидным, что создание новых генотипов зерновых культур для дальнейшего улучшения этих сельскохозяйственных культур потребует новых селекционных инструментов для расширения генетического разнообразия и селекции сортов, отвечающих новым вызовам окружающей среды и запросам потребителей. Использование диких и культивируемых сородичей в традиционной селекции во многих случаях отнимает много времени. Современные эффективные программы селекции зерновых культур требуют дополнительных селекционных усилий, включая новые стратегии в исследованиях материала генетических банков для направленного использования генетического разнообразия для создания нового исходного материала и интрогрессию этого материала в элитный генофонд зерновых культур, а также ускорение и увеличение точности селекционного отбора с использованием последних достижений геномных технологий у зерновых культур.

1.2 Современные технологии молекулярной биологии в решении практических задач прикладных исследований и селекции зерновых культур

Прогресс, достигнутый в начале 70-80х годов прошлого столетия по изучению структуры ДНК позволил осуществить качественный переход от классических маркерных (морфологических и изозимных) систем к ДНК-маркерам или молекулярным маркерным технологиям и создал надёжные основы их эффективного использования для исследований растений и прикладной селекции. Технология молекулярных маркеров явилась новой инновационной возможностью в современной селекции сельскохозяйственных культур за счет применения широкого спектра новых подходов к совершенствованию селекционных стратегий и повышения эффективности в селекции зерновых культур.

1.2.1 Молекулярно-генетические маркеры, карты и картирование генов и QTL

В последние 30 лет различные молекулярно-генетические маркерные системы, такие как полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ или RFLPs от restriction fragment length polymorphisms), случайно-амплифицированные полиморфные ДНК фрагменты (RAPDs), последовательности целевых сайтов (STS), полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLPs), вариабельность простых повторяющихся последовательностей (SSRs) или микросателлитов, однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) и другие были разработаны и применены к различным видам сельскохозяйственных культур, включая зерновых культуры. Относительные преимущества и недостатки этих методов обобщены в таблице 1.

Таблица 1 – Сравнение различных маркерных систем у зерновых культур (Korzun, 2002, с изменениями).

Показатель	RFLPs	RAPDs	AFLPs	SSRs	SNPs*
ДНК количество (μg)	10	0.02	0.5-1.0	0.05	0.05
ДНК качество	высокое	высокое	среднее	среднее	среднее
Использование ПЦР	нет	да	да	да	да
Простота в использовании	сложно	просто	просто	просто	просто
Качество воспроизведения	высокое	низкое	высокое	высокое	высокое
Стоимость разработки	низкая	низкая	средняя	высокая	низкая*
Стоимость анализа	высокая	низкая	средняя	низкая	низкая

* благодаря значительному прогрессу в области секвенирования геномов.

RFLP-маркеры широко использовались в 1985 – 2000 для изучения генетического разнообразия, создания генетических карт, сравнительного картирования и картирования генов и генетических признаков в растениях.

Преимущества использования молекулярно-генетических карт растений, основанных на таких маркерах подробно изложены в ранних научных обзорах Helentjaris et al., 1985 и Tanksley et al., 1989.

В данной диссертационной работе мною представлены отдельные примеры успешного использования RFLP-маркеров для создания генетических карт, картирования генов и сравнительного картирования на важнейших зерновых культурах, таких как ячмень (*Hordeum vulgare* L.), рожь (*Secale cereale* L.), мягкая (*Triticum aestivum* L.) и твёрдая (*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns.)) пшеницы.

На смену RFLP-маркерам пришли SSR (микросателлитные) маркеры, которые в 1995 – 2015 гг. явились наиболее широко используемой маркерной системой на растениях, позволившей значительно ускорить и технически упростить процесс использования молекулярных маркеров в генетике и селекции культурных растений.

Опубликованная нами в 1998 году научная работа (Röder et al., 1998) стала одной из наиболее цитируемых (более 2290 ссылок) научных работ по картированию SSR-маркеров на растениях. Эта работа создала надёжную основу для широкого использования SSR-маркеров в различных областях генетических исследований на пшенице (избирательные примеры приведены в этой диссертации) и практическому применению маркерных систем в селекции этой важнейшей сельскохозяйственной культуры.

В последние десятилетия, благодаря значительному прогрессу в области секвенирования геномов сельскохозяйственных культур, однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) являются основной маркерной системой у растений, включая зерновые культуры.

Одной из важнейших работ по созданию большого количества SNP-маркеров на пшенице является работа Cavanagh et al., 2013. В этом исследовании мы, для выявления областей генома пшеницы, подвергшихся отбору во время селекции, создали и применили 9000 ген-ассоциированных однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) на 2994 образцах мягкой пшеницы, включающих старые местные и современные селекционные сорта. Используя генетические различия на основе SNP, мы охарактеризовали влияние повышения урожая на геномные и географические структуры генетического разнообразия. В результате были обнаружены свидетельства небольшого уменьшения генетического разнообразия в популяциях и широкого использования наследственной изменчивости, часто прослеживаемой до основополагающих сортов из разных географических регионов. Анализируя генетические различия между популяциями и степень различия гаплотипов, были выявлены аллельные варианты, подвергнутые улучшающей селекции. Селективные «зачистки» были обнаружены вокруг генов, участвующих в регуляции сроков цветения и фенологии растений. Интрогрессия дикого родственного гена, придающего устойчивость к грибному патогену, была обнаружена с помощью анализа на основе гаплотипов. Сравнивая селективные изменения, выявленные в разных популяциях, показано, что селекция может воздействовать на различные гены или несколько функционально эквивалентных аллелей в разных частях географического диапазона пшеницы. Большинство отобранных аллелей имели низкую частоту в местных популяциях, что свидетельствует о существовании временной неоднородности в силе или целях направленного отбора в ходе селекции, вероятно, связанной с изменением сельскохозяйственной практики или условий окружающей среды. Разработанные в этой работе SNP-чип и генетическая карта обеспечили важный ресурс для развития селекции пшеницы и обеспечения будущих популяционных и геномных исследований на этой важной сельскохозяйственной культуре.

В качестве первого комплексного ресурса последовательностей для ржи была создана библиотека ДНК экспрессированных последовательностей (EST), позволившая разработать SNP-чип для генотипирования Rye5k (Haseneyer et al., 2011) и провести синтетические сравнения с геномами другими зерновых культур. В результате было получено представление о ретикулярной эволюции ржи (Martis et al., 2013), а также картированы локусы количественных признаков (QTL), влияющие на агрономические признаки (Miedaner et al., 2012). Основополагающей работой по созданию «неограниченного» количества SNP-маркеров для ржи явилась наша работа Bauer et al., 2017 по первому полному секвенированию генома ржи (более подробно эта статья представлена в разделе 1.2.5 Секвенирование геномов зерновых культур).

В данной работе, кроме достижения значительного прогресса по секвенированию и структурного изучения генома ржи, был создан первый экспериментальный Rye600k SNP чип с более 600.000 SNP-маркеров, из которого в последствии были отобраны наиболее информативные SNP-маркеры для создания SNP чипов, нашедших широкое применение в молекулярно-генетическом картировании (в качестве примера см. работу Gruner et al., 2020 в разделе 3.2.3 Стеблевая и бурая ржавчина) и селекционном процессе у озимой ржи (Корзун, неопубликованные данные).

До середины 2010-х годов основное использование молекулярных маркеров было предназначено для определения генетического сцепления между изучаемым фенотипическим признаком(ами) путём построения генетических карт посредством изучения совместного сцепления маркеров и фенотипов или признаков в специфических популяциях. Эти популяции обычно происходят из различных источников: F_2 популяций, рекомбинантных инбредных линий (RIL) или удвоенных гаплоидов (DH). RIL и DH имеют то преимущество, что они могут постоянно поддерживаться и могут оцениваться в повторных экспериментах. Однако у зерновых во многих случаях лишь небольшое количество маркеров может быть картировано в отдельных популяциях из-за низкого уровня полиморфизма между родителями исследуемых популяций. На пшенице, чтобы преодолеть это отсутствие полиморфизма, для целей генетического картирования широко использовались либо синтетики, созданные путём объединения тетраплоидов (A и B геномов) с *Aegilops tauschii* (D геном) либо сами дикие сородичи, такие как *Aegilops tauschii* - (D геном) (Boyko et al., 1999), или *Triticum monococcum* - (A геном) (Dubcovsky et al., 1996).

Ссылки на отдельную выборку молекулярно-генетических карт до 2002 года приведены в табл. 2. Более подробную информацию о молекулярно-генетических картах ячменя, ржи и пшеницы можно найти на сайте Graingenes http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/map_summary.html

После 2010-х годов RFLP и SSR-маркеры были использованы в основном для картирования отдельных генов и QTL, филогенетических исследований, создания сравнительных и консенсусных карт (см. последующие разделы этой работы) и других применений в исследованиях и селекции зерновых культур.

Таблица 2 – Выборка молекулярно-генетических карт для ячменя, ржи и пшеницы, включая дикие диплоидные сородичи этой культуры (по состоянию на 2001, Börner et al., 2004)

Вид/комбинация скрещивания	Геном	Структура популяции	Вид маркера(ов)	Ссылка
Ячмень:				
Igri x Franka	H	74 DHs	RFLP	Graner et al., (1991)
Steptoe x Morex	H	150 DHs	RFLP	Kleinhofs et al., (1993)
			SSR	Ramsay et al., (2000)
OWBrec x OWBdom	H	94 DHs	RFLP	Costa et al., (2001)
Consensus	H		RFLP	Langridge et al., 1995
Рожь:				
DS2 x RxL10	R	99 F_2s	RFLP	Devos et al., (1993)
DS2 x RxL10	R	99 F_2s	RFLP, RAPD	Masojć et al., (2001)
E x R	R	54 F_2s	RFLP, RAPD	Loarce et al., (1996)
P87 x P105	R	375 F_2s	RFLP	Korzun et al., (1998)
			RFLP, SSR	Korzun et al., (2001)
UC-90 x E-line	R	110 F_2s	RFLP	Ma et al., (2001)
King II x Imperial	R	58 F_2s	RFLP	Ma et al., (2001)
I-line x genebank accession	R	109 BC_1s	SSR, AFLP	Hackauf and Wehling (2002)
Consensus	R		RFLP	Börner and Korzun 1998
Пшеница:				
T. monococcum x T. boeoticum	A	66 F_2s	ISSR, RAPD	Kojima et al., (1998)
T. monococcum	A	74 F_2s	RFLP	Dubcovsky et al., (1996)
Ae. tauschii	D	56 F_2s	AFLP, RFLP	Boyko et al., (1999)
				Boyko et al., (2002)
Messaria (*T. durum*) x MG4343 (*T. turgidum*)	AB	65 RILs	RFLP	Blanco et al., (1998)
			SSR	Korzun et al., (1999)
			AFLP	Lotti et al., (2000)
T. aestivum x T. spelta	ABD	194 F_2s	RFLP	Liu and Tsunewaki (1991)
Forno (winter wheat) x Oberkulmer (*T. spelta*)	ABD	240 RILs	RFLP, SSR	Messmer et al., (1999)

В качестве примера генетической карты ржи (*Secale cereale* L.) ниже приводится карта (рис. 1 - 3), опубликованная нами в 1998 году (Korzun et al., 1998).

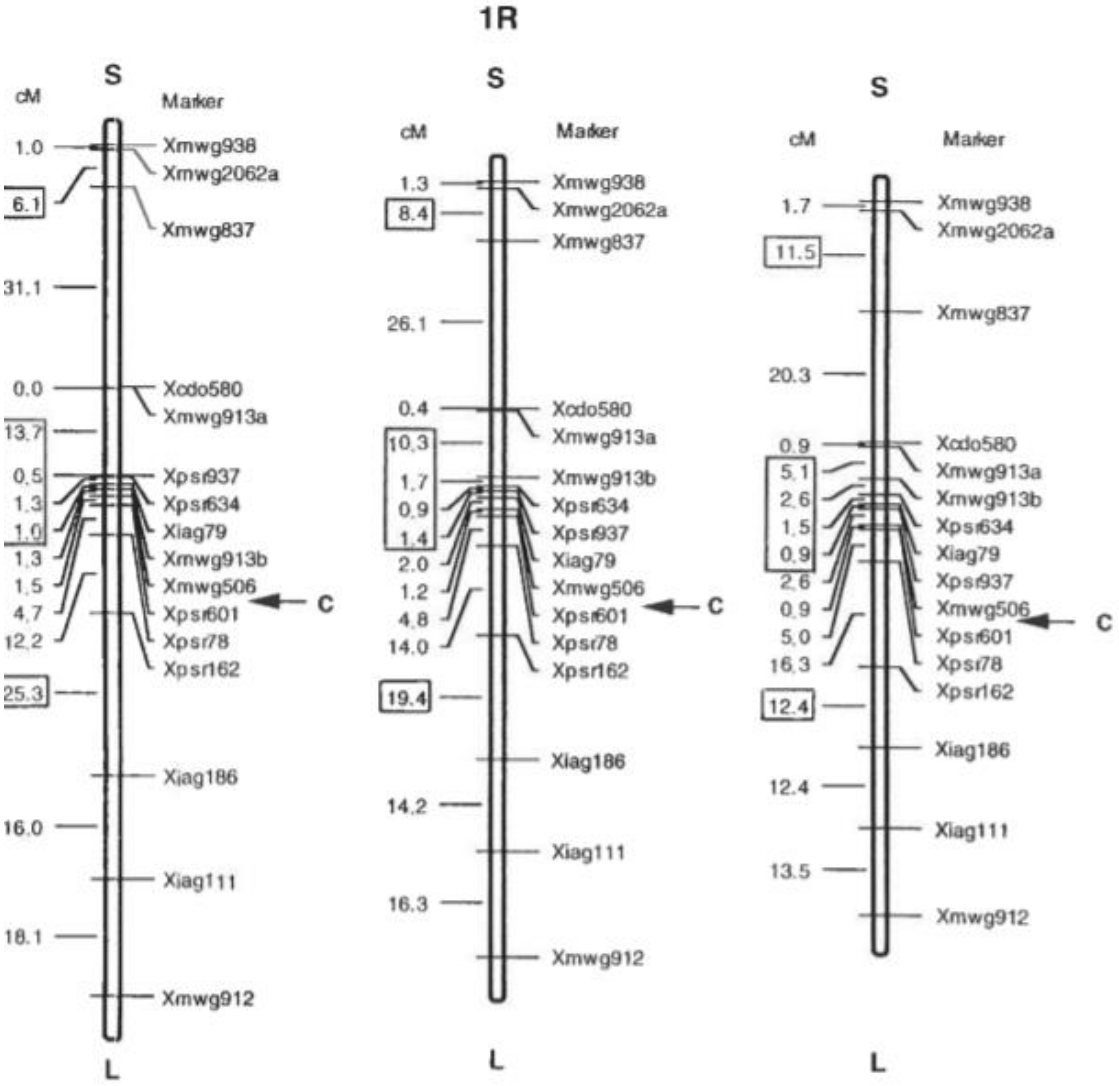


Рисунок 1 – RFLP карта хромосомы 1R, полученная на F_2 популяции из реципрокных скрещиваний P87 x P105 (слева) и P105 x P87 (справа). В центре показана объединённая молекулярно-генетическая карта хромосомы 1R. S – короткое и L – длинное плечо хромосомы соответственно, c - положение центромеры. Генетическое расстояние отображено в cM. Korzun et al., 1998.

Эта карта основана на RFLP-маркерах и являлась наиболее насыщенной молекулярно-генетической картой генома этой культуры на момент её публикации. В данной работе, с использованием двух реципрокных скрещиваний, создана карта генома ржи, состоящая из 91 локуса (88 RFLP, два морфологических и один изозимный маркер). RFLP-локусы, охватывающие

все семь хромосом, были обнаружены с помощью кДНК зондов ржи, пшеницы, ячменя и овса, а также геномных ДНК-зондов ржи.

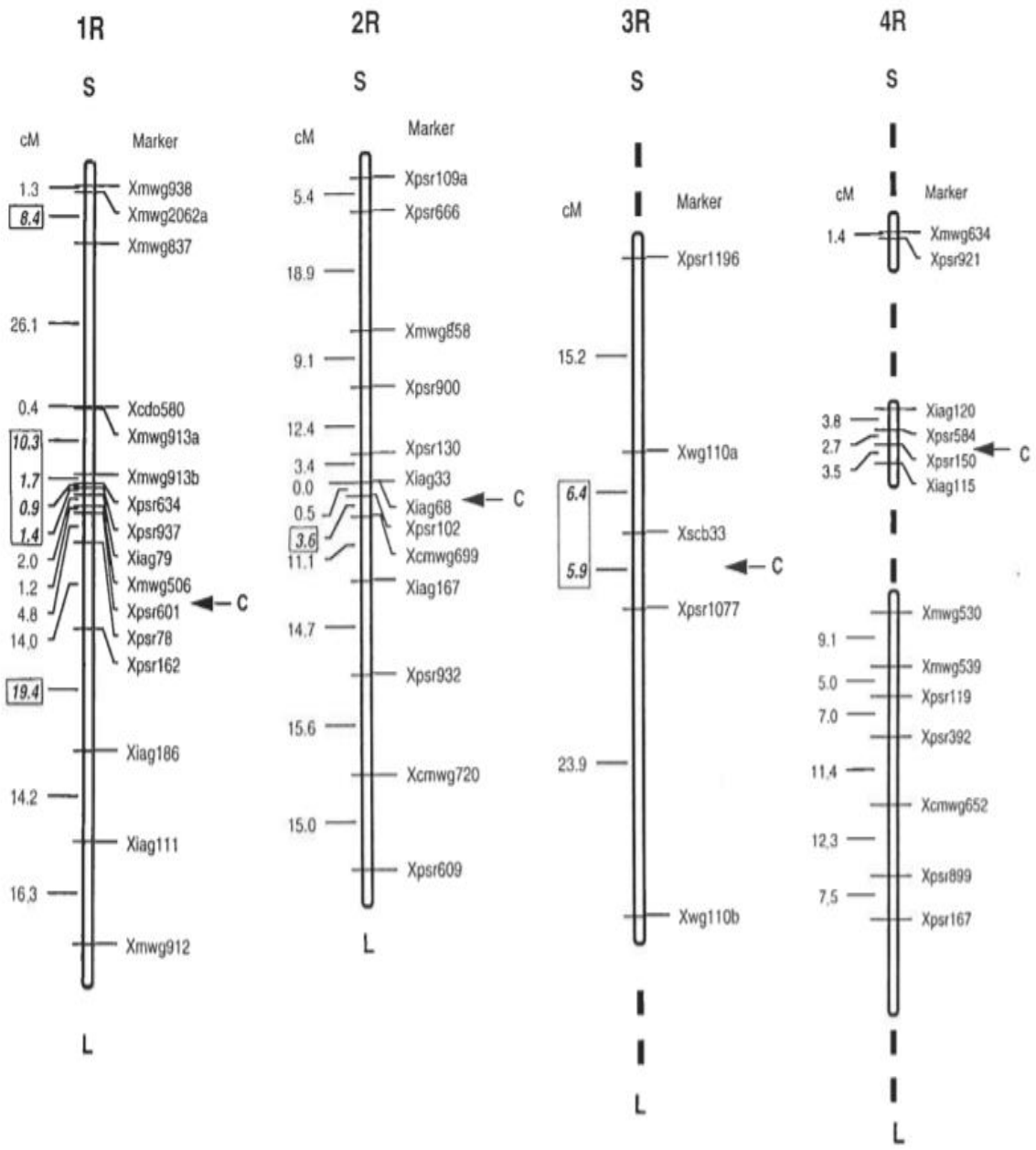


Рисунок 2 – Объединённая молекулярно-генетическая карта хромосом 1R-4R ржи

Уровень полиморфизма зависел от источника зондов и варьировал ржи > пшеница > ячменя> овес. Искаженные расщепления обнаружены в сцепленных группах хромосом 1R, 4R, 5R и 7R. При сравнении рекомбинации двух реципрокных скрещиваний нами не наблюдалось систематического увеличения или уменьшения в том или ином направлении, что позволяет допустить возможность сочетания популяций реципрокных скрещиваний для создания объединённой карты отдельных хромосом.

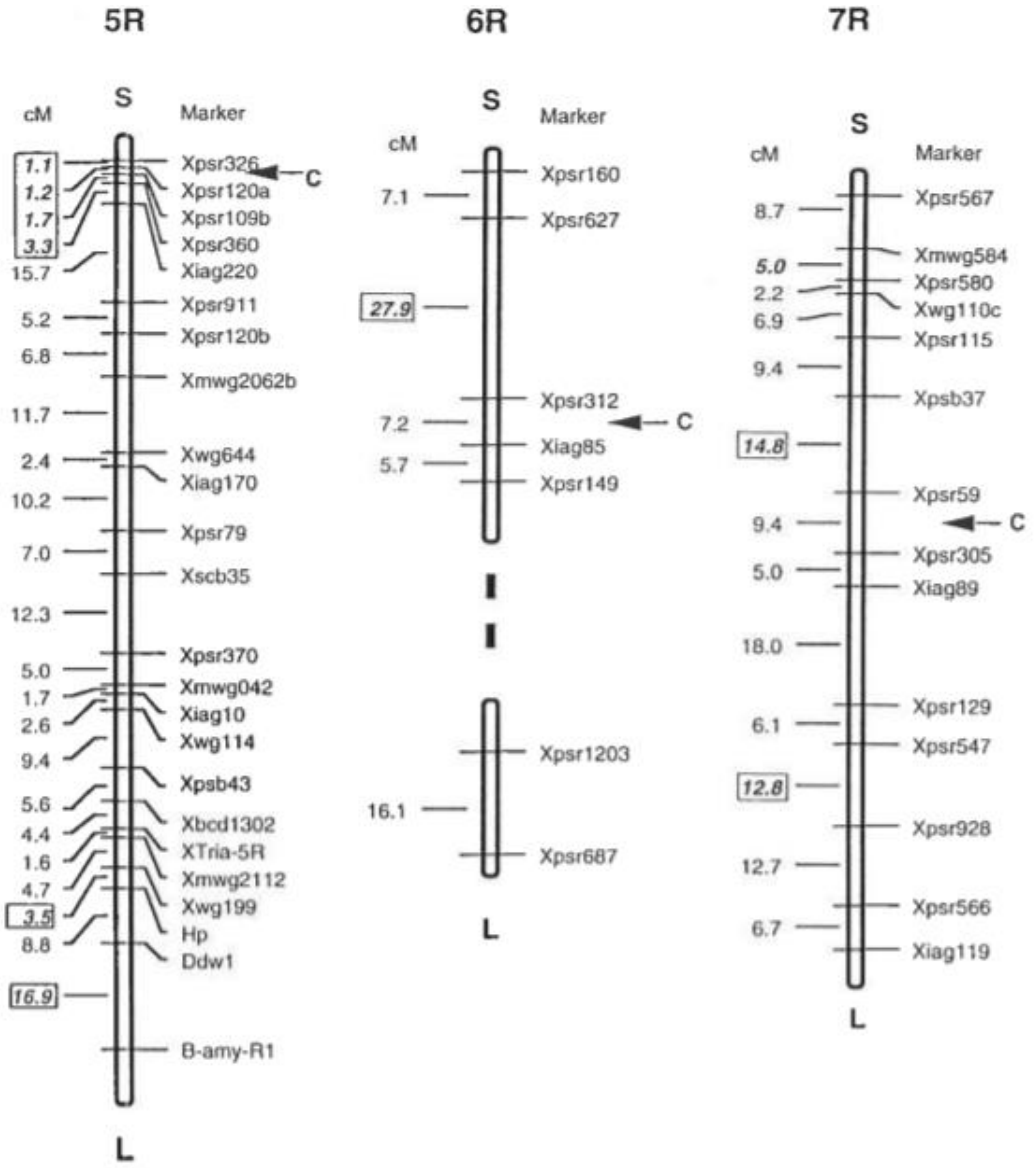


Рисунок 3 – Объединённая молекулярно-генетическая карта хромосом 5R-7R ржи

В качестве примера генетической карты твёрдой пшеницы (*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns.)) ниже приведена молекулярно-генетическая карта (рис. 4-5), опубликованная нами в 1999 году (Korzun et al., 1999). Для создания этой карты были использованы семьдесят девять SSR (микроспутниковых) маркеров из гексаплоидной мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.), которые мы интегрировали в ранее созданную молекулярно-генетическую карту твёрдой пшеницы (*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns.) с RFLP-маркерами на популяции из 65 рекомбинантных инбредных линий. Данное исследование показало, что SSR, полученные для гексаплоидной мягкой пшеницы, могут успешно использоваться на тетраплоидной твёрдой пшенице.

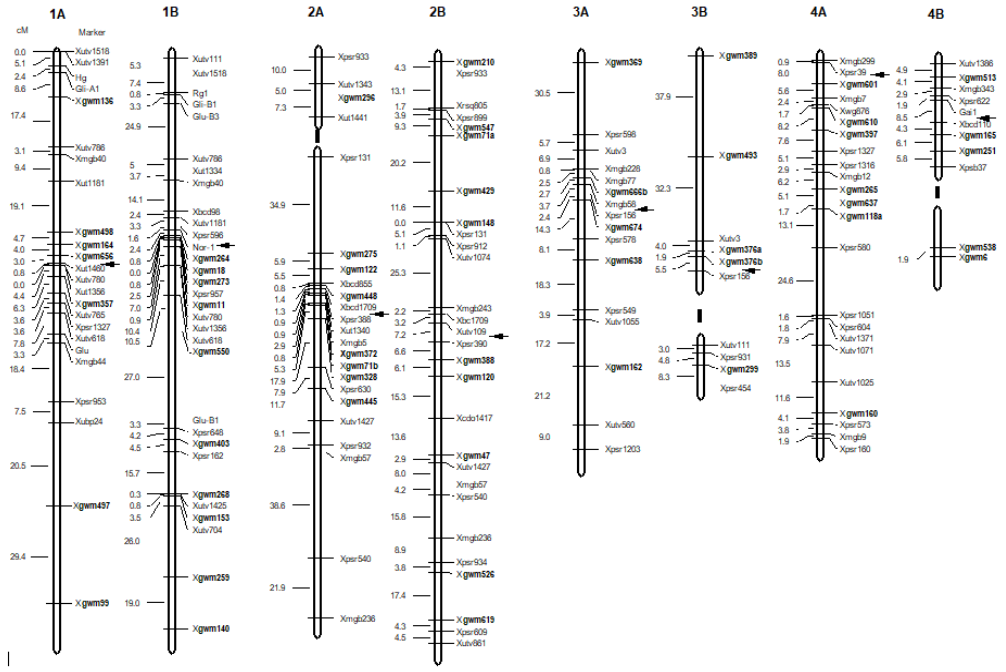


Рисунок 4 – Объединённая молекулярно-генетическая карта хромосом 1- 4 твёрдой пшеницы (*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns), включающая RFLP и SSR локусы (отмечены жирным шрифтом). S – короткое и L – длинное плечо хромосомы, положение центромеры обозначено стрелкой. Генетическое расстояние отображено в cM. Korzun et al., 1999.

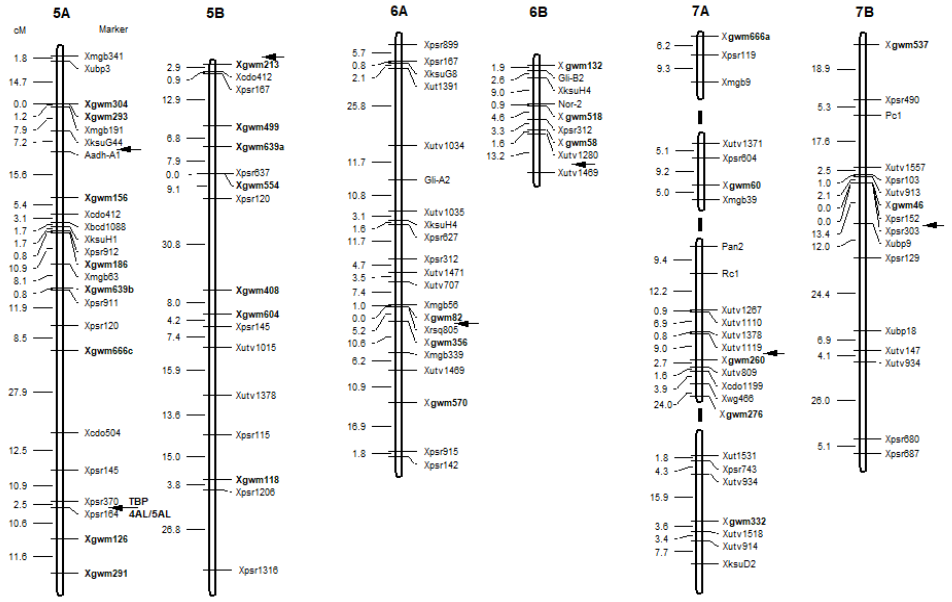


Рисунок 5 – Объединённая молекулярно-генетическая карта хромосом 5-7 твёрдой пшеницы (T. *turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns), включающая RFLP и SSR локусы. Korzun et al., 1999.

Использование SSR-маркеров из мягкой пшеницы для генетического изучения родственных видов зависит от генетической связи между этими видами и гексаплоидной пшеницей. Например, почти все SSR-маркеры, отобранные из геномов A и B гексаплоидной мягкой пшеницы, были полезны в данном исследовании, 25 из 30 (83,3%) SSR-маркеров из

генома A гексаплоидной пшеницы были полезны для изучения генетического разнообразия среди форм диплоидной пшеницы (Hammer et al., 2000, см. раздел 3.1.1 Генетическое разнообразие пшеницы), но только ограниченное число SSR-маркеров пшеницы было полезно для генетического картирования ячменя и ржи (Корзун, неопубликованные данные).

На рисунке 6 приведен пример использования SSR-маркеров пшеницы для сравнительного изучения геномов мягкой (AABBDD) и твёрдой (AABB) пшениц. Использование одноименных маркеров, как и в случае с RFLP-маркерами, позволило выявить структурные изменения между сравниваемыми видами растений, ускорить процесс картирования агрономических признаком, генов и QTL в видах с меньшими геномными ресурсами в сравнении с гексаплоидной мягкой пшеницей. Такой пример для тетраплоидной пшеницы приводится в представляемой диссертации ниже.

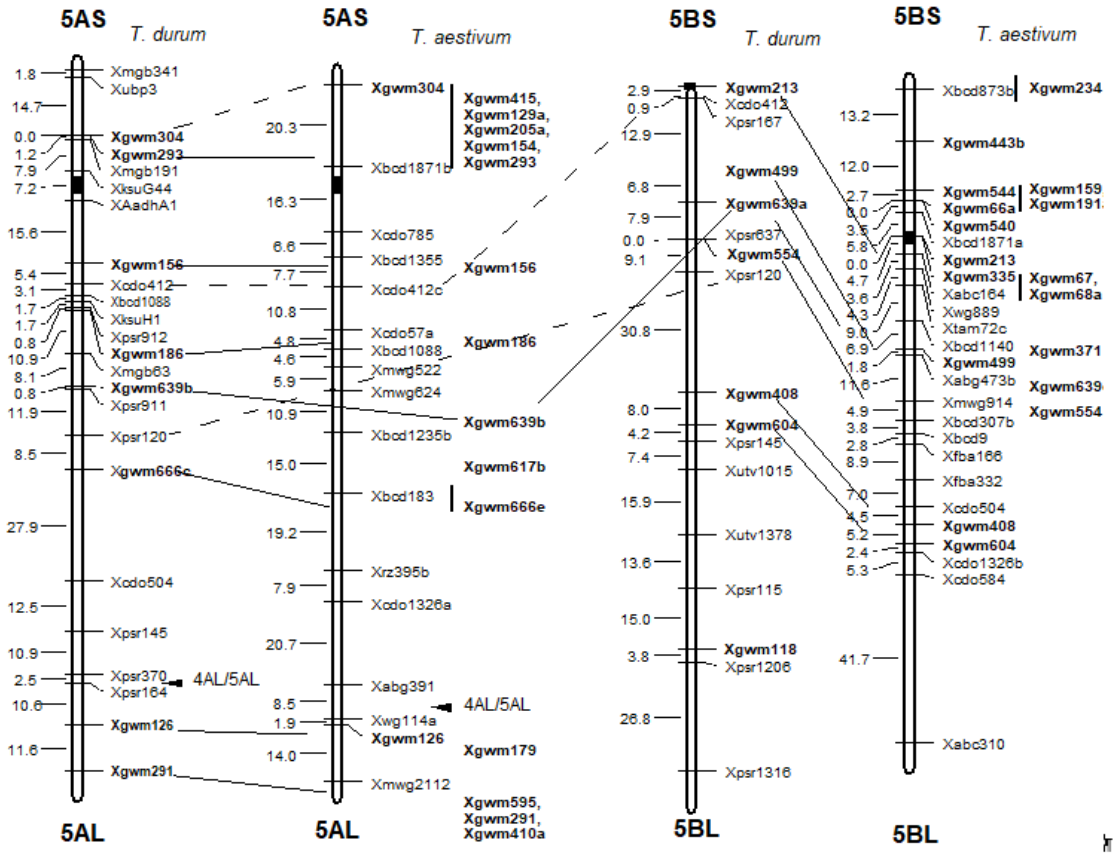


Рисунок 6 Сравнительная молекулярно-генетическая карта хромосом 5 группы мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.), Röder et al., 1998 и твёрдой пшеницы (T. *turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns) и включающая RFLP и SSR локусы (отмечены жирным шрифтом). S – короткое и L – длинное плечо хромосомы, 4AL/5AL положение траслокации. Генетическое расстояние отображено в cM. Korzun et al., 1999.

В 2004 мы в работе (Blanco et al., 2004) проанализировали набор рекомбинантных инбредных линий (RIL), полученных в результате скрещивания сорта твёрдой пшеницы Messapia (*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns.)) и формы MG4343 (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Desf.) Huns.)) с целью увеличения количества молекулярных маркеров и увеличения разрешения ранее построенной молекулярной-генетической карты (Korzun et al., 1999). Обновленная карта генома твёрдой пшеницы состояла из 458 локусов (таб. 3). Эти локусы включали 261 полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (RFLP), 91 SSR-маркер, 87 полиморфизмов с амплифицированной длиной фрагмента (AFLP), два рибосомальных гена, девять биохимических и восемь морфологических маркеров.

Таблица 3 – Распределение маркеров и генетическая длина 14 хромосом твёрдой пшеницы. Blanco et al., 2004

Хромосома	Кол-во маркеров	Кол-во RFLP	Кол-во SSR	Кол-во AFLP	Длина cM	cM/маркер cM
1A	33	18	5	6	180.9	5.5
1B	35	18	8	4	162.0	4.6
2A	41	26	9	5	318.0	7.8
2B	47	28	11	7	260.7	5.5
3A	23	17	4	2	170.2	7.4
3B	24	7	4	13	181.0	7.5
4A	37	22	7	8	236.6	6.4
4B	24	11	5	7	200.8	8.4
5A	34	20	9	4	266.4	7.8
5B	32	17	8	7	253.4	7.9
6A	32	22	5	4	178.6	5.6
6B	23	12	4	5	148.8	6.5
7A	40	21	8	9	281.3	7.0
7B	33	22	4	6	199.7	6.1
Общее к-во	**458**	**261**	**91**	**87**	**3038.4**	**6.7**

Локусы были нанесены на все 14 хромосом геномов A и B и покрывали общее расстояние 3038,4 см при среднем расстоянии между соседними маркерами 6,7 cM. Молекулярные маркеры были равномерно распределены между геномами A и B (240 и 218 маркеров соответственно). Генетические длины хромосом варьировали от 148,8 cM (хромосома 6B) до 318,0 cM (хромосома

2B) и приблизительно соответствовали их физическим длинам. Хромосома 2B имела наибольшее количество маркеров (47), хромосомы с наименьшим количеством маркеров - 3A и 6B (23). При сравнении карты твёрдой пшеницы с ранее опубликованными картами мягкой и твёрдой пшеницы мы установили, что порядок наиболее распространенных маркеров RFLP и SSR на 14 хромосомах геномов A и B был практически одинаковым. Полученную нами карту можно было эффективно использовать для обнаружения и картирования генов и количественных признаков у твёрдой пшеницы. Интеграция SSR-маркеров из гексаплоидной мягкой пшеницы в молекулярно-генетическую карту твердой пшеницы ускорила передачу знаний от мягкой пшеницы к твёрдой пшенице, что в конечном результате, способствовало созданию новых сортов твёрдой пшеницы.

В качестве примера генетической карты гексаплоидной мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) приведена (уже неоднократно упоминавшаяся) молекулярно-генетическая карта Röder et al., 1998, опубликованная нами в 1998 и явившаяся важным этапом в ускорении генетических исследований и селекции на пшенице.

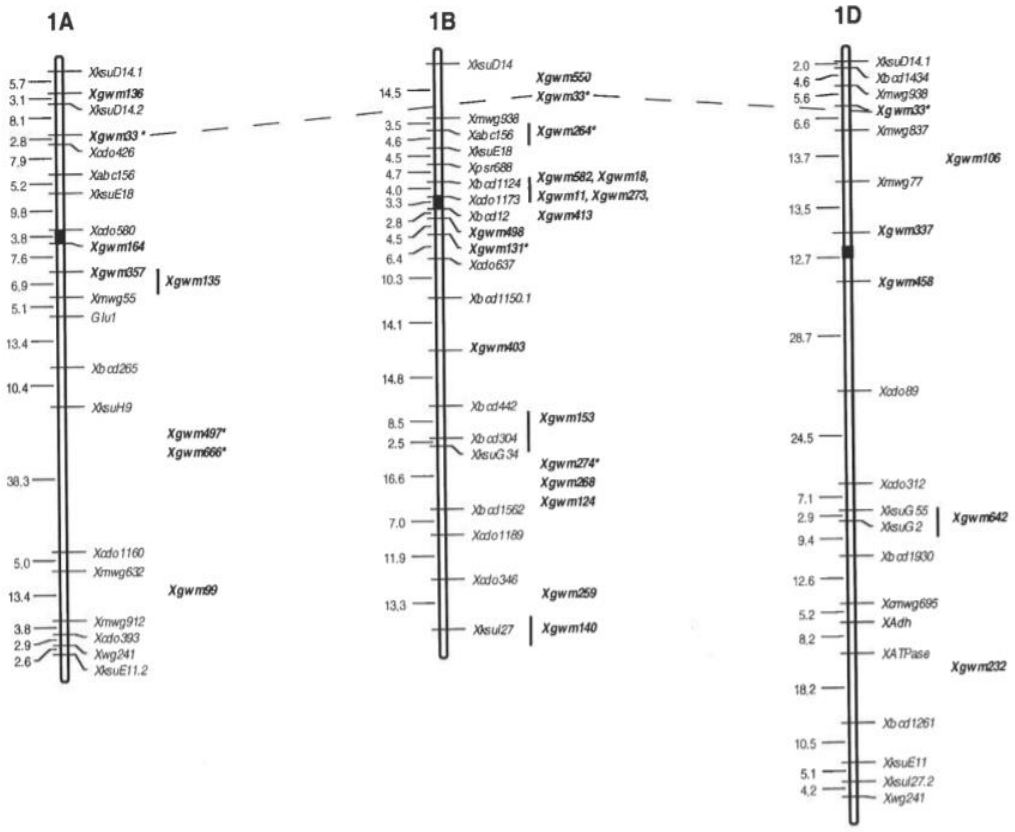


Рисунок 7 – Молекулярно-генетическая карта хромосом группы 1 мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). Короткое плечо хромосомы расположено вверху. SSR локусы выделены жирным шрифтом и обозначена как «gwm» (gatersleben wheat microsatellite). Röder et al., 1998.

В следующей нашей работе Röder et al., 1998 был использован большой набор SSR-маркеров гексаплоидной пшеницы и набор делеционных линий пшеницы «Chinese Spring» для физического картирования на 2 группе гомологичных хромосом пшеницы. 31 SSR-маркер был физически локализован: 14 - на хромосоме 2A, 9 локусов - на хромосоме 2B и 10 локусов - на хромосоме 2D. Маркеры были равномерно распределены по хромосомам и локализованы в 18 из 27 физических интервалов (рис. 8), включая центромерные, межтеломерные и теломерные регионы. Такое случайное распределение SSR-маркеров позволяло получать полное покрытие генома пшеницы данным типом молекулярных маркеров, что явилось ключевым фактором для их успешного использования в генетических исследованиях и практической селекции.

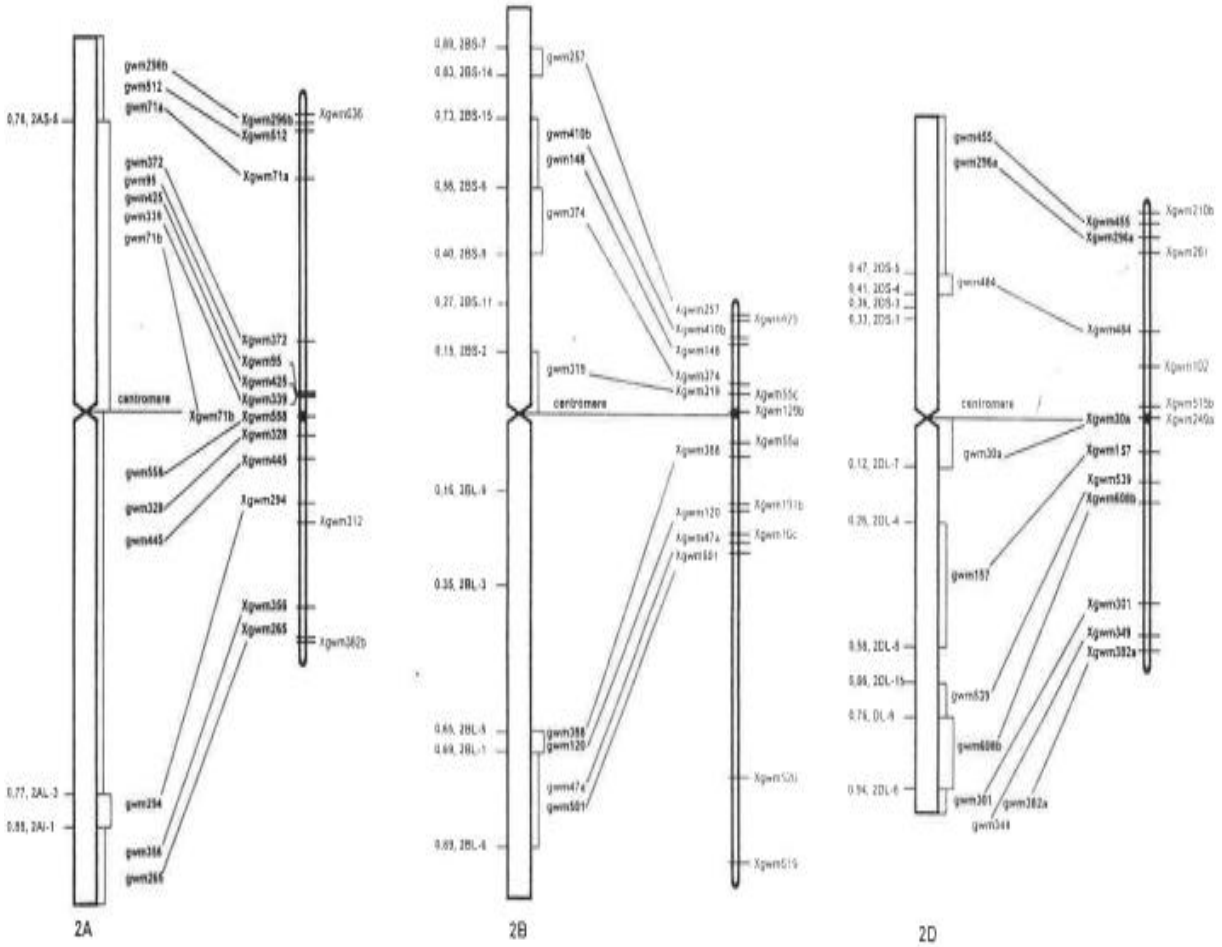


Рисунок 8 – Физическая (слева) и молекулярно-генетическая (справа) карты хромосом группы 2 мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). Короткое плечо хромосомы расположено вверху. Röder et al., 1998.

В работе Korzun et al., 2001, используя F_2 популяцию из реципрокного скрещивания двух самоопыляющихся инбредных линий, была создана одна из первых насыщенных молекулярно-генетических карт (рис. 9 и рис. 10) генома ржи (*Secale cereale* L.). Данная карта состояла из 139 RFLP, 19 изозимных и белковых маркеров, 13 SSR, 10 генных последовательностей и двух морфологических генов. Все маркеры были случайным образом распределены на 7 хромосомах ржи с максимальным количеством 38 на хромосоме 5R и минимальным 19 на хромосоме 3R.

Всего карта охватывала 1063.4 см и состояла из 183 локусов. Эти локусы образовали семь групп сцепления, представляющие семь ржаных хромосом. Размеры групп сцепления варьировали от 118,9 сМ (хромосома 3R) до 205,6 сМ (хромосома 5R). Расстояние между точно отображёнными маркерами составляло от 0,2 до 39,5 сМ. На хромосомах 4R, 5R и 6R было обнаружено три пробела размером более 25 сМ.

В среднем генетическая карта состояла примерно из 26 маркеров на хромосому с максимумом 38 на хромосоме 5R и минимумом 19 на хромосоме 3R. Двадцать два локуса (12%) значительно отклонились от ожидаемых соотношений 1:2:1 или 3:1 (2 тест $P < 0,05$), как видно по звездочкам на рисунках 9 и 10. Обнаружено, что более 50% локусов с искаженной сегрегацией были расположены в двух областях на хромосоме 4R в области центромеры, включая проксимальную часть короткого плеча, и около 40 сМ на удалении от центромеры на 4RL. Еще одна группа таких маркеров была выявлена в дистальной области хромосомы 5RL.

В дополнение к 183 точно картированным маркерам 23 генных локуса могли быть распределены по определенным хромосомным регионам. Эти локусы были размещены в наиболее вероятные позиции хромосом 1R (4 локуса), 2R (4 локуса), 4R (4 локуса), 5R (5 локусов), 6R (3 локуса) и 7R (3 локуса). Из 25 QTL, обнаруженных в общей сложности, двенадцать были найдены для нанесения на карту хромосомы 5RL в районе *Ddw1* (см. также 3.4.2 Генетическая система контроля короткостебельности (*Ddw1, Rht1, Rht2, Rht8, Rht12*), длины светового дня (*Ppd*) и яровизации (*Vrn*)), длины междоузлий, времени цветения и компонентов урожайности. Дополнительный кластер, состоящий из четырех QTL, контролирующих время цветения и компоненты урожайности, был обнаружен в области хромосомы 2R.

Отдельные картированные локусы были ранее локализованы на других зерновых культурах, таких как ячмень и пшеница. Эта дало нам возможность установить и обсудить гомологию между геномом ржи и другими зерновыми культурами.

В 2004 г. наша генетическая карта ржи (Korzun et al., 2001) была дополнена (Khlestkina et al., 2004) путем картирования дополнительных 91 SSR-маркеров. Целью этого исследования являлось насыщение геномной карты ржи дополнительными SSR-маркерами. В качестве источников SSR-маркеров использовались базы данных последовательностей ржи EST и коллекция SSR-маркеров пшеницы (WMS) Gatersleben. В общей сложности с использованием

молекулярно-генетических карт из четырех популяций ржи, состоящих из 139, 64, 58 и 60 RFLP маркеров, был добавлен 91 SSR-маркер (35 EST и 56 WMS), определивший 99 локусов, соответственно. Хромосомы 1R, 2R, 3R, 4R, 5R, 6R и 7R были обогащены SSR локусами 9, 19, 9, 13, 27, 16 и 16, соответственно (рис. 11).

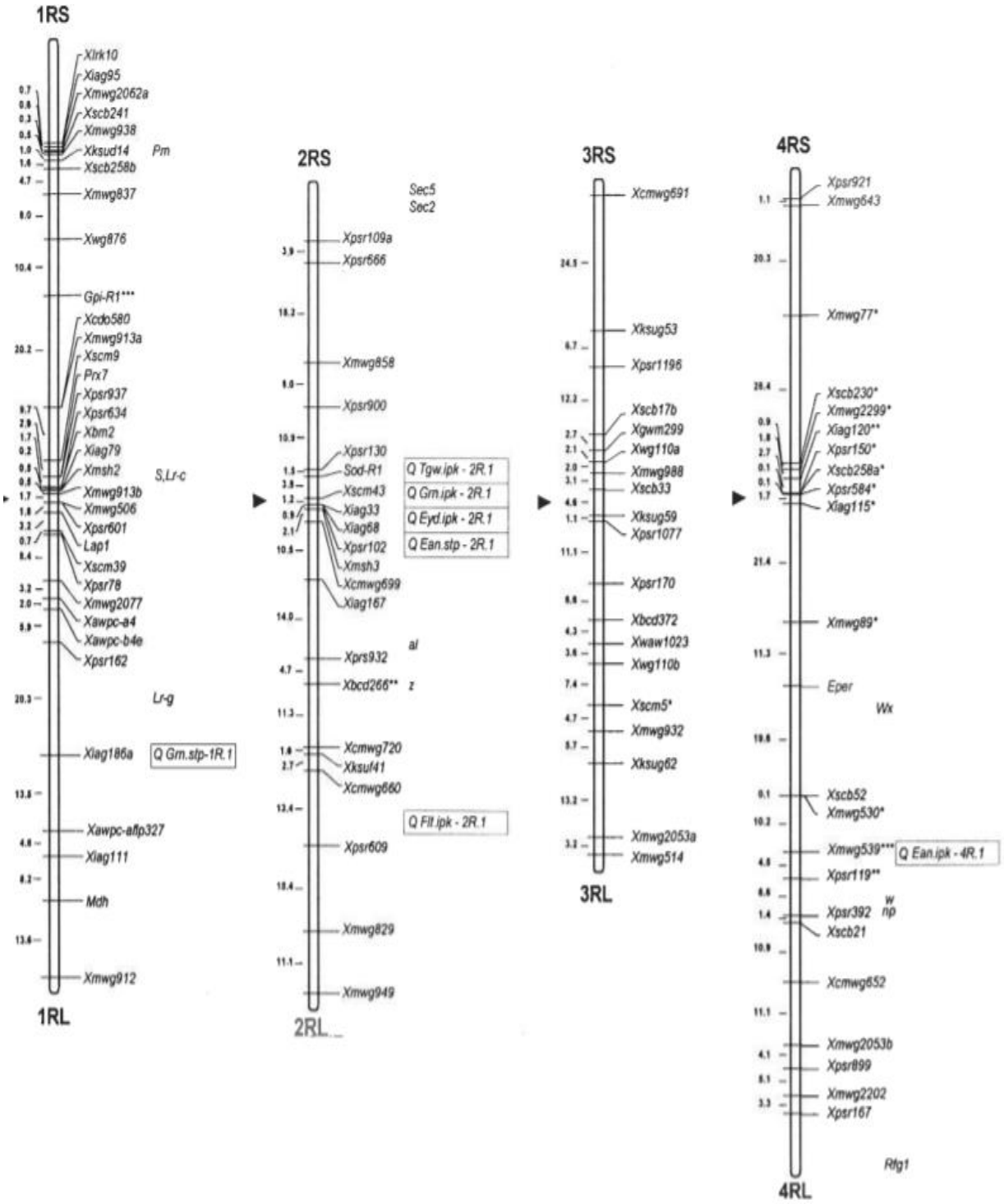


Рисунок 9 – Молекулярно-генетическая карта хромосом 1R-4R ржи. Гены и QTL размещены в наиболее вероятных генетических интервалах. S – короткое и L – длинное плечо хромосомы. Генетическое расстояние отображено в cM. Korzun et al., 2001.

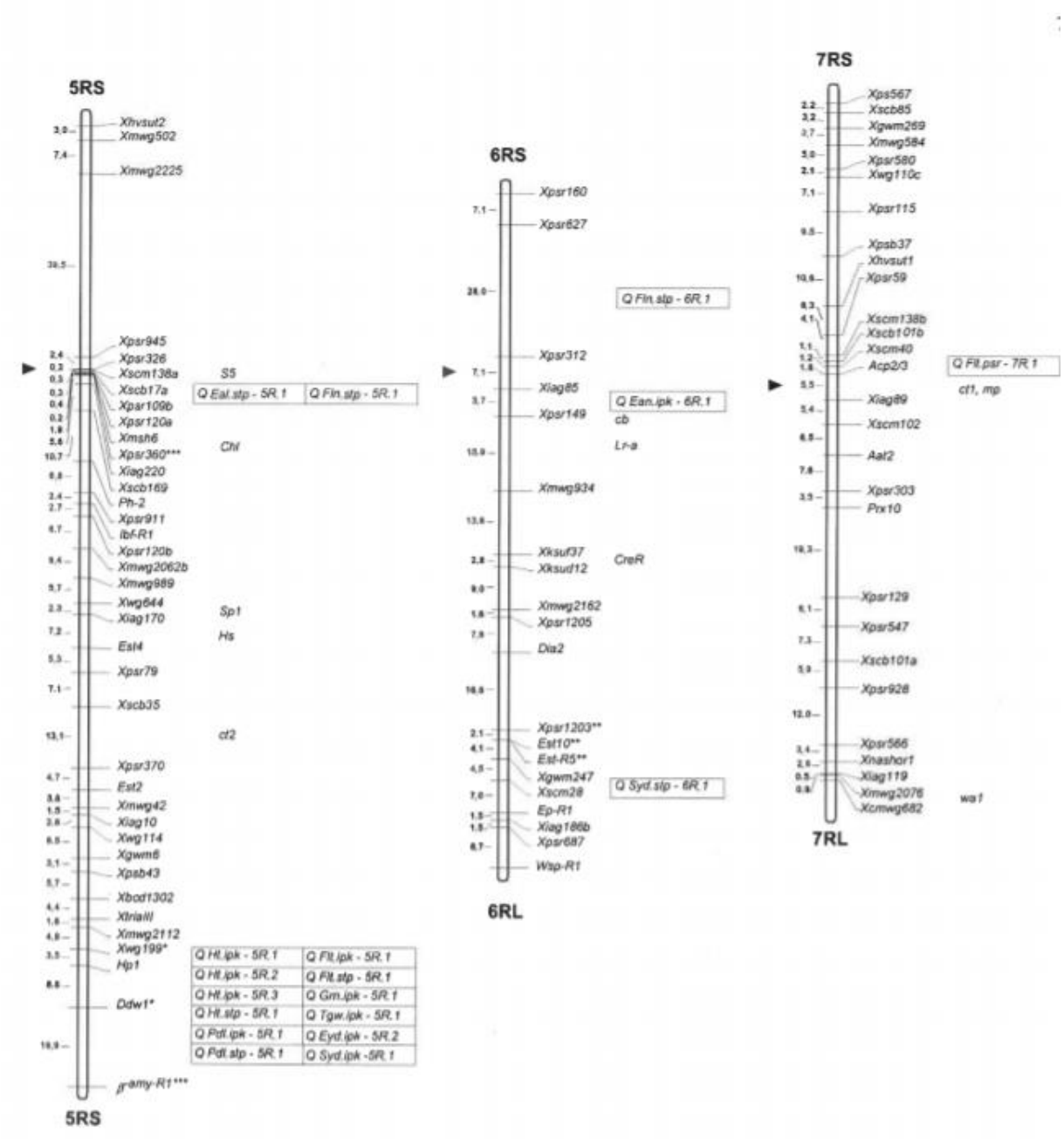


Рисунок 10 – Молекулярно-генетическая карта хромосом 5R-7R ржи. Гены и QTL размещены в наиболее вероятных генетических интервалах. S – короткое и L – длинное плечо хромосомы. Генетическое расстояние отображено в cM. Korzun et al., 2001.

Картированные SSR локусы были даже распределены по хромосомам, что важно для дальнейшего применения этих маркеров для картирования генов или изучения разнообразия у ржи.

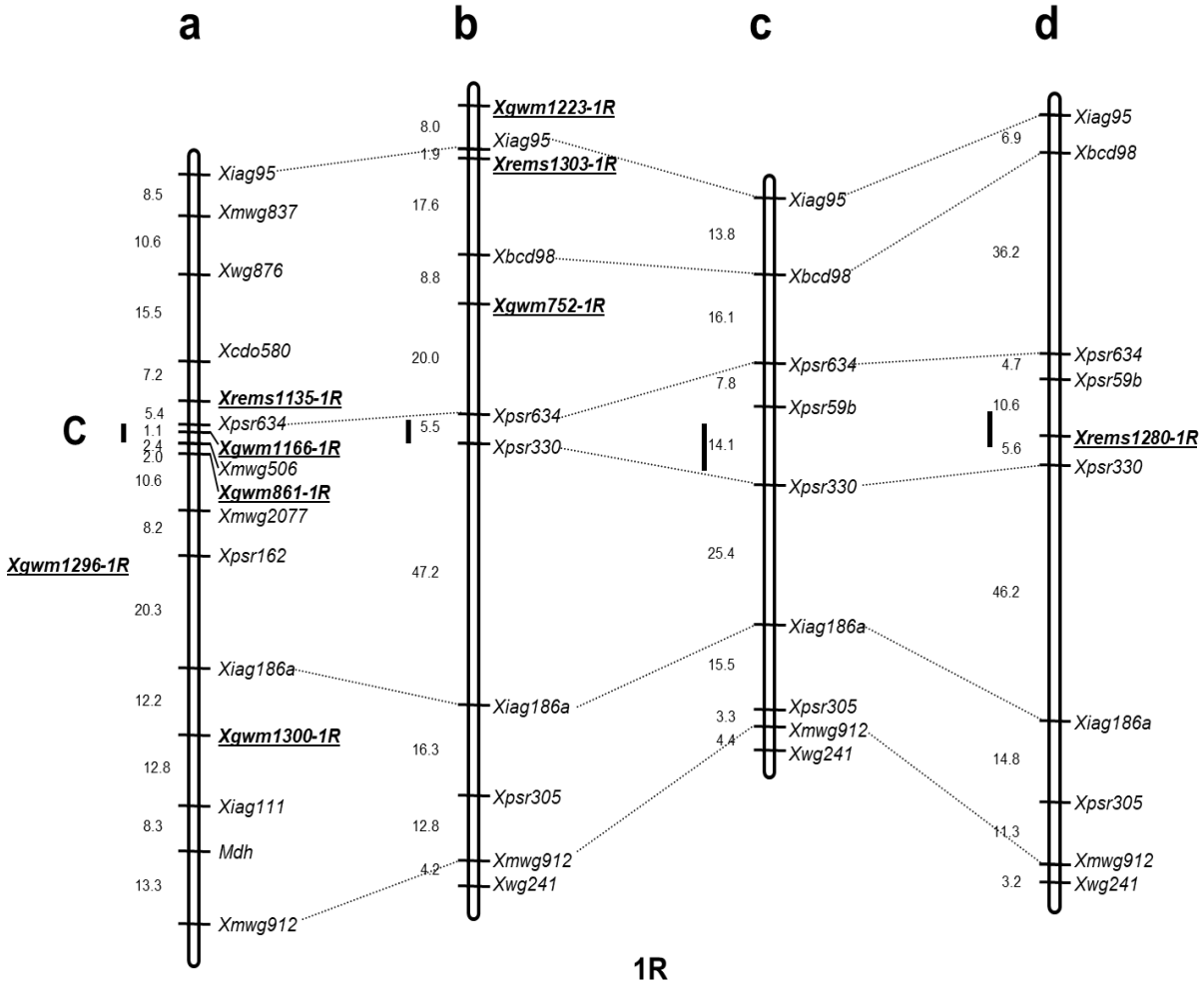


Рисунок 11 – Молекулярно-генетическая карта 1R хромосомы ржи, основанная на данных из скрещиваний ‘P87xP105’ (a) (Korzun et al., 2001), ‘N6xN2’ (b), ‘N7xN2’ (c) and ‘N7xN6’ (d). SSR маркеры, картированные в этой работе подчёркнуты. Позиция центромеры указана исходя из Devos et al., (1993) and Korzun et al., (2001). Khlestkina et al., 2004.

В 1998 году нами (Schlegel et al., 1998) опубликован крупномасштабный каталог «Гены, маркеры и данные генетического сцепления для ржи (*Secale cereale* L.)», содержащий полную информацию о генах, QTL, маркерах, молекулярно-генетических и физических картах, а также о научных работах, опубликованных по этой тематике. Впоследствии данный каталог постоянно обновлялся новой опубликованной информацией и сегодня является важным информационным ресурсом для ученых и селекционеров, работающих со зерновых культурами и прежде всего рожью. Последнюю опубликованную версию этого каталога можно найти по нижеприведенной ссылке: Schlegel, R. and V. Korzun, 2020, http://rye-gene-map.de/

1.2.1.1 Консенсусные и интегрированные молекулярно-генетические карты

Сравнения между определенными регионами хромосом, отображаемых с общими маркерами в разных популяциях, показывают, что в большинстве случаев порядки молекулярных маркеров на картах сцепления идентичны, хотя расстояния могут отличаться. Следовательно, построение консенсус-карт явилось возможным путём использования общих маркеров в качестве якорей и экстраполирования позиций маркеров, отображаемых между общими маркерами.

В качестве примера в диссертации приводится созданная нами (Börner & Korzun, 1998) консенсусная карта для генома ржи (*Secale cereale* L.). Для получения консенсусной карты были использованы 12 отдельных ранее опубликованных RFLP карт ржи. Созданная карта содержала 413 маркеров, распределённых по всем хромосомам с минимальным их количеством 41 на хромосоме 3R и максимальным на 1R хромосоме (рис. 12). В дополнение к 374 RFLP и 24 изозимным маркерам, были добавлены 15 генных локуса, определяющих высоту растения, самофертильность, яровизацию, устойчивость к мучнистой росе и другим признакам. Полученная консенсусная карта позволяла более рационально отбирать молекулярные маркеры для последующего направленного картирования отдельных признаков и изоляции генов.

Интегрированная карта ржи (*Secale cereale* L.) была построена нами (Gustafson et al., 2009) с использованием JoinMap 2.0 на основе данных, полученных из пяти различных популяций картирования, включая "UC90" × "E-line" (Ma et al., 2001), "P87" × "P105" (Korzun et al., 1998), "I0.1-линия" × "I0.1-линия" (Senft and Wricke, 1996), "E-линия" × "R-линия" (Loarce et al., 1996) и "Ds2" × "RxL10" (Devos et al., 1993). Интеграция пяти популяций картирования привела к созданию карты (рис. 13), содержащей 503 маркера (от 57 на 1R до 86 на 4R) и охватывающей 763,2 cM (от 71,5 cM на 2R до 148,7 cM на 4R). Анализ полученных данных показал, что многие крупные рекомбинационные разрывы между локусами были постоянными от популяции к популяции, что указывало на то, что разрывы в ржи были наследственными и возникали в широком диапазоне генетического материала. Помимо больших разрывов между локусами, была отмечена также кластеризация локусов, указывающая на существование нескольких богатых генами регионов внутри генома ржи.

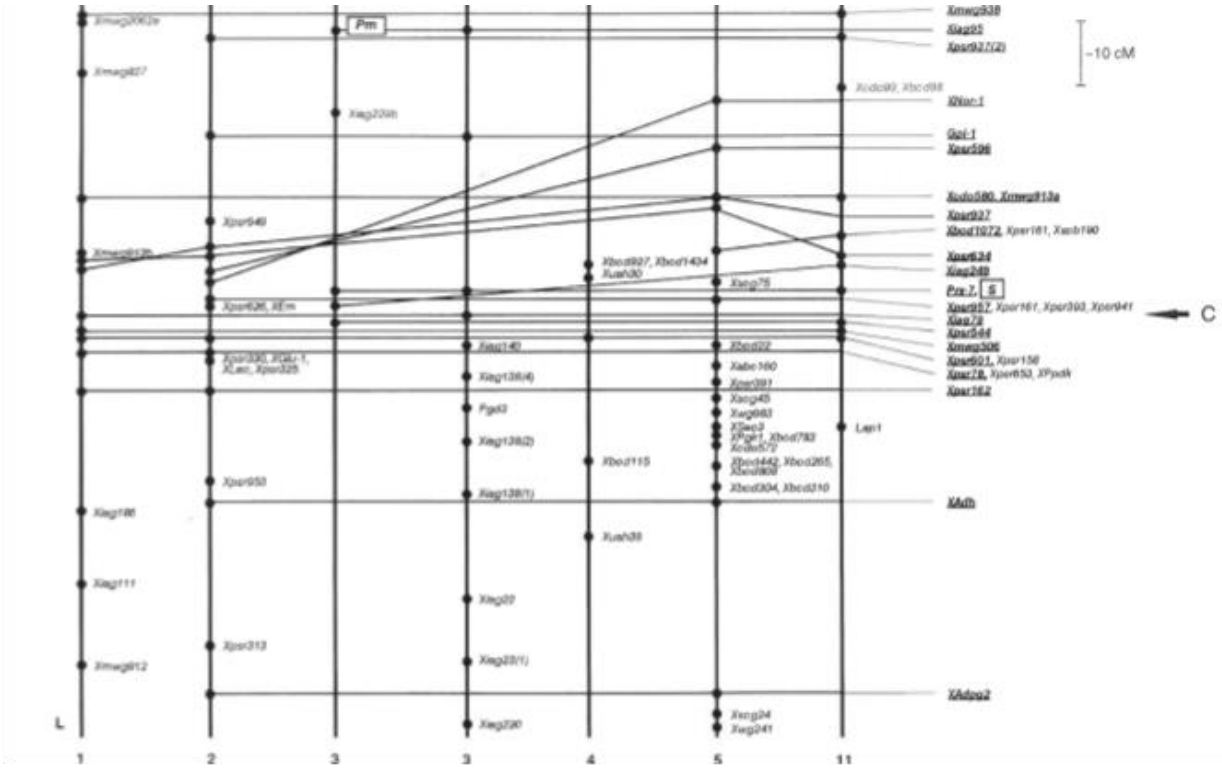


Рисунок 12 – Консенсусная карта хромосомы 1R ржи, построенная с использованием молекулярно-генетических карт (1) Korzun et al., 1998, (2) Devos et al., 1993, (3) Senf and Wricke, 1996, (4) Loarce et al., 1996, (5) Wanous and Gustafson, 1995, (6) Wanous et al., 1995, (7) Plaschke et al., 1993, (8) Plaschke et al., 1995, (9) Korzun et al., 1996, (10) Korzun et al., 1997, (11) Voylokov et al., 1998, (12) Börner et al., 1998. Картированные генетические локусы обозначены точкой. Горизонтальные линии объединяют общие маркеры, которые подчёркнуты. Генные локусы обозначены рамкой. S – короткое и L – длинное плечо хромосомы. Генетическое расстояние отображено в cM. Börner A. and V. Korzun 1998.

Сравнение отдельных карт с консенсусной картой показало, что линейный порядок расположения локусов в целом хорошо согласуется между различными популяциями. Имело место некоторое переупорядочивание сегментов с отдельных карт, но это может быть связано с инверсиями или транслокациями между родителями различных популяций, или с типом локусов, используемым при создании карт, или с исходными данными по картированию отдельных популяций. Общее сохранение линейного порядка расположения локусов свидетельствовало о высокой степени достоверности консенсусной карты ржи. Равномерное подавление рекомбинации наблюдалось вокруг центромерных регионов.

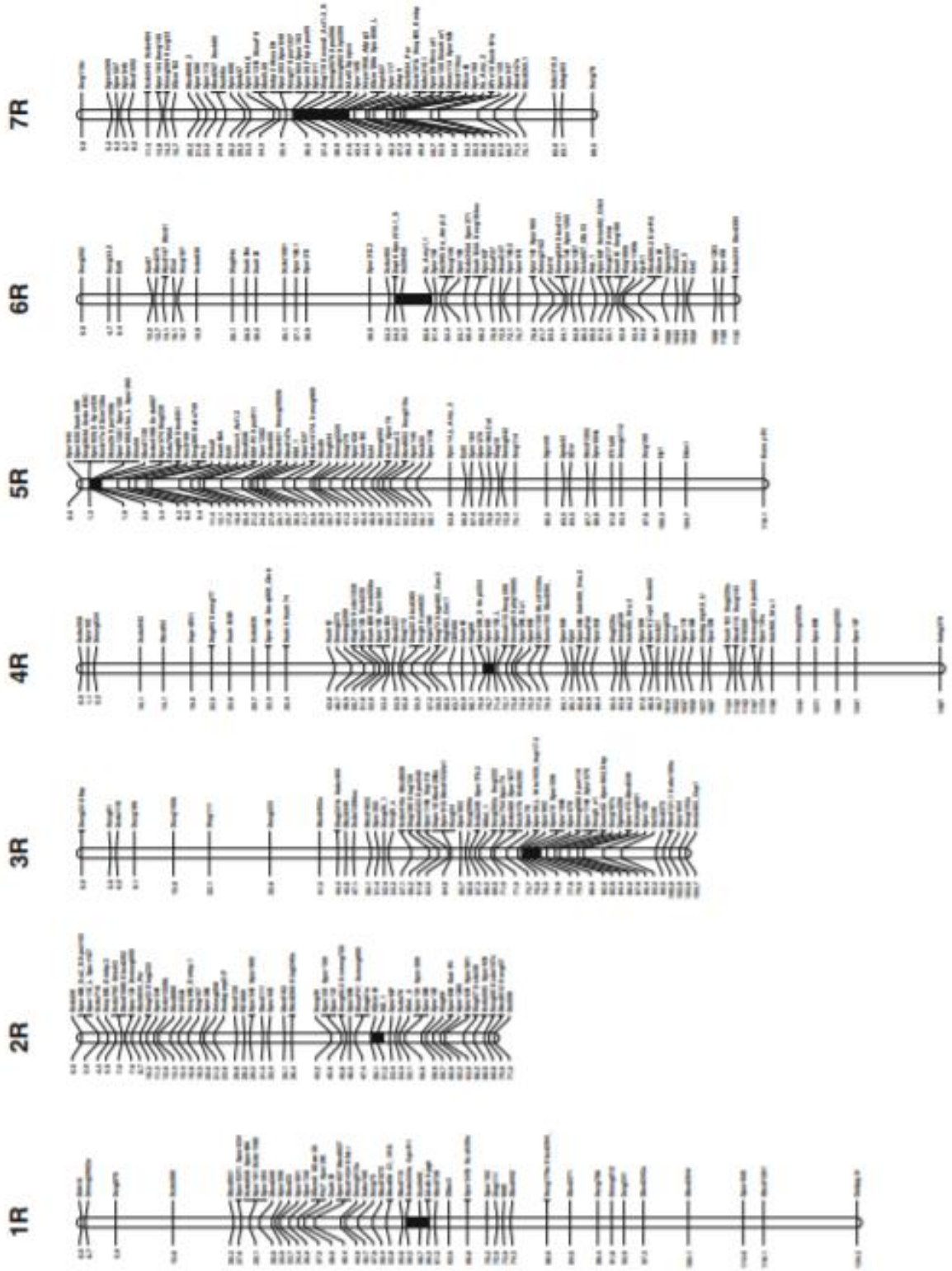


Рисунок 13 – Интегрированная карта генома ржи (*Secale cereale* L.) Короткое плечо хромосомы всегда показано вверху, генетические дистанции указаны в сМ, положение центромеры обозначено темным сегментом. Gustafson et al., 2009.

1.2.1.2 Молекулярно-генетические карты и сравнительное картирование

В связи с тем, что зонды RFLP допускают межвидовую гибридизацию внутри *Triticeae*, стало возможным сравнение между определенными регионами гомеологичных хромосом, отмеченных общими маркерами. Полученные данные показали существенную консервацию (коллинеарность) в порядке маркеров ДНК, обнаруженных такими же зондами, но также и порядок расположения гена(ов). Н. И. Вавилов уже в 1920-х показал, что «подобное разнообразие» могло бы быть обнаружено у различных видов растений (Вавилов 1935). Хотя некоторые виды, такие как, например, рожь претерпела ряд межхромосомных транслокаций по сравнению с другими членами *Triticeae*, коллинеарность сохраняется в транслокационных сегментах хромосомы. В качестве примера, сравнительное расположение локусов, определяющих реакцию на яровизацию у пшеницы, ржи и ячменя, приведено на рисунке 14.

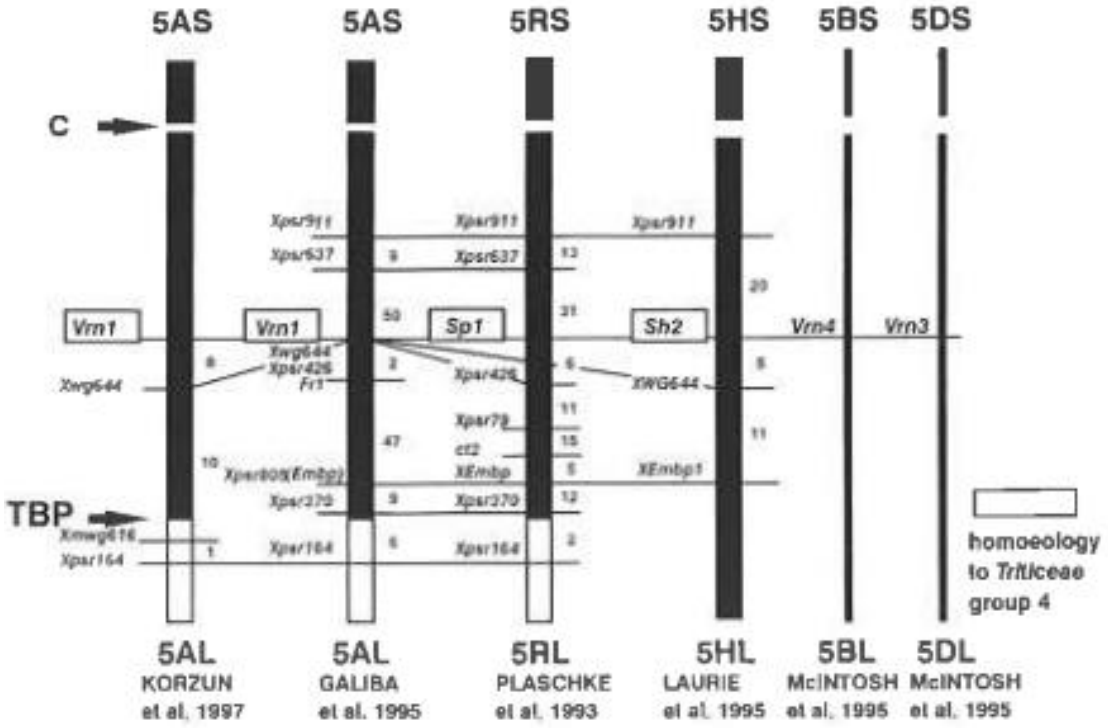


Рисунок 14 – Сравнительное картирование генов яровизации у ржи, пшеницы и ячменя, c = центромера, TBP = место 5AL/4AL транслокации. Börner et al., 1998.

Кроме того, была описана коллинеарность геномов видов, принадлежащих к различным видам в семействе Poaceae, как показано на мутанте «безлигульности» (отсутствие лигулы, liguless) на рисунках 15a и b (Korzun et al., 1997).

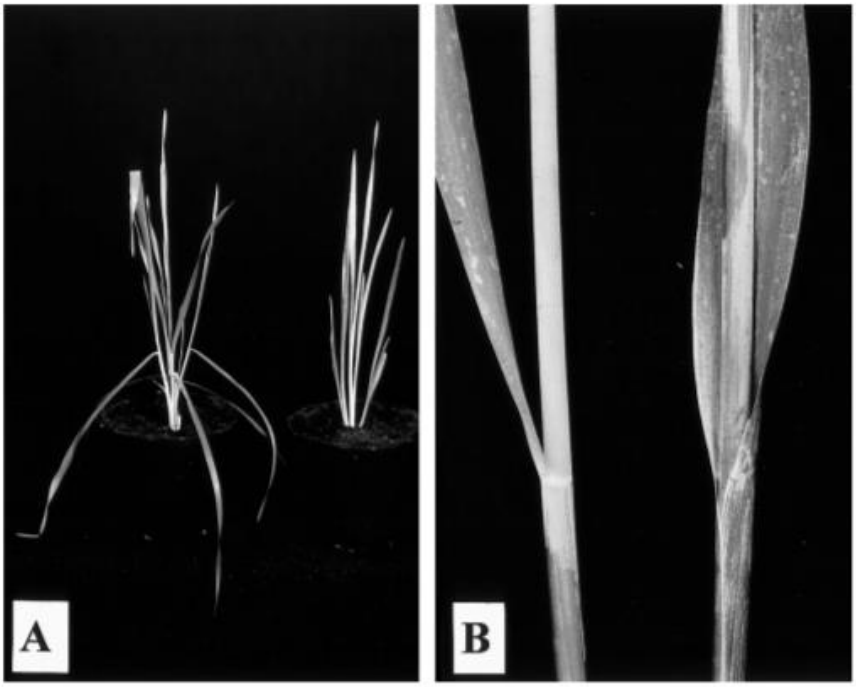


Рисунок 15a – Фенотипическое проявление «безлигульности» **A)** фаза кущения (слева обычное растение, справа – мутант), **B)** листья взрослого растения (слева обычное растение, справа – мутант). Korzun et al., 1997.

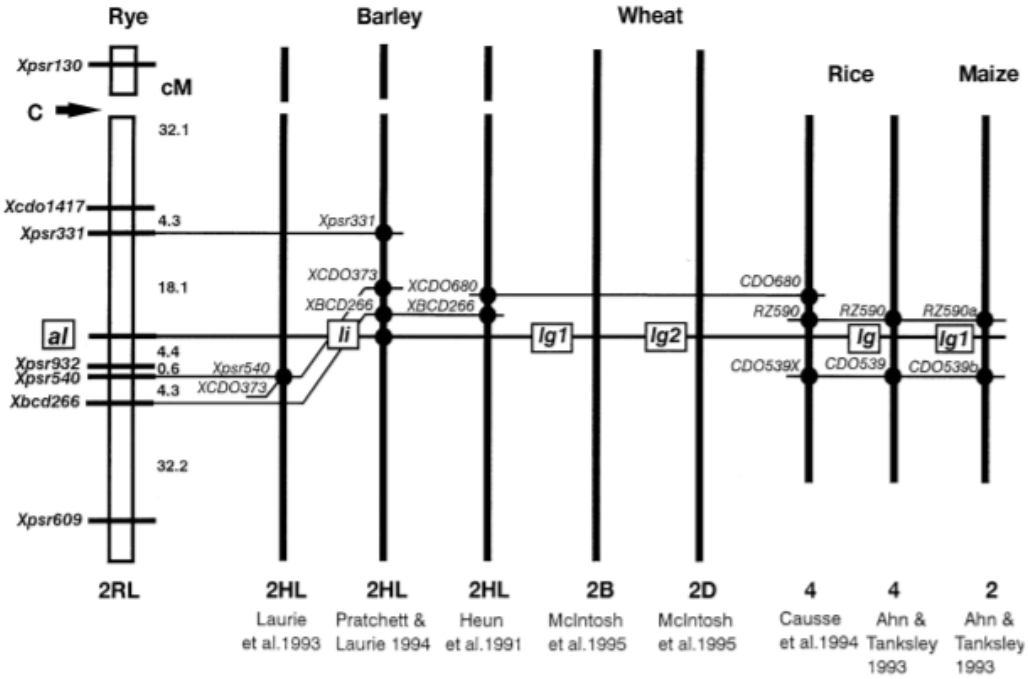


Рисунок 15b – Частичная RFLP карта хромосомы 2 ржи, полученная с использованием F_2 популяции от скрещивания SI x N6 в сравнении с генетическими картами ячменя, пшеницы и кукурузы. Положение гена «безлигульности» обозначено как *al*, *li*, *lg1*, *lg2* и *lg* соответственно. Korzun et al., 1997.

Наличие сравнительных карт «геномов зерновых культур», в которых подробно описано сходство в порядке генов между многими видами рода *Triticeae*, позволило проводить генетические исследования на относительно небольших геномах, таких как рис, и применять результаты к крупным видам генома, таких как пшеница, ячменя и рожь. Карты других видов зерновых культур могли быть быстро построены с помощью набора «якорных зондов», полученных из композитной карты. Более подробно об этом можно прочитать в обзоре Gale and Devos, 1998. Последующее развитие технологий секвенирования обеспечило неограниченное количество новых молекулярных маркеров (прежде всего SNP) и позволило выполнять молекулярно-генетические исследования непосредственно на изучаемых растениях, включая растения с комплексными геномами, такие как ячмень, рожь и пшеница.

1.2.1.3 Ассоциативное картирование

Увеличивающееся количество молекулярных маркеров открыло возможность для использования альтернативных способов картирования генов и признаков. Перспективным подходом в этом направлении явилось ассоциативное картирование, первоначально разработанное для генетики болезней человека, для которых контролируемые генетические эксперименты такие как, например, создание генетических популяций неосуществимы.

Ассоциативное картирование, основанное на использовании дисравновесия (linkage disequilibrium, LD), может обеспечить высокое разрешение для выявления генов, которые определяют фенотипическую вариацию признака. Ассоциативное картирование также имеет большой потенциал для выявления отдельных генов, ответственных за количественные признаки, такие как QTL (Lai et al., 1994). LD, или корреляция между аллелями при случайном скрещивании, как правило, зависит от эволюционной истории, и в результате только ген / маркер с тесной связью с локусом, определяющим признак, будет обнаружен при помощи достоверного статистического анализа. Такое высокое разрешение определения признаков / QTL до уровня отдельных генов даёт новую возможность для изучения молекулярной и биохимической основы количественных признаков и помогает определить конкретные признаки для повышения и улучшения стабильности урожая.

1.2.1.4 Картирование признаков и селекция с помощью маркеров

В большом количестве исследований по зерновых культурам молекулярные маркеры использовались в качестве инструмента для выявления основных генов, QTL, или перенесения новых признаков (интрогрессию) в элитный материал. В пшенице, например, были выявлены молекулярные маркеры, которые связаны примерно с 40 признаками агрономического значения (Gurta et al., 1999). Зная расположение этих генов/признаков или конкретных аллелей, существует

благоприятная возможность использовать маркер-поддерживающую селекцию (MAS) на зерновых культурах путём интрогрессии одного или нескольких благоприятных генов / аллелей от родителя-донора в элитный сорт.

В работе Börner et al., 1999 мы использовали потомство F_2 популяции для определения QTL с использованием маркерной информации для хромосомы 5R из F_2 растений. Исследованная популяция расщеплялась для основного гена короткостебельности *Ddw1* и гена опушения стебля под колосом *Hp1* удалось обнаружить только один QTL, определяющий высоту растения на длинном плече хромосомы 5R, между генами *Hp1* и *Ddw1* (рис. 16).

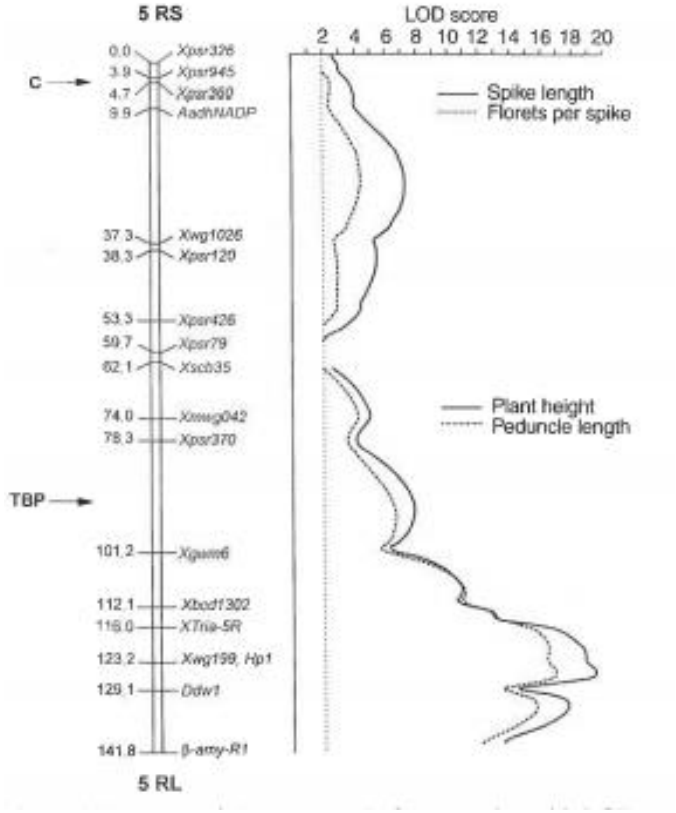


Рисунок 16 – Карта генетического сцепления 5 хромосомы ржи с указанием QTL интервала для четырёх QTL. TBP = место 5RL/4RL транслокации. Генетическое расстояние указано в cM. Börner et al., 1999.

В том же генетическом интервале был обнаружен QTL для длины подколосного междоузлия. Этот признак был тесно связан с высотой растения (r = 0.895). Так как оба гена *Hp1* и *Ddw1* являются доминантными генами, установить эффект доминирования не представлялось возможным. QTL для длины колоса и количества цветков в колосе были обнаружены рядом с центромерой на длинном плече хромосомы 5R. Эти два признака показали корреляцию друг с другом с r = 0.824, но не коррелировали с высотой растения и длиной стебля под колосом.

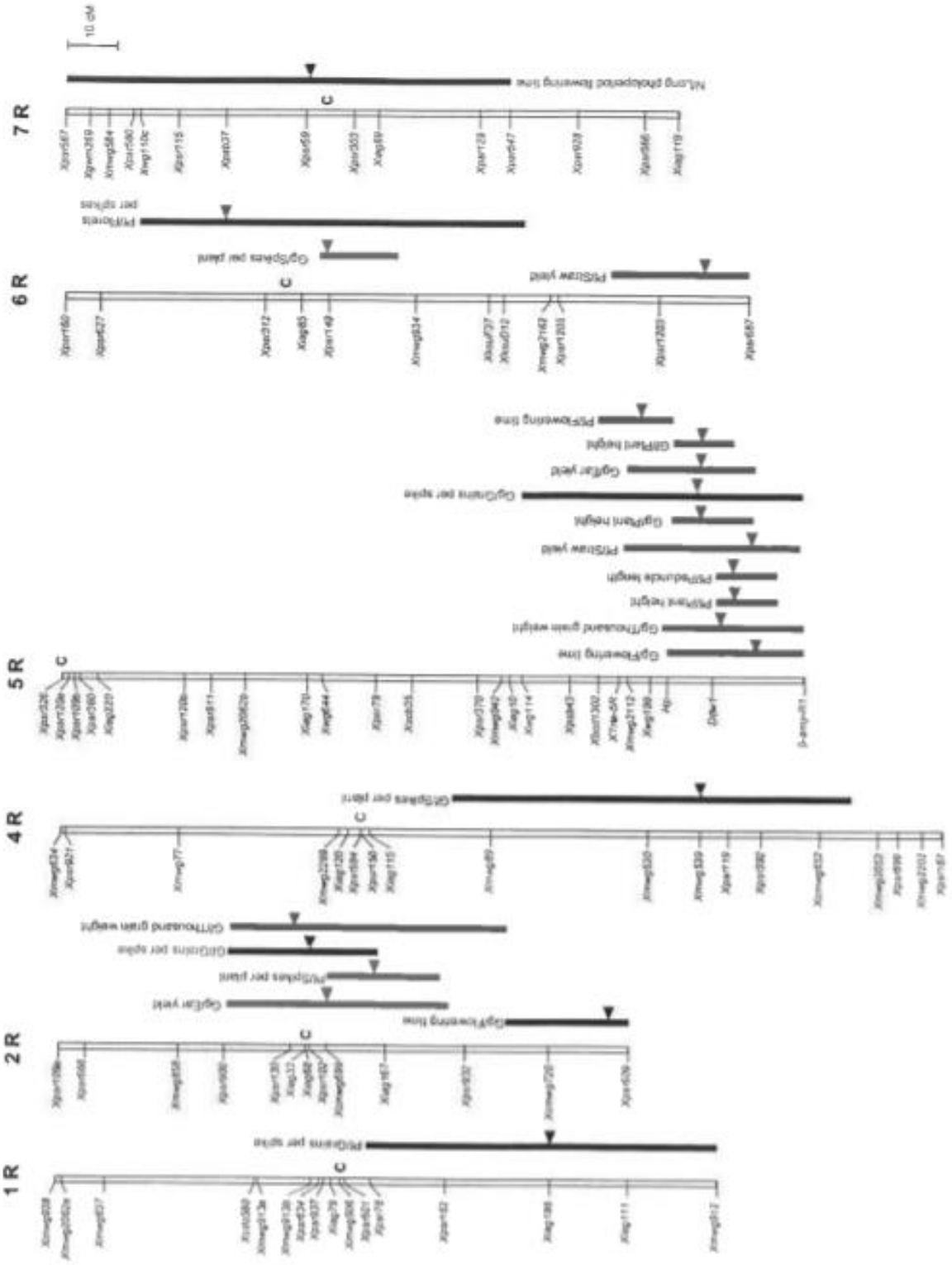


Рисунок 17 – Генетическая карта ржи, объединяющая 21 QTL на 6 хромосомах. Вероятный интервал для QTL указан вертикальной линией, максимальный LOD обозначен стрелкой, c = позиция центромеры. Börner et al., 1999.

Расширяя этот метод QTL картирования на полный геном ржи и используя молекулярные маркеры на 275 растениях F_2 популяции, нами (Börner et al., 1999) были изучены количественные признаки у ржи, определяющие морфологические признаки и признаки продуктивности, анализируя F_3-потомства, выращенные в четырёх различных опытах на трёх участках. Построенная карта содержала 113 маркеров, включая ген короткостебельности *Ddw1* со средним расстоянием около 10 cM между соседними маркерами. Из 21 обнаруженных QTL десять были расположены на карте хромосомы 5R в районе *Ddw1* гена. Помимо ожидаемого влияния на высоту и длину междоузлий растений, которое, скорее всего, связано с наличием доминантного гена *Ddw1* (*Hl*), в этом регионе были обнаружены дополнительные эффекты на признаки продуктивности и время цветения, которые могут быть вызваны плейотропными эффектами *Ddw1*. Дополнительный предполагаемый кластер генов, состоящий из четырех QTL, контролирующих время цветения и компоненты урожая, был обнаружен в области центромеры хромосомы 2R (рис. 17). Дальнейшие локусы распределены на хромосомах 1R (1), 4R (1), 6R (3) и 7R (1). Были также обсуждены позиции картирования, обнаруженных нами у ржи локусов количественных признаков по отношению к основным генам или QTL, определяющим важные признаки у других зерновых культур.

1.2.2 MAS - селекция

Одной из основных областей применения генетического картирования генов и признаков является использование отбора для желаемого признака / свойства косвенно, используя связь между целевым признаком и молекулярным маркером(ами), с помощью так называемой маркер-ориентированная селекции (MAS, marker-assisted selection). В основном, MAS состоит из выявления тесной связи между генами, контролирующими агрономические признаки и молекулярными маркерами, с последующим использованием этих маркеров для селекции (Dudley, 1993). В растениеводстве MAS является относительно новой, но уже зарекомендовавшей себя концепцией, поскольку ускоряет селекционный процесс за счет точной передачи геномных регионов, участвующих в выражении целевых признаков и ускоренного восстановления генома родителей. Значение MAS можно продемонстрировать с помощью известного метода родословной, практикуемого в традиционных программах селекции (Koebner и Summers, 2003). MAS имеет свой наибольший потенциал в F_2, где число индивидуальных растений является наибольшим. Для улучшающей селекции молекулярные маркеры могут использоваться для отслеживания положительных аллелей (доминантных или рецессивных) на протяжении нескольких поколений или для выявления лучших растений среди расцепляющегося потомства, отобранных на основе аллельного состава генома.

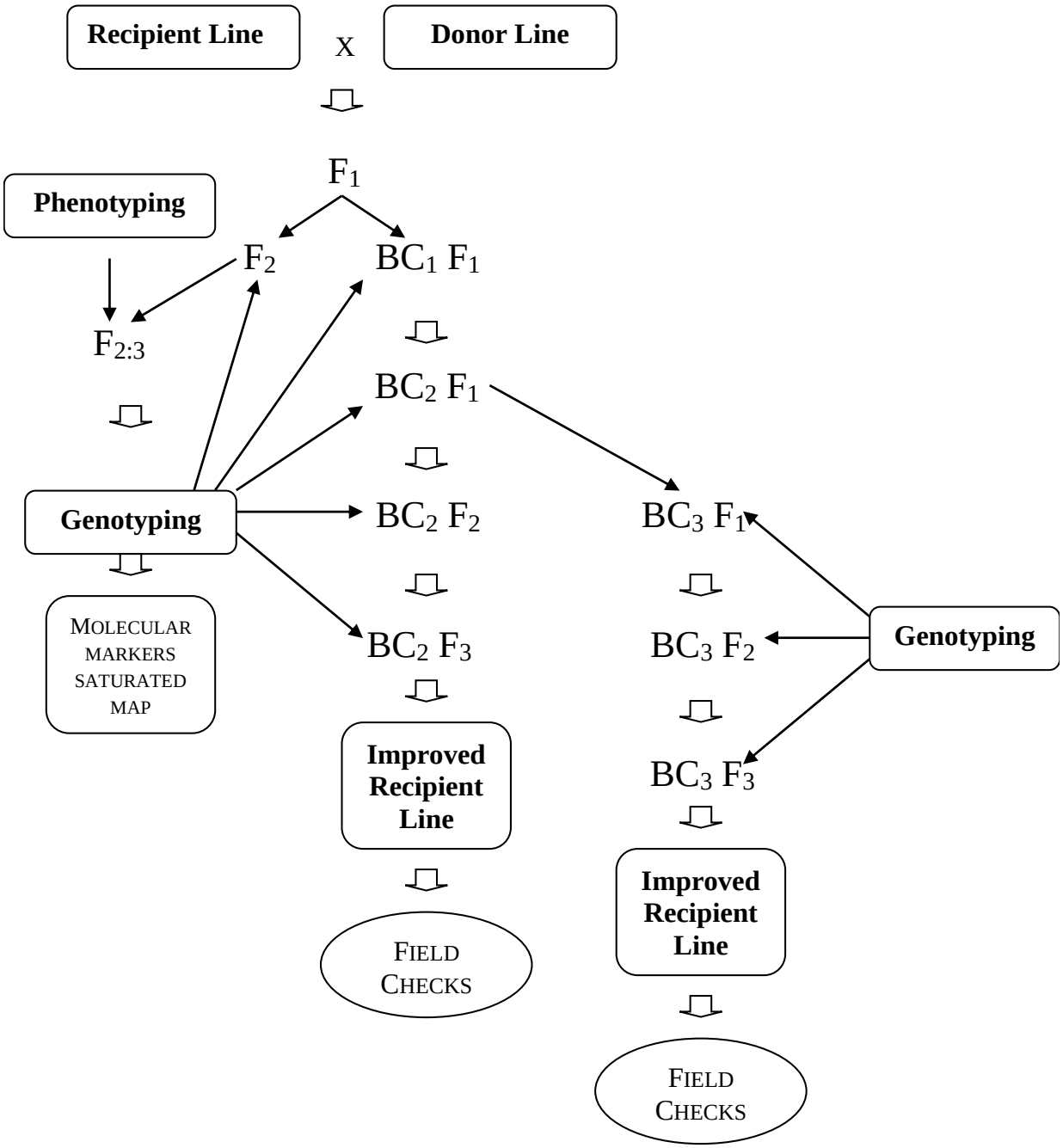
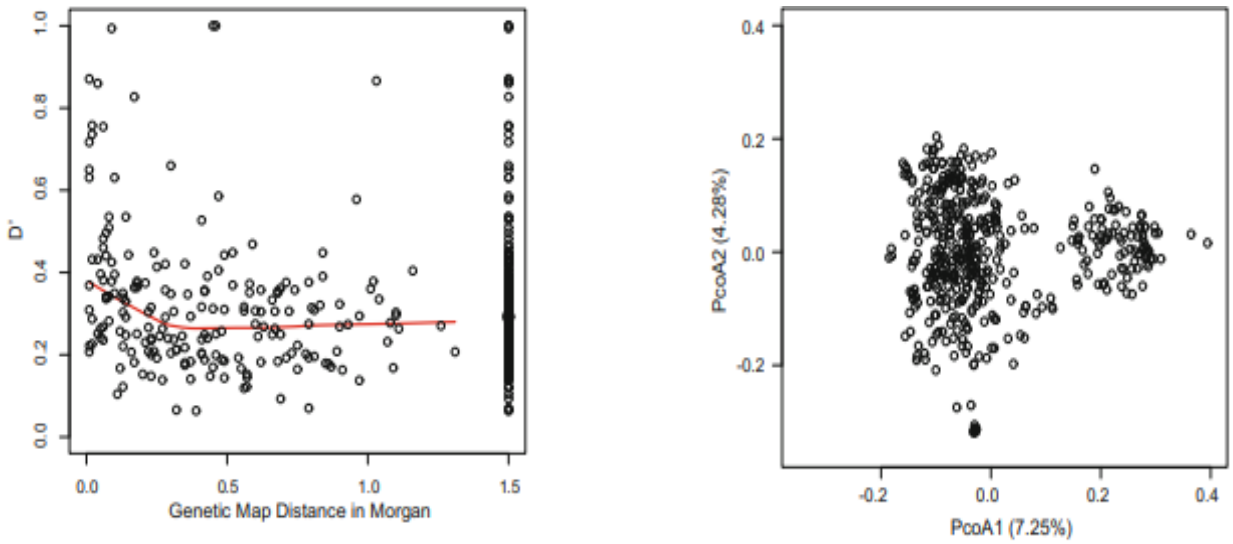


Рисунок 18 – Схема использования маркер-ориентированной селекции (MAS). Landjeva et al., 2007.

1.2.3 GWAS - технологии в селекции растений

Урожайность зерна и время колошения являются сложными признаками, имеющими первостепенное значение для повышения и стабильности урожая. В нашем исследовании (Reif et al., 2011) нами использовался подход к картированию ассоциаций в большой выборке из 455 разнообразных европейских элитных мягких линий озимой пшеницы. Генотипы были оценены в

экологических испытаниях и генотипированы с помощью SSR-маркеров для выявления генетической архитектуры признаков урожайности зерна и времени колошения. Для оценки маркерных ассоциаций, включающих информацию о ковариантности среди родственников, применялась линейная смешанная модель. Результаты показали, что основные эффекты доминируют в контроле урожайности зерна в пшенице. В отличие от этого, генетическая архитектура, лежащая в основе колошения, контролируется основными и эпистатическими эффектами (рис. 19). Следовательно, для колошения время имеет центральное значение для рассмотрения также эпистатических эффектов в сторону увеличения отбора с помощью маркерной селекции.



A) **B)**

Рисунок 19 – A) Дисбаланс между SSR-маркерами как функция генетического расстояния. B) PCA анализ 455 образцов пшеницы, основанный на модифицированной Rogers дистанции. Проценты в скобках обозначают процент объяснённого генетического разнообразия. Reif et al., 2011.

Отбор с помощью молекулярных маркеров позволяет отбирать растения на ранней стадии развития или непосредственно путём использования семенного материала на ранних этапах селекционного процесса. Для просто унаследованных черт обычные PCR, которые требует небольшого количества ДНК, являются очень полезными для скрининга больших расщепляющихся по потомству популяций. Неблагоприятные аллели могут быть устранены или значительно сокращены на ранних стадиях развития растений путем использования маркеров, что позволяет сосредоточить внимание впоследствии классического отбора в «обогащённых» позитивными аллелями популяциях растений. Улучшение качества конечного использования

мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) зависит от глубокого понимания генетической основы важных качественных признаков. Основной целью нашего исследования (Reif et al., 2010) было исследование генетической архитектуры массы 1000 зерен, концентрации белка, объёма седиментации, натуры зерна и концентрации крахмала с использованием подхода, основанного на применении общегеномной ассоциации.

В данной работе было проведено генотипирование 207 европейских элитных сортов мягкой озимой пшеницы с 115 SSR-маркерами, после чего этот материал был оценен в экологических испытаниях. Основной анализ координат выявил отсутствие наличия чёткой популяционной структуры, но присутствие структуры, обусловленной семейным родством отдельных генотипов. Поэтому были использованы линейные смешанные модели и матрицы родства на основе маркеров, для поправки на наличие такой семейной структуры. При сканировании генома был обнаружен основной эффект QTL для всех пяти признаков (рис. 20).

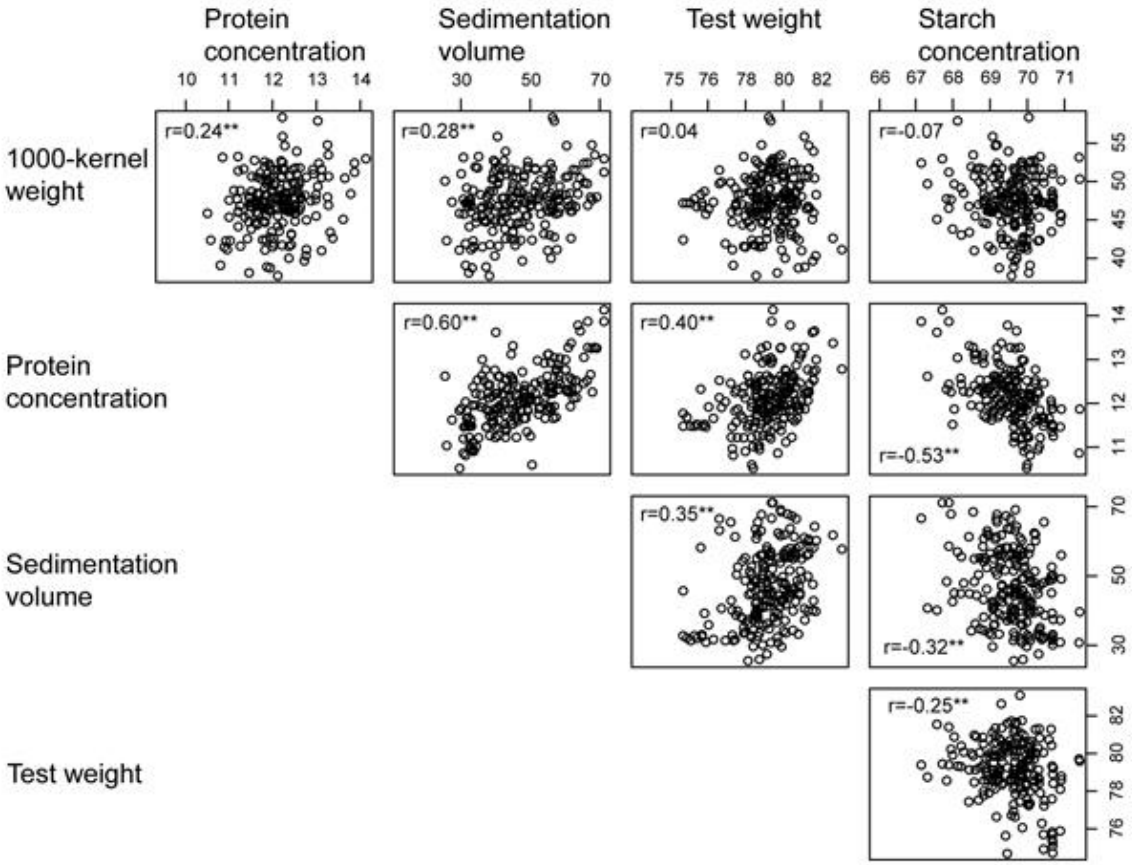


Рисунок 20 – Ассоциации с использованием улучшенной несбалансированной модели и 207 линий пшеницы к пяти признакам качества зерна: масса 1000 зерен (г), содержание белка (%), объём седиментации (мл), объемная масса (kг гектолитр -1) и содержание крахмала (%) в полевых экспериментах. Reif et al., 2010.

В отличие от этого эпистатическое QTL наблюдалось только для объёма седиментации и натуры зерна, объясняющего небольшую долю генотипической вариации. Следовательно, наши выводы показали, что интеграция эпистатического взаимодействия в маркер-поддерживающую селекцию не приводит к существенному улучшению эффективности отбора для признаков качества на озимой мягкой пшенице.

В нашем исследовании (Lüders et al., 2016) семь удвоенных гаплоидных популяций, расщепляющихся по соответствующим аллелям, были использованы нами для получения информации о том, могут ли эти количественные локусы быть проверены в двухродительских популяциях и как надёжно они могут быть использованы в прикладной селекции на озимом ячмене. Удвоенные гаплоидные популяции были фенотипированы в полевых испытаниях в одном-пяти местах каждый в течение одного года и генотипированы 40, связанными с изучаемым признаком, SNP-маркерами с использованием генотипической платформы Illumina VeraCode GoldenGate. Большое фенотипическое изменение наблюдалось для всех признаков в пределах по крайней мере одной популяции. Для 19 из 58 маркер-признак ассоциаций испытанные фенотипические величины обоих классов маркеров значительно (p 0.005) различались, таким образом подтверждая ассоциацию соответствующего маркера и изучаемого локуса количественного признака. Например, удвоенные гаплоидные линии, полученные от скрещивания ‘Malta‘ x 'Goldmine', несущие различные маркерные аллели, отличались 0,41 т/га по средней урожайности зерна (рис. 21).

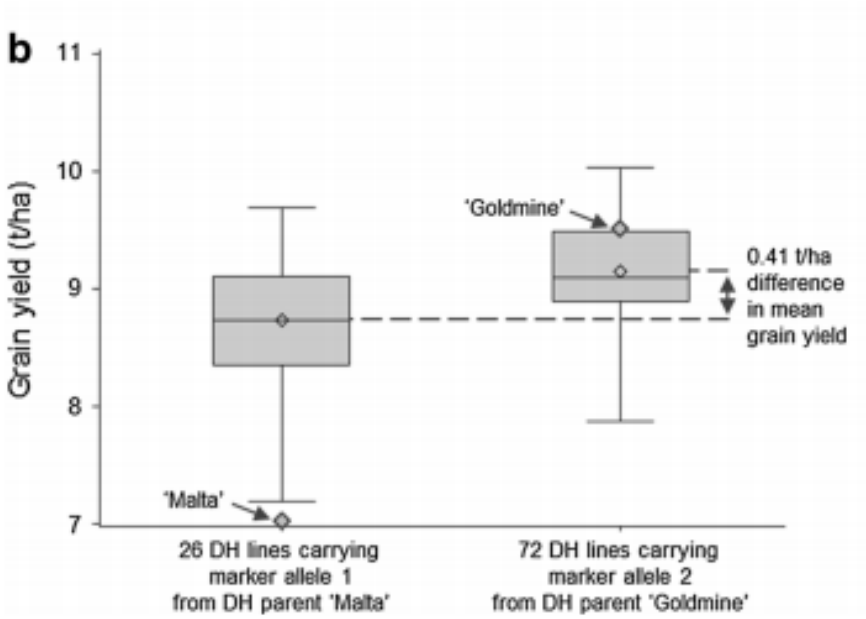


Рисунок 21 – Бох-плот анализ по урожайности зерна (т/га) линий 2-рядного ячменя, полученных от скрещивания ‘Malta’ x ‘Goldmine‘, для двух классов маркера 5735, расположенного на хромосоме 5H в положении 51.30 cM. Lüders et al., 2016.

Маркеры, которые подтвердили их тесную связь с количественным признаком, могут быть использованы непосредственно в селекции озимого ячмень для отбора родительских форм для последующего скрещивания и маркер-поддерживающей селекции в поколениях.

Путем использования 19 отобранных SSR- маркеров из пшеницы и одного секалинового (*Sec 1*) из генома ржи маркера нами (Cooke et al., 2003) была создана база данных по 502 новым европейским сортам озимой пшеницы. Все данные были получены, по меньшей мере, в двух лабораториях с использованием различных методов фрагментарного анализа. Общий уровень точности был достигнут на уровне >99,5%. Выявленные 199 аллелей позволили провести различия между всеми сортами, за исключением дубликатов и сортов, полученных от идентичных родителей. Примерно 25% сортов показали некоторый уровень гетерогенности, причём самый высокий уровень гетерогенности был отмечен в материале Юго-Восточной Европы. Наибольшее генетическое разнообразие и наибольшее количество редких аллелей обнаружено у сортов из южной Европы. Относительная частота аллелей варьировала для большинства SSR-маркеров в разных географических регионах (табл. 4.).

Таблица 4 – Анализ географических регионов (Cooke et al., 2003).

	Северная Европа	Центральная Европа	Западная Европа	Альпы	Южная Европа	Юго-Восточная Европа	Общее
Кол-во образцов	n = 43	n = 83	n = 116	n = 71	n = 113	n = 76	n = 502
Общее к-во аллелей	77	120	137	119	166	131	199
Среднее число аллелей на маркер	4.1	6.3	7.2	6.3	8.7	6.9	10.5
Кол-во редких аллелей (P<0.02 от общего к-ва)	5	17	24	17	51	28	78
Значение PIC	0.461	0.608	0.592	0.614	0.693	0.531	0.674
Гетерозиготность	1.3%	1.7%	2.4%	3.8%	5.2%	10.9%	4.3%

Пришедшие в последние десятилетия на смену RFLP и SSR-маркерам маркерные системы, основанные на SNP, практически не имеют ограничений по количеству маркеров для основных сельскохозяйственных культур и находят широкое применение в генетике и селекции зерновых культур (см. последующие разделы этой диссертации). Данные маркерные системы используются в селекции в основном в качестве индивидуальных, диагностических SNP-маркеров в виде KASP (Kompetitive allele specific PCR, дополнительные детали на https://www.biosearchtech.com/products/pcr-kits-and-reagents/genotyping-assays/kasp-genotyping-chemistry) для селекции важных генов или QTL и в качестве чип-основанных SNP систем для

определения важных генов/QTL и для геномной селекции (Корзун, неопубликованная информация).

1.2.4 Геномная селекция

С момента своего первого введения в 1998 году (Haley and Visscher, 1998) и его расширение такими методами, как ridge regression BLUP and Bayesian метод для расчета геномного анализа оцениваемых значений селекционных признаков (Meuwissen et al., 2001), геномная селекция (GS) стала весьма привлекательным дополнительным или даже альтернативным методом к традиционным стратегиям селекции, используемым в животноводстве и растениеводстве (Desta and Ortiz 2014, Henryon et al., 2014). Преимущества GS, по сравнению с фенотипическим отбором, включают в себя способность предсказывать значения размножения в поколениях (в отличие от только между семьями в родословных подходах), генерировать и использовать генетическую информацию для планирования новых комбинаций скрещиваний, предоставление фенотипических значений, если они не могут наблюдаться в данный сезон (например, отсутствие проявления заболевания), и в частности, сокращение селекционного цикла (Hickey et al., 2014). В растениеводстве GS используется в основном для предсказания урожая и связанных с ним признаков, например, массы тысячи зерен у ячменя (Schmid and Thorwarth 2014), урожайности зелёной массы и урожайности зерна у кукурузы (Endelman et al., 2014, Zhao et al., 2012.), урожая зерна, высота растений, содержания крахмала и общего содержания пентозанов у ржи (Wang et al., 2014), урожай зерна, высота растений, время цветения риса (Spindel et al., 2015) или урожай зерна у пшеницы (Poland et al., 2012).

Нами (Schmidt et al., 2016) геномная селекции впервые опробована на ячмене для определения пивоваренных качеств у этой культуры. Полученные результаты позволили подтвердить эффективность геномной селекции для использования этого метода в селекции на пивоваренные качества.

Более детально геномная селекция на примере устойчивости к заболеваниям у пшеницы, урожайности озимой ржи и селекции ячменя на пивоваренные качества представлена в разделе 3.2.2 «Септориоз», 3.4.1 «Урожайность и компоненты продуктивности» и разделе 3.4.3 «Маркерная селекция пивоваренных качеств ячменя» этой диссертации.

1.2.5 Секвенирование геномов зерновых культур

В работе Bauer et al., 2017 нами представлена первая полногеномная, последовательная сборка генома ржи, диплоидного вида сельскохозяйственных культур *Triticeae* с геномом 7,9

Gbp, покрывающая большую часть неповторяющейся части генома ржи. Набор генов ржи, представленный 27 784 предсказанными моделями генов высокой достоверности, в значительной степени способствует транскриптомному подходу и функциональному анализу генома ржи в целом (рис. 22).

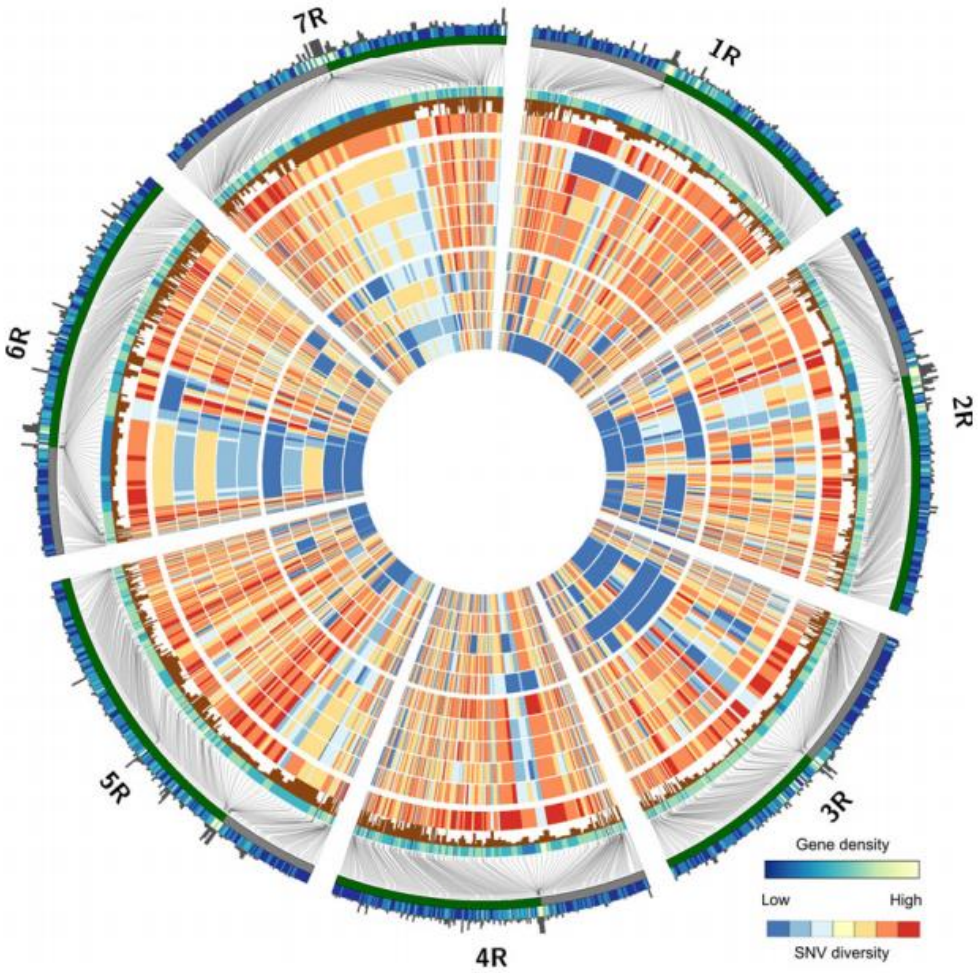


Рисунок 22 – Распределение однонуклеотидных вариантов, генов и маркеров по геному ржи. На рисунке изображены контиги из секвенирования генома ржи, привязанные к генетическому каркасу ржи путём комбинированного представления генетической карты высокой плотности и сборки ржаного генома. Внешняя дорожка отображает гетерозиготность последовательной основной линии Lo7 в виде гистограммы с количеством гетерозиготных участков на 1 cM. Второй трек показывает плотность гена на 1 cM вдоль генетической карты, построенной в виде «тепловой» карты. Следующий трек показывает короткие (серый) и длинные (тёмно-зёленый) хромосомные плечи, где точка излома указывает на положение центромеры. Наружные и внутренние дорожки дополнены *Secale vavilovii* Grossh пятью инбредными линиями из генофонда Carsten (Lo351, Lo348, Lo310, Lo298, Lo282) и пятью инбредными линиями из генофонда Petkus (Lo191, Lo176, Lo117, Lo115, Lo90). Bauer et al., 2017.

Функциональный геномный анализ агрономических признаков, таких как устойчивость к абиотическому стрессу, особенно таких как холодо- и засухоустойчивость может иметь значение и для других зерновых культур и будет способствовать созданию новых сортов, наилучшим образом приспособленных для сложных экологических или климатических условий. Наш генетический анализ популяции позволил более глубоко понять структуру и разнообразие элитных селекционных генофондов и генетических ресурсов у ржи.

В этой работе нам удалось впервые в мире с высокой достоверностью предсказать 27 784 моделей генов для генома ржи. Мы использовали панель из 10 разнообразных инбредных линий из двух гетерологических пулов (генофондов) и одной линии *Secale vavilovii* Grossh для изучения разнообразия генома ржи на беспрецедентном уровне и обнаружили более 90 миллионов изменений (SNVs = single nucleotide variants) и коротких изменений в геноме ржи. Экспериментально подтверждено более 600 тыс. вариантов на высокоплотном SNP чипе для генотипирования. Высокоплотная генетическая карта, состоящая из ~88k SNVs, позволила нам генетически привязать ~44k контигов Lo7 WGS к геному ржи, установить виртуальный порядок генов и произвести сравнение генома ржи с геномами ячменя и пшеницы (рис. 23).

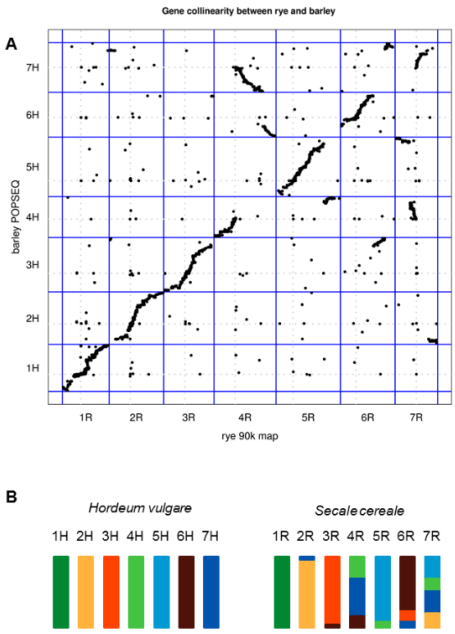


Рисунок 23 – Сравнение между генетическими картами ржи и ячменя. **a)** Порядок контигов генно-содержащих последовательностей на высокоплотной генетической карте ржи (ось x) был сопоставлен с порядком их ортологических контигов в геноме ячменя (The International Barley Genome Sequencing Consortium, 2012, ось y). Хромосомы разделены синими линиями. Позиции центромер обозначены пунктирными серыми линиями. **b)** Схематическое представление геномных перегруппировок между хромосомами ячменя с 1H по 7H (слева) и хромосомами ржи с 1R по 7R (справа). Bauer et al., 2017.

Мы охарактеризовали генетическое разнообразие внутри и между пулами селекции ржи и генетическими ресурсами ржи, используя данные генотипирования репрезентативной панели из 84 элитных линий из двух гетеротических пулов, используемых для гибридной селекции, и 46 разнообразных образцов из генетических ресурсов ржи (GR) (рис 24).

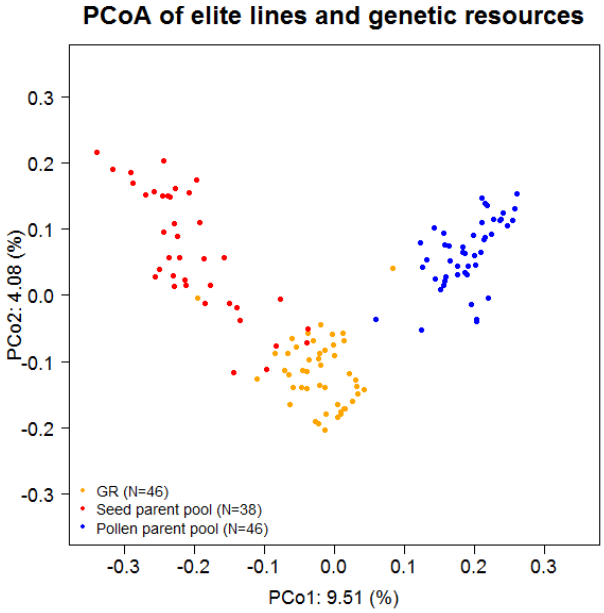


Рисунок 24 – Координационный анализ главных компонент (PCoA) Carsten (pollen parent pool) и Petkus (seed parent pool) селекционных пулов и генетических ресурсов (GR). PCoA основан на расстояниях Роджерса, рассчитанных из 179 660 одиночных нуклеотидных вариантов (SNVs) из Rye600k чипа. PCo1 и PCo2 - первые две основные координаты. Указан процент дисперсии, объясняемой соответствующим PCo. Bauer et al., 2017.

Кандидаты, выявленные при сравнении семенного (Petkus) и пыльцевого (Carsten) материнских генофондов, являются хорошей стартовой точкой для дальнейшего изучения различий между этими двумя группами в контексте изучения гетерозиса. В целом, новая последовательность цельного генома ржи, генные модели и неограниченное количество молекулярных маркеров позволяет проводить сравнительный геномный анализ с беспрецедентным разрешением и открывает новые возможности для селекции на основе генома, картирования генома и клонирования генов непосредственно в геноме ржи.

Наконец, были получены общие по геному карты селекционных сигналов и идентифицировали локусы, указывающие на дифференциальную селекцию в двух разнородных, используемых для гибридной селекции и в генетических ресурсах. Эти новые ресурсы генома ржи облегчат картографическое клонирование и функциональную характеристику генов, лежащих в основе агрономических признаков, и заполнят пробел в современной геномике *Triticeae*.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Объект и предмет исследований

2.1.1 Растительный материал

Объектами исследований являлись гексаплоидная мягкая пшеница *Triticum aestivum* L., (2n = 2x = 42, AABBDD), тетраплоидные виды пшеницы: твёрдая T. *turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns. (2n = 2x = 28, AABB) *Triticum dicoccoides*, диплоидные виды пшеницы: *Triticum urartu*, *Triticum monococcum*, *Triticum boeoticum* (2n = 2x = 14, AA), (приложение Б, таблица 1), *Aegilops tauschii* (Coss.) Schmal (2n = 2x = 14, DD) (syn. *A. squarrosa* L., *Triticum tauschii*)), виды ячменя: *Hordeum vulgare* L. (2n = 2x = 14, HH), *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* (C. Koch) Thell., *Hordeum bulbosum* L., виды ржи: *Secale cereale* L., *Secale vavilovii* Grossh (2n = 2x = 14, RR), (приложение Б, таблица 2), *Aegilops markgrafii* (2n = 2x= 14, CC), *Triticum ventricosum* (syn. *Gastropyrum ventricosum* (Tausch) Á. Löve, (2n = 2x= 14), различные коллекции генетического материала (наборы сортов, популяций (приложение Б, таблица 3) и др.)), цитогенетические коллекции (рекомбинационные, хромосомно-замещённые линии и нулли-тетрасомные линии у пшеницы, пшенично-ржаные хромосом-дополненные линии и др.) и отдельные сорта и линии (Lo7 и др. у ржи, Chinese Spring и др. у пшеницы, Morex и др. у ячменя).

2.1.2 Популяции для картирования генов и локусов количественных признаков (QTL)

Представительная коллекция европейских озимых (358 сортов) и яровых (14 сортов) мягких пшениц GABI использовалась в работах по GWAS картированию многочисленных признаков, генов и QTL (приложение Б, таблица 4).

Для картирования генов устойчивости к стеблевой ржавчине были созданы и проанализированы три генетические популяции (P1, P2, P4), каждая из которых состояла из 68-70 потомков. Поколения F_2 были далее размножены с использованием метода одной зерновки для получения рекомбинантных инбредных линий.

Для определения генетического разнообразия на уровне отдельных генов, связанных с признаком зимостойкости у ржи (Li at al., 2011), были использованы пять популяций: PR 2733 (Беларусь), EKOAGRO (Польша), SMH2502 (Польша), ROM103 (Польша) и Petkus (Германия). Так как рожь является перекрестноопыляющимся видом, она очень гетерозиготная. Это приводит к трудностям в определении фазы гаплотипа. Для решения этой проблемы был использован

отбор гамет: от 15 до 68 гетерозиготных растений из каждой из пяти популяций были скрещены с самоопыляющейся инбредной линией Lo152, в результате чего было получено 201 S_0 растение, каждое из которых имело по одному известному типу гаметы. S_0 эквивалентно F_1 как обычный термин в селекции самооопыляющихся видов.

Для картирования генов и QTL, определяющих устойчивость к низким температурам у ржи (Erath et al., 2017) путем скрещивания самоопыляемой европейской элитной инбредной линии Lo157 (KWS LOCHOW GmbH) и одного специально отобранного растения из морозоустойчивого канадского сорта Puma (Fowler, University of Saskatchewan, Канада) была создана F_2 популяция, состоящая из 273 растений. Эти растения были размножены путем использования метода одной зерновки до поколения F_4. Для того, чтобы обеспечить достаточное количество семян для поколения F_5, три растения из одной линии F_4 были выбраны случайным образом и самоопылены для получения линий F_5.

Детальное описание всего использованного материала приводится в отдельных научных работах, выполненных при непосредственном участии автора и цитируемых в этой диссертации.

2.2 Методы генетического анализа

Методы представляют собой широкий спектр классических (такие, как фенотирование растений в полевых условиях с использованием естественного и искусственного заражения возбудителями заболеваний и др.) и современных методов генетического анализа (такие, как генотипирование растений с помощью молекулярных маркеров и др.) и подробно представлены в опубликованных автором научных работах. Основные методы представлены ниже.

2.2.1 Выделение высокомолекулярной ДНК

Выделение ДНК из проростков пшеницы проводили согласно следующей методике: проросток растирали в лизирующем буфере: 0,1М EDTA, 0,1М трис-HCl pH 8,5; 0,1М NaCl; 1% SDS; 0.1% Triton X 100, перемешивали. Лизат инкубировали 40 минут при 65° С. После инкубации его обрабатывали равным объемом смеси − хлороформ: изоамиловый спирт (24:1 по объему), перемешивали до образования белой эмульсии. Полученную смесь в течение 5 минут центрифугировали при 14000 об/мин (Centrifuge 5415 Eppendorf), водную фазу переносили в чистые пробирки. К водной фазе добавляли 0,6 объема изопропилового спирта и выдерживали в течение 10 минут при комнатной температуре. Нуклеиновые кислоты, выпавшие в виде «медузы», осаждали центрифугированием при 14 000 об./мин в течение 1 минуты (Centrifuge 5415 Eppendorf). Осадок промывали дважды 70 % этанолом, затем подсушивали при комнатной

температуре 15-20 мин и растворяли в 400 мкл ТЕ (10мМ трис-HCl, 1мМ ЭДТА). После полного растворения ДНК проводили РНКазную обработку: к раствору ДНК добавляли РНК-азу А «Calbiochem» до конечной концентрации 1 мкг/мл и инкубировали 30 мин при 37° С. Из индивидуальных зерновок выделяли ДНК согласно методике (Plaschke et al., 1996).

2.2.2 Анализ с использованием RFLP-маркеров

Для изучения полиморфизма отобрана и использована серия из 240 RFLP клонов, состоящая из кДНК и геномных ДНК-зондов, которые были распределены по всем семи хромосомам *Triticeae*. Источники этих зондов были предварительно описаны Корзуном и др. 1998 (Korzun et al., 1998). Используемые функциональные зонды были любезно предоставлены Prof. B. Keller, Institute for Plant Biology, University of Zurich, Switzerland (*Lrk10*), Dr. W. A. Wilson, Cornell University, Ithaca, USA (*WAW1023*), Prof. R. Kunze, Institute for Genetics, University of Munich, Germany (*MSH2, MSH3, MSH6*), Dr. W. Weschke, IPK Gatersleben, Germany (*HvSUT1, HvSUT2*), Dr. H. Bäumlein, IPK Gatersleben, Germany (*TriaIII*, *NASHOR1*) и Dr. U. Baumann, Waite Agricultural Research Institute, Glen Osmond, Australia (*Bm2*).

Расщепление высокомолекулярной ДНК нуклеазами *HindIII*, *DraI*, *EcoRI* and *EcoRV*, гель-электрофорез, Southern перенос ДНК, маркировка зондов и гибридизация фильтров проводили с использованием методов, описанных Девос и др. (Devos et al., (1992).

2.2.3 Анализ с использованием SSR-маркеров

В качестве матрицы использовали около 70нg ДНК в 25 мкл реакционного объема, содержащего 67 мМ Tris-Hcl (pH 8.8), 16.6 мМ $(NH4)_2$ SO_4, 1.6 мМ $MgCl_2$, 0.1 % Tween 20, 200 мкМ каждого dNTP, 0.25 U Taq ДНК полимеразы и 0.48 мкМ праймера. Амплификацию проводили в амплификаторе ДНК в течение 35 циклов. Каждый цикл длился 1 мин при 95°С, 1 мин при 50, 55 или 60°С (в зависимости от индивидуального SSR маркера) и 30 с при 72°С. За 35 циклами следовала последняя 5-минутная стадия продления при 72°С.

Размеры фрагментов рассчитывались с помощью компьютерной программы Fragment Manager версии 1.2 (Фармация /Pharmacia) путем сравнения с внутренними стандартами размеров.

2.2.4 Анализ с использованием SNP-маркеров

Для генотипирования пшеницы использовали 90k SNP iSELECT-чип и 35k-SNP Affymetrix. Позиции по генетическому картированию взяты с карты Международной

инициативы по картированию злаков (ITMI). В общей сложности получено 13 344 и 11 676 картированных маркерных локусов. Для удаления маркеров с минимальной частотой 0,05 минорных аллелей и >5% отсутствующих данных или гетерозиготных сигналов использовали критерии качества.

Для целей геномной селекции ячменя на пивоваренные качества для генотипического анализа использован Illumina 9k-SNP чип (Comadran et al., 2012). Исходные данные обрабатывали путем удаления маркеров с малой частотой аллелей (maf) ≤ 0,01, с более 20% отсутствующих данных и более 20% гетерозиготных аллелей. Также были исключены линии с ≥20% пропущенных точек данных и ≥15% гетерозиготных вызовов. Из 7916 потенциальных маркеров 3 958 (50%) были нанесены на генетическую карту Morex x Barke от Comadran et al., (2012) с общей длиной хромосом 2 127,4 cM.

Для генотипирования ржи использован ржаной 10к-SNP чип, который является собственностью KWS SAAT SE & Co. KGaA, Германия. SNP этого чипа частично совпадают с 600k-SNP чипом (Bauer et al., 2017), создание которого описано в разделе 1.2.5. Секвенирование геномов зерновых культур.

2.2.5 Оценка хозяйственно-ценных признаков

Оценку растительного материала по хозяйственно-ценным признакам проводили в полевых условиях Германии, Англии, Польши, Канады и Российской Федерации в зависимости от конкретного исследования и материала.

Фенотипические данные по качественным признакам для мягкой пшеницы были собраны в трех-восьми средах. Каждая среда рассматривалась как комбинация месторасположения (участка) и года. Полевые испытания проводили с закладкой опытов в виде альфа-решеток с двумя повторами на участок испытаний. Показатели качества пшеницы оценивали с использованием стандартного подхода, основанного на ближней инфракрасной области спектра. Измерения проведены с использованием 400 г зерна с убранного участка поля с помощью прибора OmegAnalyzer G (Bruins Instruments) с применением длин волн 730-1100 нм.

2.2.6 Оценка устойчивости к грибным и вирусным заболеваниям

Инокуляцию растений проводили суспензией, содержащей 50000 спор изолятов *Fusarium graminearum* и *Fusarium culmorum* на 1 мл. Обработки проводили три раза с интервалом в три дня, чтобы учитывать разное время цветения. Заболеваемость фузариозом колоса (FHB) (резистентность I типа) оценивали визуально как процент инфицированных колосьев от 50

учетных колосьев. Степень поражения (устойчивость II типа) оценивали как процент зараженной площади колоса. В каждом эксперименте было проведено по три оценки через 20, 28 и 33 дня после первой инъекции. FHBscore рассчитывали для каждой оценки как (заболеваемость х поражение)/100 отдельно для трех повторностей, и средний балл (FHBmean) рассчитывали для каждого эксперимента как среднее арифметическое FHBscore. FHBmean затем использовали в качестве вектора фенотипических наблюдений. Сорта также оценивали по дате колошения и высоте растений в сопутствующем исследовании в восьми различных экспериментах в течение одних и тех же двух сезонов.

Фенотипирование устойчивости пшеницы к почвообитающему вирусу мозаики злаковых (*SBCMV*) и вирусу веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*WSSMV*) (Earth et al., 2016) проводилb в трех немецких населенных пунктах: Гёдниц, Витце и Вальтерниенбург, где почва естественным образом ими заражена. В 2008 году протестировано поколение F_3, а в 2009 году - поколение F_4 каждой популяции. В каждом пункте испытаний было посеяно осенью по 100 линий одной популяции в формате 11 х 10 альфа-решеток в двух повторностях. Родительские формы соответствующих популяций были испытаны в пятикратной повторности в каждом эксперименте. Концентрацию вируса в родителях и потомках определяли в клеточном соке из листьев молодых растений с помощью метода DAS-ELISA (Double Antibody Sandwich Enzyme-Linked Immunosorbent Assay) согласно Кларку и Адамсу (Clark and Adams, 1977).

2.2.7 Оценка устойчивости к абиотическому стрессу

Морозоустойчивость популяции Lo157 Puma (Erath et al., 2017) оценивали зимой 2011/2012, 2012/2013 и 2013/2014 гг. на двух платформах фенотипирования: в ходе испытаний с контролируемой морозоустойчивостью и в ходе полевых испытаний.

При подготовке к тесту растения в течение семи недель яровировизали при температуре 2-3°C и освещенности 8 ч в день. На стадии трех листьев растения переводили в морозильную камеру при температуре 0°C. Впоследствии температуру снижали до -9°C с шагом ~2°C в сутки. На четвертый или пятый день температуру еще раз понижали на 2° C в час, как минимум до -20-23°C. Такую температуру выдерживали в течение одного-двух часов, а затем увеличивали до 5°C. В последующие два дня температуру повышали до 1 и 5°C соответственно. В течение всего цикла замораживания растения содержали в темноте. После этого растения восстанавливались при температуре от 8 до 10°C в течение двух недель, а затем оценивали восстановление после замораживания (REC), где балл 1 соответствует сильно поврежденному растению, а 9 - полностью здоровому растению. В 2011/2012 и 2012/2013 гг. тест на замерзание зимой был проведен в двух морозильных камерах нескольких серий. Испытание на промерзание в 2013/2014

гг. проводили в одной климатической камере, а растения размещали в конструкции с альфа-решетками размером 14 х 15.

Полевые испытания проводили в одной российской точке - Липецке (52° 37' с.ш., 39° 36' О, 160 м. над уровнем моря) и в трех канадских точках - Минто (49° 24' с.ш., 100° 01' з.д., 487 м над ур. м.), Портаж-ла-Прайри (49° 58' с.ш., 98° 17' з.д., 262 м над ур. м.), и Саскатуне (52° 8' с.ш., 106° 40' з.д., 481 м над ур. м.). Один участок состоял из 50-70 растений в России и 80-100 растений в Канаде. Оценивали выживаемость и развитие растений после перезимовки через две недели после таяния снега в апреле или мае. Выживаемость измеряли как процент растений, переживших зиму на каждом участке. Развитие растений после перезимовки оценивалось в диапазоне от 1 до 9 баллов, где 1 балл соответствует участку с сильно поврежденными растениями и 9 баллов - участку с полностью здоровыми и жизнеспособными растениями.

2.3 Методы статистической обработки данных

Использовали самые современные методы (GBLUP, PcoA, ANOVA и др.), компьютерные пакеты (GenStat, SPSS, SPAGeDi, ASReml-R, TASSEL 3.0, SigmaPlot 11.0., STRUCTURE и др.) и разнообразные научные подходы по статистической обработке. Данная информация подробно представлена в опубликованных автором научных публикациях, отмеченных в списке литературы данной диссертационной работы. Основные из них представлены ниже.

2.3.1 Построение молекулярно-генетических карт хромосом, групп сцепления и картирование генов

Для построения молекулярно-генетической карты использовали Mapmaker/EXP 3.0 (Lander et al., 1987), для анализа количественных признаков Mapmaker/QTL 1.1 (Paterson et al., 1988). В этой программе используется картографическая функция Халдейна (Haldane, 1919).

2.3.2 Кластерный анализ

Кластерный анализ проводили с помощью пакета программ NTSYS-pc 2.11Q (Rohlf, 1998). Наличие или отсутствие каждого отдельного фрагмента оценивали как 1 или 0 для построения матрицы двоичных данных. Генетическое расстояние рассчитывалось для каждой пары строк с использованием разницы в процентах в программе NCLAC компьютерного пакета SYN-TAX IV (Podani, 1990), согласно уравнению: PD = 1 - 2Nij/ (Ni + Nj), где Nij - количество фрагментов, общее для строк i и j, а (Ni + Nj) - общее количество фрагментов в обеих строках. В качестве

метода кластеризации использовали алгоритм усредненной связи (UPGMA). Дендрограмма была построена с использованием DENDPLOT из того же компьютерного пакета. Генетическое сходство (GS) вычисляли по данным Neii и Lui(1979): GS = 2Nij/ (Ni + Nj) = 1 – PD.

2.3.3 Анализ генетической структуры популяции

Структура популяции оценивали с помощью анализа основных компонентов. Генетические расстояния для анализа популяции были основаны на модифицированном Roger's расстоянии, реализованном в R-пакете SelectionTools (Frisch, 2015). Для оценки вероятности количества групп для ярового и озимого ячменя использовали критерий Калинского (Calinski, 1974) из R-пакета (Oksanen et al., 2014).

2.3.4 Определение расчетной селекционной ценности (GEBV, estimated breeding values)

Для оценки генетических эффектов SNPs, использовали линейную модель (RR-BLUP), описанная Эндельманом (Endelman, 2011):

$$y = X\beta + Zu + \varepsilon.$$

где y - числовой вектор отрегулированных средств соответствующего признака, β - вектор фиксированных эффектов, X - расчетная матрица фиксированных эффектов (здесь все = 1, поскольку все эффекты отрегулированы в рамках фенотипического анализа), Z - маркерная матрица, присваивающая маркерные генотипы фенотипам (y) с размерными рядами, равными количеству фенотипов и столбцов, равными количеству маркеров. Генетические эффекты приведены в векторе u, а остаточной ошибкой является ε. Предполагалось, что последние следуют нормальному распределению со средним 0 и дисперсией σ2u и σ2ε соответственно. Сумма всех эффектов аллелей является GEBV строки.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Современны подходы к анализу генетических ресурсов зерновых культур

3.1.1 Генетическое разнообразие пшеницы

Наличие SSR-маркеров позволило нам (Hammer et al., 2000) успешно применять их для определения различий образцов диплоидных видов пшеницы для таксономических и эволюционных исследований.

Так, для выявления генетической изменчивости у диплоидных видов пшеницы нами были использованы 25 SSR-маркеров на 23 образцах *Triticum urartu,* 26 - *Triticum monococcum* и 24 - *Triticum boeoticum*, различное географического происхождения. Сорт мягкой пшеницы ‘Chinese Spring‘ (*Triticum aestivum* L.), один образец *T. araraticum* и один образец *T dicoccoides* были включены для определения образцов *T. urartu* и *T. boeoticum*, тесно связанных с гексаплоидными и тетраплоидными видами. Дендрограмма, полученная на основе данных SSR-маркеров (рис. 25), показала разделение между *T. urartu* и *T. boeoticum*, что способствовало их таксономической дифференциации. *T. monococcum* был близок к своему дикому предшественнику *T. boeoticum,* а *T. sinskajae* хорошо вписалась в группу *T. monococcum.*

Мы показали, что метод использования SSR-маркеров полезен для рационализации материала в генетических банках. Исследование позволило нам сделать вывод, что использование ограниченного числа SSR-маркеров является надёжным средством оценки генетического родства у диплоидных пшениц.

В работе Pestsova et al., 2000 мы использовали 18 отобранных, высокополиморфных SSR-маркеров, локализованных на геноме D мягкой пшеницы (*T. aestivium* L.) для анализа 113 образцов *Aegilops tauschii* (Coss.) Schmal из коллекции генбанка IPK Gatersleben, Германия.

Количество аллелей на маркер варьировало от 11 до 25, с общим количеством установленных аллелей равным 338. Наибольшее количество аллелей было найдено в образцах из Кавказа (Грузии, Армении и Дагестана), наименьшее – в образцах из Средней Азии (Узбекистана и Туркменистана). Генетические дистанции использовались нами для создания дендрограммы, показывающей родство между образцами (рис. 26). Наш результат показал, что все образцы могут быть разделены на две большие группы, согласно их таксономической классификации и географического происхождения.

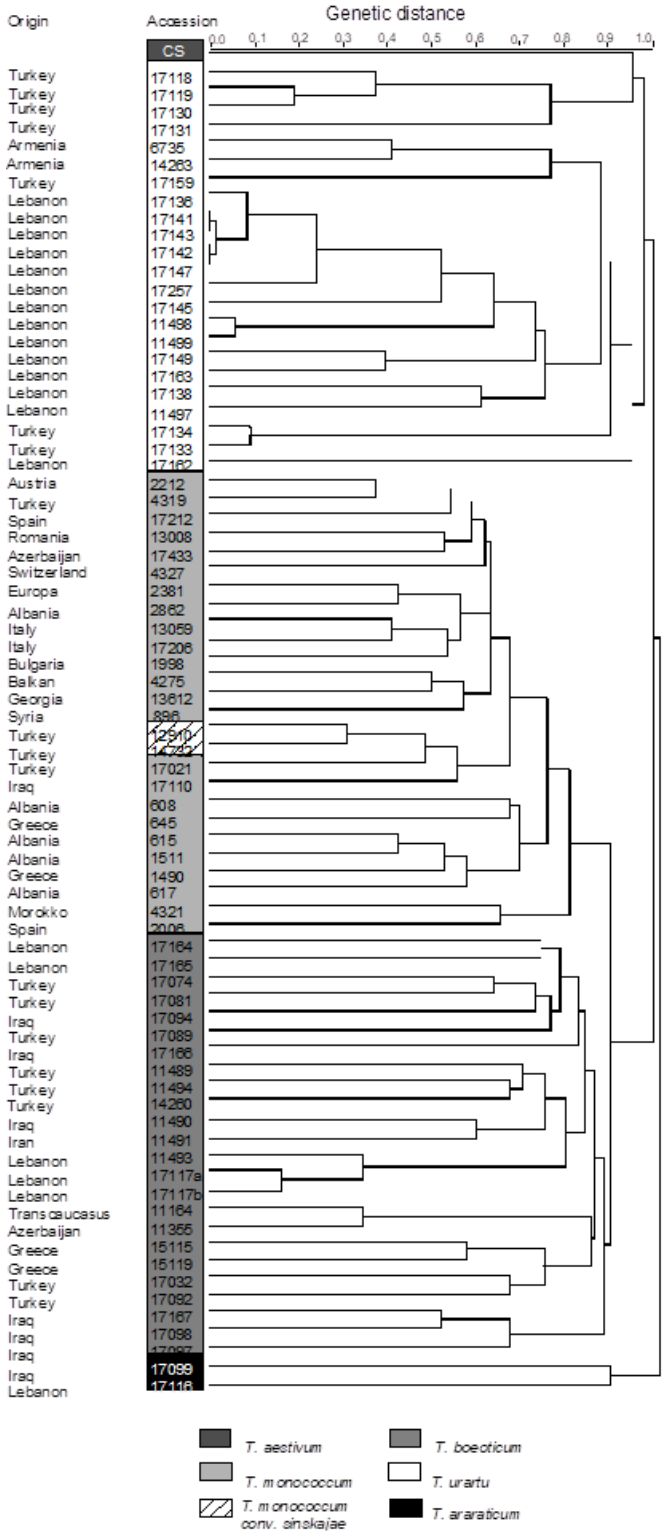


Рисунок 25 – Дендрограмма, демонстрирующая генетическое разнообразие, полученное при помощи 25 SSR-маркеров пшеницы на группе из семьдесят шести образцов диплоидных и полиплоидных пшениц. Hammer et al., 2000.

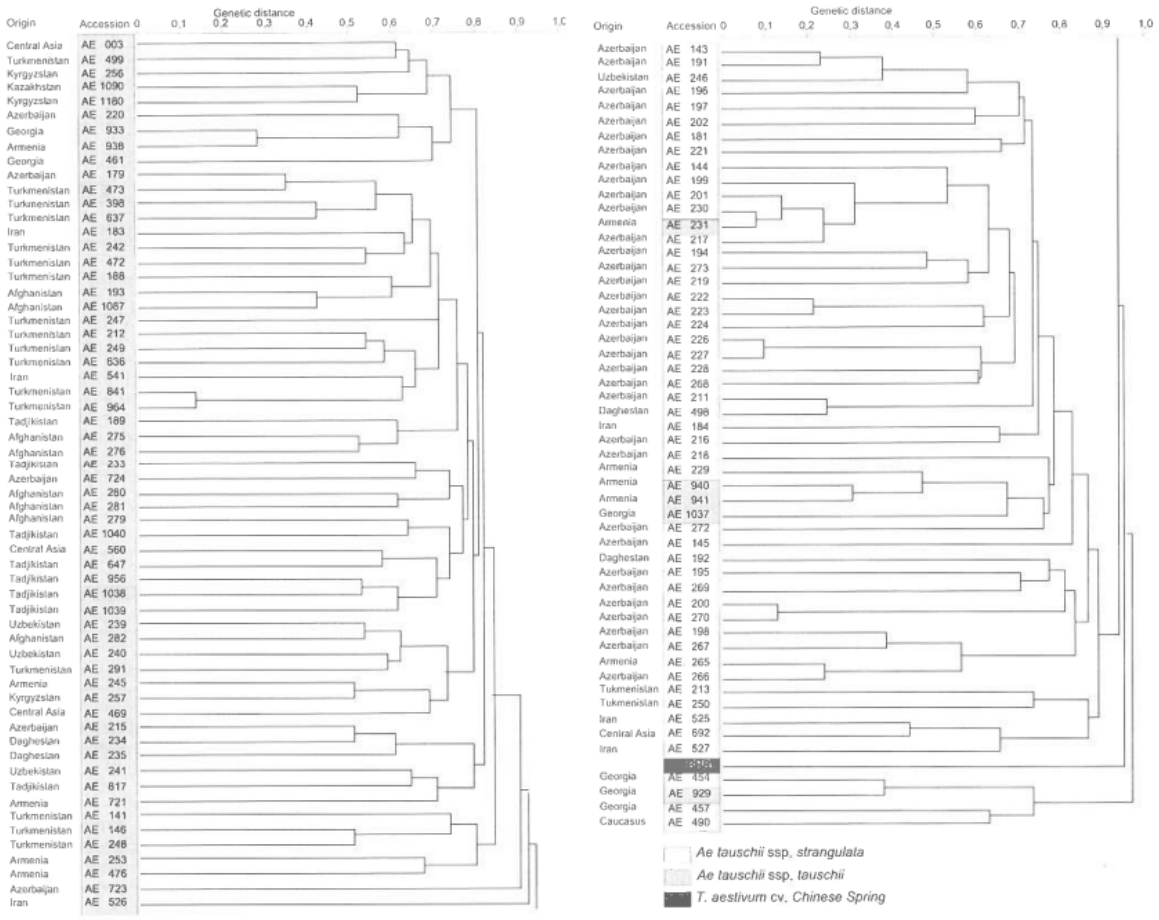


Рисунок 26 – Дендрограмма из 113 образов *Aegilops tauschii* и *T. aestivum* cv. *Chinese Spring* (CHS), основанная на генетических дистанциях, полученных при помощи 18 SSR-маркеров. Pestsova et al., 2000.

3.1.2 Генетическое разнообразие ржи

Вывод о генетической структуре и эволюционной истории популяций представляет широкий интерес не только для эволюционных биологов, но и для учёных-аграриев. Для решения текущих и будущих задач в области производства продовольствия для человека необходимо рациональное использование популяций в программах селекции для поддержания генетического разнообразия того или иного вида и использования генетического потенциала популяций. Хотя археология может помочь в отслеживании исторического распространения культурных растений, знание генетической структуры популяций может пролить свет на другие аспекты истории одомашнивания, такие как разработка различных методов выращивания или конечного использования сельскохозяйственных культур и их влияние на генетическое разнообразие. Например, зерновые культуры, такие как рожь, пшеница, ячмень и тритикале, возделываются, в виде яровых или озимых форм, которые могут быть чётко разделены на две отдельных группы

на генетическом уровне (Alheit et al., 2012, Chao et al., 2010, Cockram et al., 2008, Ma et al., 2004, Malysheva-Otto et al., 2006).

Культивируемая рожь (*Secale cereale* L.) используется в качестве зерновой культуры для выпечки хлеба, производства спирта, а также для кормов для животных в качестве кормовой культуры в виде зеленой массы, пастбища, силоса или сена (Miedaner 2010). Современные сорта ржи адаптированы к любой из этих двух основных конечных применений, в качестве зерна или корма, или смесь обоих, но еще не ясно, где и когда диверсификация первичного использования имела место.

Исследования археологических останков показывают, что рожь, скорее всего, распространилась в виде сорняков среди пшеничных и ячменных полей по большей части Европы (Behre 1992). Таким образом, первое одомашнивание ржи, скорее всего, произошло через сознательный или бессознательный отбор ранних фермеров в пределах посевов ячменя и пшеницы уже в начале неолита (около 4500 г. до н.э.), что привело к эректоидной форме роста и крупным зёрнам (Behre 1992, Khush 1963). Изменение метода уборки урожая в доримский железный век рассматривается в качестве основной причины выращивания ржи (Behre 1992). Археологические записи подтверждают, что с этого момента рожь постоянно была представлена в семенной кукурузе, в наборе зёрен, зарезервированных для посева. Более холодные и суровые условия в североевропейских регионах были более благоприятными для ржи, чем для пшеницы и ячменя, и, таким образом, сорняковая рожь начала вытеснять эти основные культуры и использоваться самостоятельно для производства зерна. В Центральной и Восточной Европе рожь была основной культурой с начала 8-го века. В некоторых районах Нидерландов и Северной Германии рожь даже выращивалась из года в год на одних и тех же полях ("вечное выращивание ржи", Behre, 1992).

Такое традиционное значение зерновой ржи в Северной и Восточной Европе можно объяснить превосходством ржи над другими зерновыми в неоптимальных условиях, что заключается в её высокой зимоустойчивости, скромной потребности к плодородию почвы и естественной устойчивости ко многим патогенным микроорганизмам (Miedaner 1997, 2010). Хотя Северо-Восточная Европа по-прежнему является основным регионом-производителем, доминирование ржи там уменьшилось с 1950-х годов, когда быстрый прогресс в методах селекции и выращивания позволил другим культурам справиться с неоптимальными экологическими условиями в этих географических районах (Miedaner 1997).

Важность ржи для сельского хозяйства Центральной и Северной Европы повлекла за собой ряд исследований, изучающих генетическое разнообразие и структуру популяций ржи. На основе различных маркерных систем и образцов растительных материалов в предыдущих исследованиях описываются три фактора, приводящие к формированию кластеров для

популяций ржи: признак ярового или озимого типа развития (Ma et al., 2004), история населения (географическое происхождение, родственность, маршруты проникновения и распределения) и степень отбора (Persson et al., 2001). Однако они также содержат противоречивые результаты, касающиеся ожидаемых уровней генетического разнообразия между популяциями. Например, вопреки исследованию популяций португальской ржи, проведенному Matos et al., (2001), Ribeiro et al., (2012) имеются свидетельства о том, что разнообразие португальских популяций выше, чем разнообразие популяций из Северной Европы, о которых сообщает (Persson и von Bothmer 2002). Кроме того, как и ожидалось в соответствии с данными по большинству культур, но вопреки тому, что было показано в предыдущих исследованиях, например (Persson et al., 2001, Ribeiro et al., 2012), были обнаружены более высокие уровни разнообразия у местных форм ржи, чем у сортов. Для устранения этих расхождений в литературе мы проанализировали в нашем исследовании (Parat et al., 2015) широкую географическую выборку популяций ржи с использованием SSR-маркеров.

В частности, мы i) исследовали генетическое разнообразие диких форм ржи из центра происхождения, а также популяций местных форм и современных сортов из Восточной и Центральной Европы, Средиземноморского бассейна и Америки, чтобы проверить гипотезу о том, что увеличение урожайности связано с сокращением генетического разнообразия, ii) образцы популяций зернового и кормового назначения для оценки взаимосвязи между генетическим разнообразием и конечным использованием популяций ржи, и iii) путь эволюционного развития и исторического разделения зернового и кормового назначения популяций ржи из предков диких форм. Для этого мы использовали четырнадцать диких форм, зерновых и кормовых популяций озимой ржи, состоящей из 37-45 индивидуалов каждая, отобранная для представления всемирного ареала распределения ржи, а также различных уровней отбора популяции. Мы генотипировали эти популяции с использованием 32 SSR-маркеров, распределённых по всем хромосомам ржи. Используя классический анализ генетики популяций, мы нашли различные уровни разнообразия среди исследуемых популяций, самый высокий для популяций диких форм. Применив компьютерный пакет STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) нам удалось установить две основные подгруппы, указывающие на дифференциацию, которую можно охарактеризовать как «средиземноморская и сорно-полевая рожь» и «северо-восточная европейская рожь». Используя дополнительно Approximate Bayesian Computation (ABC, Beaumont et al., 2002), мы пришли к выводу о многократном происхождении зерновых и кормовых популяций ржи, вероятно, в нескольких временных промежутках (рис. 27). Мы также обсудили полезность популяционных генетических методов для изучения истории одомашнивания сельскохозяйственных культур и представили новые знания, полученные об эволюционном развитии ржи.

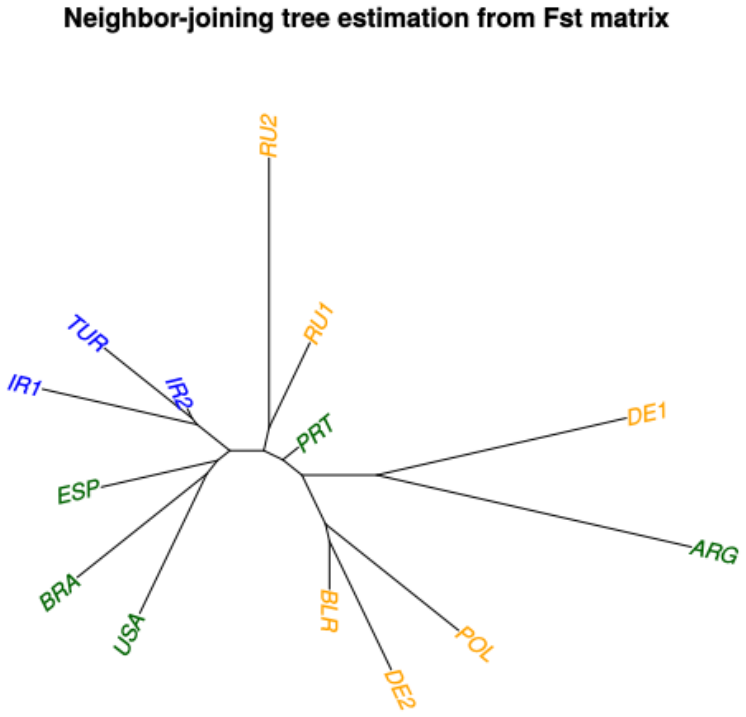


Рисунок 27 – Neighbor joining tree основанное на FST расстояниях. Окраска популяций ржи в зависимости от их использования: синий для «диких» популяций, зелёный для кормовых и оранжевый - для зерновых популяций. Parat et al., 2015

Учитывая факт, что Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова” (ВИР) содержит самую большую и самую старую по сборам местных сортов в мире, полученными нами результаты в нижеприведенной работе нельзя считать окончательными.

Расширение генетической базы гетеротических популяций является ключом к обеспечению дальнейшего генетического прироста в гибридной селекции и распространению гибридных сортов в новые районы возделывания. В нашем исследовании (Fischer et al., 2010) нами были изучены две Центрально-Европейские гетерологические популяции (Carsten и Petkus) и пять Восточно-Европейских открыто-опыляемых сортов (ООС, Pop-1 - Pop-5) с целью: (1) исследовать генетическое разнообразие ООС и гетерологических популяций, используя молекулярные и полевые данные, (2) изучить способность комбинирования ООС при скрещенных с тестерами в полевых испытаниях, (3) оценить молекулярное разнообразие среди ООС, (4) и разработать стратегию для целенаправленной интрогрессии ООС материала в гетерологические популяции.

Всего было получено 610 клонов S_0, 347 из ОПВ и 263 из гетеротических популяций. Клоны ООС были скрещены как с тестерами, так и с линиями из гетерологичных популяций, так и только с противоположным тестером. В многолокационных испытаниях были оценены тест-кроссы на признак урожайности. Кроме того, 589 клонов S0 были генотипированы с 30 SSR маркерами. Наши данные показали, что популяция Carsten имеет узкую генетическую базу и должна быть основной целью для расширения установленной гетеротической модели (рис. 28).

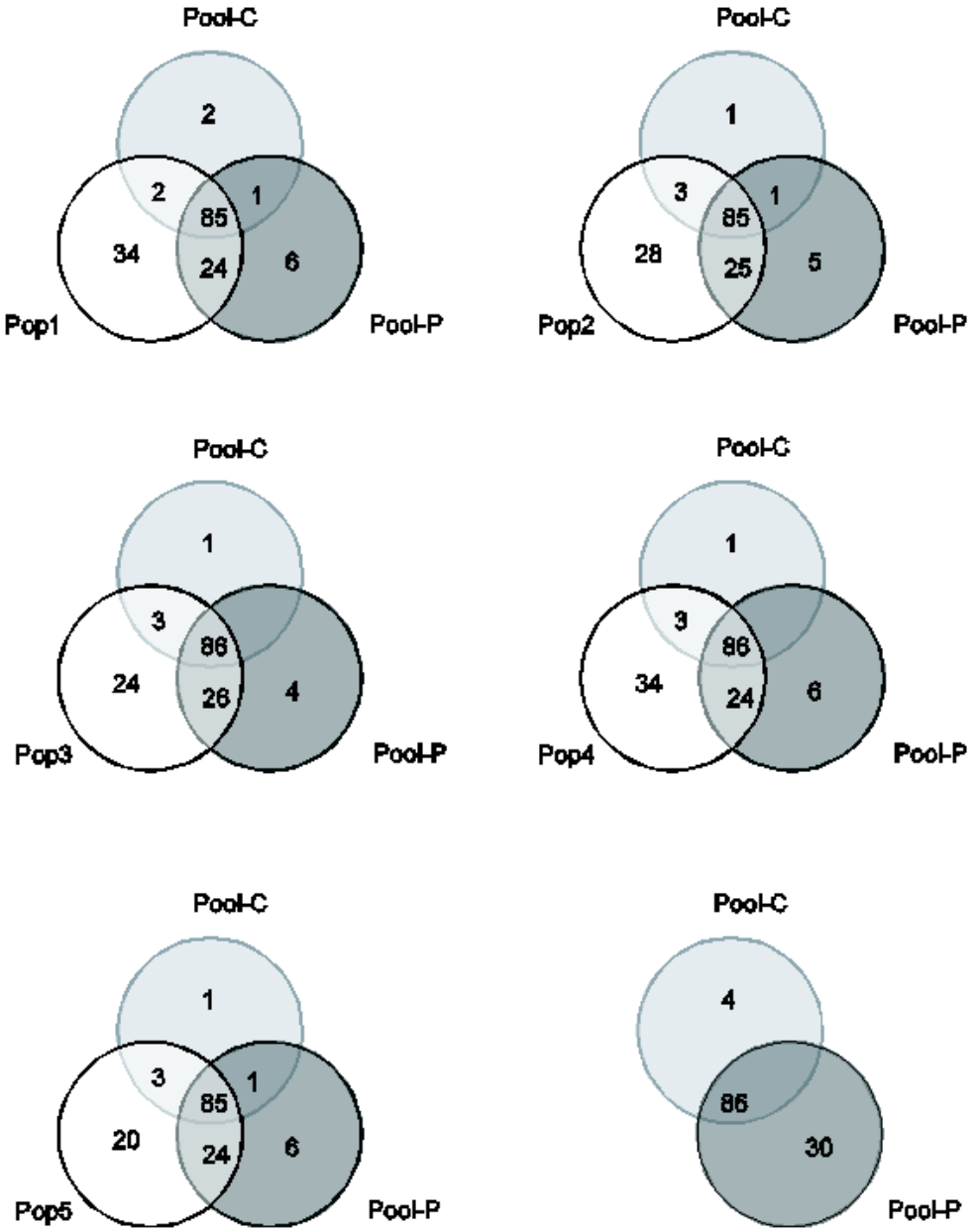


Рисунок 28 – Венн диаграммы, каждая из которых показывает долю общих аллелей среди Центрально-Европейских гетерологические популяций (Pool-C и Pool-P) и одной из пяти Восточно Европейских популяций ржи (Pop-1 - Pop-5). Fischer et al., 2010.

По результатам исследования было предложено использовать Pop-4 и Pop-5 для интрогрессии генетического разнообразия в популяциях Petkus и Carsten, соответственно. Тем не менее, введение Pop-5 в популяцию Carsten может привести к уменьшению генетического разнообразия между гетерологическими популяциями. Поэтому мы предложили использовать отобранные клоны Pop-5 или крупные Восточно-Европейские ООС путем генотипирования и последующей оценки в полевых условиях для выявления перспективного генетического материала для расширения генетической базы изученных гетерологических популяций.

В работе Chebotar et al., 2003 нами изучена генетическая целостность шести образцов, представленных 14 субпопуляциями открытого опыляющего вида ржи (*Secale cereale* L.). С помощью SSR-маркеров был выполнен анализ семян, полученных из коллекции гербариев (первая регенерация) и холодильных камер (последняя регенерация), размножаемых 2-14 раз. Для того чтобы посмотреть, насколько исследуемые субпопуляции отличались друг от друга, была построена фенограмма генетических расстояний исследуемых субпопуляций (рис. 29).

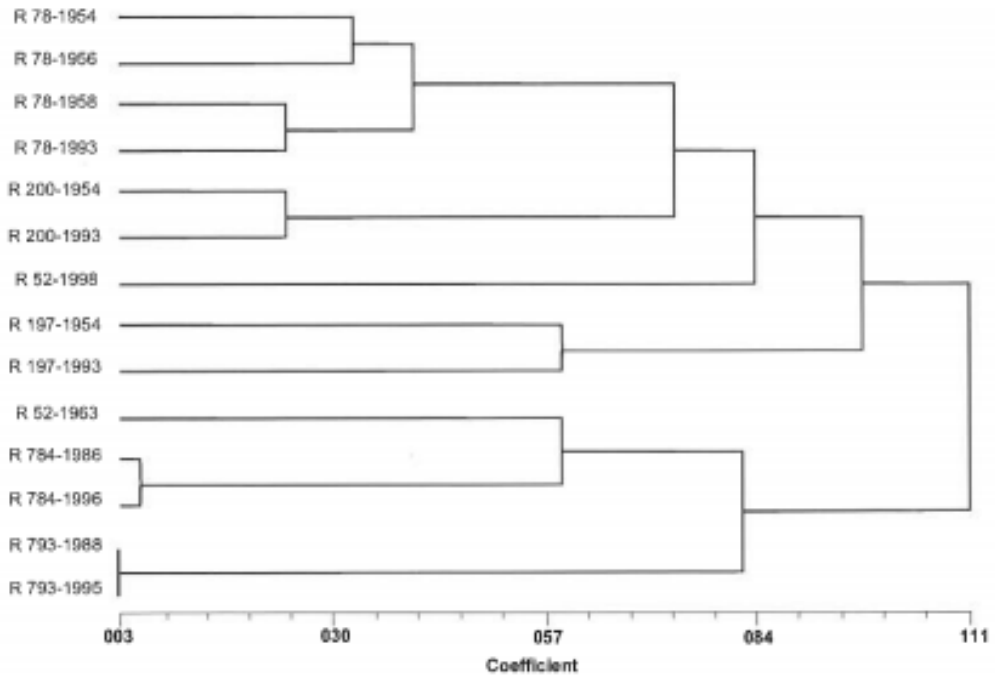


Рисунок 29 – Фенограмма UPGMA, описывающая взаимоотношения между субпопуляциями ржи на основе генетических расстояний Нэя (Nei). Chebotar et al., 2003.

Нами было установлено, что после размножения 7-13 раз частота аллелей четырех образцов значительно различалась. Почти 50% аллелей, обнаруженных в оригинальных образцах, не были обнаружены в материале, находящемся в холодильной камере. С другой стороны, аллели были обнаружены в недавно регенерированных субпопуляциях, которые не

были обнаружены в исследованных растениях оригинала. Было показано, что изменение частот аллелей является непрерывным процессом. Нами были обсуждены причины возникновения генетических изменений и последствия для управления перекрестным опылением видов, содержащихся в банках генов *ex-situ*.

3.1.3 Использование и характеристика цитогенетического материала зерновых культур

В нашей работе (Korzun et al., 1997) мы успешно продемонстрировали возможность использования SSR-маркеров для определения достоверности хромосом замещённых линий пшеницы. Замещённые линии широко используются для изучения наследования количественных признаков у пшеницы (детальная информация содержится в Law et al., 1978a, 1978b), и очень важно быть уверенным в аутентичности таких линий для правильной интерпретации полученных научных результатов. Для определения достоверности замещённых линий молекулярные маркеры явились очень эффективным инструментом. Так в качестве примера, в варианте с маркером WMS 161 (рис. 32, слева) оба варианта A и B замещённых линий имели желаемый фрагмент (аллель) донорного сорта Bezostaya 1 (Безостая 1), в варианте с маркером WMS 218 (рис. 32, справа) – только замещённая линия A имела желаемый фрагмент (аллель) донора сорта Bezostaya 1, тогда как линия B несла фрагмент (аллель) реципиентного сорта Capelle-Desprez и не являлась замещённой линией.

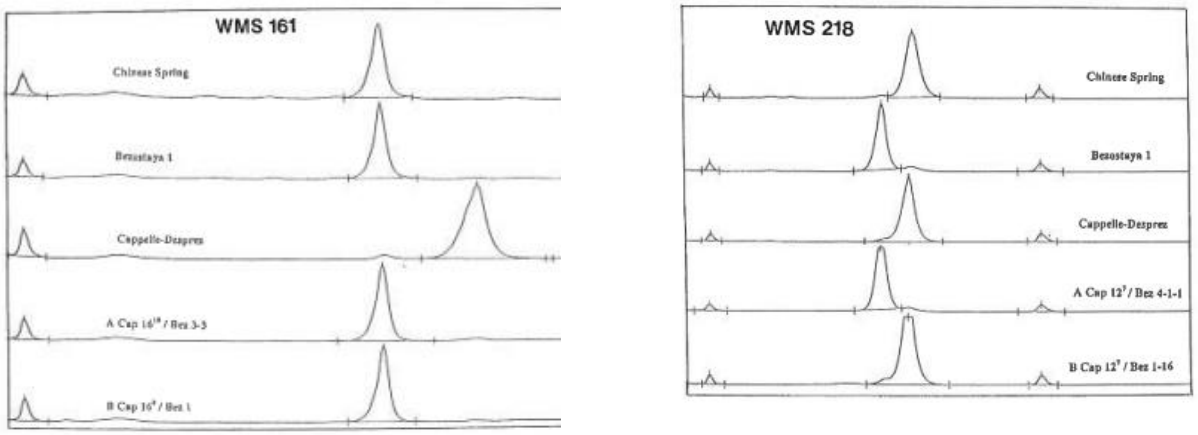


Рисунок 32 – Определение достоверности с использованием SSR-маркеров Capelle-Desprez (Bezostaya 1) замещённых по хромосоме 3A линий. Korzun et al., 1997.

Используя данный подход и 95 предварительно отобранных SSR-маркеров, нами (Pestsova et al., 2000) был проанализирован полный набор (Саратовская 29) Saratovskaya 29 / Yanetzkis Probat межсортовых хромосомных замещённых линий на их достоверность.

Из 21 тестированных 17 были определены как достоверные, т. е. хромосома реципиентного сорта (Saratovskaya 29) была полностью замещена желаемой хромосомой сорта донора (Yanetzkis Probat). Две хромосомы 1B и 7A и два хромосомных плеча 3AL и 7DS не были замещены желаемыми участками хромосом сорта донора Yanetzkis Probat (рис. 33).

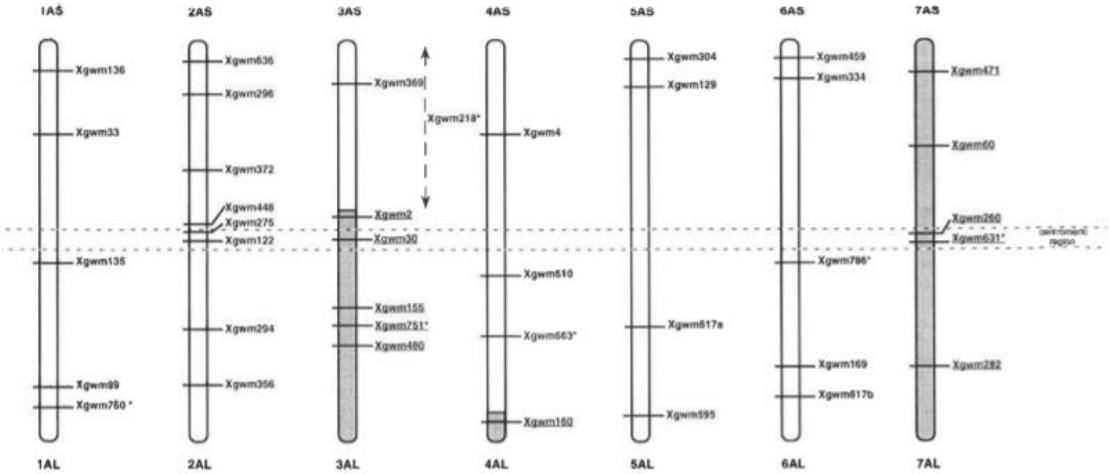


Рисунок 33 – Схематическое представление хромосомной локализации полиморфных SSR-маркеров для хромосом 1A – 7A, основанное на нашей публикации Röder et. al. 1998. Достоверное хромосомное замещение обозначено как □, ошибочное - ▭. Pestsova et al., 2011.

Данная работа продемонстрировала большие возможности использования SSR-маркеров для определения достоверности межсортовых хромосомных замещённых линий.

В работе Peil et. al. 1998 мы использовали SSR маркеры для определения *Aegilops markgrafii* (Greuter) Hammer var. *markgrafii* хромосом. Двадцать из восьмидесяти восьми тестированных пшеничных SSR-маркеров (WMS) смогли отличить *Triticum aestivum* - *Ae. markgrafii* дополненные линии (рис. 34).

Шесть, три, три, один и шесть из 18 WMS могли быть использованы как маркеры для одиночных хромосом *Ae. markgrafii* B, C, D, F и G соответственно. Дополненная линия E не могла быть обнаружена ни одним из применяемых маркеров WMS, хотя 20 WMS представляли все гомологичные группы пшеницы. Все три WMS расположенных на коротком плече хромосомы группы 2 были расположены на хромосоме B *Ae. markgrafii*, три из четырёх WMS, расположенных на длинном плече пшеничной группы 2 хромосом, были специфичны для *Ae. markgrafii* хромосомы G и три из четырех WMS, специфичны для группы 5 хромосом, были

маркерами хромосомы *Ae. markgrafii* C, указывающими на гомеологию этих хромосомных участков пшеницы с соответствующими хромосомами *Ae. markgrafii*.

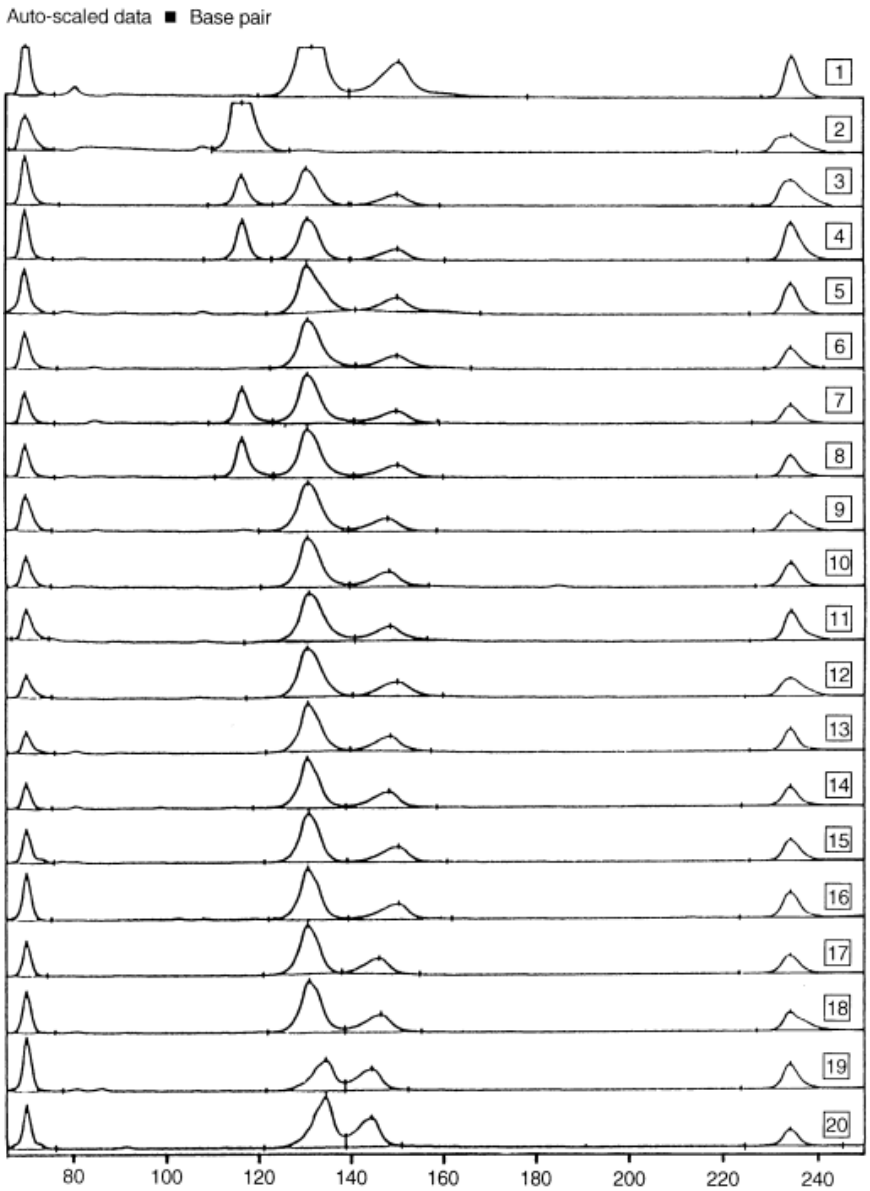


Рисунок 34 – Пример использования SSR маркера (WMS205) для определения *Triticum aestivum* - *Ae. markgrafii* дополненных линий. 1 - сорт пшеницы «Alcedo», *Ae. markgrafii* – 2, амфиплоиды – 3,4, дополненные линии B – F (5-18), замещённые линии 1D 1C – 19,20. Специфический для *Ae. markgrafii* амплификационный фрагмент 119 пн. выявляется у *Ae. markgrafii*, амфиплоидов и линий с дополненной хромосомой C от *Ae. markgrafii* (дорожки 7 и 8). Peil et al., 1998.

В нашей работе Korzun et al., 1996 пшеничные нулли-тетрасомные линии и пшеница-рожь добавленные линии были успешно использованы для определения хромосомной локализации трёх генных последовательностей пшеницы. В качестве примера на рис. 35 показана хромосомная локализация гена Mtase (DNA (cytosine-5)-methyltrasferase) у пшеницы (на

хромосомах 7A, 7B, и 7D) и на участке 6R хромосомы ржи, который гомологичен длинному плечу хромосом группы 7 пшеницы.

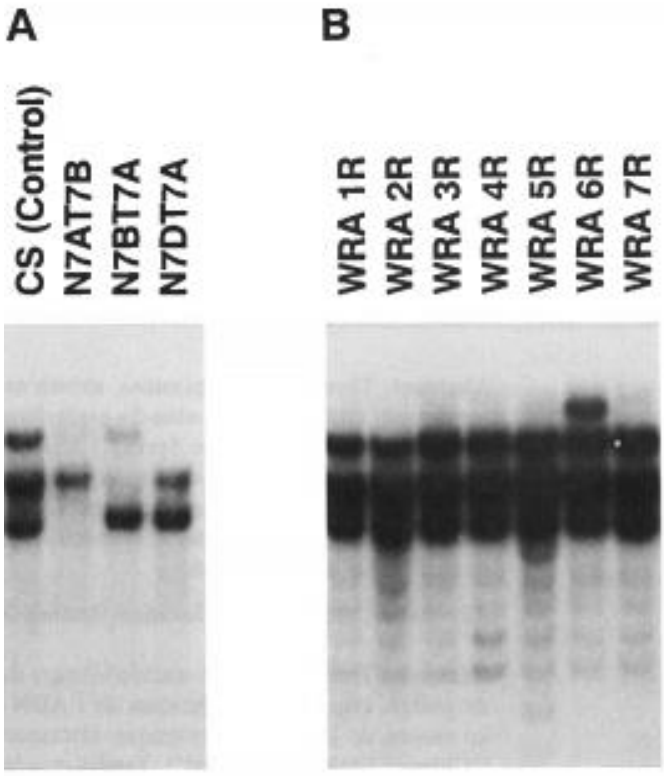


Рисунок 35 – Гибридизация кДНК зонда *Mtase* гена на *Eco*RI расщепленную ДНК нулли – тетрасомных линий 7 группы хромосом сорта пшеницы «Chinese Spring» (A) и «Chinese Spring» - «Imperial» ржаных добавленных линий (B). Korzun et al., 1996.

В другой нашей работе (Korzun et al., 1999) для определения хромосомного расположения *MSH2, MSH3 и MSH6* генов их кДНК зонды были гибридизированы на геномную ДНК из 21 нулисомно-тетрасомной (NT) линий пшеницы сорта "Chinese Spring", расщеплённой с помощью *EcoRI, EcoRV, DraI* и *HindIII* эндонуклеаз. Полученные с помощью *MSH2* и *MSH6* результаты гибридизации соответствовали данным картирования ржи и показали, что *MSH2*-специфичные последовательности локализованы на хромосомах пшеницы 1A, 1B и 1D, в то время как *MSH3*-специфичные последовательности расположены на хромосомах 2A, 2B и 2D, соответственно. Гибридизация кДНК *MSH6* с *EcoRI, EcoRV* и *DraI*-расщеплёнными геномными ДНК нулли-тетра линий пшеницы выявила наличие двух независимых локусов, один из которых был расположен на хромосомах 5A, 5B и 5D, а второй - на хромосомах 3A, 3B и 3D. Поскольку уровень полиморфизма в сегрегирующей популяции пшеницы очень низок, мы предположили и подтвердили (рис. 36) положение кДНК *MSH2, MSH3* и *MSH6* на отдельных хромосомах

пшеницы, путём картирования гомологичных последовательностей на ржи, которая, как известно из предыдущих работ, обладает высоким уровнем полиморфизма (Korzun et al., 1996, 1998).

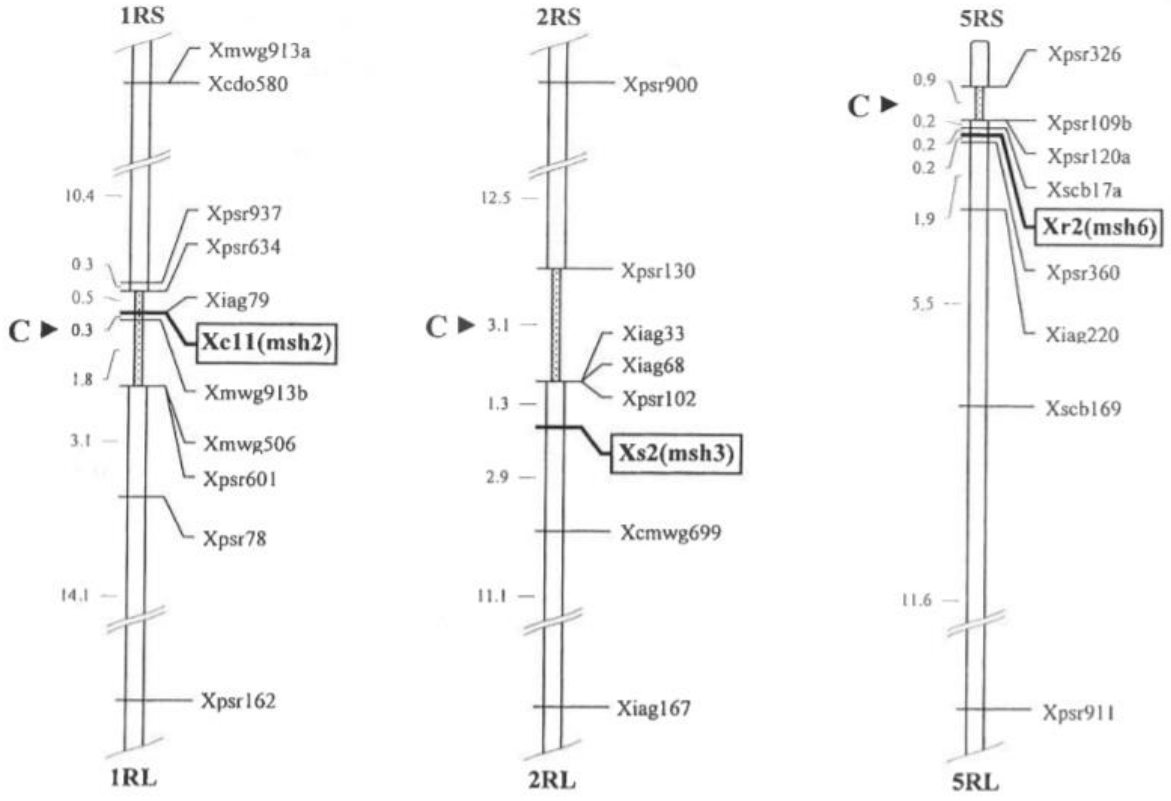


Рисунок 36 – Генетическая карта ржи с локализацией *MSH2, MSH3 и MSH6* генов пшеницы. Korzun et al., 1999.

Аналогичный подход использовался нами в работе Bougri et al., 1996 для хромосомной локализации генов, кодирующих glutamil-tRNA reductase у ячменя, пшеницы и ржи.

3.2 Применение методов молекулярной биологии для решения проблемы устойчивости зерновых культур к болезням

Устойчивость к болезням является одним из важнейших элементов в селекции растений. Для каждого селекционера выбор заболеваний, по которым надо проводить селекцию на устойчивость, является очень критическим решением, поскольку каждый дополнительный признак ведёт к увеличению размеров селекционной популяции и, в конечном результате, к более высоким экономическим затратам по селекции. Это решение определяется прежде потерями урожайности, вызванными болезнью, важностью для фермера, альтернативными мерами по борьбе с болезнями, наличием генетических источников устойчивости, а также трудоёмкостью селекционного процесса. На данный момент молекулярные маркеры позволяют стимулировать ускорение селекции, т. к. они могут быть оценены на очень ранних стадиях роста растений, с

высокой точностью и довольно дёшево, особенно при использовании SNP- основанных платформ.

Устойчивость к болезням, как правило, может быть разделена на расовые, моногенно унаследованные признаки (качественная устойчивость) и нерасовые, олиго- или полигенно-унаследованные признаки (количественная устойчивость). Согласно различным номенклатурным системам, первая также называется вертикальной или гиперчувствительностью, вторая - горизонтальной или частичной устойчивостью (Niks et al., 2011). Обычно качественная устойчивость определяет полную устойчивость, с ней легко работать селекционерам, т.к. она часто может быть оценена уже в стадии всходов, но данный тип устойчивости часто склонен к потере своей эффектности в результате быстрых изменений в патогенных популяциях. Целый набор маркеров различных типов согласно обзору Koebner 2003 доступен для многих заболеваний пшеницы, в том числе для вирусных, грибных заболеваний, кроме того, много новых маркеров и охарактеризованных генов устойчивости описаны позже. На сегодняшний день более 50 генов обычно используются для MAS в различных селекционных программах, включая гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm34, Pm35*), листовой ржавчине (*Lr1, Lr9, Lr13, Lr23, Lr21, Lr24, Lr25, Lr29, Lr39, Lr46, Lr47, Lr50, Lr51*), стеблевой ржавчине (*Sr2, Sr13, Sr22, Sr24, Sr26, Sr30, Sr32, Sr33, Sr35, Sr36*) и др. (Gupta et al., 2010, Dubcovsky 2011). Для большинства из этих генов, надёжные маркеры и лабораторные протоколы доступны, но все же доступ к диагностическим маркерам, т.е. маркерам, которые могут быть использованы независимо от генетического фона, часто является проблемой. Так, к примеру, для большинства из 13 основных генов *Stb* для устойчивости к септориозу (возбудитель *M. tritici*) тесно связанные молекулярные маркеры описаны в литературе (Goodwin 2007), но за небольшими исключениями они полезны только в популяциях для картирования, но не на селекционном материале. Количественные типы устойчивости наследуются несколькими генами с незначительными эффектами, так называемыми количественными локусами признака (QTL). Они неспецифические к определенным расам, но в значительной степени зависят от негенетических эффектов, как этап роста хозяина, орган хозяина, и окружающей среды. В принципе, они могут быть оценены только на взрослой стадии развития растения, в поле в нескольких средах (места, годы) и молекулярные маркеры должны иметь в данном случае большое преимущество для селекции. Многочисленные исследования, однако, показали, что многие количественные устойчивости вызваны большим количеством QTL с довольно небольшими эффектами. В ходе 85 исследований по изучению 18 культур Kover и Caicedo (2001) были обнаружены в среднем 4,6 QTL на патосистему с диапазоном от 0 до 18. Индивидуальный QTL объяснял в среднем около 20% фенотипической дисперсии, диапазон был 0-87%, где высокие значения относились к моногенным устойчивостям с частичными эффектами. Kou & Wang (2010) установили, что QTL

объясняет 10% фенотипической дисперсии в качестве основного QTL. В заключение, для MAS, чтобы быть осуществимым, QTL должны объяснять, по крайней мере, от 10 до 20% фенотипической дисперсии в первоначальной популяции картирования.

Поскольку большинство программ селекции пшеницы в Западной Европе находятся в ведении частных компаний и финансируются за счет роялти фермеров, покупающих семена, экономические особенности имеют большое значение для использования MAS. Относительно низкая экономическая маржа для селекционеров самоопыляющихся культур может быть одной из причин, почему они относительно неохотно использовали MAS до недавного времени. В отличие от этого, компании частного сектора по селекции кукурузы уже в 90-х сделали крупные инвестиции в инфраструктуру MAS и эффективно используют эту технологию в современной селекции (Корзун, персональное сообщение). Вместе с тем, крупномасштабные проекты по секвенированию основных важнейших сельскохозяйственных культур, использование новых методов (к примеру GWAS) и высокоэффективные технологии генотипирования позволили создать все необходимые предпосылки для успешного использования MAS для селекции во всех основных сельскохозяйственных культурах.

По сравнению с огромным количеством маркерных исследований, опубликованных в последние десятилетия, использование маркеров в селекционных программах было недостаточным и разочаровывающим (Xu and Crouch 2008). Эти авторы определили четыре области, где MAS должны быть успешными: i) признаки, которые трудно отбирать с помощью обычного фенотипического отбора, потому что они являются дорогостоящими или трудоёмкими для определения, имеют сложное наследование, ii) признаки, выбор которых зависит от конкретных сред или стадий развития, которые влияют на выражение целевого фенотипа, iii) поддержание рецессивных аллелей во время бэккроссинга, и (iv) объединения нескольких моногенных признаков или несколько QTL для создания устойчивости к болезни со сложным наследованием.

3.2.1 Фузариоз колоса

Фузариоз колоса (FHB, *Fusarium Head Blight*) является губительным заболеванием во всех основных странах выращивания пшеницы в результате потерь урожая, качества зерна и загрязнения ядовитыми микотоксинами. В Центральной Европе болезнь вызвана комплексом *Fusarium graminearum (*synonym: *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch), *F. culmorum* (Wm. G. Sm.) Sacc. 1892 и некоторыми менее важными видами грибных патогенов. Наиболее известным микотоксином является дезоксиниваленол (DON) и его производные (Müller et al., 1997). Schroeder and Christensen (1963) определили два типа устойчивости к FHB: устойчивость к

первоначальной инфекции (тип I) и грибное распространение в пределах колоса (тип II). Селекционный прогресс на устойчивости к FHB в пшенице сдерживается количественным типом генетического наследования этого признака (Snijders 1990), высокой степенью взаимодействия генотипа и окружающей среды (Miedaner et al., 2001) и необходимостью определения признака на стадии цветения. Во всех проанализированных до настоящего времени образцах пшеницы было обнаружено несколько локусов устойчивости к FHB. Так в яровой пшенице Sumai 3, основной QTL на хромосоме 3BS объяснял до 50% фенотипической вариации (Waldron et al., 1999, Bai et al., 1999, Anderson et al., 2001). Кроме того, сообщалось, что за высокую устойчивость этого источника отвечает QTL на хромосомах 6B (Waldron et al., 1999, Anderson et al., 2001) и 2A и 2B (Zhou et al., 2002) с незначительным влиянием. При изучении линии CM82036 (Sumai 3/Thornbird) был дополнительно обнаружен QTL на хромосоме 5A (Fhs.ifa-5A), который объяснял 20% фенотипической вариации для FHB (Bürstmayr et al., 2003). Локус Fhs.ndsu-3BS, как представляется, в первую очередь связанный с устойчивостью к грибному заражению колоса (Bürstmayr et al., 2002), был успешно подтвержден на нескольких различных сортах пшеницы и в различных условиях окружающей среды (Pumphrey and Anderson 2002, Shen et al., 2003, Zhou et al., 2003). В старом бразильском сорте яровой пшеницы Frontana один QTL на хромосоме 3A объяснил 16% фенотипической вариации последовательно в течение трёх лет, в то время как другие 13 QTL, обнаруженные в этом источнике, объясняли не более 10% признака и сильно отличались по годам (Steiner et al., 2004). Интересно, что влияние 3A QTL Frontana в основном на устойчивость к первоначальной инфекции, но не на распространение грибной инфекции в колосе.

В нашей работе (Miedaner et al., 2006) мы перенесли путем интрогрессии два QTL, определяющих устойчивость к FHB, из линии CM82036 (Sumai 3 / Thornbird) и один QTL из сорта Frontana в элитные европейские сорта яровой пшеницы. Мы изучили эффект этих трёх QTL на устойчивость к фузариозу колоса в различных комбинациях QTL. Каждый из классов QTL был представлен 12-15 растениями $F_{3:5}$, содержащих соответствующие молекулярные маркеры в гомозиготнотном состоянии. Один класс без аллелей устойчивости к фузариозу колоса служил нам в качестве контроля. Содержание DON и поражение колоса были оценены нами в ходе полевого эксперимента в четырёх местах при искусственном заражении *Fusarium culmorum*. Все три индивидуальных QTL оказали значительное влияние на содержание DON и степень поражения FHB по сравнению с классом QTL без аллелей устойчивости (рис. 37). Наибольший положительный эффект для содержания DON и поражения FHB оказали совмещённые 3B и 5A QTL. 3A QTL от сорта Frontana не улучшала оба признака в сочетании с другими QTL.

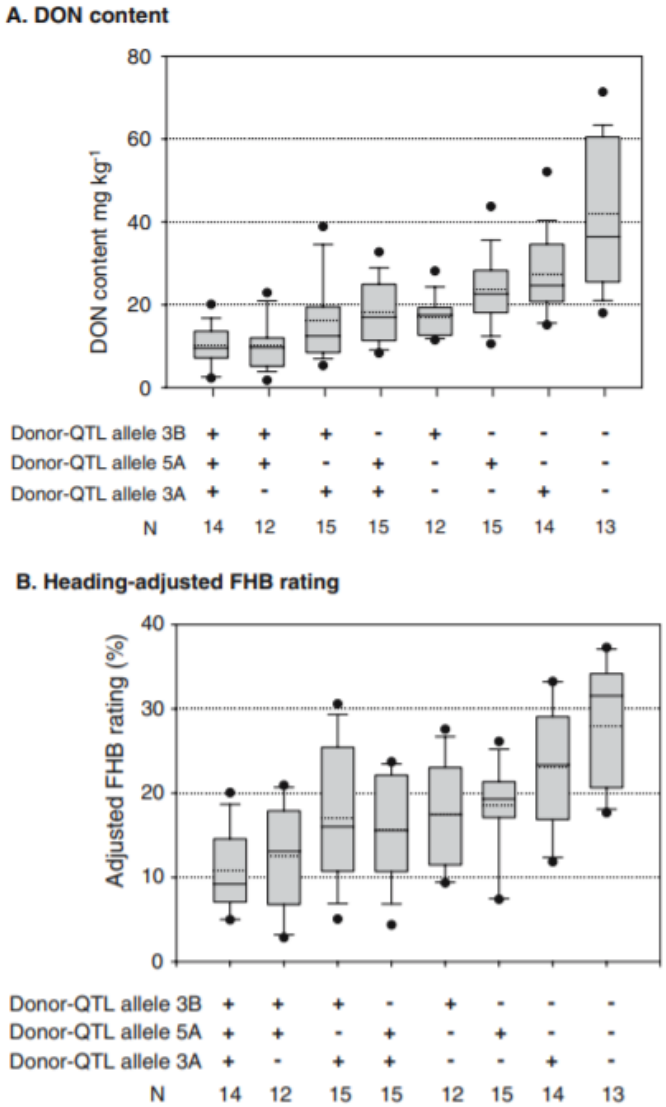


Рисунок 37 – Бох-плот распределения $F_{3:5}$ материала, содержащего альтернативные аллели (+, - присутствие или отсутствие QTL от донора) в QTL регионах на хромосомах 3B, 3A и 5A для **a)** содержания DON, **b)** поражения колоса FHB после искусственного заражения *Fusarium culmorum*. Miedaner et al., 2006

В заключение все три QTL могли быть проверены на другом генетическом фоне элитной яровой пшеницы. Мы пришли к заключению, что дополнительная фенотипическая селекция была бы возможна исходя из большого генотипического диапазона в пределах лучших классов QTL, что создавало хорошую возможность получения устойчивых к фузариозу колоса Европейских сортов пшеницы.

Цель нашего исследования (Schmolke et. al., 2005) состояла в том, чтобы определить количественные локусы признаков (QTL) для устойчивости FHB в популяции озимой пшеницы, полученной путём скрещивания устойчивого немецкого сорта Dream с восприимчивым британским сортом Lynx. В общей сложности 145 рекомбинантных инбредных линий (RIL) были

оценены после искусственной инокуляции *F. culmorum* в полевых испытаниях в 2002 году в четырёх местах по всей Германии. При использовании AFLP и SSR-маркеров была создана карта сцепления, составляющая 1734 cM и покрывающая большую часть генома пшеницы. Композитный анализ интервалов выявил четыре QTL локуса устойчивости к FHB на хромосомах 6AL, 1B, 2BL и 7BS (рис. 38).

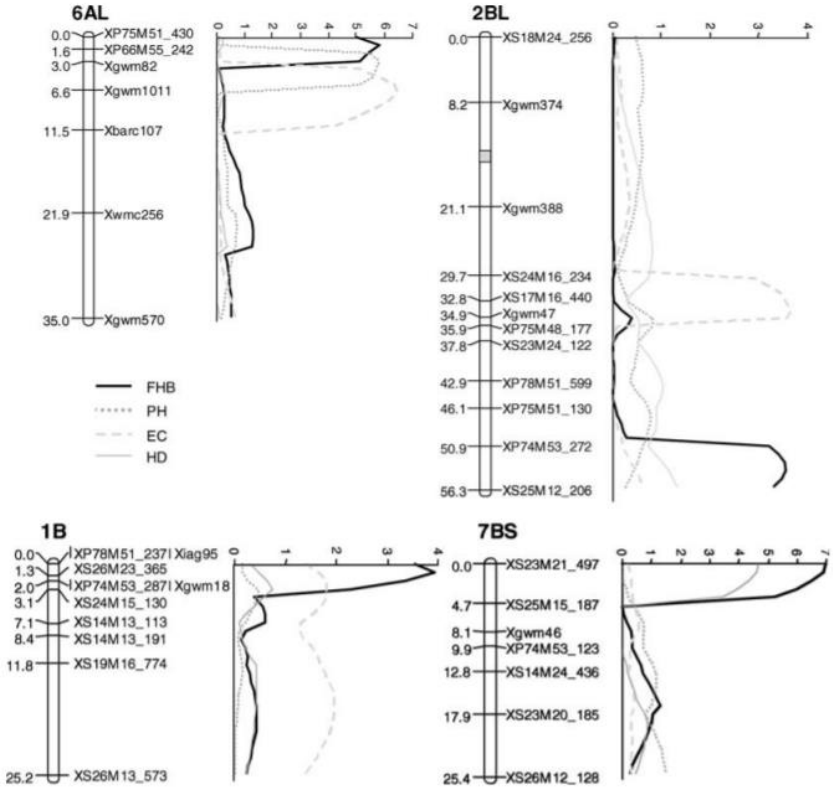


Рисунок 38 – Композитный анализ интервалов (CIM) устойчивости к фузариозу колоса (FHB), высоты растения (PH), компактности колоса (EC), времени колошения (HD) на хромосомах 6AL, 1B, 2BL и 7BS. Schmolke et al., 2005.

Индивидуальные QTL объясняли 19%, 12%, 11% и 21% и вместе определяли 41% фенотипической вариации. Аллели QTL, определяющие устойчивость на 6AL, 2BL и 7BS хромосомах были получены из сорта Dream. QTL по устойчивости на хромосоме 6AL частично перекрывался с QTL для высоты растений. Устойчивость к FHB на 7BS совпала с датой колошения, но аддитивный эффект на дату колошения был незначительным. QTL по устойчивости на хромосоме 1B был связан с транслокацией пшеницы 1BL.1RS от сорта Lynx.

В работе Kollers et al., 2013 нами в общей сложности оценены 358 современных европейских сортов озимой пшеницы и 14 яровых сортов пшеницы на устойчивость к фузариозу колоса (FHB), вызванному *Fusarium graminearum* и *Fusarium culmorum* на четырёх отдельных

участках. Оценки FHB, основанные на частоте FHB (устойчивость типа I) и величине поражения колоса (устойчивость типа II), показали широкое фенотипическое различие между сортами со значениями BLUP в диапазоне от 0,96 до 35,9. Генотипирование с 732 SSR-маркерами позволило разместить 620 маркеров на ITMI карте пшеницы. Полученная средняя плотность маркера 6,8 cM позволила использовать ассоциированное геномное картирование (GWAS) с помощью смешанной модели. Хотя ни одна структура популяции не обнаружена, для стратификации нами использовалась матрица родства (рис. 39).

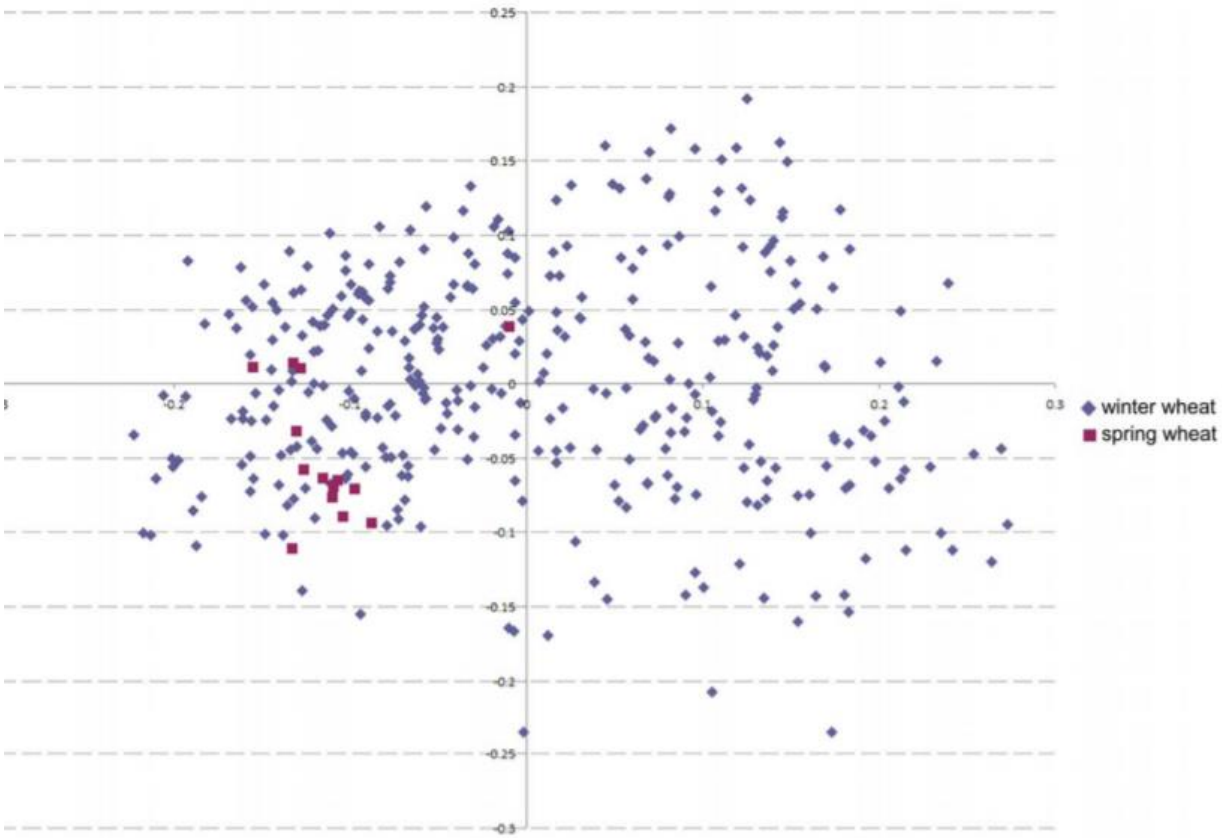


Рисунок 39 – Анализ структуры популяции. Проведен основной координатный анализ 358 сортов озимых и 14 сортов яровой пшеницы с использованием 155 SSR-маркеров. Kollers et al., 2013.

В общей сложности нами было обнаружено 114 значительных (LOD - 3.0) ассоциаций между SSR локусами и признаками для 78 SSR-маркеров. Очень стабильные ассоциации, обнаруженные на трёх или более участках испытаний, включали хромосомы 1A, 3A 5D с эффектом снижения устойчивости и 1B, 5D и 7A с эффектом повышения устойчивости к фузариозу колоса. Зависимость количества благоприятных аллелей в пределах различных показателей FHB указывает на аддитивный эффект этих аллелей. Оценка маркеров, характерных

для гена короткостебельности *Rht1-D1* и гена чувствительности к фотопериоду *Ppd-D1*, выявила сильное воздействие обоих генов (рис. 40). Полученные результаты явились необходимым условием для разработки стратегий селекции по устойчивости к FHB.

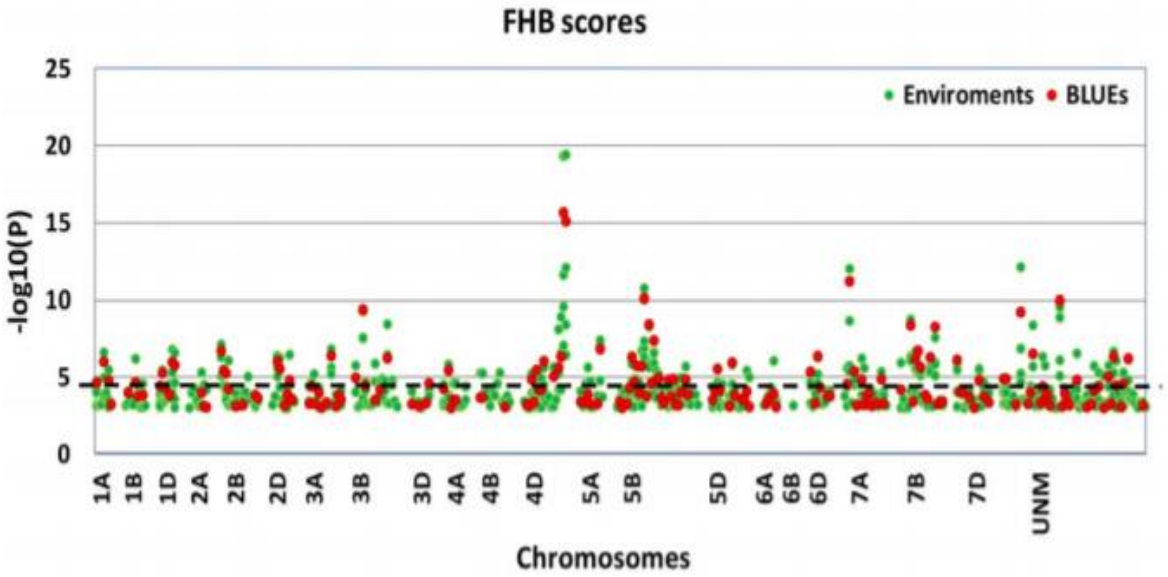


Рисунок 40 – Манхеттен плот для маркеров, ассоциированных с устойчивостью к фузариозу колоса. Kollers et al., 2013.

Целью нашей работы (Miedaner at al., 2010) было выявление хромосомных регионов с влиянием на устойчивость к фузариозу колоса (FHB) среди 455 европейских мягких озимых пшениц с использованием ассоциативного геномного картирования (GWAS) и определение влияния эпистатических взаимодействий на этот признак. Фенотипический признак FHB был оценен в двух географических месторасположениях и нескольких оценках. Пшеница была генотипирована с помощью 115 SSR-маркеров, случайным образом распределённым по геному и двумя аллель-специфическими маркерами для генов *Rht-B1* и *Rht-D1*. Сканирование генома показало девять значительных (P -0.05) маркер-фенотип ассоциаций на семи хромосомах, включая ген короткостебельности *Rht-D1*. При использовании коррекции Бонферрони-Хольм три значимые ассоциации сохранились на хромосомах 1B, 1D и 2D (табл. 5). Доля генотипической дисперсии, объясняемой одновременно отдельными маркерами, составила 36% и увеличилась до 50%, когда были использованы два дигенных эпистатических взаимодействия, один из них, связанный с *Rht-B1*.

Таблица 5 – FHB ассоциированные маркеры, объяснённая пропорция генотипической дисперсии pg и QTL, о которых сообщается в литературе в том же генетическом регионе. Miedaner et al., 2010.

Название маркера	Хромосома	Положение (cM)	p_g (%)	Литературный источник
P < 0.05 с использованием Bonferroni-Holm корреляции				
gwm18	1B	33	5.8	Löffler et al., (2009), Häberle et al., (2008)
cfd72	1D	51	6.5	-
wmc18	2D	64	11.7	Buerstmayr et al., (2009)
P < 0.05				
wmc336	1D	23	5.0	Buerstmayr et al., (2009)
barc101	2B	76	3.8	Buerstmayr et al., (2009)
barc45	2B/3A	4/37	3.4	Buerstmayr et al., (2009)
wmc11	3A	0	5.6	-
sw4brht2	4D	12	4.2	Draeger et al., (2007) Miedaner & Voss (2008)
wmc596	7A	73	7.5	Buerstmayr et al., (2009)

Подходы к картированию генома в различных популяциях являются мощными инструментами для разгадки генетической архитектуры комплексных признаков. Основной целью нашего исследования (Jiang et al., 2015) было изучение генетической архитектуры и предсказание генотипической вариации устойчивости к фузариозу колоса с помощью разнообразной коллекции из 372 европейских сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Линии пшеницы были фенотипированы в многолокационных полевых испытаниях на устойчивость к фузариозу колоса и генотипированы с помощью около 800 SSR маркерами, 9k и 90k SNP-чипами. Мы применили ассоциативное картирование по всему геному в сочетании с пятикратными перекрёстными проверками и наблюдали высокую достоверность предсказания для выбора с помощью маркеров на основе обнаруженных QTL. Использование случайной выборки маркеров, выявило лишь незначительное снижение точности прогнозирования по сравнению с выбором на основе маркеров, использующим информацию о QTL. Та же картина была подтверждена в исследовании моделирования, предполагая, что родство является основным фактором точности прогнозирования при выборе устойчивости к фузариозу колоса. Когда точность прогнозирования трех моделей геномного отбора была противопоставлена трём наборам данных маркеров, нами

не наблюдалось существенных различий в точности между маркерными платформами и моделями геномного отбора. Плотность маркеров повлияла на точность прогнозирования лишь незначительно (рис. 41). Следовательно, геномный отбор устойчивости к фузариозу колоса может быть реализован наиболее эффективным способом на основе низкой и средней плотности SNP-чипов.

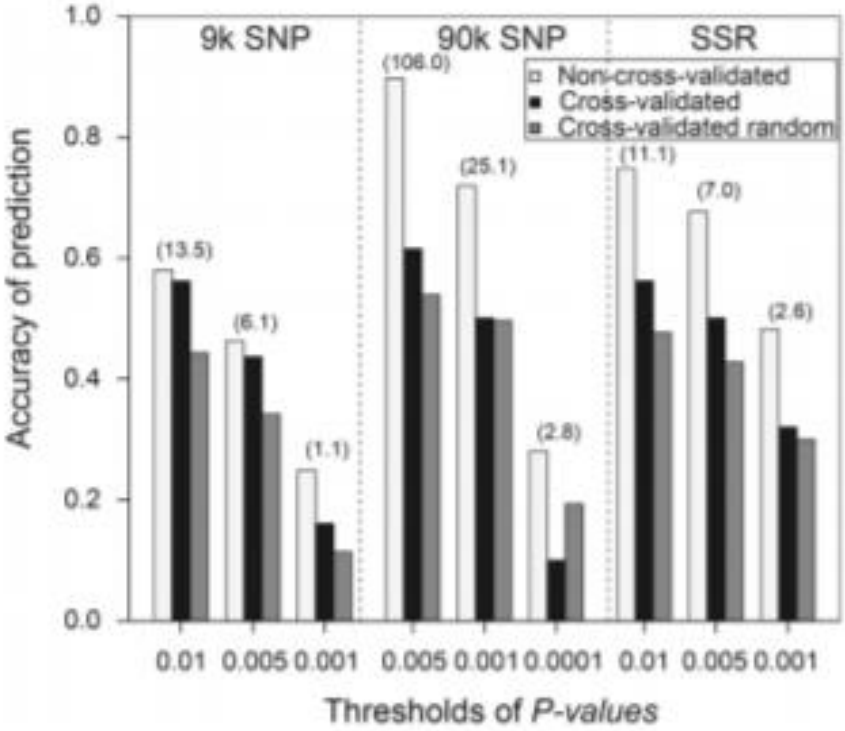


Рисунок 41 – Маркер-поддерживающая селекция на устойчивость к фузариозу колоса с использованием 9к SNP чипа, 90к SNP чипа и SSR-маркеров. Точность селекции определялась без перекрёстной проверки (белые колонки), с перекрёстной проверкой (чёрные колонки) и с перекрёстной проверкой случайно отобранных маркеров (серые колонки). Среднее количество маркеров, использованных для селекции показано в скобках. Jiang et al., 2015.

Сорт ‘Sumai 3‘ из Китая и его потомки, а также ‘Frontana‘ из Бразилии были выявлены и картированы с помощью молекулярных маркеров как важные источники устойчивости к фузариозу колоса на пшенице. Целью данного нашего исследования (Wilde et. al. 2007) было сравнение фенотипического и маркерного отбора на яровой пшенице. В двойном скрещивании (рис. 42) мы объединили две донорных QTL аллели из CM82036 (Sumai 3/Thornbird), расположенные на хромосомах 3B и 5A и одну донорную аллель из сорта Frontana на хромосоме 3A с двумя высокоурожайными сортами немецкой яровой пшеницы.

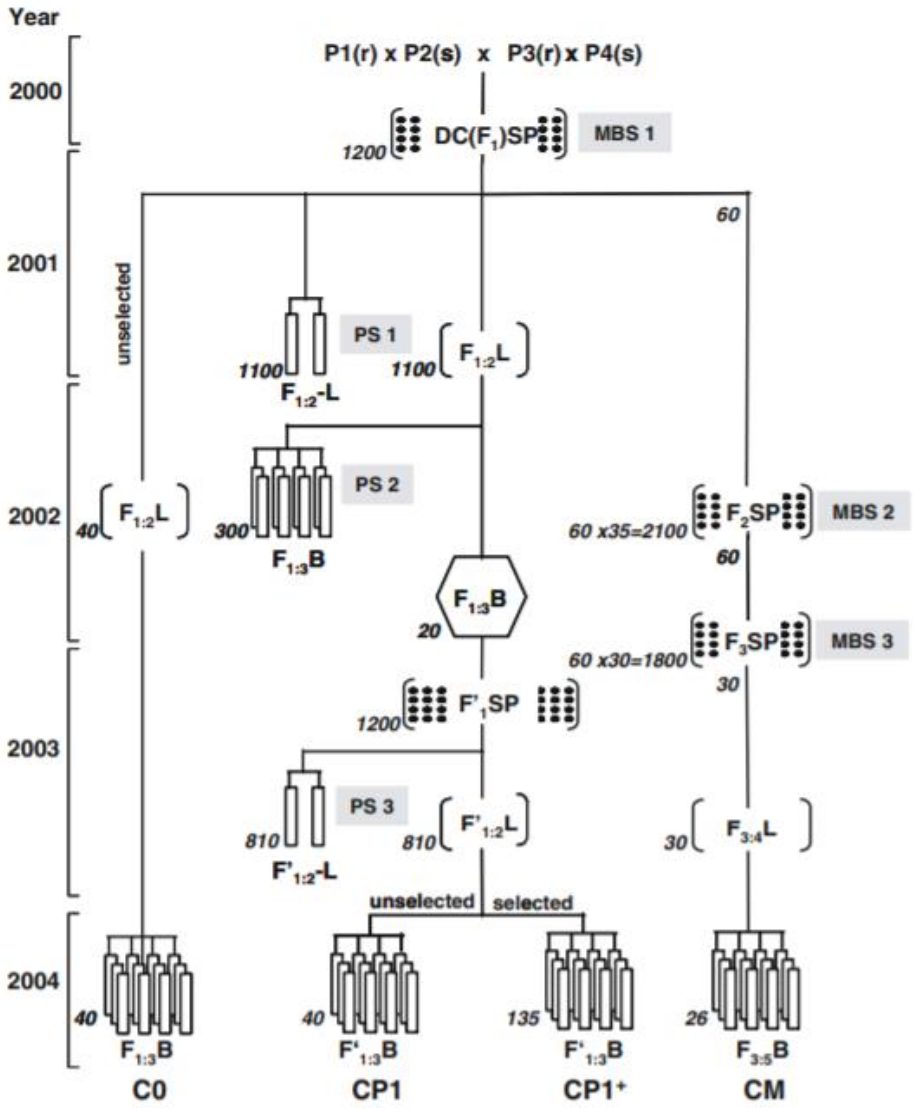


Рисунок 42 – Экспериментальный дизайн для сравнения фенотипической и маркер-поддерживающей селекции на устойчивость к фузариозу колоса (FHB) в потомстве яровой пшеницы от двойного скрещивания двух устойчивых и двух чувствительных к фузариозу колоса родителей. Каждая цифра обозначает количество растений из потомства в каждом поколении. C0, CP1, CP1* и CM указывают на исходную популяцию (C0), фенотипически отобранную в два цикла (CP1) или в три цикла селекции (CP1*) и отобраннуюс помощью молекулярных маркеров (CM). P1, P2, P3, P4 – родительские формы: CM82036, Nandu, Frontana и Munk, r = устойчивая форма s = чувствительная форма, MBS и PS – маркерная и фенотипическая селекция соответственно, DC – двойное скрещивание. Wilde et al., 2007.

Эта начальная популяция была разделена фенотипически с использованием двух (CP1 популяция) или трёхступенчатой процедуры (CP1*) или независимой маркерной селекции, основанной на двух-трёх фланговых для каждого QTL маркерах (CM популяция). Для оценки эффективности отбора два фенотипически отобранных варианта и маркерный вариант были

испытаны вместе с исходным вариантом (C0 популяция - без отбора) на четырёх участках в 2004 г. От каждого варианта от 26 до 135 растений были протестированы на содержание DON и оценены по устойчивости к фузариозу колоса с учетом сроков колошения и высоты растений. Степень поражения фузариозом и содержание DON были значительно уменьшены всеми вариантами отбора (рис. 43). Самый высокий результат селекции был получен при использовании трёхступенчатого фенотипического отбора для обоих признаков, на ежегодной основе, однако отбор на основе маркеров оказался более эффективным.

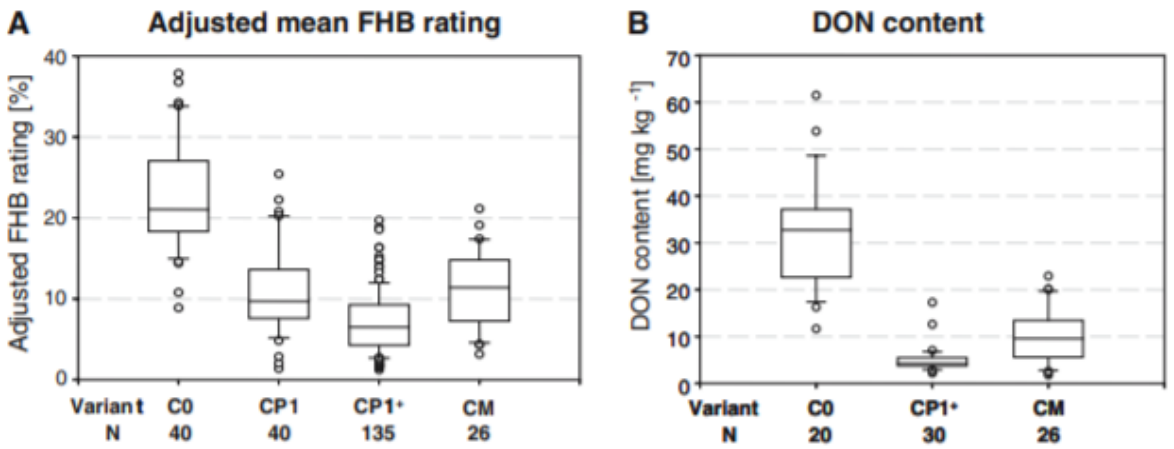


Рисунок 43 – Бох-плот распределения неселектированной фракции (C0), фенотипически (CP1 и CP1*) и с помощью маркеров (CM) отобранного материала для **a)** поражения колоса FHB, **b)** содержания DON после искусственного заражения *Fusarium culmorum*. Wilde et al., 2007.

Две популяции озимой пшеницы $BC_3F_{2:5}$, содержащие QTL *Fhb1* и *Qfhs.ifa-5A* устойчивости к фузариозу колоса были изучены на устойчивость, агрономические и показатели качества в полевых испытаниях. Целью этого нашего исследования (von der Ohe et al., 2010) было определить (i) эффект двух QTL на устойчивость к фузариозу колоса, (ii) имеют ли эти QTL побочные эффекты на агрономические и качественные характеристики, (iii) какой из этих двух QTL был бы предпочтительнее в европейских программах селекции пшеницы. Две популяции состояли из четырёх классов QTL, содержащих либо *Fhb1*, Qfhs.ifa-5A, как два QTL, так и ни одного из них с примерно 25 (популяция Opus $BC_3F_{2:5}$) и 15 (Anthus $BC_3F_{2:5}$ поколение) растений каждого варианта. Полевые испытания были проведены в двух вариантах, один с микроделянками был использован для проверки устойчивости к фузариозу колоса, другой, с большими делянками, для проверки агрономических и качественных параметров. Оба испытания имели две повторности в пяти местах в Германии в 2008 и 2009 годах. Испытания устойчивости к фузариозу показали значительные (P - 0,05) различия устойчивости между классами и внутри

классов QTL. Классы QTL, несущие один или два QTL, показали значительное усиление устойчивости к фузариозу колоса. Небольшие негативные последствия для урожайности зерна были обнаружены в популяции с Anthus, но не в популяции Opus $BC_3F_{2:5}$. Тем не менее, выбор линий с улучшенным уровнем устойчивости к фузариозу и аналогичным высоким уровнем урожайности, как исходный родительский сорт является возможным. Все другие различия в агрономических и качественных чертах были в большинстве случаев незначительными. Полученные нами результаты указывают на то, что QTL «*Qfhs.ifa-5A*» может быть использован в селекции яровой пшеницы с высокой урожайностью зерна и улучшенной устойчивостью к фузариозу колоса.

Короткостебельная пшеница является важной основой для создания успешного коммерческого сорта в высокоурожайных зонах возделывания. В Северной Европе эта цель достигается с помощью одного из двух генов короткостебельности *Rht-B1* (ранее известного как *Rht-1*) или *Rht-D1* (*Rht-2*). Оба гена, однако, приводят к более высокой восприимчивости к фузариозу колоса (FHB). В работе Miedener et al., 2019 мы проанализировали возможность использования двух неадаптированных FHB QTL *Fhb1* и *Fhb5* (syn. *fhs.ifa-5A*), чтобы уравновесить отрицательный эффект для аллеля *Rht-D1b* в популяции озимой пшеницы с 585 DH линиями, сегрегирующими для этих трех локусов. Все линии были искусственно заражены с *Fusarium culmorum* на четырёх участках и проанализированы на устойчивость к фузариозу, высоту растений и срокам колошения. Изучаемая популяция показала значительное (p'0.001) генотипическое различие по устойчивости к фузариозу в пределах от 3.6 до 65.9% с очень высокой наследственностью 0.95. Аллель *Rht-D1b* снизил высоту растения на 24 см, но почти удвоил восприимчивость к фузариозу (24,74 против 12,74%). В свою очередь, аллели устойчивости к фузариозу *Fhb1* и *Fhb5* снизили восприимчивость к FHB на 6,5 и 11,3 процентных пункта соответственно (рис. 44). Важно, что при наличии всех трёх локусов, использование только *Fhb5* полностью компенсировало негативный эффект на устойчивость и уменьшило восприимчивость к фузариозу *Rht-D1b* аллели. Этот наш результат открыл новые возможности для селекции короткостебельной пшеницы с помощью маркерной интрогрессии *Fhb5* без повышения восприимчивости к фузариозу колоса.

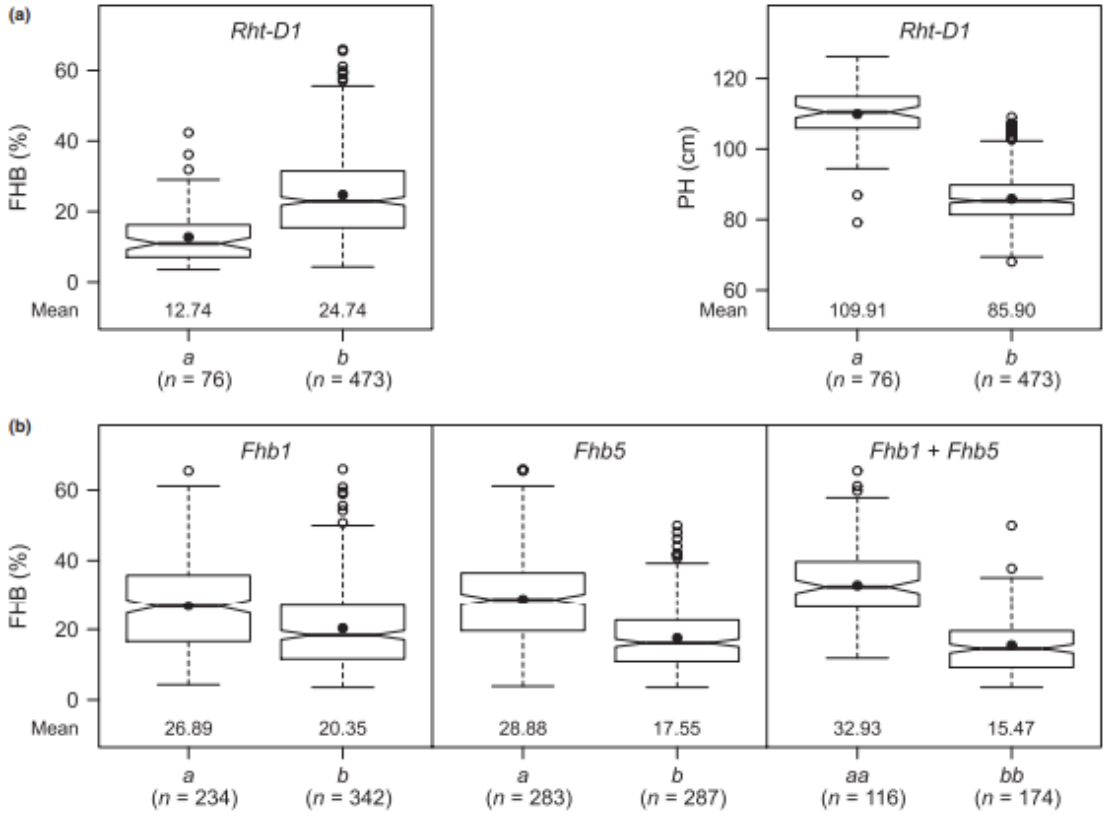


Рисунок 44 – Бох-плот, показывающий эффект *Rht-D1b* аллели на устойчивости к фузариозу колоса (FHB) и высоту растения (PH) и a) *FHB1* и *FHB5* аллели по отдельности и в комбинации b) для 585 DH линий в четырёх экспериментах. Количество DH линий для каждой группы показано внизу (n), символом «a» обозначены растения содержащий «дикий» тип *Rht-D1* аллели (= высокие растения) и имеющие чувствительные к фузариозу колоса аллели *FHB1* и *FHB5*, символом «b» - короткостебельные растения (*Rht-D1b*) и устойчивые к фузариозу колоса аллели *FHB1* и *FHB5*. Miedaner et al., 2019.

Исследования ассоциации являются общим подходом к выявлению маркер-признак ассоциаций для устойчивости к фузариозу колоса на пшенице (*Triticum aestivum* L.), хотя проверка обнаруженных ассоциаций производится крайне редко. В настоящем исследовании (Słomińska-Durdasiak et al., 2020) нами было проведено ассоциированное картирование генных кандидатов (CG), которые могли быть вовлечены в устойчивость пшеницы к фузариозу колоса. 14 маркеров, расположенных на девяти генах, были протестированы на связь с признаком на 356 сортах пшеницы из коллекции сортов пшеницы «GABI».

Было показано, что маркеры, расположенные на генах *Dicer1* и *Ara6*, значительно связаны с изученным признаком устойчивости к фузариозу колоса. Проверка этих результатов была проведена нами с использованием удвоенной гаплоидной популяции 'Arina x Biscay', различающейся по четырём из наших 14 выбранных маркеров. Мы смогли показать связь

маркера *Ara6* с высотой растений, а также связь с признаком устойчивости растений к фузариозу для трёх маркеров, расположенных на *Rab5-подобном* гене и генах *GTPase*, *Ara6* и *Dicer1* (рис. 45).

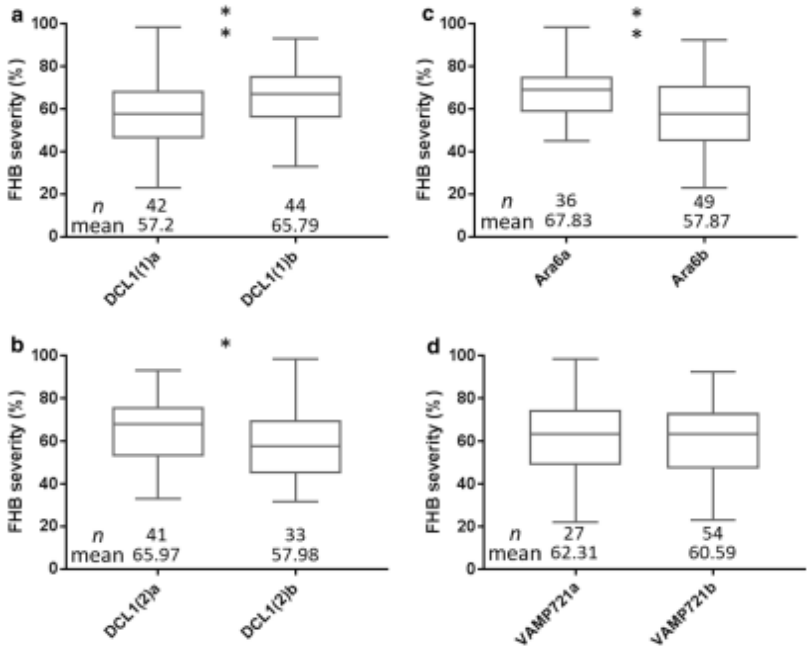


Рисунок 45 – Ассоциация устойчивости к фузариозу колоса (FHB) и аллельных вариантов (обозначенных как a и b) для генов-кандидатов. Рисунки **a** и **b** демонстрируют ассоциацию устойчивости к фузариозу колоса (FHB) с маркерами, расположенными на *Dicer1* гене, **c** - на *Rab5-подобном GTPase* гене *Ara6*, **d** с маркерами, расположенными на *VAMP721* гене. Słomińska-Durdasiak et al., 2019

Эти результаты подтвердили признак-маркерные ассоциации, обнаруженные также с использованием метода кандидат-генов (candidate gene, CG). Генные продукты связанных генов участвуют в реакции растения на патогенные микроорганизмы, растительный метаболизм и могут быть вовлечены в эффективность РНК обмена. Мы успешно продемонстрировали, что маркеры, обнаруженные на коллекции пшеницы «GABI» и проверенные в популяции скрещивания, являются пригодными для использования в селекции пшеницы на устойчивость к фузариозу колоса.

3.2.2 Септориоз

Септориоз *Septoria tritici blotch* (STB), вызываемый *Mycosphaerella graminicola* (anamorph *Septoria tritici*) (Fuckel) J. Schröt)) является одним из наиболее серьёзных заболеваний озимой

пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в Европе и в других районах выращивания пшеницы по всему миру. Фунгициды на основе стробилурина или хинон ингибиторы (*QoIs*) были успешно использованы для контроля септориоза, но природные *QoIs* - устойчивые варианты, вызванные точечной мутацией в цитохроме b аллеле *M. graminicola,* привели к неэффективности используемых данных фунгицидов (Fraaije et al., 2005). Поэтому селекция генетически устойчивых сортов по-прежнему является одной из основных задач в борьбе с этим серьёзным заболеванием. В последние годы ряд основных генов устойчивости STB был картирован в различных генетических популяциях пшеницы (для обзора см. Goodwin, 2007). Так, ген устойчивости *Stb6* был связан со значительным уменьшением чувствительности к септориозу в 226 линиях пшеницы, в то время как механизмы «ухода» от заболевания, такие как высота растений, расстояние между листьями, морфология листьев и сроки колошения также сыграли свою роль в предотвращении заболевания (Arraiano et al., 2009). В литературе описаны результаты картировании одиночных генов *Stb* (Arraiano et al., 2001, 2007, 2007, Adhikari et al., 2004a, b, c, Brading et al., 2002, Chartrain et al., 2005a, b, 2009, McCartney et al., 2003, Ghaffary et al., 2012), а также картировании количественных локусов (QTL) для усточивости к STB в двухродительских картографических популяциях (Simo´n et al., 2004b, Risser et al., 2011, Kelm et al., 2012, Miedaner et al., 2012).

В исследовании (Kollers et. al. 2013) мы использовали полногеномное ассоциативное картирование (GWAS) для 358 последних европейских сортов озимой пшеницы и 14 сортов яровой пшеницы для оценки генетической архитектуры устойчивости STB в спектре сортов. Целью этого исследования было (1) оценить выбор из 372 сортов пшеницы для полевой устойчивости к STB в двух вариантах испытания, (2) для создания маркер-признак-ассоциаций для устойчивости к STB на основе широкого охвата генома с использованием 732 SSR-маркеров и маркеров для генов-кандидатов, и (3) для сравнения результатов, полученных с хромосомными позициями известных генов устойчивости к STB и QTL, для того, чтобы проверить гипотезу о том, что ассоциативное картирование подходит для обеспечения всеобъемлющего анализа генетической архитектуры устойчивости к STB на современных европейских сортах озимой пшеницы и для обнаружения маркеров, связанных с локусами устойчивости.

Нами было выявлено 115 маркер-признак ассоциаций (MTA = marker trait association), связанных с 68 молекулярными маркерами. Дополнительно нами была установлена достоверная корреляция между генами короткостебельности *Rht-D1* и чувствительности к длине светового дня *Ppd-D1* с устойчивостью к септориозу *Septoria tritici blotch*. Генетическое расположение отдельных MTA совпадало с генетическим расположением уже известных генов устойчивости к септориозу, таких как *Stb1, 3, 4, 6* и *8*, в то время как многочисленные дополнительные MTA были найдены на хромосомах 2A, 2D, 3A, 5B, 7A и 7D (рис.46). Полученные нами результаты

подтвердили возможность успешного использования GWAS и указали на наличие генов устойчивости к септориозу в генофонде европейской озимой пшеницы.

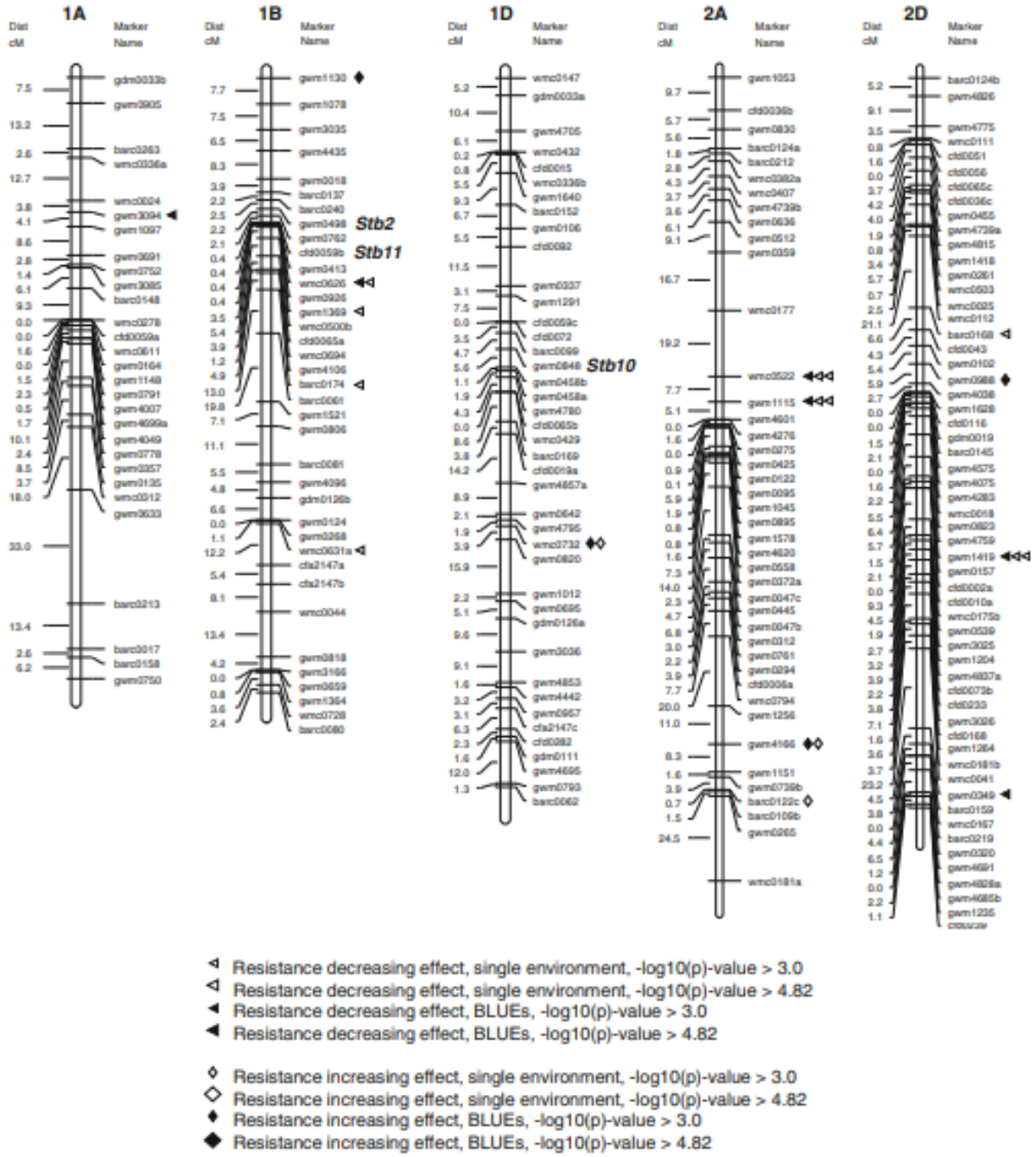


Рисунок 46 – Хромосомная локализация достоверных маркер-признак ассоциаций по устойчивости к септориозу *Septoria tritici blotch*. Указано положение известных генов устойчивости *Stb* к септориозу пшеницы. Kollers et al., 2013.

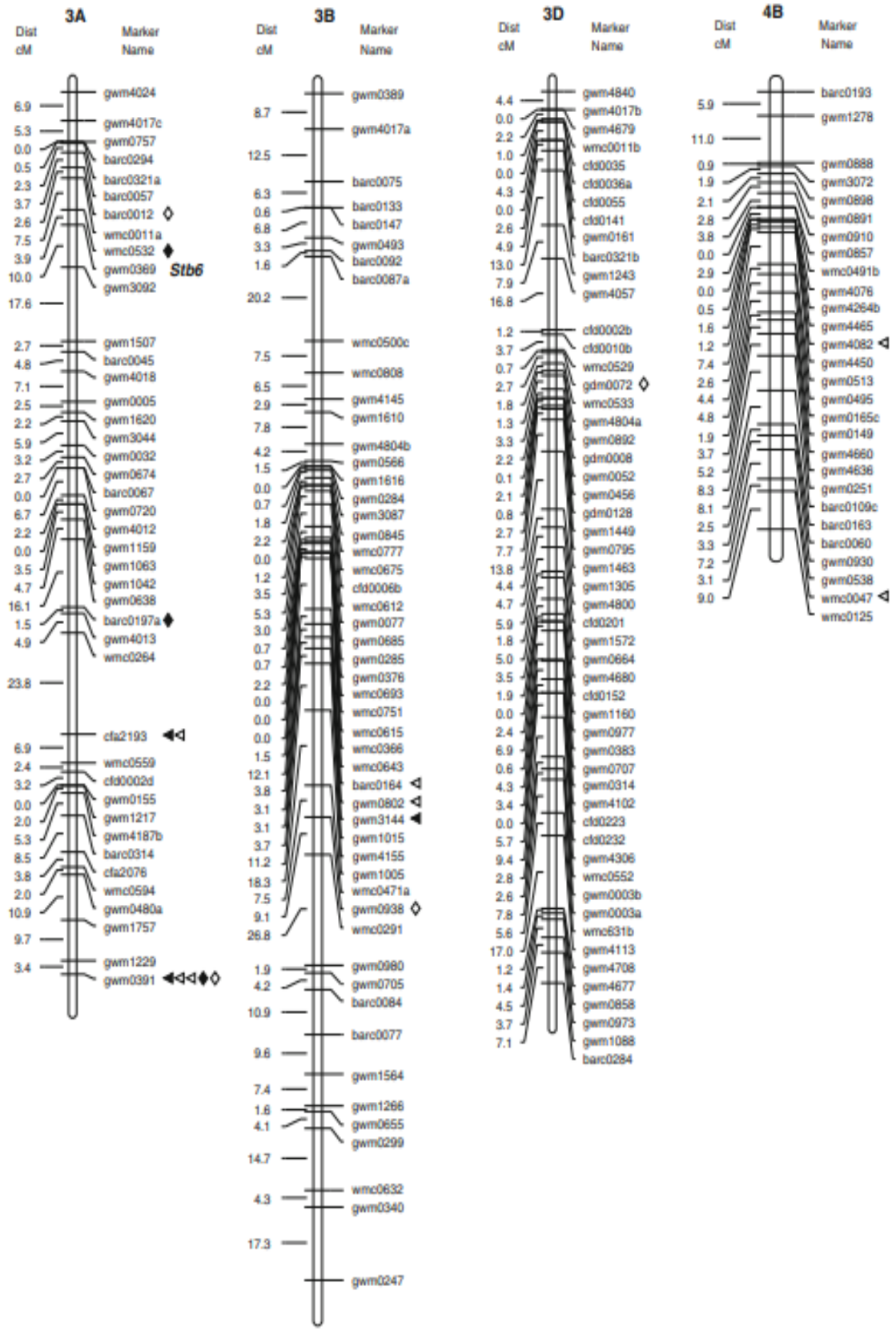


Рисунок 46 – Продолжение.

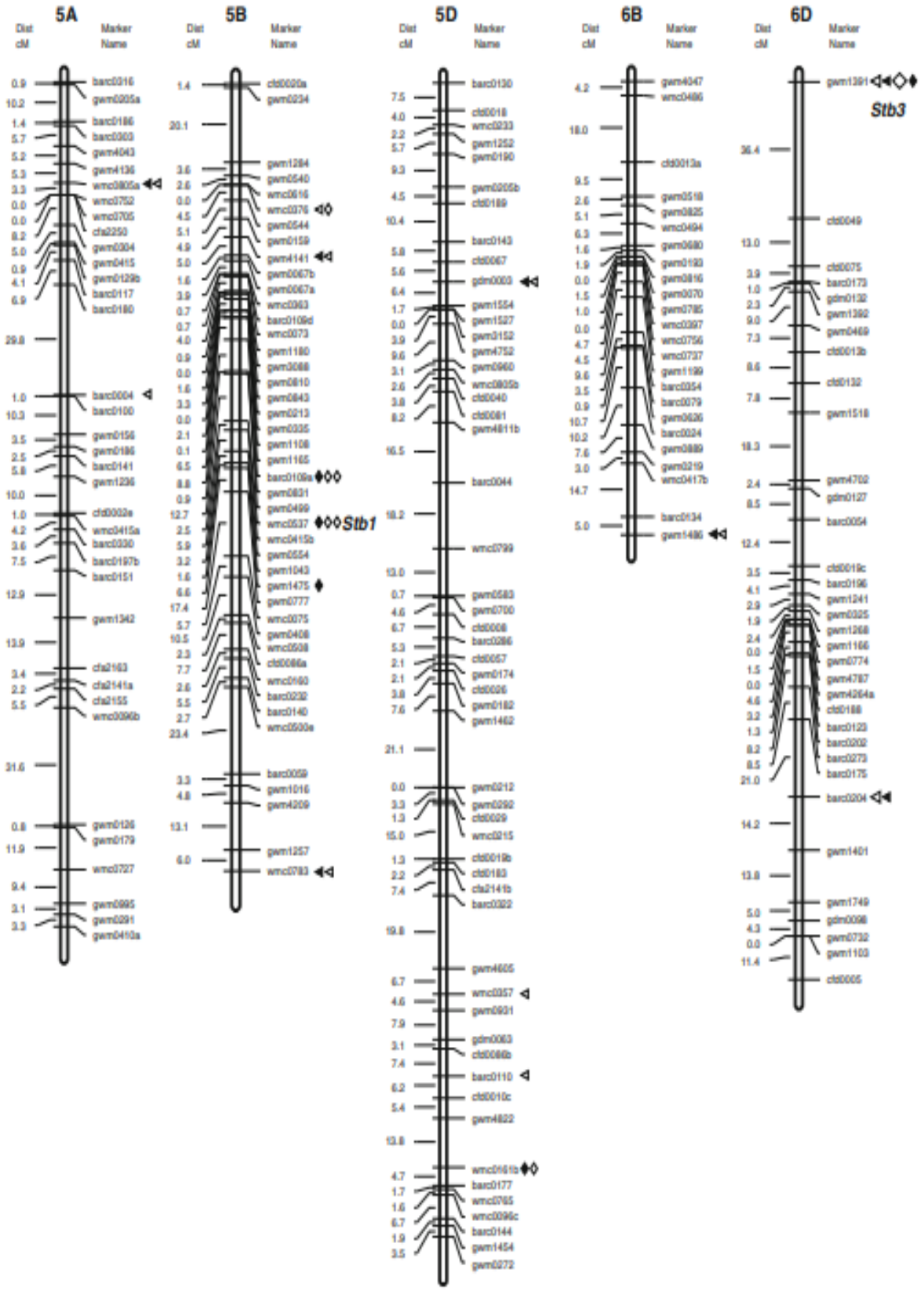


Рисунок 46 – Продолжение.

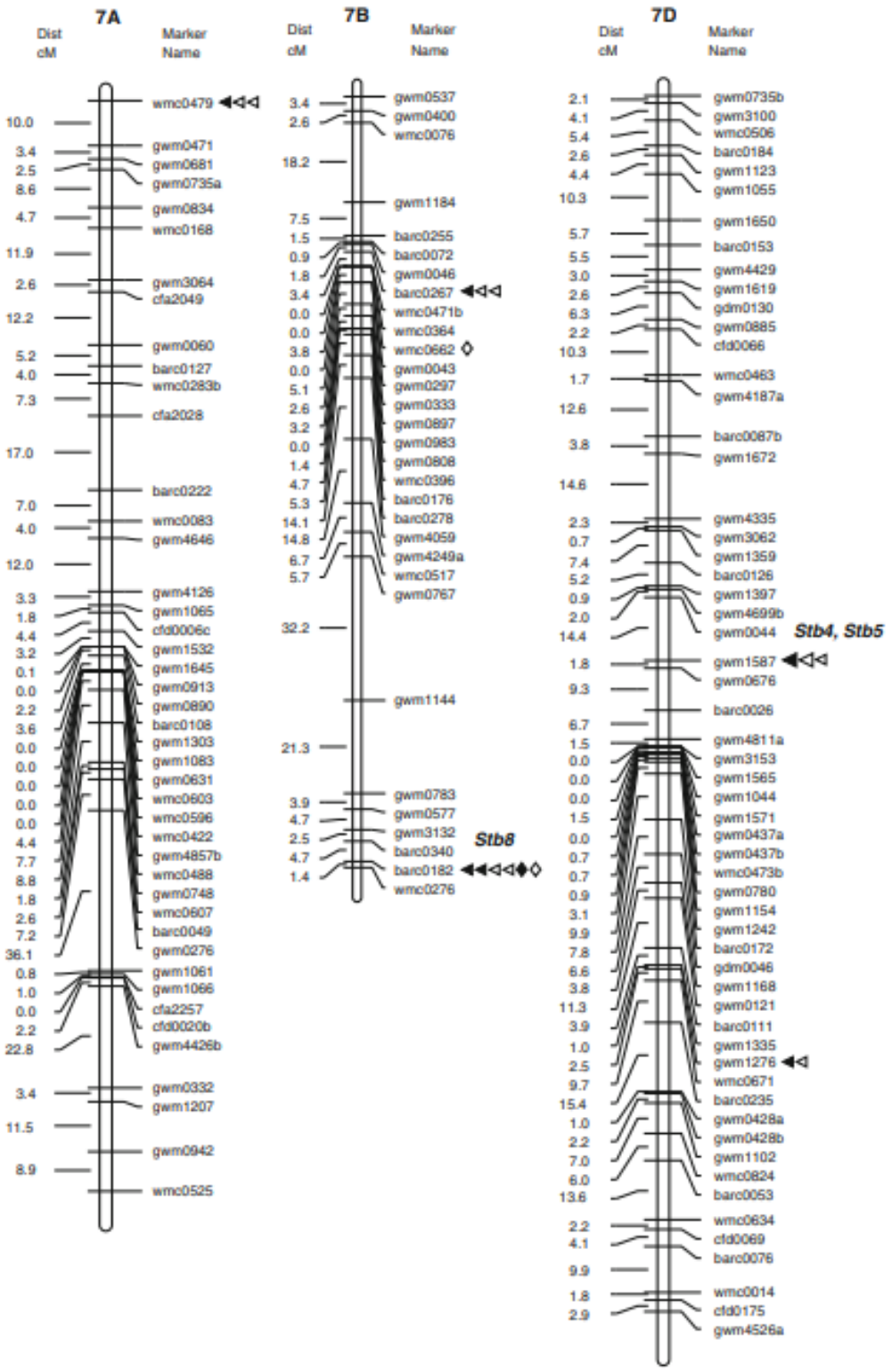


Рисунок 46 – Продолжение.

Септориоз листьев *Septoria tritici blotch* (STB), вызванные *S. tritici*, септориоз колоса *Stagonospora glume blotch* (SGB), вызванные *S. nodorum*, и фузариоз колоса (FHB), вызванный F. *graminearum* и *F. culmorum*, являются наиболее важными заболеваниями пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в районах зоны умеренного климата. Основными целями нашего исследования

(Miedaner et al., 2012) было обнаружение (1) новых количественных локусов (QTL) для устойчивости к STB в двух адаптированных европейских популяциях (Arina/ Forno, History/ Rubens) и (2) зоны широкого спектра (broad-spectrum resistance = BsR) устойчивости к вышеупомянутым заболеваниям на взрослой стадии растений в полевых условиях. Три вышеназванные грибные заболевания были фенотипированы в 4-7 полевых экспериментах, и фенотипические данные выявили значительную генотипическую дифференциацию во всех случаях. Средний показатель наследственности (h^2) колебался от 0,73 до 0,93.

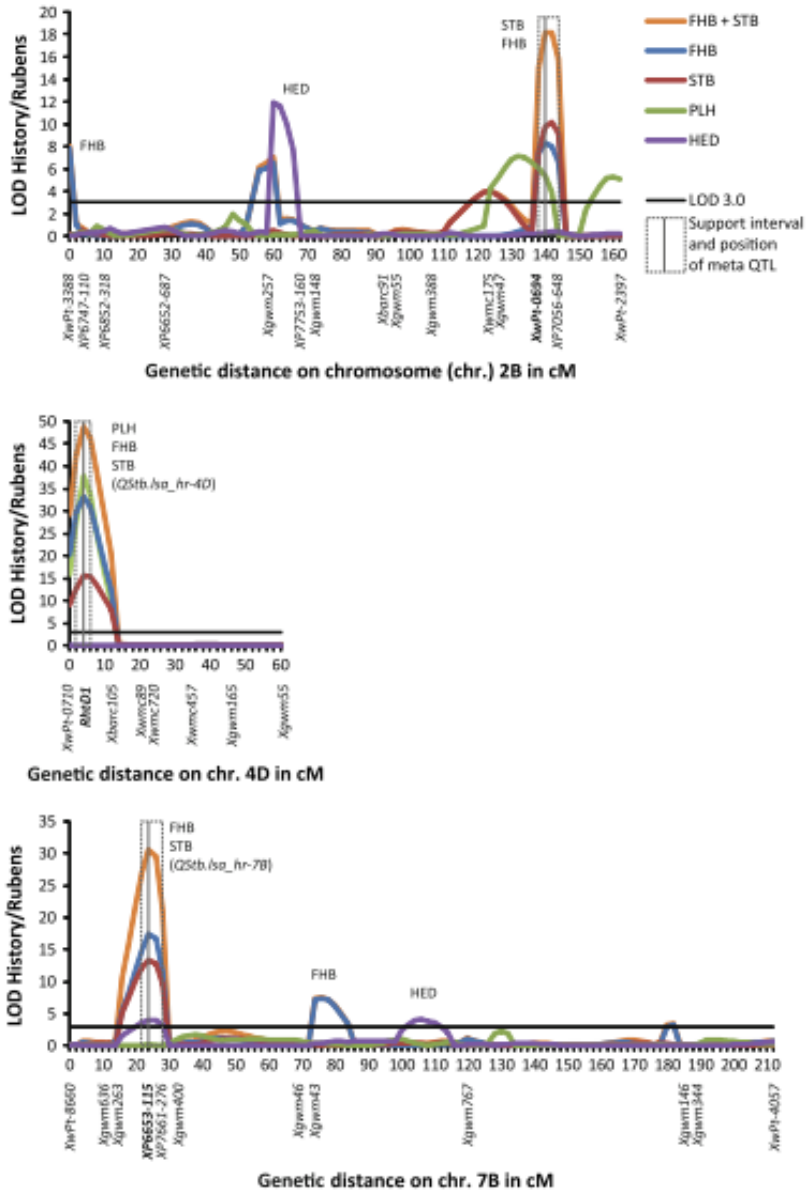


Рисунок 47 – LOD кривые BSR QTL на хромосомах 2B, 4D и 7B в History/ Rubens for *Fusarium head blight* (FHB) и *S. tritici blotch* (STB), детектированные мета-анализом, для сравнения приведены LOD кривые для высоты растений (PLH) и даты колошения (HED), прямоугольники с линией внутри показывают интервалы поддержки и позиции мета-QTL. Miedaner et al., 2012.

Для устойчивости к STB корреляции между рейтингами заболеваний и сроком колошения были достоверными (P-0.01), но умеренными (r -0.23 до -0.30) в обеих популяциях. Корреляции между STB и высотой растений были выше в Arina/ Forno (p-0,45), чем в History/ Rubens (p-0,55), в последней популяции обнаружена сегрегации по локусу *Rht-D1*. В ходе первоначального анализа QTL, 5 QTL были обнаружены для устойчивости к STB в каждой из популяций, что объясняет 45-63% генотипического разнообразия признака, показывая те же диапазоны, что и устойчивость к FHB и SGB в Arina/Forno популяции и FHB устойчивость в History/Rubens популяции. В общей сложности в мета-анализе с исходными данными на хромосоме 4D в локусе *Rht-D1* нами было обнаружено 7 BSR QTL (рис. 48). BSR QTL для всех трёх заболеваний не было обнаружено, но несколько BSR QTL для комбинаций с двумя заболеваниями были нами найдены. Объединение BSR QTL, обнаруженных в исследованном селекционном материале путём применения селекции с помощью маркеров, представляется нам многообещающим подходом.

В другой нашей работе (Miedaner et al., 2013) мы проанализировали устойчивость к септориозу в большой популяции 1055 элитных гибридов и их 87 родительских линий в полевых условиях (рис. 48).

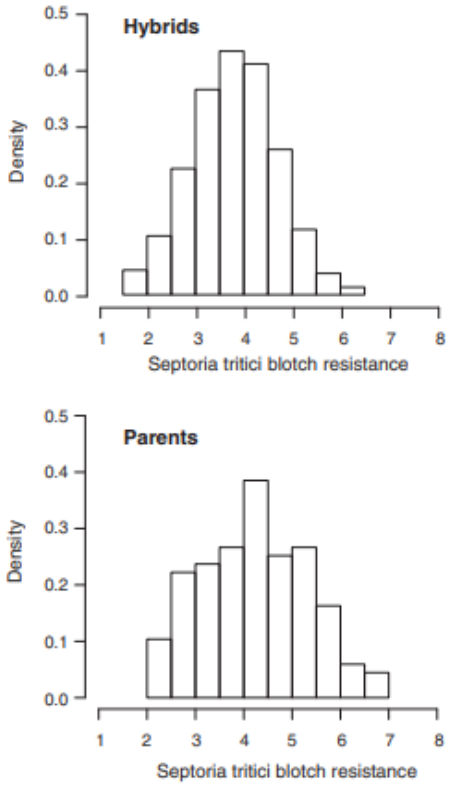


Рисунок 48 – Гистограмма оценки устойчивости к септориозу *Septoria tritici blotch* (шкала 1-9, 1 = полностью устойчивое растение) для 1055 гибридов и их 87 родительских компонентов на двух участках после искусственного заражения септориозом. Miedaner et al., 2013.

Исходный материал был генотипирован с использованием с 9k SNP пшеничного чипа. Точность предсказания устойчивости к септориозу была проверена с помощью перекрёстной проверки эксперимента.

Наше исследование показало, что устойчивость к септориозу у европейской озимой пшеницы контролируется многими локусами, каждый из них имеет небольшую величину эффекта. Этот вывод иллюстрирует, что достигнутый в настоящее время уровень устойчивости, вероятно, будет надёжным, поскольку большое количество генов, ответственных за один признак устойчивости, снижает вероятность преодоления этой устойчивости конкретными расами. Применение подходов геномной селекции, специально разработанных для решения сложных агрономических признаков, приводит к удвоению точности для прогнозирования устойчивости к септориозу по сравнению с моделями, подходящими для обнаружения QTL с большими эффектами.

Геномная селекция (GS) — это подход, который использует данные о маркерах всего генома для оценки значений селекционной ценности непроверенных генотипов и обладает потенциалом для улучшения генетического успеха в программах селекции за счёт сокращения цикла селекции и увеличения интенсивности отбора. В нашем исследовании (Harter et al., 2019), опытная популяция, содержащая 1120 линий озимой пшеницы, полученных из 14 скрещиваний, была генотипирована с использованием SNP-маркеров и оценена на устойчивость к фузариозу колоса (FHB), септориозу (STB), по высоте растений и срокам колошения. Мы использовали взвешенную регрессию лучшего линейного объективного прогноза (wRR-BLUP) для расчета геномных оценочных селекционных значений (GEBV) для 2500 неоценённых в полевых условиях генотипов. На основе GEBVs мы отобрали наиболее устойчивые растения, а также произвели случайную выборку в качестве контроля и протестировали их в полевом эксперименте в нескольких участках. Мы вычислили умеренные коэффициенты корреляции между наблюдаемыми и прогнозируемыми значениями признаков для степени устойчивости к FHB, высоты растений и сроков колошения и добились увеличения отбора на 10,62 процентных пункта для устойчивости к фузариозу колоса (рис. 49). Геномный отбор не удался в нашем случае для улучшения устойчивости к STB. Наши результаты также показывают, что к выбору новых родителей для скрещивания на основе GEBV следует относиться с осторожностью, особенно для сохранения генетического разнообразия в селекционном материале. В совокупности реализация GS для устойчивости к фузариозу колоса, высоты растений и сроков колошения, как представляется, является многообещающей. Для признаков с очень сильной генотип х среда изменчивостью, таких как устойчивость к STB, геномная селекция, как нам представляется, является по-прежнему сложной задачей. Использование многолетних полевых данных по таким признакам, вероятно, сможет значительно улучшить возможность отбора наиболее устойчивых

растений, сочетающих высокие агрономические качества с помощью геномной селекции (см. раздел. 1.2.4 Геномная селекция» и 6.1 «Урожай и компоненты продуктивности» и разделе 6.3 «Маркерная селекция пивоваренных качеств ячменя» этой диссертации).

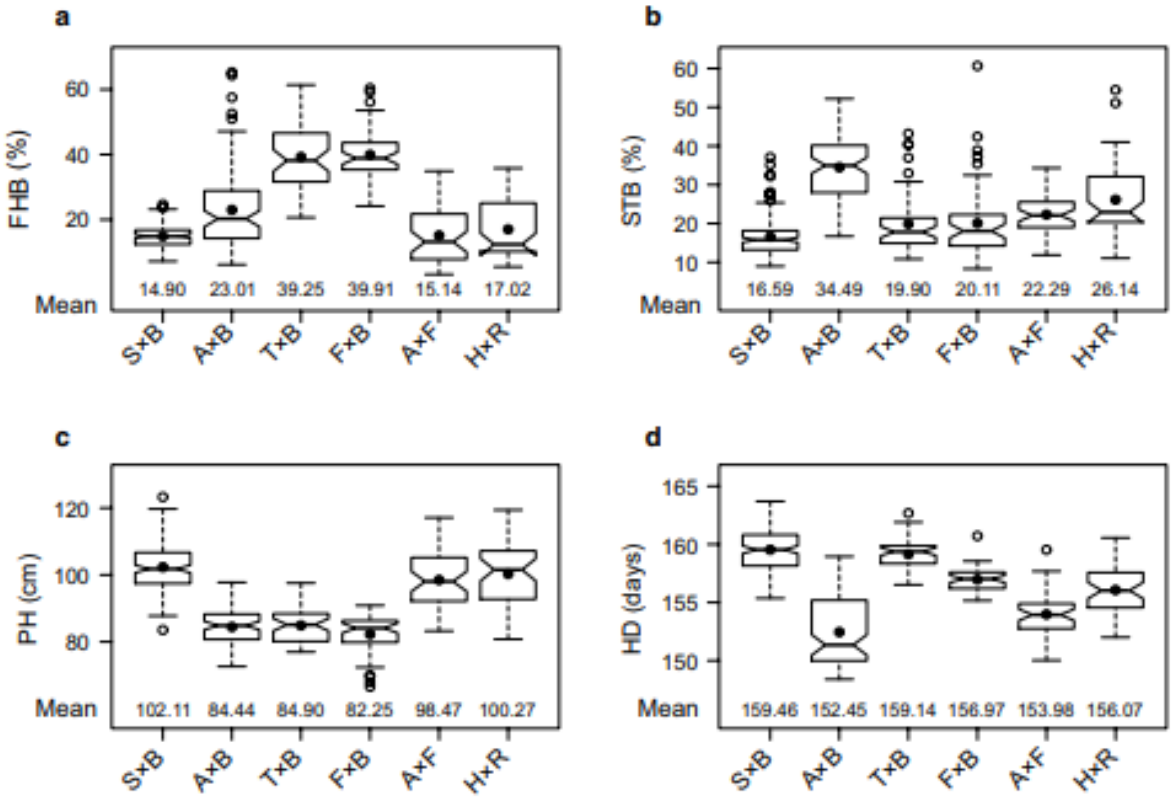


Рисунок 49 – Бох-Викер плот, демонстрирующий распределение признаков для шести двух-родительских скрещиваний Solitär x Bussard (SxB), Apache x Biscay (AxB), Tuareg x Biscay (TxB), Floret x Biscay (FxB), Arina x Forno (AxF) и History x Rubens (HxR) для **a** Fusarium head blight (FHB), **b** *Septoria tritici blotch* severity (STB), **c** высоты растения (PH), **d** сроков колошения (HD) Herter et al., 2013

3.2.3 Стеблевая и бурая ржавчина

Бурая ржавчина, вызванная *Puccinia triticina* (Eriks.) является одним из наиболее важных грибных заболеваний мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) как в Европе, так и в мире. Хотя это заболевание не вызывает серьезных эпидемий на континенте каждый год, болезнь достигает эпидемического уровня в ряде стран, таких как Швейцария, Венгрия, Германия, Румыния и отдельных регионов возделывания пшеницы во Франции, Италии и Польши (Winzeler et al., 2000). Селекция и выращивание сортов пшеницы с устойчивостью к ржавчине листьев является наиболее экономичным и экологически чистым методом борьбы с этим заболеванием. Частоты вирулентности к генам *Lr9, Lr19, Lr24, Lr28* и *Lr29*, а также частоты вирулентности к гену

устойчивости в стадии взрослых растений *Lr35* являются низкими или нулевыми в больших частях Европы (Mesterházy et al., 2000). Гены *Lr9* и *Lr19* являются наиболее эффективными генами устойчивости в Европе. То же самое, вероятно, верно для генов *Lr24, Lr28* и *Lr29*, но эффективность этих генов сильно колеблется между месторасположениями и годами. Вирулентность для гена *Lr10* распространена в Европе и уровень защиты в поле низкий (Singh et al., 2001). На 2004 год было установлено более 50 генов, дающих устойчивость к бурой ржавчине листьев (Winzeler et al., 2000, McIntosh et al., 2003). Стратегии, использующие полиморфизм длины рестрикционного фрагмента (RFLP) и случайно амплифицированную полиморфную ДНК (RAPD), успешно использовались для разработки маркеров для некоторых генов устойчивости Lr: *Lr1, Lr9, Lr10, Lr13, Lr19, Lr23, Lr24, Lr25, Lr27, Lr28, Lr29, Lr31, Lr34, Lr35, Lr37* и *Lr47* (Chełkowski et al., 2001). Для более эффективной идентификации и более практического использования маркеры RFLP и RAPD были преобразованы в сайт-специфические маркеры STS, SCAR, или CAPS (Autriqueet al., 1995, Feuillet et al., 1995, Prins et al., 1996). Первый маркер STS был разработан Schachermayr et al., 1994 для гена *Lr9* перенесенного в *T. aestivum* от *Aegilops umbellulata*. Много диких сородичей пшеницы были использованы для того, чтобы перенести гены устойчивости к бурой ржавчине в сорта пшеницы, так около 50 таких транслоцированных генов описаны в литературе (Friebe et al., 1996). Следующие гены устойчивости Lr, происходящие из диких родственников, могут быть идентифицированы маркерами STS, SCAR или CAPS: *Lr9, Lr19, Lr24, Lr26, Lr28, Lr35, Lr37, Lr39* и *Lr47* (Feuillet et al., 1995, Schachermayr et al., 1994, Iqbal et al., 1995, Dedryver et al., 1996, Naik et al., 1996, Seyfarth et al., 1999, Helguera et al., 2000, Prins et al., 2001, Brown-Guedira et al., 2003, William et al., 2003). Сайт www.maswheat.ucdavis.edu предоставляет полезную информацию о маркерах генов устойчивости к пшенице. Несколько генов устойчивости, к примеру *Lr1, Lr10* и *Lr21* были клонированы, и их последовательности доступны (Ling et al., 2002, Scherreret al., 2002, Huang et al., 2003) Геном пшеницы является одним из крупнейших видов сельскохозяйственных культур и содержит около 17000 Мб / на гаплоидное ядро. Этот геном также очень сложен и содержит три генома A, B и D, с семью гомеологичными хромосомами и более 90% повторяющихся последовательностей. Разработка PCR специфических маркеров на мягкой пшенице более сложная, чем в диплоидных видах, потому что полимеразная цепная реакция (PCR) может привести к амплификации множественных фрагментов такого же размера от больше, чем одного генома. По этой причине некоторые маркеры STS, описанные в литературе, могут давать ложноположительные ответы относительно присутствия гена в различных линиях и сортах с различным генетическим фоном (Chełkowski et al., 2003 Chełkowski et al., 2001). В предыдущих работах маркеры STS для генов устойчивости к бурой ржавчине были идентифицированы в наборе почти изогенных линий Тэтчер и сортов мягкой пшеницы (Chełkowski et al., 2003, Chełkowski et al., 2001).

Цель нашей работы (Blaszczyk et al., 2004) заключалась в выявлении опубликованных маркеров STS в отдельных линиях и сортах для оценки их надежности в тесте в семи европейских лабораториях. Мы использовали набор близко-изогенных линий Тэтчер (Thatcher) и два сорта пшеницы были использованы для изучения эффективности отобранных STS маркеров, связанных с генами устойчивости к бурой ржавчине *Lr9, Lr10, Lr19, Lr24, Lr28, Lr29, Lr35*, и SSR маркер для гена *Lr39*. Выбранные маркеры STS для генов устойчивости *Lr9, Lr10, Lr19, Lr24 и Lr28* были использованы в семи европейских лабораториях. В качестве положительного контроля использовались изогенные линии яровой пшеницы Тэтчер. Маркеры для генов устойчивости *Lr9, Lr10, Lr19, Lr24* были идентифицированы во всех семи лабораториях как продукты PCR амплификации 1100 bp, 310 bp, 130 bp и 310 bp, соответственно. Маркеры STS, связанные с генами устойчивости *Lr9, Lr10, Lr19, Lr24, Lr29, Lr35* и маркером SSR для *Lr39*, были надежными и весьма специфическими для этих генов и полезны при отборе с помощью маркерной селекции на пшенице. Тем не менее, амплификационный продукт 378 bp, который соответствовал гену устойчивости *Lr28,* был обнаружен во всех вариантах, включая генотипы, не имеющие этого гена во всех семи лабораториях.

Стеблевую ржавчину ржи (*Puccinia graminis* f. sp. *secalis* Erikss. & Henning) можно найти во всех европейских регионах выращивания ржи. Когда лето тёплое и сухое, болезнь может привести к серьёзным потерям урожая на больших площадях. В Европе до сих пор проводилось мало исследований для активного ведения селекции на устойчивость к этому заболеванию. По нашим сведениям, (Gruner et al., 2020), все сорта, зарегистрированные в настоящее время в Германии, являются восприимчивыми. В нашем исследовании Gruner et al., 2020 были исследованы три популяции, полученные от скрещивания двух инбредных линий, и одна популяция, полученная от скрещивания с тестерной формой для картирования устойчивости к стеблевой ржавчине ржи. В течение двух лет было протестировано 68-70 генотипов в каждой популяции, каждый из которых испытывался в трёх местах. Объединив фенотипические данные с данными по генотипированию с использованием SNP чипа, мы выявили, как количественно наследуемую устойчивость у взрослых растений, так и моногенную устойчивость на всех стадиях онтогенеза. Один ген устойчивости *Sr3*, расположенный на удалённом конце хромосомы 7R, был определён в двух независимо полученных генетических популяциях (рис. 50). С высокой вероятностью этот ген тесно связан с нуклеотид-связывающим лейциновым повтором гена устойчивости (NB-LRR). Нами разработан SNP маркер для конкурентного аллель-специфического анализа генотипирования полимеразной цепной реакции (KASP), который может объяснить 73 и 97% генетической дисперсии в каждой из обеих популяций соответственно. Ген *Sr3* и дополнительно выявленные локусы количественных признаков (QTL)

имеют высокий потенциал для их использования в селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине у ржи.

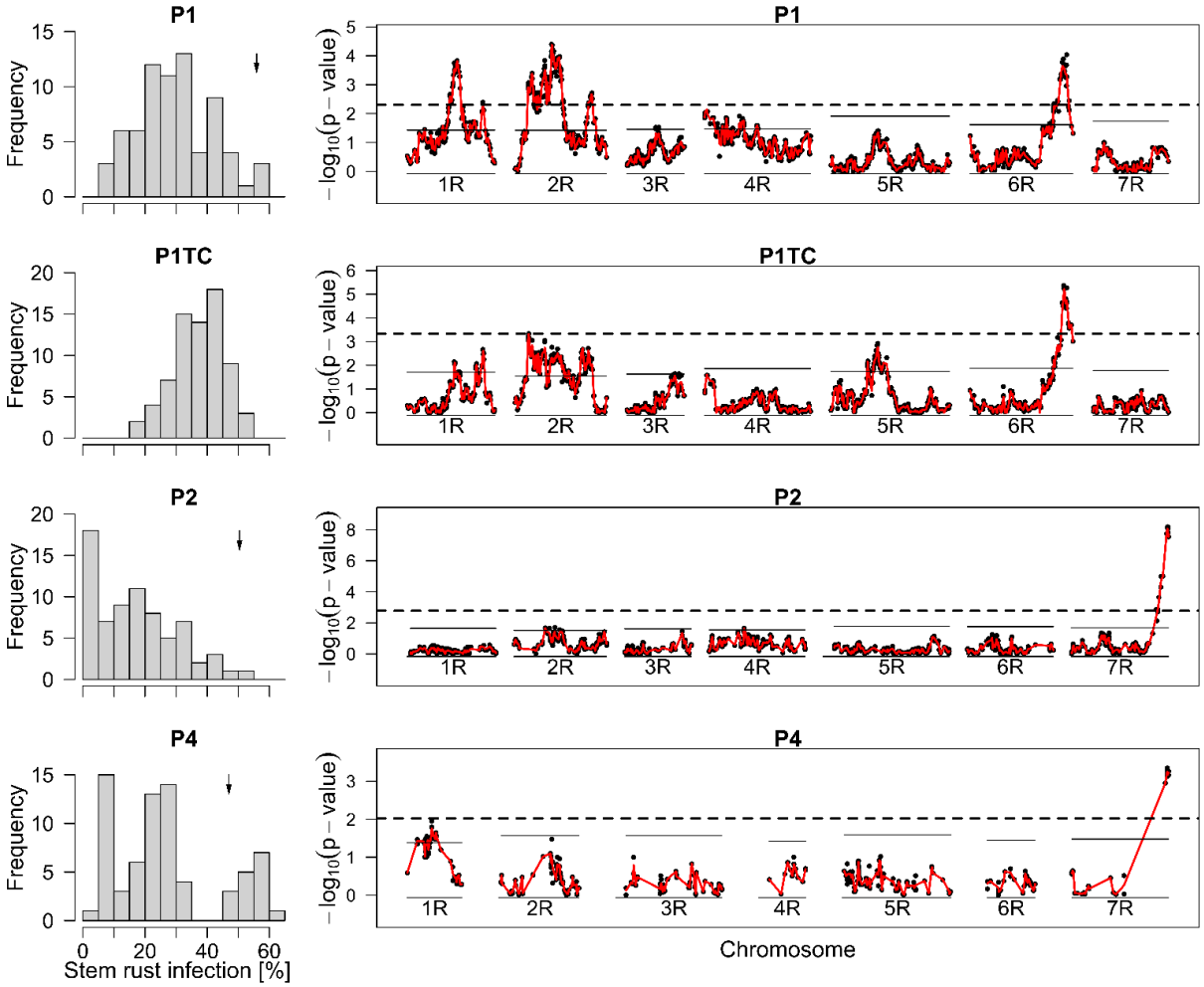


Рисунок 50 – Распределение фенотипов после заражения возбудителем стеблевой ржавчины и LOD значения для QTL картирования **(A-D)** Гистограммы отображают лучшие линейные несмещённые предикторы (BLUE) популяций линий P1, P2, P4 и P1TC, соответствующего тесткросса P1. Расчёт построенных BLUE на графике был основан на модели (2) без использования данных маркеров. BLUE восприимчивых родителей обозначаются маленькой стрелкой. **(E-H)** p-значения для одномаркерного тестирования вдоль семи хромосом от 1R до 7R нанесены как -log10 (p-значение). p-значения получены из модели (3). Красная линия основана на интерполяции статистики Уолда и использовалась для вычисления хромосомных (сплошные линии) и глобальных (пунктирные линии) значимых пороговых значений. Карты сцепления были основаны на соответствующих популяциях. Guner et al., 2020

3.2.4 Церкоспореллёзная гниль

Церкоспореллёз (Eyespot) является одним из основных заболеваний мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в умеренном климате. Это особенно важно в современных сельскохозяйственных системах с высоким процентом зерновых культур в севообороте, потому что помимо пшеницы (*T. aestivum* L., *T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Huns.), гриб также поражает ячмень (*Hordeum vulgare* L.), овес (*Avena sativa* L.) и рожь (*Secale cereale* L.). Поражения у основания стебля являются типичными симптомами церкоспореллёза. Тяжелая инфекция приводит к полеганию и преждевременному созреванию зерна. Болезнь часто приводит к потерям от 10 до 15% урожая у пшеницы, но во время эпидемий потери урожая могут достигать до 40% (Lange-de la Camp 1966, Mielke 1986). Причинными возбудителями церкоспореллёза являются *Oculimacula acuformis* (Boerema, R. Pieters & Hamers) Crous & W. Gams (syn. *Tapesia acuformis* Boerema, R. Pieters & Hamers 1992, anamorph: *Helgardia acuformis* (Nirenberg) Crous & W. Gams, syn. *Pseudocercosporella herpotrichoides* var. *acuformis* (Fron) Deighton 1973) (OA) и *O. yallundae* Wallwork & Spooner) Crous & W. Gams, 2003, (syn. *T. yallundae* Wallwork & Spooner, anamorph: *H. yallunda* syn. var. *herpotrichoides*) (Fron) Crous & W. Gams (OY). Crous et al., (2003) рассматривали OA и OY как два различных вида. Хотя OA и OY различаются по патогенности и возникновению (Bierman et al., 2002) их нельзя отличить по симптомам, обнаруженных у инфицированных растений. Кроме того, другие болезни основания стебля, такие как снежная плесень (*Fusarium spp*. и *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels and I. C. Hallett и ризомания (*Rhizoctonia cerealis* E.P. Hoeven), напоминают симптомы *Oculimacula acuformis* Boerema, R. Pieters & Hamers, осложняя выявление и контроль над болезнью (Turner et al., 2001).

Использование генов устойчивости является наиболее экономичным и экологически чистым способом уменьшения потерь урожая и контроля заболевания. Молекулярные маркеры, облегчающие определение наличия устойчивости, являются полезными инструментами для улучшения прогресса в селекции и замены сложного и дорогостоящего фенотипирования в тестах на устойчивость с искусственным заражением. Были выявлены различные гены устойчивости к церкоспореллёзу. Так, ген *Pch1*, перенесенный в пшеницу из *Aegilops ventricosa*, в настоящее время является наиболее эффективным и широко используемым геном устойчивости церкоспореллёза в селекции пшеницы. Этот ген был перенесен в пшеницу 40 лет назад (Maia 1967). *Pch1* можно идентифицировать, используя в качестве маркера эндопептидазы *Ep-D1* с помощью изоэлектрической фокусировки (McMillin et al., 1986). Разработаны также различные молекулярные маркеры, связанные с *Pch1* (Groenewald et al., 2003, Leonard et al., 2008).

До сих пор был найден только один ген устойчивости к OA и OY, происходящий из мягкой пшеницы, *Pch2* (расположен на хромосоме 7AL), который был обнаружен в старом французском

сорте озимой пшеницы Cappelle-Desprez (de la Peña et al., 1996). Кроме того, считается, что этот сорт содержит некоторые другие менее эффективные локусы устойчивости к OA и OY (Law et al., 1976, de la Peña et al., 1996). Благодаря широкому использованию Cappelle-Desprez в селекции пшеницы, устойчивость растений к церкоспореллёзу была улучшена (Doussinault et al., 1977, Lind 1999). Два RFLP-маркера, фланкирующие *Pch2* на расстоянии 11,0 и 18,8 cM, были разработаны (de la Peña et al., 1996).

Хотя большинство генов устойчивости хорошо изучены, до сих пор маркер-вспомогательная селекция была затруднена из-за отсутствия тесно сцепленных маркеров. Маркер эндопептидаза *Ep-D1* был известен как лучшая рабочая система для идентификации *Pch1* (Santra et al., 2006), но он не подходит для эффективной селекции с использованием высокопроизводительных систем. Маркер *XustSSR2001*-7DL (Groenewald et al., 2003), как известно, связан с *Pch1*, но разнообразный набор генотипов показал (Santra et al., 2006), что этот маркер не так диагностичен, как *Ep-D1* в различных генетических условиях. Три новых STS маркера были опубликованы в качестве кандидатов генов для *Pch1* Leonard et al., (2008).

Цель нашего исследования (Meyer et al., 2010) состояла в том, чтобы разработать маркеры, тесно связанные с *Pch1* и проверить маркеры, доступные для этого гена в отношении их удобства использования в маркерной селекции немецких сортов озимой пшеницы. Таким образом, на основе результатов, полученных для эндопептидазы *Ep-D1* (рис. 51), которая очень тесно связана с *Pch1*, новые молекулярные маркеры были картированы в трёх популяциях двойных гаплоидов.

Рисунок 51 – Изофокусирование эндопептидазы *Ep-D1* на отобранных немецких сортах озимой пшеницы, включая чувствительный «Sr906» и устойчивый «Certo» стандарты. Meyer et al., 2010.

Эти молекулярные маркеры были проанализированы на большой выборке немецких сортов озимой пшеницы, чтобы получить информацию об их полезности для маркер-поддерживающей селекции (MAS). На основе анализа 127 DH-линий, сцепление с *Pch1* (*Ep-D1*) было получено для маркеров *Xorw1, Xorw5, Xorw6, Xcfd175, Xbarc76, Xwmc14, Xcfa2040* и двух дополнительных AFLP маркеров. Из маркеров, протестированных на широком наборе немецких сортов озимой пшеницы, *Xorw1* и *Xorw6* наиболее хорошо подходят для MAS в селекции немецких сортов пшеницы.

Нами (Zanke et al., 2017) было выполнено ассоциативного картирование генома (GWAS) для церкоспореллёза с использованием панели 168 европейских сортов озимой пшеницы, трёх сортов яровой пшеницы и фенотипической оценки церкоспореллёза в полевых испытаниях в трёх средах. Лучшие линейные фенотипические оценки (BLUEs) были рассчитаны во всех вариантах и варьировали от 1,20 (наиболее устойчивые) до 5,73 (наиболее восприимчивые) со средним значением 4,24 и наследственностью h2 = 0,91. Только для 18 сортов (10,5%) был обнаружен высокоустойчивый фенотип церкоспореллёза, который был связан с наличием гена устойчивости *Pch1*.

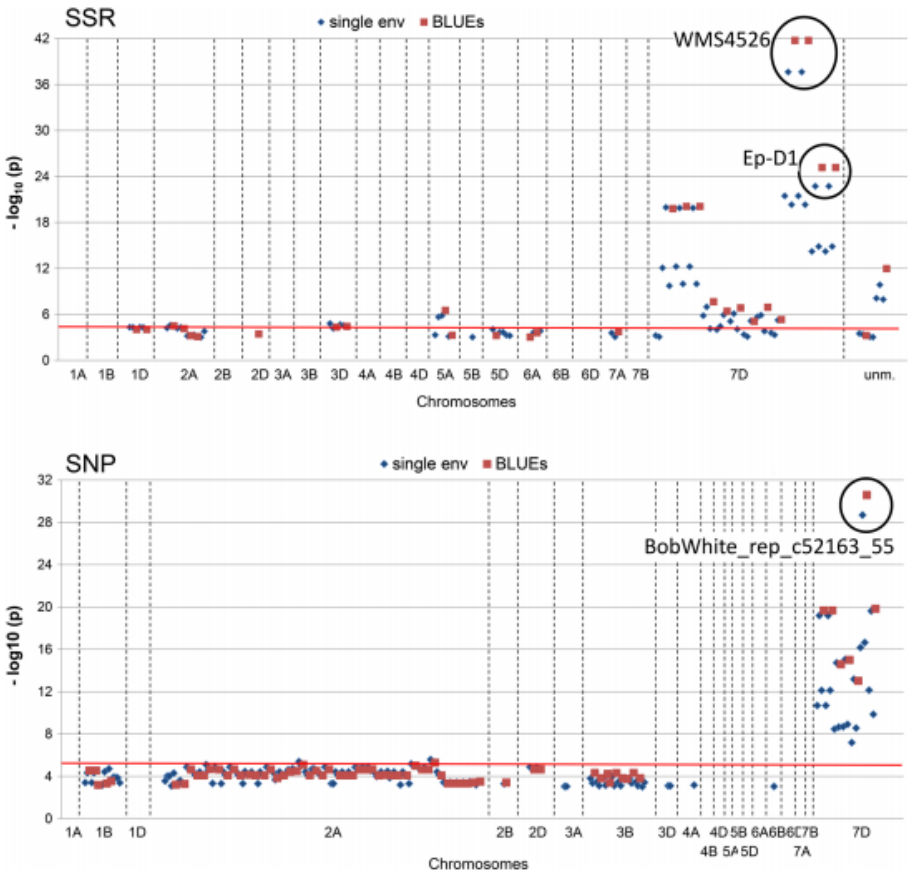


Рисунок 52 – Манхэттен плот для маркеров SSR и SNP, связанных со счётом точек наблюдения в одиночных средах (синие квадраты) и BLUE (красные квадраты) с -log10 (значение P) > 3.0. Красная линия представляет собой соответствующий порог значимости Bonferroni. Zanke et al., 2017.

Данные генотипирования состояли из 732 SSR-маркеров и 7761 SNP-маркеров, полученных из пшеничного чипа 90K iSELECT. В общей сложности 108 SSR и 235 SNP маркер-признак ассоциаций (MTAs) было определено путём рассмотрения ассоциаций с -log (P-значение) ≥3,0. Значительные MTAs церкоспореллёза были найдены на хромосомах 1D, 2A, 2D, 3D, 5A, 5D, 6A, 7A и 7D для SSR-маркеров и хромосомах 1B, 2A, 2B, 2D, 3B и 7D для SNP-

маркеров (рис. 52). Наличие генотипов с рекомбинацией на перенесённом геномном сегменте от *Triticum ventricosum (*syn. *Gastropyrum ventricosum (Tausch)* Á.Löve, расположенной рядом с *Pch1* геном устойчивости на хромосоме 7DL, позволило точное картирование этого гена с потенциальным кандидат-геном Traes-7DL-973A33763, кодирующим белок класса CC-NBS-LRR.

3.2.5 Мучнистая роса

Одно из основных заболеваний ячменя и пшеницы вызвано облигатным биотрофическим аскомицетом мучнистой росой *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* (Bgh). Взаимодействие ячменя с Bgh можно рассматривать как модель взаимодействия растений и патогенов за счет большого количества физиологической, клеточной, биохимической и молекулярной информации об изменениях в хозяевах во время совместимых или устойчивых взаимодействий (Collins et al., 2002, Huckelhoven 2007, Wise et al., 2009) и пользуясь высокой пропускной способностью функциональных инструментов (Douchkov et al., 2005, Ihlow et al., 2008). Кроме того, недавно был достигнут прогресс в выявлении генов, а также эффекторов белков *Bgh* (Bindschedler et al., 2009, Godfrey et al., 2010), которые будут значительно поддержаны доступной теперь последовательностью генома патогена (Spanu et al., 2010). Таким образом, лучшее понимание взаимодействия ячменя - *Bgh* - вместе с *Arabidopsis thaliana* - *Golovinomyces orontii* взаимодействия - будет служить важной моделью для сотен «мучнистая роса – растение» взаимодействий.

В работе (Spies et al., 2012) мы использовали ассоциативное картирование всемирной коллекции ячменя для определения генов кандидатов для рассово-неспецифической устойчивости (race-non-specific resistance (NR)) к мучнистой росе *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (Bgh) и объединили данные с результатами QTL картирования, а также функционально-геномных подходов. Это привело к идентификации 11 связанных генов с подтвержденными доказательствами их важной роли в NR в присутствии гена *Mlo* для базальной восприимчивости к мучнистой росе (рис. 53). Особенно важным в этом отношении был ген, кодирующий транскрипционный фактор *WRKY2*. Наши результаты показали, что использование генетических ресурсов растений и интеграция функционально-геномных с генетическими подходами могут ускорить открытие генов, лежащих в основе NR в ячмене и других сельскохозяйственных культурах.

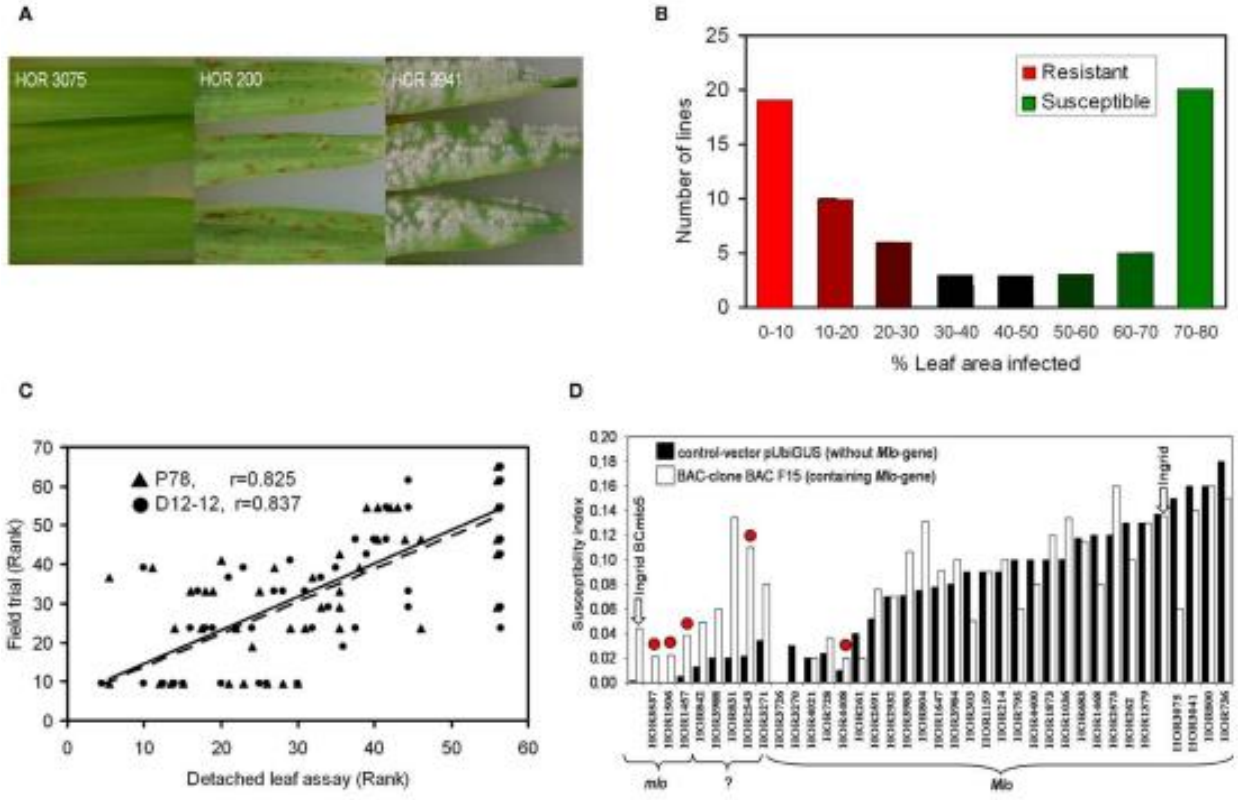


Рисунок 53 – Коллекция ячменя, различающаяся по устойчивости к мучнистой росе на стадии проростков и взрослых растений. **(A)** Примеры сильной (HOR 3075), средней (HOR 200) и слабой (HOR 3941) устойчивости к мучнистой росе. Фотографии сделаны на 7-й день после инокуляциии. **(B)** Фенотипическое распределение коллекции по устойчивости к немецким высоковирулентным штаммам P78 и D12-12 на стадии проростков. **(C)** Корреляция устойчивости на стадии проростков и взрослых растений в теплице и в полевом эксперименте в 2008 году. **(D)** Функциональный анализ аллельного статуса гена *mlo* для устойчивых генотипов с использованием BAC комплементирования. Красные точки указывают генотипы, содержащие *mlo-11* аллель. Spies et al., 2012.

Растительные патогенные грибы производят огромное количество спор, которые рассеиваются ветром или водой в ненаправленном процессе. Поэтому вопрос, как они определяют, что они приземлились в нужном месте, имеет жизненно-важное значение, особенно для мучнистой росы, споры которой могут выжить только на ограниченном числе, в лучшем случае одного, принимающего вида растений. Мы (Weidenbach et al., 2014) исследовали мутант ячменя с уменьшенным эпикукулярным воском листьев и на котором споры ячменя мучнистой росы (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, Bgh) показали снижение прорастания (рис. 54). В дополнение к Bgh также споры неадаптированной к мучнистой росе пшеницы и Arabidopsis проросли хуже на этом мутанте, предлагая эволюционную консервированную функцию компонентов растительного воска у патогенов мучнистой росы.

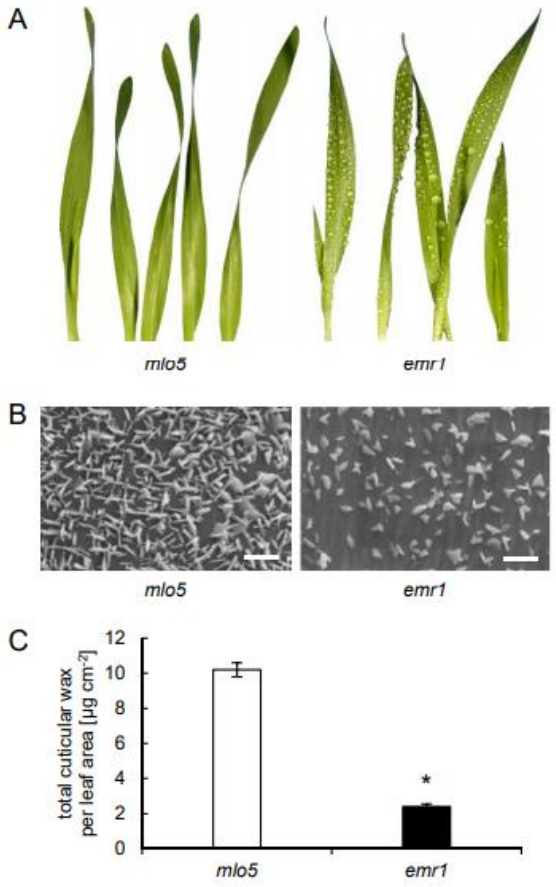


Рисунок 54 – Листья мутанта ячменя *emr1* с изменённым эпикулярным восковым слоем (wax). (A) Удержание воды на первичных листьях *emr1* мутантного растения в сравнении с Ingrid*mlo5*. (B) Сканирующая электронная микроскопия (SEM) поверхности листьев ячменных генотипов Ingrid*mlo5* и *emr1* (шкала bars = 1 µm). (C) Эпикутикулярный воск извлекали хлороформом из листьев растений Ingrid*mlo5* или *emr1* и осаждали бис-(N,N-триметилсилил) трифторацетамидом. Количество восковых компонентов определяли по GC-FID, а общее количество воска рассчитывали, как сумму единичных компонентов. Колонки представляют собой средние значения трёх независимых измерений (n = 3) ± SD с 5 первичными листьями, измеренными на генотип и реплицируемые. Weidenbach et al., 2014

Ген ячменя, ответственный за восковой фенотип, был клонирован и идентифицирован как 3-KETOACYL-CoA SYNTHASE (*HvKCS1*), белок, который является частью комплекса удлинения жирных кислот, необходимых для синтеза эпикутических восков. Анализ GC-MS показал, что у мутанта было значительно меньше длинноцепочных жирных кислот с длиной цепи выше C24. Дополнение мутанта восстановило фенотип дикого воска и преодолело задержку с прорастанием *Bgh*. Кроме того, трансгенные растения арабидопсиса с заблокированным *AtCUT1*, ближайшему гомологу к *HvKCS1*, показали тот же фенотип относительно адаптированных и

неадаптированных грибов мучнистой росы, указывающих не только функциональное сохранение ячменного и арабидопсисного белка в биосинтезе воска, но и в обеспечении предпосылок для развития мучнистой плесени. Наши выводы подразумевают, что общий механизм определения для распознавания поверхностей растений эволюционно отдалёнными формами мучнистой росы существовал примерно 150 миллионов лет назад до эволюционного раздела между одно- и двудольными растениями.

3.2.6 Устойчивость к вирусам

В ряде европейских стран выращивание зерновых осложняется наличием вирусных заболеваний, вызванными вирусом почвенной мозаики зерновых культур, передаваемым через почву (*SBCMV*) и вирусом веретеновидной полосатой мозаики пшеницы (*WSSMV*) (Budge et al., 2008, JeZewska et al., 2008, Kastirr et al., 2006, Vaïanopoulos et al., 2006, Vallega et al., 2006). *SBCMV* является членом рода *Furovirus* и для которого определение семейства до настоящего времени не осуществлено (Hariri and Mayer, 2007). *SBCMV* поражает зерновые в Европе, включая рожь, мягкую пшеницу, твердую пшеницу и тритикале. *WSSMV* относится к роду *Bymovirus* и семейству *Potyviridae* (Chen et al., 1999). Последний больше известен в Северной Америке, но также сообщалось о заражении зерновых культур в Европе (Kühne, 2009). Переносчиком (вектором) для обоих вирусов является биотрофический корневой паразит *Polymyxa graminis* (Kanyuka et al., 2003, Slykhuis and Barr, 1978). Поскольку споры *P. graminis* сохраняются в почве, вирусы, передаваемые через почву, остаются в ней жизнеспособными в течение десятилетий, заражённые почвы становятся непригодными для выращивания восприимчивых зерновых (Driskel et al., 2004, Kanyuka et al., 2003). Так как ни химический контроль вируса, ни контроль переносчика, ни севооборот не являются эффективными, создание устойчивых сортов является единственным способом защиты растений (Ordon et al., 2009).

Заражение *SBCMV* вызывает потери от 40 до 50% урожайности пшеницы (Bayles et al., 2007, Kanyuka et al., 2004) и снижение урожайности зерна на 25-32% после инфекции *WSSMV* (Miller et al., 1992, Nguyen and Pfeifer, 1980). Предполагаемые потери урожайности у ржи соответствуют потерям пшеницы. В Германии происходит увеличение площади сельскохозяйственных полей, инфицированных *SBCMV* и / или *WSSMV* (Huth et al., 2007, Kastirr et al., 2006), что подчеркивает необходимость в устойчивых сортах, которые пока не доступны. Европейские и американские сорта мягкой и твёрдой пшеницы показывают высокий уровень устойчивости к *SBCMV* (Budge et al., 2008, Kanyuka et al., 2004, Vallega et al., 2006). Ткже были зарегистрированы европейские и американские сорта мягкой пшеницы, показывающие высокую степень устойчивости к *WSSMV* (Budge et al., 2008, Cadle-Davidson et al., 2006, Miller et al., 1992).

В отличие от пшеницы, у ржи не было выявлено ни одного геномного региона, участвующего в устойчивости к вирусу, передаваемом через почву. В пшенице были обнаружены QTL или основные гены для устойчивости к SBCMV и вирусу пшеничной мозаики (*SBWMV*), который тесно связан с *SBCMV*. Устойчивость к *SBCMV* была описана как количественно-унаследованный признак, контролируемый двумя QTL с основными эффектами и дополнительными незначительными QTL. Bass et al., (2006) и Perovic et al., (2009) картировали локус устойчивости *SBCMV Sbm1* на хромосоме 5DL мягкой пшеницы. Второй локус для устойчивости к *SBCMV* в мягкой пшенице, *Sbm2*, был идентифицирован на хромосоме 2BS (Bayles et al., 2007). В твердой пшенице основной QTL был обнаружен на хромосоме 2BS, которая соответствует той же геномной области как *Sbm2* у мягкой пшеницы вместе с дополнительными незначительными QTL, расположенными на нескольких других хромосомах (Maccaferri et al., 2011a, Maccaferri et al., 2011b, Russo et al., 2012). Устойчивость *WSSMV* у мягкой пшеницы считается контролируемой несколькими генами, так van Koevering et al., 1987 и Khan et al., 2000 картировали ген со значительным эффектом на пшеничной хромосоме 2DL. В том же геномном регионе на 2DL был обнаружен QTL для устойчивости к близкородственному вирусу желтой мозаики пшеницы (*WYMV*) (Kojima et al., 2015, Liu et al., 2005).

Производство ржи в европейских зонах выращивания ограничено вирусом зерновых культурой мозаики (*SBCMV*) и вирусом веретеновидной полосатой мозаики (WSSMV). На сегодняшний день ни один европейский сорт ржи не обладает устойчивостью к этим вирусам. В нашем исследовании (Wiltrud et al., 2016) мы использовали стратегию количественного картирования локуса признака (QTL) для определения геномных областей устойчивости к вирусам *SBCMV* и *WSSMV*, полученным из генетических ресурсов ржи. Три популяции, каждая из которых состояла из 100 линий, расщепляющихся по устойчивости к *SBCMV* и/или *WSSMV*, были генотипированы с помощью AFLP-, SSR- и SNP- маркеров в поколении F_2. Реакция этих трех популяций на заболевание оценивалась в течение двух лет в трёх полевых пунктах, где почвы естественным образом были заражены *SBCMV* и *WSSM*. В комбинированном анализе в различных средах один QTL для устойчивости к *SBCMV* на хромосоме 5R объяснил 31,9 % фенотипической вариации в одной из популяций. Для устойчивости к *WSSMV* нами был обнаружен на хромосоме 7R один QTL, объясняющий до 64,0% фенотипической вариации в каждой из трёх популяций (рис. 55).

Дополнительные QTL для устойчивости к *SBCMV* или *WSSMV* были обнаружены при анализе отдельных сред. На гомеологической группе *Triticeae* 5 мы обнаружили наличие гомологии основного QTL для *SBCMV* устойчивости между геномами пшеницы и ржи. Полученные нами результаты, позволили заложить основу для выработки комплексной селекционной стратегии для борьбы с этим заболеванием.

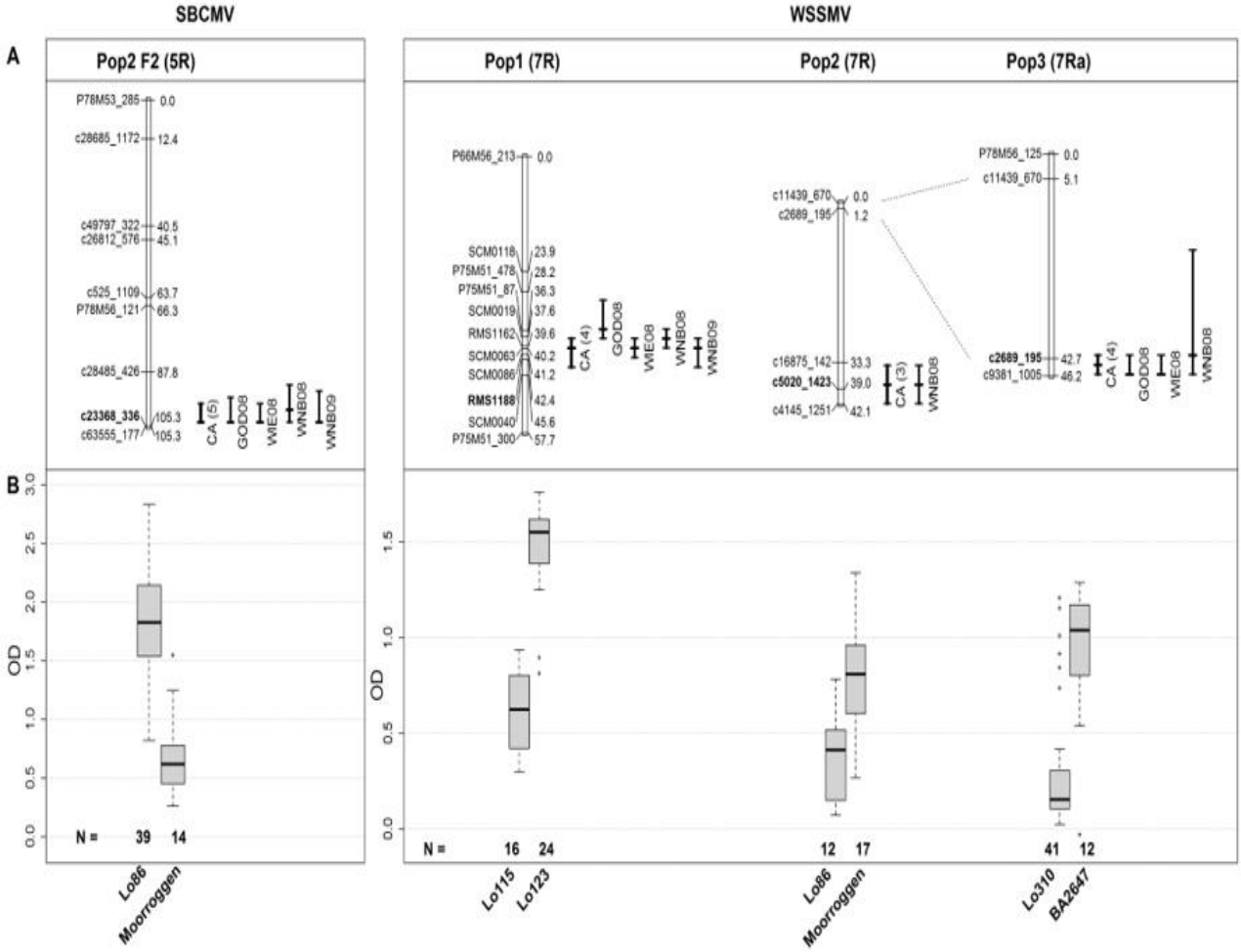


Рисунок 55 – Картирование и аллельные эффекты основного QTL для устойчивости к *SBCMV* и *WSSMV*. **A** Частичные генетические карты показывают хромосому 5R в Pop2 с QTL для устойчивости к *SBCMV* и хромосому 7R в Pop1, Pop2 и Pop3 с QTL для устойчивости к *WSSMV*. Названия маркеров показаны слева, а позиции маркеров в cM - справа от каждой группы сцепления. Интервалы поддержки QTL показаны в виде вертикальных чёрных полос. Общие маркеры между связующими группами соединены пунктирными линиями. Левая и правая границы интервалов поддержки QTL и позиция вершины обозначены как горизонтальные штрихи. Наиболее близкий к пику QTL маркер, оцениваемый при перекрёстной проверке, выделен жирным шрифтом. **B** Бох-плоты, представляющие значения ELISA из линий, гомозиготных для аллеля устойчивости или восприимчивости на ближайшем фланговом маркере QTL, показанном в панели A.. N = размер образца. Erath et al., 2016.

3.2.7 Пиренофороз

Пиренофороз, вызванный аскомицетом *Pyrenophora tritici-repentis* (Died) *Drechs*. (anamorph *Drechselera tritici-repentis* Died.) является серьёзным заболеванием листьев пшеницы во всем мире. Поражение может привести к ощутимым потерям урожайности путём уменьшения фотосинтетической поверхности листьев, что ведёт к уменьшению полноты налива зерна и уменьшению количества зёрен в колосе (Shabeer and , 1988). После заражения вирулентные расы *P. tritici-repentis* вызывают два различных симптома: пиренофорозный некроз и обширный хлороз на восприимчивых сортах пшеницы. Эти симптомы являются следствием производства патогеном различных грибных токсинов. Устойчивость или восприимчивость к различным токсинам и расам возбудителя находится под генетическим контролем у растения-хозяина. Ген *Tsn1* на длинном плече пшеничной хромосомы 5B придаёт чувствительность к ToxA (Faris et al., 1996, Anderson et al., 1999). На основе генетического клонирования *Tsn1* показано его сходство с протеинкиназой и нуклеотидными сайтами связывания лейцин богатых повторов (NBS-LRR) генов устойчивости растений (Faris et al., 2010). Чувствительность к ToxB и ToxC определена геном *Tsc2* (Friesen and Faris 2004) на хромосомном плече 2BS и *Tsc1* на хромосомном плече 1AS (Effertz et al., 2002). Два рецессивных гена *Tsr1*, расположенных на хромосоме 5BL, контролируют устойчивость и восприимчивость к некрозу, индуцированному расой 2, в то время как *Tsr6*, расположенный на хромосоме 2BS, определяет устойчивость к расе 5 (Singh et al., 2010). В последнее время также появились сообщения о картировании количественной устойчивости (Faris & Friesen, 2005, Chu et al., 2008, 2010, Gurung et al., 2011, Li et al., 2011, Faris et al., 2012). Как и в нашем исследовании (Kollers et al., 2014), Gurung et al., (2011) применили подход ассоциационного картирования для изучения устойчивости к расам *P. tritici-repentis* 1 и 5 на яровой пшенице. Применение DArT-маркеров привело к подтверждению уже известных, а также открытию новых геномных регионов.

Целью наших исследований (Kollers et al., 2014) было выяснение генетической архитектуры устойчивости к пиренофорозу с использованием коллекции современных европейских сортов озимой пшеницы. Этот набор сортов был использован нами ранее для изучения устойчивости к фузариозу колоса и септориозу (Kollers et al., 2013a, b) и состоял из 358 сортов озимой пшеницы и 14 сортов яровой пшеницы (рис. 56). На основе данных полевых опытов в двух экспериментах и полученных оценок (BLUEs) нам удалось выявить с помощью смешанной линейной модели в общей сложности 90 ассоциаций признак-маркера (MTA) с существенными с -log10 (значение P) 3.0 величинами. В то время как структура наследования устойчивости к пиренофорозу оказалась количественной, были выявлены уже известные

локусовые устойчивости или чувствительности, такие как *Tsn1* на хромосоме 5B, *tsn2* или *tsn5* на хромосоме 3B и *Tsc2* или *Tsr6* на хромосоме 2B. Кроме того, были получены доказательства для новых локусов. Нами наблюдались аддитивные эффекты благоприятных или неблагоприятных аллелей и было предложено применение геномного отбора в качестве возможной стратегии дальнейшей селекции.

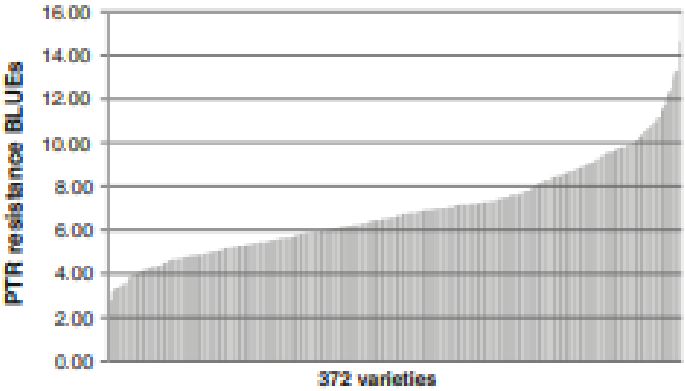


Рисунок 56 – Фенотипическое распределение оценки к устойчивости к пиренофорозу *Pyrenophora tritici-repentis* с использованием 372 сортов пшеницы. Kollers et al 2014.

Представленные в разделе 3.2 научные работы охарактеризовали прогресс и успехи, достигнутые в изучение важнейших заболеваний зерновых культур, успешно продемонстрировали возможности картирования важных генов и QTL с последующим клонированием и определением их структуры и функций. Одновременно представлены возможности использования молекулярных маркеров для отбора генетического материла и современной селекции зерновых культур. Всё это позволит нам успешно использовать полученные знания на ранее малоизученных комплексных заболеваниях зерновых культур, таких как, к примеру снежная плесень озимых зерновых культур, вызываемая комплексом почвенных грибов *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels and I. C. Hallett и *M. majus* (Wollenweber) Glynn & S.G. Edwards. (Ponomareva et al., 2020, Gorschkov et al., 2020).

3.3 Генетические исследования зерновых культур, направленные на увеличение устойчивости к абиотическому стрессу

3.3.1 Низкотемпературный стресс

По сравнению с другими зерновыми злаками, такими как пшеница и ячмень, рожь более устойчива к низким температурам (Fowler and Limin, 1987) и поэтому представляет собой

идеальную модель для исследования генетической архитектуры зимостойкости зерновых. В силу высокой устойчивости к абиотическому стрессу, рожь является ценной культурой в регионах возделывания, где большинство других зерновых культур не рентабельно (Miedaner 2013). Высокий уровень зимостойкости позволяет выращивать озимую рожь в северных и континентальных районах возделывания. По мере изменения климата метеорологи прогнозируют, что холодные зимние экстремальные явления будут чаще встречаться в северном полушарии, несмотря на глобальное потепление (Petoukhov and Semenov, 2010, Sorokina et al., 2016). В этих регионах с высоким абиотическим стрессом производство ржи эффективно только в том случае, если высокая урожайность сочетается с высоким уровнем зимостойкости.

Генетическая основа, лежащая в основе толерантности к заморозкам, была исследована у видов ячменя, однозерной и мягкой пшеницы. Два основных фактора толерантности к заморозкам были определены в группе 5 гомологичных хромосом зерновых культур. Локус устойчивости к низким температурам *Fr 1* тесно связан с локусом яровизации *Vrn 1*. Локус устойчивости к низким температурам *Fr 2* расположен около 30 сМ на удалении от *Vrn 1* локуса у пшеницы в кластере генов фактора транскрипции, принадлежащих к *Cbf* семейству генов (Båga et al., 2007, Pasquariello et al., 2014). Анализы, проведенные на мягкой пшенице и ячмене, показали, что эти два QTL объясняют от 30 до 40% фенотипической изменчивости устойчивости к низким температурам, оцененной в контролируемых условиях в тесте на замораживание (Båga et al., 2007, Francia et al., 2004). Остальные изменения, скорее всего, определяются генами с незначительными эффектами (Thomashow 1999, Zhao et al., 2013).

Понимание генетической архитектуры морозостойкости у озимой ржи очень важно для программ селекции ржи. Уровень устойчивости к заморозкам высокоурожайных европейских элитных сортов ржи недостаточен для обеспечения рынков семян канадских и российских производителей зерна в климатически неблагоприятных географических регионах. Генетические ресурсы, адаптированные к этим регионам, как ожидается, будут демонстрировать хорошие возможности зимостойкости, которые могут быть использованы в селекции для повышения устойчивости к низким температурам в европейских программах селекции.

В нашей работе (Erath et al., 2017) мы провели исследование материала, полученного от скрещивания европейской инбредной линии озимой ржи Lo157 с морозоустойчивыми растениями из канадского сорта Puma (Shebeski et al., 1973), генетического ресурса, адаптированного к условиям повышенного морозного стресса. Линии как таковые и материал от тест-скрещиваний оценивался нами на устойчивость к низким температурам. Корреляция между линией как таковой и потомством тест-кросса свидетельствует о потенциале селекции морозоустойчивых гибридных сортов ржи, спрос на которые неуклонно растёт в Восточной Европе (Geiger и Miedaner, 2009) и Северной Америке (Корзун, персональное сообщение).

Эффективный прогресс в селекции улучшенных сортов зависит от практического применения, времени и экономии средств для фенотипирования. Из-за сильного влияния окружающей среды на экспрессию генов устойчивости к низким температурам (Fowler и Limin, 2004, Gray et al., 1997), надёжное фенотипирование в полевых испытаниях требует тщательного тестирования на нескольких участках. Условия для таких полевых испытаний могут быть неблагоприятными или технически сложными из-за переменного снежного покрова, повреждения снежной плесенью или умеренных температур, которые являются неоптимальными для фенотипирования морозостойкости. Различные типы испытаний замораживания в контролируемых условиях были разработаны для облегчения фенотипирования к устойчивости к низким температурам и повышения повторяемости результатов испытаний (Fowler et al., 1973, Pomeroy and Fowler, 1973, Skinner and Mackey, 2009). Тесная взаимосвязь между устойчивостью к низким температурам, оцениваемым на местах и в контролируемых тестах замораживания, может уменьшить дорогостоящие полевые испытания или заменить их в случае низкой точности, тем самым ускоряя прогресс отбора в программах селекции. Отбор на устойчивость к заморозкам также может быть улучшен за счёт наличия и использования информативных молекулярных маркеров. Большие эффекты QTL на *Vrn 1* и *Fr 2* локусах уже были использованы на основе маркерной селекции для улучшения морозоустойчивости в ячмене (Akar et al., 2009, Tóth et al., 2004). Генетические вариации в этих локусах могли позволить провести оценку потенциала элитного селекционного материала и генетических ресурсов ржи для повышения морозостойкости. У ржи анализ генома и детальное исследование геномных регионов, участвующих в морозоустойчивости, сдерживаются большим геномом с наличием большого количества повторяющихся последовательностей ДНК (Doležel et al., 1998). Вместе с тем, современное развитие молекулярных инструментов и наличие ресурсов с информацией о ДНК структуре генома открыло новые возможности для геномных исследований у ржи (Bauer et al., 2017, Haseneyer et al., 2011).

В нашем исследовании (Erath et al., 2017) мы определили геномные области, участвующие в устойчивости к низким температурам у озимой ржи, используя фенотипические данные, полученные в полевых испытаниях и в контролируемых условиях заморозки. Целью нашего исследования было (1) определить количество, местоположение и структуру геномных регионов, участвующих в устойчивости к низким температурам в F_2 популяции озимой ржи с помощью анализа QTL, (2) определить оптимальную стратегию отбора в отношении платформы фенотипирования растительного материала и модели отбора с учётом генетической архитектуры устойчивости к низким температурам, и (3) оценить структуру популяции европейского селекционного материала и генетических ресурсов по локусам *Fr R2* и *Fr 1* для оценки их потенциала для QTL устойчивости к низким температурам. Линии как таковые и их

экспериментальные скрещивания были фенотипированы в контролируемом тесте замораживания и в многолокационных полевых испытаниях в России и Канаде. Три QTL были обнаружены на хромосомах 4R, 5R и 7R в разных экспериментах (рис. 57).

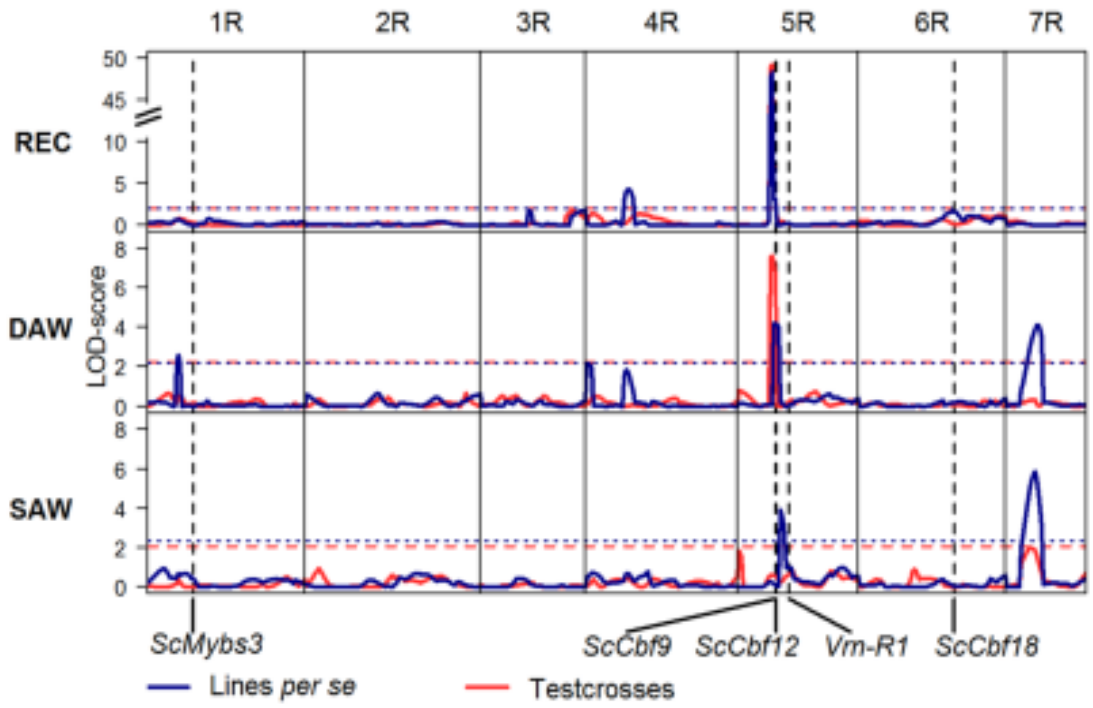


Рисунок 57 – QTL анализ популяции F_2 Lo157xPuma. LOD-значения показаны для объединённого анализа во всех экспериментах для всех семи хромосом (1R-7R) ржи. Отрастание после заморозков (REC), развитие после зимовки (DAW) и сохранение после зимовки (SAW) указано для линий (синим цветом) и для их скрещиваний (красным цветом). Erath et al., 2017.

QTL на хромосоме 5R совпал с геномной областью расположения локуса устойчивости к низким температурам *Fr2* у зерновых культур. Было установлено, что аллель Puma в локусе *Fr2* значительно повышает толерантность к заморозкам. Сравнение прогностической способности, полученной из модели на основе QTL с различными моделями геномного прогнозирования, показало, что помимо нескольких крупных эффектов QTL, небольшие эффекты SNP способствуют геномной дисперсии устойчивости к низким температурам у ржи. Модели геномного прогнозирования, присваивающие большой вес локусу *Fr2*, позволяют увеличить интенсивность отбора для устойчивости к низким температурам путём предварительного отбора перспективных растений-кандидатов на основе анализа генома.

Поскольку рожь (*Secale cereale* L.) наиболее морозоустойчивая из всех зерновых культур, она является идеальной моделью зерновых для исследования генетических основ

морозостойкости (frost tolerance = FT), сложного признака с полигенным наследованием. В нашей работе (Li et al., 2011a) мы использовали 201 генотип из пяти популяций озимой ржи из Восточной и Средней Европы для изучения ассоциации с использованием 161 SNPs полиморфизмов и девяти Indel полиморфизмов, ранее идентифицированных из двенадцати генов-кандидатов из механизма устойчивости к низким температурам у растений. Фенотипический анализ данных FT на трёх различных фенотипических платформах (контролируемых, полуконтролируемых и полевых) выявил значительные генетические вариации в исследуемом растительном материале. Были выявлены статистически значимые (P - 0.05) связи между FT и SNPs/гаплотипов генов-кандидатов. Два SNPs из *ScCbf15* и один из *ScCbf12*, ведущие к аминокислотным обменам, были значительно связаны с FT на всех трёх фенотипных платформах. Двусторонний эффект эпистаза был обнаружен между 14 парами генов-кандидатов. Относительно низкие и средние эмпирические корреляции ассоциаций SNP-FT наблюдались на всех трёх платформах, подчеркивая необходимость многоуровневых экспериментов для вскрытия сложных связей между генотипами и FT у ржи. Результаты этого исследования подтвердили результаты исследований на двух родительских популяциях о важной роли *Cbf* генов в FT контроле.

В следующей работе для изучения генетического разнообразия и степени генетического сцепления (linkage disequilibrium = LD) мы (Li et al., 2011b) проанализировали одиннадцать генов-кандидатов и 37 SSR-маркеров на 201 образце из пяти восточно- и среднеевропейских популяций ржи. В общей сложности 147 однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs) и девять полиморфизмов удаления/вставки ДНК были найдены в пределах 7639 п.н. последовательности ДНК из одиннадцати генов-кандидатов, в результате чего средняя частота SNP составила 1 SNP / 52 bp. Нуклеотид и гаплотип разнообразие у кандидат-генов были высокими со средними значениями π = 5,6 x 10-3 и Hd 0,59, соответственно. Согласно анализу молекулярной дисперсии (AMOVA), большая часть генетической вариации была найдена между индивидуальными растениями в популяциях. Частоты гаплотипа заметно различались между генами-кандидатами. Для *ScCbf14, ScVrn1* и *ScDhn1* был обнаружен один доминирующий гаплотип, в то время как для других 8 генов (S*cCbf2, ScCbf6b,* ScCbf111, *ScCbf12, ScCbf15, ScIce2* и *SCDhn3*) была выявлена более сбалансированная частота гаплотипа (рис. 58).

Внутригенный LD быстро распался, в среднем на участке около 520 п.н. Популяции из Средней Европы существенно не отличалось от четырёх восточноевропейских популяций по частотам гаплотипов или по уровню разнообразия нуклеотидов. Низкий уровень LD у ржи по сравнению с самоопыляющимися видами предполагает высокое разрешение в картировании полногеномных ассоциаций.

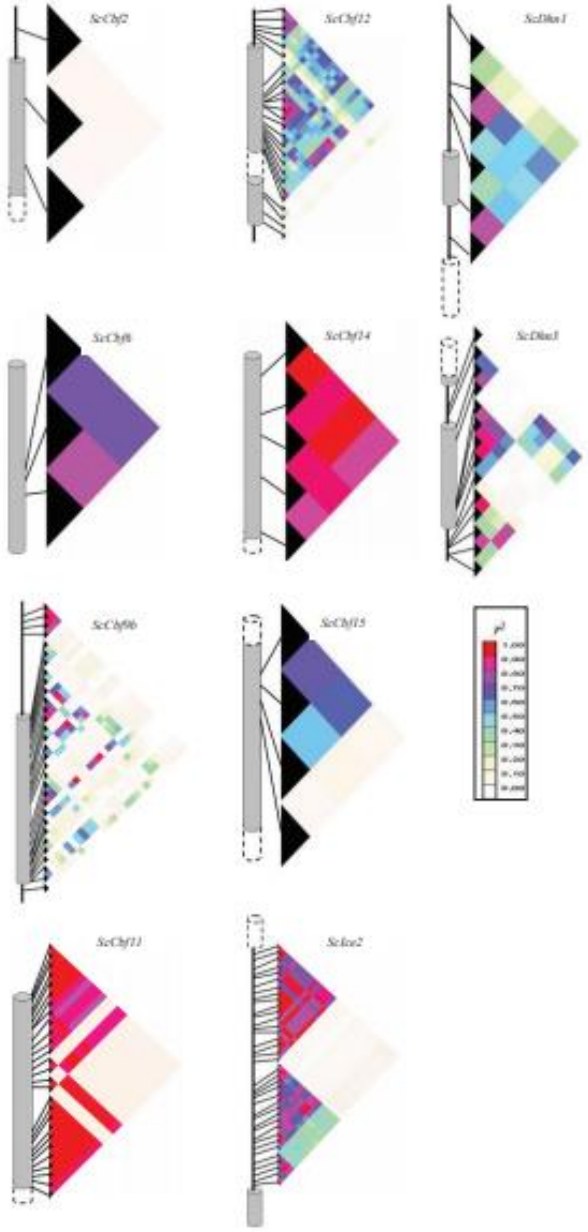


Рисунок 58 – LD тепловой плот для десяти генов-кандидатов. Анализируются последовательности, включающие промоторные и полные кодирующие последовательности *ScCbf6* и *ScCbf9B*, а также частичные кодирующие последовательности *ScCbf12*, *ScCbf14* и *ScCbf15*. Экзоны и 5'- или 3'-фланговые области представлены серыми цилиндрами и чёрной линией соответственно. Белые цилиндры со штриховыми линиями обозначают не усиленные экзоны. Чёрные треугольники представляют полиморфные участки, начинающиеся с "SNP1" в верхней части каждого участка. Каждая сетка представляет собой силу LD, оцененную r^2 для каждого парного сравнения полиморфных участков с малой частотой аллелей (MAF) >0.05. Приведен цветовой код для значений r^2. Li et al., 2011.

Устойчивость к абиотическому стрессу у пшеницы имеет решающее значение для повышения стабильности урожайности, но её генетическая основа плохо изучена. Чтобы получить представление о генетической архитектуре устойчивости к заморозкам, мы (Zhao et al., 2013) оценили большую популяцию картирования, содержащую 1739 линий и гибридов пшеницы (*Triticum aestivum* L.), адаптированных в Центральной Европе в полевых испытаниях в Германии. Весь материал был генотипирован с помощью 9 k SNP чипа для мягкой пшеницы. Мы установили, что аддитивные эффекты преобладают над эффектами доминирования. Двухмерное сканирование генома выявило наличие эпистатических эффектов (рис. 59).

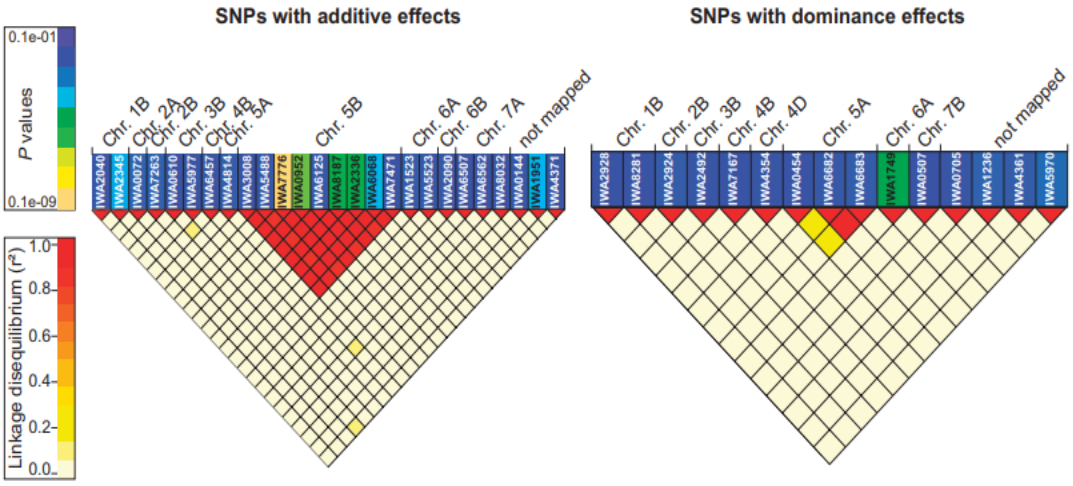


Рисунок 59 – Тепловой плот демонстрирует *P*-значения SNP-маркеров, имеющих достоверный эффект на аддитивное и доминантное проявление признака зимостойкости. Неравновесное состояние сцепления между маркерами измеряется квадратом Пеарсон корреляции (r^2). Zhao et al., 2013.

При использовании полногеномной ассоциации в сочетании с надёжной стратегией перекрёстной проверки был определен один локус устойчивости к заморозкам с основным эффектом, расположенным на хромосоме 5B. Этот локус не был в генетическом сцеплении с известными локусами устойчивости к заморозкам *Fr-B1* и *Fr-B2*. Использование обнаруженных диагностических маркеров на хромосоме 5B, однако, не позволяет с высокой точностью прогнозировать устойчивости к заморозкам. Применение подходов геномной селекции, которые учитывают также локусы с небольшими размерами эффекта, позволило значительно улучшить прогнозирование генетической вариации устойчивости к заморозкам у пшеницы. Разработанная нами модель прогнозирования представляет большую ценность для селекции на устойчивость к заморозкам, потому что этот признак варьирует в значительных пределах по годам, и,

следовательно, является трудной целью для обычного фенотипического отбора в селекции зерновых культур.

3.3.2 Засухоустойчивость

Засуха является одним из наиболее серьёзных абиотических факторов стресса, которые возникают на протяжении всего развития растения и могут привести к изменению физиологии растения и значительно ограничить урожайность сельскохозяйственных культур. В ходе эволюции растения развили целый ряд защитных механизмов, которые, как правило, обеспечиваются несколькими, а не отдельными генами (Pennisi 2008). Так у ячменя QTL устойчивости к засухе были локализованы почти на каждой хромосоме (Chen et al., 2010, Diab et al., 2004, Teulat et al., 2002, Tondelli et al., 2006, von Korff et al., 2008) Однако на сегодняшний день собрано мало информации о геномном расположении генов, регулируемых засухой, которые выражены в процессе развития растений, либо на поздних репродуктивных стадиях и влияющих на урожайность и качество семян. Хотя продуктивность зерновых значительно возросла после их одомашнивания, как положительная реакция на методическую селекцию, есть признаки, у которых растущая фиксация элитных аллелей в современной селекции уже тормозит дальнейший генетический прогресс. В условиях изменения климата эти комбинации элитных аллелей могут стать субоптимальными и потребуют поиска более адаптированных аллелей среди местного материала или диких сородичей (Feuillet et al., 2008). Так популяция дикого ячменя (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*, в дальнейшем именуемая *H. spontaneum*) оказалась очень благоприятной генетической базой для ряда агрономических признаков (Schmalenbach et al., 2009, von Korff et al., 2006), включая биотические (Backes et al., 2003, von Korff et al., 2005) и абиотическую устойчивость к стрессу (Chen et al., 2010, Shavrukov et al., 2010, Guo et al., 2009, Hubner et al., 2009, James et al., 2008).

Наше исследование (Worsh et al., 2011) было основано на характеристике генетических изменений у ячменя с целью повышения его реакции на устойчивость к засухе. Экспрессия регулируемых засухой генов отслеживалась во время роста растений (рис. 60), с последующей интеграцией этих генов в генетическую SNP карту ячменя (рис. 61). Были определены гаплотипы у 17 генов биосинтеза / деградации крахмала, при этом особенно высокий уровень вариации гаплотипа был обнаружен в генах, участвующих в синтезе сахарозы (типы I и II) и синтезе крахмала.

Нами была изучена способность коллекции из 50 форм ячменя поддерживать содержание зернового крахмала в условиях засухи. Высокий уровень вариации гаплотипа между генами

биосинтеза/деградации крахмала в прародителях культивируемого ячменя показывает, что одомашнивание и размножение значительно уменьшили их аллельное разнообразие в нынешних элитных сортах. Всё более узкий генетический фон, характерный для современного селекционного материала сельскохозяйственных культур, представляет собой серьёзную проблему для селекции сортов, которые требуют дополнительной адаптации к ожидаемым изменениям климата. Исходя из этого, высокоприоритетные научные исследования должны быть направлены на выявление соответствующих аллельных вариаций, присутствующих как в самом растение, так и в его прародителях.

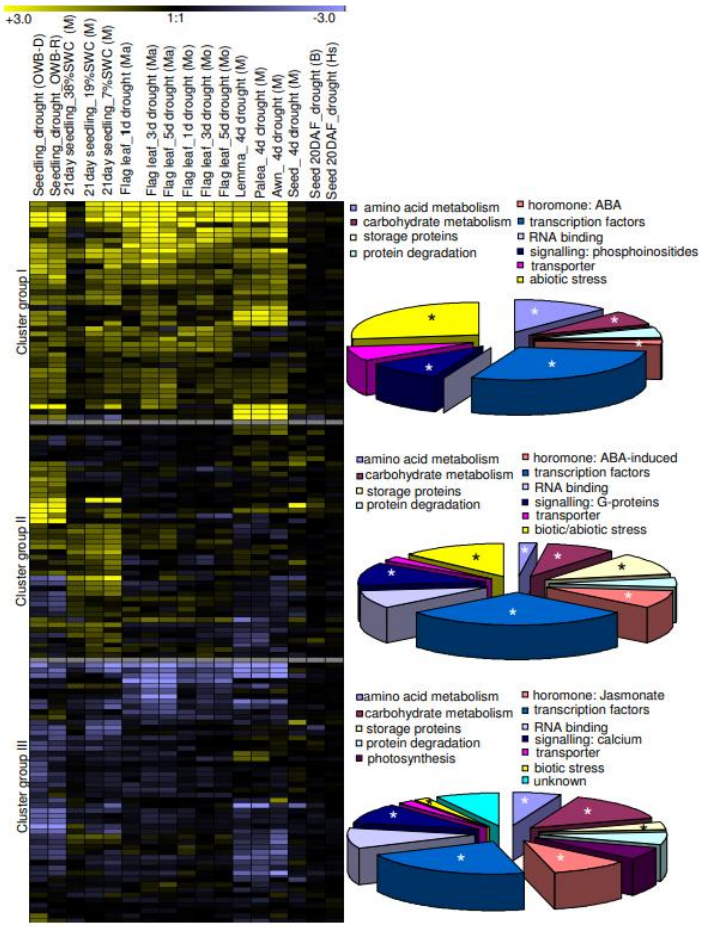


Рисунок 60 – Экспрессивные профили генов ячменя, реагирующих на засуху. Соотношения выражений (засуха против контроля) имеют цветовую кодировку: темно-жёлтый >6 сложенный вверх-регулируемый, чёрный без изменений, фиолетовый >6 сложенный вниз-регулируемый. Пропорция генов в пределах заданной группы функциональных транскриптов показана на соответствующей круговой диаграмме справа со значительно перепредставленными категориями генов, обозначенными символом звезды. Данные по экспрессии генов относятся к cvs. Brenda (B), Morex (M), Morocco (Mo), Martin (Ma), Oregon Wolf Barley-Dominant (OWBD), Oregon Wolf Barley-Recessive (OWB-R), Hs (*H. spontaneum* HS584). Worsh et al., 2011.

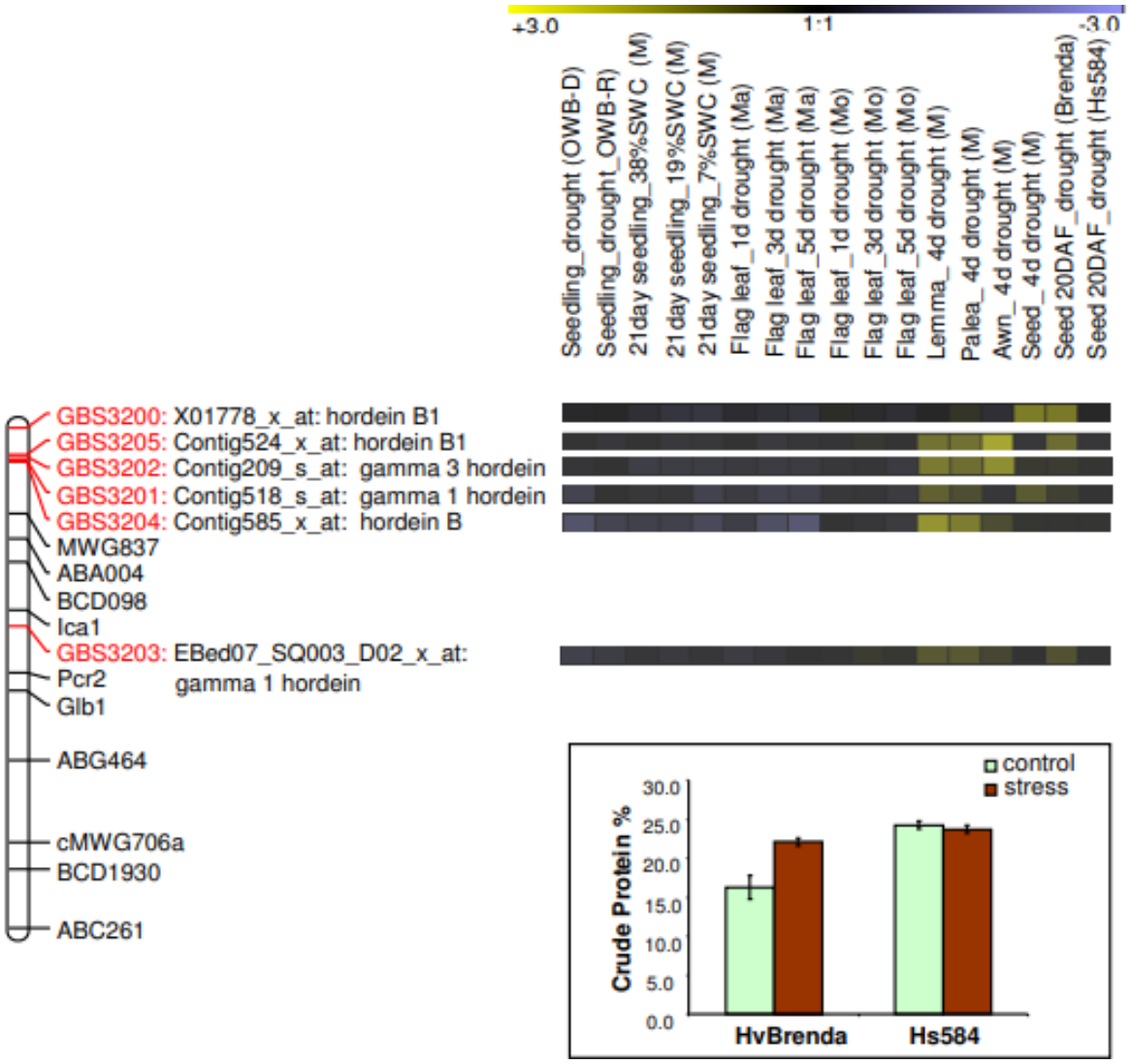


Рисунок 61 – Кластер богатых серой генов гордеина на коротком плече хромосомы 1H ячменя 1H (левая панель). В нижней панели показан процент сырого протеина, рассчитанный на основе азота семян. (N%) для двух родителей линии интрогрессии (*H.vulgare* сорт Brenda и *H. spontaneum* 584) от контрольных и засушливых стрессовых обработок. Worsh et al., 2011.

Известно, что абсцизовая кислота (abscisic acid, ABA) является центральным элементом в растениях в стрессовых реакциях на засуху. Однако неясно, каким образом переменные уровни ABA в краткосрочной и долгосрочной засухе влияют на стресс и рост сельскохозяйственных культур. В нашем исследовании (Seiler et al., 2014) мы рассмотрели эту проблему с помощью сравнительного анализа, используя две элитные селекционные линии ячменя, которые показывают senescence или stay-green фенотипы под влиянием засухи и путём использования трансгенных линий ячменя, которые экспрессируют AtNCED (Arabidopis thaliana 9-cisepoxycarotenoid dioxygenase) последовательность кодирования или РНК последовательность ABA8'-OH (ABA 8’-hydroxylase) под контролем засухо-индуцируемого промотора ячменя.

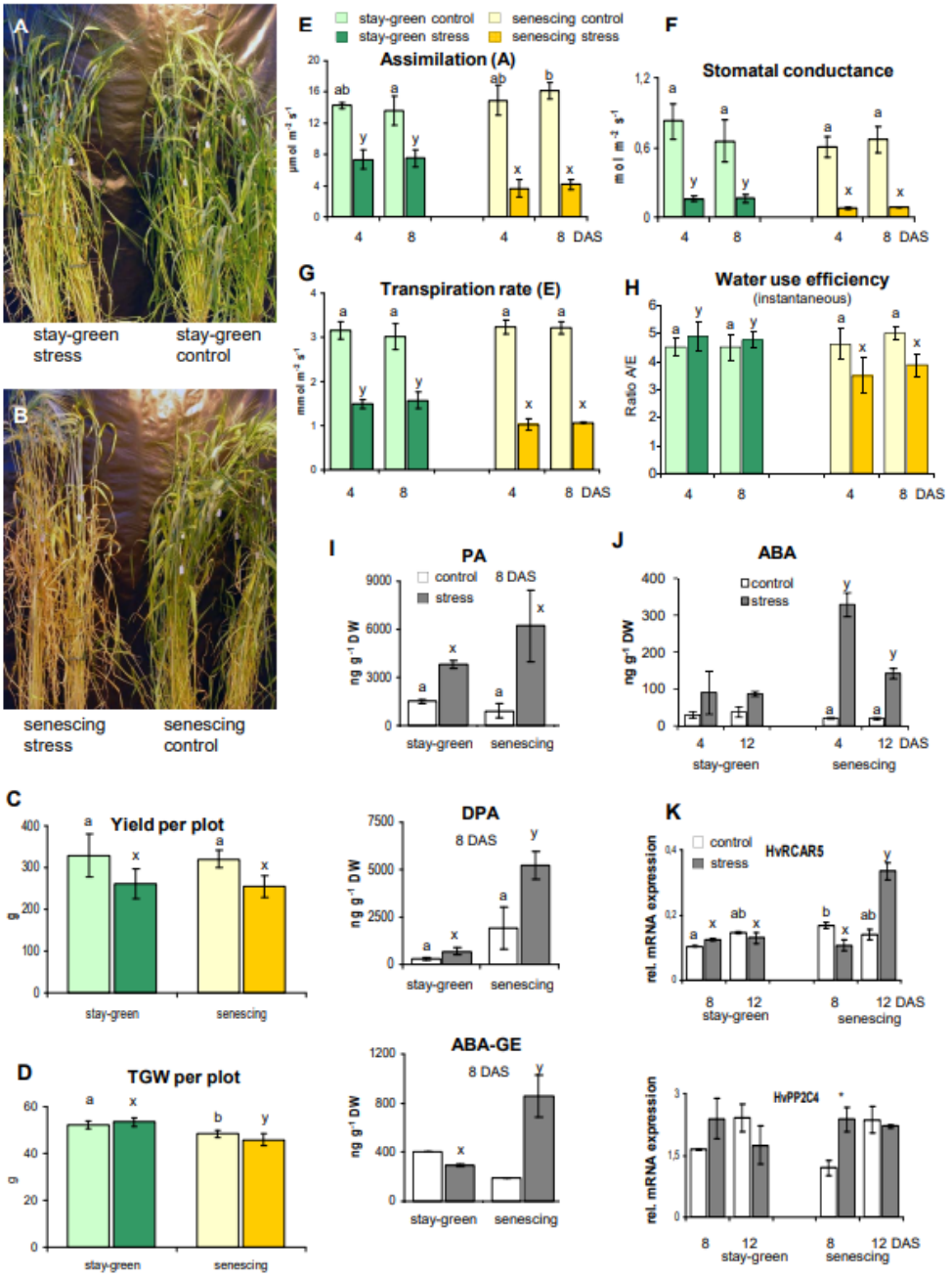


Рисунок 62 – Фенотип двух контрастных генотипов ячменя под контролем и в условиях засушливого стресса. **A, B**: Растения stay green и senescence после 3 недель стресса и соответствующие контрольные растения. **C, D**: Параметры, связанные с урожаем, **E-H**: Ассимиляция, стоматологическая проводимость, скорость транспирации и эффективность мгновенного использования воды (ассимиляция/транспирация) двух генотипов, измеренная на флаговом-листе через 4 и 8 дней после стресса (DAS). **I**: Метаболиты АБА, измеренные в 16 листьях флага DAF. **J**: Уровень АБА в листьях флага на различных стадиях развития в стандартном и senescence генотипе. Звёздочки указывают на статистически значимые различия между контролем и стрессом с $p < 0.001$. Seiler et al., 2014.

Высокие уровни ABA и её катаболитов в «senescing» селекционной линии ячменя под длительным стрессом были пагубными для ассимиляционной способности, в то время как эти уровни не были критическими в stay green фенотипе, который развивался значительно лучше (рис.62). У трансгенных линий ячменя с засухо-индуцируемым промотором AtNCED уровень ABA вырос раньше, чем в растениях дикого типа (WT), но также снизился, в отличие от WT, до почти базальных уровней при длительном стрессовом воздействии из-за уменьшения регуляции эндогенных генов HvNCED. Остановка катаболизма ABA при использовании RNAi ABA8'-OH привела к более низкому уровню ABA в течение всего периода стресса. Эти трансгенные растения развивались лучше, чем WT в условиях стресса за счёт поддержания благоприятной эффективности использования воды и лучшей ассимиляции. Анализ экспрессии генов, структурное моделирование белка и анализ взаимодействия белок-белок у представителей PYR/PYL/RCAR, PP2C, SnRK2 и семейства ABI5/ABF позволили нам определить конкретные гены, которые потенциально могут повлиять на метаболизм и стресс ABA адаптации в ячмене. Гомеостаз ABA, достигаемый в толерантных линиях, тесно связан с перенастройкой в рецепторах ABA, в частности, в комплексе RCAR5:PP2C4, что позволяет устойчивой линии поддерживать благоприятный водный режим (water use efficiency, WUE), а значит, и скорость накопления фотоассимилята, когда она провоцируется терминальной засухой.

Взятые вместе, наши результаты дают интересное представление о комбинациях рецепторных комплексов, действующих во время постантезисной засухи, и в целом дают возможность манипулировать WUE через регуляцию ABA с помощью традиционных селекционных или трансгенных подходов.

3.3.3 Осмотический стресс

Засуха в начале сезона является одним из неблагоприятных экологических факторов, влияющих на появление всходов и возделывание озимой пшеницы, выращенной в континентальных климатических регионах. Различные гены короткостебельности (*Rht*) оказывают различное влияние на энергию прорастания, высоту растений и урожайность. Генетические различия в параметрах роста всходов были исследованы нами (Landjeva et al., 2011) среди 69 болгарских сортов мягкой пшеницы и двух изогенных *Rht* линий в ответ на недостаток воды, вызванной полиэтиленгликолем (ПЭГ). Кроме того, были проведены трёхлетние полевые испытания для изучения изменения высоты растений и основных компонентов урожайности в связи с ростом всходов в условиях, не связанных со стрессом и в условиях дефицита воды. Сравнительный анализ проводился в отношении наличия генов *Rht8* и/или *Rht-B1*, выявленных с использованием молекулярных маркеров. Генотипы, несущие *Rht8*, имели более длинные корни,

колеоптиль и стебли, и меньшее соотношение длины корня к стеблю по сравнению с теми, которые содержали аллели *Rht-B1* в условиях, не связанных со стрессом и в условиях дефицита воды. Наше исследование показывало, что в климатических условиях Болгарии, селекция на более высокую урожайность привела к предпочтительному отбору материла, позволяющего объединить преимущества *Rht8* в теплых и сухих регионах с лучшим потенциалом урожайности *Rht-B1* аллелей.

В работе (Landjeva et al., 2008) нами были исследованы влияние различных нечувствительных к гиббереллину короткостебельных (*Rht-1*) аллелей и фонового генотипа на реакцию роста проростков пшеницы при имитации засухи. Для этого мы использовали четыре набора изогенных линий, каждая из которых состояла из шести членов (*rht, Rht-B1b, Rht-B1c, Rht-D1b, Rht-B1b rht-D1b и Rht-B1c' Rht-D1b*) и один набор из пяти членов (*rht, Rht-B1b, Rht-B1c, Rht-B1d, Rht-D1b*) для выращивания в присутствии ПЭГ. Ответы роста всходов оценивались путем измерения длины самого длинного корня, колеоптиля, флагового листа, коэффициента длины флагового листа и индекса толерантности. Реакция роста всходов значительно зависела от аллельного состояния в локусе *Rht-1* и уровня накладываемого стресса. Генотипы с длинными корнями, колеоптилем и флаговым листом в условиях, как это определено аллельным статусом *Rht-1* в нестрессовых условиях имели самый высокий индекс толерантности и сохраняли это преимущество при стрессе, в то время как генотипы с более низкой энергией прорастания были более сильно подвержены воздействию стресса.

3.4 Генетическое картирование признаков продуктивности и качества зерновых культур

3.4.1 Урожайность и компоненты продуктивности

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из основных сельскохозяйственных культур, обеспечивая около двадцати процентов от общего потребления калорий в мире (FAOSTAT, http://faostat.fao.org/). С момента появления генов "зелёной революции" (*Rht*) произошло значительное увеличение урожайности. Однако для Великобритании, Европы и других стран, в последнее десятилетие наблюдается снижение темпов генетического прироста урожайности, и она вышла на плато в некоторых зонах возделывания (Pallotta et al., 2003, Snape et al., 2007). Кроме того, в связи с тем, что мировой спрос на пшеницу растёт быстрее, чем темпы увеличения урожайности, существует реальная угроза продовольственной безопасности. Поэтому выявление, понимание и в конечном итоге, использование генов и аллелей, которые

благотворно влияют на урожайность, являются основными целями селекционных программ пшеницы во всем мире.

Урожайность зерна пшеницы и зерновых в целом, является полигенным и очень сложным признаком, который находится под влиянием экологических и генетических взаимодействий на всех стадиях роста растения (Slafer, 2003). Для облегчения его изучения, урожайность, как правило, разбивают на три основных компонента, количество продуктивных стеблей на площадь поверхности почвы, количество зерен в колосе и масса тысячи зёрен (thousand grain weight, TGW). Эти компоненты урожайности последовательно фиксируются в течение цикла роста, различаются с точки зрения их наследственности и не всегда положительно коррелируют с урожайностью (Evans 1996). TGW, как правило, обладает стабильным наследованием (Kuchel et al., 2007) и может быть дополнительно разбит на отдельные компоненты, включая физические параметры (длина зерна, ширина, площадь) и характеристики наполнения зерна, которые также находятся под независимым генетическим контролем (Gegas et al., 2010). К ним относятся как скорость (Nass et al., 1975), так и продолжительность процесса налива зерна, причем последний обычно фенотипируется как продолжительность ‘green canopy‘ после колошения (Welbank et al., 1966).

В последнее десятилетие были достигнуты значительные успехи в понимании генетического контроля размера зерна, формы и параметров налива зерна у диплоидной сельскохозяйственной культуры риса *Oryza sativa* L. рассмотрены в (Ikeda et al., 2013, Xing and Zhang 2010). Несколько генов с относительно большими эффектами были выявлены с помощью клонирования с использованием генетического картирования. Эти гены обладают независимым генетическим контролем параметров длины зерна, ширины и наполнения зерна. Это отличается от нашего ограниченного понимания в полиплоидной пшенице, где несколько исследований выявили количественные локусы признака (QTL) для размера и формы зерна (Breseghello and Sorrells, 2007, Rustgi et al., 2013, Sun et al., 2009, Zhang et al., 2010). Кроме того, многие из этих QTL находятся в относительно широких геномных регионах и не были проверены с использованием независимого генетического материала, что ограничивает их использование в селекции.

В рисе *OsGW2* кодирует ранее неизвестный *RING* тип *E3 ubiquitin ligase* и функционирует как отрицательный регулятор ширины и массы зерна (Song et al., 2007). В последнее время в нескольких исследованиях изучалась роль гомолога этого гена у пшеницы (*TaGW2*) на параметры размера зерна, однако были зарегистрированы противоречивые результаты. Два исследования описали SNP в позиции -593 от начала кодона, как достоверно коррелирующий с более широкими зёрнами и увеличением TGW в китайском материале пшеницы (Su et al., 2011, Zhang et al., 2013). Тем не менее, результаты противоречивы, так как каждое исследование показало положительную

связь с противоположной SNP в позиции -593. Несмотря на альтернативные аллели на этом сайте, оба исследования выявляют отрицательную связь между уровнями экспрессии *TaGW2* и шириной зерна. Yang et al., 2012 определили мутацию *TaGW2* в крупнозёрной фракции и связали эту аллель с увеличенной шириной зерна и TGW в большой популяции $F_{2:3}$. Эта мутация имитирует оригинальную мутацию у риса *OsGW2* аллеля (Song et al., 2007), предполагая, что *TaGW2* и *OsGW2* разделяют общий эволюционный механизм (негативное регулирование размера зерна). Тем не менее, регулирования TaGW2 через РНК-интерференции (РНК) привело к уменьшению размера зерна и TGW в пшенице (Bednarek et al., 2012), предполагая, что *TaGW2* является положительным регулятором размера зерна с дивергентной функцией у *OsGW2*. В совокупности трудно сделать вывод о точном воздействии *TaGW2* на размер зерна и TGW у пшеницы из-за противоречивых результатов исследований, опубликованных на сегодняшний день.

Цель нашего исследования (Simmonds et al., 2014) состояла в том, чтобы оценить популяцию двойных гаплоидов пшеницы, полученную из скрещивания из Spark x Rialto, в 12 североевропейских климатических условиях для определения массы тысячи зерен, урожайности, выявить дополнительные морфологические признаки и признаки фенологического развития. Мы определили мета-QTL для TGW, урожайности и продолжительность ‘green canopy‘ после колошения на пшеничной хромосоме 6A. Мы получили близко-изогенные линии (NILs) для проверки эффектов 6A QTL, а также провели морфометрические анализы для определения конкретных компонентов размера зерна, связанных с изучаемым QTL. В среднем по полученным нами результатам Rialto имел значительно (P <0,001) большее значение массы тысячи зерен (49,1), чем Spark (40,9), и это было последовательным в течение многих лет (P = 0,49, взаимодействия родитель x год испытания). В популяции DH пять QTL по размеру зерна были последовательно выявлены, по крайней мере, в пяти участках испытаний на хромосомах 1B, 2A, 2D, 4D и 6A (рис. 63).

В четырёх из пяти экспериментов интрогрессия Rialto 6A дала значительное улучшение урожайности (5,5 %) и TGW (5.1%), с морфометрическими измерениями, показывающими, что увеличение массы зерна было результатом более широких зёрен.

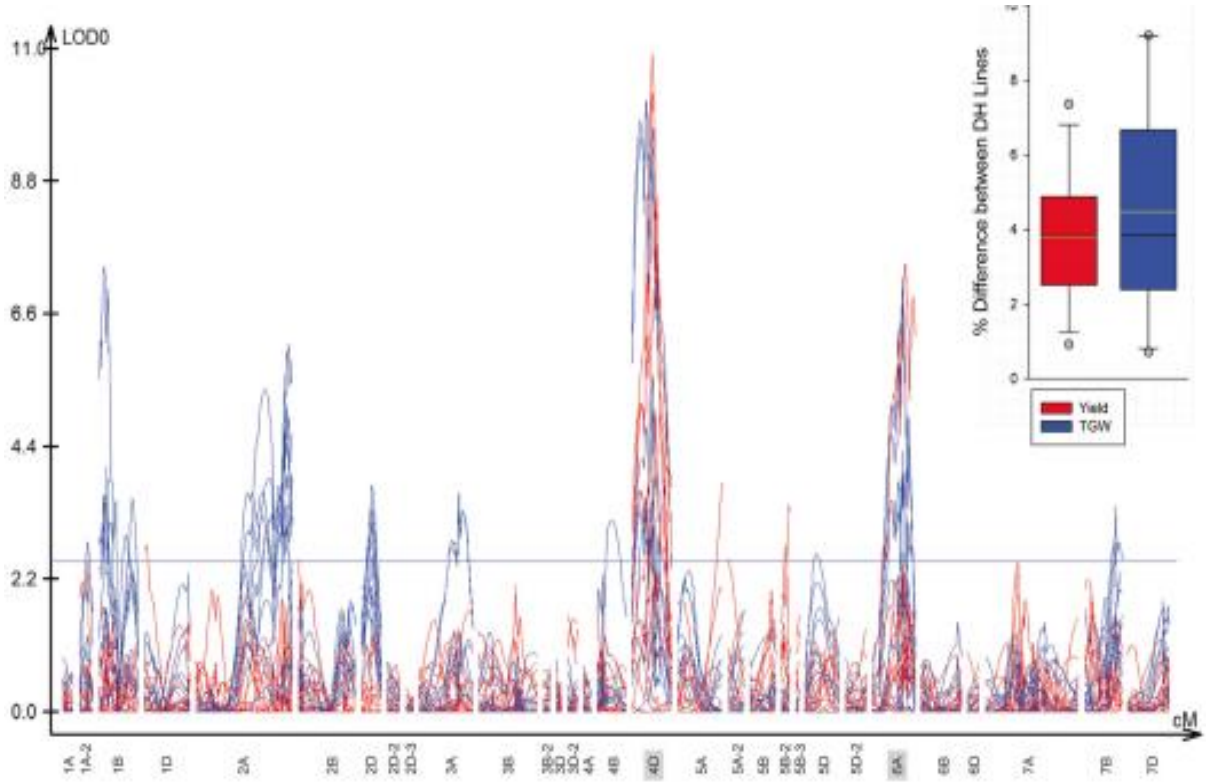


Рисунок 63. Анализ QTL на урожайность и массу 1000 зёрен (TGW). Анализ QTL по всему геному для урожая (красный) и массы зерна (синий) в популяции Spark x Rialto DH, в пяти средах (Норвич и Сандрингем, Великобритания, Шотландия, Франция, Германия) и за три года (2001, 2002 и 2003). Пороговое значение для значимости установлено на уровне 2,5 LOD и обозначено зелёной линией. Simmonds et al., 2014.

Для урожайности *Qyld-jic.6A* был определён нами как значимый на генетическом интервале от *Xgdm36* (22.7 см) до *Xgwm570* (66.3 cM), с пиком на *wPt-7063* (43.1 cM) и перекрывался с результатами анализа для массы тысячи зёрен и ‘green canopy‘ (рис. 64).

Увеличенная продолжительность ‘green canopy‘ после колошения, связанная с высокой урожайностью/TGW Rialto аллели, состоит из двух независимых эффектов: раннего цветения и задержки окончательного созревания и была выражена стабильно в пяти условиях испытания. Используя улучшенную генетическую карту хромосомы 6A и оригинальные фенотипические данные, мы повторно проанализировали их с помощью анализа Multi-Trait Multi-Environment (MTME) для более точного позиционирования QTL во всех экспериментах (Malosetti et al., 2008).

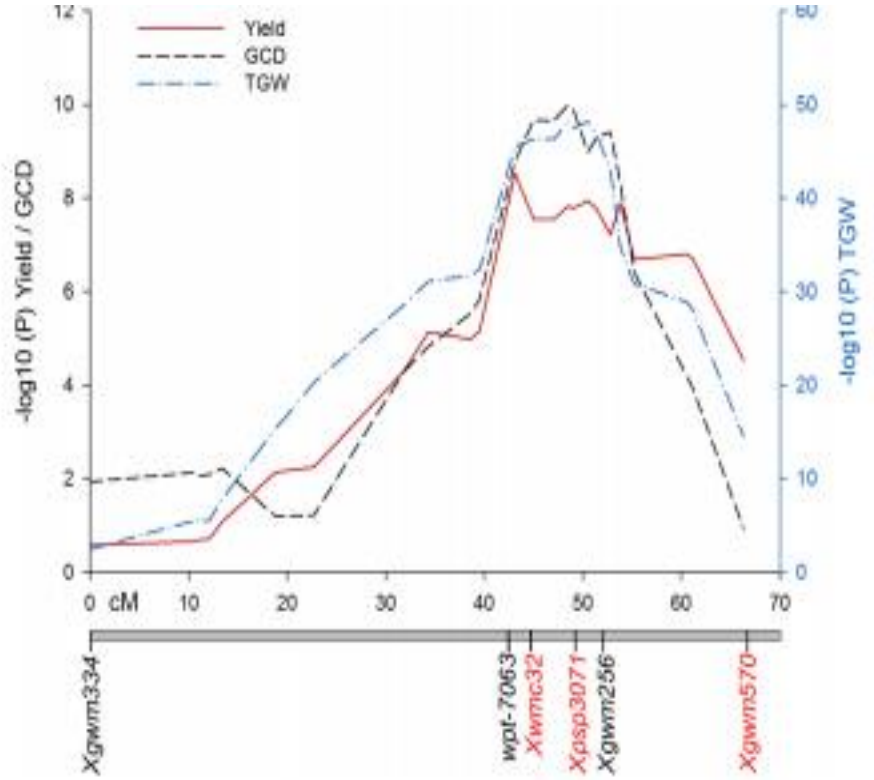


Рисунок 64 – Multi Environment QTL Mapping. Совместное размещение QTL для урожайности (красная сплошная линия), массы 1000 зёрен (синяя пунктирная линия) и ‘green canopy‘ (чёрная пунктирная линия) на хромосоме 6A в различных экспериментах и годах. Красным цветом отмечены фланкирующие маркеры, используемые для селекции в процессе производства NILs. Simmonds et al., 2014.

Для независимой проверки множественных QTL-эффектов на хромосоме 6A, мы создали набор близких к изогенным линий (NIL) с использованием маркеров *Xwmc32, Xpsp3071* и *Xgwm570* для маркер-поддерживающих возвратных скрещиваний (беккроссов). Сравнение двадцати зёрен эквивалентных BC линий показывает разницу в ширине зерна между BC_2 и BC_4 NIL и изменение размера зерна в различных экспериментах (рис. 65).

Установления и проверка через (почти) близко-изогенные линии надёжных QTL, которые влияют на урожайность, продолжительность green canopy, массы тысячи зёрен и ширина зерна на хромосоме 6A гексаплоидной пшеницы обеспечивают важный первый шаг для продвижения нашего понимания генетического механизма, регулирующего размер зерна и урожайность у полиплоидной пшеницы.

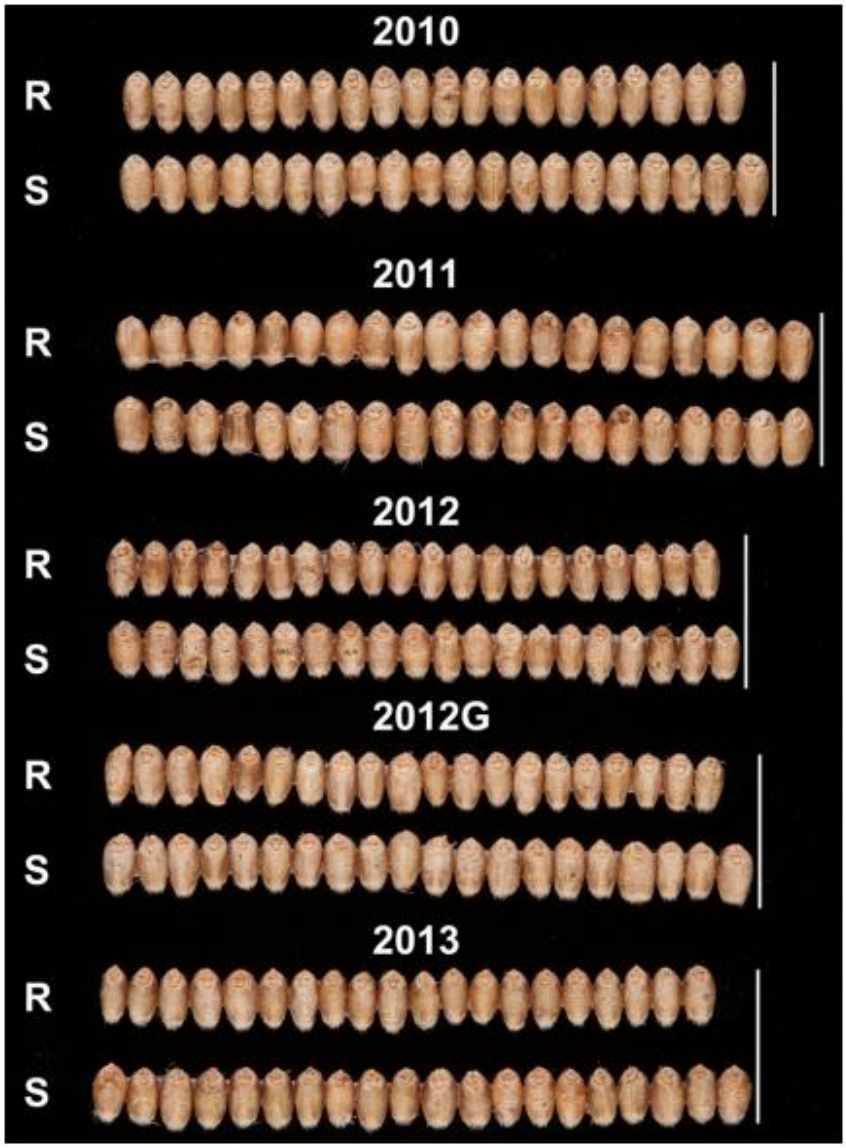


Рисунок 65 – Зёрна пшеницы, выращенные в разных местах. Двадцать зёрен из выбранных BC_2 NIL (2010-2012) и BC_4 NIL (2013), содержащих интрогрессию Spark (S) или Rialto (R), показывающую различия в ширине зерна между парами NIL и в различных экспериментах. Simmonds et al., 2014.

Масса зерна, важный компонент урожайности, находится под сильным генетическим контролем и заметно зависит от окружающей среды. Генетический анализ массы тысячи зёрен (TGW) по всему геному (GWAS) был проведен нами (Zanke et al., 2015) с помощью набора из 358 европейских сортов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и 14 сортов яровой пшеницы с использованием фенотипических данных полевых испытаний в восьми условиях окружающей среды. Для TGW с BLUEs (лучшие линейные непредвзятые оценки) нами были выявлены широкие фенотипические значения, варьирующихся от 35,9 г до 58,2 г со средним значением 45,4

г и наследственностью H=0.89. В общей сложности 12 генов-кандидатов для высоты растений, фотопериодизма и массы зерна были генотипированы на всех сортах. Только три кандидата - ген фотопериодизма *Ppd -D1*, ген короткостебельности *Rht-B1* и ген *TaGW*-6A были существенными и объясняли до 14,4%, 2,3% и 3,4% фенотипической вариации, соответственно. Для гена T*aGS-D1* на хромосоме 7DS был обнаружен новый гаплотип. Дальнейшие данные генотипирования включали 732 SSR, картированных в 770 локусах, из которых 635 маркеров были размещены на карте ITMI и набор из 7769 картированных SNP-маркеров, генотипированых с помощью 90k iSELECT чипа пшеницы. В общей сложности для SSR-маркеров было обнаружено 342 значимых (-log10 (P-value)>3.0) маркер-признак ассоциаций (MTAs) и 1195 MTA для SNP-маркеров во всех отдельных условиях испытаний. После коррекции Bonferroni 28 MTA оставались значимыми для маркеров SSR (log10 (значение P> 4.82) и 58 MTA для маркеров SNP (log10 (значение P) >5,89) (рис. 66).

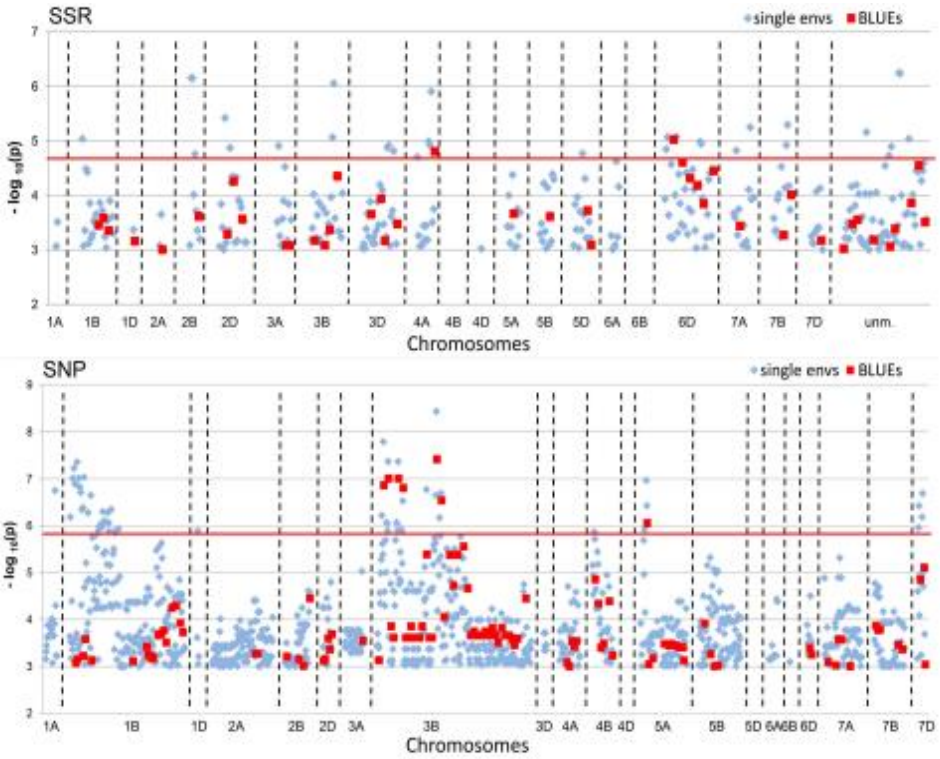


Рисунок 66 – Манхэттен плот аллелей маркеров SSR и SNP, связанных с TGW BLUE. На данном графике представлены значимые ассоциации аллелей при пороге -log10 (P-значение) ≥ 3,0 для всех восьми сред и BLUE, отсортированных в соответствии с их хромосомным расположением. Красной линией отмечен порог -log10 (P-значение) ≥ 4,82 (SSR) и ≥ 5,89 (SNP), соответственно, для коррекции Бонферрони. Zanke et al., 2015.

Помимо хромосом 4B и 6B для SSR-маркеров и хромосом 4D и 5D для SNP-маркеров, MTA были обнаружены на всех хромосомах пшеницы. Наиболее значительные маркеры SNP были найдены на хромосомах 3B и 1B, в то время как для SSRs маркеров были значительными на хромосомах 6D и 3D. В целом, TGW был определен многими маркерами с небольшими эффектами. Только три SNP-маркера имели значения R^2 выше 6%. Тем не менее, 15 выбранных SNP-маркеров или SSR-маркеров было достаточно для достижения весьма значимых корреляций между количеством TGW-активных аллелей, присутствующих в сорте, и TGW-BLUE указывающих на то, что аллели хотя бы частично являются аддитивами и могут быть объединены в одном в сорте.

Большинство количественных исследований оценивали сложный многофункциональный (MT) комплекс GY-синдрома с использованием однофункциональных подходов, что не позволяет учитывать лежащую в его основе плейотропную архитектуру. Мы в работе Schulthess et al., 2017 исследовали плейотропную архитектуру пшеничного GY-синдрома с помощью картирования MT ассоциации (MT-GWAS) в популяции 372 сортов фенотипированных в восьми условиях окружающей среды и генотипированных с 18856 полиморфных маркеров. После многотестовой коррекции MT-GWAS выявила в общей сложности 345 значимых маркеров, представляющих 8, 40, 11, 40, 34 и 35 эффективных ассоциаций GY-PH, GY-HD, GY-TGW, GY-TW, GY-GPE и GY-EW соответственно (рис. 67). Среди них были подтверждены плейотропные функции *Rht-B1* и *TaGW2-6B* локусов. Только один маркер представлял одновременные ассоциации для трёх признаков (GY-TGW-TW). Связь с плейотропией была дифференцирована лишь в трёх случаях, таким образом, плейотропная архитектура GY-синдрома была определена больше как причина плейотропии, чем генетическое сцепление. Моделирование показало, что незначительные частоты аллелей, наряду с размерами и расстояниями между QTL для двух признаков повлияли на способность различать генетическое сцепление и плейотропию.

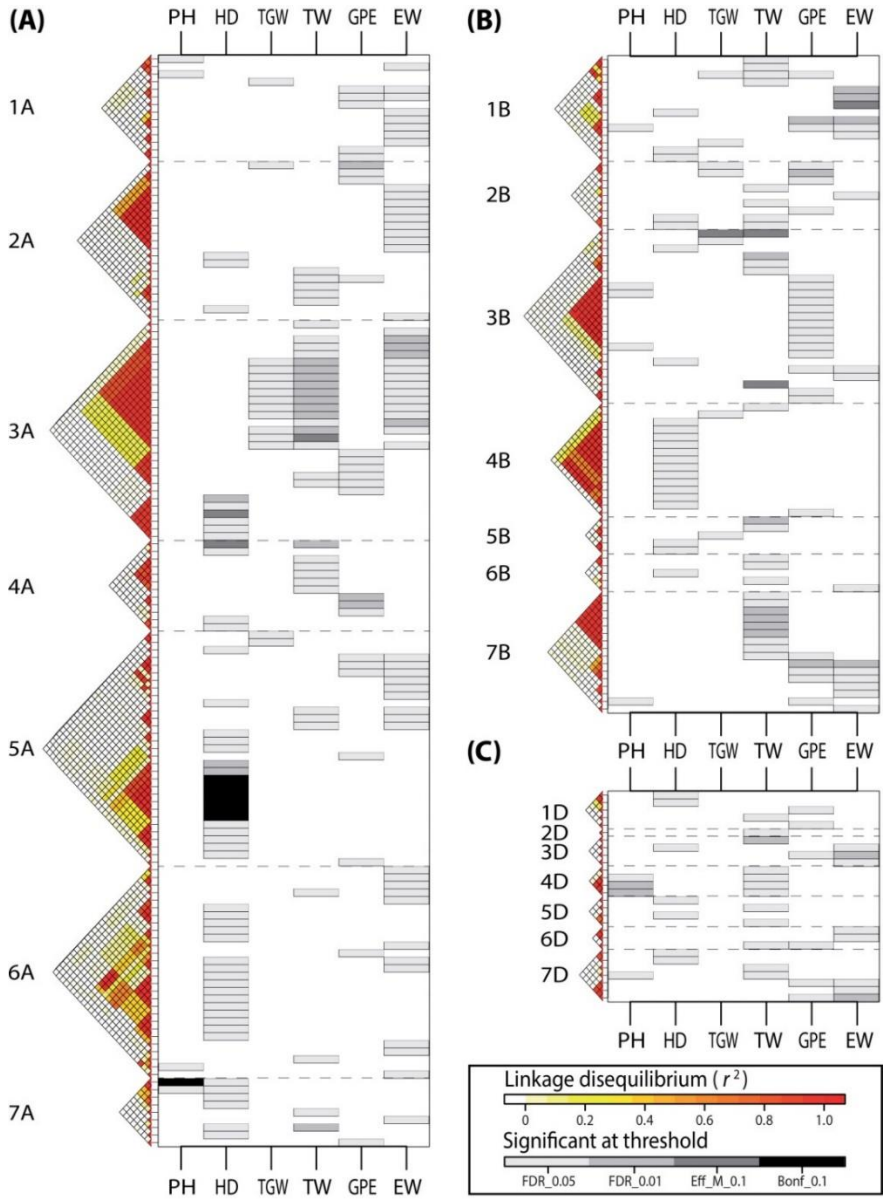


Рисунок 67 – Геномные регионы одновременно ассоциируются с урожайностью зерновых (GY) и, по крайней мере, одним признаком GY-синдрома, выявленным при сканировании генома в широкой ассоциации (GWAS) с использованием бивариантных моделей в популяции 358 европейских озимых плюс 15 сортов яровой пшеницы (GABI популяция), фенотипированных в восьми экспериментах и генотипированных с 18 856 полиморфными маркерами. GY-синдромные признаки соответствовали высоте растений (PH), дате колошения (HD), массе 1000 зёрен (TGW), натуре зерна (TW), массе зёрен на колосе (GPE) и массе колоса (EW). Значимые ассоциации маркеров однонуклеотидного полиморфизма (SNP) были позиционированы в соответствии с референтной картой Wang et al., 2014. Функциональные маркеры для *Rht-B1b* (Ellis et al., 2002) и *TaGW2-6B* (Qin et al., 2014) были размещены в конце групп сцепления 4B и 6B, соответственно. Schulthess et al., 2017.

Также как и у пшеницы, урожай зерна является наиболее важной экономической чертой у ржи, другими признаками являются, устойчивость к полеганию, высота растений, масса 1000 зёрен (TKW), а также число падения, как косвенный признак для предуборочной устойчивости к прорастанию. Для качества выпечки дополнительно высокий уровень содержания пентозанов и крахмала играет важную роль на основе низкого содержания белка. В отличие от этого, для целей кормления, содержание белка должно быть как можно более высоким, а пентозанов – как можно ниже. Для производства этанола, в основном содержание крахмала имеет решающее значение. Если для этих признаков будет обнаружено небольшое количество надёжных QTL с высокими эффектами, это позволит селекционеру легче удовлетворять противоречивые требования производства. Тем не менее, мало известно о количественных локусах, лежащих в основе важных агрономических признаков ржи. Основной причиной является то, что рожь значительно отстаёт от других культур с точки зрения геномных исследований (Hackauf and Wehling 2001, Hackauf et al., 2009). Было опубликовано лишь несколько обзоров по картированию конкретных признаков у ржи, изучающих плейотропно действующий ген короткостебельности *Ddw1* (Börner et al., 1999, 2002), а также активность амилазы и связанные с ними признаки (Masojć and Milczarski 2009, Myśków et al., 2011, Tenhola-Roininen et al., 2011).

В работе (Miedaner et al., 2012) мы сообщили об QTL анализе генома по двум сегрегационным популяциям ржи. В данной работе мы успешно определили QTL, ответственные за проявление каждого из пяти связанных с урожайностью и качеством признаков (урожай зерна, высота растения, масса 1000 зёрен, масса зерна с колоса, натуру зерна, число падения, содержание общих и растворимых пентозанов, крахмала и белка) и проанализировали их воспроизводимость в десяти средах (комбинации местоположения и года). Для этого мы использовали 440 линий из двух популяций (Pop-A, Pop-B). Потомки и их родители были генотипированы маркерами DArT, SSR и SNP и оценены путем тест-кросса на их комбинационную способность для десяти агрономических признаков в десяти климатических точках Центральной и Восточной Европы. Несмотря на то, что родители Pop-A лишь незначительно отличались по показателям тест-скрещивания, разница в расщеплении их потомков была схожа с аналогичным показателем Pop-B. В отличие от них, у Pop-B родители сильно отличались: Lo115 была менее урожайной, более короткостебельной и имела меньшую массу 1000 зёрен, чем Lo117. Обе популяции по всем признакам различались в медианах, но генотипические вариации, на которые указывали 50%-ные квартили, были довольно схожи.

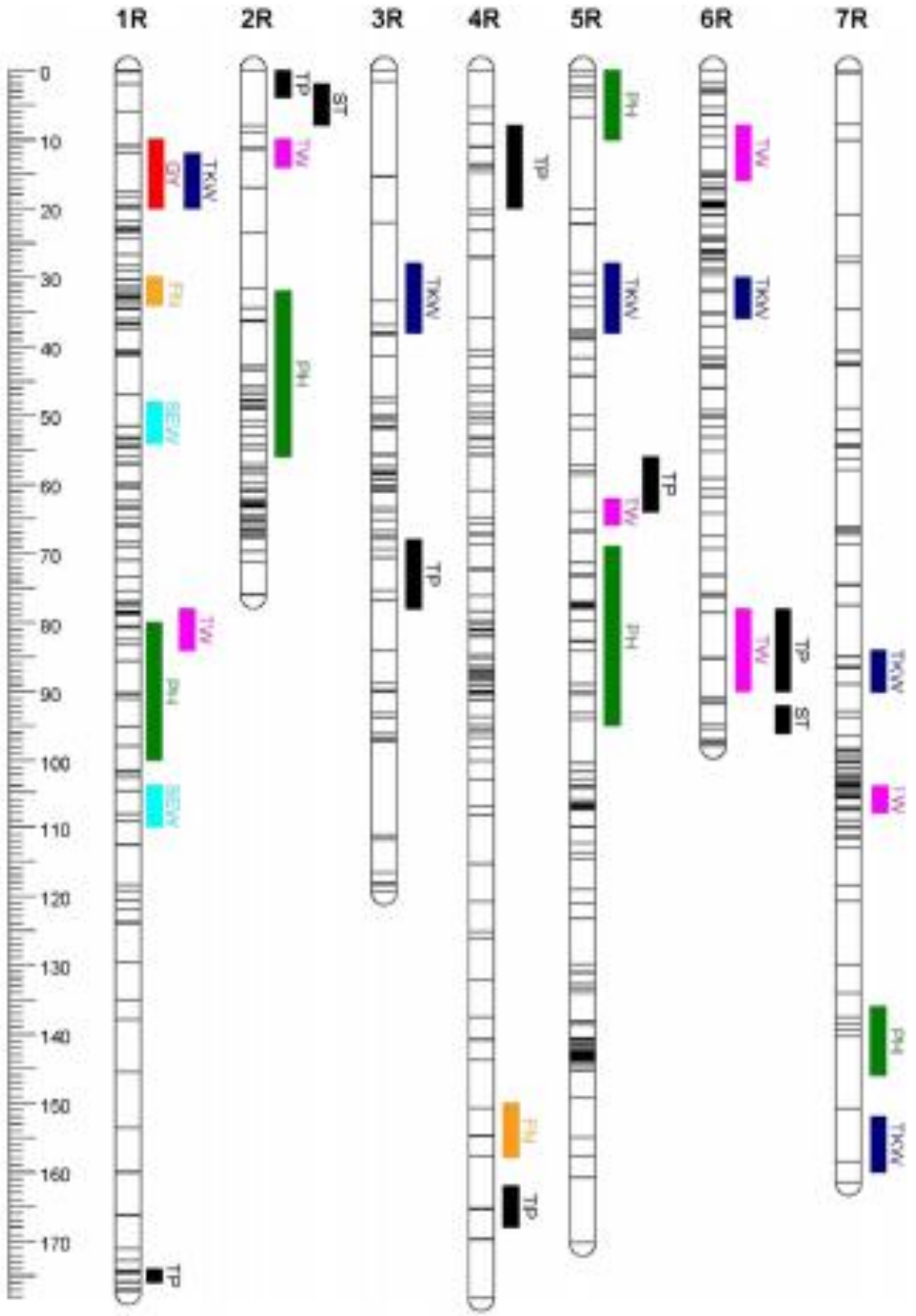


Рисунок 68 – Генетическая карта популяции A и обнаруженные количественные признаки (QTL). Отдельные локусы обозначены горизонтальными линиями вместе с 31 QTL на 7 хромосомах ржи (1R-7R). Поддерживающий интервал для QTL указан вертикальными прямоугольниками, GY= урожай, PH = высота растений, TKW = масса 1000 зерен, SEW = масса колоса, TW = натура зерна, FN = число падения, TP = содержание общего пентозана, ST = содержание крахмала. Miedaner at al., 2012.

Количество обнаруженных нами QTL варьировало от нуля до девяти QTL на признак (рис. 68). В большинстве случаев взаимодействие среды и QTL было значительным (P) 0.01, но дисперсия основного эффекта QTL была всё же более заметной. QTL для урожайности зерна показали в основном небольшие эффекты. В отличие от этого, компоненты урожайности, такие как масса 1000 зёрен и натура зерна, находились под влиянием нескольких основных QTL с высокой частотой возникающих в повторных экспериментах. Эти QTL объясняли большую часть генотипической дисперсии, могут быть использованы в программах селекции с помощью маркеров и представляют собой первый шаг к клонированию основных генов на основе молекулярно-генетических карт.

В селекции гибридной ржи, геномная селекция на основе прогнозирования, как ожидается, имеет высокий потенциал из-за длительных циклов отбора в возвратных популяциях и получения гибридных компонентов. По существу, возникают два сценария прогнозирования: i) прогнозирование генетической ценности растений из того же цикла размножения, в котором осуществляется обучение модели, и ii) прогнозирование растений из последующих циклов. Именно из них ожидается самое сильное влияние прогноза на основе генома в связи с потенциальным сокращением продолжительности цикла. В работе Auinger et al., 2016 мы эмпирически исследовали геномное предсказание урожайности зерна, высоты растений и массы тысячи зёрен в четырех циклах отбора программы селекции гибридной ржи. Качество прогнозирования оценивали с использованием геномного анализа и родословной на основе наилучшего линейного прогноза (GBLUP и PBLUP). В общей сложности 1040 линий S2 были генотипированы с использованием 16K SNP-чип и каждый год топкроссы 260 линий S2 были фенотипированы на семи или восьми участках испытаний. Точности прогнозирования, полученные в ходе перекрестной проверки, были порядка 0,70 для всех признаков в случае, когда данные из всех циклов (NCS-832) использовались для обучения модели и превышали в пределах точности цикла во всех случаях (рис. 69). До тех пор, пока циклы отбора соединены достаточным числом общих предков и точность прогнозирования не достигла плато в отношении увеличения размера выборки, объединение данных из нескольких предыдущих циклов рекомендуется нами для прогнозирования генетических значений в последующих циклах, несмотря на уменьшение родственности с течением времени. Наша работа продемонстрировала потенциал и возможности использования геномной селекции на гибридной ржи и наметила перспективы по улучшению данного метода и селекционных схем для более эффективного их использования в практической селекции данной культуры.

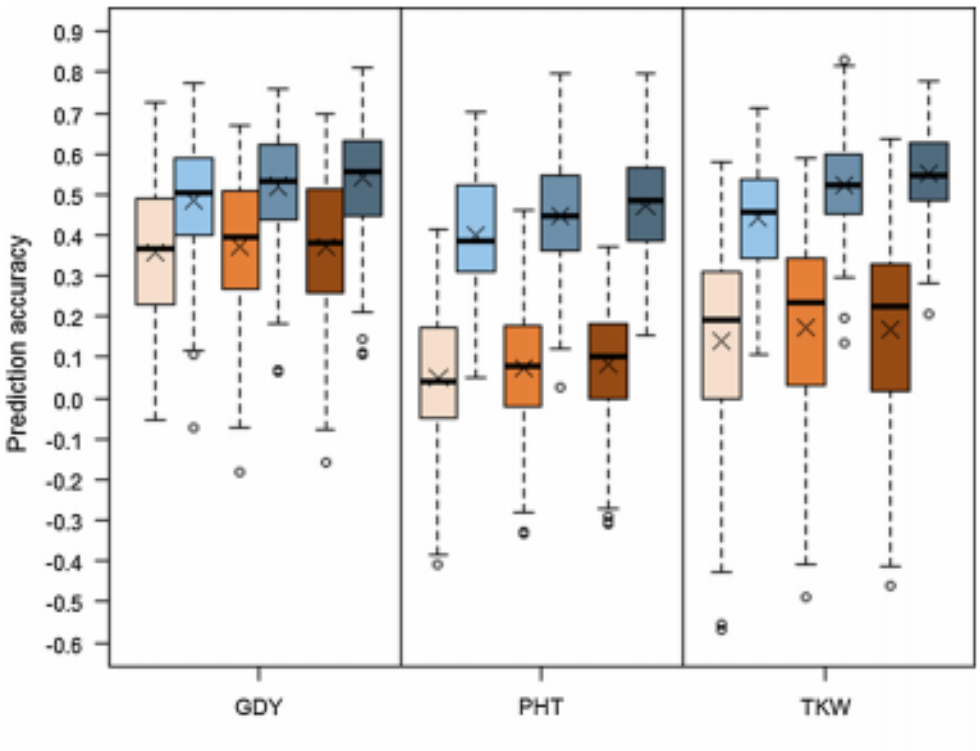


Рисунок 69 – Прогноз точности отбора в пределах цикла (CV1) в четырёх циклах селекции для урожая сухого зерна (GDY), высоты растений (PHT) и массы 1000 зёрен (TKW), полученными с помощью PBLUP (слева) и GBLUP (справа). Бокплоты показывают медиану (горизонтальная линия), среднее значение (×), верхний и нижний квартиль, перекрёстная проверка со случайной выборкой и постоянной калибровкой (N = 208) и размер комплекта проверки (N = 52). Auinger et al., 2016.

3.4.2 Генетическая система контроля короткостебельности (*Ddw1, Rht1, Rht2, Rht8, Rht12*), длины светового дня (*Ppd*) и яровизации (*Vrn*)

Полегание является одной из серьёзных проблем потери урожая у ржи. Улучшение устойчивости к полеганию позволит уменьшить применение регуляторов роста и, таким образом, снизить затраты на производство зерна ржи. Основной стратегией улучшения устойчивости к полеганию является использование генетических источников генов короткостебельности. Одним из наиболее известных и используемых в селекции ржи на короткостебельность является мутант «EM1» из коллекции ВИРа, Санкт-Петербург, который был впервые охарактеризован В. Д. Кобылянским в 1972 году (Кобылянский 1971, 1973). Короткостебельность определяется в данном мутанте одним доминантным геном, названным *Hl* (*Humilus*) и позже переименованным Melz (1989) в *Ddw1* (Dwarf 1), (рис. 70). Этот ген был локализован с использованием трисомного анализа (Sturm and Engel, 1980) на хромосоме №2, которая соответствует сейчас 5R хромосоме ржи.

В нашей работе (Korzun et al., 1996) мы создали F_2 популяцию для картирования гена короткостебельности (*Ddw1*) и опушения стебля под колосом (*Hp*) на 5R хромосоме ржи. Положение обоих генов было показано нами на участке длинного плеча 5R хромосомы, который является частью эволюционной транслокации из гомологичной группы 4L у зерновых культур. *Hp* ген был сцеплен с пшеничным зондом WG199, который расположен у пшеницы на хромосомах 5AL, 4BL, 4DL. Локус *Ddw1* был картирован дистально от *Hp/Xwg199*, но проксимально к изозимному локусу *ß-amy-R1* (рис. 71). Генетическая дистанция составляла 5.6 сМ между *Hp/Xwg199* и *Ddw1* и 11.5 сМ между *Ddw1* и *ß-amy-R1*. Позиция *Ddw1* на 5R хромосоме ржи указала на гомологию этого гена с доминантным геном короткостебельности у пшеницы, который расположен на хромосоме 5AL и сцеплен с изозимным локусом *ß-amy-A1*

Рисунок 70 – Фенотипы взрослых растений ржи (слева направо): 2 x *Ddw1/* и 2 x *ddw/ddw1*. Korzun et al., 1996.

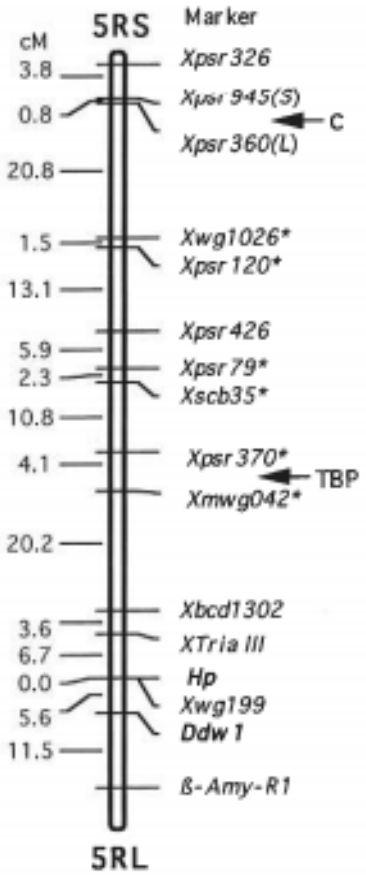


Рисунок 71 – Частичная RFLP карта хромосомы 5R, полученная из F_2 скрещивания R1620 x R347/1 и включающая *Ddw1* и *Hp*. Генетические расстояния показаны в сМ, с = центромера, ТВР = точка 5RL/4RL транслокации. Korzun et al., 1996.

В работе Ivandic et al., 1999 мы впервые сообщили о генетическом картировании гена *Dwf2*, доминантного, гиббереллин-чувствительного гена, который определяет очень короткостебельный фенотип у мутанта ячменя 93/B694. Используя RFLP и SSR маркеры на F_2 популяции ячменя, содержащей 86 индивидуальных растений из скрещивания 93/B694 (*Dwf2*) с сортом Bonus (*dwf2*), мы картировали *Dwf2* на коротком плече хромосомы 4H между SSR маркером *XhvOle* (5.7 cM) и RFLP маркером *Xmwg2299* (18.3 cM) (рис. 72). Генетическая позиция гена *Dwf2* в гомологической позиции с локусами *Rht-B1* и *Rht-D1* у пшеницы, позволила нам сделать вывод о возможной гомологии данных генов у зерновых культур.

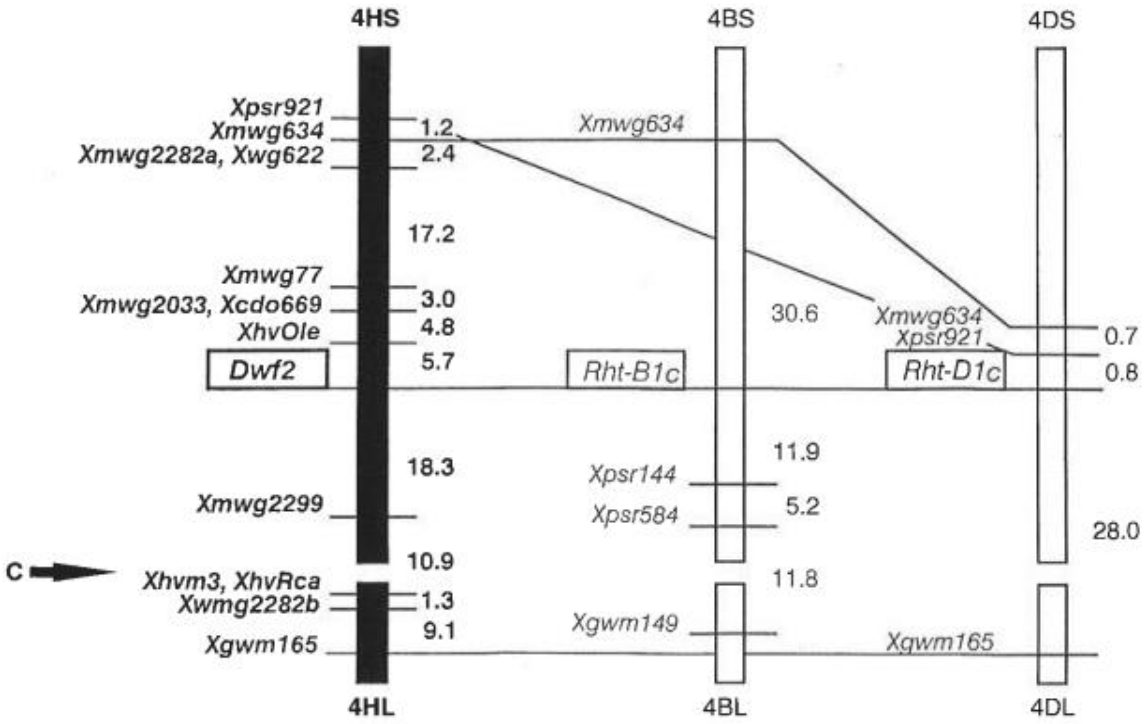


Рисунок 72 – Частичная молекулярно-генетическая карта для хромосомы 4H ячменя, включающая позицию гена *Dwf1* в сравнении с частичными картами хромосом 4B и 4D пшеницы, содержащими гены *Rht-B1*и *Rht-D1* (картированы Börner et al 1997). Генетические расстояния представлены в cM, короткие плечи хромосом обозначены как S и L соответственно, c = центромера. Ivandic et al., 1999.

Около девяноста процентов сортов пшеницы, выращенных во всем мире, имеют короткостебельный фенотип, контролируемый тремя основными генами *Rht-B1* (ранее *Rht1*), *Rht-D1* (ранее *Rht2*) и *Rht8*. Целью нашего исследования (Knopf et al., 2008) было определить их частоту в современных сортах пшеницы, возделываемых в Германии. Девяносто пять сортов озимой пшеницы, зарегистрированных в Германии в 2004 году, были проверены с помощью

маркеров на основе PCR для *Rht-B1* и *Rht-D1* и с SSR маркером *WMS261* для *Rht8*. Аллель *Rht8* для уменьшения высоты растений не была найден ни в одном из сортов, что подтверждает предыдущие исследования. Аллели *Rht-B1b* или *Rht-D1b* присутствовали в 44% изученных сортов, но только 6% содержали *Rht-B1b*, который преобладает в Северной Европе. *Rht-D1b* был обнаружен в 38% сортов, которые выращивались на 34% от общей площади пшеницы в Германии. Сорта пшеницы с *Rht-D1b* были короче и имели большую высокую урожайность, чем сорта пшеницы без этого аллеля, но были более восприимчивы к фузариозу колоса, что может ограничить их производственное использование.

В нашей работе Börner et al., 2002 впервые установлено сцепление двух основных генов (*eam8* и *eam10*) и двух QTL у ячменя, определяющих время цветения с молекулярными маркерами. Локусы *eam8* и *eam10* были локализованы на хромосомах 1H и 3HL соответственно (рис. 73). Одновременно, используя популяцию двойных гаплоидов ярового ячменя, мы выявили два QTL для сроков цветения ячменя при выращивании растений в условиях длинного светового дня. Мы показали, что выявленные QTL отсутствовали при выращивании растений во время короткого светового дня. В этой работе мы обсудили аллельное разнообразие и гомологию для сроков цветения между различными зерновых культурыми культурами.

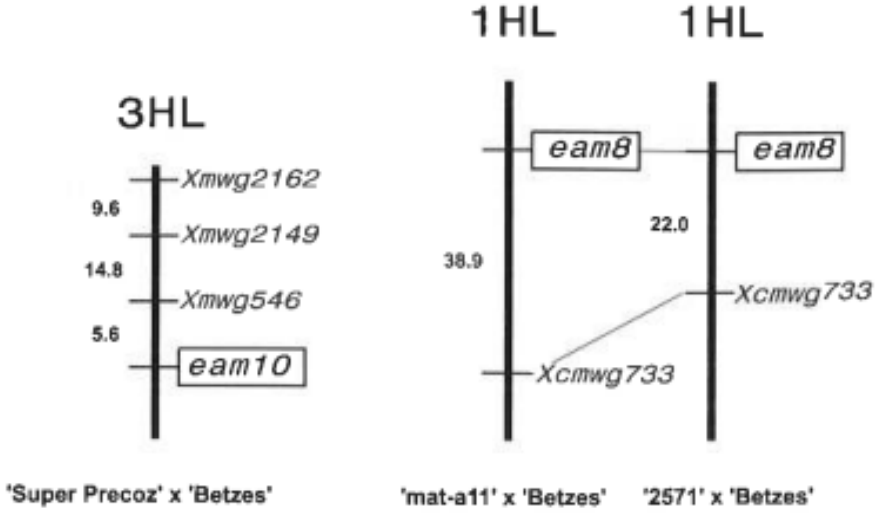


Рисунок 73 – Частичные RFLP карты для хромосом 3HL и 1HL, включающие позиции генов *eam8 eam10* ячменя. Генетические расстояния в cM показаны слева. Börner et al., 2002.

Срок колошения (heading date, HD) является одним из важнейших признаков адаптации мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к разнообразным климатическим условиям и выращиванию в различных регионах и зонах возделывания. Такая пластичность у пшеницы определяется прежде всего аллельным разнообразием в генах, регулирующих тип роста и реакцию на фотопериод. Различия в генах яровизации (*Vrn*) определяют признак яровой и озимой пшеницы. Гены фотопериодизма (*Ppd*) играют важную роль в определении времени цветения и

чувствительности к фотопериодизму. Гены *earliness per se* (*Eps*) влияют на время цветения независимо от фотопериодизма. На молекулярном уровне, регулятивные сети для колошения и цветения сохраняются между модельными видами, такими как Arabidopsis (Andrés & Coupland, 2012), а также в двух- и однодольных растениях (Jung and Müller, 2009), включая зерновые (Cockram et al., 2007, Trevaskis et al., 2007, Distelfeld et al., 2009). Позиционное клонирование определило *Ppd-H1*, главный определяющий фактор реакции фотопериода ячменя, как регулятор псевдо-реакции, который является ортологом арабидопсисного гена фотопериода *CONSTANS* (Turner et al., 2005). В пшенице ген-ортолог был идентифицирован как ген *Ppd-D1* на хромосоме 2D (Beales et al., 2007). Полудоминирующая мутация, *Ppd-D1a* широко использующаяся в "зелёной революции", преобразовала пшеницу из долгого дня (LD) в фотопериод нечувствительное (нейтральный день) растение, обеспечивая адаптацию к широкому спектру климатических условий возделывания. Недавно было показано, что локус цветушности сахарной свёклы, различающий однолетние от двухгодичных форм, также является псевдоответ регуляторным геном под названием *BOLTING TIME CONTROL 1* (*BvBTC1*) и имеет сходство с геном *CONSTANS* арабидопсиса и *Ppd-H1* у ячменя (Pin et al., 2012). Другой ген фотопериодизма, *Ppd-B2*, который был обнаружен, когда растения подверглись воздействию длительного фотопериода, был картирован на хромосоме 7BS в пшенице (Khlestkina et al., 2009). Аналогичным образом были определены молекулярные механизмы для яровизации (Trevaskis et al., 2007, Distelfeld et al., 2009) у пшеницы. Естественные изменения в требовании к яровизации у зерновых культур в основном связаны с аллельными различиями в генах *Vrn1*, *Vrn2* и *Vrn3*. *Vrn1* кодирует фактор транскрипции MADS-box с высоким сходством с генами Arabidopsis meristem APETALA1, CAULIFLOWER и FRUITFUL (Yan et al., 2003, Distelfeld et al., 2009). *VRN2*, доминирующий репрессор цветения, регулируется яровизацией. Ген яровизации *VRN3* кодирует ингибитор киназы *RAF*, белок с высокой гомологией к белку Arabidopsis *FLOWERING LOCUS T* (FT) (Yan et al., 2006, Distelfeld et al., 2009). Наличие генов *earliness per se* (Eps) было продемонстрировано в ходе исследований по картированию ячменя и пшеницы (Laurie et al., 1995, Worland 1996). Только недавно молекулярная идентификация двух генов *EARLY MATURITY*, *eam8* и *eam10*, была выявлена у ячменя (Faure et al., 2012, Zakhrabekova et al., 2012, Campoli et al., 2013). Гены *earliness per se* были картированы у диплоидной и гексаплоидной пшеницы на хромосомах 1A и 3A (Faricelli et al., 2010, Gawronski and Schnurbusch 2012). Несколько картографических исследований, проведенных в области мета-QTL, показали, что в пшенице, помимо известных крупных локусов, имеется большое количество дополнительных хромосомных регионов, влияющих на время цветения (Sourdille et al., 2000, Hanocq et al., 2004, 2007, Griffiths et al., 2009, Rousset et al., 2011).

В то время как в двух-родительских исследованиях по картированию может быть изучено только ограниченное число родительских линий, исследования по геномным ассоциациям (GWAS) подходят для мониторинга большого количества генетического материала (Zhu et al., 2008). Метод основан на мейотических событиях, которые происходили в течение всего развития линий, что приводит к увеличению генетического разрешения, определяемого степенью дисбаланса связей (LD) исследуемого вида (Hamblin et al., 2011). Картирование ассоциаций генома применялось в пшенице для сроков колошения (Le Gouis et al., 2012), а также для урожайности и агрономических признаков (Neumann et al., 2011, Reif et al., 2011, Wang et al., 2012) и устойчивости к патогенам (Crossa et al., 2007, Maccaferri et al., 2010, Miedaner et al., 2011, Yu et al., 2011, 2013, Letta et al., 2013, Kollers et al., 2013 a, b).

Цель нашего исследования (Zanke et al., 2014) состояла в том, чтобы составить карту ассоциаций маркер-признак (MTA) для сроков колошения на панели европейских сортов озимой пшеницы и определить маркеры, подходящие для маркерной селекции. Нам было интересно сравнить MTA, обнаруженные с SSR маркерами, с образцом MTA, обнаруженным с помощью SNP-маркеров. Для реализации этого исследования мы использовали полевую оценку сроков колошения у 358 европейских сортов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и 14 сортов яровой пшеницы в восьми условиях окружающей среды. Данные генотипирования состояли из 770 картированных SSR локусов и 7934 картированных SNP-маркеров, полученных из пшеничного чипа 90K iSelect. Лучшие линейные объективные оценки (BLUEs) были рассчитаны по всем испытаниям и варьировались от 142,5 до 159,6 дней после 1 января со средним значением 151,4 дня. Учитывая только ассоциации с−log10 (P-value) ≥ 3.0, было обнаружено в общей сложности 340 SSR и 2983 SNP маркер-признак ассоциаций (MTAs). После коррекции Bonferroni для нескольких испытаний, в общей сложности 72 SSR и 438 SNP маркер-признак ассоциаций остались достоверными (рис. 74). Для гена фотопериодизма *Ppd-D1*, который был генотипирован во всех сортах, были обнаружены достоверные MTA. Последовательные ассоциации были найдены на всех хромосомах с наибольшим числом MTA на хромосоме 5B. Линейная регрессия показала явную зависимость HD-оценки BLUEs от количества благоприятных аллелей (уменьшение HD) и неблагоприятных аллелей (увеличение HD) на разновидность, что означает, что генотипы с большим количеством благоприятных или низким количеством неблагоприятных аллелей показали более низкий HD и, следовательно, колосились ранее. Для гена яровизации *Vrn-A2* было обнаружено совместное размещение MTA на хромосоме 5A, а также для генов фотопериодизма *Ppd-A1* и *Ppd-B1* на хромосомах 2A и 2B. После создания интегрированной карты маркеров SSR и SNP и использования синтеза для секвенированных видов, таких как рис и *Brachypodium*, мы смогли продемонстрировать, что маркерный локус на пшеничной хромосоме

5BL с гомологией к гену фотопериодизма *Hd6* у риса сыграл значительную роль в определении сроков колошения у пшеницы.

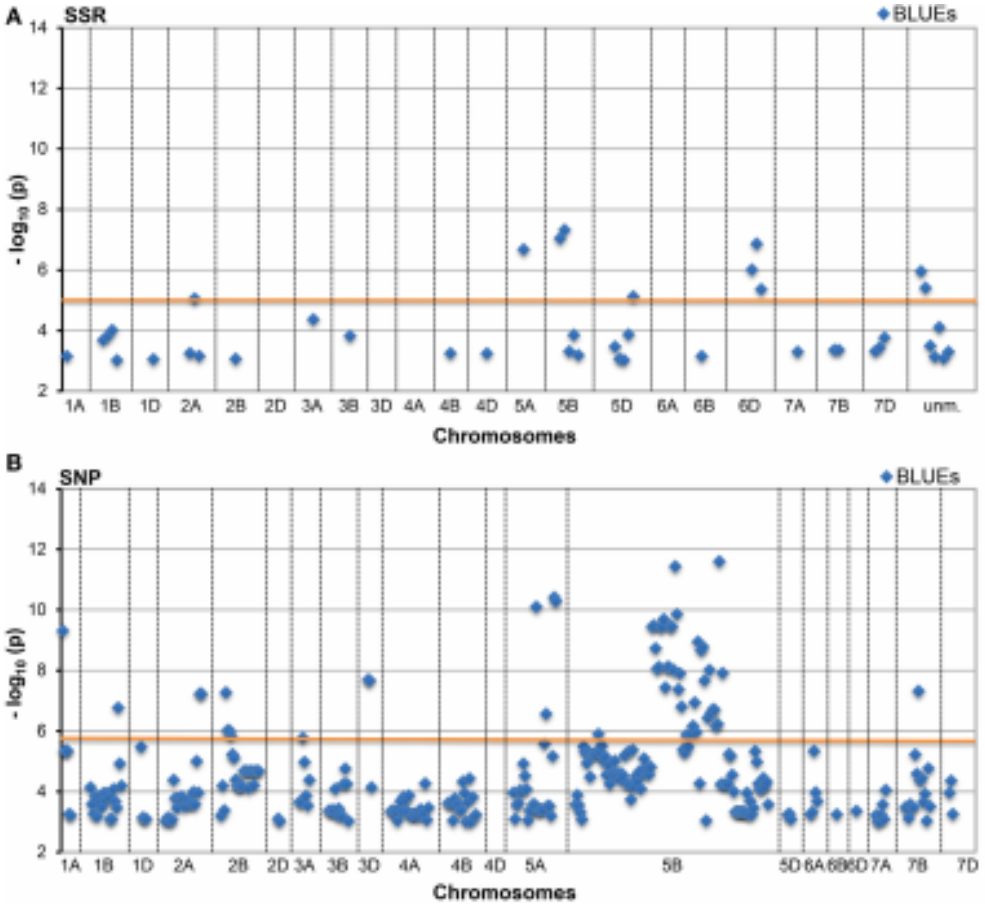


Рисунок 74 – Манхеттан плот для (A) SSR (B) SNP-маркеров, ассоциированных с датой колошения (HD) у пшеницы. Zanke et al., 2014.

Болгарские сорта пшеницы, созданные в период 1925-2003 годов, были изучены нами (Ganeva et al., 2005) с помощью теста на гиббереллиновую кислоту (GA) и SSR анализа локуса *Xgwm261* на хромосоме 2DS для определения *Rht8* гена. Старые сорта, полученные через отбор из местных сортов, несли редкие аллели (211- и 215-bp) в локусе *Xgwm261*, а те, которые были созданы путем гибридизации с иностранными сортами, имели аллели 165- и 174 bp. Сорок два (55,3%) из 76 современных сортов показали положительную реакцию на GA тест. Аллель 192 bp, диагностическая для *Rht8*, наблюдалась в 64 (84,2%) современных сортов, из которых 37 имели только *Rht8*, и 27 обладали комбинацией Rht8 и GA-нечувствительной аллели *Rht-B1d* (17), аллели Rht-D1b (6) и аллели *Rht-B1b* (4). Аллель 174 bp присутствовала в семи сортах, один из которых являлся фотопериодчувствительным, а остальные оказались нейтральными к длине светового дня. Аллель 203-bp была найдена в шести современных сортах. Сорта, несущие аллель *Rht8*, являются наиболее распространенными, и некоторые из них выращиваются в течение

длительного периода. Сорта с аллелью ‘Saitama 27‘ (*Rht-B1d*) явились наиболее продуктивными и занимали второе место по распространению в стране. Недавно наблюдаемая тенденция к увеличению доли сортов с генами GA-нечувствительных *rht*, вероятно, связана с их сочетанием с 192-bp аллелью локуса Xgwm261, тесно связанного с геном *Ppd-D1*, к разрыву сцепления между аллелями 174 bp и *ppd-D1*, и к введению других генов, влияющих на время цветения.

Во всем мире за последнее столетие средняя высота мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* 2n=6x-42) резко сократилась. В Великобритании, например, средняя высота сортов пшеницы снизилась с 150 см до 90 см. Снижение высоты было особенно выражено в течение последних 30 лет с введением сильных генов короткостебельности. За тот же 30-летний период урожайность резко возросла. Большая часть повышения урожайности, как было показано Austin et al., (1980), явилась прямым следствием снижения высоты, так как более короткие растения в состоянии перенести больше накопленной энергии в зерно. Кроме того, более короткие растения лучше устойчивы к полеганию и его последующим потерям урожайности.

Исследования генетического контроля высоты растений в мягкой пшенице показали сложное наследование этого признака. Основные и незначительные гены, влияющие на высоту растений, находятся в большинстве хромосом. В каталоге символов генов пшеницы (McIntosh et al 1998) перечислен 21 ген, существенно влияющий на высоту растений. Исследования по анеуплоидным линиям пшеницы показали, что гены, определяющие высоту растений, могут выступать в качестве супрессоров или промоторов высоты растения (Worland et al., 1990). Высота может быть уменьшена либо путем введения сильных генов подавления высоты или путем удаления сильных генов увеличения высоты. В целом Law et al., (1973) показали, что незначительные гены для уменьшения высоты, как правило, коррелируют со снижением урожайности. Основные гены могут нарушить эту корреляцию.

Наиболее важные гены короткостебельности пшеницы классифицируются как нечувствительные к экзогенной гиббереллиновой кислоте (GA). Растения, несущие нечувствительные гены GA, могут быть распознаны путём применения слабого раствора GA к прорастанию всходов (Gale and Gregory 1977). Нечувствительные гены GA *Rht-B1b* или *Rht-D1b* присутствуют в подавляющем большинстве сортов короткостебельных пшениц в мире. Оба происходят от старого японского сорта Norin 10. Детальные исследования изогенных линий, несущих *Rht-B1b* или *Rht-D1b* (Flintham et al., 1997), показывают, что эти гены снижают высоту примерно на 18% и сочетают это с заметным увеличением продуктивности колоса и урожайности. Хотя преимущества *Rht-B1b* и *Rht-D1b* очевидны в большинстве климатических условий возделывания и были основой Зеленой революции (Green Revolution) Нормана Борлауга (Borlaug) в селекции пшеницы, они не сочетают снижение высоты с повышением урожайности в южно-европейских условиях (Kertesz et al., 1991, Worland et al., 1990). Это, как представляется,

из-за восприимчивости к тепловому стрессу во время мейоза, незадолго до появления колоса (Worland and Law 1985). Уменьшающий фертильность растений тепловой стресс более 24°C является частым фактором во время критической стадии роста в южной европейской зоне возделывания пшеницы.

Тесты с гиббереллиновой кислотой сортов, выращенные в странах южной Европы, подтверждают отсутствие *Rht-B1b* или *Rht-D1b*. Сорта, выращенные в этих зонах, однако, аналогичной низкой высоты, но реагируют на GA. Гены короткостебельности, присутствующие в южноевропейских пшеницах, происходят от другого старого японского сорта ’Akakomugi’. Этот сорт был использован итальянским селекционером пшеницы Strampelli (1932) для уменьшения высоты и ускорения времени колошения у итальянской пшеницы.

Генетические исследования, направленные на понимание контроля высоты растений, определяемые ’Akakomugi’, полученных генами короткостебельности, первоначально были затруднены отсутствием узнаваемого маркера для короткостебельности. Было проведено три отдельных эксперимента по обнаружению хромосом, несущих гены короткостебельности в сортах Mara и Sava, оба потомки от ’Akakomugi’. Во всех экспериментах хромосома 2D была связана как с уменьшением высоты растений, так и с ускорением времени цветения (Law et al., 1981, Gale et al., 1982). Хромосомные сравнения показали, что 2D-хромосомы итальянского сорта Mara и югославского сорта Sava уменьшили высоту примерно на 18 см по сравнению с 2D-хромосомами обычных сортов ’Bersee’, ’Cappelle-Desprez’ или ’Koga II’. В сравнении хромосом ’Mara’ с гомологичными хромосомами сорта из ’Cappelle-Desprez’, выделило вторую хромосому 5BS-7BS (транслокация по отношению к стандартному генотипу ’Chinese Spring’) как дополнительный источник гена короткостебельности. Символы *Rht8* и *Rht9* были предложены для генов короткостебельности на хромосомах 2D и 5BS-7BS соответственно. В отсутствие узнаваемого маркера для *Rht8* альтернативные генетические ресурсы, известные как однохромосомные рекомбинантные линии (Law 1967) были получены для изучения плейотропных эффектов. Для изучения гена *Rht8* из скрещивания F_1 между обычным по высоте сортом ’Cappelle-Desprez’ и линией с замещённой хромосомой 2D от сорта ’Mara’ (несущей *Rht8*) в ’Cappelle-Desprez’ были получены 98 однохромосомных рекомбинантных линий (Worland & Law 1986). Анализ хромосомы 2D рекомбинантных линий показал, что два гена на 2D-хромосоме снижают высоту растений. *Rht8* уменьшал высоту примерно на 8 см с минимальным воздействием на другие агрономические признаки. Ген *Ppd1* для нечувствительности к фотопериоду уменьшил высоту примерно на 10 см. Снижение высоты, связанное с *Ppd1*, имело плейотропный эффект на ген колошения и сокращение жизненного цикла растений примерно на неделю.

В нашей работе Korzun et al., 1998 мы использовали большую коллекцию SSR-маркеров, которые были картированы на хромосоме 2D для установления тесного сцепления маркеров с геном *Rht8* у пшеницы.

Это было достигнуто путем скрининга рекомбинантных линий по одной хромосоме, полученных между 2D-хромосомами ’Cappelle-Desprez’ и ’Mara’ и ранее классифицированы по высоте для гена *Rht8* (рис. 75). Аллельный вариант маркера WMS 261 с 192bp (= п.н.) парами нуклеотидов присутствовал в линиях, несущих *Rht8*. Линии, не имеющие *Rht8*, несли аллель с 174bp. Так как WMS261 и *Rht8* были генетически тесно сцеплены, сравнение плейотропных эффектов, связанных с 192bp и 174bp аллелями было идентичным с предыдущим сравнением для *Rht8* и *rht8*: 192bp аллель снижала высоту растения на 8 см по сравнению с 174bp аллелью.

Скрининг второго набора рекомбинантных линий по одной хромосоме, полученных между 2D-хромосомами ’Cappelle-Desprez’ и ’Ciano 67’ показал наличие либо WMS 261 - 174bp аллели от ’Cappelle-Desprez’ или 165bp аллель от ’Ciano 67’. 192bp диагностический *Rht8* аллель не присутствовал, что указывало на отсутствие *Rht8* гена в ’Ciano 67’ и объясняет отсутствие коротких рекомбинантных растений в популяции.

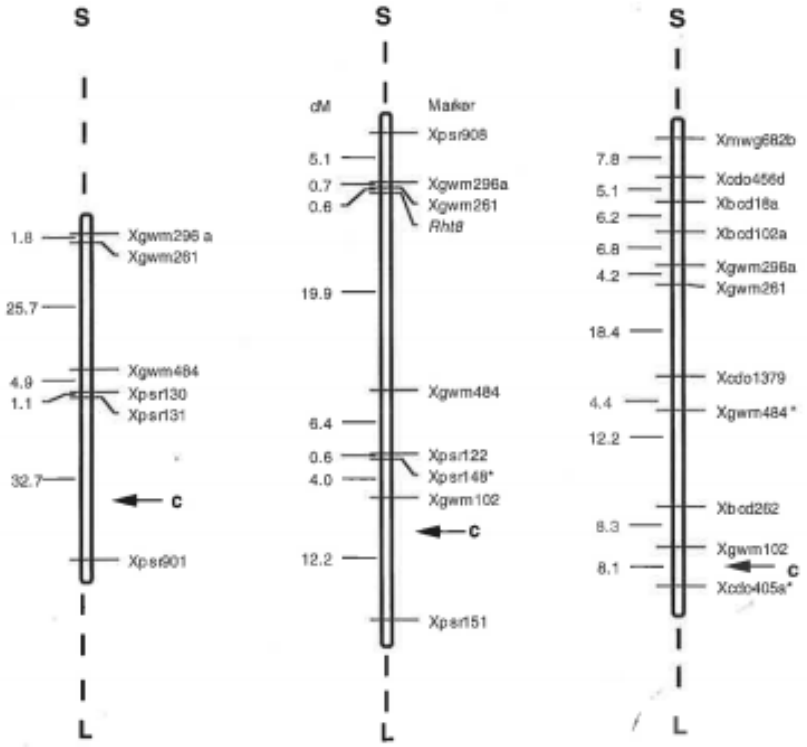


Рисунок 75 – Карта расположения гена короткостебельности *Rht8* на молекулярно-генетической карте из популяций ’Cappelle ’ x ’Cappelle (Mara 2D) ’ по отношению к молекулярной карте короткого плеча хромосомы 2D, полученной из скрещивания ’Cappelle x Cappelle (Ciano 2D)’ (слева) и карты ’Opata x Synthetic’ (справа) Маркеры с LOD < 2 размещены в предпочтительных местах и отмечены звездочками**.** Korzun et al., 1998.

Сравнение плейотропных эффектов, связанных с WMS 261-174bp и 165bp аллелями показало, что 165bp аллель увеличивает высоту по сравнению с 174bp аллель примерно на 3 cM без каких-либо значительных эффектов для других агрономических признаков. Поэтому можно было бы ожидать, что аллель 165bp может увеличить высоту примерно на 11 см по сравнению с 192bp диагностической для *Rht8* аллелью.

Изученная нами в работе Worland et al., 1998 родословная сортов пшеницы, показала, что ген *Rht8* из японского сорта пшеницы ‘Akokomugi‘ был распространен через селекционную программу Strampelli. В начальном скрещивании в 1925 ‘Akokomugi‘ был скрещен с гибридом между датским сортом ‘Wilhelmina‘ и итальянской местной формой ‘Rieti‘ (рис. 76). Из этого скрещивания Strampelli отобрал сорта ‘Villa Gloria‘, ‘Domiano‘, ‘Mentana‘ и ‘Ardito‘, которые сочетали короткостебельность и раннее цветение от ‘Akokomugi‘ и адаптивность от местного сорта (Strampelli 1932).

Четыре полученных им сорта стали ключевыми сортами в селекции современных итальянских, югославских и мексиканских CIMMYT сортов мягкой пшеницы (рис. 77).

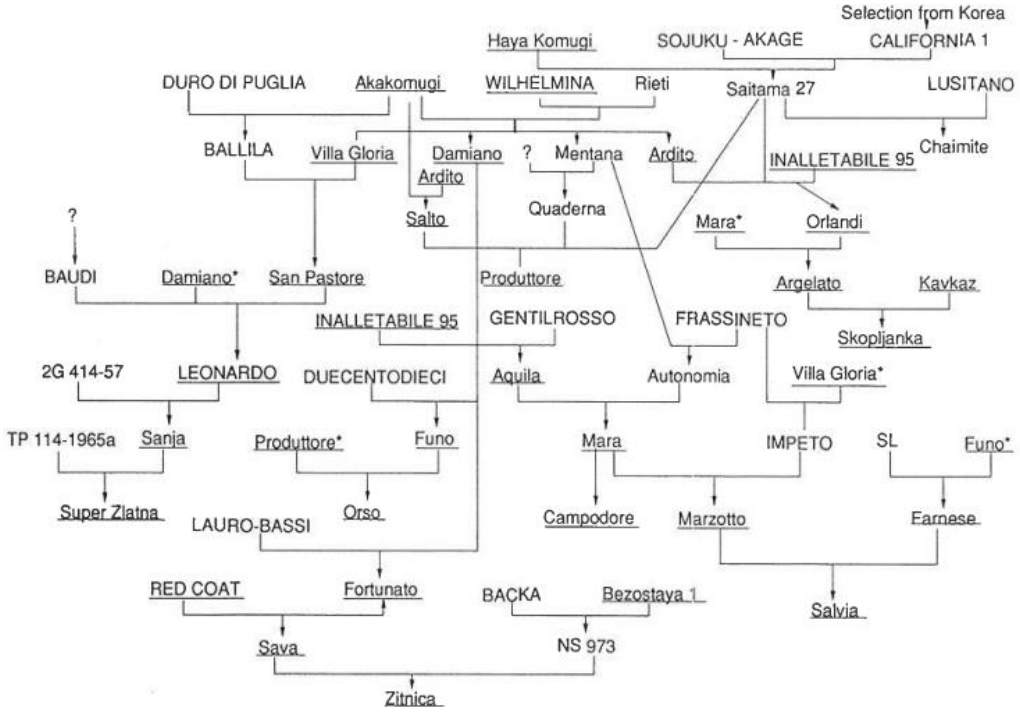


Рисунок 76 – Родословная и классификация с помощью маркера WMS261 сортов из Южной Европы. Заглавными буквами обозначены сорта, содержащие WMS261-174 аллель, обычными - WMS261-165 аллель и подчеркнуты сорта с WMS261-192 аллелью. Цитируется Worland et al., 1998.

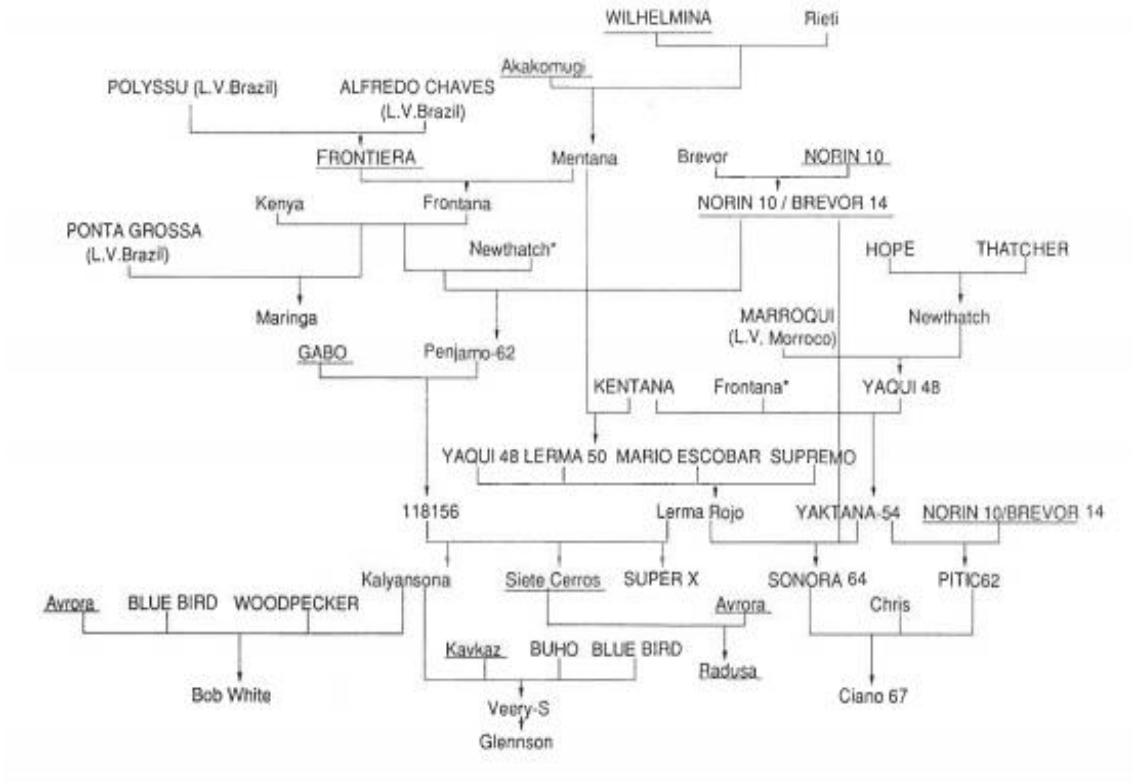


Рисунок 77 – Родословная и классификация с помощью маркера WMS261 сортов CIMMYT. Обозначения приводятся аналогично рис. 77. Worland et al., 1998.

Скрининг более 870 сортов пшеницы мирового происхождения, проведенный нами Worland et al., 1998a, 1998b), показал 14 аллельных вариантов для SSR маркера WMS 261. Почти 90% сортов содержали одну из аллелей с 165bp, 174bp или 192bp. Дополнительные 6% чисто европейских сортов несли аллель с 197bp. Остальные 37 сортов разделили между собой 11 новых WMS 261 аллельных вариантов с базовыми парами номерами 194bp (1 раз), 195bp (4), 196bp (1), 201bp (10), 202bp (3), 203bp (3), 204bp (6), 205bp (2), 207bp (1), 210bp (10) или 251bp (1). Наиболее распространённым вариантом WMS 261 среди изученных сортов была аллель 192bp, присутствующая в 273 сортах. Частота этой аллели, вероятно, искажена, так как в набор из 870 сортов в скрининг были включены многие сорта, которые несли ген *Rht8* от донора ‘Akakomugi‘ и его совместной сегрегации с SSR аллелью в их происхождении. Это распределение сортов, несущих аллель 192bp, было особенно предвзятым по отношению к южной Европе: 94% украинских сортов, 86% югославских сортов, 80% болгарских сортов и 60% итальянских сортов несли эту аллель. В этих странах большинство сортов, которые не несут 192bp аллель, были старые сорта или местные сорта (landraces). Аллель 192bp также присутствовала в 60% исследованных китайских сортов и 68% японских сортов. Высокий показатель для китайских сортов является результатом скрининга сортов, в которых селекционеры предполагали наличие *Rht8*, перенесенного из итальянской пшеницы. Интересно, что в процессе скрининга старый

китайский сорт Chinese Spring, являющийся родителем многих цитогенетических ресурсов, созданных профессором Эрни Сирс (Ernie Sears, 1953), показал, что он также несет в себе аллель 192bp. Chinese Spring, однако, не имеет *Rht8* гена. Это противоречие было прояснено путем секвенирования микроспутников 192bp Chinese Spring и итальянских сортов. Нами было показало, что они несли различные базовые последовательности (Korzun pers. comm.). Это могло создать проблемы в скрининге для *Rht8*, где сортовое происхождение неизвестно. Во многих странах, включая Нидерланды, Швейцарию и Великобританию, не было выявлено сортов с 192bp. В других странах, таких как Австрия, Франция, Германия и Мексика, частота была очень низкой и часто ограничивалась зарубежными сортами, которые выращивались в небольших масштабах. В нескольких климатических зонах две другие широко распределенных аллели WMS 261 с 165bp или 174bp выявлялись в аналогичных частотах. К таким странам относятся Аргентина, Австрия, Германия, Япония, США и бывшая Югославия. В странах Северной Европы, включая Францию, Нидерланды и Великобританию, большинство сортов содержали аллель 174bp и, наоборот, в Мексике и Австралии, Китае, Греции, Португалии, Испании и Турции, которые в значительной степени используют генетический материал из CIMMYT в своих программах селекции, большинство линий показали 165bp аллель. 51 сорт, которые содержали WMS 261 - 197bp аллель были полностью европейскими и включали 37% австрийских сортов, 28% голландских сортов и 20% швейцарских сортов. Из 10 оставшихся новых аллелей WMS 261 с ограниченным распространением во всем мире, семь были обнаружены в китайских сортах и пять из них были ограничены в распределении только в Китае. Две новые аллели были найдены в Аргентине, в том числе 210bp аллель, которая с 42% была самой частой в стране. В целом новые аллели, как правило, были найдены в старых сортах или местных сортах. Примеры этого включают в себя болгарский местный сорт No 14 с 210bp, иранский местный сорт Persia 20 с 207bp и Chino - старый китайский сорт, полученный через Аргентину с 210bp.

В гексаплоидной пшенице (*T. aestivum* L.) три основных гена (*Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1*) расположены на гомеологичной группе 5 хромосом (McIntosh et al., 1998). Локус *Vrn-A1* на хромосоме 5A, был найден совместно с двумя маркерами RFLP *Xpsr426* и *Xwg644* (Galiba et al., 1995). Картографические данные были подтверждены нами (Korzun et al., 1997), показывающими связь между *Vrn-A1* и *Xwg644* (рис. 78).

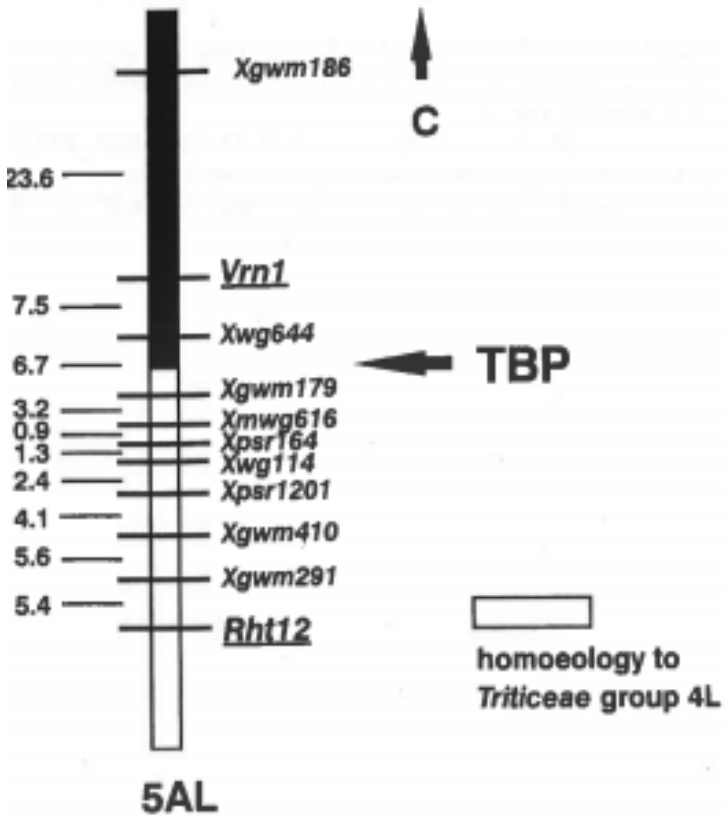


Рисунок 78 – Генетическая карта хромосомы 5AL, полученная из F_2 скрещивания ‘B12’ x ‘Synthetic’ и показывающая разположение *Vrn* и *Rht12*. Генетические расстояния представлены в cM, c = центромера, TBP = 5AL/4AL транслокация. Korzun et al., 1997.

Поскольку было установлено, что *Vrn-D1* отображается в сопоставимом положении на хромосоме 5DL (Snape et al., 1998), можно предположить, что *Sp1* ржи и *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* пшеницы являются гомоаллельными. Два основных генных локуса были описаны в диплоидной пшенице (*Triticum monococcum* L.) на хромосоме 5Am (Dubcovsky et al., 1998). В то время как один из них (*Vrn-Am1*) был полностью связан с *Xwg644* и, следовательно, был гомоаллельными к *Vrn* локусу из гексаплоидной пшеницы и ржи, второй локус (*Vrn-Am2*) был картирован на 4Am транслокационной части хромосомы 5Am и был сцеплен с локусом *X-Amy-1*, около 50 cM на удалении к локусу *Vrn-1*.

В ячмене были описаны три гена яровизации. Ген *Sh* (*Shg1, Vrn-H2*) располагался на хромосоме 4HL и был тесно сцеплен с локусом *ß-Amy-H1* (Chojecki et al., 1989, Forster и Ellis 1991). Таким образом, можно предположить о гоомеологии с *Vrn-Am2*. Второй ген, *Sh2* (*Sgh2, Vrn-H1*), был картирован Laurie et al., (1995) на длинном плече ячменной хромосомы 5H и был тесно сцеплен с *Xwg644*, т.е. являлся коллинеарным с генами *Vrn-1* и *Sp1* пшеницы и ржи, соответственно. *Sh3* (*Sgh3*), согласно Lundqvist et al., (1997) расположен на хромосоме 1H.

Ефремовой и коллегами (Efremova et al., 1996) были созданы хромосомные замещённые линии, в которых хромосома 5A ряда распространённых сортов пшеницы была заменена

хромосомой 5R сорта яровой ржи ‘Onokhoyskaya‘ (Онохойская). Исследования времени колошения и реакции яровизации показали в этой работе, что хромосома 5R от сорта ‘Onokhoyskaya‘ не влияет на эти признаки. Таким образом, был сделан вывод, что-либо *Sp1* стал неактивным в линии замены или сибирская рожь несёт ген, ответственный за яровизацию отличающийся от *Sp1* (Efremova and Maystrenko 1998, Salina et al., 1998). Для выявления гена реакции на яровизацию в сорте Онохойская было проведено наше исследование (Malyshev et al., 2001). Для этого мы использовали скрещивания сорта ‘Onokhoyskaya‘ с сортом ‘Petka‘ (содержащим *Sp1*) и ‘Moskovskij Karlik‘ ‘PC361‘. Тест на аллелизм с сортом ‘Petka‘ показал, что ‘Onokhoyskaya‘ содержит *Sp1*, но имеет более слабую аллель этого гена, названную нами согласно новой номенклатуре как *Vrn-R1c* (рис. 79). Полученные нами результаты молекулярно-генетического картирования позволили установить и обсудить гомологию для генов яровизации (*Vrn*) среди представителей *Triticeae*. Последующее клонирование данных генов у отдельных представителей зерновых культур, таких как *Triticum aestivium* L., *Triticum monococcum* (Yan et al., 2003), и *Hordeum vulgare* L. подтвердило наши результаты.

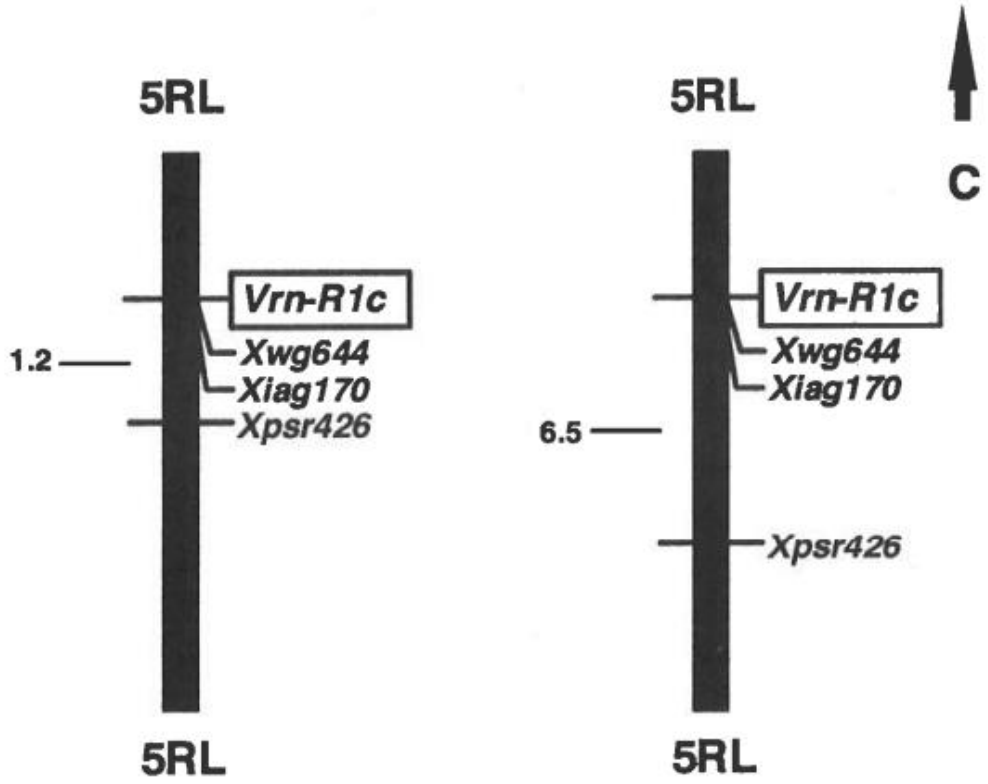


Рисунок 79 – Частичные генетические карты хромосомы 5R, полученные из F_2 популяций от скрещиваний ‘Onokhoyskaya‘ x ‘Moskovskij Karlik‘ и ‘Onokhoyskaya‘ x ‘PC361‘. Генетические расстояния представлены в cM, c = центромера. Malyshev et al., 2001.

3.4.3 Маркерная селекция пивоваренных качеств ячменя

Солод является сырьем для производства пива, дистиллированных спиртов и различных безалкогольных солодовых напитков. Процесс солода инициируется замачиванием зерновых, за которым следует прорастание в строго контролируемых условиях и, наконец, прорастание прекращается за счет гашения. В настоящее время ячмень по-прежнему остается наиболее распространённой культурой, используемой для производства солода во всем мире. По данным ФАО (STAT) в 2009 году около 13% ячменя, производимого во всем мире, было использовано для целей производства солода.

Качество солода является сложным признаком и зависит примерно от двух десятков взаимосвязанных компонентов (Fox et al., 2003). Были проведены многочисленные исследования для понимания биохимического механизма и генетической основы солодового процесса. Это привело к клонированию и картированию количества генов, кодирующих важнейшие солодовые гидролитические ферменты, которые участвуют в процессе мобилизации белка, деградации крахмала, некрахмальных полисахаридов и липидов. В частности, определены нуклеотидная последовательность, структура генов и хромосомальная локализация альфа- и бета-амилазы генов (Muthukrishnan et al., 1984, Khursheed and Rogers 1988, Nielsen et al., 1983, Yoshigi et al., 1995), цистеин протеиназы (Mikkonen et al., 1996), декстриназы (Burton et al., 1999), липоксигеназы (van Mechelen et al., 1999) и некоторые другие). Кроме того, многочисленные геномные регионы, контролирующие качество солода, были выявлены как в ходе анализа генетического сцепления, так и в связи с исследованием ассоциаций с признаками (GWAS). В частности, были изучены QTL, влияющие на ключевые признаки качества солода, такие как экстракт солода (Igartua et al., 2000, Elía et al., 2010), содержание бета-глюканов (Islamovic et al., 2013, Mohammadi et al., 2014), содержание солодового белка (Wang et al., 2015, Zhou et al., 2012), рыхлость солода (Edney and Mather, 2004, Li et al., 2005, von Korff et al., 2008).

Во многих случаях были описаны наличие кластеров QTL, которые одновременно влияли на несколько признаков качества солода (Hayes et al., 1993, Gao et al., 2004, Schmalenbach and Pillen 2009, Mohammadi et al., 2015). Можно предположить, что такие геномные области могут использоваться в качестве основных целевых признаков для селекции сортов ячменя, обладающих высоким качеством солода.

В течение последнего десятилетия, массовая спектрометрия на основе метаболитного профилирования широко используется для расшифровки биохимии, которая лежит в основе процесса производства солода. Зависящие от времени динамические изменения в метаболитных профилях характеризовались для различных сортов ячменя при использовании

мелкомасштабного (микро-солодовый), а также промышленного способа получения солода. Было отмечено, что соединения полярных метаболитов продемонстрировали гораздо более выраженные изменения в ходе производства солода у ячменя, в то время как неполярные метаболиты показали лишь небольшие изменения (Frank et al., 2011). Кроме того, были определены зависящие от времени метаболические изменения в конкретных тканях (эндосперм, эмбрион) и цельное ячменное зерно и предложено несколько метаболических маркеров для оптимизации состава солода (Gorzolka et al., 2012). Heuberger et al., (2014) провели одновременные исследования ключевых характеристик солодового экстракта и метаболитов на основе UPLC-MS, профилирующего ячменного зерна и солода в популяции, состоящем из 72 лучших пивоваренных линий ячменя. Был выявлен ряд сильных связей между метаболитами и характеристиками солода, что обеспечивает потенциальный набор метаболитовых маркеров для соответствующих признаков солода.

В нашем исследовании (Kochevenko et al., 2018) мы провели всесторонний анализ элитных селекционных линий, ‘LP104‘ и ‘LP106‘, обладающих чётким механизмом засухоустойчивости (ремобилизация и stay green), с помощью транскриптомного и метаболитного профилирования и анализа качественных характеристик солода. Кроме того, мы использовали ‘LP104‘/‘LP106‘ в DH популяциях, выращенных в полевых условиях, для выявления геномных регионов, влияющих на урожайность, качество солода и присутствия метаболитов. Для построения генетической карты высокой плотности нами был использован iSelect 90K чип и DH линии из скрещивания ‘LP104‘/‘LP106‘.

Всего было обнаружено 90 QTL для 44 признаков (рис. 80). Из них 71 QTL объясняет более 10% фенотипической вариации. На хромосомах 3H, 4H и 5H были идентифицированы три основных QTL-кластера, содержащих QTL для различных категорий анализируемых признаков.

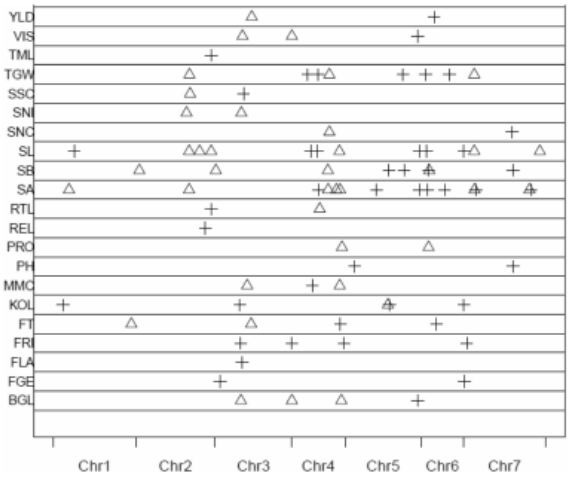


Рисунок 80 – Схематическая локализация основных QTL на хромосомах. Δ обозначены положительные QTL от ‘LP104‘ и + от ‘LP106‘. Kochevenko et al., 2018.

Целью нашего исследования (Matthies et al., 2013) явилась оценка внутривидового генетического разнообразия, присутствующего в первичных генах N-метаболизма ячменя, и изучение ассоциаций выявленного разнообразия гаплотипов с признаками, связанными с качеством пивоварения. Были получены частичные последовательности пяти генов, связанных с азотным (N) метаболизмом у ячменя (*Hordeum vulgare* L.): нитратредуктазы 1, глутаминсинтетазы 2, ферредоксинзависимой глутаматсинтазы, аспартатаминотрансферазы и аспарагиназы. Для каждого гена было обнаружено от двух до пяти гаплотипов в каждом гене в наборе из 190 различных сортов. Создание 33 SNP-маркеров позволило провести генотипирование всех этих 190 сортов ячменя, состоящих из ярового и озимого типов. Кроме того, эти маркеры могли быть нанесены на карту в нескольких удвоенных гаплоидных популяциях.

Кластерный анализ, основанный на гаплотипах, выявил более однородную структуру у ярового ячменя по сравнению с озимым ячменём (рис. 81).

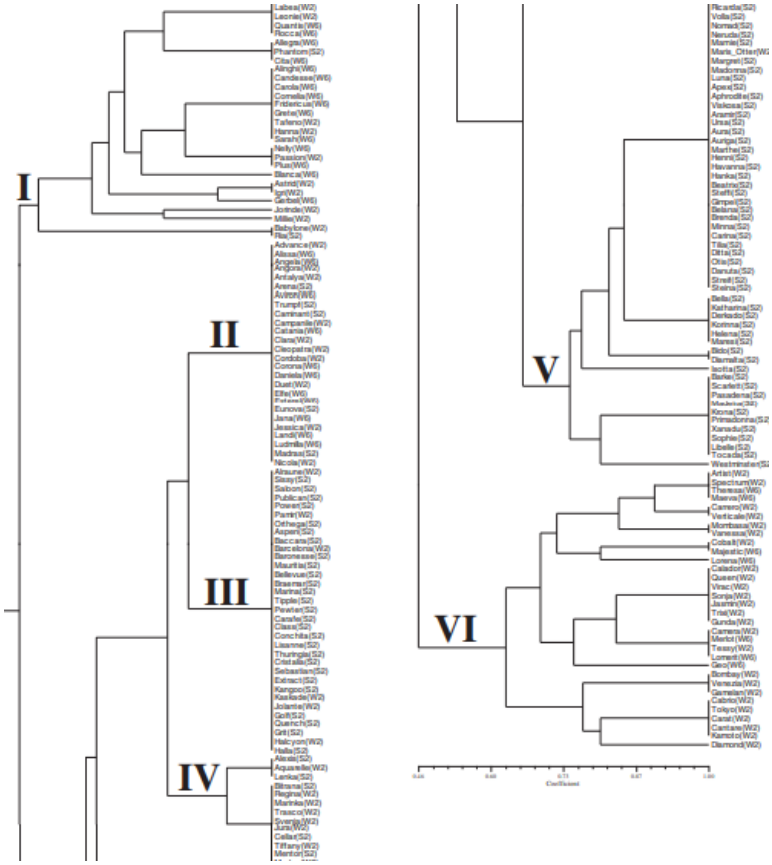


Рисунок 81 – Кластерный анализ 190 сортов ячменя на основе гаплотипов пяти генов, связанных с N-метаболизмом. S = яровой тип, W = озимый тип, 2 = двухрядный ячмень, 6 = шестирядный ячмень. Matthies et al 2013.

На основе общей линейной модели и смешанной линейной модели были определены линейные подходы к ассоциациям нескольких признаков качества солода и зерна, включая растворимый азот и белок. Было проведено исследование с целью изучения наличия вариации последовательности нескольких генов, связанных с первичным N-метаболизмом у ячменя. Обнаруженное разнообразие может быть связано с некоторыми фенотипическими признаками. Специфические различия между яровыми и озимым ячменём, скорее всего, отражают различные цели селекции. Полученные нами маркеры могут быть использованы в качестве инструмента для дальнейших генетических исследований и маркерной селекции.

Геномный отбор применяется к различным видам растений, в основном для урожайности или признакам, связанным с урожайностью, таких как как урожайность сухого вещества зерна или массы тысячи зерен, и улучшение устойчивости к болезням. Признаки качества не были основной областью анализа для геномного отбора, а проводились в основном с помощью маркерной селекции. В нашем исследовании (Schmidt et al., 2016) нами была оценена возможность применения геномного отбора к двенадцати признакам качества солода в двух коммерческих программах селекции ярового и озимого ячменя (*Hordeum vulgare* L.). Фенотипические показатели были рассчитаны, используя многолокационные полевые данные испытаний от трёх или четырёх лет, в зависимости от исследуемого признака. Наследственности для признаков солода колебались между 0.50 и 0.98. Прогностические способности (PA), полученные в результате перекрёстной проверки, варьировались от 0,14 до 0,58 для ярового ячменя и от 0,40 до 0,80 для озимого ячменя (табл. 6).

Таблица 6 – Предсказательные способности (Predictive abilities, PA), стандартное отклонение предсказательной способности после 5-кратной перекрестной проверки и размер имеющихся тренировочных выборок (training sets, TS) для ярового и озимого ячменя. Schmidt et al., 2016.

	Spring barley			Winter barley		
Trait	PA (mean)	PA (sd)	#TS	PA (mean)	PA (sd)	#TS
AMA	0.444	0.151	99	0.564	0.300	102
AMB	0.142	0.218	118	0.606	0.150	102
EXT	0.558	0.072	424	0.625	0.175	102
FAN_L	0.497	0.218	65	0.572	0.165	102
Fin_At	0.495	0.120	424	0.732	0.113	102
FRI	0.552	0.077	424	0.788	0.113	102
GLU	0.479	0.096	423	0.798	0.173	102
KOL	0.487	0.106	424	0.556	0.178	102
LOSS	0.419	0.101	322	0.652	0.165	102
NIT	0.583	0.074	424	0.551	0.150	102
PRT	0.521	0.064	424	0.399	0.158	102
VIS	0.449	0.111	424	0.744	0.116	102
mean	0.469	0.117		0.632	0.163	

Использование геномного отбора при селекции пивоваренного ячменя явно имеет потенциал для снижения затрат на фенотипирование признаков качества, увеличение интенсивности отбора и сокращение циклов размножения.

3.5 Система восстановления фертильности (*Rfp1, Rfp3*) ржи

Рожь (*Secale cereale* L.) является единственным видом из перекрестноопыляющихся зерновых культур, традиционно использующаяся в виде популяционных сортов. Вместе с тем, в течение последних четырех десятилетий на основе цитоплазмы ‘Pampa‘ (P), как генетического механизма контроля оплодотворения для производства гибридных семян, и из-за высокого уровня гетерозиса, который можно наблюдать среди перекрестного потомства родительских инбредных линий, полученных из генетически удаленных популяций, были созданы эффективные программы гибридной селекции. Цитоплазма P была получена из аргентинской примитивной популяции ржи и приводит к стерильному фенотипу (Geiger and Schnell 1970). В растениях, демонстрирующих цитоплазматическую мужскую стерильность (CMS), образование жизнеспособных зёрен пыльцы нарушается митохондриальной мутацией (Chase 2007).

Высокоурожайные гибридные сорта сохраняют высокую конкурентоспособность ржи в современных системах сельскохозяйственного производства. В Германии доля созданных гибридных сортов ржи увеличилась с 37% в 2002 году до 95% после 2017 года (Bundessortenamt, 2020). Существенным недостатком первых гибридных сортов ржи являлась их восприимчивость к заболеванию спорыньей (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.), как следствие неоптимального прорастания пыльцы. Низкая фертильность пыльцы при цветении означает, что на стигме споры гриба меньше конкурируют с пыльцевыми зёрнами в местах входа в зародышевый мешок (Miedaner et al., 2005). Поражение спорыньёй в результате увеличения площадей, занятых гибридными сортами ржи, является серьёзной проблемой для производства гибридной ржи. Кроме того, соблюдение установленных пороговых значений для загрязнения урожая по спорынье (0,05% для потребления человеком, 0,1% для целей кормления) имеет решающее значение для маркетинга сортов и выбора сорта. Как следствие, заражение спорыньей является одним из экономически наиболее важных заболеваний ржи.

Восстановление мужской фертильности является необходимым условием для селекции и возделывания гибридной ржи и в настоящее время является наиболее удобным подходом к минимизации инфекции в гибридных сортах ржи (Miedaner et al., 2000, Stracke et al., 2003, Miedaner et al., 2005). Гены восстановления фертильности (*Rf*) для цитоплазмы P обозначены как *Rfp* (Stracke et al., 2003). Генетика восстановления мужской фертильности у ржи была впервые

рассмотрена Scoles и Evans в 1979, которые предложили модель трёх доминантных генов восстановителей фертильности с частичными и зависящими от окружающей среды эффектами в инбредных линиях, несущих P цитоплазмы. Все до настоящего времени известные *Rfp* гены в европейской ржи приводят лишь к частичному восстановлению мужской стерильности для P цитоплазмы (Miedaner et al., 2000, 2005). Один из этих генов *Rfp* был найден на ржаной хромосоме 1R (Wricke et al., 1993). Более эффективные *Rfp* гены были установлены в генетических ресурсах, собранных в Иране и Аргентине, соответственно. Эти гены *Rfp* были картированы на длинном плече хромосомы 4R (Miedaner et al., 2000) и способствовали минимизации загрязнения урожая спорыньёй, так как они приводили к почти полному восстановлению мужской фертильности в гибридных сортах ржи. Однако, другие гены, сцепленные с этими экзотическими вариантами *Rfp* оказывают негативное влияние на урожайность зерна (Miedaner et al., 2000). Чтобы попытаться уменьшить это неблагоприятное влияние, необходимо наличие тесно сцепленных с геном молекулярных маркеров для выявления и выбора растений с рекомбинантными гаплотипами.

Наше исследование (Hackauf et al., 2012) было сосредоточено на локус *Rfp1*, расположенный на длинном плече ржаной хромосомы 4R и направлено на создание и использование молекулярных маркеров, тесно сцепленных с *Rfp1*. Пятнадцать уникальных последовательностей, используемых для развития маркера на длинном плече ржаной хромосомы 4RL, представляли собой EST последовательности с известным расположением на хромосомных интервалах внутри хромосомных плеч пшеницы. Эта информация позволила нам отнести *Rfp1*-локус сегмента генома ржи к физическому интервалу пшеницы 6DS6-0.99-1.00. Сравнение уникальных последовательностей с модельными геномами зерновых культур на уровне генетической карты позволило нам выявить колинеарность дистального участка длинного плеча ржаной хромосомы 4RL с субгеномными сегментами хромосомы *Brachypodium* 3, хромосомы *Sorghum* 4 и рисовой хромосомы 2 (рис.83).

Выполнение этой темы было продолжено в нашей работе (Hackauf et al., 2017) с использованием иранской примитивной ржаной популяции Altevogt 14160. Для этого мы использовали 41 молекулярный маркер на генетическом сегменте 38,8 cM длинного плеча хромосомы 4R, которая несет *Rf* ген. Восстановление мужской фертильности было проанализировано в потомстве 21 рекомбинантной, а также шести нерекомбинантных линий BC_4S_2 и мужского стерильного генотипа.

Такой подход позволил нам подтвердить положение гена восстановителя фертильности пыльцы, который мы обозначили *Rfp3*, на хромосоме 4R. *Rfp3* был картирован в интервале 2,5 cM и совпадал с EST-производным маркером c28385 (рис. 84). Генно-производные ортологические маркеры (COS) позволили нам исследовать ортологию генов восстановителей фертильности, происходящих из различных генетических ресурсов ржи, а также ячменя.

Наблюдаемая локализация *Rfp3* и *Rfm1* в сегментах 4RL/6HS требует дальнейших усилий по клонированию обоих генов восстановления фертильности в качестве варианта для изучения механизмов мужской стерильности и восстановления фертильности в зерновых.

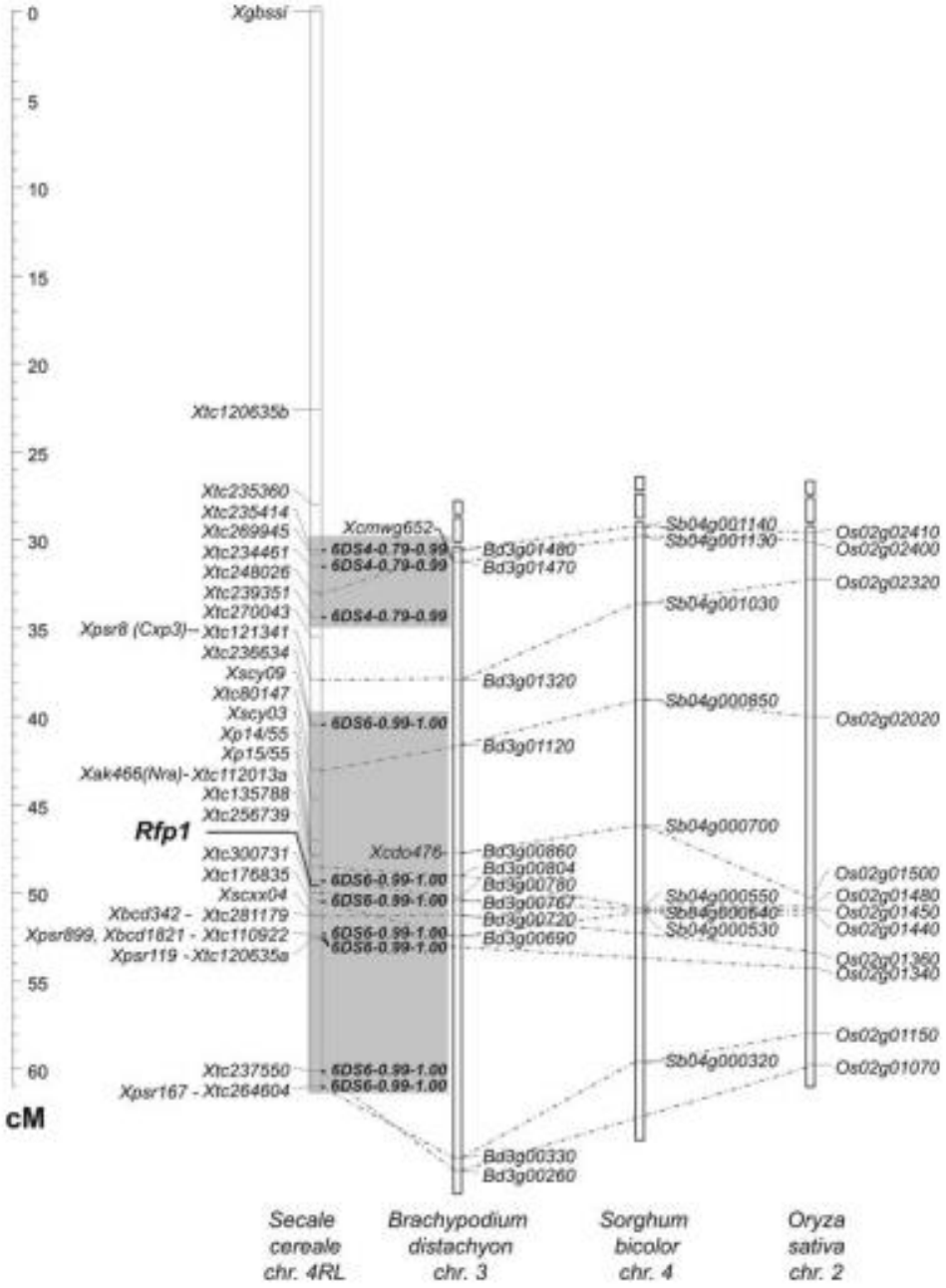


Рисунок 82 – Сравнительное картирование *Rfp1* гена у ржи в сравнении с *Brachypodium*, *Sorghum* и рисом. Интегрированная карта сцепления, представляющая часть хромосомы 4RL, основана на 506 определённых генотипах *Rfp1* и приведена в соответствие с физическими картами модельных геномов зерновых культур. Пунктирные линии указывают на ортологические гены риса, *Brachypodium* и *Sorghum*, которые использовались для получения маркеров у ржи. Hackauf et al., 2012

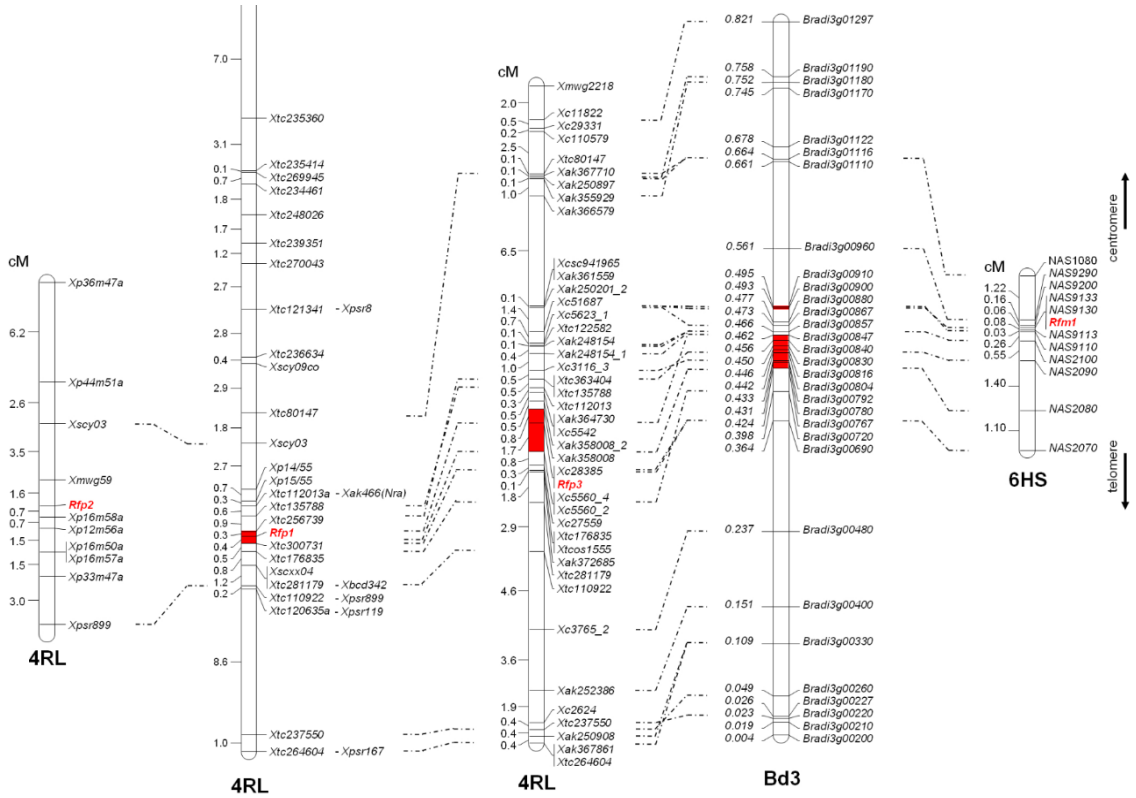


Рисунок 83 – Сравнительное картирование генов восстановления фертильности пыльцы у ржи и ячменя. Сравнительное картирование выявило высокую коллинеарность между картами сцепления для (A) *Rfp2* (согласно Stracke et al., 2003, модифицировано), (B) *Rfp1*, Hackauf et al., 2012) и (C) *Rfp3* и идентифицировало эти гены восстановления фертильности пыльцы, расположенные в ортологическом сегменте на длинном отрезке ржаной хромосомы 4R. Пунктирные линии соединяют ортологичные локусы, целевые интервалы обозначены красным цветом. Hackauf et al., 2017.

Использование маркерных систем для картирования и характеристики генов, контролирующих восстановление фертильности пыльцы у ржи, и их целенаправленное использование в селекции этой культуры позволило решить целый ряд научных и практических задач селекции. Нами найдены маркеры, которые тесно связаны с геном восстановления фертильности пыльцы Rfp1 у ржи (Korzun, 2002). Разработаны маркерные анализы для маркер-поддерживающей селекции на основе ПЦР, которые нашли дальнейшее широкое использование в научных исследованиях и, особенно, в селекционном процессе для создания нового, улучшенного генетического материала гибридной ржи путём значительного уменьшения поражения колоса спорыньёй (*Claviceps purpurea* [Fr.] Tul., уменьшения риска токсичности и повышения стабильности урожая озимой ржи. Детальное картирование позволило нам определить гены-кандидаты для *Rfp1* у ржи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Созданы молекулярно-генетические технологии и молекулярные маркерные карты для выявления ассоциаций генотип – фенотип, установления структурно-функциональной организации геномов и решения практических задач в селекции основных зерновых культур.

Впервые создана генетическая карта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием SSR-маркеров. Эта научная работа явилась основой для молекулярно-генетического картирования у пшеницы и имеет более 2200 научных цитирований.

Впервые создана молекулярно-генетическая карта генома ржи, основанная на RFLP-маркерах и ставшая наиболее насыщенной молекулярно-генетической картой генома этой культуры на момент её публикации. Эта карта была дополнена впоследствии изозимными, SSR-маркерами и генными последовательностями и стала основой для многих последующих работ по картированию по картированию генов и QTL, контролирующих агрономические признаки у ржи.

Разработанные технологии и молекулярно-генетические маркеры были эффективно использованы для решения широкого спектра задач в области генетики и селекции основных зерновых культур, включающих:

а) характеристику генетических ресурсов пшеницы и ржи. Продемонстрирована высокая эффективность использования разработанных маркеров и маркерных систем для определения различий в образцах диплоидных видов пшеницы и диких сородичей пшеницы, для таксономических и эволюционных исследований и изучения генетического разнообразия у ржи. Впервые молекулярные маркеры были использованы для расширения генетической базы гетеротических популяций, что является ключом к обеспечению дальнейшего генетического прироста в гибридной селекции и распространению гибридных сортов в новые районы возделывания.

б) характеристику цитогенетического материала мягкой пшеницы. Успешно продемонстрирована возможность использования SSR-маркеров для идентификации хромосоно-замещённых линий пшеницы.

в) установление генетических маркеров для важных агрономических признаков, генов и QTL. Продемонстрирована эффективность созданных молекулярно-генетических технологий и маркерных систем для выявления механизмов устойчивости зерновых культур к биотическим и абиотическим факторам среды; выявлено, что маркеры, расположенные на генах *Dicer1* и *Ara6* пшеницы (*Triticum aestivum* L.), связаны с признаком устойчивости к фузариозу колоса; выявлены локусы, контролирующие устойчивость к септориозу у европейской озимой пшеницы, показано что, каждый локус имеет небольшую, вместе с тем, значимую аддитивную величину эффекта; показано, что ген *Sr3* и дополнительно выявленные количественные локусы признаков (QTL) имеют высокий потенциал для использования в селекции на

устойчивость к стеблевой ржавчине у ржи; найдены маркер-устойчивость ассоциации к церкоспореллёзной гнили на хромосомах пшеницы 1D, 2A, 2D, 3D, 5A, 5D, 6A, 7A и 7D для SSR-маркеров и хромосомах 1B, 2A, 2B, 2D, 3B и 7D для SNP-маркеров; идентифицировано 11 генов ячменя, связанных с расонеспецифической устойчивостью к мучнистой росе в присутствии гена *Mlo*, показана особая важность гена, кодирующего транскрипционный фактор *WRKY2*; на хромосоме 5R ржи выявлен QTL обеспечивающий в одной из популяций 31,9 % фенотипической вариации устойчивости к *SBCMV*, на хромосоме 7R обнаружен один QTL, объясняющий до 64,0% фенотипической вариации для устойчивости к *WSSMV* в каждой из трёх изученных популяций ржи; выявлен и идентифицирован новый локус, определяющий устойчивость к заморозкам с основным эффектом у ржи, расположенный на хромосоме 5R.

г) разработку маркеров аллельной вариации отдельных генов и их связи с важными сельскохозяйственными признаками у зерновых культур. Впервые с использованием тесно сцепленного молекулярного маркера WMS261 была изучена родословная сортов пшеницы и показано происхождение гена *Rht8* из японского сорта пшеницы Akokomugi и распространение аллельных вариантов в сортах из Южной Европы и мексиканских CIMMYT сортов мягкой пшеницы. Данная информация и молекулярный маркер нашли широкое применение в дальнейших научных исследованиях и практической селекции мягкой пшеницы во всём мире.

Впервые проведена расшифровка генома ржи (*Secale cereale* L.), на основе которого создан первый масштабный SNP-чип для этой культуры, содержащий более 600 тыс. маркеров. Это способствовало эффективному внедрению геномной селекции в селекцию гибридной ржи и, в итоге, созданию высокоурожайных, адаптированных к условиям среды гибридов ржи.

Впервые реализован инновационный подход по картированию генов *Rfp1* и *Rfp3* (восстановление фертильности пыльцы) у гибридов озимой ржи. Маркеры, связанные с геном восстановления фертильности пыльцы *Rfp1* у ржи, и разработанные специфические анализы на основе ПЦР нашли дальнейшее широкое использование в научных исследованиях и в селекционном процессе для создания нового улучшенного генетического материла гибридной ржи путем значительного уменьшения поражения колоса спорыньёй (*Claviceps purpurea* [Fr.] Tul.), уменьшения риска токсичности и повышения стабильности урожая гибридов озимой ржи.

Полученные результаты и разработанные стратегии вместе с эффективным использованием уже имеющихся знаний в современной селекции зерновых культур позволят успешно реализовать важнейшие задачи по интенсификации сельского хозяйства в меняющихся условиях окружающей среды для надёжного обеспечения продовольственной безопасности в отдельно взятой стране и мире в целом.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

BC беккроссная популяция (backcross)

cM сантиМорган (cantiMorgan)

DH хромосом -удвоенные гаплоидные линии (double haploids)

FHB фузариоз колоса (Fusarium head blight)

GA_3 гиббереллoвая кислота (gibberellin acid)

GEBV расчетная селекционная ценность (estimated breeding values(

GBLUP лучший линейный неискаженный геномный прогноз, Genomic best linear unbiased prediction

GS геномная селекция (genome-wide selection)

HD сроки колошения (heading date)

MAS селекция с помощью молекулярных маркеров (marker-assisted selection)

MTA ассоциация маркер – признак (marker-trait association)

NILs близко изогенные линии (near isogenic lines)

NT нули-тетрасомные линии

PA предсказательные способности (predictive abilities)

PCoA Principal coordinate analysis

PEV Prediction error variance

PIC индекс полиморфности (Polymorphism Information Content)

Ppd гены, отвечающие за чувствительность к фотопериодизму (genes for photoperiodic sensitivity)

QTL локус количественного признака (quantitative trait locus)

RAPD произвольно амплифицированная полиморфная ДНК (Random Amplify Polymorphic DNA)

REML Restricted maximum likelihood

RFLP полиморфизм длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ), (Restiction Fragment Length Polymorphism)

Rht гены короткостебельности (genes reduced plant height)

RILs рекомбинантно-инбредные линии (recombinant inbread lines)

SNP Single nucleotide polymorphism

SSRs простые повторяющиеся последовательности (Simple Sequence Repeats)

Xgwm обозначения микросателлитных локусов на генетической карте *Triticum aestivum*L., X – локус, g – Gatersleben, w – wheat, m – microsatellite

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов // Теоретические основы селекции растений / М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. – Т.1. – С.75-128в

2. Кобылянский В.Д. Новый источник короткостебельности для селекции неполегающей ржи / В.Д. Кобылянский // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1971. – №9. – С.58-62

3. Кобылянский В. Д. Генетические особенности короткостебельной ржи / В.Д. Кобылянский // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1973. – Т. 49. – №3

4. Adam D. Allozyme variation in rye, *Secale cereale* L. 2. Commercial varieties / D. Adam, V. Simonsen, V. Loeschcke // Theoretical and Applied Genetics. –1987. – V.74. – №5. – P.560-565

5. Adhikari T.B. Identification and molecular mapping of a gene in wheat conferring resistance to *Mycosphaerella graminicola* / T.B. Adhikari, J.M. Anderson, S.B. Goodwin // Phytopathology. – 2003. – V.93. – №9. – P.1158-1164

6. Adhikari T.B. Microsatellite markers linked to the *Stb2* and *Stb3* genes for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat / T.B. Adhikar, H. Wallwork, S.B. Goodwin // Crop Science. – 2004. – V.44. – P.1403-1411

7. Adhikari T.B. Molecular mapping of Stb1, a potentially durable gene for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat / T.B. Adhikari, X. Yang, J.R. Cavaletto *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – V.109. – №5. – P.944-953

8. Adhikari T.B. Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to *Septoria tritici blotch* in wheat / T.B. Adhikari, J.R. Cavaletto, J. Dubcovsky *et al.,* // Phytopathology. – 2004. – V.94. – №11. – P.1198-1206

9. Adugna A.A comparison of cytoplasmic and chemically-induced male sterility systems for hybrid seed production in wheat (*Triticum aestivum* L.) / A. Adugna, G.S. Nanda, K. Singh *et al.,* // Euphytica. – 2004. – V.135. – №3. – P.297-304

10. Aghaee-Sarbarzeh A. Microsatellite marker linked to leaf rust resistance transferred from Aegilops triuncialis into hexaploid wheat / M. Aghaee-Sarbarzeh, Harjit Singh, H.S. Dhaliwal // Plant Breeding. – 2001. – V.120. – №3. – P.259-261

11. Aghnoum R. Basal host resistance of barley to powdery mildew: connecting quantitative trait loci and candidate genes / R. Aghnoum, T.C. Marcel, A. Johrde *et al.,* // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2010. – V.23. – №1. – P.91-102

12. Ahmad M. Assessment of genomic diversity among wheat genotypes as determined by simple sequence repeats / M. Ahmad // Genome. – 2002. – V.45. – №4. – P.646-651

13. Ahmad M. Molecular marker-assisted selection of HMW glutenin alleles related to wheat bread quality by PCR-generated DNA markers / M. Ahmad // Theoretical and Applied Genetics. – 2000. – V.101. – №5. – P.892-896

14. Ahn S.N. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes / S.N. Ahn, S.D. Tanksley // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 1993. – V.90. – №17. – P.7980-7984

15. Ahn S.N. Homoeologous relationships of rice, wheat and maize chromosomes / S.N. Ahn, J.A. Anderson, M.E. Sorrells *et al.,* // Molecular and General Genetics. – 1993. – V.241. – №5-6. – P.483-490

16. Akagi H. Positional cloning of the rice Rf-1 gene, a restorer of BT-type cytoplasmic male sterility that encodes a mitochondria-targeting PPR protein / H. Akagi, A. Nakamura, Y. Yokozeki-Misono *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – V.108. – №8. – P.1449–1457

17. Akagi H. Stable inheritance and expression of the CMS traits introduced by asymmetric protoplast fusion / H. Akagi, T. Taguchi, T. Fujimura // Theoretical and Applied Genetics. – 1995. – V.91. – №4. – P.948-951

18. Akar T. Marker-assisted characterization of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) / T. Akar, E. Francia, A. Tondelli *et al.,* // Plant Breeding. – 2009. – V.128. – №4. – P.381-386

19. Akdemir D Optimization of genomic selection training populations with a genetic algorithm / D. Akdemir, J.I. Sanchez, J.L. Jannink // Genetics Selection Evolution. – 2015. – V.47. – №38. –P.38-47

20. Akey J.M. Constructing genomic maps of positive selection in humans: where do we go from here? / J.M. Akey // Genome Research. – 2009. – V.19. – №5. – P.711-722

21. Akhunov E.D. Nucleotide diversity maps reveal variation in diversity among wheat genomes and chromosomes / E.D. Akhunov, A.R. Akhunova, O.D. Anderson *et al.,* // BMC Genomics. – 2010. – V.11. – №702. – P.702-723

22. Alamerew S. Genetic diversity in Ethiopian hexaploid and tetraploid wheat germplasm assessed by microsatellite markers / S. Alamerew, S. Chebotar, X. Huang *et al.,* // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2004. – V. 51. – №5. – P.559-567

23. Albrecht T. Genome-based prediction of testcross values in maize / T. Albrecht, V. Wimmer, H.J. Auinger *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2011. – V.123. – №2. – P.339-350

24. Albrechtsen A. Ascertainment biases in SNP chips affect measures of population divergence / A. Albrechtsen, F.C. Nielsen, R. Nielsen // Molecular Biology and Evolution. – 2010. – V.27. – №11. – P.2534-2547

25. Alexandrova N.A. DNA markers and their application in plant breeding for disease resistance in wheat / N.A. Alexandrova, E.G. Todorovska, E.I. Marinova *et al.,* // Bulgarian Journal Agricultural Science. – 1999. – V.5. – P.551-560

26. Alheit K.V. Genome-wide evaluation of genetic diversity and linkage disequilibrium in winter and spring triticale (x *Triticosecale* Wittmack) / K.V. Alheit, H.P. Maurer, J.C. Reif, *et al.,* // BMC Genomics. – 2012. – V.13. – №1. – P.235

27. Allard R.W. Evidence for genetic restriction of recombination in the Lima bean / R.W. Allard// Genetics. – 1963. – V.48. – №10. – P.1389-1395

28. Allen E., Gilberton L.A., Houmerd N.M. *et al.,* Methods for producing hybrid seed // USA Patent WO/2007/047016. 2007

29. Allison D. B. Bias in estimates of quantitative-trait-locus effect in genome scans: demonstration of the phenomenon and a method-of-moments procedure for reducing bias / D.B. Allison, J. R. Fernandez, H. Moonseong *et al.,* // American Journal of Human Genetics. – 2002. – V.70. – №3. – P.575–585

30. Alonso-Blanco C. Genetic linkage between cytological markers and the seed storage protein loci *Sec2* [Gli-R2] and *Sec3* [*Glu-R1]* in rye / C. Alonso-Blanco, P. G. Goicoechea, A. Roca *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1993. – V.87. – №3. – P.321—327

31. Altpeter F. Stable expression of a defense-related gene in wheat epidermis under transcriptional control of a novel promoter confers pathogen resistance / F. Altpeter, A. Varshney, O. Abderhalden *et al.,* // Plant Molecular Biology. – 2005. – V.57. – №2. – P.271–283

32. Alvarez E. Physical mapping of translocation breakpoints in rye by means of synaptonemal complex analysis / E. Alvarez, C. Alonso-Blanco, A. Roca *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1994. – V.89. – №1. – P.33-41

33. Anderson G.R. Genetic mapping of Dn7, a rye gene conferring resistance to the Russian wheat aphid in wheat / G.R. Anderson, D. Papa, J. Peng *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2003. – V.107. – №7. – P.1297-1303

34. Anderson J. A. Molecular breeding using a major QTL for Fusarium head blight resistance in wheat / J.A. Anderson, S. Chao, S. Liu // Crop Science. – 2007. – V.47. – №3. –P.112-119

35. Anderson J.A. Detection of Fusarium head blight resistance QTL in wheat using AFLPs and RFLPs / J.A. Anderson, B.L. Waldron, B. Moreno-Sevilla et al., // In: A.E. Slinkard (Ed.) Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symp., Saskatoon, Saskatchewan, Canada. – 1998. – V.1. – P.135-137

36. Anderson J.A. Development of a chromosomal arm map for wheat based on RFLP markers / J.A. Anderson, Y. Ogihara, M.E. Sorrells *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. –1992. – V.83. – №8.– P.1035-1043

37. Anderson J.A. DNA markers for Fusarium head blight resistance QTL in two wheat populations / J.A. Anderson, R.W. Stack, S. Liu *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2001. – V.102. – P. 1164-1168

38. Anderson J.A. RFLP analysis of genomic regions associated with resistance to pre-harvest sprouting in wheat / J.A. Anderson, M.E. Sorrells, S.D. Tanksley // Crop Science. – 1993. – V.33. – P.453-459

39. Andrés F. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues / F. Andrés, G. Coupland // Nature Reviews Genetics. – 2012. – V.13. – №9.– P.627-639

40. Angus W. The World Wheat Book: a History of Wheat Breeding / W. Angus, A. Bonjean, M. Van Ginkel. - Paris: Lavoisier Publishing, 2001. – V1. – P. 1131.

41. Anonymous (1994, 2003, 2004, 2007, 2008) Beschreibende Sortenliste. Getreide, Mais, Ölfrüchte, Leguminosen (großkörnig), Hackfrüchte (außer Kartoffeln). Bundessortenamt, Hannover

42. Antao T. Lositan: A workbench to detect molecular adaptation based on a Fst-outlier method / T. Antao, A. Lopes, R.J. Lopes *et al.,* // BMC Bioinformatics. – 2008. –V.9. – P.1-5

43. Araki E. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat / E. Araki, H. Miura, S. Sawada // Theoretical and Applied Genetics. –1999. – V.98. – P.977-984

44. Arend D. e!DAL – a framework to store, share and publish research data / D. Arend, M. Lange, J. Chen *et al.,* // BMC Bioinformatics. – 2014. – V15. – P.214

45. Arend D. PGP repository: a plant phenomics and genomics data publication infrastructure / D. Arend, A. Junker, U. Scholz et al., / Database. – 2016. – V.2016

46. Arraiano L.S. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola* / L.S. Arraiano, L. Chartrain, E. Bossollini *et al.,* // Plant Pathology. 2007. – V.56. – P.73-78

47. Arraiano L.S. Chromosomal location of a gene for resistance to *Septoria tritici blotch* (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x'/ L.S. Arraiano, A.J. Worland, C. Ellerbrook *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2001. – V.103. – P.758-764

48. Arraiano L.S. Contributions of disease resistance and escape to the control of Septoria tritici blotch of wheat / L.S. Arraiano, N. Balaam, P.M. Fenwick *et al.,* // Plant Pathology. – 2009. – V.58. – P.910-922

49. Atwell S. Genome-wide association study of 107 phenotypes in Arabidopsis thaliana inbred lines / S. Atwell, Y.S. Huang, B.J. Vilhjalmsson *et al.,* // Nature. – 2010. – V.465. – №7298. –P.627-631

50. Autrique E. Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild relatives / E. Autrique, R.P. Singh, S.D. Tanksley *et al.,* // Genome. – 1995. –V.38. – №1. – P.75-83

51. Ayala, L. A diagnostic molecular marker allowing the study of Th. intermedium-derived resistance to BYDV in bread wheat segregating populations / L. Ayala, M. Henry, D. Gonzalez-de-Leon *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2001. – V.102. – №6. – P.942-949

52. Ayoub M. Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt / M. Ayoub, E. Armstrong, G. Bridger *et al.,* // Crop Science. – 2003. – V.43. – №2. – P.556-561

53. Backes G. Localisation of genes for resistance against *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* and *Puccinia graminis* in a cross between a barley cultivar and a wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) line / G. Backes, L.H. Madsen, H. Jaiser *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2003. – V.106. – №2. – P.353-362

54. Backes G. Localization of quantitative trait loci (QTL) for agronomic important characters by the use of a RFLP map in barley (*Hordeum vulgare* L.) / G. Backes, A. Graner, B. Foroughi-Wehr *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1995. – V.90. – №2. – P.294-302

55. Badr A. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*) / A. Badr, K. Muller, R. Schafer-Pregl *et al.,* // Molecular Biology and Evolution. – 2000. – V.17. – №4. – P.499-510

56. Båga M. Identification of quantitative trait loci and associated candidate genes for low-temperature tolerance in cold-hardy winter wheat / M. Båga, S.V. Chodaparambil, A.E. Limin *et al.,* // Functional and Integrative Genomics. – 2007. – V.7. – №1. – P.53-68

57. Bahl P.N. Chromosomal location of fertility restoring genes in six lines of common wheat / P.N. Bahl, S.S. Maan // Crop Science. – 1973. – V.13. – P.317-320

58. Bai G. Amplified fragment length polymorphism markers linked to a major quantitative trait locus controlling scab resistance in wheat / G. Bai, F.L. Kolb, G. Shaner *et al.,* // Phytopathology. – 1999. – V.89. – №4. – P.343-348

59. Baier W.H. Pollensterile Winterweizen Linien unter verschiedenen Umweltbedingungen / W.H. Baier, F. Keydel, W. Odenbach // Pflanzenzüchg. – 1978. – V.80. – P.134-141

60. Bailey P.C. Genetic map locations for orthologous *Vp1* genes in wheat and rice / P.C. Bailey, R.S. McKibbin, J.R. Lenton *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1999. – V.98. –№2. – P.281-284

61. Banaei-Moghaddam A.M. Genes on B chromosomes: old questions revisited with new tools / A.M. Banaei-Moghaddam, M.M. Martis, J. Macas *et al.,* // BBA-Gene Regulatory Mechanisms. – 2015. – V.1849. – №1. – P.64-70

62. Bang R. Experimentelle Untersuchungen zur genetischen Analyse und zur Verbesserung der Widerstandsfähigkeit des Saatweizens *Triticum aestivum* L. gegenüber *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton // Dissertation, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Germany. – 1986

63. Barazesh S. Hormonal control of grass inflorescence development / S. Barazesh, P. McSteen // Trends in Plant Science. – 2008. – V.13. – №12. – P.656-662

64. Bariana H.S. Characterisation of Triticum vavilovii-derived stripe rust resistance using genetic, cytogenetic and molecular analyses and its marker-assisted selection / H.S. Bariana, G.N. Brown, N.U. Ahmed *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2002. – V.104. – №2-3. – P.315- 320

65. Barkan A. A combinatorial amino acid code for RNA recognition by pentatricopeptide repeat proteins / A. Barkan, M. Rojas, S. Fujii *et al.,* // PLOS Genetics. – 2012. – V8. – №8. – e1002910

66. Barloy D. Molecular markers linked to the *Aegilops variabilis*-derived root-knot nematode resistance gene *Rkn-mn1* in wheat / D. Barloy, J. Lemoine, F. Dredryver *et al.,* // Plant Breeding. – 2008. – V.119. – №2. – P.169-172

67. Barr A.R. RFLP mapping of a new cereal cyst nematode resistance locus in barley / A.R. Barr, K.J. Chalmers, A. Karakousis *et al.,* // Plant Breeding. – 2006. – V.117. – №2. – P.185-187

68. Barrett B. Identifying AFLP and microsatellite markers for vernalization response gene Vrn-B1 in hexaploid wheat using reciprocal mapping populations / B.M. Barrett, M.E. Bayram, K. Kidwell *et al.,* // Plant Breeding. – 2008. – V.121. – №5. – P.400-406

69. Bartoš, J. A first survey of the rye (*Secale cereale*) genome composition through BAC end sequencing of the short arm of chromosome 1R / J. Bartoš, E. Paux, R. Kofler *et al.,* // BMC Plant Biology. – 2008. – V.8. – №95. – P.1-12

70. Bass, C. The Sbm1 locus conferring resistance to Soil-borne cereal mosaic virus maps to a gene-rich region on 5DL in wheat / C. Bass, R. Hendley, M.J. Adams *et al.,* // Genome. – 2006. – V.49. –№9. – P.1140-1148

71. Bayles R.A. Controlling Soil-borne cereal mosaic virus in the UK by developing resistant wheat cultivars / R.A. Bayles, D. O'Sullivan, V. Lea *et al.,* // HGCA Project Report. –2007. – №418. – P.60

72. Beales J. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) / J. Beales, A. Turner, S. Griffiths *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2007. – V.115. – №5. – P.721-733

73. Beaumont M. Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure / M. Beaumont, R. Nichols // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 1996. – V.263. – №137. – P.1619-1626

74. Beaumont M.A. Approximate Bayesian computation in population genetics / M.A. Beaumont, W. Zhang, D.J. Balding // Genetics. – 2002. – V.162. – №4. – P.2025-2035

75. Bednarek J. Down-regulation of the TaGW2 gene by RNA interference results in decreased grain size and weight in wheat / J. Bednarek, A. Boulaflous, C. Girousse *et al.,* // Journal of Experimental Botany. – 2012. – V.63. – №16. – P.5945-5955

76. Behre K.-E. The history of rye cultivation in Europe / K.-E. Behre // Vegetation History and Archaeobotany. – 1992. – V.1. – №3. – P.141-156

77. Beier S. Multiplex sequencing of bacterial artificial chromosomes for assembling complex plant genomes / S. Beier, A. Himmelbach, T. Schmutzer *et al.,* // Plant Biotechnology Journal. – 2015. – V.14. – №7. – P.1511-1522

78. Beló A. Whole genome scan detects an allelic variant of fad2 associated with increased oleic acid levels in maize / A. Beló, P. Zheng, S. Luck *et al.,* // Molecular Genetics and Genomics. – 2008. – V.279. – №1. – P.1-10

79. Ben Amer I.M. Detection of genetic diversity in Libyan wheat genotypes using wheat microsatellite markers / I.M. Ben Amer, A. Börner, M.S. Röder // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2001. – V.48. – P.579-585

80. Benito C. Linkage and cytogenetic maps of genes controlling endosperm storage proteins and isozymes in rye (*Secale cereale* L.) / C. Benito, J.M. Frade, J. Orellana *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1990. – V.79. – №3. – P.347-352

81. Benito C. Sex influence on recombination frequency in *Secale cereale* L. / C. Benito, M.P. Romero, N. Henriques-Gil *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1996. – V.93. – №5-6. – P.926-931

82. Bennett M.D., Cox A.V., Leitch I.J. / Angiosperm DNA C-values database. – [Internet resource]. – 1998. – Electronic data. – URL: http://www.rbgkew.org.uk/cval/database1.html

83. Bentolila S. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants / S. Bentolila, A.A. Alfonso, M.R. Hanson // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2002. – V.99. – №16. – P.10887-10892

84. Berger G.L. Marker-trait associations in Virginia Tech winter barley identified using genome-wide mapping / G.L. Berger, S. Liu, M.D. Hall *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2013. – V.126. – №3. – P.693-710

85. Bernardo R. Estimation of coefficient of coancestry using molecular markers in maize / R. Bernardo // Theoretical and Applied Genetics. –1993. – V.85. – P.1055-1062

86. Bernardo R. Molecular Markers and Selection for Complex Traits in Plants: Learning from the Last 20 Years / R. Bernardo // Crop Science. – 2008. – V48. – №5. – P.1649-1664

87. Bernier A.M. Quantification of variation in tyrosinase activity among durum and common wheat cultivar / A.M. Bernier, N.K. Howes // Journal of Cereal Science. – 1994. – V.19. – №2. – P.157-159

88. Bertorelle G. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros / G. Bertorelle, A. Benazzo, S. Mona // Molecular Ecology. – 2010. – V.19. – №13. – P.2609-2625

89. Bevalis W. D. QTL analyses: power, precision and accuracy / W.D. Bevalis // Molecular Dissection of Complex Traits / ed. by A. H. Paterson. – CRC Press, Boca Raton, 1998. – P.145-162

90. Bezant J. Mapping QTL controlling yield and yield components in a spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross using marker regression / J. Bezant, D. Laurie, N. Pratchett *et al.,* // Molecular Breeding. – 1997. – V3. – P.29-38

91. Bezant J. Marker regression mapping of QTL controlling flowering time and plant height in a spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross / J. Bezant, D. Laurie, N. Pratchett *et al.,* // Heredity. – 1996. – V.77. – P.64-73

92. Bian X.Y. High-resolution mapping of the S and Z loci of Phalaris coerulescens / X.Y. Bian, A. Friedrich, J.R. Bai *et al.,* // Genome. – 2004. – V.47. – №5. – P.918-930

93. Bierman S.M. Changes in populations of the eyespot fungi *Tapesia yallundae* and *T. acuformis* under different fungicide regimes in successive crops of winter wheat, 1984-2000 / S.M. Bierman, B.D.L Fitt, F. Van Den Bosch *et al.,* // Plant Pathology. – 2002. – V.51. – №2. – P.191-201

94. Bindschedler L.V. In planta proteomics and proteogenomics of the biotrophic barley fungal pathogen *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* / L.V. Bindschedler, T.A. Burgis, D.J.S. Mills *et al.,* // Molecular and Cellular Proteomics. – 2009. – V.8. – №10. – P.2368-2381

95. Bing-Hua L. A dominant gene for male sterility in wheat / L. Bing-Hua, D. Jing-Yang // Plant Breeding. – 1986. –. V.97. – P.204-209

96. Blanco A. A genetic linkage map of durum wheat / A. Blanco, M.P. Bellomo, A. Cenci *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1998. – V.97. – P.721-728

97. Blanco A. Detection of grain protein content QTL across environments in tetraploid wheats / A. Blanco, A. Pasqualone, A. Troccoli *et al.,* // Plant Molecular Biology. – 2002. – V.48. – P.615-623

98. Blanco A. Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components across environments in durum wheat / A. Blanco, C. Lotti, R. Simeone *et al.,* // Cereal Research Communication. – 2001. – V.29. – №3. – P.237-244

99. Blanco A. Genetic mapping of sedimentation volume across environments using recombinant inbred lines of durum wheat / A. Blanco, M.P. Bellomo, C. Lotti *et al.,* // Plant Breeding. – 1998. – V.117. – P.413-417

100. Blanco A. Quantitative trait loci influencing grain protein content in tetraploid wheats / A. Blanco, C. De Giovanni, B. Laddomada *et al.,* // Plant Breeding. – 1996. – V.115. – P.310-316

101. Bloch F. Germination inhibition in wheat and barley during steeping, and a-amylase development in presence of gibberellic acid / F. Bloch, A.I. Morgan // Cereal Chemistry. – 1967. – V.44. – P.61-69

102. Bockus W.W. Numbers of Experiments Needed to Determine Wheat Disease Phenotypes for Four Wheat Diseases / W.W. Bockus, Z. Su, K.A. Garrett *et al.,* // Plant Disease Journal. – 2007. – V.91. – №1. – P.103-108

103. Boetzer M. Scaffolding pre-assembled contigs using SSPACE / M. Boetzer, C.V. Henkel, H.J. Jansen *et al.,* // Bioinformatics. – 2011. – V.27. – №4. – P.578-579

104. Bogard M. Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTL / M. Bogard, M. Jourdan, V. Allard *et al.,* // Journal Exp Botany. – 2011. – V.62. – №10. – P.3621-3636

105. Bolibok H. The identification of QTL associated with the in vitro response of rye (*Secale cereale* L.) / H. Bolibok, A. Gruszczyńska, A. Hromada-Judycka *et al.,* // Cellular and Molecular Biology Letters. – 2007. – V.12. – №4. – P.523-535

106. Bolot S. The 'inner circle' of the cereal genomes / S. Bolot, M. Abrouk, U. Masood-Quraishi *et al.,* // Current Opinion in Plant Biology. – 2009. – V.12. – №2. – P.119-125

107. Bonnin I. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat / I. Bonnin, M. Rousset, D. Madur *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2008. – V.116. – №3. – P.383-394

108. Bordes J. Genome-wide association mapping of three important traits using bread wheat elite breeding populations / J. Bordes, E. Goudemand, L. Duchalais *et al.,* // Molecular Breeding. – 2014. – V.33. – №4. – P.755-768

109. Bordes J. Use of a global wheat core collection for association analysis of flour and dough quality traits / J. Bordes, C. Ravel, J. Le Gouis *et al.,* //Journal of Cereal Science. – 2011. – V.54. – №1. – P.137-147

110. Börner A. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) / A. Börner, E. Schumann, A. Fürste *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2002. – V.105. – №6-7. – P.921-936

111. Börner A. Molecular tools for genebank management and evaluation / A. Börner, M.S. Röder, S. Chebotar *et al.,* // Czech J Genet Plant Breeding. – 2005. – V.41. – P.122-127

112. Börner A. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length insensitivity (Ppd1) on yield and its components for wheat grown in middle Europe / A. Börner, A.J. Worland, J. Plaschke *et al.,* //Plant Breeding. – 1993. – V.111. – P.204-216

113. Börner A. The detection and molecular mapping of a major gene for non-specific adult-plant disease resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis*) in wheat / A. Börner, M.S. Röder, O. Unger *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2000. – V.100. – №7. – P.1095-1099

114. Borovkova I.G. Chromosomal location and genetic relationship of leaf rust resistance genes *Rph9* and *Rph12* in barley / I.G. Borovkova, Y. Jin, B.J. Steffenson // Phytopathology. –1998. – V.88. – №1. – P.76-80

115. Borovkova I.G. Identification and mapping of a leaf rust resistance gene in barley line Q21861 / I.G. Borovkova, Y. Jin, B.J. Steffenson *et al.,* // Genome. – 1997. – V.40. – №2. – P. 236-241

116. Botstein D. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms / D. Botstein, R.L. White, M. Skolnick *et al.,* // American Journal of Human Genetics. – 1980. – V.32. – №3. – P.314-331

117. Boyko E. Molecular genetic mapping of Gby, a new greenbug resistance gene in bread wheat / E. Boyko, S. Starkey, M. Smith // Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – V. 109. – №6. – P.1230-1236

118. Boyko E.V. A high-density genetic linkage map of *Aegilops tauschii*, the D-genome progenitor of bread wheat / E.V. Boyko, K.S. Gill, L. Mickelson-Young *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1999. – V.99. – №1. – P.16-26

119. Brading P.A. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen / P.A. Brading, E.C.P. Verstappen, G.H.J. Kema *et al.,* // Phytopathology. – 2002. – V.92. – №4. – P.439-445

120. Bredemeijer G.M.M The use of semi-automated fluorescent microsatellite analysis for tomato cultivar identification / G.M.M. Bredemeijer, P. Arens, D. Wouters *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1998. – V.97. – P.584-590

121. Breseghello F. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars / F. Breseghello, M.E. Sorrells // Genetics. – 2006. – V.172. – №2. – P.1165-1177

122. Breseghello F. QTL analysis of kernel size and shape in two hexaploid wheat mapping populations / F. Breseghello, M.E. Sorrells // Field Crops Research. – 2007. – V.101. – №2. – P.172-179

123. Briggle, L.W. Growing rye (ed. Agriculture Do). [Internet resource] / U.S. Department of Agriculture, UNT Digital Library. – 1920. – Electronic data. – URL: http://digital.library.unt.edu/ark:/67531/metadc1498/

124. Briggs, D.E. Malts and Malting / D.E. Briggs // London: Blackie Academic and Professional / ed. by D.E. Briggs. – UK, 1998. – 796 p.

125. Brinkman M. A. Yield component analysis of oat isolines that produce different grain yield / M.A. Brinkman, K.J. Frey // Crop Science. – 1977. – V.17. – P.165-168

126. Brown G.G. The radish Rfo restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats / G.G. Brown, N. Formanova, H. Jin *et al.,* // The Plant Journal. – 2003. – V.35. – №2. – P.262-272

127. Brown J. K. M. Adaptation of barley powdery mildew populations in England to varieties with 2 resistance genes / J.K.M. Brown, C.G. Simpson, M.S. Wolfe // Plant Pathology. – 1993. – V.42. – P.108-115

128. Brown S.M., Santino C.G. Enhanced expression in plants // USA Patent US5593874A. 1997

129. Brown-Guedira G. Mapping of a resistance gene effective against Karnal bunt pathogen of wheat / Brown-Guedira, G., Grewal, T., Dhaliwal, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 287–292.

130. Brown-Guedira, G. and Singh, S. Disease resistance / G. Brown-Guedira, S. Singh. // Leaf rust. – 2003 – *Lr39*. http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/lr39/index.htm.

131. Browning B.L. A unified approach to genotype imputation and haplotype-phase inference for large data sets of trios and unrelated individuals / B.L. Browning, S.R. Browning // American Journal of Human Genetics. – 2009. – V.84. – №2. – P.210-223

132. Browning S.R. Rapid and accurate haplotype phasing and missing-data inference for whole-genome association studies by use of localized haplotype clustering / S.R. Browning, B.L. Browning // American Journal of Human Genetics. – 2007. – V.81. – №5. – P.1084-1097

133. Bruce A.B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor /A.B. Bruce // Science. – 1910. – V.32. – №827. – P.627-628

134. Bryan G.J. Isolation and characterisation of microsatellites from hexaploid bread wheat / G.J. Bryan, A.J. Collins, P. Stephenson *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 1997. – V.94. – P.557-563

135. Buckler E. S. The genetic architecture of maize flowering time / E.S. Buckler, J. B. Holland, P. J. Bradbury *et al.*, // Science. – 2009. – V.325. – №5941. – P.714-718

136. Budge G.E. Response of UK winter wheat cultivars to *Soil-borne cereal mosaic* and *Wheat spindle streak mosaic viruses* across Europe / G.E. Budge, C. Ratti, C. Rubies-Autonell *et al.*, // European Journal of Plant Pathology. – 2008. – V.120. – №3. – P.259-272

137. Buerstmayr H. Molecular mapping of QTL for Fusarium head blight resistance in spring wheat. I. Resistance to fungal spread (type II resistance) / H. Buerstmayr, M. Lemmens, L. Hartl *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2002. – V.104. – №1. – P.84-91

138. Bundessortenamt [электронный ресурс] Database of descriptive variety lists / Federal Plant Variety Office. – Hannover, 2011. – режим доступа: http://www.bundessortenamt.de, свободный

139. Burger, J.C. Molecular insights into the evolution of crop plants / J.C. Burger, M.A. Chapman, J.M. Burke // American Journal of Botany. – 2008. – V.95. – P.113-122.

140. Burton, R.A. A Single limit dextrinase gene is expressed both in the developing endosperm and in germinated grains of barley. / R.A. Burton, X.O. Zhang, M. Hrmova, et al., // Plant Physiology. – 1999. – V. 119. – P.859-871.

141. Busch, W. Refined physical mapping of the *Sec-1* locus on the satellite of chromosome 1R of rye (*Secale cereale*). / W. Busch, R.G. Herrmann, R. Martin // Genome. – 1995. – V.38. – P.889—893.

142. Büschges, R. The barley mlo gene: A novel control element of plant pathogen resistance. / R. Büschges, K. Hollricher, R. Panstruga, et al., // Cell. – 1997. – V.88. – P.695-705.

143. Butler, D. ASReml-R reference manual / D. Butler, B. Cullis, A. Gilmour, B. Gogel. Queensland Department of Primary Industries and Fisheries, Toowoomba. – 2009. – Australia. – 176 P.

144. Cadalen, T. An intervarietal molecular marker map in *Triticum aestivum* L. em. Thell. and comparison with a map from a wide cross. / T. Cadalen, C. Boeuf, S. Bernard, et al., // Theor Aappl Genet. – 1997. – V.94. – P.367-377.

145. Cadalen, T. Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population. / T. Cadalen, P. Sourdille, G. Charmet, et al., // Theor Appl Genet. –1998. – V.96. – P.933 – 940.

146. Cadle-Davidson, L. Identification of small grains genotypes resistant to *Wheat spindle streak mosaic virus*. / L. Cadle-Davidson, M.E. Sorrells, S.M. Gray, et al // Plant Dis. – 2006. – V.90. – P.1045-1050.

147. Cai, D. Association mapping of six yield-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). / D. Cai, Y. Xiao, W. Yang. // Theor Appl Genet. – 2014. – V.127. – P.85-96.

148. Caladen, T. An intervarietal molecular marker map in Triticum aestivum L. M. Thell. And comparison with a map from wide cross. / T. Caladen, C. Boeuf, S. Bernard. // Theor Appl Genet. – 1997. – V.94. – P.367-377.

149. Calinski, T. A dendrite method for cluster analysis. / T. Calinski, J. Harabasz // Communications in Statistics. – 1974. – V.3. – P.1-27.

150. Camp L. Die Wirkungsweise von *Cercosporella herpotrichoides* Fron, dem Erreger der Halmbruchkrankheit des Getreides, III / L. Camp // Art und Ausmaß des Schadens – Bekämpfungsmöglichkeiten. Phytopathol Z. – 1966. – B. 56. – S. 363–392.

151. Campbell, B.T. Identification of QTL and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. / B.T. Campbell, P.S. Baenziger, K.S. Gill, et al., // Crop Sci. – 2003. – V.43. – P.1493–1505.

152. Campoli, C. Comparative expression of *Cbf* genes in the Triticeae under different acclimation induction temperatures. / C. Campoli, M.A. Matus-Cadiz, C.J. Pozniak, et al., // Mol Genet Genomics. – 2009. – V.282. – P.141-152.

153. Campoli, C. HvLUX1 is a candidate gene underlying the early maturity 10 locus in barley: phylogeny, diversity, and interactions with the circadian clock and photoperiodic pathways. / C. Campoli, A. Pankin, B. Drosse, et al., // New Phytologist. – 2013. – V.199. – P.1045-1059.

154. Cao, A.H. Serine/threonine kinase gene StpkV, a key member of powdery mildew resistance gene Pm21, confers powdery mildew resistance in wheat. / A.H. Cao, L.P. Xing, X.Y. Wang, et al., // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2011. – V.108. – P.7727–7732.

155. Carlborg, O. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? / O. Carlborg, C.S. Haley. // Nature Reviews Genetics. – 2004. – V.5. – P.618-625.

156. Carnide, V. Morphological and yield components and isozyme characterization of Portuguese rye populations. / V. Carnide, O. Pinto-Carnide, M. Matos, et al., // Journal of Applied Genetics. – 1997. – V.38B. – P.299-304.

157. Carrillo, J.M. Identification and mapping of the *Gli-R3* locus on chromosome 1R of rye (*Secale cereale* L.). / J.M. Carrillo, J.F. Vazquez, and J. Orellana. // Theor. Appl. Genet. – 1992. – V.84. – P.237—241.

158. Carver, B.F. Comparison of related wheat stocks possessing 1B or 1RS.1BL chromosomes: agronomic performance. / B.F. Carver, A.L. Rayburn // Crop Sci. – 1994. – V.34. – P.1505–1510.

159. Case, A.J. Freezing tolerance-associated quantitative trait loci in the Brundage × Coda wheat recombinant inbred line population. / A.J. Case, D.Z. Skinner, K.A. Garland-Campbell, et al., // Crop Sci. – 2014. – V.54. P.982-992.

160. Castagna, R. Genetic variability of the wild diploid wheat *Triticum urartu* revealed by RFLP and RAPD markers. / R. Castagna, S. Gnocchi, M. Perenzin, et al., // – Theor Appl Genet. – 1997. – V.94. – P.424-430.

161. Castleden, C.K. Evolution and function of the sucrose-phosphate synthase gene families in wheat and other grasses. / C.K. Castleden, N. Aoli, V.J. Gillespie, et al., // Plant Physiol. – 2004. – V.135. – P.1753-1764.

162. Castro, A.M. Mapping antixenosis genes on chromosome 6A of wheat to greenbug and to a new biotype of Russian wheat aphid. / A.M. Castro, A. Vasicek, M. Manifesto, et al., // Plant Breed. – 2005. – V.124. – P.229-233.

163. Castro, A.M. Mapping quantitative trait loci in wheat for resistance against greenbug and Russian wheat aphid. / A.M. Castro, A. Vasicek, C. Ellerbrook, et al., // Plant Breed. – 2004. – V.123. – P.361-365.

164. Catalan P. The International Brachypodium Initiative / P. Catalan, B. Chalhoub, V. Chochois, *et al.*, // Nature. – 2010. – Vol. 463. – P. 763–768.

165. Causse, M.A. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. / M.A. Causse, T.M. Fulton, Y.G. Cho, et al., // Genetics. – 1994. – V.138. – P.1251-1274.

166. Cavalli-Sforza, L.L. Population structure and human evolutionю./ L.L. Cavalli-Sforza. // Proc R Soc Lond B Biol Sci. – 1966. – V.164. – P.362-379.

167. Cavanagh, C.R. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. / C.R. Cavanagh, S. Chao, S. Wang et al., // Proc Natl Acad Sci USA. – 2013. – V.110. – P.8057-8062.

168. Cenci, A. Identification of molecular markers linked to Pm13, an Aegilops longissima gene conferring resistance to powdery mildew in wheat. / A. Cenci, R. D'Ovidio, O.A. Tanzarella et al., // Theor Appl Genet. – 1999. – V.98. – P.448-454.

169. Chantret, N. Location and mapping of the powdery mildew resistance gene MlRE and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat. / N. Chantret, P. Sourdille, M.S. Röder, et al., // Theor Appl Genet. – 2000. – V.100. – P. 1217 – 1224.

170. Chao, S. Evaluation of genetic diversity and genome-wide linkage disequilibrium among U.S. wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm representing different market classes. / S. Chao, W. Zhang, J. Dubcovsky, et al., // Crop Sci. – 2007. – V.47. – P.1018–1030.

171. Chao, S. Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). / S. Chao, J. Dubcovsky, J. Dvorak, et al., // BMC Genomics. – 2010. – V.11. – P.727.

172. Chao, S. Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). / S. Chao, J. Dubcovsky, J. Dvorak, et al., // BMC Genomics. – 2010. – V.11. – P.1-17.

173. Chao, S. RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes. / S. Chao, P.J. Sharp, A.J. Worland, et al., // Theor Appl Genet. – 1989. – V.78. – P.495-504.

174. Chapman, J.A. A whole-genome shotgun approach for assembling and anchoring the hexaploid bread wheat genome. / J.A. Chapman, M. Mascher, A. Buluç, et al., // Genome Biol. – 2015. – V.16. – P.26.

175. Chapman, V. Equivalence of the A genome of bread wheat and that of T. *urartu*. / V. Chapman, T.E. Miller, R. Riley. // Genet Res. – 1976. – V.27. – P.69-76.

176. Charmet, G. Genome-wide prediction of three important traits in bread wheat. / G. Charmet, E. Storlie, F. Oury, et al., // Mol Breeding. – 2014. – V.34. – P.1843-1852.

177. Chartrain, L. Genetics of resistance to *Septoria tritici blotch* in the Portuguese wheat breeding line TE 9111. / L. Chartrain, P. Joaquim, S.T. Berry, et al., // Theor Appl Genet. – 2005. – V.110. – P.1138–1144.

178. Chartrain, L. Identification and location of Stb9, a gene for resistanec to *Septoria tritici blotch* in wheat cultivars Courtot and Tonic. / L. Chartrain, P. Sourdille, M. Bernard, et al., // Plant Pathol. – 2009. – V.58. – P.547–555.

179. Chartrain, L. Partial resistance to *Septoria tritici blotch* (*Mycosphaerella graminicola*) in wheat cultivars Arina and Riband. // L. Chartrain, P.A. Brading, J.P.Widdowson, et al., // Phytopathology. – 2004. – V.94. – P.497–504.

180. Chartrain, L. Partial resistance to Septoria tritici blotch (Mycosphaerella graminicola) in wheat cultivars Arina and Riband. / L. Chartrain, P.A. Brading, J.P. Widdowson, et al., // Phytopathology. – 2004. – V.94. – P.497-504.

181. Chartrain, L. Presence of the *Stb6* gene for resistance to *Septoria tritici blotch* (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat breeding programmes worldwide. / L. Chartrain, P.A. Brading, J.K.M. Brown. // Plant Pathol. – 2005. – V.54. – P.134–143.

182. Chartrain, L. Resistance of wheat line Kavkaz-K4500 L.6.A.4 to *Septoria tritici blotch* controlled by isolate-specific resistance genes. / L. Chartrain, S.T. Berry, J.K.M. Brown. // Phytopathology. – 2005. – V.95. – P.664–671.

183. Chase, C.D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial–nuclear interactions. / C.D. Chase. // Trends Genet. – 2007. – V.23. – P.81-90.

184. Chełkowski, J. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher. / J. Chełkowski, L. Golka. L. Stępień. // J. Appl. Genet. – 2003. – V.44. – P.323-338.

185. Chełkowski, J. Molecular markers for leaf rust resistance genes in wheat. / J. Chełkowski, L. Stępień. // J. Appl. Genet. – 2001. – V.42. – P.117-126.

186. Chen, G. Chromosomal regions controlling seedling drought resistance in Israeli wild barley, *Hordeum spontaneum* C. Koch. / G. Chen, T. Krugman, T. Fahima, et al., // Genet Resour Crop Evol. – 2010. – V.57. – P.85-99.

187. Chen, G. Problems of the hybrid with Chongqing thermo-photo-sensitive male sterility wheat C49S in the Plain of Jiang Han. / G. Chen, D. Gong, X. Guo, et al., // Journal of Triticeae Crops. – 2005. – V.25. – P.147-148.

188. Chen, J. Molecular comparisons amongst wheat *Bymovirus* isolates from Asia, North America and Europe. / J. Chen, Sohn, Chen, et al., // Plant Pathol. – 1999. – V.48. – P.642-647.

189. Chen, X. Combining genetical genomics and bulked segregant analysis-based differential expression: an approach to gene localization. / X. Chen, P.E. Hedley, J. Morris. // Theor. Appl. Genet. – 2011. – V.122. – P.1375–1383.

190. Chen, X. M. Chromosomal location of powdery mildew resistance gene *Pm16* in wheat using SSR marker analysis. / X.M. Chen, Y.H. Luo, X.C. Xia, et al., // Plant Breed. – 2005. – V.124. – P.225-228.

191. Cheong, J. Identification of a major QTL for yellow leaf spot resistance in the wheat varieties Brookton and Cranbrook. / J. Cheong, H. Wallwork, K.J. Williams. // Australian J Agric Res. – 2004. – V.55. – P.315-319.

192. Cherukuri, D.P. Identification of a molecular marker linked to an *Agropyron elongatum*-derived gene *Lr19* for leaf rust resistance in wheat. / D.P. Cherukuri, S.K. Gupta, A. Charpe, et al., // Plant Breed. – 2003. – V.122. – P.204-208.

193. Chevreux, B. Using the miraEST assembler for reliable and automated mRNA transcript assembly and SNP detection in sequenced ESTs. / B. Chevreux, et al., // Genome Res. – 2004. – V.14. – P.1147-1159.

194. Chhabra, A. Inheritance of cleistogamy flowering in durum wheat (Triticum durum). / A. Chhabra, A. Sethi. // Euphytica. – 1991. – V.55. – P.147-150.

195. Chiapparino E. Distribution of β-amylase I haplotypes among European cultivated barleys. / E. Chiapparino, P. Donini, J. Reeves, et al., // Mol Breeding. – 2006. – V.18. – P.341-354.

196. Choi, B. Mapping of wheat mitochondrial mRNA termini and comparison with breakpoints in DNA homology among plants. / B. Choi, M.M. Acero, L. Bonen. // Plant Molecular Biology. – 2012. – V.80. – P.539-552.

197. Choulet, F. Structural and Functional Partitioning of Bread Wheat Chromosome 3B. / F. Choulet, et al., // Science. – 2014. – V.345. – Is.6194.

198. Christiansen, M.J. Diversity changes in an intensively bred wheat germplasm during the 20th century. / M.J. Christiansen, S.B. Andersen, R. Ortiz. // Mol Breed. – 2002. – V.9. – P.1–11.

199. Chuck, G. Floral meristem initiation and meristem cell fate are regulated by the maize AP2 genes ids1 and sid1. / G. Chuck, R. Meeley, S. Hake. // Development. – 2008. – V.135. – P.3013-3019.

200. Chuck, G. The maize tasselseed4 microRNA controls sex determination and meristem cell fate by targeting tasselseed6/indeterminate spikelet1. / G. Chuck, R. Meeley, E. Irish, et al., // Nature Genetics. – 2007. – V.39. – P.1517-1521.

201. Churchill, G. A. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. / G.A. Churchill, R.W. Doerge. // Genetics. – 1994. – V.138. – P.963–971.

202. Ciaffi, M. Molecular aspects of flower development in grasses. / M. Ciaffi, A.R. Paolacci, O.A. Tanzarella, et al., // Sexual Plant Reproduction. – 2011. – V.24. – P.247-282.

203. Cigan A.M., Fox T.W., Hershey H., et al., Dominant gene suppression transgenes and methods of using same. // Patent US20120011614 Pioneer Hi-Bred International Inc., Johnston, IA (US). 2012.

204. Cigan, A.M. Transcriptional gene silencing as a tool for uncovering gene function in maize. / A.M. Cigan, E. Unger-Wallance, K. Haug-Collet. // The Plant Journal. – 2005. – V.43. – P.929-940.

205. Cisar, G. Hybrid wheat. In: Curtis BC, Rajaram S., Macpherson HG, eds. Bread wheat: improvement and production / G. Cisar, D.Cooper // Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. – 2002. – P. 157–174.

206. Clark, M.F. Characteristics of microplate method of enzyme-linked immunosorbent assay for detection of plant-viruses. / M.F. Clark, A.N. Adams // J Gen Virol. – 1977. – V.34. – P.475-483.

207. Clarke, B.C. The *Sec-1* locus on the short arm of chromosome 1R of rye (*Secale cereale*). / B.C. Clarke, Y. Mukai, R. Appels. // Chromosoma. – 1996. – V.105. – P.269—275.

208. Close, T.J. Development and implementation of high-throughput SNP genotyping in barley. / T.J. Close, P.R. Bhat, S. Lonardi. // BMC Genomics. – 2009. – V.10. – Is.582.

209. Cockram, J. Association mapping of partitioning loci in barley. / J. Cockram, J. White, F.J. Leigh, et al., // BMC Genetics. – 2008. – V.9. – Is.16.

210. Cockram, J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. / J. Cockram, H. Jones, F.J. Leigh, et al., // Journal of Experimental Botany. – 2007. – V.58. – P.1231-1244.

211. Coen, E.S. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. / E.S. Coen, E.M. Meyerowitz. // Nature. – V.1991. – V.353. – P.31-37.

212. Collard, B.C.Y. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. / B.C.Y. Collard, M.Z.Z Jahufer, J.B. Brouwer, et al., // Euphytica. – 2005. – V.142. – P.169-196.

213. Collard, B.C.Y. Development of molecular markers for crown rot resistance in wheat: mapping of QTL for seedling resistance in a '2-49' × 'Janz' population. / B.C.Y. Collard, R.A. Grams, W.D. Bovill, et al., // Plant Breed. – 2005. – V.124. – P.532-537.

214. Collard, B.C.Y. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. / B.C.Y. Collard, D.J. Mackill. // Phil Trans R Soc B. – 2008. – V.363. – P.557-572.

215. Collins H.M. Using QTL mapping to improve our understanding of malt extract. / H.M. Collins, S.L. Logue, S.P. Jefferies, et al., // Barley Genetics. – 2000. – V.2. – P.225-227.

216. Collins, G.N. Dominance and the vigor of first generation hybrids. / G.N. Collins. // The American Naturalist. – 1921. – V.55. – P.16–133.

217. Collins, N. C. “Genes and molecular mechanisms controlling powdery mildew resistance in barley,” in The Powdery Mildews eds R.R. Bélanger,W. R., Bushnell, A. J. Dik,and T. L. W. Carver / N.C. Collins, A. Sadanandom, P. Schulze-Lefert. – 2002. – St. Paul: APS Press. – P. 134–145.

218. Collins, N.C. An ALMT1 Gene Cluster Controlling Aluminum Tolerance at the Alt4 Locus of Rye (Secale cereale L.). / N.C. Collins, N.J. Shirley, M. Saeed, et al., // Genetics. – 2008. – V.179. – P.669–682.c

219. Comadran, J. Mixed model association scans of multi-environmental trial data reveal major loci controlling yield and yield related traits in Hordeum vulgare in Mediterranean environments. / J. Comadran, J.R., Russell, A. Booth, et al., // Theor Appl Genet. – 2011. – V.122. – P.1363-1373.

220. Comstock, R. E. Estimation of average dominance of genes. In: Gowen JW, eds. Heterosis / R.E. Comstock, H.F. Robinson. – 1952. – Ames USA, Iowa State College Press. – P. 494-516.

221. Conner T.W., Fabbri B.J., Huang J. Methods for translational repression of gene expression in plants. // Patent US0062499. Monsanto Company, MO (US). 2002.

222. Cornille, A. New insight into the history of domesticated apple: secondary contribution of the European wild apple to the genome of cultivated varieties. / A. Cornille, P. Gladieux, M.J. Smulders, et al., // Plos Genetics. – 2012. – V.8. – e1002703.

223. Costa, J.M. Molecular mapping of the Oregon Wolfe Barleys: a phenotypically polymorphic doubled-haploid population. / J.M. Costa, A. Corey, P.M. Hayes, et al., // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V.103. – P.415-424.

224. Crossa, J. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive covariance of relatives and population structure. / J. Crossa, J. Burgueno, S. Dreisigacker, et al., // Genetics. – 2007. – V.177. – P.1889–1913.

225. Crous, P.W. Eyespot of cereals revisited: ITS phylogeny reveals new species relationships. / P.W. Crous, J.Z. Groenewald, W. Gams. // Eur J Plant Pathol. – 2003. – V.109. – P.841-950.

226. Crow, J.F. Alternative hypotheses of hybrid vigor. / J.F. Crow. // Genetics. – 1948. – V.33. – V.477-487.

227. Cuesta-Marcos, A. Yield QTL affected by heading date in Mediterranean grown barley. / A. Cuesta-Marcos, A.M. Casas, P.M. Hayes, et al., // Plant Breed. – 2009. – V.128. – P.46-53.

228. Cui, C. Stable chloroplast transformation of immature scutella and inflorescences in wheat (Triticum aestivum L.). / C. Cui, F. Song, Y. Tan, et al., // Acta Biochimica et Biophysica Sinica. – 2011. – V.43. – Is.4. – P.284-291.

229. Curtin, S.J. Genome engineering of crops with designer nucleases. / S.J. Curtin, D.F. Voytas, R.M. Stupar. // The Plant Genome. – 2012. – V.5. – P.42-50.

230. Curtis, G.A. Localization of Genes in Rye that Restore Male Fertility to Hexaploid Wheat with timopheevi Cytoplasm. / G.A. Curtis, A.J. Lukaszewski. // Plant Breed. – 1993. –V.111. – P.106—112.

231. D'Mello, J.P.F. Fusarium mycotoxins: a review of global implications for animal health, welfare and productivity. / J.P.F. D'Mello, C.M. Placinta, A.M.C. Macdonald. // Anim. Feed Sci. Techn. – 1999. – V.80. – P.183-205.

232. D'Ovidio, R. RFLP analysis in wheat. Isolation and chromosomal assignment of degoxigenin-labelled clones. / R. D'Ovidio, O.A. Tanzarella, A. Cenci, et al., // J Genet Breed. – 1994. – V.48. – P.73-80.

233. D'Ovidio, R. Single-seed PCR of LMW glutenin genes to distinguish between durum wheat cultivars with good and poor technological properties. / R. D'Ovidio. // Plant Mol Biol. 1993. – V.22. – P.1173-1176.

234. D'Ovidio, R. PCR analysis to distinguish between alleles of a member of a multigene family correlated with wheat bread-making quality. / R. D'Ovidio, O.D. Anderson. // Theor Appl Genet. – 1994. – V.88. – P.759-763.

235. D'Ovidio, R. rDNA cloning and rapid hybrid identification in Populus spp. (Salicaceae). / R. D'Ovidio, G. Scarascia Mugnozza, O.A. Tanzarella. // Plant Syst Evol. – 1991. – V.177. – P.165-174.

236. Danecek, P. The variant call format and VCFtools. / P. Danecek, A. Auton, G. Abecasis, et al., // Bioinformatics. – 2011. – V.27. – P.2156-2158.

237. Darvasi, A. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map. / A. Darvasi, A. Weinreb, V. Minke, et al., // Genetics. –1993. – V.134. – P.943-951.

238. Darwin, C. R. The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom / C.R. Darwin. – 1876. – London: John Murray. – 482 P.

239. Dasgupta, K. A cytochrome P450 monooxygenase commonly used for negative selection in transgenic plants causes growth anomalies by disrupting brassinosteroid signaling. / K. Dasgupta, S. Ganesan, S. Manivasagam, et al., // BMC Plant Biology. – 2011. – V.11. – P.67.

240. Davierwala, A.P. Use of three different marker systems to estimate genetic diversity of Indian elite rice varieties. / A.P. Davierwala, K.V. Chowdari, S. Kumar, et al., // Genetica. – 2000. – V.108. – P.269-284.

241. Davis, B.J. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. / B.J. Davis. // Ann N I Acad Sci. – 1964. – V.121. – P.404-427.

242. De Block, M. The development of nuclear male sterility system in wheat. Expression of the barnase gene under the control of tapetum specific promoters. / M. De Block, D. Debrouwer, T. Moens. // Theoretical and Applied Genetics. – 1997. – V.95. – P.125-131.

243. De la Peña, R.C. Identification of an RFLP interval containing Pch2 on chromosome 7AL in wheat. / R.C. de la Peña, T.D. Murray, S.S. Jones. // Genome. – 1997. – V.40. – P.249-252.

244. De la Peña, R.C. Linkage relations among eyespot resistance gene *Pch2*, endopeptidase *Ep-A1b*, and RFLP marker X*psr121* on chromosome 7A of wheat. / R.C. de la Peña, T.D. Murray, S.S. Jones. // Plant Breed. – 1996. – V.115. – P.273-275.

245. De Mori, C. Aspectos econômicos e conjunturais da cultura do centeio no mundo e no Brasil / C. De Mori, Jr. A. do Nascimento, M.Z. de Miranda // Brazilian Agricultural Research Corporation (Emprapa Trigo. Documentos online, 142), Ministry of Agriculture, Livestock and Supply - Federal Government Brazil [электронный ресурс]. – 2013. Режим доступа: http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do142.htm, свободный

246. Dedryver, F. Molecular markers linked to leaf rust resistance gene *Lr24* in different wheat cultivars. / F. Dedryver, M.F. Jubier, J. Thouverin, et al., // Genome. – 1996. – V.39. – P.830-835.

247. Delaney, D.E. Cytologically based physical maps of the group 3 chromosomes of wheat. / D.E. Delaney, S. Nasuda, T.R. Endo, et al., // Theor. Appl. Genet. – 1995. – V.91. – P.780-782.

248. Delaney, D.E. Cytologically based physical maps of the group-2 chromosomes of wheat. / D.E. Delaney, S. Nasuda, T.R. Endo, et al., // Theor. Appl. Genet. – 1995. – V.91. – P.568-573.

249. Demeke, T. A DNA marker for the Bt-10 common bunt resistance gene in wheat. / T. Demeke, A. Laroche, D.A. Gaudet. // Genome. – 1996. – V.39. – P.51-55.

250. Deng, J.Y. An overview of ten years of breeding work with Taigu genic male-sterile wheat. In: Li ZS, Xin ZY, eds. Proceedings of the Eight International Wheat Genetics Symposium / Deng, J.Y., Huang YY. – 1993. – Chinese Agricultural Scientech Press, Beijing, China. – 1135–1138.

251. Deng, W. ViroBLAST: a stand-alone BLAST web server for flexible queries of multiple databases and user's datasets. / W. Deng, D.C. Nickle, G.H. Learn, et al., // Bioinformatics. – 2007. – V.23. – P.2334-2336

252. Desloire, S. Identification of the fertility restoration locus, Rfo, in radish, as a member of the pentatricopeptide-repeat protein family. / S. Desloire, H. Gherbi, W. Laloui, et al., // EMBO Reports. – 2003. – V.4. – P.588–594.

253. Development Core Team, R. R: A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, 2013. – режим доступа: https://www.r-project.org/foundation, свободный

254. Devos, K.M. Application of two microsatellite sequences in wheat storage proteins as molecular markers. / K.M. Devos, G.J. Bryan, A.J. Collins, et al., // Theor. Appl. Genet. – 1995. – V.90. – P.247–252.

255. Devos, K.M. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat. / K.M. Devos, M.D. Atkinson, C.N. Chinoy, et al., // Theor Appl Genet. – 1993. – V.85. – P.673-680.

256. Devos, K.M. Comparative genetics in the grasses. / K.M. Devos, M.D. Gale. // Plant Mol Biol. – 1997. – V.35. – P.3-15.

257. Devos, K.M. Comparative RFLP maps of the homoeologous group-2 chromosomes of wheat, rye and barley. / K.M. Devos, T. Milan, M.D. Gale // Theor Appl Genet. – 1993. – V.85. – P.784-792.

258. Devos, K.M. RFLP-base genetic map of the homoeologous group 3 chromosomes of wheat and rye. / K.M. Devos, M.D. Atkinson, C.N. Chinoy, et al., // Theor Appl Genet. – 1992. – V.82. – P.931-939

259. Devos, K.M. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination. / K.M. Devos, J. Dubkovsky, J. Dvorak, et al., // Theor Appl Genet. – 1995. – V.91. – P.282-288

260. Devos, K.M. The use of random amplified DNA markers in wheat. / K.M. Devos, M.D. Gale. // Theor Appl Genet. – 1992. – V.84. – P.567–572.

261. Deynze A.V. Molecular-genetic maps for group 1 chromosomes of Triticeae species and their relation to chromosomes in rice and oat /A.V. Deynze, J. Dubcovsky, K.S. Gill, *et al.*, // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 45–59.

262. Dhillon, T. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the *VRN-1* connection. / T. Dhillon, S.P. Pearce, E.J. Stockinger, et al // Plant Physiol. – 2010. – V.153. – P.1846-1858.

263. Di Fiore, S. Targeting tryptophan decarboxylase to selected subcellular compartments of tobacco plants affects enzyme stability and in vivo function and leads to a lesion-mimic phenotype. / S. Di Fiore, Q. Li, M.J. Leech, et al., // Plant Physiology. – 2002. – V.129. – P.1160-1169.

264. Diab, A.A. Construction of barley consensus map showing chromosomal regions associated with economically important traits. / A.A. Diab. // Afr J Biotech. – 2006. – V.5. – P.235–248.

265. Diab, A.A. Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. / A.A. Diab, B. Teulat-Merah, D. This, et al., // Theor Appl Genet – 2004. – V.109. – P.1417-1425.

266. Diéguez, M.J. Physical and genetic mapping of amplified fragment length polymorphisms and the leaf rust resistance *Lr3* gene on chromosome 6BL of wheat. / M.J. Diéguez, E. Altieri, L.R. Ingala, et al., // Theor Appl Genet. – 2006. – V.112. – P.251-257.

267. Dietrich, R.A. A novel zinc finger protein is encoded by the Arabidopsis Lsd1 gene and functions as a negative regulator of plant cell death. / R.A. Dietrich, M.H. Richberg, R. Schmidt, et al., // Cell. – 1997. – V.88. – P.685–694.

268. Distelfeld, A. Regulation of flowering time in temperate cereals. / A. Distelfeld, C. Li, J. Dubcovsky. // Current Opinion in Plant Biology. – 2009. – V.12. – P.1-7.

269. Doebley, J. Teosinte branched1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. / J. Doebley, A. Stec, C. Gustus. // Genetics. – 1995. – V.141. – P.333-346.

270. Doerge, R.W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. / R.W. Doerge // Nat Rev Genet. – 2002. – V.3. – P.43-52.

271. Doležel, J. Plant genome size estimation by flow cytometry: inter-laboratory comparison. / J. Doležel, J. Greilhuber, S. Lucretti, et al., // Ann Bot. – 1998. – V.82. – P.17-26.

272. Dong, C. Oligonucleotide-directed gene repair in wheat using a transient plasmid gene repair assay system. / C. Dong, P. Beetham, K. Vincent, et al., // Plant Cell Reports. – 2006. – V.25. – P.457-465.

273. Donini, P. Temporal trends in the diversity of UK wheat. / P. Donini, J.R. Law, R.M.D. Koebner, et al., // Theor Appl Genet. – 2000. – V.100. – P.912–917.

274. Donini, P. The potential of microsatellites for high throughput genetic diversity assessment in wheat and barley. / P. Donini, P. Stephenson, G.J. Bryan, et al., // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1998. – V.45. – P.415-421.

275. Donini, P., The potential of microsatellites for high throughput genetic diversity assessment in wheat and barley. / P. Donini, P. Stephenson, G.J. Bryan, et al., // Genet Resour Crop Evol. – 1998. – V.45. – P.415-421.

276. Dorofeev VF, Filatenko AA, Miguschova EF, Udacin RA and Jakubciner MM (1979) Wheat. Flora of Cultivated Plants (Russ.). 'Kolos', Leningrad.

277. Dorofeev, V.F. XIX-XXXI First published in russ. as Proishozdenie i geografia kul' turnikh rastenii / V.F. Dorofeev, A.A. Filatenko // Nauka in N. I. Vavilov. Origin and Geography of Cultivated Plants. Edited by V. F. Dorofeev. – 1987. – University Press, Cambridge, UK.

278. Douchkov, D. A high-throughput gene-silencing system for the functional assessment of defense-related genes in barley epidermal cells. / D. Douchkov, D. Nowara, U. Zierold, et al., // Mol. Plant Microbe Interact. – 2005. – V.18. – P.755–761.

279. Douchkov, D. Convergent evidence for a role of WIR1 proteins during the interaction of barley with the powdery mildew fungus *Blumeria graminis.* / D. Douchkov, A. Johrde, D. Nowara, et al., // J. Plant Physiol. – 2011. – V.168. – P.20–29.

280. Doussinault, G. An investigation into increasing the variability for resistance to eyespot in wheat. Eyespot-variability in the subtribe Triticinae. / G. Doussinault, F. Dosba. // Z Pflanzenzücht. – 1977. – V.79. – P.122-133.

281. Doyle, J.J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. / J.J. Doyle, J.L. Doyle. // Phytochemical Bulletin. – 1987. – V.19. – P.11-15.

282. Dray, S. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. / S. Dray, A.B. Dufour. // Journal of Statistical Software. – 2007. – V.22. – P.1-20.

283. Dreiseitl, A. Phenotypic diversity of barley powdery mildew resistance sources. / A. Dreiseitl, A. Dinoor. // Genet. Resour. Crop Evol. – 2004. – V.51. – P.251–257.

284. Driscoll, C.J. Male sterility in plants: Induction, isolation and utilization. In: Induced mutations in crossbreeding. / C.J. Driscoll, K.K. Barlow. // Vienna: International Atomic Energy Agency. – 1976. – P.123-131.

285. Driscoll, C.J. Modified XYZ system of producing hybrid wheat. / C.J. Driscoll. // Crop Science. – 1985. – V.25. – P.115–116.

286. Driscoll, C.J. Registration of Cornerstone male-sterile wheat germplasm. / C.J. Driscoll. // Crop Science. – 1977. – V.17. – P.190.

287. Driscoll, C.J. XYZ system of producing hybrid wheat. / C.J. Driscoll. // Crop Science. – 1972. – V.12. – P.516–517.

288. Driskel, B.A. Soilborne wheat mosaic virus movement protein and RNA and *Wheat spindle streak mosaic virus* coat protein accumulate inside resting spores of their vector, Polymyxa graminis. / B.A. Driskel, P. Doss, L.J. Littlefield, et al., // Mol Plant-Microbe Interact. – 2004. – V.17. – P.739-748.

289. Dröge-Laser W. The metabolites of the herbicide l-phosphinothricin (glufosinate) (identification, stability, and mobility in transgenic, herbicide-resistant, and untransformed plants) / Dröge-Laser W., Siemeling U, Pühler A, et al., // Plant Physiology. - 1994. - №105. - P.159–166.

290. Druka A. Genetic dissection of barley morphology and development / Druka A., Franckowiak J, Lundqvist U., et al., // Plant Physiology. - 2011. - №155. - P.617-627.

291. Druka, A. Expression quantitative trait loci analysis in plants / Druka, A., Potokina, E., Luo, Z. W., et al., // Plant Biotechnol. J. - 2010. - №8. - P.10–27.

292. Drumm-Myers, L. Temperature-influenced virus movement in expression of resistance to soilborne wheat mosaic virus in hard red winter wheat (*Triticum aestivum*) / Drumm-Myers, L., J.L. Sherwood, W.C. Siegerist, et al., // Phytopathology. - 1993. - №83. - P.548-551.

293. Dubcovsky J. Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement / Dubcovsky J, Lijavetzky D, Appendino L., et al., // Theor Appl. Genet. - 1998. - №97. - 968-975.

294. Dubcovsky J. Genetic map of diploid wheat, Triticum monococcum L. and its comparison with maps of Hordeum vulgare L / Dubcovsky J., Luo MC, Zhong GY, et al., // Genetics. - 1996. - № 143. - P.983–999

295. Dubcovsky J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication / Dubcovsky J., Dvorak J. // Science. - 2007. - №316. - P.1862-1866.

296. Dubcovsky J. Mapping of the K+/Na+ discrimination locus Kna1 in wheat / Dubcovsky J., Santa-Maria GE, Epstein E, et al., // Theor Appl Genet. - 1996. - №92. - P.448-454.

297. Dubcovsky, J. 2011. Marker-assisted selection in wheat. Published online at http://maswheat.ucdavis.edu/

298. Dudley JW. Molecular markers in plant improvement: manipulation of genes affecting quantitative traits / Dudley JW. // Crop Sci. - 1993. - №33. - P.660-668.

299. Duvick DN. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program / Duvick DN., Smith JSC, Cooper M. // Plant Breed Rev. - 2004. - №24. - P.109-151.

300. Dvorak J. Apparent sources of the A genomes of wheats inferred from the polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences. / Dvorak J., McGuire PE, Cassidy B. // Genome. - 1988. - №30. - P.680-689.

301. Dvorak J. The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species / Dvorak J., Terlizzi PD, Zhang HB., et al., // Genome. - 1993. - №36. - P.21-31.

302. Dvorak, J. Apparent sources of the A genomes of wheats inferred from the polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences/ Dvorak, J., P.E. McGuire, B. Cassidy // Genome. - 1988. - №30. - P. 680-689.

303. Dweikat, I. Development of STS markers linked to Hessian fly resistance gene H6 in wheat./ Dweikat, I., W. Zhang, H. Ohm // Theor Appl Genet. - 2002. - №105. - P.766-770.

304. Dweikat, I. Identification of RAPD markers for 11 Hessian fly resistance genes in wheat. / Dweikat, I., H. Ohm, F. Patterson, et al., // Theor Appl Genet. - 1997. - №94. - P.419-423.

305. Dwivedi S. Towards molecular breeding of reproductive traits in cereal crops./ Dwivedi S, Perotti E, Ortiz R // Plant Biotech. J. - 2008. - №6. - P.529-559

306. East EM. Heterosis / East EM. // Genetics. - 1936. - №21. - P.375-397.

307. Eastwood, R.F. A directed search for DNA sequence tightly linked to cereal cyst nematode resistance genes in Triticum tauschii. / Eastwood, R.F., E.S. Lagudah, R. Appels. // Genome. - 1994. - №37. - P.311-319.

308. Edney MJ. Quantitative trait loci affecting germination traits and malt friability in a two-rowed by six-rowed barley cross. / Edney MJ, Mather DE. // J Cereal Sci. - 2004. - №39. - P.283-290.

309. Edwards, K.J. Plant genotyping by analysis of Single Nucleotide Polymorphisms / K.J. Edwards, R. Mogg // In: R.J. Henry (Ed.) Plant Genotyping: DNA-fingerprinting of Plants, Chapter 1. – 2001. – CAB International. – P. 1-13.

310. Effect of individual Sumai3 chromosomes on resistance to scab spread within spikes and deoxynivalenol accumulation within kernels in wheat / W.C. Zhou, F.L. Kolb, G.H. Bai *et al* // Hereditasю – 2002. - V. 137. – P.81-89.

311. Efremova TT. Ear emergence time and response to vernalisation in 5R (5A) wheat / rye substitution lines / Efremova TT, OI. Maystrenko // EWAC Newsletter, Proc. 10th EWAC meeting. - Viterbo, Italy, 1997. - P.130-135.

312. El-Lithy M.E. New Arabidopsis recombinant inbred line populations genotyped using SNPWave and their use for mapping flowering-time quantitative trait loci / El-Lithy M. E., L. Bentsink, C. J. Hanhart. // Genetics. - 2006. - №172. - P.1867–1876.

313. Elía M. A model of the genetic differences in malting quality between European and North American barley cultivars based on a QTL study of the cross Triumph × Morex / Elía M., Swanston JS, Moralejo M, et al., // Plant Breed. - 2010. - №129. - P.280-290

314. Elliott, C. Functional conservation of wheat and rice Mlo orthologs in defense modulation to the powdery mildew fungus / Elliott C., Zhou, F. S., Spielmeyer, W., et al., //Mol. Plant Microbe Interact. - 2002. - №15 . - P.1069–1077.

315. Ellis MH. ‘‘Perfect’’ markers for the Rht-B1b and Rht-D1b dwarfing genes in wheat / Ellis MH., Spielmeyer W, Gale KR, Rebetzke GJ, Richards RA. // Theor Appl Genet. - 2002. - №105. - P.1038–1042

316. Ellis, M.H. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat / Ellis, M.H., G. J. Rebetzke, F., Azanza, et al., // Theor Appl Genet. - 2005. - №111. - P.423-430.

317. Emebiri LC. Mapping of QTL for malting quality attributes in barley based on a cross of parents with low grain protein concentration / Emebiri LC., Moody DB, Panozzo JF, et al., // Field Crops Res. - 2004. - №87. - P.195-205.

318. Endelman JB. Optimal Design of Preliminary Yield Trials with Genome-Wide Markers / Endelman JB., Atlin GN, Beyene Y, Set al., // Crop Science. - 2014. - №54. - P.48-59.

319. Endelman JB. Ridge Regression and Other Kernels for Genomic Selection with R Package rrBLUP / Endelman JB. // The Plant Genome. - 2011. - №4. - P.250-255.

320. Endo TR. The deletion stocks of common wheat / Endo TR, Gill BS. // J. Hered. - 1996. - №87. - P.295–307.

321. Erayman M. Demarcating the gene-rich regions of the wheat genome / Erayman M., Sandhu D, Sidhu D. // Nucleic Acids Res. - 2004. - №32. - P.3546-3565.

322. Eriksen L. Inheritance and localisation of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing Septoria tritici blotch and plant height in the wheat (*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers / Eriksen L., Borum F, Jahoor A. // Theor Appl Genet. - 2003. - №107. - P.515–527.

323. Esch, M. LAILAPS: the plant science search engine / Esch, M., Chen, J., Colmsee, C., at al., // Plant Cell Physiol. - 2015. - №56. – e8.

324. Eshed, Y. Less-than-additive epistatic interactions of quantitative trait loci in tomato / Eshed, Y., Zamir, D. // Genetics. - 1996. - №143. - P.1807-1817

325. Evanno G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study / Evanno G., Regnaut S, Goudet J. // Molecular Ecology. - 2005. - №14. - P.2611-2620.

326. Evans, L.T. Crop evolution, adaptation and yield / L.T. Evans. – Cambridge University Press. – 1996. – 500 p. – ISBN 0-521-29588-0

327. Everitt BS. The Analysis of Contingency Tables / Everitt BS. //Chapman & Hall. London. - 1977.

328. Excoffier L. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data / Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. // Genetics. - 1992. - №131. - P.479-491.

329. Excoffier L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / Excoffier L., Lischer HE. // Mol Ecol Resources. - 2010. - №10. - P.564-567.

330. Excoffier L. Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers / Excoffier L., Estoup A, Cornuet JM // Genetics. - 2005. - №169. - P.1727-1738.

331. Excoffier L. fastsimcoal: a continuous-time coalescent simulator of genomic diversity under arbitrarily complex evolutionary scenarios / Excoffier L., Foll M. // Bioinformatics. - №27. - P. 1332-1334.

332. Eyre-Walker A. Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize / Eyre-Walker A., Gaut RL, Hilton H, at al., // Proc Natl Acad Sci USA. - 1998. - №95. - P.4441–4446.

333. Fahima T. Microsatellite DNA polymorphism divergence in Triticum dicoccoides accessions highly resistant to yellow rust / Fahima T., Röder MS, Grama A, et al., // Theor Appl Genet. - 1998. - №96. - P.187-195.

334. Falk, A. EDS1, an essential component of R gene-mediated disease resistance in Arabidopsis has homology to eukaryotic lipases / Falk, A., Feys, B. J., Frost, L. N., et al., // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. - 1999. - №96. - P.3292–3297.

335. Falke, K.C. Identification of genomic regions carrying QTL for agronomic and quality traits in rye Secale cereale introgression libraries / Falke, K.C., Wilde, P., Wortmann, H., at al., // Plant Breeding. - 2009. - №128. - P.615-623.

336. Falke, K.C. Rye introgression lines as source of alleles for pollen-fertility restoration in Pampa CMS / Falke, K.C., Wilde, P., Miedaner, T. // Plant Breeding. - 2009a. - №128. - P.528-531.

337. Falush D. Inference of population structure: Extensions to linked loci and correlated allele frequencies / Falush D., Stephens M, Pritchard JK. // Genetics. - 2003. - №164. - P.1567–1587.

338. FAOSTAT [Электронный ресурс] – Rome, 2020. – режим доступа: http://faostat.fao.org, свободный

339. Faricelli, M.E. Control of flowering time and spike development in cereals: the earliness per se Eps-1 region in wheat, rice, and Brachypodium // Faricelli, M.E., Valárik, M., Dubcovsky, J. // Funct Integr Genomics. - 2010. - №10. - P.293-306.

340. Faris, J.D. Genomic targeting and high-resolution mapping of the domestication gene Q in wheat / Faris, J.D., B.S. Gill. // Genome. - 2002. - №45. - P.706-718.

341. Faris, J.D. Identification of quantitative trait loci for race-nonspecific resistance to tan spot in wheat / Faris, J.D., T.L. Friesen. // Theor Appl Genet. - 2005. - №111. - P.386-392.

342. Faris, J.D. RFLP mapping of resistance to chlorosis induction by *Pyrenophora tritici-repentis* in wheat / Faris, J.D., J.A. Anderson, L.J. Francl et al., // Theor Appl Genet. - 1997. - №94. - P.98-103.

343. Faure, S. Mutation at the circadian clock gene EARLY MATURITY 8 adapts domesticated barley (Hordeum vulgare) to short growing seasons / Faure, S., Turner, A.S., Gruszka, D., et al., // Proc Natl Acad Sci USA. - 2012. - №109. - P.8328-8333.

344. Fearnhead P. Constructing summary statistics for approximate Bayesian computation: semi-automatic approximate Bayesian computation / Fearnhead P., Prangle D. // J Roy Stat Soc B Met. - 2012. - №74. - P.419-474.

345. Fearon CH. Self-incompatibility in rye grass. VII. The determination of incompatibility genotypes in autotetraploid families of *Lolium perenne* L. / Fearon CH, Hayward MD, Lawrence MJ. // Heredity. - 1984a. - №53. - P.403–413.

346. Fehr, WR (1987) Principles of Cultivar Development, vol 1, Theory and Technique. Macmillan Publ. Comp. New York, U.S.A.

347. Feuillet C. Cereal breeding takes a walk on the wild side / Feuillet C., Langridge P, Waugh R. // Trends in Genetics. - 2008. - №24. - P.24-32.

348. Feuillet C. Comparative Genomics in the Grass Family: Molecular Characterization of Grass Genome Structure and Evolution / Feuillet C., Keller B // Ann Bot. - 2002. - №89. - P.3-10.

349. Feuillet C. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the *Lr10* disease resistance locus of wheat / Feuillet C., Schachermayr G, Keller B. // The Plant Journal. - 1997. - №11. - P.45-52.

350. Feuillet, C. Genetic and physical characterization of the *Lr1* leaf rust resistance locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) / Feuillet, C., M. Messmer, G. Schachermayr, et al., // Mol Gen Genet. - 1995. - №248. - P.553-562.

351. Figliuolo G, De Giovanni C, Simonetti MC, Simeone R, Blanco A, Spagnoletti Zeuli PL (1991) Valutazione del grado di polimorfismo RFLP con diversi enzimi di restrizione in frumento duro. Atti II Convegno Università e Innovazione biotecnologica, Roma 28 giugno 1991, CIB p. 10.

352. Filatenko AA. *Triticum sinskajae* A Filat. et Kurk. - a new species (Russ.) / Filatenko AA., Kurkiev UK. // Trudy po priklandoj botanike, genetike i selekzii. - №54(1). - 1975. – P.239-241.

353. Filatenko, A.A. New descriptions of hulled wheats on the infraspecific level / Filatenko, A.A., K. Hammer. // Gen. Res. Crop Evol. - 1997. - №44. - P.285-288.

354. Filatenko, A.A. Vavilov’s work on the theories of domestication of the crop plants in the Old Mediterranean Area / Filatenko, A.A., A. Diederichsen, K. Hammer // Proc. Symp. “The Origins of Agriculture and the Domestication of Crop Plants in the Near East". ICARDA, Aleppo. - 1999. - P.9-24.

355. Fincher GB. Revolutionary times in our understanding of cell wall biosynthesis and remodeling in the grasses / Fincher GB. //Plant Physiol.- 2009. - №149. - P.27-37

356. Fisher R.A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance / Fisher R.A. // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. - 1918. - №52. - P.399–433.

357. Fisher, R.A. The Genetical Theory of Natural Selection / R.A. Fisher // Clarendon Press, Oxford, 1930. – ISBN 0-19-850440-3.

358. Flaksberger, K.A. Wheat / K.A. Flaksberg // Flora of Cultivated Plants (Russ.). – 1935 – V. 1. Leningrad.

359. Flavell A.J. Retrotransposon-based insertion polymorphisms (RBIP) for high throughput marker analysis / Flavell A.J., M.R. Knox, S.R. Pearce, et al., // The Plant J. - 1998. - №16. - P.643-650.

360. Flavell A.J. Ty1 -copia group retrotransposons are ubiquitous and heterogeneous in higher plants / Flavell A.J., E. Dunbar, R. Anderson, et al., // Nucleic Acids Res. - 1992. - №20. - P.3639-3644.

361. Flavell, R.B. Genome size and the proportion of repeated nucleotide sequence DNA in plants / Flavell, R.B., Bennett, M.D., Smith, J.B., et al // Biochemical Genetics. - 1974. - №12. - P.57-269.

362. Flint-Garcia S.A. Structure of linkage disequilibrium in plants / Flint-Garcia S.A., J.M. Thornsberry, E. S. Buckler. // Annu. Rev. Plant Biol. - 2003. - №54. - P.357–374.

363. Flintham JE. Optimising wheat grain yield: Effects of Rht (gibberellin-insensitive) dwarfing genes / Flintham JE., Börner A, Worland AJ, et al., // J Agric Sci. - 1997. - №128. - P.11-25.

364. Foll M. A genome scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: A Bayesian perspective / Foll M., OE Gaggiotti. // Genetics.- 2008.- №180. - P.977-993.

365. Foraging and farming: the evolution of plants exploitation / Edited by D. R. Harris, G. C. Hillman. – London: Unwin Hyman Ltd., 1989. – P. 766.

366. Forster BP. The barley phytomer / Forster BP., Franckowiak JD, Lundqvist U., et al // Annals of Botany. - 2007. - №100. - P.725-733.

367. Fossati A. A male sterile mutant in *Triticum aestivum* / Fossati A., Ingold M. // Wheat Information Service (Kyoto). - 1970. - №30. - P.8–10.

368. Fowler D. Exploitable genetic variability for cold tolerance in commercially grown cereals / Fowler D., Limin A. // Can J Plant Sci. - 1987. - P.278 - 278.

369. Fowler D.B. Growth, development, and cold tolerance of fall-acclimated cereal-grains / Fowler D.B., Carles, R.J. // Crop Sci. - 1979. - №19. - P.915-922.

370. Fowler DB. (2008) Cold acclimation threshold induction temperatures in cereals / Fowler DB. // Crop Sci. - 2008. - №48. - P.147-1154

371. Fowler DB. Evaluation of an artificial test for frost hardiness in wheat / Fowler DB., Siminovitch D, Pomeroy MK // Can J Plant Sci. - 1973. - №53. - P.53-59

372. Fowler DB. Interactions among factors regulating phenological development and acclimation rate determine low-temperature tolerance in wheat / Fowler DB., Limin AE. // Ann Bot. - 2004. - №94. - P.717-724

373. Fox GP. Molecular basis of barley quality / Fox GP., Panozzo JF, Li CD, et al., // Aust J Agric Res. - 2003. - №54. - P.1081-1101

374. Fraaije BA. Role of ascospores in further spread of QoI-resistant cytochrome b alleles (G143A) in field populations of *Mycosphaerella graminicola* / Fraaije BA., Cools HJ, Fountaine J, et al., // Phytopathology. - 2005. - №95. - P.933–941

375. Francia E. Two loci on chromosome 5H determine low-temperature tolerance in a 'Nure' (winter) × 'Tremois' (spring) barley map / Francia E., Rizza F, Cattivelli L, et al., // Theor Appl Genet. - 2004. - №108. - P.670-680

376. Frank T. Metabolite profiling of barley: Influence of the malting process / Frank T., Scholz B, Peter S, et al., // Food Chem. - 2011. - №124. - P.948-957

377. Franklin-Tong VE. Self-Incompatibility in Flowering Plants - Evolution, Diversity, and Mechanisms / Franklin-Tong VE. // Springer. - 2008. - P.1-313.

378. Frary A. Molecular mapping of the centromeres of tomato chromosomes 7 and 9 / Frary A., Presting GG, Tanksley SD // Mol Gen Genet. - 1996. - №250. - P.295-304.

379. Freier, U. Prüfung von Aegilops-Arten auf Resistenz gegen *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton / U. Freier. Dissertation // Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Germany, 1985.

380. Friebe, B. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status / Friebe, B., Jiang, J., Raupp, W.J., et al., // Euphytica. - 1996. - № 91. - P.59-87.

381. Friedman JH. Regularization Paths for Generalized Linear Models via Coordinate Descent / Friedman JH., Hastie T, Rob Tibshirani R. // Journal of Statistical Software. - 2010. - №33. - P.1-22

382. Friesen, T.L. Molecular mapping of resistance to Pyrenophora tritici-repentis race 5 and sensitivity to Ptr ToxB in wheat / Friesen, T.L., J.D. Faris. // Theor Appl Genet. - 2004. - №109. - P.464-471.

383. Frisch M. Transcriptome-based distance measures for grouping of germplasm and prediction of hybrid performance in maize / Frisch M., Fu J, Thiemann A, et al., // Theoretical and Applied Genetics. - 2010. - №120. - P.441-450.

384. Frisch, M. SelectionTools [Электронный ресурс] / M. Frisch. – 2015 режим доступа: http://fb09-pg-s207agraruni-giessende/~frisch-m/ R-Library 15.1.1., свободный.

385. Fu J. Dissecting grain yield pathways and their interactions with grain dry matter content by a two-step correlation approach with maize seedling transcriptome / Fu J., Thieman A, Schrag TA, et al., // BMC Plant Biology. - 2010. - №10. - P.63

386. Fu J. Partial least squares regression, support vector machine regression, and transcriptome-based distances for prediction of maize hybrid performance with gene expression data / Fu J., Falke KC, Schrag TA, et al., // Theoretical and Applied Genetics. - 2012. - №124. - P.825-833.

387. Fu, D. A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust / Fu, D., Uauy, C., Distelfeld, A., et al., // Science. - 2009. - №323. P.1357-1360.

388. Fu, Y.-B. Allelic reduction and genetic shift in the Canadian hard red spring wheat germplasm released from 1845-2004 / Fu, Y.-B., G.W. Peterson, K.W. Richards, et al., // Theor Appl Genet. - 2005. - №110. - P.1505-1516.

389. Fujii S, Toriyama K. 2008. DCW11, Down-regulated gene 11 in CW- type cytoplasmic male sterile rice, encoding mitochondrial protein phosphatase 2C is related to cytoplasmic male sterility. Plant and Cell Physiology. 49, 633–640.

390. Fujii S. DCW11, down-regulated gene 11 in CW-type cytoplasmic male sterile rice, encoding mitochondrial protein phosphatase 2C is related to cytoplasmic male sterility / Fujii S., Toriyama, K. // Plant Cell Physiol. - 2008. - №49. - P.633-640.

391. Fujii S. Selection patterns on restorer-like genes reveal a conflict between nuclear and mitochondrial genomes throughout angiosperm evolution / Fujii S., Bond CS, Small ID. // Proc Natl Acad Sci USA. - 2011. - №108. - P.1723-1728

392. Fujii S. Suppressed expression of retrograde-regulated male sterility restores pollen fertility in cytoplasmic male sterile rice plants / Fujii S., Toriyama K. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. - 2009. - №106. - P.9513–9518.

393. Fulton T. Identification, Analysis and Utilization of a Conserved Ortholog Set (COS) Markers for Comparative Genomics in Higher Plants / Fulton T., van der Hoeven R, Eannetta N, et al., // The Plant Cell. - 2002. - №14. - P.1457-1467

394. Gale M.D. Comparative genetics in the grasses / Gale M.D., Devos K.M. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 1998. - P.1971-1974.

395. Gale M.D. Plant Comparative Genetics after 10 Years / Gale M.D., K.M. Devos. // Science. - 1998. - №282. - P.656-659

396. Gale M.D., Devos K.M. Comparative genetics in the grasses. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 1998, 95: 1971-1974

397. Gale MD. Dwarfing genes in wheat 1 / Gale MD., Youssefian S. // Progress in Plant Breeding, Butterworths and Co. - 1985. - P.1-35.

398. Gale MD. Genetic maps of hexaploid wheat / Gale MD., Atkinson MD, Chinoy CN, et al., // China Agricultural Scientech Press. - 1995. - P.1333-1500.

399. Galiba G. Localization of QTL and candidate genes involved in the regulation of frost resistance in cereals / Galiba G., N. Pecchioni, A. Vágújfalvi, et al., // Proc Intern Congress “In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution” . - 2005. - P.253-266.

400. Galiba G. Regulatory genes involved in the determination of frost tolerance in temperate cereals / Galiba G., Vágújfalvi A, Li C., et al., // Plant Sci. - 2009. - №176. - P.12-19.

401. Galiba G. RFLP mapping of the vernalisation (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat / Galiba G., Quarrie SA, Sutka J, et al., // Theor Appl Genet. - 1995. - №90. - P.1174-1179.

402. Galili G. The prolamin storage proteins of wheat and ist relatives / Galili G. // Cellular and Molecular Biology of Plant Seed Development, Kluwer Academic Publisher, Netherlands . - 1997. - P.221—256.

403. Gallego F. Comparative mapping of the two wheat leaf rust resistance loci Lr1 and Lr10 in rice and barley / Gallego F., Feuillet C, Messmer M, et al., // Genome. - 1998. - №41. - P.328-336.

404. Gallego F.J. Molecular markers linked to the aluminum tolerance gene Alt1 in rye (Secale cereale L.) / Gallego F.J., Calles B., Benito C. // Theor. Appl. Genet. - 1998. - №97. - P.1104-1109

405. Gamotin, E.L. Pyramiding different sources of Fusarium head blight resistance into spring wheat / Gamotin, E.L., Berzonsky, W.A., Ali, S., et al., // Proc. Plant Anim. Genomes conf. - 15th, 13-17 Jan. 2007. San Diego, California, USA. - P.139.

406. Ganal MW. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding / Ganal MW., Röder MS. // Genomics assisted crop improvement. - 2007. - №2. - P.1–24

407. Gao W. Fine mapping of a malting-quality qtl complex near the chromosome 4H S telomere in barley / Gao W., Clancy J A, Han F, et al., // Theor. Appl. Genet. - 2004. - №109. - P.750-760

408. Gao, H. SNPolisher: tools for SNP classification, visualization and OTV genotyping (R package version 1.3.6.6) / H. Gao, T. Webster, A. Pirani, Y. Zhan, Y. Lu, M.-M. Shen [Электронный ресурс] // Affimetrix Inc. – 2015. Режим доступа: http://tools.thermofisher.com/content/sfs/manuals/SNPolisher_User_Guide.pdf, свободный.

409. Garcia AA. Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice // Garcia AA., Wang S, Melchinger AE., et al., // Genetics. - 2008. - №180. - P.1707–24.

410. Garza JC. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci / Garza JC., Williamson EG. // Molecular Ecology. - 2011. - №10. - P.305-318.

411. Gawronski, P. High-density mapping of the earliness per se-3Am (*Eps-3Am*) locus in diploid einkorn wheat and its relation to the syntenic regions in rice and *Brachypodium distachyon* L / Gawronski, P., Schnurbusch, T. // Mol Breed. - 2012. - №30. - P.1097-1108.

412. Gegas VC. A Genetic Framework for Grain Size and Shape Variation in Wheat / Gegas VC., Nazari A, Griffiths S, et al., // Plant Cell. - 2010. - №22(4). - P.1046-1056.

413. Geiger H. Rye breeding / Geiger H., Miedaner T // Cereals, Springer US. - 2009. - P.157-181

414. Geiger HH. Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.) / Geiger HH., Schnell FW. // Crop Sci. - 1970. - №10. - P.590-593

415. Geiger HH. Environmental sensitivity of cytoplasmic male sterility (CMS) in *Secale cereale* L / Geiger HH., Yuan Y, Miedaner T et al., // Genetic Mechanisms for Hybrid Breeding. Adv. Plant Breed. - 1995. - №18. - P.7-18

416. Geiger HH. Hybrid rye and heterosis / Geiger HH., Miedaner T. // Genetics and exploitation of heterosis in crops. Crop Sci Soc America, Madison. - 1999. - P.439–450.

417. Geiger, H.H. Genetic basis and phenotypic stability of male-fertility restoration in rye / Geiger, H.H., Miedaner T. // Vortr Pflanzenzüchtg. - 1996. - №35. - P.27-38.

418. Geiger, H.H. Rye (*Secale cereale* L.). In Cereals (Carena, M.J. ed. New York, U.S.A / Geiger, H.H., Miedaner, T. // Springer. - 2009. - P.157-181.

419. Ghaffary SMT. Genetic analysis of resistance to *Septoria tritici blotch* in the French winter wheat cultivars balance and apache / Ghaffary SMT., Robert O, Laurent V, et al., // Theor Appl Genet. - 2011. - №123. - P.741–754

420. Ghaffary SMT. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici blotch* derived from synthetic hexaploid wheat / Ghaffary SMT., Faris JD, Friesen TL, et al., // Theor Appl Genet. - 2012. - №124. - P.125–142

421. Gill KS. A genetic linkage map of *Triticum tauschii* (DD) and its relationship to the D genome of bread wheat (AABBDD) / Gill KS., Lubbers EL, Gill BS, et al., // Genome. - 1991. - №34. -P.362-374.

422. Gill, K.S. A PCR-based screening assay of Ph1, the chromosome pairing regulator gene of wheat / Gill, K.S., B.S. Gill // Crop Sci. -1996. - №36. - P.719-722.

423. Gillman JD, Bentolila S, Hanson MR. 2007. The petunia restorer of fertility protein is part of a large mitochondrial complex that interacts with transcripts of the CMS-associated locus. The Plant Journal 49, 217–227.

424. Gilmour AR. ASReml user guide / Gilmour AR., Gogel BJ, Cullis BR, et al., // Release 1.0. VSN International, Hemel Hempstead. - 2008.

425. Gils M. A novel hybrid seed system for plants / Gils M., Marillonnet S, Werner S, et al // Plant Biotechnol Journal. - 2008. - №6. - P.226–235.

426. Gilsinger, J. DNA markers associated with low Fusarium head blight incidence and narrow flower opening in wheat / Gilsinger, J., L. Kong, X. Shen & H. Ohm // Theor Appl Genet. -2005. - №110. - P.1218-1225

427. Glemin S, A comparative view of the evolution of grasses under domestication / Glemin S., Bataillon T // New Phytologist. - 2009. - №183. - P.273-290.

428. Glémin, S. GC content evolution in coding regions of angiosperm genomes: a unifying hypothesis. / Glémin, S., Clément, Y., David, J. et al., // Trends Genet., - 2014. -№30 – P.263-270.

429. Godfrey, D. Powdery mildew fungal effector candidates share N-terminal Y/F/WxC-motif / Godfrey, D., Bohlenius, H., Pedersen, C., et al., // BMC Genomics. - 2010. - №11. - P.317.

430. Goff SA. A unifying theory for general multigenic heterosis: energy efficiency, protein metabolism, and implications for molecular breeding / Goff SA. // New Phytologist. - 2011. -№189. - P.923–937.

431. Goldringer I. Estimation of additive and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled-haploid lines of wheat. / Goldringer, I., P. Brabant, and A. Gallais // Heredity.-1997.-№79.-60–71.

432. Goodwin S.B. Back to basics and beyond: increasing the level of resistance to Septoria tritici blotch in wheat. / Goodwin S.B. // Austr Plant Pathol.-2007.-№36.-532–538

433. Goring H. Large upward bias in estimation of locus-specific effects from genomewide scans. / Goring, H. H. H., J. D. TERWILLIGER, and J. BLANGERO // Am. J. Hum. Genet.-2001 .-№69.-1357–1369.

434. Gorzolka K. Metabolite fingerprinting of barley whole seeds, endosperms, and embryos during industrial malting. / Gorzolka K, Lissel M, Kessler N, et al., // J. Biotechnol.-2012.-№159.-177-187

435. Götz S. High-throughput functional annotation and data mining with the Blast2GO suite. / Götz, S., García-Gómez, J.M., Terol, J., et al., // Nucleic Acids Res.-2008.-№3.-3420-3435.

436. Goudet J. Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. / Goudet, J. // Mol Ecol Notes.-2005.-№5.-184-186.

437. Gower J.C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. / Gower J.C. // Biometrika .-1966 .-№53.-325-338.

438. Graner A. Construction of an RFLP map of barley. / Graner A., Jahoor A., Schondelmaier J., et al., // Theor Appl Genet .-1991 .-№83.- 250-256.

439. Graner A. Molecular mapping and genetic fine-structure of the rym5 locus encoding resistance to different strains of the Barley Yellow Mosaic Virus Complex. / Graner A., Streng S., Kellermann A., et al., // Theoretical and Applied Genetics .-1999 .-№98.-285-290.

440. Gray G.R. Cold acclimation and freezing tolerance (A complex interaction of light and temperature). / Gray G.R., Chauvin L.P., Sarhan F. // Plant Physiol .-1997 .-№114.-467-474

441. Gremme G. Engineering a software tool for gene structure prediction in higher organisms. / Gremme, G., Brendel, V., Sparks, M.E. // Information and Software Technology, .-2005 .-№47.-965-978.

442. Grewal T.S., Validation of Molecular Markers Associated with Net Blotch Resistance and Their Utilization in Barley Breeding. / Grewal T.S., Rossnagel B.G., Scoles G.J. // Crop Sci .-2010 .-№50.-177-184.

443. Griffiths S. Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm. / Griffiths, S., Simmonds, J., Leverington, M., et al., // Theor Appl Genet .-2009 .-№119.-383-395.

444. Groenewald J.Z. Amplified fragment length polymorphism-derived microsatellite sequence linked to the Pch1 and Ep-D1 loci in common wheat. / Groenewald J.Z., Marais A.S., Marais G.F. // Plant Breed .-2003 .-№122.-83-85

445. Groos C. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white x red grain bread-wheat cross. / Groos, C., G. Gay, M.-R. Perretant, et al., // Theor Appl Genet .-2002 .-№104.-39-47.

446. Günther T. Robust identification of local adaptation from allele frequencies. / Günther, T. and Coop, G. // Genetics, .-2013 .-№195.-205-220.

447. Guo M. Genome-wide transcript analysis of maize hybrids: Allelic additive gene expression and yield heterosis. / Guo M., Rupe M.A., Yang X., et al., // Theoretical and Applied Genetics .-2006 .-№113.-831–845.

448. Guo P. Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. / Guo P, Baum M, Grando S, et al., // J Exp Bot .-2009 .-№2009, .-№60.-3531-3544.

449. Gupta P. Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities. / Gupta, P. K., Langridge, P., and Mir, R. R. // Mol. Breeding .-2010 .-№26.-145-161.

450. Gupta P. Wheat Genomics: Present Status and Future Prospects. / Gupta, P. K., Mir, R. R., Mohan, A., et al., // International Journal of Plant Genomics, 2008.

451. Gupta P.K. Molecular markers and their applications in wheat breeding. / Gupta, P.K., Varshney, R.K., Sharma, P.C. et al., // Plant Breed .-1999 .-№118.-69-390.

452. Gupta R. Effect of rye chromosome arm 2RS on flour proteins and physical dough properties in bread wheat. / Gupta, R. B., K. W. Shepherd, and E. McRitchie // J. Cereal Sci. .-1989 .-№10.-69—173.

453. Gusta L.V. A re-evaluation of controlled freeze-tests and controlled environment hardening conditions to estimate the winter survival potential of hardy winter wheats. / Gusta LV, O’Connor BJ, Gao YP, Jana S // Can J Plant Sci .-2001 .-№81.-241-246

454. Gusta L.V. The selection of superior winter-hardy genotypes using a prolonged freeze test. / Gusta LV, O'Connor BJ, MacHutcheon MG // Can J Plant Sci .-1997 .-№77.-15-21

455. Gustafson J. Physical mapping of a low-copy DNA sequence in rye (Secale cereale L.). / Gustafson, J. P., E. Butler, and C. L. McRitchie // Proc. Natl. Acad. Sci. USA .-1990 .-№87.-1899—1902.

456. Gutiérrez L. Association Mapping of Malting Quality Quantitative Trait Loci in Winter Barley: Positive Signals from Small Germplasm Arrays. / Gutiérrez L, Cuesta-Marcos A, Castro AJ, et al., // The Plant Genome .-2011 .-№4.-256-272.

457. Habier D. The impact of genetic relationship information on genome-assisted breeding values. / Habier D, Fernando RL, Dekkers JCM // Genetics .-2007 .-№177.-2389-2397

458. Hack H. Einheitliche Codierung der phänologischen Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen – Erweiterte BBCH-Skala, Allgemein. / Hack, H., H. Bleiholder, L. Buhr, et al., // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. .-1992 .-№44.-265-270.

459. Hackauf B. Approaching the self-incompatibility locus Z in rye (Secale cereale L.) / Hackauf B, Wehling P // via comparative genetics. Theor Appl Genet .-2005 .-№110.-832-845

460. Hackauf B. Comparative mapping of DNA sequences in rye (Secale cereale L.) / Hackauf B, Rudd S, Van der Voort J, et al., // in relation to the rice genome. Theor Appl Genet .-2009 .-№118.-371-384

461. Hackauf B. Development of microsatellite markers in rye: map construction. / Hackauf B, Wehling P // Proc EUCARPIA Rye Meeting, Radzikow, Poland, 2001, 333-340.

462. Hackauf B. Development of microsatellite markers in rye: map construc-ion. / Hackauf B., Wehling P. // Proc. EUCARPIA Rye Meeting, July 4-7, 2001, 333-340

463. Hackauf B. Identification of microsatellite polymorphisms in an expressed portion of the rye genome. / Hackauf, B., and P. Wehling, // Plant Breeding .-2002 .-№121.-17-25.

464. Haldane J. The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. / Haldane J // J Genet .-1919 .-№8.-299-309

465. Haley C.S. Strategies to utilize marker-quantitative trait loci associations. / Haley CS, Visscher PM // Journal of Dairy Science .-1998 .-№81.-85-97

466. Hallauer A.R. Quantitative genetics in maize breeding. / Hallauer AR, Miranda JB. // 2nd ed. Iowa State University Press, Ames, IA (USA). 1988.

467. Hamblin M.T. Population genetics of genomics-based crop improvement methods. / Hamblin MT, Buckler ES, Jannink J-L // Trends Genet .-2011 .-№27.-98–106

468. Han F. Molecular marker-assisted selection for malting quality traits in barley. / Han F, Romagosa I, Ullrich SE, Jones BL, Hayes PM, Wesenberg DM // Mol Breeding .-1997 .-№3.-427-437.

469. Hanocq E. Detection and mapping of QTL for earliness components in a bread wheat recombinant inbred lines population. / Hanocq, E., Niarquin, M., Heumez, E., et al., // Theor Appl Genet .-2004 .-№110.-106-115.

470. Hanocq E. Most significant genome regions involved in the control of earliness traits in bread wheat, as revealed by QTL meta-analysis. / Hanocq, E., Laperche, A., Jaminon, et al., // Theor Appl Genet .-2007 .-№114.-569-584.

471. Hanson M.R. Interaction of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. / Hanson MR, Bentolila S. // The Plant Cell .-2004 .-№16.-S154-S169.

472. Hardy O. SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. / Hardy, O. J., and Vekemans, X. // Mol. Ecol. Notes .-2002 .-№2.-618–620.

473. Hariri D. A new Furovirus infecting barley in France closely related to the Japanese Soil-borne wheat mosaic virus. / Hariri, D., and M. Meyer, // Eur J Plant Pathol .-2007 .-№118.-1-10.

474. Hariri D. Comparison and differentiation of Wheat yellow mosaic virus (WYMV), Wheat spindle streak mosaic virus (WSSMV) and Barley yellow mosaic virus (BaYMV) isolates using WYMV monoclonal antibodies. / Hariri, D., T. Delaunay, L. Gomes, et al., // Eur J Plant Pathol .-1996 .-№102.-283-292.

475. Harlan J.R. Genetics of disaster. / Harlan, J.R. // J Environ Qual .-1972 .-№1.-212–215.

476. Hart G.E. RFLP maps of bread wheat. / Hart G.E. // Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 1994, 327-358.

477. Hartl L. Identification of a diagnostic molecular marker for the powdery mildew resistance gene Pm4b based on fluorescence labeled AFLPs. / Hartl, L., S. Mori & G. Schwizer // .-1998 A.E. Slinkard (Ed.) Proc. 9th Intern Wheat Genet Symp, Saskatoon, Saskatchewan, Canada, .-1998 .-№3.-111-113.

478. Hartl L. Molecular identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (Triticum aestivum L.) / Hartl, L., H. Weiss, F.J. Zeller, et al., // Theor Appl Genet .-1995 .-№90.-601-606.

479. Hartl L. Use of RFLP markers for the identification of alleles of the Pm3 locus conferring powdery mildew resistance in wheat (Triticum aestivum L.). / Hartl, L., H. Weiss, F.J. Zeller, et al., // Theor Appl Genet .-1993 .-№86.-959-963.

480. Hartley R.W. Barnase and barstar: two small proteins to fold and fit together. / Hartley R.W. // Trends in Biochemical Sciences .-1989 .-№14.-450-454.

481. Haseneyer G. DNA polymorphisms and haplotype patterns of transcription factors involved in barley endosperm development are associated with key agronomic traits. / Haseneyer, G., Stracke, S., Piepho, et al., // BMC Plant Biol. .-2010 .-№10.-5.

482. Haseneyer G. From RNA-seq to large-scale genotyping - genomics resources for rye (Secale cereale L.). / Haseneyer G, Schmutzer T, Seidel M, et al., // BMC Plant Biol .-2011 .-№11.-1.

483. Haseneyer G. Population structure and phenotypic variation of a spring barley world collection set up for association studies. / Haseneyer, G., Stracke, S., Paul, et al., // Plant Breed. .-2010 .-№129.-271–279.

484. Hastie A.R. Rapid genome mapping in nanochannel arrays for highly complete and accurate de novo sequence assembly of the complex Aegilops tauschii genome. / Hastie, A.R., Dong, L.L., Smith, A., et al., // PLOS ONE, .-2013 .-№8.

485. Haudry A. Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication. / Haudry, A., Cenci, A., Ravel, C., et al., // Mol. Biol. Evol. .-2007 .-№24.-1506–1517.

486. Haussmann B. Plant genetic resources in crop improvement. / Haussmann B, Parzies H, Presterl T, et al., // Plant Genetic Resources .-2004 .-№2.-3-21

487. Hawkes T.R. Cytochrome P450 genes conferring herbicide resistance. / Hawkes TR, Vernooij BTM. // Patent US8097774B2. .-2012

488. Hawkes T.R. D-glufosinate as a male sterility agent for hybrid seed production. / Hawkes TR, Pline-Srnic W, Dale R., et al., // Plant Biotechnology Journal. .-2011 .-№9.-301-314.

489. Hawkes T.R. Method for selectively producing male or female sterile plants. / Hawkes T.R., Mitchell G., Hadfield S.T., et al., // Patent US7939709. .-2011

490. Hayden M.J. Targetting microsatellites (SSRs) in genetic linkage maps of bread wheat. / Hayden M.J., Khatkar S., Sharp P.J. // Australian Journal of Agricultural Research .-2001 .-№52.-1143-1152.

491. Hayes P.M. Malting quality from a QTL perspective. / Hayes P.M., Jones B.L. // Barley Genetics VIII Vol. 2000, 99-106.

492. Hayes P.M. Quantitative trait loci on barley (Hordeum vulgare L.) / Hayes P.M., Blake T., Chen T.H.H., et al., // Genome 1993, 36.-66-71

493. Hayes P.M. Quantitative trait loci on barley (Hordeum vulgare L.) / Hayes PM, Blake T, Chen THH, et al., // Genome .-№36.-66-71.

494. Hayes P.M. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. / Hayes PM, Lui BH, Knapp SJ, et al., // Theor Appl Genet .-1993 .-№87.-392-401.

495. He G. Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. / He G, Zhu X, Elling AA, et al., // Plant Cell .-2010 .-№22.-17–33.

496. Hedden P. The genes of the Green Revolution. / Hedden P. // Trends Genet .-2003 .-№19.-5-9.

497. Hedrick P. Gametic disequilibrium measures: proceed with caution. / Hedrick, P. W. // Genetics .-1987 .-№117.-331–341.

498. Heerwaarden J. Historical genomics of North American maize / van Heerwaarden, J., Hufford, M. B., Ross-Ibarra, J. // Proc Natl Acad Sci USA. – 2012. – Vol. 109. – P. 12420–12425.

499. Heffner E. Genomic selection for crop improvement. / Heffner, E. L., Sorrells, M. R., and Jannink, J.-L. // Crop Sci. .-2009 .-№49.-1-12.

500. Heffner E.L. Genomic Selection Accuracy for Grain Quality Traits in Biparental Wheat Populations. / Heffner EL, Jannink J-L, Iwata H, et al., // Crop Science .-2011 .-№51.-2597-2606.

501. Helentjaris T. Construction of genetic linkage maps in plants using restriction fragment length polymorphisms. / Helentjaris, T., M. Slocum, S. Wright, et al., // Theor Appl Genet .-1986 .-№72.-761-769.

502. Helentjaris T. Restriction fragment for plant diversity and their development as tools for applied plant breeding. / Helentjaris T, King G, Slocum M, et al., // Plant Mol Bio .-1985 .-№5.-109-118.

503. Helguera M. Development of PCR markers for the wheat leaf rust resistance gene Lr47. / Helguera, M., Khan, I.A. and Dubcovsky, J. // Theor. Appl. Genet. .-2000 .-№100.-1137-1143.

504. Henryon M. Animal-breeding schemes using genomic information need breeding plans designed to maximise long-term genetic gains. / Henryon M, Berg P, Sørensen AC // Livestock Science .-2014 .-№166.-38-47.

505. Hepting L. Analyse eines 7x7–Sortendiallels zur Ermittlung geeigneten Ausgangsmaterials für die Hybridzüchtung bei Roggen. / Hepting L. // Z Pflanzenzüchtung .-1978 .-№80.-188-197.

506. Herbik A. Isolation, charakterization and cDNA cloning of nicotianamine synthase from barley. / Herbik A, Koch G, Mock H-P, et al., // Eur J Biochem .-1999 .-№256.-231-239.

507. Heslop-Harrison Y. Lodicule function and filament extension in the grasses: potassium ion movement and tissue specialization. / Heslop-Harrison Y. Heslop-Harrison J. // Annals of Botany .-1996 .-№77.-.-№573-582.

508. Heslot N. Perspectives for Genomic Selection Applications and Research in Plants. / Heslot N, Jannink J-L, Sorrells ME // Crop Science .-2015 .-№55.-1-12.

509. Heuberger A.L. Application of nontargeted metabolite profiling to discover novel markers of quality traits in an advanced population of malting barley. / Heuberger AL, Broeckling CD, Kirkpatrick KR, et al., // Plant Biotech. J. .-2014 .-№12.-147-160.

510. Heun M. Construction of a restriction fragment length polymorphism map for barley (Hordeum vulgare). / Heun, M., A. E. Kennedy, J. A. Anderson, et al., // Genome .-1991 .-№34.-437—447.

511. Heun M. Construction of restriction fragment length polymorphism map for barley (Hordeum vulgare). / Heun M, Kennedy AE, Anderson JA, et al., // Genome .-1991 .-№34.-437-447.

512. Heun M. Mapping quantitative powdery mildew resistance of barley using a restriction fragment length polymorphism map. / Heun M. // Genome .-1992 .-№35.-1019-1025.

513. Heun M. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. / Heun M, Schäfer-Pregl R, Klawan D, et al., // Science .-1997 .-№278.-1312-1314.

514. Hickey J.M. Evaluation of Genomic Selection Training Population Designs and Genotyping Strategies in Plant Breeding Programs Using Simulation. / Hickey JM, Dreisigacker S, Crossa J, et al., // Crop Science .-2014 .-№54.-1476-1488.

515. Higgins J. Comparative genomics of flowering time pathways using Brachypodium distachyon as a model for the temperate grasses. / Higgins, J. A., Bailey, P. C., and Laurie, D. A. // PLOS ONE .-2010 .-№5.

516. Higuchi K. Cloning of nicotianamine synthase genes, novel genes involved in the biosynthesis of phytosiderophores. / Higuchi K, Suzuki K, Nakanishi H, et al., // Plant Physiologie .-1999 .-№119.-471-479.

517. Hoagland A.R. Some histological and morphological effects of maleic hydrazide on spring wheat. / Hoagland AR, Elliott FC, Rasmussen LW. // Agronomy Journal .-1953 .-№45.-468-472.

518. Hofmann K. Fine mapping of the Rrs1 resistance locus against scald in two large populations derived from Spanish barley landraces. / Hofmann K, Silvar C Fau - Casas AM, Casas Am Fau - Herz M, Herz M Fau - Buttner B, Buttner B Fau - Gracia MP, Gracia Mp Fau - Contreras-Moreira B, Contreras-Moreira B Fau - Wallwork H, Wallwork H Fau - Igartua E, Igartua E Fau - Schweizer G, Schweizer G // Theor Appl Genet. .-2013 .-№126.-3091-3102.

519. Høj P.B. Molecular evolution of plant beta-glucan endohydrolases. / Høj PB, Fincher GB // Plant J. .-1995 .-№7 .-№(3).- .-№367-379

520. Holland J. Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update. / Holland J, Nyquist W, Cervantes-Martínez C // Plant Breed Rev .-2003 .-№22.-9–112

521. HOLM S. A simple sequentially rejective multiple test procedure. / HOLM, S., // Scand. J. Stat. .-1979 .-№6.-65–70.

522. Horn R. Recombination: cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants. / Horn R. // Progress in Botany. Berlin.- Springer, .-2006 .-№67.-31-52.

523. Horton M.W. Genome-wide patterns of genetic variation in worldwide Arabidopsis thaliana accessions from the RegMap panel. / Horton M.W. et al., // Nat Genet .-2012 .-№44.-212-216.

524. Hrmova M. A barley xyloglucan xyloglucosyl transferase covalently links xyloglucan, cellulosic substrates and (1,3,1,4)-β-D-glucans. / Hrmova M, Farkas V, Lahnstein J, et al., // J Biol Chem .-2007 .-№282.-12951-12962

525. Hrmova M. Barley β-D-glucan exohydrolases with β-D-glucosidase activity. / Hrmova M, Harvey AJ, Wang J, et al., // Journal of Biological Chemistry .-1996 .-№271.-5277-5286

526. Hrmova M. Structure-function relationships of β-D-glucan endo- and exohydrolases from higher plants. / Hrmova M, Fincher GB // Plant Mol Biol .-2001 .-№47.-73-91

527. Hu P. Functional contribution of chorismate synthase, anthranilate synthase, and chorismate mutase to penetration resistance in barleypowdery mildew interactions. / Hu, P. S., Meng, Y., and Wise, R. P. // Mol. Plant Microbe Interact. .-2009 .-№22.-311–320.

528. Hu, X. Identification of RAPD markers linked to the gene Pm1 for resistance to powdery mildew in wheat. / Hu, X. Y., H. W. Ohm & I. Dweikat, // Theor Appl Genet .-1997 .-№94.- .-№832-840.

529. Huang B.E. A multiparent advanced generation inter-cross population for genetic analysis in wheat. / Huang BE, et al., // Plant Biotechnol J .-2012 .-№10.-826-839.

530. Huang L. Map-based cloning of leaf rust resistance gene Lr21 from the large and polyploid genome. / Huang, L., Brooks, S.A., LI W., et al., // Genetics .-2003 .-№164.-655-664.

531. Huang X. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene Pm5e in common wheat (Triticum aestivum L.). / Huang, X., L. Wang, M. Xu, & M. Röder, // Theor Appl Genet .-2003 .-№106.-858-865.

532. Huang X. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene Pm24 and marker validation for molecular breeding. / Huang, X. Q., S. L. K. Hsam, F. J. Zeller, et al., // Theor Appl Genet .-2000 .-№101.-407-414.

533. Huang X.-Q. Genetic mapping of three alleles at the Pm3 locus conferring powdery mildew resistance in common wheat (Triticum aestivum L.) / Huang, X.-Q., S.L.K. Hsam, V. Mohler, et al., // Genome .-2004 .-№47.-1130-1136.

534. Huang X.-Q. High-density genetic and physical mapping of the powdery mildew resistance gene Pm24 on chromosome 1D of wheat. / Huang, X.-Q. & M.S. Röder, // Wheat Genet. Symp., Paestum, Italy .-2003 .-№3.-961-963.

535. Huang X.Q. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (Triticum aestivum L.). / Huang, X.Q., H. Cöster, M.W. Ganal and M.S. Röder, // Theor Appl Genet .-2003 .-№106.- .-№1379 .-№– .-№1389.

536. Hubner S. Strong correlation of wild barley (Hordeum spontaneum) population structure with temperature and precipitation variation. / Hubner S, Hoffken M, Oren E, et al., // Mol Ecol .-2009 .-№18.-1523-1536.

537. Huckelhoven R. Cell wall – associated mechanisms of disease resistance and susceptibility. / Huckelhoven, R. // Annu. Rev. Phytopathol. .-2007 .-№45.-101–127.

538. Huckelhoven R. Overexpression of barley BAX inhibitor 1 induces breakdown of mlo-mediated penetration resistance to Blumeria graminis. / Huckelhoven, R., Dechert, C., and Kogel, K. H. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. .-2003 .-№100.-5555–5560.

539. Hudson R.R. Gene genealogies and the coalescent process. / Hudson R.R. // Oxford Surveys in Evolutionary Biology, 1990, 1-43.

540. Hufford M.B. Comparative population genomics of maize domestication and improvement. / Hufford MB, et al., // Nat Genet .-2012 .-№44.-808-811.

541. Hull F.H. Recurrent selection for specific combining ability in corn. / Hull F.H. // Journal of the American Society of Agronomy. .-1945 .-№37.-.-№134-145.

542. Hunt M. A comprehensive evaluation of assembly scaffolding tools. / Hunt, M., Newbold, C., Berriman, M. et al., // Genome Biol., .-2014 .-№15.-1-15.

543. Huth W. Different types of resistance to soil-borne viruses of wheat. / Huth, W., R. Götz, and D.E. Lesemann, // Gesunde Pflanz .-2007 .-№59.-29-39.

544. Hyten D. Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity. / Hyten, D. L., Song, Q. J., Zhu, Y. L., et al., // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. .-2006 .-№103.-6666–16671.

545. Igartua E. Marker-based selection of QTL affecting grain and malt quality in two-row barley. / Igartua E, Edney M, Rossnagel BG, et al., // Crop Sci .-2000 .-№40.-1426-1433

546. Ihlow A. A high-throughput screening system for barley/powdery mildew interactions based on automated analysis of light micrographs. / Ihlow, A., Schweizer, P., and Seiffert, U. // BMC Plant Biol. .-2008 .-№8.

547. Iida S. Modification of endogeneous natural genes by gene targeting in rice and other higher plants. / Iida S, Terada R. // Plant Molecular Biology .-2005 .-№59.-205–219.

548. Ikeda M. Genes offering the potential for designing yield-related traits in rice. / Ikeda M, Miura K, Aya K, Kitano H, Matsuoka M // Curr Opin Plant Biol 2013, .-№16.-213-220.

549. Imtiaz M. Detection of molecular markers linked to the durable adult plant stripe rust resistance gene Yr18 in bread wheat (Triticum aestivum L.). / Imtiaz, M., M. Ahmad, M.G. Cromey, et al., // Plant Breed .-2004 .-№123.-401-404.

550. International Brachypodium Genome sequencing and analysis of the model grass Brachypodium distachyon. / International Brachypodium Initiative // Nature, .-2010 .-№463.-763-768.

551. International Rice Genome Project. International Rice The map-based sequence of the rice genome. / International Rice Genome Project. // Nature .-2005 .-№436.-793-800.

552. International Rice Genome Sequencing Project. International Rice The mapbased sequence of the rice genome. / International Rice Genome Sequencing Project // Nature .-2005 .-№436.-793-800.

553. International Wheat Genome Sequencing Consortium. International Wheat A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (Triticum aestivum) genome. / International Wheat Genome Sequencing Consortium. // Science 2014.

554. Iqbal M.J. Identification of the 1 RS rye of bread wheat chromosomal segment in wheat by RAPD analysis. / Iqbal, M.J. and Rayburn, A.L. // Theor. Appl. Genet. .-1995 .-№91.-1048-1053.

555. Isidro J. Training set optimization under population structure in genomic selection. / Isidro J, Jannink J-L, Akdemir D, et al., // Theoretical and Applied Genetics .-2015 .-№128.-145-158.

556. Islam AKMR. Latent male fertility in 'Cornerstone' chromosome 4A. / Islam AKMR, Driscoll C. // Canadian Journal of Genetics and Cytology .-1984 .-№26.-98-99.

557. Islamovic E, Quantitative trait loci of barley malting quality trait components in the Stellar/01Ab8219 mapping population. / Islamovic E, Obert D, Budde A, Schmitt M, Brunick R, II, Kilian A, Chao S, Lazo G, Marshall J, Jellen E, Maughan P, Hu G, Klos K, Brown R, Jackson E // Mol Breeding .-2014 .-№34.-59-73.

558. Islamovic E. Genetic dissection of grain beta-glucan and amylose content in barley (Hordeum vulgare L.). / Islamovic E, Obert D, Oliver R, et al., // Mol Breeding .-2013 .-№31.-15-25

559. Isozyme markers in the genetic studies of rye *Secale cereale L* / S. N. Priyatkina, A. Linz, T. F. Fam, A. V. Voylokov // Isozymes: Organization and roles in evolution, genetics and physiology, Proc 7th Int Congress on Isozymes / ed. C. L. Markert, J. G. Scandalios, H. A. Lim, O. L. Serov. – Singapore: Word Scientific Publishing Co Pte Ltd, 1994. – P. 191–201.

560. Itebashi E. The fertlity restorer gene, Rf2, for Lead Rice-type cytoplasmic male sterility of rice encodes a mitochondrial gylcine-rich protein. / Itebashi E, Iwata N, Fujii S, et al., // Plant J. Published 2010.

561. Jaaska V. Isoenzyme differences between the wild diploid and tetraploid wheats. / Jaaska V. // Genetic Resources and Crop Evolution .-1997 .-№44.-137-146

562. Jaaska V. Isozymes in plant genetics and breeding / Jaaska, V. // Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 1983.

563. Jaaska V. NADP-dependent aromatic alcohol dehydrogenase in polyploid wheats and their diploid relatives. On the origin and phylogeny of polyploid wheats. / Jaaska V. // Theor Appl Genet .-1978 .-№53.-209-217.

564. Jagannath D. Effect of rye chromosome 2 substitution on kernel protein of wheat. / Jagannath, D. R., and C. R. Bhatia // Theor. Appl. Genet. -1972 .-№42.-89—92.

565. Jahier J. The Aegilops ventricosa segment on chromosome 2AS of the wheat cultivar VPM1 carries the cereal cyst nematode resistance gene Cre5. / Jahier, J., P. Abelard, A.M. Tanguy, et al., // Plant Breed .-2001 .-№120.-125-128.

566. James V.A. Stress inducible expression of the DREB1A transcription factor from xeric, Hordeum spontaneum L. / James VA, Neibaur I, Altpeter F // Transgenic Res 2008, .-№17.-93-104.

567. Jan C.C. Chemical induction of sterility in wheat. / Jan CC, Qualset CO, Voght E. // Euphytica .-1974 .-№23.-78-85.

568. Jan C.C. Chemically induced sterility in wheat for hybrid seed production. / Jan CC, Qualset CO, Voght E. // Euphytica .-1976 .-№25.-375-386.

569. Jannink J.L. Dynamics of long-term genomic selection. / Jannink J.L. // Genetics Selection Evolution .-2010 .-№42.

570. Jefferies S.P. Genetic approaches to ameliorating mineral stresses in barley. / Jefferies S.P., Raman H., Pallotta M.A., et al., // Barley Genetics .-2000 .-№1.-253-259

571. Jefferies S.P. Mapping and validation of chromosome region conferring boron toxicity tolerance in wheat (Triticum aestivum). / Jefferies S.P., Pallotta M.A., Paul J.G., et al., // Theor Appl Genet, .-2000 .-№101.-767-777

572. Jefferies S.P. Mapping and validation of chromosome regions conferring boron toxicity tolerance in wheat (Triticum aestivum). / Jefferies, S.P., M.A. Pallotta, J.G. Paull, et al., // Theor Appl Genet .-2000 .-№101.-767–777.

573. Jensen H. Powdery mildew resistance genes in 127 Northwest European spring barley varieties. / Jensen, H. P., Christensen, E., and Jorgensen, J. H. // Plant Breed. .-1992 .-№108.-210–228.

574. JeZewska M. Occurrence of soil-borne cereal viruses in poland. / JeZewska, M., K. Trzmiel, and C. Rush, // Proceedings of the seventh symposium of the international working group on plant viruses with fungal vectors, Julius Kühn-Institute, Federal Research Centre for Cultivated Plants, Quedlinburg, Germany, 1-4 September 2008.

575. Jia J. Aegilops tauschii draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. / Jia, J., Zhao, S., Kong, X., et al., // Nature, .-2013 .-№496.-91-95.

576. Jia J. RFLP-based maps of the homoeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of Pm12, a powdery mildew resistance gene transferred from Aegilops speltoides to wheat. / Jia J., Devos K.M., Chao S., et al., // Theor Appl Genet .-1996 .-№92.-559-565.

577. Jia Y. Multiple-Trait Genomic Selection Methods Increase Genetic Value Prediction Accuracy. / Jia Y, Jannink J-L // Genetics .-2012 .-№192.-1513-1522.

578. Jiang Y. Modelling epistasis in genomic selection. / Jiang Y., Reif J.C. // Genetics .-2015 .-№201.-759-768.

579. Johnson B.L. Triticum urartu and genome evolution in the tetraploid wheats. / Johnson B.L., Dhaliwal H.S. // Am J Bot .-1978 .-№65.-907-918.

580. Johnson R. Past, present and future opportunities in breeding for disease resistance, with examples from wheat. / Johnson, R. // Euphytica .-1992 .-№63.-3-22.

581. Johnston, S.J. Molecular markers for the Sr2 stem rust resistance gene. / Johnston, S.J., P.J. Sharp, R.A. McIntosh, et al., // A.E. Slinkard (Ed) Proc 9th Intern Wheat Genet Symp, Saskatoon, Saskatchewan, Canada, .-1998 .-№3.-117-119.

582. Johrde A. Assoziationsstudie zur Resistenz gegen den echten Gerstenmehltau (*Blumeria graminis* f.sp. *hordei*) in einer genetisch diversen Gerstenpopulation (*Hordeum vulgare* L / A. Johrde. – Dissertation, Martin-Luther University Halle-Wittenberg, 2010. – 166 s.

583. Jombart T. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations / T. Jombart, S. Devillard, F. Balloux // BMC Genetics. – 2010. – Vol. 11. – P. 94.

584. Jones D. F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis / D. F. Jones // Genetics. – 1917. – Vol. 2. – P. 466–479.

585. Jones J. D. G. The plant immune system / J. D. G. Jones, J. L. Dangl // Nature. – 2006. – Vol. 444. – P. 323–329.

586. Jones J. D. G. The structure, amount and chromosomal localisation of defined repeated DNA sequences in species of the genus *Secale* / J. D. G. Jones, R. B. Flavell // Chromosoma. – 1982. – Vol. 86. – P. 613–641.

587. Jordaan J. P. Hybrid wheat: Advances and challenges / J. P. Jordaan; ed. M. P. Reynolds, S. Rajaram, A. McNab. – Cuidad Obregon, Mexico: CIMMYT, 1996. – P. 66-74.

588. Joshi S. P. Molecular markers in plant genome analysis / S. P. Joshi, P. K. Ranjekar, V. S. Gupta // Curr Sci. – 1999. – Vol. 77. – P. 230–240.

589. Jost L. G(ST) and its relatives do not measure differentiation / L. Jost // Molecular Ecology. – 2008. – Vol. 17. – P. 4015–4026.

590. Jung C. Flowering time control and application in plant breeding / C. Jung, A. E. Müller // Trends in Plant Science. – 2009. – Vol. 14. – P. 563–573.

591. Kaeppler S. M. Quantitative trait locus mapping using sets of near-isogenic lines: relative power comparisons and technical considerations / S. M. Kaeppler // Theor Appl Genet. – 1997. – Vol. 95. – P. 384–392.

592. Kalendar R. IRAP and REMAP: two new retrotransposon-based DNA fingerprinting techniques / R. Kalendar, T. Grob, M. Regina, A. Suoniemi, A. Schulman // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 704–711.

593. Kalendar R. Large retrotransposon derivatives: abundant, conserved but nonautonomous retroelements of barley and related genomes / R. Kalendar, C. M. Vicient, O. Peleg, K. Anamthawat-Jonsson, A. Bolshoy, A. H. Schulman // Genetics. – 2004. – Vol. 166. – P. 1437–1450.

594. Kam-Morgan L. N. W. DNA restriction fragment length polymorphism: a strategy for genetic mapping the D genome of wheat / L. N. W. Kam-Morgan, G. B. Muthukrishnan // Genome. – 1989. – Vol. 32. – P. 724–732.

595. Kamran A. Earliness per se QTL and their interaction with the photoperiod insensitive allele ppd-D1a in the Cutler × AC Barrie spring wheat population / A. Kamran, M. Iqubal, A. Navabi, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2013. – T. 126. – C. 1965–1976.

596. Kang H.G. Endosome associated CRT1 functions early in resistance gene-mediated defense signaling in *Arabidopsis* and tobacco / H. G. Kang, C. S. Oh, M. Sato, F. Katagiri, J. Glazebrook, H. Takahashi, P. Kachroo, G. B. Martin, D. F. Klessig // Plant Cell. – 2010. – Vol. 22. – P. 918–936.

597. Kanyuka K. *Polymyxa graminis* and the cereal viruses it transmits: a research challenge / K. Kanyuka, E. Ward, M. J. Adams // Mol Plant Pathol. – 2003. – Vol. 4. – P. 393–406.

598. Kanyuka. K. A controlled environment test for resistance to Soil-borne cereal mosaic virus (SBCMV) and its use to determine the mode of inheritance of resistance in wheat cv. Cadenza and for screening *Triticum monococcum* genotypes for sources of SBCMV resistance / K. Kanyuka D. J. Lovell, O. P. Mitrofanova, K. Hammond-Kosack, M. J. Adams // Plant Pathol. – 2004. – Vol. 53. – P. 154–160.

599. Karakousis A. A consensus map of barley integrating SSR, RFLP, and AFLP markers / A. Karakousis, J. P. Gustafson, K. J. Chalmers, A. R. Barr, P. Langridge // Aust J Agri Res. – 2003. – Vol. 54. – P. 1173–1185.

600. Karpova O.V. Differential expression of alternative oxidase genes in maize mitochondrial mutants / O. V. Karpova, E. V. Kuzmin, T. E. Elthon, K. J. Newton // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 3271–3284.

601. Kastirr, U. Investigation of disease progress and biological differentiation of soil-borne viruses on rye, triticale and wheat / U. Kastirr, H. Wortmann, F. Ehrig // Gesunde Pflanz. – 2006. – Vol. 58. – P. 231–238.

602. Kato K. Characterization of QEet.ocs-5A.1, a quantitative trait locus for ear emergence time on wheat chromosome 5AL / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // Plant Breed. – 2002. – Vol. 121. – P. 389–393.

603. Kato K. Detection of an earliness per se quantitative trait locus in the proximal region of wheat chromosome 5AL / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // Plant Breed. – 1999. – Vol. 118. – P. 391–394.

604. Kato K. Detection of loci controlling seed dormancy on group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes / K. Kato, W. Nakamura, T. Tabiki, H. Miura, S. Sawada // Theor Appl Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 980–985.

605. Kato K. Mapping QTL controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 101. – P. 1114–1121.

606. Kato K. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 472–477.

607. Kato K. RFLP mapping of the three major genes, Vrn1, Q and B1 on the long arm of chromosome 5A of wheat / K. Kato, H. Miura, M. Akiyama, *et al.*// Euphytica. – 1998. – Vol. 101. – P. 91–95.

608. Kaul M. L. H. Male sterility in higher plants / M. L. H. Kaul // Monographs. Theoretical and Applied Genetics / ed. R. Frankel, M. Grossman, P. Maliga. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1988. – Vol. 10. – P. 775–797.

609. Kawahara Y. Improvement of the *Oryza sativa* Nipponbare reference genome using next generation sequence and optical map data / Y. Kawahara, M. Bastide, J. P. Hamilton, H. Kanamori, W. R. McCombie // Rice. – 2013. – Vol. 6. – P. 1–10.

610. Kazama T. A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant atp6 RNA of cytoplasmic male-sterile rice / T. Kazama, K. Toriyama // FEBS Letters. – 2003. – Vol. 544. – P. 99–102.

611. Kazama T. Suppression mechanism of mitochondrial ORF79 accumulation by Rf1 protein in BT-type cytoplasmic male sterile rice / T. Kazama, T. Nakamura, M. Watanabe, M. Sugita, K. Toriyama // The Plant Journal. – 2008. – Vol. 55. – P. 619–628.

612. Kearsley M. J. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits / M. J. Kearsley, J. L. Jinks // I. Theory. Heredity. – 1968. – Vol. 23. – P. 403–409.

613. Keeble F. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*) / F. Keeble, C. Pellew // Journal of Genetics. – 1910. – Vol. 1. – P. 47–56.

614. Kempe K. Intein-mediated protein assembly in transgenic wheat: production of active barnase and acetolactate synthase from split genes / K. Kempe, M. Rubtsova, M. Gils // Plant Biotechnology Journal. – 2009. – Vol. 7. – P. 283–297.

615. Kempe K. Pollination control technologies for hybrid breeding / K. Kempe, M. Gils // Molecular Breeding. – 2011. – Vol. 27. – P. 417–437.

616. Kertesz Z. Effects of Rht dwarfing genes on wheat grain yield and its components under Eastern European conditions / Z. Kertesz, J. E. Flintham, M. D. Gale // Cereal Res Comm. – 1991. – Vol. 19. – P. 297–304.

617. Khan A.A. Identification of RFLP markers for resistance to Wheat spindle streak mosaic Bymovirus (WSSMV) disease / A. A. Khan, G. C. Bergstrom, J. C. Nelson, M. E. Sorrells // Genome. – 2000. – Vol. 43. – P. 477–482.

618. Khan I.A. Genetic diversity of Pakistan wheat germplasm as revealed by RAPD markers / I. A. Khan, F. S. Awan, A. Ahmad, Y. -. Fu, A. Iqbal // Genet Resour Crop Evol. – 2005. – Vol. 52. – P. 239–244.

619. Khan R.R. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat / R.R. Khan, H.S. Bariana B.B. Dholakia, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 846–850.

620. Khlestkina E. K. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L) / E. K. Khlestkina, E. G. Pestsova, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2001. – Vol. 104. – P. 632–637.

621. Khlestkina E. K. The genetic diversity of old and modern Siberian varieties of common spring wheat as determined by microsatellite markers / E. K. Khlestkina, M. S. Röder, T. T. Efremova, *et al.*, // Plant Breed. – 2004. – Vol. 123. – P. 122 – 127.

622. Khlestkina E.K. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat / E. K. Khlestkina, A. Giura, M. S. Röder, A. Börner // Euphytica. – 2009. – Vol. 165. – P. 579–585.

623. Khlestkina E.K. Analysis of isogenic lines of the soft wheat carrying dominant alleles of Bg, Hg, and Rg1 genes using microsatellite and protein markers / E. K. Khlestkina, E. A. Salina, T. A. Pshenichnikova, V. S. Arbuzova, S. F. Koval' // Genetika. – 2000. – Vol. 36. – P. 1374–1379.

624. Khlestkina E.K. Genetic mapping and tagging of wheat genes using RAPD, STS and SSR markers / E. K. Khlestkina, E. G. Pestsova, E. Salina, *et al.*, // Cellular & Mol Biol Lett. – 2002. – Vol. 7. – P. 795–802.

625. Khmyl T.O. Genetic control of rye secalins (*Secale cereale* L.): PhD thesis, / T.O. Khmyl – St. Petersburg, 1995. – 1-145 p.

626. Khursheed B. Barley a-amylase genes: Quantitative comparison of steady-state mRNA levels from individual members of the two different families expressed in aleurone cells / B. Khursheed, J. C. Rogers // J. Biol. Chem. – 1988. – Vol. 263. – P. 18953–18960.

627. Khush G. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale* III. Cytogenetics of weedy ryes and origin of cultivated rye / G. Khush // Economic Botany. – 1963. – Vol. 17. – P. 60–71.

628. Kihara H. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden / H. Kihara // Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Series B. – 1924. – B. 1. – S. 1–200.

629. Kilian A. Towards map-based cloning of the barley stem rust resistance genes Rpg1 and rpg4 using rice as an intergenomic cloning vehicle / A. Kilian, J. Chen, F. Han, B. Steffenson, A. Kleinhofs // Plant Mol. Biol. – 1997. – Vol. 35. – P. 187–195.

630. Kimura, M. The number of alleles that can be maintained in a finite population / M. Kimura, J. F. Crow // Genetics. – 1964. – Vol. 49. – P. 725–738.

631. Kleinhofs A. A molecular, isozyme and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome / A. Kleinhofs, A. Kilian, M. A. Saghai Maroof, R. M. Biyashev, *et al.*// Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 86. – P. 705–712.

632. Knox A.K. Identification of candidate Cbf genes for the frost tolerance locus Fr-Am2 in *Triticum monococcum* / A.K. Knox, C.X. Li, A. Vagujfalvi, G. Galilba, E.J. Stockinger, J.Dubcovsky // Plant Mol Biol. – 2008. – Vol. 67. – P. 257–270.

633. Kobayashi F. Regulation by Vrn-1/Fr-1 chromosomal intervals of Cbf-mediated Cor/Lea gene expression and freezing tolerance in common wheat / F. Kobayashi, S. Takumi, S. Kume, *et al.*, // J Exp Bot. – 2005. – Vol. 56. – P. 887–895.

634. Kobiljski B. Genetic diversity of the Novi Sad wheat core collection revealed by microsatellies / B. Kobiljski, S. Quarrie, S. Denèiæ, *et al.*, // Cellular & Mol Biol Lett. – 2002. – Vol. 7. – P. 685 – 694.

635. Kochevenko A. J. Chimeric RNA/DNA oligonuclelotide-based site specific modification of the tobacco acetolactate synthase gene / A. J. Kochevenko, L. Willmitzer // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 132. – P. 174–184.

636. Koebner R. M. D. 21st century wheat breeding: plot selection or plate detection / R. M. D. Koebner, R. W. Summers // Trends in Biotechnology. – 2003. – Vol. 21. – P. 59–63.

637. Koebner R. MAS in cereals: Green for maize, amber for rice, still red for wheat and barley / R. Koebner //"Marker assisted selection: A fast track to increase genetic gain in plant and animal breeding?": Proc. FAO workshop. – Turin, Italy, 2003.

638. Koeck M. The role of effectors of biotrophic and hemibiotrophic fungi in infection / M. Koeck, A. R. Hardham, P. N. Dodds // Cell. Microbiol. – 2011. – Vol. 13. – P. 1849–1857.

639. Koekemoer F. P. An overview of hybrid wheat production in South Africa and review of current worldwide wheat hybrid developments / F. P. Koekemoer, E. Eeden, A. P. Bonjean; ed. A. P. Bonjean, W. J. Angus. – Paris: Lavoisier publishing, 2011. – Vol. 2. – P. 907-950.

640. Koizuka N. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, orf687, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Kosena radish / N. Koizuka, R. Imai, H. Fujimoto, *et al.,* // The Plant Journal. – 2003. – Vol. 34. – P. 407–415.

641. Kojima H. Identification and validation of a quantitative trait locus associated with wheat yellow mosaic virus pathotype I resistance in a Japanese wheat variety / H. Kojima, Z. Nishio, F. Kobayashi, M. Saito, T. Sasaya, C. Kiribuchi-Otobe, M. Seki, S. Oda, T. Nakamura // Plant Breeding. – 2015. – Vol. 134. – P. 373–378.

642. Kojima T. Genetic linkage map of ISSR and RAPD markers in einkorn wheat in relation to that of RFLP markers / T. Kojima, T. Nagaoka, K. Noda, Y, Ogihara // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 37–45.

643. Komatsuda T. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain leucine zipper I-class homeobox gene / T. Komatsuda, M. Pourkheirandish, C. F. He, *et al.,* // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2007. – Vol. U.S.A.104. – P. 1424–1429.

644. Komatsuda, T. Genetic mapping of a quantitative trait locus (QTL) that enhances shoot differentiation rate in Hordeum vulgare L / T. Komatsuda, T. Annaka, S. Oka // Theor Appl Genet. – 1993. – Vol. 86. – P. 713–720.

645. Komeda, Y. Genetic regulation of time to flower in *Arabidopsis thaliana* / Y. Komeda // Annual Review of Plant Biology. – 2004. – Vol. 55. – P. 521–535.

646. Komori T. Map-based cloning of a fertility restorer gene, Rf-1, in rice (*Oryza sativa* L) / T. Komori, S. Ohta, N. Murai, *et al.,* // Plant J. – 2004. – Vol. 37. – P. 315–325.

647. Kong L. Molecular mapping determines that Hessian fly resistance gene H9 is located on chromosome 1A of wheat / L. Kong, H. W. Ohm, S. E. Cambron, C. E. Williams // Plant Breed. – 2005. – Vol. 124. – P. 525–531.

648. König J. Genetic mapping of a leaf rust resistance gene in the former Yugoslavian barley landrace MBR1012 / J. König, D. Kopahnke, B. J. Steffenson, *et al.,* // Mol Breeding. – 2012. – Vol. 30. – P. 1253–1264.

649. Kopka J. GMD@CSB DB: the golm metabolome database / J. Kopka, N. Schauer, S. Krueger, *et al.,* // Bioinformatics. – 2005. – Vol. 21. – P. 1635–16358.

650. Korff M. AB-QTL analysis in spring barley: III. Identification of exotic alleles for the improvement of malting quality in spring barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum* / M. Von Korff, H. Wang, J. Leon, K. Pillen // Mol Breed. – 2008. – Vol. 21. – P. 81–93.

651. Korol A. B. Recombination variability and evolution- algorithms of estimation and population genetics model / A. B. Korol, I. A. Preygel, S. I. Preygel. – London, UK: Chapman and Hall, 1994. – 372 p.

652. Kosambi D. D. The estimation of map distances from recombination values / D. D. Kosambi // Ann Eugen. – 1944. – Vol. 12. – P. 172–175.

653. Kou, Y. J. Broad spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance / Y. J. Kou, S. P. Wang // Curr. Opin. Plant Biol. – 2010. – Vol. 13. – P. 181–185.

654. Kover P. X. The genetic architecture of disease resistance in plants and the maintenance of recombination by parasites: Invited review / P. X. Kover, A. L. Caicedo // Mol. Ecol. – 2001. – Vol. 10. – P. 1–16.

655. Kraakman A. T. W. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars / A. T. W. Kraakman, R. E. Niks, P. M. M. M. Berg, P, *et al.,* // Genetics. – 2004. – Vol. 168. – P. 435–446.

656. Kranz A. R. Populationsgenetische Untersuchungen am iranischen Primitivroggen. Ein Beitrag zur Systematik, Evolution und Züchtung des Roggens / A. R. Kranz // Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. – 1957. – Vol. 38. – P. 101–146.

657. Krattinger S.G. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat / S. G. Krattinger, E. S. Lagudah, W. Spielmeyer, *et al.*// Science. – 2009. – Vol. 323. – P. 1360–1363.

658. Kretschmer J.M. RFLP mapping of the Ha2 cereal cyst nematode resistance gene in barley / J.M. Kretschmer, K.J. Chalmers, S. Manning, A. Karakousis, *et al.,* // Theor. Appl. Genet. – 1997. – Vol. 94. – P. 1060–1064.

659. Kruglyak L. The International SNP Map Working Group / L. Kruglyak, D.A Nickerson // Nature. – 2001. – Vol. 409. – P. 928–933.

660. Krzywinski M. Circos: an information aesthetic for comparative genomics / M. Krzywinski, J. Schein, I. Birol, *et al.*// Genome Res. – 2009. – Vol. 19. – P. 1639–1645.

661. Kuchel H. Genetic and economic analysis of a targeted marker-assisted wheat breeding strategy / H. Kuchel, G. Ye, R. Fox, S. Jefferies // Mol. Breeding. – 2005. – Vol. 16. – P. 67–78.

662. Kuchel H. Identification of genetic loci associated with ear-emergence in bread wheat / H. Kuchel, G. Hollamby, P. Langridge, *et al.,* // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 113. – P. 1103–1112.

663. Kuchel H. Jefferies SP: Genetic dissection of grain yield in bread wheat / H. Kuchel, K. J. Williams, P. Langridge, H. A. Eagles // I. QTL analysis. Theor Appl Genet. – 2007. – Vol. 115, N 8. – P. 1029–1041.

664. Kuckuck H. Report to the government of Iran: The distribution and variation of cereals in Iran (including their related wild species) / H. Kuckuck // FAO report. – 1956. – №517.

665. Kühne T. Soil-borne viruses affecting cereals: Known for long but still a threat / T. Kühne // Virus Res. – 2009. – Vol. 141. – P. 174–183.

666. Kulwal P. Association mapping for pre-harvest sprouting resistance in white winter wheat / P. Kulwal G. Ishikawa, D. Benscher, Z. Feng, L. -. Yu, A. Jadhav, S. Mehetre, M. E. Sorrells // Theor Appl Genet. – 2012. – Vol. 125. – P. 793–805.

667. Kulwal P. L. Mapping of a major QTL for pre-harvest sprouting tolerance on chromosome 3A in bread wheat / P. L. Kulwal, N. Kumar, A. Gaur, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 1052–1059.

668. Kumar A. Plant retrotransposons / A. Kumar, J. L. Bennetzen // Annu Rev Genetics. – 1999. – Vol. 33. – P. 479–532.

669. Kumar N. QTL mapping for yield and yield contribution traits in two mapping populations of bread wheat / N. Kumar, P. L. Kulwal, H. S. Balyan, P. K. Gupta // Mol. Breed. – 2007. – Vol. 19. – P. 163–177.

670. Künzel G. Cytologically integrated physical restriction fragment length polymorphism maps for the barley genome based on translocation breakpoints / G. Künzel, L. Korzun, A. Meister // Genetics. – 2000. – Vol. 154. – P. 397–412.

671. Kusterer B. Heterosis for biomass-related traits in *Arabidopsis* investigated by quantitative trait loci analysis of the triple testcross design with recombinant inbred lines / B. Kusterer, H. -. Piepho, H. F. Utz, *et al.*// Genetics. – 2007. – Vol. 177. – P. 1839–1850.

672. Lafiandra D. One and two-dimensional (2-pH) polyacrylamide gel electrophoresis in a single gel: separation of wheat proteins / D. Lafiandra, D. D. Kasarda // Cereal Chem. – 1985. – Vol. 62. – P. 314–319.

673. Lai C. Naturally occuring variation in bristle number and DNA polymorphisms at the scabrous locus of *Drosophila melanogaster* / Lai C., Lyman R.F., Long A.D, *et al.*, // Science. – 1994. – Vol. 226. – P. 1697–1702.

674. Laidò G. QTL alleles from a winter feed type can improve malting quality in barley / G. Laidò, D. Barabaschi, A. Tondelli, *et al.*, // Plant Breed. – 2009. – Vol. 128. – P. 598–605.

675. Lande R. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits / R. Lande, R. Thompson // Genetics. – 1990. – Vol. 124. – P. 743–756.

676. Lander E. S. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations / E. S. Lander, P. Green, J. Abrahamson, *et al.*, // Genomics. – 1987. – Vol. 1. – P. 174–181.

677. Langridge P. A consensus linkage map of barley / P. Langridge, A. Karakousis, N. Collins, J. Kretschmer, S. Manning – Mol Breed, 1995. – Vol. 1. – P. 389-395.

678. Langridge P. Self-incompatibility in the grasses / P. Langridge, U. Baumann // Self-Incompatibility in Flowering Plants - Evolution, Diversity, and Mechanisms / ed. V. E. Franklin-Tong. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. – P. 275–287.

679. Langridge P. Trends in genetic and genome analysis in wheat: a review / P. Langridge, E. S. Lagudah, T. A. Holton, *et al.*, // Aust. J. Agric Res. – 2001. – Vol. 52. – P. 2001 1043–1077.

680. Langridge, P. The principle: identification and application of molecular markers / P. Langridge, K. Chalmers // Molecular marker systems. – 2005. – Vol. 55. – P. 3–22.

681. Laperche A. QTL detection for nitrogen use efficiency in winter wheat / A. Laperche, E. Heumez, P. Pluchard, *et al.*, // Proc. 10th Intern Wheat Genet Symp 2003. – Paestum, Italy, 2003. – Vol. 3. – P. 980–982.

682. Larsson B. Morphological analysis of laxatum barley mutants / B. Larsson // Hereditas. – 1985. – Vol. 103. – P. 239–253.

683. Laurie D. A. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross / D. A. Laurie, N. Pratchett, J. H. Bezant, J. W. Snape // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 575–585.

684. Laurie D.A. Genetic analysis of photoperiod response gene on the short arm of chromosome 2(2H) of *Hordeum vulgare* (barley) / D.A. Laurie, N. Pratchett, J.H. Bezant, J.W. Snape // Heredity. – 1994. – Vol. 72. – P. 619–627.

685. Laurie D.A. The distribution of RFLP markers on chromosome 2(2H) of barley in relation to the physical and genetical location of 5S rDNA / D.A. Laurie, N. Pratchett, K.M. Devos, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1993. – Vol. 87. – P. 177–183.

686. Lauter N. microRNA172 down-regulates glossy15 to promote vegetative phase change in maize / N. Lauter, A. Kampani, S. Carlson, *et al.*// Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – Paestum, Italy, 2005. – Vol. 102. – P. 9412–9417.

687. Law C. N. The genetical relation between height and yield in wheat / C. N. Law, J. W. Snape, A. J. Worland // Heredity. – 1978. – Vol. 40. – P. 133–151.

688. Law C. N. The inheritance of resistance to eyespot (*Cercosporella herpotrichoides*) in wheat / C. N. Law, P. R. Scott, A. J. Worland, T. W. Hollins // Genet Res. – 1976. – Vol. 25. – P. 73–79.

689. Law C. N. The location of genetic factors controlling a number of quantitative characters in wheat / C. N. Law // Genetics. – 1966. – Vol. 56. – P. 445–461.

690. Law J.P. DNA profiling and plant variety registration. 3: The statistical assessment of distinctness in wheat using amplified fragment length polymorphisms / J.P. Law, P. Donini, R. M. D. Koebner, J. C. Reeves, R. J. Cooke // Euphytica. – 1998. – Vol. 102. – P. 335–342.

691. Lawrence G. J. Mapping the nucleolus organizer region, seed protein loci and isozyme loci on chromosome 1R in rye / G. J. Lawrence, R. Appels // Theor. Appl. Genet. – 1986. – Vol. 71. – P. 742–749.

692. Lawrence MJ. Self-incompatibility in rye grass. VIII. The mode of action in the pollen of autotetraploids of Lolium perenne L / Fearon CH, Hayward MD, Lawrence MJ. // Heredity. - 1984b. - №53. - P.415–422.

693. Lazo G.R. Development of an Expressed Sequence Tag (EST) Resource for Wheat (*Triticum aestivum* L.): EST Generation, Unigene Analysis, Probe Selection and Bioinformatics for a 16,000-Locus Bin-Delineated Map / G. R. Lazo, S. Chao, D. D. Hummel, *et al.,* // Genetics. – 2004. – Vol. 168, N 2. – P. 585–593.

694. Le Gouis J. Genome-wide association analysis to identify chromosomal regions determining components of earliness in wheat / J. Le Gouis, J. Bordes, C. Ravel, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2012. – Vol. 124. – P. 597–611.

695. Le Rouzic A. Estimation of genetic effects and genotype-phenotype maps / A. Le Rouzic, J. M. Alvarez-Castro // Evol. Bioinform. Online. – 2008. – Vol. 4. – P. 225–235.

696. Lea P. J. The action of the 2-amino-4-(methylphosphinyl)-butanoic acid (phosphinothricin) and its 2-oxo-derivative on the metabolism of cyanobacteria and higher plants / P. J. Lea, K. W. Joy, J. L. Ramos, M. G. Guerrero // Phytochemistry. – 1984. – Vol. 23. – P. 1–6.

697. Lee T. -H. SNPhylo: a pipeline to construct a phylogenetic tree from huge SNP data / T. -H. Lee, H. Guo, X. Wang, C. Kim, A. H. Paterson // BMC Genomics. – 2014. – Vol. 15. – P. 1–6.

698. Lehmensiek A. QTL for black-point resistance in wheat and the identification of potential markers for use in breeding programmes / A. Lehmensiek, A. W. Campbell, P. M. Williamson, M. Michalowitz, *et al.*// Plant Breed. – 2004. – Vol. 123. – P. 410–416–.

699. Leonard J.M. Identification of a candidate gene for the wheat endopeptidase Ep-D1 locus and two other STS markers linked to the eyespot resistance gene Pch1 / J. M. Leonard, C. J. W. Watson, A. H. Carter, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2008. – Vol. 116. – P. 261–270.

700. Leonova I. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii* / I. Leonova, A. Börner, E. Budashkina, *et al.,* // Plant Breed. – 2004. – Vol. 123. – P. 93–95.

701. Leonova I. Mapping of the Vrn-B1 gene in *Triticum aestivum* using microsatellite markers / I. Leonova, E. Pestsova, E. Salina, *et al.*// Plant Breed. – 2003. – Vol. 122. – P. 209–212.

702. Letta T. Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping / T. Letta, M. Maccaferri, A. Badebo, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 1237–1256.

703. Leuenberger C. Bayesian computation and model selection without likelihoods / C. Leuenberger, D. Wegmann // Genetics. – 2010. – Vol. 184. – P. 243–252.

704. Lewis S. The chromosome region including earliness per se locus Eps-Am1 affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat / S. Lewis, M. E. Faricelli, M. Valárik, *et al.*, // Journal Exp Bot. – 2008. – Vol. 59. – P. 3595–3607.

705. Lex J. Genome-wide association studies of agronomic and quality traits in a set of German winter barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars using Diversity Arrays Technology (DArT) / J. Lex, J. Ahlemeyer, W. Friedt, F. Ordon // J Appl Genet. – 2014. – Vol. 55 – P. 295–305.

706. Li H. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels / H. Li, Z. Peng, X. Yang, *et al.*, // Nat Genet. – 2013. – Vol. 45. – P. 43–50.

707. Li H. Improving SNP discovery by base alignment quality / H. Li // Bioinformatics. – 2011. – Vol. 27. – P. 1157–1158.

708. Li H. J. Resistance to eyespot of wheat, caused by *Tapesia yallundae* derived from *Thinopyrum intermedium* homoelogous group 4 chromosome / H. J. Li, M. Arterburn, S. S. Jones, T. D. Murray // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 932–940.

709. Li H. The Sequence Alignment/Map format and SAMtools / H. Li, B. Handsaker, A. Wysoker, T., *et al.*// Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25. – P. 2078–2079.

710. Li H.J. A new source of resistance to *Tapesia yallundae* associated with a homoeologous group 4 chromosome in *Thinopyrum ponticum* / H. J. Li, M. Arterburn, S. S. Jones, T. D. Murray // Phytopathol. – 2004. – Vol. 94. – P. 932–937.

711. Li J.Z. Analysis of QTL for yield, yield components, and malting quality in a BC3-DH population of spring barley / J. Z. Li, X. Q. Huang, F. Heinrichs, M. W. Ganal, M. S. Röder // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 356–363.

712. Li S. A intervarietal genetic map and QTL anaysis for yield traits in wheat / S. Li, J. Jia, X. Wei, X. Zhang, L. Li // Mol. Breed. – 2007. – Vol. 20. – P. 167–168.

713. Li S. Short panicle1 encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size / S. Li, Q. Qian, Z. Fu, *et al.*, // Plant J. – 2009. – Vol. 58. – P. 592–605.

714. Li X. Cloning a putative self-incompatibility gene from the pollen of the grass *Phalaris coerulescens* / X. Li, J. Nield, D. Hayman, P. Langridge // The Plant Cell. – 1994. – Vol. 6. – P. 1923–1932.

715. Li X. R. Patterns of nucleotide diversity in wild and cultivated rice /, L. B. Tan, Z. F. Zhu, H. Y. Huang, *et al.*, // Plant Syst. Evol. – 2009. – Vol. 281. – P. 97–106.

716. Li Z. Epistasis for Three Grain Yield Components in Rice (*Oryza sativa* L) / Z. Li, S. R. M. Pinson, W. D. Park, *et al.*// Genetics. – 1997. – Vol. 145. – P. 453–465.

717. Li, H. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform / H. Li, R. Durbin // Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25. – P. 1754–1760.

718. Lillemo M. The adult plant rust resistance loci Lr34/Yr18 and Lr46/Yr29 areimportant determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar / M. Lillemo, B. Asalf, R. P. Singh, *et al.*// Theor. Appl. Genet. – 2008. – Vol. 116. – P. 1155–1166.

719. Lind V. Variation of resistance to *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton in wheat genotypes carrying the gene Pch-1 / V. Lind // Plant Breed. – 1999. – Vol. 118. – P. 281–287–.

720. Ling H. Q. High-resolution mapping of the leaf rust disease resistance gene Lr1 in wheat and characterization of BAC clones from the Lr1 locus / H. Q. Ling, Y. Zhu, B. Keller // Theor. Appl. Genet. – 2002. – Vol. 106. – P. 875–882.

721. Ling H.-Q. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* / H.-Q. Ling, S. Zhao, D. Liu, J. Wang, H. Sun // Nature. – 2013. – Vol. 496. – P. 87–90.

722. Lisec J. Gas chromatography mass spectrometry-based metabolite profiling in plants / J. Lisec, N. Schauer, J. Kopka, *et al.*, // Nature Protocols. – 2006. – Vol. 1. – P. 387–396–.

723. Liu C. J. Biochemical marker genes in hexaploid wheat, *Triticum aestivum* : PhD thesis, / C. J. Liu. – Chapman and Hall, London, UK, 1991. – 230 p.

724. Liu C. J. Nonhomoeologous translocations between group 4, 5 and 7 chromosomes within wheat and rye /, M. D. Atkinson, C. N. Chinoy, K. M. Devos, M. D. Gale // Theor Appl Genet. – 1992. – Vol. 83. – P. 305–312.

725. Liu H. An evaluation of genotyping by sequencing (GBS) to map the Breviaristatum-e (ari-e) locus in cultivated barley / H. Liu, M. Bayer, A. Druka, H. Russell, *et al.*, // BMC Genomics. – 2014. – Vol. 15, N 104. – P. 1–11.

726. Liu H. Comparative analysis of mitochondrial genomes between a wheat K-type cytoplasmic male sterility (CMS) line and its maintainer line / H. Liu, P. Cui, K. Zhan, *et al.*, // BMC Genomics. – 2011. – Vol. 12. – №1. – P. 1–14.

727. Liu H. Upweighting rare favourable alleles increases long-term genetic gain in genomic selection programs / H. Liu, T. H. Meuwissen, A. C. Sorensen, P. Berg // Genetics Selection Evolution. – 2015. – Vol. 47. – P. 1-14.

728. Liu W. Mapping a resistance gene in wheat cultivar Yangfu 9311 to yellow mosaic virus, using microsatellite markers / W. Liu, H. Nie, S. Wang, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 651–657.

729. Liu X. M. Identification of microsatellite markers linked to Russian wheat aphid resistance genes Dn4 and Dn6 / X. M. Liu, C. M. Smith, B. S. Gill // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 1042–1048.

730. Liu X.M. Genetic characterization and molecular mapping of a Hessian fly-resistance gene transferred from *T. turgidum* ssp. *dicoccum* to common wheat / X. M. Liu, G. L. Brown-Guedira, J. H. Hatchett, J. O. Owuoche, M. -S. Chen // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 1308–1315.

731. Liu X.M. H9, H10, and H11 compose a cluster of Hessian fly-resistance genes in the distal gene-rich region of wheat chromosome 1AS / X. M. Liu, A. K. Fritz, J. C. Reese, G. E. Wilde, B. S. Gill, M. -. Chen // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 1473–1480.

732. Liu X.M. Hessian fly resistance gene H13 is mapped to a distal cluster of resistance genes in chromosome 6DS of wheat / X. M. Liu, B. S. Gill, M.-S. Chen // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 243–249.

733. Liu Y. G. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat. I. Genomic DNA library construction and RFLP analysis in common wheat / Y. G. Liu, N. Mori, K. Tsunewaki // Jpn J Genet. – 1990. – Vol. 65. – P. 367–380.

734. Liu Y. G. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat. II. Linkage maps of the RFLP sites in common wheat / Y. G. Liu, K. Tsunewaki // Jpn. J. Genet. – 1991. – Vol. 66. – P. 617–633.

735. Liu Y. Molecular mapping re-locates the Stb2 gene for resistance to Septoria tritici blotch derived from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS / Y. Liu, L. Zhang, I. A. Thompson, *et al.*// Euphytica. – 2013. – Vol. 190. – P. 145–156.

736. Liu Y.G. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat. II. Linkage maps of the RFLP sites in common wheat / Liu Y.G., Tsunewaki K. // Jpn. J. Genet. – 1991. – Vol. 66. – P. 617–633.

737. Liu, X.M. Microsatellite markers linked to six Russian wheat aphid resistance genes in wheat / X. M. Liu, C. M. Smith, B. S. Gill, V. Tolmay // Theor Appl Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 504–510.

738. Loarce Y. A molecular linkage map of rye / Y. Loarce, G. Hueros, E. Ferrer // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 93. – P. 1112–1118.

739. Locatelli A. Genome-wide association mapping of agronomic traits in relevant barley germplasm in Uruguay / A. Locatelli, A. Cuesta-Marcos, L. Gutiérrez, P. M. Hayes, K. P. Smith, A. J. Castro // Mol Breed. – 2013. – Vol. 31. – P. 631–654.

740. Lohwasser U. QTL mapping of the domestication traits pre-harvest sprouting and dormancy in wheat (*Triticum aestivum* L.) / U. Lohwasser, M. S. Röder, A. Börner // Euphytica. – 2005. – Vol. 143. – P. 247–249.

741. Long N.V. Association mapping of salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) / N. V. Long, O. Dolstra, M. Malosetti, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 2335–2351.

742. Longin C.F.H. Hybrid breeding in autogamous cereals / C. F. H. Longin, J. Mühleisen, H. P. Maurer, *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – Vol. 125. – P. 1087–1096.

743. Lorenzana R. Accuracy of genotypic value predictions for marker-based selection in biparental plant populations / R. Lorenzana, R. Bernardo // Theoretical and Applied Genetics. – 2009. – Vol. 120. – P. 151–161.

744. Lotti C. Integration of AFLP markers into an RFLP-based map of durum wheat / C. Lotti, S. Salvi, A. Pasqualone, *et al.*, // Plant Breed. – 2000. – Vol. 119. – P. 393–401.

745. Lu C-A. Three novel MYB proteins with one DNA binding repeat mediate sugar and hormone regulation of α-amylase gene expression / C- A. Lu, T-hD. Ho, S-L. Ho, S-M. Yu // Plant Cell. – 2002. – T. 14. – C. 1963–1980.

746. Luckaszewski P. Physical distribution of recombination in B-genome chromosomes of tetraploid wheat / P. Luckaszewski, C. A. Curtis // Theor Appl Genet. – 1993. – Vol. 85. – P. 121–127.

747. Lundqvist A. Self-incompatibility in *Dactylis glomerata* L. / A. Lundqvist // Hereditas. – 1969. – Vol. 61. – P. 353–360.

748. Lundqvist A. Self-Incompatibility in Rye. I. Genetic Control in the Diploid / A. Lundqvist // Hereditas. – 1956. – Vol. 42. – P. 293–348.

749. Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the autotetraploid / A. Lundqvist // Heriditas. – 1957. – Vol. 43. – P. 467–511.

750. Lundqvist A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. Hypothesis of a duplicative origin / A. Lundqvist // Heriditas. – 1962. – Vol. 48. – P. 153–168.

751. Luo M. C. Molecular mapping of an aluminum tolerance locus on chromosome 4D of Chinese Spring wheat / M. C. Luo, J. Dvorak // Euphytica. – 1996. – Vol. 91. – P. 31–35.

752. Lusser M. Deployment of new biotechnologies in plant breeding / M. Lusser, C. Parisi, D. Plan, E. Rodríguez-Cerezo // Nature Biotechnology. – 2012. – Vol. 30. – P. 231–239.

753. Lynch M. Genetics and analysis of quantitative traits / M. Lynch, B. Walsh // Sunderland, MA: Sinauer Assoc, 1997. – Vol. 1. – P. 535-557.

754. Lyons R. Identification and characterization of a novel efficient resistance response to the Furoviruses SBWMV and SBCMV in barley / R. Lyons, K. E. Hammond-Kosack, K. Kanyuka // Mol Plant-Microbe Interact. – 2008. – Vol. 21. – P. 1193–1204.

755. Ma H.X. Molecular mapping of a quantitative trait locus for aluminum tolerance in wheat cultivar Atlas 66 / H.X. Ma, G.H. Bai, B.F. Carver, L.L. Zhou // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 112. – P. 51–57.

756. Ma R. Phylogenetic relationships among genotypes of worldwide collection of spring and winter ryes (*Secale cereale* L.) determined by RAPD-PCR markers / R. Ma, T. Yli-Mattila, S. Pulli // Hereditas. – 2004. – Vol. 140. – P. 210–221.

757. Ma X.F. Molecular linkage mapping in rye (Secale cereale L.). / X. F. Ma, M. K. Wanous, K. Houchins, *et al.,* // Theor App Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 517–523.

758. Ma Z. Q. Genetic analysis of fertility restoration in wheat using restriction fragment length polymorphisms / Z. Q. Ma, M. E. Sorrells // Crop Science. – 1995. – Vol. 35. – P. 1137–1143.

759. Ma Z. Q. Inheritance and chromosomal locations of male fertility restoring gene transferred from *Aegilops umbellulata* Zhuk. to *Triticum aestivum* L. / Z. Q. Ma, Y. H. Zhao, M. E. Sorrells // Mol Gen Genet. – 1995. – Vol. 247. – P. 351–357.

760. Ma Z.Q. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene Pm4a in wheat / Z. Q. Ma, J.-B. Wei, S.-H. Cheng // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 140–145.

761. Ma Z.Q. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes Pm1, Pm2, Pm3 and Pm4 in wheat / Z. Q. Ma, M. E. Sorrells, S. D. Tanksley // Genome. – 1994. – Vol. 37. – P. 871–875.

762. Ma Z.Q. RFLP markers linked to two Hessian fly-resistance genes in wheat (Triticum aestivum L.) from *Triticum tauschii* (Coss.) Schmal / Z.Q. Ma, B.S. Gill, M.E. Sorrells, S.D. Tanksley // Theoretical and Applied Genetics. – 1993. – Vol. 85. – P. 750–754.

763. Maan S.S. Chromosomal arm location and gene centromere distance of a dominant gene for male sterility in wheat / S. S. Maan, K. M. Carlson, N. D. Williams, T. Yang // Crop Science. – 1987. – Vol. 27. – P. 494–500.

764. Maccaferri M. Association mapping of leaf rust response in durum wheat / M. Maccaferri, M. C. Sanguineti, P. Mantovani, *et al.,* // Mol Breed. – 2010. – Vol. 26. – P. 189–228.

765. Maccaferri M. Genetic analysis of Soil borne cereal mosaic virus response in durum wheat: evidence for the role of the major quantitative trait locus QSbm.ubo-2BS and of minor quantitative trait loci / M. Maccaferri, R. Francia, C. Ratti, *et al.,* // Mol Breed. – 2011. – Vol. 29. – P. 973–988.

766. Maccaferri M. Resistance to Soil-borne cereal mosaic virus in durum wheat is controlled by a major QTL on chromosome arm 2BS and minor loci / M. Maccaferri, C. Ratti, C. Rubies-Autonell, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2011. – Vol. 123. – P. 527–544.

767. Madej L.J. Worldwide trends in rye growing and breeding / L. J. Madej // Vortr Pflanzenzüchtg. – 1996. – Vol. 35. – P. 1–6.

768. Mago R. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes Sr24 and Sr26 in diverse wheat germplasm / R. Mago, H. S. Bariana, I. S. Dundas, W. Spielmeyer, G. J. Lawrence, A. J. Pryor, J. G. Ellis // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 496–504.

769. Mago R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes Sr31, Lr26 and Yr9 on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago, H. Miah, G. J. Lawrence, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 112. – P. 41–50.

770. Mago R. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines / R. Mago, W. Spielmeyer, G. Lawrence, *et al.*, A. Pryor // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 1317 – 1324.

771. Mahone G. S. Detection of donor effects in a rye introgression population with genome-wide prediction / G. S. Mahone, M. Frisch, E. Bauer, *et al.*, // Plant Breeding. – 2015. – Vol. 134. – P. 406–415.

772. Maia N. Obtention de blés tendres résistants au piétin-verse par croisements interspécifiques blés x *Aegilops* / N. Maia // C R Acad Agric France. – 1967. – Vol. 53. – P. 149–154.

773. Malosetti M. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.) / M. Malosetti, J. Ribaut, M. Vargas, *et al.*, // Euphytica. – 2008. – Vol. 161, N 1-2. – P. 241–257.

774. Malysheva-Otto L.V. Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.) / L. V. Malysheva-Otto, M. W. Ganal, M. S. Röder // BMC Genetics. – 2006. – Vol. 7. – P. 6.

775. Mano Y. Mapping genes for callus growth and shoot regeneration in barley (*Hordeum vulgare* L.) / Y. Mano, H. Takahashi, K. Sato, K. Takeda // Breed Sci. – 1996. – Vol. 46. – P. 137–142.

776. Mano Y. Mapping quantitative trait loci for salt tolerance at germination and the seedling stage in barley (*Hordeum vulgare* L.) / Y. Mano, K. Takeda // Euphytica. – 1997. – Vol. 94. – P. 263–272.

777. Manzanero S. Neocentric activity of rye 5RL chromosome in wheat / S. Manzanero, M. J. Puertas, G. Jiménez, J. M. Vega // Chromosome Research. – 2000. – Vol. 8. – P. 543–554.

778. Mardi M. QTL analysis of resistance to Fusarium head blight in wheat using a 'Wangshuibai'-derived population / M. Mardi, H. Buerstmayr, B. Chareyazie, M. Lemmens, *et al.*, // Plant Breed. – 2005. – Vol. 124. – P. 329–333.

779. Mares D. Markers Linked to a Grain Dormancy QTL in wheat / D. Mares, B. Cavallaro, E. Storlie, M. Sutherland // 4th Intern Crop Sci Congress New directions for a diverse planet: Proc. 4th Intern Crop Sci Congress New directions for a diverse planet. – Brisbane, Australia, 2004. – Vol. 26.

780. Mares D.J. Mapping quantitative trait loci associated with variation in grain dormancy in Australian wheat / D. J. Mares, K. Mrva // Austr J Agric Res. – 2001. – Vol. 52, N 12. – P. 1257–1265.

781. Mariani C.V. A chimaeric ribonuclease-inhibitor gene restores fertility to male sterile plants / C. V. Mariani, M. Gossele, M. De Beuckeleer, *et al.*, // Nature. – 1992. – Vol. 357. – P. 384–387.

782. Marić S. Genetic diversity of hexaploid wheat cultivars estimated by RAPD markers, morphological traits and coefficients of parentage / S. Marić, S. Bolarić, J. Martinčić, *et al.,* // Plant Breed. – 2004. – Vol. 123. – P. 366–369.

783. Marino C.L. RFLP-based linkage maps of the homeologous group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. *Thell*.) / C.L. Marino, J. C. Nelson, Y. H. Lu, *et al.,* // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 359–366.

784. Marker assisted wheat breeding in the southern region of Australia / M. Pallotta, P. Warner, R. Fox, H. Kuchel, S. Jefferies, P. Langridge // Proc tenth int wheat genet symp: 2003. – Paestum, Italy, 2003. – P. 1–6.

785. Marquez-Cedillo L.A. The North American Barley Genome Mapping Project. QTL analysis of malting quality in the Harrington x Morex cross / L.A. Marquez-Cedillo, P.M. Hayes, B.L. Jones, A. Kleihofs, *et al.,* // Barley Genetics. – 2000. – Vol. VIII Vol. 2. – P. 255–257.

786. Martín A.C. Male fertility restoration of wheat in Hordeum chilense cytoplasm is associated with 6HchS chromosome addition / A. C. Martín, S. Atienza, M. Ramírez, *et al.,* // Australian Journal of Agricultural Research. – 2008. – Vol. 59. – P. 206–213.

787. Martin G.B. Rapid identification of markers linked to Pseudomonas resistance gene in tomato by using random primers and near-isogenic lines / G. B. Martin, J. G. K. Williams, S. D. Tanksley // Proc Natl Acad Sci USA. – 1991. – Vol. 88. – P. 2336–2340.

788. Mascher M. Anchoring and ordering NGS contig assemblies by population sequencing (POPSEQ) / M. Mascher, G. J. Muehlbauer, D. S. Rokhsar, *et al.*// Plant J. – 2013. – Vol. 76. – P. 718–727.

789. Mascher M. Barley whole exome capture: a tool for genomic research in the genus Hordeum and beyond / M. Mascher, T. A. Richmond, D. J. Gerhardt, *et al.,* // Plant J. – 2013. – Vol. 76. – P. 494–505.

790. Mascher M. Mapping-by-sequencing accelerates forward genetics in barley / M. Mascher, M. Jost, *et al.,* // Genome Biol. – 2014. – Vol. 15. – P. 78.

791. Masojć P. Extending a RFLP-based genetic map of rye using random amplified polymorphic DNA (RAPD) and isozyme markers / P. Masojć, B. Myśków, P. Milczarski // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 1273–1279.

792. Masojc P. Relationship between QTL for preharvest sprouting and alpha-amylase activity in rye grain / P. Masojc, P. Milczarski // Mol Breed. – 2009. – Vol. 23. – P. 75 – 84.

793. Mason-Gamer R. J. Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility / R. J. Mason-Gamer, C. F. Weil, E. A. Kellogg // Mol Biol Evol. – 1998. – Vol. 15. – P. 1658–1673.

794. Massman J.M. Genome-wide predictions from maize single-cross data / J. M. Massman, A. Gordillo, R. E. Lorenzana, R. Bernardo // Theoretical and Applied Genetics. – 2013. – Vol. 126. – P. 13–22.

795. Mather D.E. Regions of the genome that affect grain and malt quality in a North American two-row barley cross / D. E. Mather, N. A. Tinker, D. E. LaBerge, *et al.*, // Crop Sci. – 1997. – Vol. 37. – P. 544–554.

796. Mathews D.J. Sequence variation within the Fragile X locus / D. J. Mathews, C. Kashuk, G. Brightwell, *et al.*// Genome Res. – 2001. – Vol. 11. – P. 1382–1391.

797. Matos M. Phylogenetic relationships among Portuguese rye based on isozyme, RAPD and ISSR markers / M. Matos, O. Pinto-Carnide, C. Benito // Hereditas. – 2001. – Vol. 134. – P. 229–236.

798. Matsui K. Molecular mapping of a fertility restoration locus (*Rfm1*) for cytoplasmic male sterility in barley (*Hordeum vulgare* L.) / K. Matsui, Y. Mano, S. Taketa, *et al.*, // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 477–482.

799. Matsumoto T. Comprehensive sequence analysis of 24,783 barley full-length cDNAs derived from 12 clone libraries / T. Matsumoto, T. Tanaka, H. Sakai, *et al.*, // Plant Physiol. – 2011. – Vol. 156. – P. 20–28.

800. Matthies I. E. Population structure revealed by different marker types (SSR or DArT) has an impact on the results of genome-wide association mapping in European barley cultivars / I. E. Matthies, T. Hintum, S. Weise, M. S. Röder // Mol Breed. – 2012. – Vol. 30. – P. 951–966.

801. Matthies I.E. Genome-Wide Association Mapping for Kernel and Malting Quality Traits Using Historical European Barley Records / I. E. Matthies, M. Malosetti, M. S. Röder, F. Eeuwijk // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9. – P. e110046.

802. Matthies I.E. Sequence variation in the barley genes encoding sucrose synthase I and sucrose phosphate synthase II, and its association with variation in grain traits and malting quality / I. E. Matthies, S. Sharma, S. Weise, M. S. Röder // Euphytica. – 2012. – Vol. 184. – P. 73–83.

803. Maurer H.P. Population genetic simulation and data analysis with Plabsoft / H. P. Maurer, A. E. Melchinger, M. Frisch // Euphytica. – 2008. – Vol. 161. – P. 133–139.

804. Mayer K. F. X. Unlocking the barley genome by chromosomal and comparative genomics / K. F. X. Mayer, M. Martis, P. E. Hedley, *et al.*, // Plant Cell. – 2011. – Vol. 23. – P. 1249–1263.

805. Mayer K.F. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome. / Mayer K.F., Waugh R., Brown J.W., et al., // Nature .-2012 .-№491.-711-716

806. Mayer K.F. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome / K. F. Mayer, R. Waugh, J. W. Brown, *et al.*, // Nature. – 2012. – Vol. 491. – P. 711–716.

807. Mayer K.F.X. A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome / K. F. X. Mayer, J. Rogers, J. Dolezel, *et al.*, // Science. – 2014. – Vol. 345. – P. 1251788.

808. McCartney C.A. Chromosomal location of a race-specific resistance gene *to Mycosphaerella graminicola* in the spring wheat ST6 / C.A. McCartney, A.L. Brûlé-Babel, L. Lamari, D.J. Somers // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 107. – P. 1181–1186.

809. McCouch S. Agriculture: Feeding the future / S. McCouch, G. J. Baute, J. Bradeen, *et al.,* // Nature. – 2013. – Vol. 499. – P. 23–24.

810. McCouch S.R. Molecular mapping of rice chromosomes / S.R. McCouch, G. Kochet, Z.N. Yu, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1988. – Vol. 76. – P. 815–829.

811. McGuire P. E. Progress in genome mapping of wheat and related species / P. E. McGuire, C. O. Qualset // 5th and 6th public workshops of the International Triticeae Mapping Initiative: Joint Proceedings 5th and 6th public workshops of the International Triticeae Mapping Initiative. Genetic Resources conservation Program, Division of Agriculture and Natural Resources. – California, USA: University of California, 1997. – №15.

812. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat / R. A. McIntosh, G. E. Hart, K. M. Devos, *et al.,* // Proc 9th Int Wheat Genet Symp / ed. A. E. Slinkard. – Saskatoon: University Extension Press, University of Saskatchewan, 1998. – Vol. 5. – P. 1–236.

813. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat / R. A. McIntosh, Y. Yamazaki, K. M. Devos, J. Dubkovsky, W. J. Rogers, R. Appels // 10th International Wheat Genetics Symposium: Proceedings 10th International Wheat Genetics Symposium. – Paestum, Italy, 2003. – Vol. 4. – P. 1–250.

814. McIntosh R. Catalogue of Gene Symbols for Wheat / R. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, W. Rogers, C. Morris, R. Appels, X. Xia // 12th International Wheat Genetic Symposium. – Yokohama, Japan, 2013. – P. 8–13.

815. McMillin D. E. Association of an isozyme locus and strawbreaker foot rot resistance derived from Aegilops ventricosa in wheat / D. E. McMillin, R. E. Allan, D. E. Roberts // Theor Appl Genet. – 1986. – Vol. 72. – P. 743–747.

816. McMullen M.D. Genetic properties of the maize nested association mapping population / M. D. McMullen, S. Kresovich, H. S. Villeda, P. Bradbury, H. Li // Science. – 2009. – Vol. 325. – P. 737–740.

817. McRae D.H. Advances in chemical hybridisation / D. H. McRae // Plant Breeding Reviews. – 1985. – Vol. 3. – P. 169–191.

818. Meguro A. WAG, a wheat AGAMOUS homolog, is associated with development of pistil-like stamens in alloplasmic wheats / A. Meguro, S. Takumi, Y. Ogihara, K. Murai // Sexual Plant Reproduction. – 2003. – Vol. 15. – P. 221–230.

819. Mei M. pms3 is the locus causing the original photoperiod-sensitive male sterility mutation of 'Nongken 58S' / M. Mei, L. Chen, Z. Zhang, *et al.,* // Science in China Series C: Life Sciences. – 1999. – Vol. 42. – P. 316–322.

820. Melchinger A. E. Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops / A. E. Melchinger, R. K. Gumber // Concepts and breeding of heterosis in crop plants / ed. L. KR, S. JE. – Madison, WI : CSSA, 1998. – P. 29–44.

821. Melchinger A.E. Genetic basis of heterosis for growth-related traits in Arabidopsis investigated by testcross progenies of near-isogenic lines reveals a significant role of epistasis / A. E. Melchinger, H.-P. Piepho, F. H. Utz, *et al.,* // Genetics. – 2007. – Vol. 177. – P. 1827–1837.

822. Melchinger A.E. Genetic expectations of quantitative trait loci main and interaction effects obtained with the triple testcross design and their relevance for the analysis of heterosis / A. E. Melchinger, H. F. Utz, C. C. Schön // Genetics. – 2008. – Vol. 177. – P. 1827–1837.

823. Melchinger A.E. Quantitative trait loci (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects / A. E. Melchinger, H. F. Utz, C. C. Schön // Genetics. – 1998. – Vol. 149. – P. 383–403.

824. Melchinger A.E. Use of Molecular Markers in Breeding for Oligogenic Disease Resistance / A. E. Melchinger // Plant Breed. – 1990. – Vol. 104. – P. 1–19.

825. Melz G. Beiträge zur Genetik des Roggens (*Secale cereale* L.) / G. Melz // Berlin: Dsc Thesis, 1989. – 173 s.

826. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden / G. Mendel // Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn. – 1866. – B. 4. – S. 3–47.

827. Mergoum M. Breeding hard red spring wheat for *Fusarium* head blight resistance, successes and challenges / M. Mergoum, R. C. Frohberg, R. W. Stack // Wheat production in stressed environments / ed. H. T. Buch. – Springer Netherlands, Netherlands, 2007. – P. 161-167.

828. Messmer M.M. Genetic linkage map of wheat x spelt cross / M. M. Messmer, M. Keller, S. Zanetti, B. Keller // Theor. Appl. Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 1163–1170.

829. Mesterházy Á. European virulence survey for leaf rust in wheat / Á. Mesterházy, P. Bartoš, H. Goyeau, *et al.,* // Agronomie. – 2000. – Vol. 20. – P. 793–804.

830. Meuwissen T.H.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps / T.H.E. Meuwissen, B.J. Hayes, M.E. Goddard // Genetics. – 2001. – Vol. 157. – P. 1819–1829.

831. Meyer R.C. Genetic approaches to improving distilling quality / R. C. Meyer // Barley Genetics. – 2000. – Vol. 8. – P. 107–114.

832. Meyer R.S. Domestication history and geographical adaptation inferred from a SNP map of African rice / R. S. Meyer, J. Y. Choi, M. Sanches, *et al.,* // Nat Genet. – 2016. – Vol. 48. – P. 1083–1088.

833. Michelmore R.W. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating

populations / R. W. Michelmore, I. Paran, R.V. Kesseli // Proc Nat Acad Sci USA. – 1991. – Vol. 88. – P. 9828–9832.

834. Middleton C.P. Comparative analysis of genome composition in Triticeae reveals strong variation in transposable element dynamics and nucleotide diversity / C. P. Middleton, N. Stein, B. Keller, B. Kilian, T. Wicker // Plant J. – 2013. – Vol. 73. – P. 347–356.

835. Miedaner T. Combining ability of non-adapted sources for male-fertility restoration in Pampa CMS of hybrid rye / T. Miedaner, P. Wilde, H. Wortmann // Plant Breed. – 2005. – Vol. 124. – P. 39–43.

836. Miedaner T. Comparison of spray and point inoculation to assess resistance to Fusarium head blight in a multienvironment wheat trial / T. Miedaner, M. Moldovan, M. Ittu // Phytopathology. – 2003. – Vol. 93. – P. 1068–1072.

837. Miedaner T. Deoxynivalenol (DON) content and Fusarium head blight resistance in segregating populations of winter rye and winter wheat / T. Miedaner, B. Schneider, H. H. Geiger // Crop Sci. – 2003. – Vol. 43. – P. 519–526.

838. Miedaner T. Effect of dwarfing Rht genes on Fusarium head blight resistance in two sets of near-isogenic lines of wheat and check cultivars / T. Miedaner, H. -. Voss // Crop Sci. – 2008. – Vol. 48. – P. 2115–2122.

839. Miedaner T. Effectiveness and environmental stability of quantitative powdery mildew (Blumeria graminis) resistance among winter wheat cultivars / T. Miedaner, K. Flath // Plant Breeding. – 2007. – Vol. 126. – P. 553–558.

840. Miedaner T. Effects of genotype and genotype x environment interaction on deoxynivalenol accumulation and resistance to Fusarium head blight in rye, triticale, and wheat / T. Miedaner, C. Reinbrecht, L. U, M. Schollenberger, H. H. Geiger // Plant Breed. – 2001. – Vol. 120. – P. 97–105.

841. Miedaner T. Estimation of deoxynivalenol (DON) content by symptom rating and exoantigen content for resistance selection in wheat and triticale / T. Miedaner, N. Heinrich, B. Schneider, *et al.*, // Euphytica. – 2004. – Vol. 139. – P. 123–132.

842. Miedaner T. Genetic architecture of plant height in winter rye introgression libraries / T. Miedaner, B. U. Müller, H. P. Piepho, K. C. Falke // Plant Breeding. – 2011. – Vol. 130. – P. 209–216.

843. Miedaner T. Mapping of genes for male-fertility restoration in 'Pampa' CMS winter rye (*Secale cereale* L.) / T. Miedaner, C. Glass, F. Dreyer, *et al.*, // Theor. Appl. Genet. – 2000. – Vol. 101. – P. 1226–1233.

844. Miedaner T. Quantitative-genetic basis of aggressiveness of 42 isolates of Fusarium culmorum for winter rye head blight / T. Miedaner, G. Gang, H. H. Geiger // Plant Dis. – 1996. – Vol. 80. – P. 500–504.

845. Miedaner T. Roggen. Vom Unkraut zur Volksnahrung / T. Miedaner // Frankfurt/Main: DLG-Verlag, 1997. – 151 s.

846. Miedaner T. Roggenanbau: Eine erfolgreiche Alternative, AgrarPraxis kompakt / T. Miedaner // DLG-Verlag GmbH, 2013. – 128 s.

847. Mielke H. Studien zum Befall des Weizens mit *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron.) Deighton unter Berücksichtigung der Sorten- und Artenanfälligkeit sowie der Bekämpfung des Erregers / H. Mielke // Mitteil Biol Bundesanst Land- u Forstwirtsch Berlin-Dahlem. – 1995. – B. 314. – S. 197.

848. Miftahudin G. Molecular markers tightly linked to the Aluminum tolerance gene Alt3 in rye (*Secale cereale L.*) / G. Miftahudin, J. P. Gustafson // EUCARPIA Rye Meeting: Proc. EUCARPIA Rye Meeting. – Radzikow, Poland, 2001. – P. 341–343.

849. Miftahudin, Development of PCR-based codominant markers flanking the Alt3 gene in rye / Miftahudin, G.J. Scoles, J.P. Gustafson // Genome. – 2004. – Vol. 47. – P. 231–238.

850. Mihaljevic R. Correlations and QTL correspondence between line per se and testcross performance for agronomic traits in four populations of European maize / R. Mihaljevic, C. - C. Schön, H. F. Utz, A. E. Melchinger // Crop Sci. – 2005. – Vol. 45. – P. 114–122.

851. Mikkonen A. A major cysteine proteinase, EPB, in germinating barley seeds: structure of two intronless genes and regulation of expression / A. Mikkonen, I. Porali, M. Cercos, T. H. Ho // Plant Mol. Biol. – 1996. – Vol. 31. – P. 239–254.

852. Miller N. Effect of wheat spindle streak mosaic virus on yield of winter wheat in New York / N. Miller, G. Bergstrom, M. Sorrells // Phytopathology. – 1992. – Vol. 82. – P. 852–857.

853. Millet E.J. Genome-wide analysis of yield in Europe: allelic effects vary with drought and heat scenarios / E. J. Millet, C. Welcker, W. Kruijer, *et al.*, // Plant Physiol. – 2016. – Vol. 172. – P. 749–764.

854. Mizelle M.B. Development of the pollen grain and tapetum of wheat (*Triticum aestivum*) in untreated plants and plants treated with chemical hybridizing agent RH 0007 / M. B. Mizelle, R. Sethi, M. E. Ashton, W. A. Jensen // Sexual Plant Reproduction. – 1989. – Vol. 2. – P. 231–252.

855. Mohammadi M. A genome-wide association study of malting quality across eight U.S. barley breeding programs / M. Mohammadi, T. Blake, A. Budde, *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128. – P. 705–721.

856. Mohammadi M. Association mapping of grain hardness, polyphenol oxidase, total phenolics, amylose content, and beta-glucan in US barley breeding germplasm / M. Mohammadi, J. B. Endelman, S. Nair, S. M. Chao, *et al.*, // Mol. Breed. – 2014. – Vol. 34. – P. 1229–1243.

857. Mohler V. Allele-specific amplification of polymorphic sites for the detection of powdery mildew resistance loci in cereals / V. Mohler, A. Jahoor // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 93. – P. 1078–1082.

858. Mohler V. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat / V. Mohler, F. J. Zeller, G. Wenzel, S. L. K. Hsam // Euphytica. – 2005. – Vol. 142. – P. 161–167.

859. Mohler V. Genetic and physical mapping of photoperiod insensitive gene Ppd-B1 in common wheat / V. Mohler, R. Lukman, O. S, M. William, *et al.*, // Euphytica. – 2004. – Vol. 138. – P. 33–40.

860. Mohler V. Genotyping Tools in Plant Breeding: From Restriction Fragment Length Polymorphisms to Single Nucleotide Polymorphisms / V. Mohler, G. Schwarz // Molecular Marker Systems in Plant Breeding and Crop Improvement (Biotechnology in Agriculture and Forestry 55) / ed. H. Lörz, G. Wenzel. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2004. – P. 23–38.

861. Möhring J. Comparison of weighting in two-stage analysis of plant breeding trials / J. Möhring, H-P. Piepho // Crop Sci. – 2009. – Vol. 49. – P. 1977–1988.

862. Montooth K. L. Mapping determinants of variation in energy metabolism, respiration and flight in drosophila / K. L. Montooth, J. H. Marden, A. G. Clark // Genetics. – 2003. – Vol. 165. – P. 623–635.

863. Moose S. P. Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement / S. P. Moose, R. H. Mumm // Plant Physiol. – 2008. – Vol. 147. – P. 969–977.

864. Mori M. Mapping QTL for grain dormancy on wheat chromosome 3A and the group 4 chromosomes, and their combined effect / M. Mori, N. Uchino, M. Chono, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 1315–1323.

865. Morrell P. L. Crop genomics: advances and applications / P. L. Morrell, E. S. Buckler, J. Ross-Ibarra // Nat Rev Genet. – 2012. – Vol. 13. – P. 85–96.

866. Moscou M. J. Quantitative and temporal definition of the Mla transcriptional regulon during barley-powdery mildew interactions / M. J. Moscou, N. Lauter, R. A. Caldo, *et al.*, // Mol. Plant Microbe Interact. – 2011. – Vol. 24. – P. 694–705.

867. Mueller H.-M. Fusarium toxins in wheat harvested during six years in an area of Southwest Germany / H.-M. Mueller, J. Reimann, U. Schumacher, K. Schwadorf // Natural Toxins. – 1997. – Vol. 5. – P. 24–30.

868. Mukai Y. Basic studies on hybrid wheat breeding. VIII. A new male sterility-fertility restoration system in common wheat utilizing the cytoplasm of *Aegilops kotschyi* and Ae. variabilis / Y. Mukai, K. Tsunewaki // Theoretical and Applied Genetics. – 1979. – Vol. 54. – P. 153–160.

869. Müller H. Fusarium toxins in wheat harvested during six years in an area of Southwest Germany / H. Müller, J. Reimann, U. Schumacher, K. Schwadorf // Natural Toxins. – 1997. – Vol. 5. – P. 24–30.

870. Muñoz-Amatriaín M. Identification and validation of QTL for green plant percentage in barley (*Hordeum vulgare L.*) anther culture / M. Muñoz-Amatriaín, A. M. Castillo, X. W. Chen, L. Cistué, M. P. Vallés // Mol Breed. – 2008. – Vol. 22. – P. 119–129.

871. Murai K. Pistillody, homeotic transformation of stamens into pistil-like structures, caused by nuclear-cytoplasm interaction in wheat / K. Murai, S. Takumi, H. Koga, Y. Ogihara // The Plant Journal. – 2002. – Vol. 29. – P. 169–181.

872. Murray M. G. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA / M. G. Murray, W. F. Thompson // Nucleic Acid Res. – 1980. – Vol. 8. – P. 4321–4325.

873. Muthukrishnan S. Structural genes for alpha-amylases are located on barley chromosomes 1 and 6 / S. Muthukrishnan, B. S. Gill, M. Swegle, G. R. Chandra // Biol. Chem. – 1984. – Vol. 259. – P. 13637–13639.

874. Myles S. Association mapping: critical considerations shift from genotyping to experimental design / S. Myles, J. Peiffer, P. J. Brown, E. S. Ersoz, Z. Zhang // Plant Cell. – 2009. – Vol. 21. – P. 2194–2202.

875. Nachit M. M. Molecular linkage map for an intraspecific recombinant inbred population of durum wheat (*Triticum turgidum L. var durum*) / M. M. Nachit, I. Elouafi, M. A. Pagnotta, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 177–186.

876. Nagasawa N. SUPERWOMAN1 and DROOPING LEAF genes control floral organ identity in rice / N. Nagasawa, M. Miyoshi, Y. Sano, H. Satoh, H. Hirano, H. Sakai, Y. Nagato // Development. – 2003. – Vol. 130. – P. 705–718.

877. Naik S. Identification of a STS marker linked to the Aegilops speltoides–derived leaf rust resistance gene Lr28 in wheat / S. Naik, K. S. Gil, R. V. S. Prakasa, *et al.*, // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 535–540.

878. Nair S. K. Cleistogamous flowering in barley arises from the suppression of microRNA-guided HvAP2 mRNA cleavage / S. K. Nair, N. Wang, Y. Turuspekov, *et al.*, // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2010. – Vol. 107. – P. 490–495.

879. Nalam V.J. Molecular mapping of tenacious glumes, Tg: a gene involved in the evolution of the free-threshing character of common wheat / V. J. Nalam, C. J. W. Watson, M. I. Vales, O. Riera-Lizarazu // Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp., 2003. – Paestum, Italy, 1-6 Sept., 2003. – Vol. 2. – P. 497–499.

880. Nass H. G. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat / H. G. Nass, B. Reiser // Canadian Journal of Plant Science. – 1975. – Vol. 55, N 3. – P. 673–678.

881. Navara S. Using near-isogenic barley lines to validate deoxynivalenol (DON) QTL previously identified through association analysis / S. Navara, K. P. Smith // Theor Appl Genet. – 2014. – Vol. 127. – P. 633–645.

882. Nei M. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases / M. Nei, W. N. Li // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1979. – Vol. 76. – P. 5269–5273.

883. Nei M. Molecular evolutionary genetics / M. Nei. – New York, NY, USA: Columbia University Press, 1987. – 512 p.

884. Nelson J. C. Chromosomal location of genes for resistance to Karnal bunt in wheat / J. C. Nelson, J. E. Autrique, G. Fuentes-Dávila, M. E. Sorrells // Crop Sci. – 1998. – Vol. 38. – P. 231–236.

885. Nelson J. C. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat / J. C. Nelson, R. P. Singh, J. E. Autrique, M. E. Sorrells // Crop Sci. – 1997. – Vol. 37. – P. 1928–1935.

886. Nelson J. C. Molecular mapping of wheat homoeologous group 2 / J. C. Nelson, A. E. V. Deynze, E. Autrique, *et al.,* // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 516–524.

887. Nelson J. C. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7 / J. C. Nelson, M. E. Sorrells, A. E. Van Deynze, Y. H. Lu, *et al.,* // Genetics. – 1995. – Vol. 141. – P. 721–731.

888. Nelson J. C. QGene: software for marker-based genomic analysis and breeding / J. C. Nelson // Mol Breed. – 1997. – Vol. 3. – P. 239–245.

889. Nesbitt M. Wheat domestication: archaeobotanical evidence / M. Nesbitt, D. Samuel // Science. – 1998. – Vol. 279. – P. 1431.

890. Nielsen G. Localization on barley chromosome 4 of genes coding for beta-amylase (Bmyl) and protein 2 (Paz 1 / G. Nielsen, H. Johansen, J. Jensen // BGN. – 1983. – Vol. 13. – P. 55–56.

891. Nielsen R. Recent and ongoing selection in the human genome / R. Nielsen, I. Hellmann, M. Hubisz, C. Bustamante, A. G. Clark // Nat Rev Genet. – 2007. – Vol. 8. – P. 857–868.

892. Niks R.E. Breeding crops with resistance to diseases and pests / R. E. Niks, J. E. Parlevliet, P. Lindhout, Y. Bai. – The Netherlands: Wageningen Academic Publishers, 2011. – 200 p.

893. Nover I. 1.Prüfung von Sommergersten auf ihr Verhalten gegen *Erysiphe graminis* DC / I. Nover, R. Mansfeld // f. sp. hordei Marchal. Kulturpflanze. – 1955. – B. 3. – S. 105–113.

894. Nover I. 14. Prüfung von Sommergersten auf ihr Verhalten gegen Mehltau (Erysiphe graminis f.sp. hordei Marchal / I. Nover, C. O. Lehmann // Kulturpflanze. – 1972. – B. 20. – S. 283–298.

895. Nover I. 17. Prüfung von Sommergersten auf ihr Verhalten gegen Mehltau (*Erysiphe graminis* DC / I. Nover, C. O. Lehmann // Kulturpflanze. – 1973. – B. 21. – S. 275–294.

896. O'Donoughue L. S. A molecular linkage map of cultivated oat / L. S. O'Donoughue, S. F. Kianian, P. J. Rayapati, *et al.,* // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 368–380.

897. O'Keefe D. P. Plant expression of a bacterial cytochrome P450 that catalyzes activation of a sulfonylurea pro-herbicide / D. P. O'Keefe, J. M. Tepperman, C. Dean, K. J. Leto, D. L. Erbes, J. T. Odell // Plant Physiology. – 1994. – Vol. 105. – P. 473–482.

898. Obert D. E. Identification and molecular tagging of a gene from PI 289824 conferring resistance to leaf rust (Puccinia triticina) in wheat / D. E. Obert, A. K. Fritz, J. L. Moran, J. C. R. Sukhwinder Singh, M. A. Menz // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 1439–1444.

899. Oettler G. The fortune of a botanical curiosity - Triticale: past, present and future / G. Oettler // J. Agric. Sci. – 2005. – Vol. 143. – P. 329–346.

900. Ohmori S. MOSAIC FLORAL ORGANS1, an AGL6-like MADS box gene, regulates floral organ identity and meristem fate in rice / S. Ohmori, M. Kimizu, M. Sugita, *et al.,* // The Plant Cell. – 2009. – Vol. 21. – P. 3008–3025.

901. Ohsato S. The optimal temperature for RNA replication in cells infected by Soil-borne wheat mosaic virus is 17 C / S. Ohsato, M. Miyanishi, Y. Shirako // J Gen Virol. – 2003. – Vol. 84. – P. 995–1000.

902. Okuzaki A. Chimeric RNA/DNA oligonucleotide-directed gene targeting in rice / A. Okuzaki, K. Toriyama // Plant Cell Reports. – 2004. – Vol. 22. – P. 509–512.

903. Ordon F. Molecular markers in breeding for virus resistance in barley / F. Ordon, W. Friedt, K. Scheurer, B. Pellio, K. Werner, G. Neuhaus, W. Huth, A. Habekuss, A. Graner // J Appl Genet. – 2004. – Vol. 45. – P. 145–160.

904. Ordon F. Virus Resitance in Cereals: sources of Resistance / F. Ordon, A. Habekuss, U. Kastirr, F. Rabenstein, T. Kühne // Genetics and Breeding. J. Phytopathol. – 2009. – Vol. 157. – P. 535-545.

905. Orellana J. Mapping of genes controlling seed storage-proteins and cytological markers on chromosome 1R of rye / J. Orellana, B. Fernández-Calvín, J.F. Vázquez, J.M. Carrillo // Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 85. – P. 639–643.

906. Ortiz R. High yield potential, shuttle breeding, genetic diversity, and a new international wheat improvement strategy / R. Ortiz, R. Trethowan, G. O. Ferrara, *et al.,* // Euphytica. – 2007. - №157. – P. 365-384.

907. Osnato M. Cross talk between the KNOX and ethylene pathways is mediated by intron-binding transcription factors in barley / M. Osnato, M. R. Stile, Y. Wang, *et al.,* // Plant Physiology. – 2010. – Vol. 154. – P. 1616–1632.

908. Paillard S. An integrative genetic linkage map of winter wheat (*Triticum aestivum L*) / S. Paillard, T. Schnurbusch, M. Winzeler, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 107. – P. 1235–1242.

909. Pan A. Genetic analysis of the components of winterhardiness in barley (*Hordeum vulgare L.*) / A. Pan, P. M. Hayes, F. Chen, T. H. H. Chen, T. Blake, S. Wright, I. Karsai, Z. Bedö // Theor Appl Genet. – 1994. – Vol. 89. – P. 900–910.

910. Pánková K. Genetic mapping of a new flowering time gene on chromosome 3B of wheat / K. Pánková, Z. Milec, J. Simmonds, *et al.,* // Euphytica. – 2008. – Vol. 164. – P. 779–787.

911. Panstruga R. SnapShot: plant immune response pathways / R. Panstruga, J. E. Parker, P. Schulze Lefert // Cell. – 2009. – Vol. 136. – P. 978– 976.

912. Paradis E. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language / E. Paradis, J. Claude, K. Strimmer // Bioinformatics. – 2004. – Vol. 20. – P. 289–290.

913. Parker G. D. Mapping loci associated with flour colour in wheat (*Triticum aestivum L.*) / G. D. Parker, K. J. Chalmers, A. J. Rathjen, P. Langridge // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 238–245.

914. Parker G.D. Development of a STS marker Linked to a major locus controlling flour colour in wheat (*Triticum aestivum L.*) / G.D. Parker, P. Langridge // Molecualr Breed. – 2000. – Vol. 6. – P. 169–174.

915. Parodi P. C. Male sterility induced by the chemical hybridizing agent clofencet on wheat / P. C. Parodi, M. Angeles Gaju // *Triticum aestivum* and *T. turgidum* var. *durum*. Ciencia e investigación agraria. – 2009. – Vol. 36. – P. 267–276 123.

916. Pasam R. K. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection / R. K. Pasam, R. Sharma, M. Malosetti, *et al.,* // BMC Plant Biol. – 2012. – Vol. 12, N 16. – P. 1-22.

917. Pasquariello M. The barley Frost resistance-H2 locus / M. Pasquariello, D. Barabaschi, A. Himmelbach, *et al.,* // Funct Integr Genomics. – 2014. – Vol. 14. – P. 85–100.

918. Passaia G. Chloroplastic and mitochondrial GPX genes play a critical role in rice development / G. Passaia, A. Caverzan, L. S. Fonini, *et al.,* // Biologia Plantarum. – 2014. – Vol. 58. – P. 375–378.

919. Paterson A. H. Comparative genomics of plant chromosomes / A. H. Paterson, J. E. Bowers, M. D. Burow, *et al.,* // Plant Cell. – 2000. – Vol. 12. – P. 1523–1540.

920. Paterson A. H. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms / A. H. Paterson, E. S. Lander, J. D. Hewitt, *et al.,* // Nature. – 1988. – Vol. 335. – P. 721–726.

921. Paterson A. H. The Sorghum bicolor genome and the diversification of grasses / A.H. Paterson, J.E. Bowers, R. Bruggmann, *et al.,* // Nature. – 2009. – Vol. 457. – P. 551–556.

922. Patterson, H. P. Analysis of series of variety trials / H. P. Patterson // Statistical methods for plant variety evaluation / ed. R. A. Kempton, P. N. Fox. – London: Chapman and Hall, 1997. – P. 139–161.

923. Paull J. G. Genetic diversity in Australian wheat varieties and breeding material based on RFLP data / J. G. Paull, K. J. Chalmers, A. Karakousis, J. M. Kretschmer, S. Manning, P. Langridge // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 435–446.

924. Paull J. G. RFLP markers associated with Sr22 and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum* / J. G. Paull, M. A. Pallotta, P. Langridge, T. T. The // Theor Appl Genet. – 1995. – Vol. 89. – P. 1039–1045.

925. Payne P. I. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin. 1. Allelic variation in subunits amongst varieties of wheat / P. I. Payne, L. M. Holt, C. N. Law // Theor Appl genet. – 1981. – Vol. 60. – P. 229–236.

926. Pejic I. Comparative analysis of genetic similarity among maiz inbred lines detected by RFLPs, RAPDs, SSRs and AFLPs / I. Pejic, P. Ajmone-Marsan, M. Morgante, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 1248–1255.

927. Peng J. Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators / J. Peng // Nature. – 1999. – Vol. 400. – P. 256–261.

928. Peng J. H. Microsatellite tagging of the stripe-rust resistance gene YrH52 derived from wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, and suggestive negative crossover interference on chromosome 1B / J. H. Peng, T. Fahima, M. S. Röder, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 98. – P. 862 – 872.

929. Peng J. Molecular genetic maps in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*: genome-wide coverage, massive negative interference, and putative quasi-linkage / J. Peng, A. B. Korol, T. Fahima, *et al.*, // Genome Res. – 2000. – Vol. 10. – P. 1509–1531.

930. Penner G. A. Identification of RAPD markers linked to a gene governing cadmium uptake in durum wheat / G. A. Penner, J. Clarke, L. J. Bezte, D. Leisle // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 543–547.

931. Pennisi E. Plant genetics. The blue revolution, drop by drop, gene by gene / E. Pennisi // Science. – 2008. – Vol. 320. – P. 171–173.

932. Pérez De La Vega M. Mating system and genetic polymorphism in populations of *Secale cereale* and *S. vavilovii* / M. Pérez De La Vega, R. W. Allard // Can J Genet Cytol. – 1984. – Vol. 26. – P. 308–317.

933. Perovic D. Mapping and diagnostic marker development for Soil-borne cereal mosaic virus resistance in bread wheat / D. Perovic, J. Förster, P. Devaux, *et al.*, // Mol Breed. – 2009. – Vol. 23. – P. 641–653.

934. Perretant M. R. QTL analysis of bread-making quality in wheat using a doubled haploid population / M. R. Perretant, T. Cadalen, G. Charmet, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 1167 – 1175.

935. Persson K. Genetic diversity amongst landraces of rye (*Secale cereale L.*) from Northern Europe / K. Persson, R. Bothmer // Hereditas. – 2002. – Vol. 136. – P. 29–38.

936. Pestsova E. Development of a set of *Triticum aestivum–Aegilops tauschii* introgression lines / E. Pestsova, A. Börner, M. S. Röder // Hereditas. – 2001. – Vol. 135. – P. 139–143.

937. Pestsova E. G. Development and QTL assessment of *Triticum aestivum-Aegilops tauschii* introgression lines / E. G. Pestsova, A. Börner, M. S. Röder // Theor Appl Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 634–647.

938. Pestsova E. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat / E. Pestsova, M. W. Ganal, M. S. Röder // Genome. – 2000. – Vol. 43. – P. 689–697.

939. Pestsova E. Microsatellite analysis of wheat chromosome 2D allows the reconstruction of chromosomal inheritance in pedigrees of breeding programmes / E. Pestsova, M. S. Röder // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 106. – P. 84–91.

940. Petoukhov V. A link between reduced Barents-Kara sea ice and cold winter extremes over northern continents / V. Petoukhov, V. A. Semenov // J Geophys Res Atmos. – 2010. – Vol. 115. – P. 21111.

941. Philipp U. A linkage map of rye / U. Philipp, P. Wehling, G. Wricke // Theor Appl Genet. – 1994. – Vol. 88. – P. 243–248.

942. Pickett A. A. Hybrid Wheat—Results and Problems / A. A. Pickett. – Berlin: Paul Parey Scientific Publication, 1993. – 268 p.

943. Pickrell J. K. Signals of recent positive selection in a worldwide sample of human populations / J. K. Pickrell // Genome Res. – 2009. – Vol. 19. – P. 826–37.

944. Piepho H. -. A note on the analysis of designed experiments with complex treatment structure / H. -. Piepho, E. R. Williams, M. Fleck // HortScience. – 2006. – Vol. 41. – P. 446–452.

945. Piepho H. Optimal marker density for interval mapping in a backcross population / H. Piepho // Heredity. – 2000. – Vol. 84. – P. 437 – 440.

946. Piffanelli P. A barley cultivationassociated polymorphism conveys resistance to powdery mildew / P. Piffanelli, L. Ramsay, R. Waugh, *et al.*, // Nature. – 2004. – Vol. 430. – P. 887–891.

947. Pin A. P. The role of a pseudo-response regulator gene in life cycle adaption and domestication of beet / A. P. Pin, W. Zhang, S. H. Vogt, *et al.*, // Current Biology. – 2012. – Vol. 22. – P. 1095–1101.

948. Plank J. E. Disease Resistance in Plants. 1st / J. E. Plank. – New York/London: Academic Press, 1968. – 342 p.

949. Plaschke J. Detection of genetic diversity in closely related bred wheat using microsatellite markers / J. Plaschke, M. W. Ganal, M. S. Röder // Theor Appl Genet. – 1995. – Vol. 91. – P. 1001–1007.

950. Plaschke J. RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye / J. Plaschke, A. Börner, D. X. Xie, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1993. – Vol. 85. – P. 1049–1054.

951. Plaschke J. The use of wheat aneuploids for the chromosomal assignment of microsatellite loci / J. Plaschke, A. Börner, K. Wendehake, *et al.*, // Euphytica. – 1996. – Vol. 89. – P. 33–40.

952. PMSEIC. Australia and Food Security in a Changing World / The Prime Minister's Science, Engineering and Innovation Council – Canberra, Australia, 2010. – 80 p.

953. Podani J. SYN-TAX IV: Macintosh version / J. Podani // AbsT Bot. – 1990. – Vol. 14. – P. 23–29.

954. Poland J. A. Development of high-density genetic maps for barley and wheat using a novel two-enzyme genotyping-by-sequencing approach / J. A. Poland, P. J. Brown, M. E. Sorrells, J. -. Jannink // PLoS One. – 2012. – Vol. 7. – P. 1–8.

955. Poland J. Genomic Selection in Wheat Breeding using Genotyping-by-Sequencing / J. Poland, J. Endelman, J. Dawson, *et al.*, // The Plant Genome. – 2012. – Vol. 5. – P. 103–113.

956. Pomeroy M. Use of lethal dose temperature estimates as indices of frost tolerance for wheat cold acclimated under natural and controlled environments / M. Pomeroy, D. Fowler // Can J Plant Sci. – 1973. – Vol. 53. – P. 489–494.

957. Porter K. B. Evaluation of certain chemicals on selective gametocides for wheat / K. B. Porter, A. F. Wiese // Crop Science. – 1961. – Vol. 1. – P. 381–382.

958. Potokina E. Functional association between malting quality trait components and cDNA array-based expression patterns in barley (*Hordeum vulgare L.*) / E. Potokina, M. Caspers, M. Prasad, R. Kota, H. Zhang, N. Sreenivasulu, M. Wang, A. Graner // Mol Breeding. – 2004. – Vol. 14. – P. 153–170.

959. Pourkheirandish M. The importance of barley genetics and domestication in a global perspective / M. Pourkheirandish, T. Komatsuda // Ann. Bot. – 2007. – Vol. 100. – P. 999–1008.

960. Powell J. B. Influence of temperature on crossing over in an inversion heterozygote in barley / J. B. Powell, R. A. Nilan // Crp Sci. – 1963. – Vol. 3. – P. 11–13.

961. Prangle D. Semi-automatic selection of summary statistics for ABC model choice / D. Prangle, P. Fearnhead, M. P. Cox, P. J. Biggs, N. P. French // Statistical Applications in Genetics and Molecular Biology. – 2014. – Vol. 13. – P. 67–82.

962. Prasad M. QTL analysis for grain protein content using SSR markers and validation studies using NILs in bread wheat / M. Prasad, N. Kumar, P. Kulwal, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 659 – 667.

963. Prasad M. The use of microsatellites for detecting DNA polymorphism, genotype identification and genetic diversity in wheat / M. Prasad, R. K. Varshney, J. K. Roy, H. S. Balyan, P. K. Gupta // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 584–592.

964. Pratchett N. Genetic map location of the barley developmental mutant liguleless in relation to RFLP markers / N. Pratchett, D. A. Laurie // Hereditas. – 1994. – Vol. 120. – P. 35–39.

965. Pring D. R. Microspore gene expression associated with cytoplasmic male sterility and fertility restoration in sorghum / D. R. Pring, H. V. Tang, C. D. Chase, M. N. Siripant // Sexual Plant Reproduction. – 2006. – Vol. 19. – P. 25–35.

966. Prins R. A physical map of the Thinopyrum-derived Lr19 translocation / R. Prins, G. F. Marais, B. J. H. Janse, Z. A. Pretorius, A. S. Marais // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 1013–1019.

967. Prins R. AFLP and STS tagging of Lr19, a gene conferring resistance toleaf rust in wheat / R. Prins, J. Z. Groenewald, G. F. Marais, *et al.*, // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 103. – P. 618–624.

968. Pritchard J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – Vol. 155. – P. 945–959.

969. Pritchard J. K. Population growth of human Y chromosomes: a study of Y chromosome microsatellites / J. K. Pritchard, M. T. Seielstad, A. Perez-Lezaun, M. W. Feldman // Molecular Biology and Evolution. – 1999. – Vol. 16. – P. 1791–1798.

970. Priyatkina S.N. Genetic mapping in rye (*Secale cereale* L.) / S. N. Priyatkina, A. V. Voylokov, A. Linz, T. F. Fam // Proc.9th EWAC Conference, 1995: European Wheat Aneuploid Co-operative Newsletter. – Gatersleben-Wernigerode Germany, 1995. – P. 134–139.

971. Procunier J. D. DNA markers linked to a T10 loose smut resistance gene in wheat (*Triticum aestivum L.*) / J. D. Procunier, R. E. Knox, A. M. Bernier, *et al.*, // Genome. – 1997. – Vol. 40. – P. 176–179.

972. Procunier J. D. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes Lr 29 and Lr25 in wheat (*Triticum aestivum L.*) / J. D. Procunier, T. F. Townley-Smith, S. Prashar, *et al.*, // J Genet Breed. – 1995. – Vol. 49. – P. 87–92.

973. Proost S. PLAZA: a comparative genomics resource to study gene and genome evolution in plants / S. Proost, M. Van Bel, L. Sterck, *et al.*, // Plant Cell. – 2009. – Vol. 21. – P. 3718–3731.

974. Pugsley A. T. Genic male sterility in wheat / A. T. Pugsley, R. N. Oram // Australian Plant Breeding and Genetics Newsletter. – 1959. – Vol. 14. – P. 10–11.

975. Qi L. Identification, mapping and application of polymorphic DNA associated with resistance gene Pm21 of wheat / L. Qi, M. Cao, P. Chen, W. Li, D. Liu // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 191–197.

976. Qi X. Comparison and integration of four barley genetic maps / X. Qi, P. Stam, P. Lindhout // Can J Genet Cytol. – 1996. – Vol. 39. – P. 379–394.

977. Qi X. Comparison and integration of four barley genetic maps / X. Qi, P. Stam, P. Lindhout // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 379–394.

978. Qiu Y. C. Microsatellite mapping of a *Triticum urartu Tum*. Derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat (*Triticum aestivum L.*) / Y. C. Qiu, R. H. Zhou, X. Y. Kong, S. S. Zhang, J. Z. Jia // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 1524–1531.

979. Qu L.-J. A simple PCR-based method for scoring the ph1b deletion in wheat / L.-J. Qu, T. N. Foote, M. A. Roberts, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 96. – P. 371–375.

980. Quarrie S. A. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum L.*) from the cross Chinese Spring x SQ1 and its use to compare QTL for grain yield across a range of environments / S. A. Quarrie, A. Steed, C. Calestani, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 865–880.

981. Quarrie S. A. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes / S. A. Quarrie, S. P. Quarrie, R. Radosevic, *et al.,* // J. Exp. Bot. – 2006. – Vol. 57. – P. 2627–2637.

982. Quarrie S. A. Location of a gene regulating drought-induced abscisic acid production on the long arm of chromosome 5A of wheat / S. A. Quarrie, M. Guill, C. Calestani, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1994. – Vol. 89. – P. 794–800.

983. Queen R. A. Retrotransposon-based molecular markers for linkage and genetic diversity analysis in wheat / R. A. Queen, B. M. Gribbon, C. James, *et al.,* // Mol Genet Genomics. – 2004. – Vol. 271. – P. 91–97.

984. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L / S. V. Rabinovich // Euphytica. – 1998. – Vol. 100. – P. 323–340.

985. Rafalski J. A. Association genetics in crop improvement / J. A. Rafalski // Curr Opinion Plant Biol. – 2010. – Vol. 13. – P. 1–7.

986. Rajeev K. Characterization of microsatellites and development of chromosome specific STMS markers in bread wheat / K. Rajeev, R. K. Varshney, A. Kumar, *et al.,* // Plant Molecular Biology Reporter. – 2000. – Vol. 18. – P. 5–16.

987. Rakoczy-Trojanowska M. Characteristics and a comparison of three classes of microsatellite-based markers and their application in plants / M. Rakoczy-Trojanowska, H. Bolibok // Cell Mol Biol Letters. – 2004. – Vol. 9. – P. 221–238.

988. Ralph P. Parallel adaptation: one or many waves of advance of an advantageous allele? / P. Ralph, G. Coop // Genetics. – 2010. – Vol. 186. – P. 647–68.

989. Raman H. Molecular mapping and mechanisms of aluminium tolerance in five doubled haploid populations of *Tritucum aestivum L* / H. Raman, K. Zhang, R. Apples, *et al.,* // Proc. 10th Intern. Wheat Genet Symp – Paestum, Italy, 1-6 Sept., 2003. – Vol. 1. – P. 404–406.

990. Ramirez L. Izozyme genetic similarity among rye. (*Secale cereale* L.) cultivars / L. Ramirez, G. Pisabarro, M. Perez De La Vega // J Agric Sci. – 1985. – Vol. 105. – P. 495–500.

991. Ramsay L. Simple Sequence Repeat-Based Linkage Map of Barley / L. Ramsay, M. Macaulay, D. S. Ivanissevich, *et al.,* // Genetics. – 2000. – Vol. 156. – P. 1997–2005.

992. Raupp W. J. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene Lr39 in wheat / W. J. Raupp, G. L. B. Sukhwinder-Singh, B. S. Gill // Theor Appl Genet. – 2001. – Vol. 102. – P. 347–352.

993. RC Team. A language and environment for statistical computing / RC Team. – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2015. – 201 p.

994. Reif J. C. Genetic structure and diversity of European flint maize populations determined with SSR analyses of individuals and bulks / J. C. Reif, S. Hamrit, M. Heckenberger, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 906–913.

995. Reif J. C. Heterosis and heterotic patterns in maize / J. C. Reif, A. R. Mallauer, A. E. Melchinger // Maydica. – 2005. – Vol. 50. – P. 215–223.

996. Reif J. C. Impact of interpopulation divergence on additive and dominance variance in hybrid populations / J. C. Reif, F. M. Gumpert, S. Fischer, A. E. Melchinger // Genetics. – 2007. – Vol. 176. – P. 1931–1934.

997. Reif J. C. Unraveling epistasis with triple testcross progenies of near-isogenic lines / J. C. Reif, B. Kusterer, *et al.*, // Genetics. – 2009. – Vol. 181. – P. 247–257.

998. Reif J. C. Use of SSRs for establishing heterotic groups in subtropical maize / J. C. Reif, A. E. Melchinger, X. C. Xia, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 107. – P. 947–957.

999. Reif J. C. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding / J. C. Reif, P. Zhang, S. Dreisigacker, M. L. Warburton, M. Ginkel, D. Hoisington, M. Bohn, A. E. Melchinger // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 859–864.

1000. Reinbothe C. Plant oxylipins: role of jasmonic acid during programmed cell death, defence and leaf senescence / C. Reinbothe, A. Springer, I. Samol, S. Reinbothe // FEBS J. – 2009. – Vol. 276. – P. 4666–4681.

1001. Reynolds M. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces / M. Reynolds, F. Dreccer, R. Trethowan // J Exp Bot. – 2007. – Vol. 58. – P. 177–186.

1002. Rezaeizad A. Identification of QTL for phenolic compounds in oilseed rape (*Brassica napus L.*) by association mapping using SSR markers / A. Rezaeizad, B. Wittkop, R. Snowdon, , *et al.*, // Euphytica. – 2011. – Vol. 177. – P. 335–342.

1003. Ribeiro M. Polymorphism of the storage proteins in Portuguese rye (*Secale cereale L.*) populations / M. Ribeiro, L. Seabra, A. Ramos // Hereditas. – 2012. – Vol. 149. – P. 72–84.

1004. Richey F. D. Mock-dominance and hybrid vigor / F. D. Richey // Science. – 1942. – Vol. 96. – P. 280–281.

1005. Riede C. R. Linkage of RFLP markers to an aluminium tolerance gene in wheat / C. R. Riede, J. A. Anderson // Crop Sci. – 1996. – Vol. 36. – P. 905–909.

1006. Riedelsheimer C. Comparison of whole-genome prediction models for traits with contrasting genetic architecture in a diversity panel of maize inbred lines / C. Riedelsheimer, F. Technow, A. E. Melchinger // BMC Genomics. – 2012. – Vol. 13. – P. 1-9.

1007. Rieseberg L. H. Speciation genes in plants / L. H. Rieseberg, B. K. Blackman. – Ann Bot.106:, 2010. – 439-455 p.

1008. Rincent R. Maximizing the Reliability of Genomic Selection by Optimizing the Calibration Set of Reference Individuals: Comparison of Methods in Two Diverse Groups of Maize Inbreds (*Zea mays* L) / R. Rincent, D. Laloë, S. Nicolas, *et al.,* // Genetics. – 2012. – Vol. 192. – P. 715–728.

1009. Roberts A. Identification of novel transcripts in annotated genomes using RNA-Seq / A. Roberts, H. Pimentel, C. Trapnell, L. Pachter // Bioinformatics. – 2011. – Vol. 27. – P. 2325–2329.

1010. Röder M. S. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat / M. S. Röder, J. Plaschke, S. U. König, *et al.,* // Mol Gen Genet. – 1995. – Vol. 246. – P. 327–333.

1011. Rogers J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance / J. S. Rogers; ed. S. Genet. – Austin, Texas, U.S.A: University of Texas, 1972. – 145-153 p.

1012. Rogowsky P. M. Isolation and characterization of wheat-rye recombinants involving chromosome arm 1DS of wheat / P. M. Rogowsky, F. L. Y. Guidet, P. Langridge, *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 1991. – Vol. 82. – P. 537–544.

1013. Rohde A. Molecular phenotyping of the pal1 and pal2 mutants of *Arabidopsis thaliana* reveals far-reaching consequences on phenylpropanoid, amino acid, and carbohydrate metabolism / A. Rohde, K. Morreel, J. Ralph, *et al.,* // The Plant Cell. – 2004. – Vol. 16. – P. 2749–2771.

1014. Ross-Ibarra J. Colloquium Papers: Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation / J. Ross-Ibarra, P. L. Morrell, B. S. Gaut // Proc Natl Acad Sci USA. – 2007. – Vol. 104. – Suppl. 1. – P. 8641–8648.

1015. Rostoks N. Recent history of artificial outcrossing facilitates whole-genome association mapping in elite inbred crop varieties / N. Rostoks, L. Ramsay, K. MacKenzie, *et al.,* // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2006. – Vol. 103. – P. 18656–18661.

1016. Rousset M. Deciphering the genetics of flowering time by an association study on candidate genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / M. Rousset, I. Bonnin, C. Remoué, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2011. – Vol. 123. – P. 907–926.

1017. Rowell P. L. Induction of male sterility in wheat with z-chloro- ethylphosphonic acid (Ethrel) / P. L. Rowell, D. G. Miller // Crop Science. – 1971. – Vol. 11. – P. 629–631.

1018. Roy J. K. Association mapping of spot blotch resistance in wild barley / J. K. Roy, K. P. Smith, G. J. Muehlbauer, *et al.,* // Mol Breed. – 2010. – Vol. 26. – P. 243–256.

1019. Roy J. K. Identification of a microsatellite on chromosomes 6B and a STS on 7D of bread wheat showing an association with preharvest sprouting tolerance / J. K. Roy, M. Prasad, R. K. Varshney, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 99. – P. 336 – 340.

1020. Ruge B. Erschließung und molekulare Charakterisierung von Resistenzen gegen Braunrost / B Ruge, S.R. Roux, A. Linz, P. Wehling // Vortr Pflanzenzüchtg. – 1999. – B. 46. – S. 169–176.

1021. Ruiz O. N. Engineering cytoplasmic male sterility via the chloroplast genome by expression of β-ketothiolase / O. N. Ruiz, H. Daniell // Plant Physiology. – 2005. – Vol. 138. – P. 1232–1246.

1022. Runeberg-Roos P. Phytepsin, a barley vacuolar aspartic proteinase, is highly expressed during autolysis of developing tracheary elements and sieve cells / P. Runeberg-Roos, M. Saarma // Plant J. – 1998. – Vol. 15. – P. 139–145.

1023. Russel J. Discriminating between barley genotypes using microsatellite markers / J. Russel, J. Fuller, G. Young, B. Thomas, G. Taramino, M. Macauley, R. Waugh, W. Powell // Genome. – 1997. – Vol. 40. – P. 442–450.

1024. Russo M. A. A major QTL for resistance to soil-borne cereal mosaic virus derived from an old Italian durum wheat cultivar / M. A. Russo, D. B. M. Ficco, D. Marone, *et al.,* // Journal of Plant Interactions. – 2012. – Vol. 7. – P. 290–300.

1025. Rustgi S. Genetic Dissection of Yield and Its Component Traits Using High-Density Composite Map of Wheat Chromosome 3A: Bridging Gaps between QTL and Underlying Genes / S. Rustgi, M. N. Shafqat, N. Kumar, *et al.,* // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8, N 7. – P. 70526.

1026. Saal B. Clustering of amplified fragment length polymorphism markers in a linkage map of rye / B. Saal, G. Wricke // Plant Breeding. – 2002. – Vol. 121. – P. 117–123.

1027. Saal B. Development of simple sequence repeat markers in rye (*Secale cereale* L.) / B. Saal, G. Wricke // Genome. – 1999. – Vol. 42. – P. 964–972.

1028. Saghai Maroof M. A. K. Ribosomal DNA spacer length polymorphism in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics / M. A. K. Saghai Maroof, R. A. Soliman, R. A. Jorgensen, R.W. Allard // Proc Natl Acad Sci USA. – 1984. – Vol. 81. – P. 8014–8018.

1029. Saijo Y. Receptor quality control in the endoplasmic reticulum for plant innate immunity / Y. Saijo, N. Tintor, X. L. Lu, *et al.,* // EMBO J. – 2009. – Vol. 28. – P. 3439–3449.

1030. Saintenac C. Targeted analysis of nucleotide and copy number variation by exon capture in allotetraploid wheat genome / C. Saintenac, D. Jiang, E. D. Akhunov // Genome Biol. – 2011. – Vol. 12. – P. 88.

1031. Salameh A. Effects of introgression of two QTL for fusarium head blight resistance from Asian spring wheat by marker-assisted backcrossing into European winter wheat on *Fusarium* head blight resistance, yield and quality traits / A. Salameh, M. Buerstmayr, B. Steiner, *et al.,* // Mol. Breeding, in Press. – 2010. – Vol. 28 – P. 485–494.

1032. Salina E. A. Molecular analysis of ‘silent’ *Sp1* gene in 5R(5A) alien substitution lines / E. A. Salina T. T. Efremova, I. G. Adonina, O. I. Maystrenko // EWAC Newsletter, Proc. 10th EWAC meeting. – Viterbo, Italy, 1998. – C. 130–135.

1033. Salse J. Reconstruction of monocotelydonous proto-chromosomes reveals faster evolution in plants than in animals / J. Salse, M. Abrouk, S. Bolot, *et al.,* // Proc Natl Acad Sci USA. – 2009. – Vol. 106. – P. 14908–14913.

1034. Sanchez A. C. Sequence tagged site marker-assisted selection for three bacterial blight resistance genes in rice / A. C. Sanchez, D. S. Brar, N. Huang, *et al.*, // Crop Sci. – 2000. – Vol. 40. – P. 792–797.

1035. Santra D. K. Comparisom of a modified assay method for the endopeptidase marker Ep-D1b with the Sequence Tag Site marker XustSSR2001-7DL for strawbreaker foot rot resistance in wheat / D. K. Santra, C. Watt, L. Little, *et al.*, // Plant Breed. – 2006. – Vol. 125. – P. 13–18.

1036. Sasaki T. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter / T. Sasaki // Plant J. – 2004. – Vol. 37. – P. 645–653.

1037. Sasakuma T. EMS-induced male sterile mutants in euplasmic and alloplasmic common wheat / T. Sasakuma, S. S. Maan, N. D. Williams // Crop Science. – 1978. – Vol. 18. – P. 850–853.

1038. Sato K. A high-density transcript linkage map of barley derived from a single population / K. Sato, N. Nankaku, K. Takeda // Heredity. – 2009. – Vol. 103. – P. 110–117.

1039. Savin R. Effects of short periods of drought and high temperature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars / R. Savin, N. M.E // Australian Journal of Plant Physiology. – 1996. – Vol. 23. – P. 201–210.

1040. Sax K. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids / K. Sax // Genetics. – 1922. – Vol. 7. – P. 513–552.

1041. Sayed M. A. AB-QTL analysis reveals new alleles associated to proline accumulation and leaf wilting under drought stress conditions in barley *Hordeum vulgare* (L.) / M. A. Sayed, H. Schumann, K. Pillen, A. A. Naz, J. Leon // BMC Genetics. – 2012. – Vol. 13. – P. 61.

1042. Schachermayr G. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat / G. Schachermayr, H. Siedler, M. D. Gale, *et al.*, // Theor. Appl. Genet. – 1994. – Vol. 88. – P. 110–115.

1043. Schachermayr G. M. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron-elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / G. M. Schachermayr, M. M. Messmer, C. Feuillet, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1995. – Vol. 90. – P. 982–990.

1044. Schachermayr G. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene Lr10 in diverse genetic backgrounds / G. Schachermayr, C. Feuillet, B. Keller // Mol Breed. – 1997. – Vol. 3. – P. 65–74.

1045. Schaefer C. M. Genomewide Association Mapping of Flowering Time, Kernel Composition, and Disease Resistance in Historical Minnesota Maize Inbreds / C. M. Schaefer, R. Bernardo // Crop Sci. – 2013. – Vol. 53. – P. 2518–2529.

1046. Schatz M. C. Assembly of large genomes using second-generation sequencing / M. C. Schatz, A. L. Delcher, S. L. Salzberg // Genome Res. – 2010. – Vol. 20. – P. 1165–1173.

1047. Scherrer B. Two haplotypes of resistance gene analogs have been conserved during evolution at the leaf rust resistance locus *Lr10* in wild and cultivated wheat / B. Scherrer, B. Keller, C. Feuillet // Funct Integr Genomics. – 2002. – Vol. 2. – P. 40–50.

1048. Schittenhelm S. Performance of winter cereals grown on field-stored soil moisture only / S. Schittenhelm M. Kraft, K. -. Wittich // Eur. J. Agron. – 2014. – Vol. 52, Part B. – P. 247–258.

1049. Schlegel R. Neocentric activity in chromosome 5R of rye revealed by haploidy / R. Schlegel // Hereditas. – 1987. – Vol. 107. – P. 1–6.

1050. Schmalenbach, I. Detection and verification of malting quality QTL using wild barley introgression lines / I. Schmalenbach, K. Pillen // Theor. Appl. Genet. – 2009. – Vol. 118. – P. 1411–1427.

1051. Schmid K. J. Genomic Selection in Barley Breeding / K. J. Schmid, P. Thorwarth // Biotechnological Approaches to Barley Improvement / ed. J. Kumlehn, N. Stein. – Berlin Heidelberg: Springer, 2014. – P. 367–378.

1052. Schmitz-Linneweber C. Pentatricopeptide repeat proteins: a socket set for organelle gene expression / C. Schmitz-Linneweber, I. Small // Trends Plant Sci. – 2008. – Vol. 13. – P. 663–670.

1053. Schmutzer T. Kmasker - a tool for in silico prediction of single-copy FISH probes for the large-genome species *Hordeum vulgare* / T. Schmutzer, L. Ma, N. Pousarebani, F. Bull, N. Stein, A. Houben, U. Scholz // Cytogenet. Genome Res. – 2014. – Vol. 142. – P. 66–78.

1054. Schnable P. S. Progress toward understanding heterosis in crop plants / P. S. Schnable, N. M. Springer // Annual Reviews Plant Biology. – 2013. – Vol. 64. – P. 71–88.

1055. Schnell F. W. Die Covarianz zwischen Verwandten in einer gen-orthogonalen Population. I / F. W. Schnell // Allgemeine Theorie. Biometrische Zeitschrift. – 1965. – B. 7. – S. 1–49.

1056. Schnell F. W. Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis / F. W. Schnell, C. C. Cockerham // Genetics. – 1992. – Vol. 131. – P. 461–469.

1057. Schnell F. W. Probleme der Elternwahl - ein Überblick / F. W. Schnell // Ber Arbeitstagg 1983 Arbeitsgem Saatzuchtleiter. – Gumpenstein, Austria, 1983. – S. 1–11.

1058. Schnurbusch T. Detection of QTL for *Staganospora glume* blotch resistance in Swiss winter wheat / T. Schnurbusch, S. Paillard, D. Fossati, M. Messmer, G. Schachermayr, M. Winzeler, B. Keller // Proc 10th Intern. Wheat Genet Symp. / ed. N. E. Pogna et al., – Paestum, Italy, 2003. – Vol. 3. – P. 1248–1250.

1059. Schnurbusch T. Dissection of quantitative and durable leaf rust resistance in Swiss winter wheat reveals a major resistance QTL in the *Lr34* chromosomal region / T. Schnurbusch, S. Paillard, A. Schori, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 108. – P. 477 – 484.

1060. Schön, C. C. Quantitative trait locus mapping based on resampling in a vast maize testcross experiment and its relevance to quantitative genetics for complex traits / C. C. Schön, H. F. Utz S. Groh, *et al.*, // Genetics. – 2004. – Vol. 167. – P. 485–498.

1061. Schroeder H. W. Factors affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zeae* / H. W. Schroeder, J. J. Christensen // Phytopathology. – 1963. – Vol. 53. – P. 831–838.

1062. Schulman A. H. Organization of retrotransposons and microsatellites in cereal genomes / A. H. Schulman, P. K. Gupta, R. V. Varshney // Cereal Genomics, Kluwer Acad Publ / ed. P. K. Gupta, R. K. Varshney. – Netherlands, 2004. – P. 83–118.

1063. Schulte D. The International Barley Genome Sequencing Consortium / D. Schulte, T.J. Close, A. Graner, *et al.*, // Nature. – 2012. – Vol. 491. – P. 711–716.

1064. Schulte D. The international barley sequencing consortium-at the threshold of efficient access to the barley genome / D. Schulte, T. J. Close, A. Graner, *et al.*, // Plant Physiol. – 2009. – Vol. 149. – P. 142–147.

1065. Schulze-Lefert P. Knocking on heaven's wall: pathogenesis of and resistance to biotrophic fungi at the cell wall / P. Schulze-Lefert // Curr. Opin. Plant Biol. – 2004. – Vol. 7. – P. 377–383.

1066. Schweizer P. A transient assay system for the functional assessment of defense-related genes in wheat / P. Schweizer, J. Pokorny, O. Abderhalden, R. Dudler // Mol. Plant Microbe Interact. – 1999. – Vol. 12. – P. 647–654.

1067. Schweizer P. Large-scale data integration reveals co-localization of gene functional groups with meta-QTL for multiple disease resistance in barley / P. Schweizer, N. Stein // Mol. Plant Microbe Interact. – 2011. – Vol. 24. – P. 1492–1501.

1068. Scoles G. J. The genetics of fertility restoration in cytoplasmic male-sterile rye / G. J. Scoles, L. E. Evans // Can. J. Genet. Cytol. – 1979. – Vol. 21. – P. 417–422.

1069. Sears E. R. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat / E. R. Sears // Oliver and Boyd. Edimburgh. – 1966. – P. 29–45.

1070. Sears E. R. The telocentric chromosomes of common wheat / E. R. Sears, L. M. S. Sears // Proc. 5th Int Wheat Genet Symp Indian Soc. Genet Plant Breed. – New Dehli, 1978. – P. 389–407.

1071. Semagn K. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement / K. Semagn, R. Babu, S. Hearne, M. Olsen // Mol. Breed. – 2014. – Vol. 33. – P. 1–14.

1072. Senf P. An extended genetic map of rye (*Secale cereale* L.) / P. Senf, G. Wricke // Plant Breed. – 1996. – Vol. 115. – P. 508–510.

1073. Seo Y. W. A molecular marker associated with the H21 Hessian fly resistance gene in wheat / Y. W. Seo, J. W. Johnson, R. L. Jarret // Mol Breed. – 1997. – Vol. 3. – P. 177–181.

1074. Seyfarth R. Development and characterization of molecular marker for the adult plant leaf rust resistance genes *Lr13* and *Lr35* in wheat / R. Seyfarth, C. Feuillet, B. Keller // Proc 9th Intern Wheat Genet Symp. / ed. A. E. Slinkard. – Saskatoon, Saskatchewan, Canada, 1998. – Vol. 3. – P. 154–155.

1075. Seyfarth R. Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr35* in wheat / R. Seyfarth, C. Feuillet, G. Schachermayr, M. Winzeler, B. Keller // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 99. – P. 554–560.

1076. Shahinnia F. High resolution mapping of Dense spike-ar (dsp.ar) to the genetic centromere of barley chromosome 7H / F. Shahinnia, A. Druka, J. Franckowiak, *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – Vol. 124. – P. 373–384.

1077. Shariflou M.R. A polymorphic microsatellite in the 3'end of "waxy" genes of wheat *Triticum aestivum* / M.R. Shariflou, P.J. Sharp // Plant Breed. – 1999. – T. 118. – C. 275–277.

1078. Shavrukov Y. HvNax3-a locus controlling shoot sodium exclusion derived from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *Spontaneum*) / Y. Shavrukov, N. K. Gupta, J. Miyazaki, M. N. Baho, K. J. Chalmers, M. Tester, P. Langridge, N. C. Collins // Funct Integr Genomics. – 2010. – Vol. 10. – P. 277–291.

1079. Shebeski L. Puma, a new cultivar of winter rye / L. Shebeski, R. McGinnis, L. Evans, D. Zuzens // Can J Plant Sci. – 1973. – Vol. 53. – P. 67–67.

1080. Shen X. Detection of *Fusarium* head blight resistance QTL in a wheat population using bulked segregant analysis / X. Shen, M. Zhou, W. Lu, H. Ohm // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 1041–104.

1081. Shen, Q. H. Nuclear activity of MLA immune receptors links isolate-specific and basal disease resistance responses / Q. H. Shen, Y. Saijo, S. Mauch, C. Biskup, *et al.*, // Science. – 2007. – Vol. 315. – P. 1098–1103.

1082. Shewry P. R. The barley crop: origin and taxonomy, production, and end uses / P. R. Shewry, S. E. Ullrich. – U.S.A: AACC International, 2014. – 1-9 p.

1083. Shewry P.R. Extraction, separation and polymorphism of the prolamine storage proteins (secalins) of rye / Shewry, P. R., PR, S., BJ, M. // Cereal Chem. – 1983. – Vol. 60. – P. 1–6.

1084. Shewry P.R. The purification and characterization of two groups of storage protein (secalins) from rye (Secale cereale L / P.R. Shewry, J.M. Field, E.J. Lew, D.D. Kasarda // J. Exp. Bot. – 1982. – Vol. 133. – P. 261–268.

1085. Shi A. N. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild einkorn wheat / A. N. Shi, S. Leath, J. P. Murphy // Phytopathology. – 1998. – Vol. 88. – P. 144–147.

1086. Shinozuka H. Fine-scale comparative genetic and physical mapping supports map-based cloning strategies for the self-incompatability loci of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L) / H. Shinozuka, N.

O. I. Cogan, K. F. Smith, G. Spangenberg, J. W. Forster // Plant Molecular Biology. – 2010. – Vol. 72. – P. 343–355.

1087. Shitsukawa N. Heterochronic development of the floret meristem determines grain number per spikelet in diploid, tetraploid and hexaploid wheats / N. Shitsukawa, H. Kinjo, S. Takumi, K. Murai // Annals of Botany. – 2009. – Vol. 104. – P. 243–251.

1088. Sidorenko L. A dominant mutation in mediator of paramutation2, one of three second-largest subunits of a plant-specific RNA polymerase, disrupts multiple siRNA silencing processes / L. Sidorenko, J. E. Dorweiler, M. A. Cigan, *et al.,* // PLOS Genetics. – 2009. – Vol. 5. – P. 1–18.

1089. Siedler H. Genetic diversity in European wheat and spelt breeding material based on RFLP data / H. Siedler, M. M. Messmer, G. M. Schachermayr, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1994. – Vol. 88. – P. 994–1003.

1090. Simão F. A. BUSCO: assessing genome assembly and annotation completeness with single copy orthologs / F. A. Simão, R. M. Waterhouse, P. Ioannidis, *et al.,* // Bioinformatics. – 2015. – Vol. 31. – P. 3210–3212.

1091. Simeone R. Genetic mapping of polyphenol oxidase in tetraploid wheat / R. Simeone, A. Pasqualone, M. L. Clodoveo, A. Blanco // Cell Molec Biology Letters. – 2002. – Vol. 7. – P. 763–769.

1092. Simón M. R. Influence of plant height and heading date on the expression of the resistance to *Septoria tritici* blotch in near isogenic lines of wheat / M. R. Simón, A. J. Worland, P. C. Struik // Crop Sci. – 2004. – Vol. 44. – P. 2078–2085.

1093. Simón M. R. Molecular mapping of quantitative trait loci determining resistance to *Septoria tritici* blotch caused by *Mycosphaerella graminicola* in wheat / M. R. Simón, F. M. Ayala, C. A. Cordo, M. S. Röder, A. Börner // Euphytica. – 2004. – Vol. 138. – P. 41–48.

1094. Simón M. R. The use of wheat/goatgrass introgression lines for the detection of gene(s) determining resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) / M. R. Simón, F. M. Ayala, *et al.,* // Euphytica. – 2007. – Vol. 154. – P. 249–254.

1095. Simonetti M. C. Quantitative trait loci influencing free-treshing habit in tetraploid wheats / M. C. Simonetti, M. P. Bellomo, G. Laghetti, *et al.,* // Genet Res Crop Evol. – 1999. – Vol. 46. – P. 267–271.

1096. Simons K. J. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q / K. J. Simons, J. P. Fellers, H. N. Trick, *et al.,* // Genetics. – 2006. – Vol. 172. – P. 547–555.

1097. Singh D. Postulation of leaf (brown) rust resistance genes in 70 wheat cultivars grown in the United Kingdom / D. Singh, R. F. Park, R. A. McIntosh // Euphytica. – 2001. – Vol. 120. – P. 205–218.

1098. Singh R. P. Identification and mapping of gene *Yr31* for resistance to stripe rust in *Triticum aestivum* cultivar Pastor / R. P. Singh, H. M. William, J. Huerta-Espino, M. Crosby // Proc 10th Intern Wheat Genet Symp. / ed. N. E. Pogna. – Paestum, Italy, 2003. – Vol. 1. – P. 411–413.

1099. Singh R.P. Mapping Yr28 and other genes for resistance to stripe rust in wheat / R.P. Singh, J.C. Nelson, M.E. Sorrells // Crop Sci. – 2000. – Vol. 40. – P. 1148–1155.

1100. Singrün, C. Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar Virest is a member of the complex Pm1 locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) / C. Singrün, S. L. K. Hsam, L. Hartl, F. J. Zeller, V. Mohler // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 1420–1424.

1101. Sinskaya, E. N. The wheat origin / E. N. Sinskaya // Problemi botaniki (Russ). – 1955. – Vol. 2. – P. 5–73.

1102. Skinner D. Z. Freezing tolerance of winter wheat plants frozen in saturated soil / D. Z. Skinner, B. Mackey // Field Crops Res. – 2009. – Vol. 113. – P. 335–341.

1103. Skinner J. Structural, functional, and phylogenetic characterization of a large *Cbf* gene family in barley / J. Skinner, J. Zitzewitz, P. Szűcs, *et al.,* // Plant Mol Biol. – 2005. – Vol. 59. – P. 533–551.

1104. Slafer G. A. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective / G. A. Slafer // Ann Appl Biol. – 2003. – Vol. 142. - N. 2. – P. 117–128.

1105. Slageren M.W. A Monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (Poaceae) / Slageren, M. W. // Wageningen Agricultural University Papers. – 1994. – Vol. 94-7. – P. 512.

1106. Slykhuis J. Confirmation of *Polymyxa graminis* as a vector of Wheat spindle streak mosaic virus / J. Slykhuis, D. Barr // Phytopathology. – 1978. – Vol. 68. – P. 639–643.

1107. Slykhuis J. Differentiation of transmission and incubation temperatures for wheat spindle streak mosaic virus / J. Slykhuis // Phytopathology. – 1974. – Vol. 64. – P. 554–557.

1108. Smale M. Dimensions of diversity in modern spring bread wheat in developing countries from 1965 / M. Smale, M. P. Reynolds, M. Warburton, B. Skovmand, R. Trethowan, R. P. Singh, I. Ortiz-Monasterio, J. Crossa // Crop Sci. – 2002. – Vol. 42. – P. 1766–1779.

1109. Smith J. C. S. Changes in pedigree backgrounds of Pioneer brand maize hybrids widely grown from 1930 to 1999 / J. C. S. Smith, D. N. Duvick, O. S. Smith, *et al.,* // Crop Sci. – 2004. – Vol. 44. – P. 1935–1946.

1110. Smith K. P. Host genetic effect on deoxynivalenol accumulation in *Fusarium* head blight of barley / K. P. Smith, C. K. Evans, R. Dill-Macky, *et al.,* // Phytopathology. – 2004. – Vol. 94. – P. 766–771.

1111. Smith K. US preparations for potential introduction of Ug99 strains of wheat steam rust / K. Smith, M. Draper, K. Simmons, *et al.,* // Outlooks Pest Manag. – 2009. – Vol. 20. – P. 148–152.

1112. Smith P. The development of a STS marker linked to a yellow rust resistance derived from the wheat cultivar Moro / P. Smith, R. Koebner, L. Boyd // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 1278–1282.

1113. Snape J. W. Dissecting gene × environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis / J. W. Snape, M. J. Foulkes, J. Simmonds, M. Leverington, L. Fish, Y. Wang, M. Ciavarrella // Euphytica. – 2007. – Vol. 154, № 3. – P. 401–408.

1114. Snape, J. W. Mapping genes for flowering time and frost tolerance in cereals using precise genetic stocks / J. W. Snape, R. Sarma, S. A. Quarrie, L. Fish, *et al.*, // Euphytica. – 2001. – Vol. 120, N 309. – P. 309–315.

1115. Snijders C. H. A. The inheritance of resistance to head blight caused by *Fusarium culmorum* in winter wheat / C. H. A. Snijders // Euphytica. – 1990. – Vol. 50. – P. 11–18.

1116. Somers D. J. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / D. J. Somers, P. Issac, K. Edwards // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 1105–1114.

1117. Somers D. J. Assembling complex genotypes to resist *Fusarium* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / D. J. Somers, J. Thomas, R. DePauw, S. Fox, G. Humphreys, G. Fedak // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 1623–1631.

1118. Somers D. J. Mining single nucleotide polymorphisms from hexaploid wheat ESTs / D. J. Somers, R. Kirkpatrick, M. Moniwa, A. Walsh // Genome. – 2003. – Vol. 49. – P. 431–437.

1119. Somers D. J. Molecular mapping of novel genes controlling *Fusarium* head blight resistance and deoxynivalenol in spring wheat / D. J. Somers, G. Fedak, M. Savard // Genome. – 2003. – Vol. 46. – P. 555–564.

1120. Song Q. J. Characterization of trinucleotide SSR motifs in wheat / Q. J. Song, E. W. Fickus, P. B. Cregan // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 286–293.

1121. Song Q. J., Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat / Q. J. Song, J. R. Shi, S. Singh, E. W. Fickus, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 550–560.

1122. Song X-J. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase / X-J. Song, W. Huang, M. Shi, *et al.*, // Nat Genet. – 2007. – Vol. 39, N 5. – P. 623–630.

1123. Sorokina S. A. Observed atmospheric coupling between Barents Sea ice and the warm-Arctic cold-Siberian anomaly pattern / S. A. Sorokina, C. Li, J. J. Wettstein, N. G. Kvamstø // J Clim. – 2016. – Vol. 29. – P. 495–511.

1124. Sorrells M. E. Reconstruction of the synthetic W7984 × Opata M85 wheat reference population / M. E. Sorrells, J. P. Gustafson, D. Somers, S. Chao, *et al.*, // Genome. – 2011. – Vol. 54. – P. 875–882.

1125. Sourdille P. An update of the Courtot x Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat / P. Sourdille, T. Cadalen, S. Guyomarc, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 530–538.

1126. Sourdille P. Detection of QTL for heading date and photoperiod response in wheat using a doubled-haploid population / P. Sourdille, J. W. Snape, T. Cadalen, *et al.*, // Genome. – 2000. – Vol. 43. – P. 487–494.

1127. Sourdille P. Linkage between RFLP markers and genes affecting kernel hardiness in wheat / P. Sourdille, M.R. Perretant, G. Charmet, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 93. – P. 580–586.

1128. Sourdille P. Molecular and physical mapping of genes affecting awning in wheat / P. Sourdille, T. Cadalen, G. Gay, *et al.*, // Plant Breed. – 2002. – Vol. 121. – P. 320–324.

1129. Spannagl M. PGSB PlantsDB: updates to the database framework for comparative plant genome research / M. Spannagl, T. Nussbaumer, K. C. Bader, *et al.*, // Nucleic Acids Res. – 2016. – Vol. 44. – P. 1141– 1147.

1130. Spannagl M. TransPLANT resources for *Triticeae* genomic data / M. Spannagl, M. Alaux, M. Lange, D. M. Bolser, K. C. Bader // The Plant Genome. – 2016. – Vol. 9. – P. 1–13.

1131. Spanu P. D. Genome expansion and gene loss in powdery mildew fungi reveal trade-offs in extreme parasitism / P. D. Spanu, J. C. Abbott, J. Amselem, *et al.*, // Science. – 2010. – Vol. 330. – P. 1543–1546.

1132. Specht C. Results of a long-term storage test with rye (*Secale cereale* L.) at different storage temperatures and media / C. Specht, A. Börner // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1998. – Vol. 45. – P. 483–488.

1133. Spielmeyer W. NBS-LRR sequence is associated with leaf and stripe rust resistance on the end of homoeologous chromosome group 1S of wheat / W. Spielmeyer, L. Huang, H. Bariana, A. Laroche, B.S. Gill, E.S. Lagudah // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 101. – P. 1139–1144.

1134. Spielmeyer W. Rice genome sequence expedites fine mapping of durable, broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat *Triticum aestivum* / W. Spielmeyer, E. S. Lagudah // Proc 10th Intern Wheat Genet Symp. / ed. N. E. Pogna. – Paestum, Italy, 2003. – Vol. 1. – P. 414–416.

1135. Springer N. M. Allelic variation and heterosis in maize: How do two halves make more than a whole? / N. M. Springer, R. M. Stupar // Genome Research. – 2007. – Vol. 17. – P. 264–275.

1136. Sreenivasulu N. A genetic playground for enhancing grain number in cereals / N. Sreenivasulu, T. Schnurbusch // Trends in Plant Science. – 2012. – Vol. 17. – P. 91–101.

1137. Srinivasachary G. N. Susceptibility to *Fusarium* head blight is associated with the *RhtD1b* semi-dwarfing allele in wheat / G. N. Srinivasachary, N. Gosman, A. Steed, J. Simmonds, M. Leverington-Waite, Y. Wang, J. Snape, P. Nicholson // Theor Appl Genet. – 2008. – Vol. 116. – P. 1145–1153.

1138. Stachel M. Application of microsatellites in wheat (*Triticum aestivum* L.) for studying genetic differentiation caused by selection for adaptation and use / M. Stachel, T. Lelley, H. Grausgruber, J. Vollmann // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 242–248.

1139. Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JoinMap / P. Stam // Plant J. – 1993. – Vol. 3. – P. 739–744.

1140. Steffenson B. J. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophorateres f. teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley / B. J. Steffenson, P. M. Hayes, A. Kleinhofs // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 92. – P. 552–558.

1141. Stein N. A new DNA extraction method for high-throughput marker analysis in a large genome species like *Triticum aestivum* L. / N. Stein, G. Herren, B. Keller // Plant Breed. – 2001. – Vol. 120. – P. 354–356.

1142. Stein N. The eukaryotic translation initiation factor 4E confers multiallelic recessive *Bymovirus* resistance in *Hordeum vulgare* (L.) / N. Stein, D. Perovic, J. Kumlehn, *et al.,* // Plant J. – 2005. – Vol. 42. – P. 912–922.

1143. Steiner B. Molecular mapping of resistance to *Fusarium* head blight in the spring wheat cultivar Frontana / B. Steiner, M. Lemmens, M. Griesser, U. Scholz, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 215–224.

1144. Stephenson P. Fifty new microsatellite loci for the wheat genetic map / P. Stephenson, G. Bryan, J. Kirby, A. Collins, K. M. Devos, C. Busso, M. D. Gale // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 946–949.

1145. Stich B. Comparison of mixed-model approaches for association mapping / B. Stich, J. Möhring, H. Piepho, *et al.,* // Genetics. – 2008. – Vol. 178. – P. 1745–1754.

1146. Stich B. Linkage disequilibrium in European elite maize germplasm investigated with SSRs / B. Stich, A. E. Melchinger, M. Frisch, H. P. Mauer, M. Heckenberger // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 723–730.

1147. Stich B. Multi-trait association mapping in sugar beet (*Beta vulgaris* L) / B. Stich, H. P. Piepho, B. Schulz, A. E. Melchinger // Theor Appl Genet. – 2008. – Vol. 117. – P. 947–954.

1148. Stich, B. Potential causes of linkage disequilibrium in a European maize breeding program investigated with computer simulations / B. Stich, A. E. Melchinger, H. P. Piepho, *et al.,* // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 115. – P. 529–536.

1149. Stojałowski S. Identification of sterility-inducing cytoplasms in rye using the plasmotype–genotype interaction test and newly developed SCAR markers / Stojałowski, S., Łapiński, M., Szklarczyk, M. // Theor Appl Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 627–633.

1150. Stojałowski S. Rye SCAR markers for male fertility restoration in the P cytoplasm are also applicable to marker-assisted selection in the C cytoplasm / Stojałowski, S., Jaciubek, M., Masojć, P // J Appl Genet. – 2005. – Vol. 46. – P. 371–373.

1151. Stracke S. Molecular mapping of the photoperiod response gene ea7 in barley / Stracke, S., Börner, A. // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 797–800.

1152. Stuthman D.D. Breeding crops for durable resistance to disease / Stuthman, D. D., Leonard, K. J., & Miller-Garvin, J. // Adv. Agron. – 2007. – Vol. 95. – P. 319–367.

1153. Su Z. Identification and development of a functional marker of TaGW2 associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / Z. Su, C. Hao, L. Wang, Y. Dong, X. Zhang // Theor Appl Genet. – 2011. – Vol. 122, N 1. – P. 211–223.

1154. Sun D. Molecular diversity and association mapping of quantitative traits in Tibetan wild and worldwide originated barley (*Hordeum vulgare* L.) germplasm / Sun, D., Ren, W., Sun, G, Peng, J. // Euphytica. – 2011. – Vol. 178. – P. 31–43.

1155. Sun G.L. Identification of molecular markers linked to the Yr15 stripe rust resistance gene of wheat originated in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides* / Sun, G.L., Fahima, T., Korol, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1997. – Vol. 95. – P. 622 – 628.

1156. Sun Q. Microsatellite marker for yellow rust resistance gene Yr5 in wheat introgressed from spelt wheat / Sun, Q., Wei, Y., Ni, *et al.,* // Plant Breed. – 2002. – Vol. 121. – P. 539–541.

1157. Sun X.Y. Li S-S: QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat / Sun, X.Y., Wu, K., Zhao, *et al.,* // Euphytica. – 2009. – Vol. 165, N 3. – P. 615–624.

1158. Sutka J. Physical mapping of the Vrn-A1 and Fr1 genes on chromosome 5A of wheat using deletion lines / Sutka, J., Galiba, G., Vagujfalvi, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1999. – Vol. 99. – P. 199–202.

1159. Swanston J.S. Using molecular markers to determine barleys most suitable for malt distilling / J. S. Swanston, W. T. B. Thomas, W. Powell, *et al.,* // Mol Breeding. – 1999. – Vol. 5. – P. 103–109.

1160. Szabo A.T. Notes on the taxonomy of farro / A.T. Szabo, K. Hammer // Hulled Wheat: Hulled wheats, Proc. of the First Int. Workshops, Castelvecchio Pascoli. – Castelvecchio Pascoli, Tuscany, Italy, 1996. – P. 2–40.

1161. Szucs P. Positional relationships between photoperiod response QTL and photoreceptor and vernalization genes in barley / Szucs, P. // Theor Appl Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 1277–1285.

1162. Takahashi R. Description of genetic stocks: BGS 0009 Dense spike / R. Takahashi // Barley Genetics Newsletter. – 1972. – Vol. 2. – P. 174.

1163. Takahashi R. Studies on resistance to yellow mosaic disease in barley. I. Tests for varietal reactions and genetic analysis of resistance to the disease / Takahashi, R., Hayashi, J., Inouye, T., Moriya, I., Hirao, C. // Berichte des Ohara Instituts für landwirtschaftliche Biologie, Okayama Universität. – 1973. – Vol. 16. – P. 1–17.

1164. Takahashi Y. Hd6, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the α subunit of protein kinase CK2 / Y. Takahashi, A. Shomura, T. Sasaki, M. Yano, // Proc Natl Acad Sci USA. – 2001. – T. 98. – C. 7922–7927.

1165. Takeda K. Gramine increase associated with rapid and transient systemic resistance in barley seedlings induced by mechanical and biological stresses / K. Takeda, T. Shiraishi // Plant Cell Physiol. – 2001. – Vol. 42. – P. 1103–1111.

1166. Takumi S. Molecular cloning of three homoeologous cDNAs encoding orthologs of the maize KNOTTED1 homeobox protein from young spikes of hexaploid wheat / Takumi, S., Kosugi, T., Murai, K., Mori, N., Nakamura, C. // Gene. – 2000. – Vol. 249. – P. 171–181.

1167. Talbert L.E. Development of PCR markers linked to resistance to wheat streak mosaic virus in wheat / Talbert, L.E., Bruckner, P.L., Smith, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 1996. – Vol. 93. – P. 463 – 467.

1168. Tanabe S. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, dwarf11, with reduced seed length / S. Tanabe, M. Ashikari, S. Fujioka, *et al.*, // Plant Cell. – 2005. – Vol. 17. – P. 776–790.

1169. Tanksley S. RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science / Tanksley, S. D., Young, N. D., Paterson, A. H., Bonierbale, M. W. // Bio/Technology. – 1989. – Vol. 7. – P. 257–264.

1170. Tanksley S.D. High-density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes / Tanksley, S. D., Ganal, M. W., Prince, J. P., De Vicente, M. C., Bonierbale, M. W., Broun, P., Martin, G. B. // Genetics. – 1992. – Vol. 132. – P. 1141–1160.

1171. Tao W. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene Pm6 in wheat by RFLP analysis / Tao, W., Liu, D., Liu, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 564–568.

1172. Taramino G. Simple sequence repeats for germplasm analysis and mapping in maize / G. Taramino, S. Tingey // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 277–287.

1173. Taylor C. A molecular genetic map of the long arm of chromosomes 6R of rye incorporating the cereal cyst nematode resistance gene, CreR / C. Taylor, K.W. Shepherd, P. Langridge // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 1000–1012.

1174. Taylor C.A. A molecular genetic map of the long arm of chromosomes 6R of rye incorporating the cereal cyst nematode resistance gene, CreR / Taylor, C., Shepherd, K.W., Langridge, P. // Theor Appl Genet. – 1998. – Vol. 97. – P. 1000–1012.

1175. Teulat B. This D: QTL for grain carbon isotope discrimination in field-grown barley / B. Teulat, O. Merah, X. Sirault, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 106. – P. 118–126.

1176. The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture // Food and Agriculture Organization of the United Nations. – Rome, 1998. – 510 p.

1177. Theissen G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house / G. Theissen // Current Opinion in Plant Biology. – 2001. – Vol. 4. – P. 75–85.

1178. Thiel T. Exploiting EST databases for the developement and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L / Thiel, T., Michalek, W., Varshney, R., Graner, A. // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 106. – P. 411–422.

1179. Thomashow M.F. Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms / M. F. Thomashow // Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. – 1999. – Vol. 50. – P. 571–599.

1180. Thomma B. Of PAMPs and effectors: the blurred PTI-ETI dichotomy / B. Thomma, T. Nurnberger, M. Joosten // Plant Cell. – 2011. – Vol. 23. – P. 4–15.

1181. Thompson B.E. Translational biology: from Arabidopsis flowers to grass inflorescence architecture / B. E. Thompson, S. Hake // Plant Physiology. – 2009. – Vol. 149. – P. 38–45.

1182. Thompson J.B. Selection for heterozygotes during inbreeding / J. B. Thompson, H. Rees // Nature. – 1956. – Vol. 177. – P. 385–386.

1183. Thornton K. Libsequence: a C++ class library for evolutionary genetic analysis / K. Thornton // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19. – P. 2325–2327.

1184. Thuillet A.C. Direct estimation of mutation rate for 10 microsatellite loci in durum wheat, *Triticum turgidum* (L) / A. C. Thuillet, D. Bru, J. David // Thell. ssp durum desf. Molecular Biology and Evolution. – 2002. – Vol. 19. – P. 122–125.

1185. Tian N. Development of dominant nuclear male-sterile lines with a blue seed marker in durum and common wheat / N. Tian, Z. Q. Liu // Plant Breeding. – 2001. – Vol. 120. – P. 79–81.

1186. Tibshirani R. Regression shrinkage and selection via the lasso / R. Tibshirani // Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological. – 1996. – Vol. 58. – P. 267–288.

1187. Tondelli A. Mapping regulatory genes as candidates for cold and drought stress tolerance in barley / Tondelli, A., Francia, E., Barabaschi, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 445–454.

1188. Tondelli A. QTL for barley yield adaptation to Mediterranean environments in the 'Nure' x 'Tremois' biparental population / Tondelli, A., Francia, E., Visioni, *et al.,* // Euphytica. – 2014. – V. 197. – P. 73–86.

1189. Toomajian C. A nonparametric test reveals selection for rapid flowering in the Arabidopsis genome / C. Toomajian // PLoS Biol. – 2006. – Vol. 4. – P. 137.

1190. Tóth B. Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat / Tóth, B., Galiba, G., Fehér, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2003. – Vol. 107. – P. 509–514.

1191. Treangen T.J. Repetitive DNA and next-generation sequencing: computational challenges and solutions / T. J. Treangen, S. L. Salzberg // Nat. Rev. Genet. – 2012. – Vol. 13. – P. 36–46.

1192. Trethowan R. The genetic basis of the Green Revolution in wheat production / R. Trethowan, M. P. Reynolds, *et al.,* // Plant Breed. Rev. – 2007. – Vol. 28. – P. 39–58.

1193. Trevaskis B. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals / B. Trevaskis, M. N. Hemming, E. S. Dennis, W. J. Peacock // Trend in Plant Science. – 2007. – Vol. 12. – P. 352–357.

1194. Trnka M. Changing regional weather-crop yield relationship across Europe between 1901 and 2012 / M. Trnka, J.E. Olesen, K.C. Kersebaum, *et al.,* // Climate Research. – 2016. – Vol. 70. – P. 195–214.

1195. Tsunewaki K. Origin of polyploid wheats revealed by RFLP analysis / K. Tsunewaki, S. Takumi, N. Mori, *et al.,* // Nuclear and Organellar Genomes of Wheat Species / ed. T. Sasaki, T. Kinoshita. – Yokohama, Japan : Kihara Memorial Foundation, 1991. – P. 31–39.

1196. Turner A. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaption to photoperiod in barley / A. Turner, J. Beales, S. Faure, *et al.,* // Science. – 2005. – Vol. 310. – P. 1031–1034.

1197. Turner A.S. Evaluation of diagnostic and quantitative PCR for the identification and severity assessment of eyespot and sharp eyespot in winter wheat / Turner, A.S., Nicholson, P., Edwards, S. G., Bateman, G. L., Morgan, L. W., Todd, A. D., Nuttall, M. // Plant Pathol. – 2001. – Vol. 50. – P. 463–469.

1198. Tyrka M. Development of the single nucleotide polymorphism marker of the wheat Lr1 leaf rust resistance gene / M. Tyrka, L. Blaszczyk, J. Chelkowski, *et al.,* // Cell Mol Biol Letters. – 2004. – Vol. 9. – P. 879–889.

1199. Tzin V. New insights into the shikimate and aromatic amino acids biosynthesis pathways in plants / V. Tzin, G. Galili // Mol. Plant. – 2010. – Vol. 3. – P. 956–972.

1200. Uauy C. High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene Yr36 from Triticum turgidum ssp. dicoccoides is closely linked to the grain protein content locus Gpc-B1 / Uauy, C., Brevis, J. C., Chen, X, *et al.,* // Theor. Appl. – 2005. – Vol. 112. – P. 97–105.

1201. Unterseer S. A comprehensive study of the genomic differentiation between temperate Dent and Flint maize / S. Unterseer, S.D. Pophaly, R. Peis, *et al.,* // Genome Biol. Evol. – 2016. – Vol. 17. – P. 137.

1202. Unterseer S. A powerful tool for genome analysis in maize: development and evaluation of the high density 600 k SNP genotyping array / S. Unterseer, E. Bauer, G. Haberer, *et al.,* // BMC Genomics. – 2014. – Vol. 15. – P. 823.

1203. Utz H. F. PLABSTAT – Ein Computerprogramm zur statistischen Analyse von pflanzenzüchterischen Experimenten / H. F. Utz. – Saatgutforschungund Populationsgenetik: Institut für Pflanzenzüchtung, 2011. – 46 s.

1204. Utz H.F. Bias and sampling error of the estimated proportion of genotypic variance explained by quantitative trait loci determined from experimental data in maize using cross validation and validation

with independent samples / H.F. Utz, A.E. Melchinger, C.C. Schön // Genetics. – 2000. – Vol. 154. – P. 1839–1849.

1205. Utz H.F. Bias and sampling error of the estimated proportion of genotypic variance explained by quantitative trait loci determined from experimental data in maize using cross validation and validation with independent samples / H. F. Utz, A. E. Melchinger, C. C. Schön // Genetics. – 2000. – Vol. 154. – P. 1839–1849.

1206. Utz H.F. Comparison of different approaches to interval mapping of quantitative trait loci / Utz, H.F., Melchinger, A.E // Biometrics in Plant Breeding: Applications of Molecular Markers. Proceedings of the Ninth Meeting of the EUCARPIA Section Biometrics in Plant Breeding. – 1994. – P. 195–204.

1207. Utz H.F. PLABQTL a program for composite interval mapping of QTL / H. F. Utz, A. E. Melchinger // J. Agric. Genomics. – 1996. – Vol. 2. – P. 1–5.

1208. Uwatoko N. Epistasis among the three major flowering time genes in rice: coordinate changes of photoperiod sensitivity, basic vegetative growth and optimum photoperiod / N. Uwatoko, A. Onishi, Y. Ikeda, M. Kontani, A. Sasaki, K. Matsubara,Y. Sano // Euphytica. – 2008. – Vol. 163. – P. 167–175.

1209. Uyttewaal M. Characterization of *Raphanus sativus* pentatricopeptide repeat proteins encoded by the fertility restorer locus for Ogura cytoplasmic male sterility / M. Uyttewaal, N. Arnal, M. Quadrado, *et al.*, // The Plant Cell. – 2008. – Vol. 20. – P. 3331–3345.

1210. Vahl U. Multiple Endopeptidasen als biochemische Marker für die Resistenz von Winterweizen gegenüber *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton / Vahl, U., Müller, G., Thiele, A., Thiele, M. // Plant Breed. – 1987. – Vol. 99. – P. 218–225.

1211. Vaïanopoulos C. Widespread occurrence of Wheat spindle streak mosaic virus in Belgium / C. Vaïanopoulos, A. Legrève, C. Lorca, V. Moreau, S. Steyer, H. Maraite, C. Bragard, // Plant Dis. – 2006. – Vol. 90. – P. 723–728.

1212. Valárik M. A microlinearity study at the earliness per se gene Eps-Am1 region reveals an ancient duplication that preceeded the wheat-rice divergence / M. Valárik, A. M. Linkiewicz, J. Dubcovsky // Theor Appl Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 945–957.

1213. Vallega V. Resistance to accumulation of Soil-borne cereal mosaic virus in eight cultivars of *Triticum durum* Desf / V. Vallega, C. Rubies-Autonell, C. Ratti // Parasitica. – 2006. – Vol. 62. – P. 79–96.

1214. Van Deynze A.E. Comparative mapping in grasses / A.E. Van Deynze, J.C. Nelson, E.S. Yglesias, *et al.*, // Wheat relationships. Mol Gen Genet. – 1995. – Vol. 248. – P. 744–754.

1215. Van Koevering, M. Heritability of resistance in winter wheat to Wheat spindle streak mosaic virus / Van Koevering, M., Haufler, Z., Fulbright, *et al.*, // Phytopathology. – 1987. – Vol. 77. – P. 742–744.

1216. Van Mechelen, J.R. Molecular characterization of two lipoxygenases from barley / J.R. Van Mechelen, R.C. Schuurink, M. Smits, *et al.*, // Plant Mol. Biology. – 1999. – Vol. 39. – P. 1283–1298.

1217. Van Ooijen J.W. MapQTL® 4.0. Software for the calculation of QTL positions on genetic maps / J.W. Van Ooijen, M.P. Boer, R.C. Jansen, C. Maliepaard. – Wageningen, the Netherlands: Plant Research International, 2002. – 41 p.

1218. Vaquero F. Genetic mapping of isozyme loci in *Secale cereale* L / Vaquero, F., Rebordinos, L., Vences, F. J., De La Vega, M. P. // Theor Appl Genet. – 1990. – Vol. 80. – P. 88–94.

1219. Varshney R.K. Identifcation of eight chromosomes and a microsatellite marker on 1AS associated with QTL for grain weight in bred wheat / Varshney, R. K., Prasad, M., Roy, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2000. – Vol. 100. – P. 1290–1294.

1220. Varshney R.K. Integrated physical maps of 2DL, 6BS and 7DL carrying loci for grain protein content and pre-harvest sprouting tolerance in bread wheat / Varshney, R.K., Prasad, M., Roy, J.K., Röder, *et al.*, // Cereal Res Comm. – 2001. – Vol. 29, N 1-2. – P. 33–40.

1221. Vavilov N.I. The phyto-geographical basis for plant breeding / N.I. Vavilov // Theoretical Basis for Plant Breeding – Moscow-Leningrad, 1935. – Vol. 1. – P. 17–75.

1222. Vergara I.A. CooVar: Co-occurring variant analyzer / I. A. Vergara, C. Frech, N. Chen // BMC Research Notes. – 2012. – Vol. 5. – P. 1–7.

1223. Verma V. Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat / Verma, V., Worland, A.J., Savers, *et al.*, // Plant Breed. – 2005. – Vol. 124. – P. 234–241.

1224. Vigouroux Y. Rate and pattern of mutation at microsatellite loci in maize / Y. Vigouroux, J. S. Jaqueth, Y. Matsuoka // Molecular Biology and Evolution. – 2002. – Vol. 19. – P. 1251–1260.

1225. Virmani S.S. Current status and future prospects for breeding hybrid rice and wheat / S. S. Virmani, I. B. Edwards // Advances in Agronomy. – 1983. – Vol. 36. – P. 145–214.

1226. Visioni A. Genome-wide association mapping of frost tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) / Visioni, A., Tondelli, A., Francia, *et al.*, // BMC Genomics. – 2013. – Vol. 14, N 424. – P. 1-13.

1227. Visser E. A. Combined de novo and genome guided assembly and annotation of the Pinus patula juvenile shoot transcriptome / Visser, E. A., Wegrzyn, J. L., Steenkmap, *et al.*, // BMC Genomics. – 2015. – Vol. 16. – P. 1–13.

1228. Vogel O.A. Relation of glume strength and other characters to shattering in wheat / O. A. Vogel // American Society of Agronomy. – 1941. – Vol. 33. – P. 583–589.

1229. Von Korff M. AB-QTL analysis in spring barley. I. Detection of resistance genes against powdery mildew, leaf rust and scald introgressed from wild barley / M. Von Korff, H. Wang, J. Leon, K. Pillen // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 583–590.

1230. Von Korff M. Quantitative trait loci associated with adaptation to Mediterranean dryland conditions in barley / Von Korff, M., Grando, S., Del Greco, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2008. – Vol. 117. – P. 653–669.

1231. Von Zitzewitz J. The Genetics of Winterhardiness in Barley: Perspectives from Genome-Wide Association Mapping / Von Zitzewitz, J., Cuesta-Marcos, A., Condon, F, *et al.*, // The Plant Genome. – 2011. – Vol. 4. – P. 76–91.

1232. Vos P. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting / P. Vos, R. Hogers, M. Bleeker, *et al.*, // Nucleic Acids Res. – 1995. – Vol. 23. – P. 4407–4414.

1233. Vosman B. Standardization and application of microsatellite markers for variety identification in tomato and wheat / B. Vosman, R. Cooke, M. Ganal, *et al.*, // International Society for Horticultural Science : Proc Plant & Animal Genome VIII Conference. – San Diego, CA, USA, 2000. – P. 307-316.

1234. Voss-Fels K. Understanding and utilizing crop genome diversity via high-resolution genotyping / K. Voss-Fels, R. J. Snowdon // Plant Biotechnol. J. – 2015. – Vol. 14. – P. 1086–1094.

1235. Waldron B.L. RFLP mapping of QTL for Fusarium head blight resistance in wheat / Waldron, B. L., Moreno-Sevilla, B., Anderson, *et al.*, // Crop Sci. – 1999. – Vol. 39. – P. 805–811.

1236. Walkowiak S. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding / S. Walkowiak, L. Gao, C. Monat, G. Haberer, *et al.*, // Nature. – 2020. – Vol. 588. – P. 277–283.

1237. Waltz E. Tiptoeing around transgenics / E. Waltz // Nature Biotechnology. – 2012. – Vol. 30. – P. 215–217.

1238. Wang G. Association of barley photoperiod and vernalization genes with flowering time and agronomic traits in a BC2DH population and a set of wild barley introgression lines / G. Wang, I. Schmalenbach, M. von Korff, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2010. – Vol. 120. – P. 1559–1574.

1239. Wang J. Mapping a major QTL for malt extract of barley from a cross between TX9425 x Naso Nijo / Wang, J., Yang, J., Zhang, *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2015. – Vol. 128. – P. 943–952.

1240. Wang L. Identifiying loci influencing 1,000-kernel weight in wheat by microsatellite screening for evidence of selection during breeding / Wang, L., Ge, H., Hao, C., Dong, Y., Zhang, X. // PloS ONE. – 2012. – Vol. 7. – P. 29432.

1241. Wang S. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array / Wang, S., Wong, D., Forrest, K., Allen, A., Chao, S., Huang, B. E., Akhunov, E. // Plant Biotechnology Journal. – 2014. – Vol. 12, N 6. – P. 787–796.

1242. Wang S. Windows QTL Cartographer 2.5 / S. Wang, C. J. Basten, Z. B. Zeng. – Raleigh, NC, USA: Department of Statistics, North Carolina State University, 2006. – 32 p.

1243. Wang Y. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew / YWang, Y., Cheng, X., Shan, Q, *et al.*, // Nature Biotechnology. – 2014. – Vol. 32. – P. 947–951. – DOI: 10.1038/nbt.2969.

1244. Wang Y. The accuracy of prediction of genomic selection in elite hybrid rye populations surpasses the accuracy of marker-assisted selection and is equally augmented by multiple field evaluation locations and test years / Y. Wang, M. F. Mette, T. Miedaner, *et al.,* // BMC Genomics. – 2014. – Vol. 15, N 556. – P. 1-12.

1245. Wanous M.K. A genetic map of rye chromosome 1R integrating RFLP and cytogenetic loci / M. K. Wanous, J. P. Gustafson // Theor Appl Genet. – 1995. – Vol. 91. – P. 720–726.

1246. Wanous M.K. RFLP maps of rye chromosomes 6R and 7R including terminal C-bands / M. K. Wanous, P. Goicoechea, J. P. Gustafson // Genome. – 1995. – Vol. 38. – P. 999–1004.

1247. Waugh R. The emergence of whole genome association scans in barley / R. Waugh, J. L. Jannink, G. J. Muehlbauer, L. Ramsay // Curr. Opin. Plant Biol. – 2009. – Vol. 12. – P. 218–222.

1248. Weber W.E. Genetic Markers in Plant Breeding / W. E. Weber, G. Wricke // Adv. Plant Breeding. – 1994. – Vol. 16. – P. 105–111.

1249. Wegmann D. ABCtoolbox: a versatile toolkit for approximate Bayesian computations / Wegmann, D., Leuenberger, C., Neuenschwander, S., Excoffier, L. // BMC Bioinformatics. – 2010. – Vol. 11. – P. 116.

1250. Wehling P. Electrophoretic analysis of 10 enzyme systems in rye: linkage relationships and chromosomal location of isozyme loci / P. Wehling // EUCARPIA Meeting Cereal Section Rye: Proc. EUCARPIA Meeting Cereal Section Rye. – Svalov, Sweden, 1985. – P. 101–124.

1251. Wei F.S. Genome dynamics and evolution of the Mla (powdery mildew) resistance locus in barley / F. S. Wei, R. A. Wong, R. P. Wise // Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 1903–1917.

1252. Weir B.S. Estimating F-statistics for the analysis of population structure / B. S. Weir, C. C. Cockerham // Evolution. – 1984. – Vol. 38. – P. 1358–1370.

1253. Weir, B. S. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. / B. S. Weir // Genetic Data Analysis II. – Sinauer, Sunderland, MA, 1996. – P. 59–77.

1254. Welbank P.J. Dependence of Yields of Wheat Varieties on their Leaf Area Durations / P. J. Welbank, S. A. W. French, K. J. Witts // Annals of Botany. – 1966. – Vol. 30, N 2. – P. 291–299.

1255. Welsh J. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers / J. Welsh, M. McClelland // Nucleic Acid Res. – 1990. – Vol. 18. – P. 7213–7218.

1256. Weng Y. Comparison of homoeologous group-6 short arm physical maps of wheat and barley reveals a similar distribution of recombinogenic and gene-rich regions / Y. Weng, M. D. Lazar // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 1078–1085.

1257. Weng Y. Microsatellite markers associated with two *Aegilops tauschii*-derived greenbug resistance loci in wheat / Weng, Y., Li, W., Devkota, R.N., Rudd, J.C. // Theor Apll Genet. – 2005. – Vol. 110. – P. 462–469.

1258. Werner K. Localisation and combination of resistance genes against soil-borne viruses of barley (BaMMV, BaYMV) using doubled haploids and molecular markers / K. Werner, W. Friedt, F. Ordon // Euphytica. – 2007. – Vol. 158. – P. 323–32.

1259. Werner K. Strategies for pyramiding resistance genes against the barley yellow mosaic virus complex (BaMMV, BaYMV, BaYMV-2 / K. Werner, W. Friedt, F. Ordon // Mol. Breeding. – 2005. – Vol. 16. – P. 45–55.

1260. White J. The genetic diversity of UK, US and Australian cultivars of *Triticum aestivum* measured by DArT markers and considered by genome / J. White // Theor Appl Genet. – 2008. – Vol. 116. – P. 439–453.

1261. Wicker T. A whole-genome snapshot of 454 sequences exposes the composition of the barley genome and provides evidence for parallel evolution of genome size in wheat and barley / T. Wicker, S. Taudien, A. Houben, B. Keller, *et al.,* // Plant J. – 2009. – Vol. 59. – P. 712–722.

1262. Wicker T. TREP: a database for Triticeae repetitive elements / T. Wicker, D. E. Matthews, B. Keller // Trends Plant Sci. – 2002. – Vol. 7. – P. 561–562.

1263. Wilcoxon F. Individual comparisons by ranking methods / F. Wilcoxon // Biometrics Bulletin. – 1945. – Vol. 1. – P. 80–83.

1264. William H.M. Detection of quantitative trait loci associated with leaf rust resistance in bread wheat / William, H. M., Hoisington, D., Singh, R. P., Gonzalez-de-Leon, D. // Genome. – 1997. – Vol. 40. – P. 253–260.

1265. William H.M. Molecular marker service laboratory at CIMMYT: An interface between the laboratory and the field / William, H.M., Crosby, M., Trethowan, R, *et al.,* // Tenth Intern. Wheat Genet. Symp., Paestum Italy. – 2003. – Vol. 2. – P. 852–854.

1266. William H.M. Wheat breeding assisted by markers: CIMMYT's experience / H. M. William, R. Trethowan, F. M. Crosby-Galvan // Euphytica. – 2007. – Vol. 157. – P. 307–319.

1267. William M. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene Lr46 and its association with stripe rust resistance gene Yr29 in wheat / William, M., Singh, R. P., Huerta-Espino, J, *et al.,* // Phytopathology. – 2003. – Vol. 93. – P. 153–159.

1268. Williams J.G. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers / Williams, J.G., Kubelik, A.R., Livak, *et al.,* // Nucleic Acids Res. – 1990. – Vol. 18. – P. 6531–6535.

1269. Williams K. Mapping of the root lesion nematode (*Pratylenchus neglectus*) resistance gene Rlnn1 in wheat / Williams, K., Taylor, S., Bogacki, P., Pallotta, *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2002. – Vol. 104. – P. 874 – 879.

1270. Williams K.J. Development of a PCR-based allele-specific assay from an RFLP probe linked to resistance to cereal cyst nematode in wheat / K. J. Williams, J. M. Fisher, P. Langridge // Genome. – 1996. – Vol. 39. – P. 798–801.

1271. Wilson J.A. Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevii* cytoplasm / J. A. Wilson, W. M. Ross // Wheat Information Service (Kyoto. – 1962. – Vol. 14. – P. 29–30.

1272. Wimmer V. Genome-wide prediction of traits with different genetic architecture through efficient variable selection / Wimmer, V., Lehermeier, C., Albrecht, *et al.,* // Genetics. – 2013. – Vol. 195. – P. 573–587.

1273. Wimmer V. synbreed: a framework for the analysis of genomic prediction data using R / V. Wimmer, T. Albrecht, H. Auinger, C. Schön // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28. – P. 2086–2087.

1274. Winfield M.O. High-density SNP genotyping array for hexaploid wheat and its secondary and tertiary gene pool / Winfield, M. O., Allen, A. M., Burridge, A. J., Barker, G. L., Benbow, H. R, *et al.,* // Plant Biotechnol. J. – 2016. – Vol. 14. – P. 1195–1206.

1275. Winzeler M. Resistance of European winter wheat germplasm to leaf rust / M. Winzeler, Á. Mesterházy, R. Park // Agronomie. – 2000. – Vol. 20. – P. 783–792.

1276. Wise R.P. Genomics of biotic interactions in the Triticeae / R. P. Wise, N. Lauter, L. J. Szabo, P. Schweizer // Genetics and Genomics of the Triticeae / ed. G. J. Muehlbauer, C. Feuillet, V. – New York: Springer, 2009. – Vol. 7. – P. 559–589.

1277. Wise R.P. Transcript profiling in host-pathogen interactions / R. P. Wise, M. J. Moscou, A. J. Bogdanove, S. A. Whitham // Annu. Rev. Phytopathol. – 2007. – Vol. 45. – P. 329–369.

1278. Wong M. Effectiveness of SC2053 as a chemical hybridizing agent for winter wheat: Importance of developmental stages and doses of application / M. Wong, A. Blouet, A. Guckert // Plant Growth Regulation. – 1995. – Vol. 16. – P. 243–248.

1279. Wooten D. Quantitative trait loci and epistasis for crown freezing tolerance in the ‘Kanota’ × ‘Ogle’ hexaploid oat mapping population / Wooten, D. R., Livingston III, D. P., Holland, J. B, *et al.,* // Crop Sci. – 2008. – V. 48. – P. 149–157.

1280. Worland A. J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats / A.J. Worland // Euphytica. – 1996. – V. 89. – P. 49-57.

1281. Worland A.J. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. I. The location of genes effecting height, daylenght insensitivity, hybrid dwarfism and yellow-rust resistance / A.J. Worland, C.N. Law // Z Pflanzenzüchtg. – 198. –V. 96. – P.331-345.

1282. Wricke G. An isozyme marker for pollen fertility restoration in the Pampa cms system of rye (*Secale cereale* L) / G. Wricke, P. Wilde, P. Wehling *et al.,* // Plant Breed. – 1993. – V. 111. - P. 290-294.

1283. Wricke G. Linkage between a major gene for powdery mildew resistance and an RFLP marker on chromosome 1R of rye / G. Wricke, P. Dill, P. Senft // Plant Breed. – 1996. – V. 115. – P. 71-73.

1284. Wright S. Evolution and genetics of populations / S. Wright. – Chicago: The University of Chicago Press. - 1978. – V.4. - P. 91.

1285. Wu Y. Accurate construction of consensus genetic maps via integer linear programming. IEEE / Y. Wu, T.J. Close, S. Lonardi // ACM Trans Comput Biol Bioinform. – 2011. – V.8. – P.381-394.

1286. Wu, T.D. Fast and SNP-tolerant detection of complex variants and splicing in short reads / T.D. Wu, S. Nacu // Bioinformatics.-2010. – V. 26. – P. 873-881.

1287. Wu, Y. Efficient and accurate construction of genetic linkage maps from the minimum spanning tree of a graph / Y. Wu Y, P.R. Bhat, T.J. Close *et al.,* // PLOS Genetics – 2008. – V.4. - №.10. - doi.org/10.1371/journal.pgen.1000212.

1288. Würschum T. Copy number variations of *Cbf* genes at the *Fr-A2* locus are essential components of winter hardiness in wheat. / T. Würschum, C.F.H. Longin, V. Hahn *et al.,* // Plant Journal. – 2017. - V.89. – P.764-773.

1289. Würschum T. Cross-validation in association mapping and its relevance for the estimation of QTL parameters of complex traits / T. Würschum, T. Kraft // Heredity. – 2014. – V. 122. – P.463-468.

1290. Würschum T. Genome-wide association mapping of agronomic traits in sugar beet. / T. Würschum, H.P. Maurer, T. Kraft *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2011. – V.123. – P.1121-1131.

1291. Xie D.X. RFLP-based genetic maps of the homoeologous group 5 chromosomes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / D.X. Xie, K.M. Devos, G. Moore *et al.,* // Theor Appl Genet. – 1993.– V. 87. – P. 70-74.

1292. Xing Q.H. Genetic analysis, molecular tagging and mapping of the thermo-sensitive genic male-sterile gene (wtms1) in wheat. / Q.H. Xing, Z.G. Ru, C.J. Zhou *et al.,* // Theoretical and Applied Genetics. – 2003. – V. 107. – P. 1500–1504.

1293. Xing Y. Genetic and Molecular Bases of Rice Yield / Y. Xing, Q. Zhang // Annu Rev Plant Biol. - 2010. – V.61. – P. 421-442.

1294. Xu C. De novo and comparative transcriptome analysis of cultivated and wild spinach / C. Xu, C. Jiao, Y. Zheng *et al.,* // Scientific Reports. – 2015. - V.5. - doi.org/10.1038/srep17706.

1295. Xu H. Mutation rate variation at human dinucleotide microsatellites / H. Xu, R. Chakraborty, Y.X. Fu // Genetics. – 2005. – V.170. – P. 305-312.

1296. Xu X.-Y. Mapping of QTL prolonging the latent period of Puccinia triticina infection in wheat / X.-Y. Xu, G.-H. Bai, B. F. Carver *et al.,* // Theor Appl Genet. - 2005. –V. 110. - P. 244 – 251.

1297. Xu Y. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice / Y. Xu, J.H. Crouch // Crop Sci. – 2008. - V.48. – P.391–407.

1298. Xu, S. Genomewide analysis of epistatic effects for quantitative traits in barley / S. Xu, Z. Jia // Genetics. – 2007. –V. 175. – P. 1955–1963.

1299. Xun X. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes / X. Xun, L. Xin, G. Song *et al.,* // Nat Biotechnol. – 2011. – V.30. –P. 105-111.

1300. Yamagihi, Y. Phylogenetic Differentiation Between Two Species of the Wild Diploid Wheats / Y. Yamagihi // Genbusha. –1987. – Kyoto, Japan – 187 P.

1301. Yamasaki M. A large-scale screen for artificial selection in maize identifies candidate agronomic loci for domestication and crop improvement. / M. Yamasaki, M.I. Tenaillon, I.V. Bi *et al.,* // Plant Cell. - 2005. - V.17. – P. 2859-2872.

1302. Yan L. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* / L. Yan L, A. Loukoianov, G. Tranquilli *et al.,* // Proc Natl Acad Sci USA. – 2003. – V. 100. – P.6263-6268

1303. Yan L. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of FT / L. Yan, D. Fu, C. Li *et al.,* // Proc Natl Acad Sci USA. - 2006. – V. 103. – P.19581-19586.

1304. Yan L. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of FT / L. Yan, D. Fu, C. Li *et al.,* // Proc Natl Acad Sci USA. - 2006. – V. 103. – P.19581-19586.

1305. Yan L. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization / L. Yan, A. Loukoianov, A. Blechl A *et al.,* // Science. – 2004. – V.303. – P.1640-1644.

1306. Yanagisawa T. Detection of single nucleotide polymorphism (SNP) controlling the waxy character in wheat by using a derived cleaved amplified polymorphic sequence (dCAPS) marker. / T. Yanagisawa, C. Kiribuchi-Otobe, H. Hirano *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2003. – V. 107. – P. 84-88.

1307. Yang L, Liu BH, Zhai HQ, Wang SH, Liu HW, Zhou Y, Meng FH, Yang JP, Zhu G, Chui SL, / *et al.,* //

1308. Yang L. Dwarf male-sterile wheat: A revolutionary breeding approach to wheat / L. Yang, B.H. Liu, H.Q. Zhang // Induced Plant Mutations in the Genomics Era / Edited by Q.Y. Shu. - Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2009 - P.370–372.

1309. Yang P. Proteomic analysis of rice (Oryza sativa) seeds during germination / P. Yang, X. Li, X. Wang *et al.,* // Proteomics. -2007. – V.7. – P. 3358-3368.

1310. Yang W. Comparizon of DNA marker technologies in characterizing plant genome diversity: Variability in Chienese sorgums / W. Yang W, A.C. de Oliveira, I. Goodwin *et al.,* // Crop Sci. – 1996. – V. 36. – P.1669-1676.

1311. Yang Z. Progress of molecular floral development research in wheat / Z. Yang // Modern Applied Science. – 2010. – V. 4. – P. 43-51.

1312. Yang Z. SNP identification and allelic-specific PCR markers development for *TaGW2*, a gene linked to wheat kernel weight. / Z. Yang, Z. Bai, Li X *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2012.-V. 125. – P.1057-1068.

1313. Yang, J. Novel quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance in wheat cultivar Chokwang / J. Yang, G. Bai, G. E. Shaner // Theor Appl Genet. – 2005. – V.111. – P. 1571-1579.

1314. Yildirim A. Mapping a gene conferring resistance to *Pseudocercosporella herpotrichoides* on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum* in a wheat background / A. Yildirim, S.S. Jones, T.D. Murray // Genome. – 1998. –V. 41. – P.1-6.

1315. Yin X.S. Substrate specificity and nature of action of barley β-glucan solubilase / X.S. Yin, A.W. MacGregor // J. Ins. Brew. – 1989. –V.95:- P. 105-109.

1316. Yonemaru J.-i. Q-TARO: QTL Annotation Rice Online Database / J.-i. Yonemaru, T. Yamamoto, S. Fukuoka *et al.,* // Rice. - 2010. – V. 3. – P. 194-203.

1317. Yoshida T. Vrn-D4 is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat / T. Yoshida, H. Nishida, J. Zhu, J. *et al.,* // Theor Appl Genet. - 2010. -.V.120. – P. 543-552.

1318. Yoshigi N. A structural gene encoding beta-amylase of barley / N Yoshigi, Y. Okada, H. Sahara *et al.,* // Biosci. Biotechnol. Biochem. - 1995. –V. 10: -P. 1991-1993.

1319. Youens-Clark K. Gramene database in 2010: updates and extensions / K. Youens-Clark, E. Buckler, T. Casstevens *et al.,* // Nucleic Acids Res. – 2011. - V.39. – 2011. - D1085-1094. – doi.org/10.1093/nar/gkq1148.

1320. Yu J. M. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness / J.M. Yu, G. Pressoir, W.H. Briggs *et al.,* // Nat. Genet. – 2006. – V.38. – P. 203–208.

1321. Yu L-X. Association mapping and gene-gene interaction for stem rust resistance in CIMMYT spring wheat germplasm / L-X. Yu, A. Lorenz, J. Rutkoski *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2011. – V. 123. – P. 1257-1268.

1322. Yu L-X. Association mapping and gene–gene interaction for stem rust resistance in CIMMYT spring wheat germplasm / L-X. Yu, A. Lorenz, J. Rutkoski *et al.,* // Theor Appl Genet. - 2011. – V. 123. - P.1257–1268.

1323. Yu L-X. Identification of *Ug99* stem rust resistance loci in winter wheat germplasm using genome-wide association analysis / L-X. Yu, A. Morgounov, R. Wanyera *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2013. – V.125. –P. 749–758.

1324. Yu L-X. Identification of Ug99 stem rust resistance loci in winter wheat germplasm using genome-wide association analysis / L.-X. Yu, A. Morgounov, R. Wanyera *et al.,* // Theor Appl Genet. - 2013. - V 125. – P. 749-758.

1325. Yu Y. Transcriptome analysis during seed germination of elite chinese bread wheat cultivar Jimai 20 / Y. Yu, G. Guo, D. Lv *et al.,* // BMC Plant Biol. – 2014. – V. 14. - P. 1-19.

1326. Yuan Q. QTL-based analysis of heterosis for number of grains per spike in wheat using DH and immortalized F2 populations / Q. Yuan, Z. Deng, T. Peng *et al.,* // Euphytica. – 2012. – V.188. – P. 387–395.

1327. Yuo T. A SHORT INTERNODES (SHI) family transcription factor gene regulates awn elongation and pistil morphology in barley / T. Yuo, Y. Yamashita, H. Kanamori *et al.,* // Journal of Experimental Botany. - 2012. – V. 63. – P. 5223-5232.

1328. Zakhrabekova S. Induced mutations in circadian clock regulator Mat-a facilitated short-season adaptation and rage extension in cultivated barley / S. Zakhrabekova, S.P. Gough, I. Braumann // Proc Natl Acad Sci USA. – 2012.-V. 109. – P. 4326-4331.

1329. Zellerhoff N. Nonhost resistance of barley to different fungal pathogens is associated with largely distinct, quantitative transcriptional responses / N. Zellerhoff, A. Himmelbach, W. Dong *et al.,* // Plant Physiol. – 2010. – V.152. –P. 2053–2066.

1330. Zeng Y. Identification of quantitative trait locus (QTL) for γ-aminobutyric acid content in grain of barley / Y. Zeng, C. Zhao, X. Pu1 *et al.,* // African Journal of Biotechnology. – 2012. – V.11. - P. 1754 -1760.

1331. Zhang F-T. Fertility transformation characteristics and restoration of photo-thermosensitive genic male sterile wheat / F-T. Zhang – 2005. – Chinese Academy of Agricultural Sciences. – 147 P.

1332. Zhang G. Genetic relationship and QTL association between kernel shattering and agronomic traits in wheat / G. Zhang, M. Mergoum, S. Kianian *et al.,* // Crop Science – 2009. – V. 49. - P. 451-458.

1333. Zhang L-Y. Genomic Distribution of Quantitative Trait Loci for Yield and Yield-related Traits in Common Wheat / L.-Y. Zhang, D.-C. Liu, X.-L. Guo *et al.,* // J Integr Plant Biol. – 2010. – P. 52. - № 11. – P. 996-1007.

1334. Zhang L. Investigation of genetic diversity and population structure of common wheat cultivars in northern China using DArT markers / L. Zhang, D. Liu, X. Guo *et al.,* // BMC Genet. – 2011. – V. 12. - № 42. - doi.org/10.1186/1471-2156-12-42.

1335. Zhang L. QTL mapping for anther culturability in wheat using a double-haploid population / L. Zhang, P. Sourdille, M. Bernard *et al.,* // Tenth international wheat genetics symposium / Edited by N. E. Pogna. - Paestum, Italy, 2003. – V. 3. – P. 1078-1080.

1336. Zhang X. Function of TaGW2-6A and its effect on grain weight in wheat (*Triticum aestivum* L.) / X. Zhang, J. Chen, C. Shi *et al.,* // Euphytica. – 2013. –V. 192. – P.347-357.

1337. Zhang X.K. Allelic Variation at the Vernalization Genes Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1, and Vrn-B3 in Chinese Wheat Cultivars and Their Association with Growth Habit / X. K. Zhang, Y. G. Xiao, Y. Zhang *et al.,* // Crop Science. – 2008. - V.48. – P. 458-470.

1338. Zhang Z. A greedy algorithm for aligning DNA sequences / Z. Zhang, S. Schwartz, L. Wagner *et al.,* // J. Comput. Biol. – 2000. – V. 7 – P. 203-214.

1339. Zhang Z. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat / Z. Zhang, H. Belcram, P. Gornicki *et al.*, // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2011. – V.108. – P. 18737-18742.

1340. Zhang, Q. Development and characterization of a *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line T4V S·4DL conferring resistance to Wheat spindle streak mosaic virus / Q. Zhang, Q. Li, X. Wang *et al.*, // Euphytica. – 2005. – V. 145. – P. 317-320.

1341. Zhang, W. Identification of SNPs and development of allele-specific PCR markers for γ-gliadin alleles in *Triticum aestivum* / W. Zhang, M.C. Gianibelli, W. Ma *et al.*, // Theor Appl Genet. – 2003. – V.107. – P. 130-138.

1342. Zhao K. An Arabidopsis example of association mapping in structured samples / K. Zhao, M.J. Aranzana, S. Kim, *et al.*, // PLoS Genet.- 2007. - V.3. – P. 71–82.

1343. Zhao Y. Accuracy of genomic selection in European maize elite breeding populations / Y. Zhao, M. Gowda, W. Liu *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – V. 124. – P.769-776.

1344. Zhao Y. Choice of shrinkage parameter and prediction of genomic breeding values in elite maize breeding populations / Y. Zhao, M. Gowda, W. Liu *et al.*, // Plant Breeding. – 2013. – V. 132. – P. 99-100.

1345. Zhao Y. Genomic prediction of hybrid wheat performance / Y. Zhao, J. Zeng, R. Fernando *et al.*, // Crop Science. – 2013. – V. 53. – P.802-810.

1346. Zhao Y. Impact of selective genotyping in the training population on accuracy and bias of genomic selection / Y. Zhao, M. Gowda, C.F.H. Longin *et al.*, // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – V. 125. – P. 707-713.

1347. Zhong S. Factors affecting accuracy from genomic selection in populations derived from multiple inbred lines: a Barley case study / S. Zhong, J.C.M. Dekkers, R.L. Fernando *et al.*, // Genetics. – 2009. – V.182. –P.355-364.

1348. Zhou H. Association mapping of stem rust race TTKSK resistance in US barley breeding germplasm / H. Zhou, B.J. Steffenson, G. Muehlbauer *et al.*, // Theor Appl Genet.- 2014. – V. 127. – P.1293-1304.

1349. Zhou H. Population structure and linkage disequilibrium in elite barley breeding germplasm from the United States / H. Zhou, G. Muehlbauer, B. Steffenson // Journal of Zhejiang University. Science. – 2012. – V.13. –P. 438-451.

1350. Zhou K. A new male sterile mutant LZ in wheat (*Triticum aestivum* L.) / K. Zhou, S. Wang, Y. Feng *et al.*, // Euphytica. – 2008. - V. 159. – P. 403-410.

1351. Zhou K.J. The 4E-ms system of producing hybrid wheat / K.J. Zhou, S.H. Wang, Y.Q. Feng *et al.*, // Crop Science. – 2006. – V. 46. – P. 250–255.

1352. Zhou K.J., Wang G.X. A nuclear male sterile hybrid wheat breeding method // China Patent CN200710080225A. 2007.

1353. Zhou T. Malting quality quantitative trait loci on a high-density map of Mikamo golden x Harrington cross in barley (Hordeum vulgare L.) / T. Zhou, I. Takashi, K. Ryouichi *et al.,* // Mol. Breeding. – 2012. – V.30. – P .103-112

1354. Zhou W.C. Genetic analysis of scab resistance QTL in wheat with microsatellite and AFLP markers / W.C. Zhou, F.L. Kolb, G.H. Bai *et al.,* // Genome 45. – 2002. - 719-727.

1355. Zhou W.C. Genetic analysis of scab resistance QTL in wheat with microsatellite and AFLP markers / W.C. Zhou, F.L. Kolb, G.H. Bai *et al.,* // Genome 45. – 2002. - 719-727.

1356. Zhou W.C. Validation of a major QTL for scab resistance with SSR markers and use of marker-assisted selection in wheat / W.C. Zhou, F.L. Kolb, G.H. Bai *et al.,* // Plant Breed. – 2003. – V. 122. –P. 40-46.

1357. Zhu C. Status and Prospects of Association Mapping in Plants / C. Zhu, M. Gore, E.S. Buckler *et al.,* // The Plant Genome. – 2008. – V.1. – P.5-20.

1358. Zhu Q.H. Over-expression of miR172 causes loss of spikelet determinacy and floral organ abnormalities in rice (*Oryza sativa*) / Q.H. Zhu, N.M. Upadhyaya, F. Gubler, C.A. Helliwell *et al.,* // BMC Plant Biology. – 2009. –V. 9. - № 149. - doi.org/10.1186/1471-2229-9-149.

1359. Zhu Q.H. Regulation of flowering time and floral patterning by miR172 / Q.H. Zhu, C.A. Helliwell // Journal of Experimental Botany. – 2011. – V. 62. – P. 487-495.

1360. Zhu T. Engineering herbicide-resistant maize using chimeric RNA/DNA oligonucleotides / T. Zhu, K. Mettenburg, D.J. Peterson *et al.,* // Nature Biotechnology. – 2000. – V.18. – P. 555-558.

1361. Zhu, C., Gore, M., Buckler, E. S. Status and prospects of association mapping in plants / C. Zhu, M. Gore, E.S. Buckler *et al.,* // Plant Genome. – 2008. – V.1. – P. 5-20.

1362. Zhu, L.C., C.M. Smith, A. Fritz Inheritance and molecular mapping of new greenbug resistance genes in wheat germplasm derived from *Aegilops tauschii* / L.C. Zhu, C.M. Smith, A. Fritz *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2005. –V.111. – P. 831-837.

1363. Ziems L.A. Association mapping of resistance to Puccinia hordei in Australian barley breeding germplasm / L.A. Ziems, L.T. Hickey, C.H. Hunt *et al.,* // Theor Appl Genet. – 2014. – V. 127. – P.1199-1212.

1364. Zohary D. Domestication of plants in the Old World / D. Zohary, M. Hopf, E. Weiss. – 4th edition. - Oxford: Oxford University Press, 2013. – P. 264.

1365. Zohary D. Domestication of the Southwest Asian Neolithic crop assemblage of cereals pulses and flax: the evidence from the living plants / D. Zohary // The Emergence of Agriculture / Edited by T. Denham. – London: Routledge, 2007. – P.198-218.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Список научных трудов автора, использованных в диссертации

Статьи в научных журналах

1. Plaschke J., V. Korzun, R.M.D Koebner, A. Börner / Mapping of the GA3-insensitive dwarfing gene *ct1* on chromosome 7R in rye // Plant Breed, 1995. – 114. – P. 113-116.
2. Bougri O.V., **V.N. Korzun**, and B. Grimm / Chromosomal assignment of genes encoding glutamil-tRNA reductase in barley, wheat and rye and their organization in the barley genome // Hereditas, 1996. – 124. – P. 1-6.
3. **Korzun V**., G. Melz and A. Börner / RFLP mapping of the dwarfing (*Ddw1*) and hairy peduncle (*Hp*) genes on chromosome 5 of rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet., 1996. – 92. – P. 1073-1077.
4. **Korzun V**., H.-J. Balzer, A. Balzer, H. Böumlein and A. Börner / Chromosomal location of three wheat sequences with homology to pollen allergenencoding, DNA replication regulating, and DNA (cytosine-5)-methyltrasferase genes in wheat and rye // Genome, 1996. – 39. – P. 1213-1215.
5. **Korzun V.,** J. Plaschke, A. Börner, R. M. D. Koebner / Differences in recombination frequency between male and female gametogenesis in rye (*Secale cereale* L.) // Plant Breed, 1996 – 15. – P.:422-424.
6. Ben Amer IM, **Korzun V**, Worland AJ, Börner A / Genetic mapping of QTL controlling tissue culture response on chromosome 2B of wheat (*Triticum aestivum* L.) in relation to major genes and RFLP markers // Theor. Appl. Genet., 1997. – 94. – P. 1047-1052.
7. Börner, A., M. Röder and **V. Korzun** / Comparative molecular mapping of GA insensitive *Rht* loci on chromosomes 4B and 4D of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet., 1997. – 95. – P. 1133-1137.
8. **Korzun, V**., A. Börner, A. J. Worland, C. N. Law and M. S. Röder / Application of microsatellite markers to distinguish inter-varietal chromosome substitution lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica, 1997. – 95. – P. 149-155.
9. **Korzun, V**., M. Röder, A. J. Worland and A. Börner / Intrachromosomal mapping of the dwarfing (Rht12) and vernalisation response (*Vrn1*) genes in wheat by using RFLP and microsatellite markers // Plant Breeding, 1997. – 116. – P. 227-232.

10. **Korzun, V**., S. Malyshev, A. Voylokov and A. Börner / RFLP based mapping of the 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.

11. Börner, A. and **V. Korzun** / A consensus linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet.,1998. – 97. – P.1279-1288.

12. Börner, A., **V. Korzun** and A. J. Worland / Comparative genetic mapping of loci affecting plant height and development in cereals // Euphytica, 1998. – 100. – P. 245-248.

13. Börner, A., **V. Korzun**, A. Polley, S. Malyshev and G. Melz / Genetics and molecular mapping of a male fertility restoration locus (*Rfg1*) in rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet., 1998. – 97. – P. 99-102.

14. **Korzun V**., S. Malyshev, N. Kartel, T. Westerman, W. E. Weber and A. Börner / A genetic linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet., 1998. – 96. – P. 203-208.

15. **Korzun, V**., M. S. Röder, M. W. Ganal, A. J. Worland, and C. N. Law / Genetic analysis of the dwarfing gene (Rht8) in wheat. Part I. Molecular mapping of the *Rht8* gene on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet., 1998. – 96. – P. 1104-1109.

16. Peil, A., **V. Korzun**, V. Schubert, E. Schumann, W. E. Weber and M. S. Röder / Application of wheat microsatellites to disomic *Triticum aestivum-Aegilops markgrafii* addition lines // Theor. Appl. Genet., 1998. – 96. – P. 138-146.

17. Röder, M. S., **V. Korzun**, K. Wendehake, J. Plaschke, M.-H. Tixier, P. Leroy and M. W. Ganal / A microsatellite map of the wheat genome // Genetics, 1998. – 149. – P. 2007-2023.

18. Röder, M.S., **V. Korzun**, B. S. Gill and M. W. Ganal / The physical mapping of microsatellite markers in wheat // Genome, 1998. – 41. – P. 278-283.

19. Schlegel, R., G. Melz and **V. Korzun** / Genes, marker and linkage data of rye (*Secale cereale* L.) - an updated inventory // Euphytica, 1998. – 101. – P. 23-67.

20. Worland, A. J., Börner, A., **Korzun, V**., Li, W. M., Petrovic, S., and Sayers, E. J. / The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats // Euphytica, 1998. – 100. – P. 385-394.

21. Worland, A. J., **V. Korzun**, M. S. Röder, M. W. Ganal and C. N. Law / Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic

variants at the Rht8 locus of wheat as revealed by microsatellite screening // Theor. Appl. Genet., 1998. – 96. – P. 1110-1120.

22. 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.

23. Börner, A., **V. Korzun**, A. Voylokov and W.E. Weber / Detection of quantitative trait loci on chromosome 5R of rye (Secale cereale L.) // Theor. Appl. Genet., 1999. – 98. – P. 1087-1090.

24. Ivandic, V., S. Malyshev, **V. Korzun**, A. Graner and A. Börner / Comparative mapping of a gibberelic acid insesitive dwarfing gene (*Dwf2*) on chromosome 4HS in barley // Theor. Appl. Genet., 1999. – 98. – P. 728-731.

25. **Korzun, V**., A. Börner, R. Siebert, S. Malyshev, M. Hilpert, R. Kunze and H. Puchta / Chromosomal location and genetic mapping of the mismatch repair gene homologs MSH2, MSH3 and MSH6 in rye and wheat // Genome, 1999. – 42 (6). – P. 1255-1257.

26. **Korzun, V**., M. S. Röder, K. Wendehake, A. Pasqualone, C. Lotti, M. W. Ganal and A. Blanco / Integration of dinucleotide microsatellites from hexaploid wheat into a genetic linkage map of durum wheat // Theor. Appl. Genet., 1999. – 98. – P. 1202-1207.

27. Börner A., **V. Korzun**, A.V. Voylokov and W.E. Weber / Genetic mapping of quantitative trait loci in rye (*Secale cereale* L.) // Euphytica, 2000. – 116. – P. 203-209.

28. Börner, A., S. Chebotar and **V. Korzun** / Molecular characterisation of the genetic integrity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm after long term maintenance // Theor. Appl. Genet., 2000. – 100. – P. 494-497.

29. Hammer, K., A.A. Filatenko and **V. Korzun** / Microsatellite markers – a new tool for distinguishing diploid wheat species // Genetic Resources and Crop Evolution, 2000. – 47. – P. 497-505.

30. Pestsova, E., E. Salina, A. Börner, **V. Korzun**, O.I. Maystrenko and M.S. Röder / Microsatellites confirm the authenticity of inter-varietal chromosome substitution lines in wheat // Theor. Appl. Genet., 2000. – 101. – P. 95-99.

31. Pestsova, E., **V. Korzun**, N.P. Goncharov, K. Hammer, M.W. Ganal and M.S. Röder / Microsatellites analysis of *Aegilops tauschii* germplasm // Theor. Appl. Genet., 2000. – 101. – P. 100-106.

32. Pickering R.A., S. Malyshev, G. Künzel, P.A. Johnston, **V. Korzun**, M. Menke, I. Schuber: Locating introgressions of *Hordeum bulbosum* chromatin within the *H. vulgare genome* // Theor. Appl. Genet., 2000 – 100 – P. 27-31.

33. Salina E., A. Börner, I. Leonova, **V. Korzun**, L. Laikova, O. Maystrenko and M. Röder / Comparative microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in Triticum aestivum // Theor. Appl. Genet., 2000. – 100. – P. 686-689.

34. Huguet-Robert V., F. Dedryver, M.S. Röder, **V. Korzun**, P. Abelard, A.M. Tanguy, B. Jaudeau, J. Jahier / Isolation of a chromosomally engineered durum wheat line carrying the *Aegilops ventricosaPch1* gene for resistance to eyespot // Genome, 2001. – 44 – P. 345-349.

35. **Korzun, V**., S. Malyshev, A.V. Voylokov and A. Börner / A genetic map of rye (*Secale cereale* L.) combining RFLP, isozyme, microsatellite and gene loci // Theor. Appl. Genet., 2001. – 102. – P. 709-717.

36. Malyshev S., **V. Korzun**, T.T. Efremova and A. Börner / Inheritance and molecular mapping of a gene determining vernalisation responce in the Siberian spring rye variety 'Onokhoyskay' // Cereal Research Communication, 2001. – vol. 29 (3-4). – P. 259-265.

37. Worland, A. J., E. J. Sayers and **V. Korzun** / Allelic variation at the dwarfing gene Rht8 locus and its significance in international breeding programmes // Euphytica, 2001. - Volume 119. – Issue 1/2. – P.157-161.

38. Börner A., G. H. Buck-Sorlin, P. M. Hayes, S. Malyshev and **V. Korzun** / Molecular mapping of major genes and quantitative trait loci determining flowering time in response to photoperiod in barley // Plant Breeding, 2002. – 121. – P. 129-132.

39. Börner A., G. H. Buck-Sorlin, P. M. Hayes, S. Malyshev and **V. Korzun** / Molecular mapping of major genes and quantitative trait loci determining flowering time in response to photoperiod in barley // Plant Breeding, 2002. – 121. – P. 129-132.

40. Boyko, E., Kalendar R., **Korzun V**., Fellers J., Korol A., Schulman A.H., Gill B.S. / A high-density cytogenetic map of the *Aegilops tauschii* genome incorporating retrotransposons and defense-related genes: insights into cereal chromosome structure and function // Plant Molecular Biology, 2002. – 48. – P. 767-790.

41. Chebotar S., MS. Röder, **V. Korzun**, A. Börner / Genetic integrity of ex situ Genebank collections // Cell. Mol. Biol. Lett., 2002. – 7. – P. 437.

42. Gupta P.K., Balyan H.S., Edwards K.J., Isaac P., **Korzun V.**, Röder M.S., Gautier M.F., Joudrier P., Schlatter A.R., Dubcovsky J., De la Pena R.C., Khairallah M., Penner G.., Hayden M.J., Sharp P., Keller B., Wang R.C.C., Hardouin J.P., Jack P., Leroy P. / Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat // TheorAppl Genet., 2002. – 105. – P. 413-422.

43. **Korzun V**. / Use of molecular markers in cereal breeding // Cellular & Molecular Biology Letters, 2002. – 7. – P. 811-820.

44. Chebotar S.V., Röder M.S., **Korzun V**., Saal B., Weber. W.E., and A. Börner / Molecular studies on genetic integrity of open-pollinating species rye (*Secale cereale* L.) after long-term genebank maintenance // TheorAppl Genet., 2003. – 107. – P.1469-1476.

45. Cooke R.J., G. Bredemeijer, M.W. Ganal, R. Peters, P. Isaac, S. Rendell, J. Jackson, M.S. Röder, **V. Korzun**, K. Wendehake, T. Areschenkova, M. Dijcks, D. Laborie, L. Bertrand, B. Vosman / Assessment of the uniformity of wheat and tomato varieties at DNA microsatellite loci // Euphytica, 2003. – 132. – P. 331-341.

46. Blanco A., R. Simeone, A. Cenci, A. Gadaleta, O.A. Tanzarella, E. Porceddu, S. Salvi, R. Tuberosa, G. Figliuolo, P. Spagnoletti, M.S. Röder, **V. Korzun** / Extention of the Messapia x *dicoccoides* linkage map of *Triticum turgidum* (L.) // Cellular & Molecular Biology Letters, 2004. - vol. 9. – P. 229-243.

47. Blaszczyk l., J. Chelkowski, **V. Korzun**, J. Kraic, F. Ordon, J. Ovesna, L. Purnhauser, M. Tar, G. Vida / Verification of STS markers for leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories // Cellular & Molecular Biology Letters, 2004. - Vol. 9. – P. 805-817.

48. Khlestkina, E.K., M.H. Myint Than, E.G. Pestsova, M.S. Röder, S.V. Malyshev, **V. Korzun** and A. Börner / Mapping of 99 new microsatellite loci in rye (*Secale cereale* L.) including 35 expressed sequence tags // Theor. Appl. Genet., 2004. – 109. – P. 725-732.

49. Varshney R.K., R. Sigmund, A. Börner, **V. Korzun**, N. Stein, M. Sorrells, P. Langridge and A. Graner / Interspecific transferability and comparative mapping of barley EST-SSR markers in wheat, rye and rice // Plant Science, 2004. – 168. – P. 195-202.

50. Ganeva G., **V. Korzun**, S. Landjeva, N. Tsenov, M. Atanasova / Identification, distribution and effects on agronomic traits of the semi-dwarfing *Rht* alleles in Bulgarian common wheat cultivars // Euphytica, 2005. – 145. – P. 305-315.

51. Schmolke M., G. Zimmermann, H. Buerstmayer, G. Schweizer, T. Miedaner, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, L. Hartl / Molecular mapping of Fusarium Head Blight resistance loci in the winter wheat populationDrean/Lynx // Theor. Appl. Genet., 2005. – 111. – P. 747-756.

52. Miedaner T., P. Wilde, B. Steiner, H. Bürstmayr, **V. Korzun**, E. Ebmeyer / Stacking quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance from non-adapted sources into European elite spring wheat and estimating their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity // Theor. Appl. Genet., 2006. – 112. – P. 562-569.

53. Landjeva S., **V. Korzun**, A. Börner / Molecular markers - actual and potential contributions to wheat genome characterization and breeding // Euphytica, 2007. – 156. – P. 271-296.

54. Wilde F., **V. Korzun**, E. Ebmeyer, H.H. Geiger, T. Miedaner / Comparison of phenotypic and marker-based selection for Fusarium head blight resistance and DON content in spring wheat // Molecular Breeding, 2007. – 19. – P. 357-370.

55. Holzapfel J., H.-H. Voss, T. Miedaner, **V. Korzun**, J. Häberle, G. Schweizer, V. Mohler G. Zimmermann and L. Hartl / Inheritance of resistance loci against fusarium head blight in three European winter wheat populations // Theor. Appl. Genet., 2008. – 117. – P. 1119-1128.

56. Knopf C., H. Becker, E. Ebmeyer and **V. Korzun** / Occurrence of three dwarfing *Rht* genes in German winter wheat varieties // Cereals Research Communication, 2008. – 4. – P. 553-560.

57. Landjeva S., **V. Korzun**, E. Stoimenova, B. Truberg, G. Ganeva and A. Börner / The contribution of the gebberellin-insensitive semi-dwarfing (*Rht*) genes to genetic variation in wheat seedling growth in response to osmotic stress // Journal of Agricultural Science, 2008. – 146. – P. 275-286.

58. Schlegel R., **V. Korzun** / The 4BL-5RL wheat-rye translocation – another story of success in wheat breeding? // Cereals Research Communication, 2008. – 36. – P. 373-385.

59. Voss, H.-H., J. Holzapfel, L. Hartl, **V. Korzun**, F. Rabenstein, E. Ebmeyer, H. Coester, H. Kempf and T. Miedaner / Effect of the *Rht-D1* dwarfing locus on Fusarium head blight rating, deoxynivalenol content and fungal biomass in three segregating populations of winter wheat // Plant Breeding, 2008. – 127. – P. 333-339.

60. Wilde P., C-C. Schön, V. Korzun, E. Ebmeyer, M. Schmolke, L. Hartl, T. Miedaner / Marker-based introduction of three quantitative-trait loci conferring resistance to Fusarium head blight into an independent elite winter wheat breeding population // Theor. Appl. Genet., 2008. – 117. – P. 29-35. - (DOI 10.1007/s11032-006-9067-5).

61. Dobrovolskaya O., P. Martinek, A.V. Voylokov, **V. Korzun**, M.S. Röder, A. Börner / Microsatellite mapping of genes for inflorescence architecture in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*) // Theor. Appl. Genet., 2009. – 119. – P. 867–874.

62. Gustafson JP., X-F. Ma, **V. Korzun**, JW. Snape / A consensus map of rye integrating mapping data from five mapping populations // Theor. Appl. Genet., 2009. – 118. – P. 793-800. - DOI 10.1007/s00122-008-0939-4.

63. Fischer S., A. E. Melchinger, **V. Korzun**, P. Wilde, B. Schmiedchen, J. Möhring, H.-P. Piepho, T. Würschum, J.C. Reif / Molecular marker assisted broadening of the Central European heterotic groups in rye with Eastern European germplasm // Theor. Appl. Genet., 2010. – 120. – P. 291-299.

64. Meyer N., V. Lind, M. Heindorf, **V. Korzun**, W. Friedt, F. Ordon / Mapping and assessment of the diagnostic value of novel molecular markers linked to the eyespot resistance gene *Pch1* // Euphytica, 2010. – 177. 267-275 (DOI 10.1007/s10681-010-0266-0

65. Miedaner T., T. Würschum, H.P. Maurer, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, J. C. Reif / Association mapping for Fusarium head blight resistance in soft European winter wheat // Molecular Breeding, 2010. – P. 1-9. - DOI: 10.1007/s11032-010-9516-z

66. Reif, J.C., M. Gowda, H.P. Maurer, C.F.H. Longin, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, R. Bothe, C. Pietsch, T. Würschum / Association mapping for quality traits in soft winter wheat // Theor Appl Genet., 2010. – 122 (5). – P. 961-970. - DOI: 10.1007/s00122-010-1502-7.

67. Von der Ohe C., E. Ebmeyer, **V. Korzun** and T. Miedaner / Agronomic and quality performance of winter wheat backcross populations carrying non-adapted Fusarium head blight resistance QTL // Crop Science, 2010. – 50. – P. 2283-2290.

68. Landjeva S., T. Karceva, **V. Korzun**, G. Ganeva / Seedling growth under osmotic stress and agronomic traits in Bulgarian semi-dwarf wheat: comparison of genotypes with *Rht8* and/or *Rht-B1* genes // Crop & Pasture Science, 2011. – 62. – P. 1017–1025. http://dx.doi.org/10.1071/CP11257

69. Li Y., A. Böck, G. Haseneyer, **V. Korzun,** P. Wilde, C.-C. Schön, D. Ankerst, E. Bauer Association of twelve candidate genes with frost tolerance in rye on controlled, semi-controlled and field phenotyping platforms //BMC Plant Biology, 2011. – 11.– P. 146. DOI: 10.1186/1471-2229-11-146

70. Li Y., G. Haseneyer, C.-C. Schön, D. Ankerst, **V. Korzun**, P. Wilde, E. Bauer / High levels of nucleotide diversity and fast decline of linkage disequilibrium in rye (*Secale cereale* L.) genes involved in frost response // BMC Plant Biology, 2011. – 11. – P. 6.

71. Reif, J.C., H.P. Maurer, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, T. Miedaner, T. Würschum / Mapping QTL with main and epistatic effects underlying grain yield and heading time in soft winter wheat // Theor Appl Genet., 2011. - DOI 10.1007/s00122-011-1583-y.

72. Worch S., R. Kalladan, V.T. Harshavardhan, C. Pietsch, **V. Korzun**, L. Kuntze, A. Börner, U. Wobus, M. S. Röder and N. Sreenivasulu / Haplotyping, linkage mapping and expression analysis of barley genes regulated by terminal drought stress influencing seed quality // BMC Plant Biology, 2011. - 11:1 ID: 1610900813404887.

73. Comadran, J., Kilian, B., Russell, J., Ramsay, L., Stein, N., Ganal, M., Shaw, P., Bayer, M., Thomas, W., Marshall, D., Hedley, P., Tondelli, A., Pecchioni, N., Francia, E., **Korzun, V**., Walther, A. and R. Waugh / A homologue of Antirrhinum CENTRORADIALIS is a component of the quantitative photoperiod and vernalization independent EARLINESS PER SE 2 locus in cultivated barley // Nature Genetics, 2012. – 44. – P. 1388-1392 https://doi.org/10.1038/ng.2447

74. Ganeva G., **V. Korzun** / Microsatellite genetic diversity analysis and allelic variation comparison of obsolete and modern Bulgarian bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties // Cereal Research Communications, 2012. – vol. 40. – no. 1, - P. 14–23.

75. Hackauf B., **V. Korzun**, H. Wortmann, P. Wilde, P. Wehling / Development of COS Markers for the Restorer Gene *Rfp1* in Rye // Molecular Breeding, 2012. - Volume 30. - Issue 3. – P. 1507-1518. - DOI 10.1007/s11032-012-9736-5.

76. Miedaner T., M. Hübner, **V. Korzun**, B. Schmiedchen, E. Bauer, G. Haseneyer, P. Wilde, J. C. Reif / Genetic architecture of complex agronomic traits in hybrid rye // BMC Genomics, 2012. – 13. – P. 706. - doi:10.1186/1471-2164-13-706.

77. Miedaner T., P. Risser, S. Paillard, T. Schnurbusch, B. Keller, L. Hartl, J. Holzapfel, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, H.F. Utz / Broad-spectrum resistance loci for three quantitatively inherited diseases in two winter wheat populations // Molecular Breeding, 2012. - 29(3). – P. 731-742. - DOI 10.1007/s11032-011-9586-6.

78. Miedaner T., **V. Korzun** / Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding // J Phytopathology, 2012 – vol. 102. – No. 6. P. 560-566.

79. Spies A, **Korzun V**, Bayles R, Rajaraman J, Himmelbach A, Hedley PE, P. Schweizer / Allele mining in barley genetic resources reveals genes of race-non-specific powdery mildew resistance // Front. Plant Sci., 2012. – 2. – P. 1-22. - doi: 10.3389/fpls.2011.00113.

80. Cavanagh C., S. Chao, S. Wang, Be. Huang, S. Kiani, K. Forrest, C. Saintena, G. Brown-Guedira, A. Akhunov, D. See, G. Bai, M. Pumphrey, L. Tomar, D. Wone, S. Kong, M. Reynolds, M. Lopez da Silva, H. Bockelman, L. Talbert, J. Anderson, S. Dreisigacker, S. Baenziger, A. Carter, **V. Korzun**, P. Morrell, J. Dubcovsky, M. Sorrells, M. Hayden, E. Akhunov / Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in a worldwide sample of hexaploid wheat landrace and cultivars // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013. - vol. 110. - no. 20. – P. 8057–8062 www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1217133110

81. Kollers S., B. Rodemann, J. Ling, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, O. Argillier, M. Hinze, J. Plieske, D. Kulosa, M. Ganal, M. Röder / Genetic architecture of resistance to Septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola)* in European winter wheat // Molecular Breeding, 2013, pp. 1–13

82. Kollers S., B. Rodemann, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, O. Argillier, M. Hinze, J. Plieske, D. Kulosa, M. Ganal, M. Röder / Whole Genome Association Mapping of Fusarium Head Blight in European Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) // PLoS ONE, 2013. – vol. 8. – no. 2. - e57500. doi: 10.1371/journal.pone.0057500.

83. Matthies I.E., S. Weise, J. Förster, **V. Korzun**, N. Stein, M.S. Röder / N-metabolism related genes in barley – haplotype diversity, linkage mapping and association analysis with malting and kernel quality parameters // BMC Genetics. 2013. – 14. 77 DOI: 10.1186/1471-2156-14-77.

84. Miedaner T., Y. Zhao, M. Gowda, C. FH. Longin, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, E. Kazman, JC. Reif / Genetic architecture of resistance to *Septoria tritici blotch* in European wheat // BMC Genomics, 2013. – 14(1). – P. 858.

85. Whitford R., D. Fleury, JC. Reif, M. Garcia, T. Okada, **V. Korzun**, P. Langridge / Hybrid Breeding in Wheat. Current Status and Future Perspectives // Journal of Experimental Botany, 2013. - doi:10.1093/jxb/ert333.

86. Zhao Y., M. Gowda, T. Würschum, CFH. Longin, **V. Korzun**, S. Kollers, R. Schachschneider, J. Zeng, R. Fernando, J. Dubcovsky, JC. Reif / Dissecting the genetic architecture of frost tolerance in Central European winter wheat // Journal of Experimental Botany, 2013. - doi: 10.1093/jxb/ert259.

87. Kollers S., B. Rodemann, J. Ling, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, O. Argillier, M. Hinze, J. Plieske, D. Kulosa, M. Ganal, M. Röder / Genome wide association mapping of tan spot resistance (*Pyrenophoratritici-repentis*) in European Winter Wheat // Mol Breeding, 2014. – 34. – P. 363–371 DOI 10.1007/s11032-014-0039-x

88. Jiang Y., Y. Zhao, B. Rodemann, J. Plieske, S. Kollers, **V. Korzun**, E. Ebmeyer, O. Argillier, M. Hinze, J. Ling, MS. Röder, MW. Ganal, MF. Mette, JC. Reif / Potential and limits to unravel the genetic architecture and predict the variation of Fusarium head blight resistance in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // Heredity, 2015. – 114. – P. 318-326. dx.doi.org/10.1038/hdy.2014.104.

89. Seiler C., VT. Harshavardhan, PS. Reddy, G. Hensel, J. Kumlehn, G. Selvaraj, L. Eschen-Lippold, K. Rajesh, **V. Korzun**, U. Wobus, J. Lee, N. Sreenivasulu / Transgenic barley plants with altered abscisic acid flux exhibit differential ABA signalling responses and impacts water use efficiency under terminal drought stress // Plant Physiology, 2014. - DOI:10.1104/pp.113.229062.

90. Simmonds J., P. Scott, M. Leverington-Waite, AS. Turner, J. Brinton, **V. Korzun**, J. Snape, C. Uauy / Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // BMC Plant Biology, 2014. – 14. – P. 191. - doi:10.1186/s12870-014-0191-9.

91. Weidenbach D., M. Jansen, RB. Franke, G. Hensel, W. Weissgerber, S. Ulferts, I. Jansen, L. Schreiber, **V. Korzun**, R. Pontzen, J. Kumlehn, K. Pillen, U. Schaffrath / Evolutionary conserved function of barley and Arabidopsis 3-KETOACYL-Co ASYNTHASES in providing wax signals for germination of powdery mildew fungi // Plant Physiology, 2014. – 166. – P. 1621-1633. http://dx.doi.org/10.1104/pp.114.246348

92. Zanke C., J. Ling, J. Plieske, S. Kollers, E. Ebmeyer, **V. Korzun**, O. Argiller, G. Stiewe, M. Hinze, S. Beier, MW. Ganal, MS. Röder / Genetic Architecture of Main Effect QTL for Heading Date in European Winter Wheat // Frontiers in Plant Science, section Plant Genetics and Genomics, 2014. – 5. – P. 217. - doi: 10.3389/fpls.2014.00217xxx.

93. Parat F., G. Schwertfirm, U. Rudolph, T. Miedaner, **V.Korzun**, E. Bauer, A. Tellier, C.-C. Schön / Geography and end use drive the diversification of worldwide winter rye populations // Molecular Ecology, 2015. - doi: 10.1111/mec.13495.

94. Zanke C, Ling J, Plieske J, Kollers S, Ebmeyer E, **Korzun V**, Argillier O, Stiewe G, Hinze M, Neumann F, Eichhorn A, Jaenecke C, Ganal MW, Röder MS / Analysis of main effect QTL for

thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping // Frontiers in Plant Science, 2015. – 6. – P. 644.

95. Auinger H.-J., M. Schönleben, C. Lehermeier, M. Schmidt, **V. Korzun**, H. H. Geiger, H.-P. Piepho, A. Gordillo, P. Wilde, E. Bauer, C.-C. Schön / Model training across multiple breeding cycles significantly improves genomic prediction accuracy in rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet., 2016. - Nov. 129(11). – P. 2043-2053. https://doi.org/10.1007/s00122-016-2756-5

96. Erath W., E. Bauer, U. Kastirr, M. Schmidt, **V. Korzun**, B. Schmiedchen, P. Wilde, C.-C. Schön / Oligogenic control of resistance to soil-borne viruses *SBCMV* and *WSSMV* in rye (*Secale cereale* L.) // Plant Breeding, 2016. - DOI: 10.1111/pbr.12411.

97. Jiang Y., A.W. Schulthess, B. Rodemann, J. Ling, J. Plieske, S. Kollers, E. Ebmeyer, **V. Korzun**, O. Argillier, G. Stiewe, M. W. Ganal, M. S. Röder, J. C. Reif / Validating the Prediction Accuracies of Marker-Assisted and Genomic Selection of Fusarium Head Blight Resistance in Wheat Using an Independent Sample // Theor. Appl. Genet., 2016. – 130. – P. 471–482. - DOI: 10.1007/s00122-016-2827-7.

98. Lüders T., J. Ahlemeyer, J. Förster, J. Weyen, E. Roßa, **V. Korzun**, J. Lex, W. Friedt, F. Ordon / Verification of marker-trait associations in bi-parental winter barley (*Hordeum vulgare* L.) DH populations // Molecular Breeding, 2016. – 36. 14 DOI 10.1007/s11032-016-0438-2.

99. Schmidt M., S. Kollers, A. Maasberg-Prelle, J. Großer, B. Schinkel, A. Tomerius, A. Graner, **V. Korzun** / Prediction of malting quality traits in barley based on genome-wide marker data to assess the potential of genomic selection // Theor. Appl. Genet., 2016. – vol. 129. – Issue 2. – P. 203-213. - DOI 10.1007/s00122-015-2639-1.

100. Bauer E., T. Schmutzer, I. Barilar, M. Mascher, H. Gundlach, M. M. Martis, S. O. Twardziok, B. Hackauf, A. Gordillo, P. Wilde, M. Schmidt, **V. Korzun**, K.F.X. Mayer, K. Schmid, C.-C. Schön, U. Scholz / Towards a whole-genome sequence for rye (*Secale cereale* L.) // Plant. J., 2017. – 89. – P. 853-869. http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/tpj.13436/pd.f

101. Erath W., E. Bauer, D. B. Fowler, A. Gordillo, **V. Korzun**, M. Ponomareva, M. Schmidt, B. Schmiedchen, P. Wilde, C.-C. Schön / Exploring new alleles for frost tolerance in winter rye // Theor. Appl. Genet., 2017 – 130. – P. 2151–2164. doi:10.1007/s00122-017-2948-7

102. Hackauf B., E. Bauer, **V. Korzun**, T. Miedaner / Fine Mapping of the Restorer Gene *Rfp3* in Rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet., 2017. - DOI 10.1007/s00122-017-2879-3xx.x

103. Schulthess Börgel A., J. C. Reif, J. Ling, J. Plieske, S. Kollers, E. Ebmeyer, **V. Korzun**, O. Argillier, G. Stiewe, M. W. Ganal, M. S. Röder, Y. Jiang / The roles of pleiotropy and close linkage as revealed by association mapping of yield and correlated traits of wheat (*Triticum aestivum* L.). // Journal of Experimental Botany, 2017. - doi:10.1093/jxb/erx214.

104. Herter C.P., E. Ebmeyer, S. Kollers, **V. Korzun**, W.L. Leiser, T. Würschum and T. Miedaner / *Rht24* reduces height in the winter wheat population 'Solitär × Bussard' without adverse effects on Fusarium head blight infection // Theor. Appl. Genet., 2018. – 131. – P. 1263–1272 https://doi.org/10.1007/s00122-018-3076-8

105. Kochevenko A., Y. Jiang, C. Seiler, K. Surdonja, S. Kollers, J. C. Reif, **V. Korzun**, A. Graner / Identification of QTL hot spots for malting quality in two elite breeding lines with distinct tolerance to abiotic stress // BMC Plant Biol., 2018. – 18. – P. 106. https://doi.org/10.1186/s12870-018-1323-4

106. Herter C.P., E. Ebmeyer, S. Kollers, **V. Korzun**, T. Würschum and T. Miedaner / Accuracy of within- and among-family genomic prediction for Fusarium head blight and Septoria tritici blotch in winter wheat // Theor. Appl. Genet., 2019. - 132. – P. 1121-1135. https://doi.org/10.1007/s00122-018-3264-6

107. Miedaner T., C.P. Herter, E. Ebmeyer, S. Kollers, **V. Korzun** / Use of non-adapted QTL for Fusarium head blight resistance for breeding semi-dwarf wheat // Plant Breeding, 2019. – P.1-8. DOI: 10.1007/s00122-018-3264-6

108. Gorshkov V., Osipova E., Ponomareva M., Ponomarev S.N., Gogoleva N.E., Petrova O.E., Gogoleva O.A., Mescherov A., Balkin A., Vetchinkina E.P., Gogolev Y.V., **Korzun V.N**. // Rye snow mold-associated Microdochium species inhabiting a common area: variability in genetics, phenotype and extracellular enzymatic activities // J. Fungi, 2020. – 6. – P. 335. https://doi:10.3390/jof6040335

109. Gruner P., A.-K. Schmitt, K. Flath, B.Schmiedchen, J. Eifler, A. Gordillo, M. Schmidt, **V. Korzun**, F.-J. Fromme, D. Siekmann, A. Tratwal, J. Danielewicz, K. Marciniak, R. Krysztofik, M. Niewińska, S. Koch, H.P. Piepho, T. Miedaner / Mapping stem rust (*Puccinia graminisf.sp. secalis*) resistance in self-fertile winter rye populations. //Front. Plant Sci., 2020. – 11:667 https://doi: 10.3389/fpls.2020.00667

110. Muqaddasi Q.H., J. Brassac, E. Ebmeyer, S. Kollers, **V. Korzun**, O. Argillier, G. Stiewe, J. Plieske, M. W. Ganal, M. S. Röder / Genetic architecture and genome-wide prediction of grain protein content, grain starch content and grain hardness revealed via high-density SNP arrays

and pan-genome analyses in European winter wheat varieties // Scientific Reports, 2020. – 10.– P. 2541 https://doi.org/10.1038/s41598-020-69381-5

111. Słomińska-Durdasiak K., S. Kollers, **V. Korzun**, D. Nowara, P. Schweizer, A. Djamei, J. C. Reif / Candidate-gene association mapping of wheat genes potentially involved in Fusarium head blight resistance and their verification in a biparental wheat population // Theor. Appl. Genet., 2020.- 133 341–351.

112. Ponomareva M. L., V.Yu. Gorskov, S.N. Ponomarev, **V. Korzun**, T. Miedaner / Snow mold of winter cereals – A complex disease and a challenge for resistance breeding / Theor. Appl. Genet., 2021. – 134.– P. 419-433. https://doi.org/10.1007/s00122-020-03725-7

113. Rabanus-Wallace T. M, B. Hackauf, M. Mascher, T. Lux, T. Wicker, H. Gundlach, M. Báez, A. Houben, K. F.X. Mayer, L. Guo, J. Poland, C. J. Pozniak, S. Walkowiak, J. Melonek, C. Praz, M. Schreiber, H. Budak, M. Heuberger, B. Steuernagel, B. Wulff, A. Börner, B. Byrns, J. Čížková, D. B. Fowler, A. Fritz, A. Himmelbach, G. Kaithakottil, J. Keilwagen, B. Keller, D. Konkin, J. Larsen, Q. Li, B. Myśków, S. Padmarasu, N. Rawat, U. Sesiz, B. Sezgi, A. Sharpe, H. Šimková, I. Small, D. Swarbreck, H. Toegelová, N. Tsvetkova, A. V. Voylokov, J. Vrána , E. Bauer, H. Bolibok-Bragoszewska, J. Doležel, A.Hall, J. Jia, **V. Korzun**, A. Laroche, X.-F. Ma, F. Ordon, H. Özkan, M. Rakoczy-Trojanowska, U. Scholz, A. H. Schulman, D. Siekmann, S. Stojałowski, V. Tiwari, M. Spannagl, N. Stein / Chromosome-scale genome assembly provides insights into rye biology, evolution, and agronomic potential // Nature Genetics, 2021, DOI: 10.1038/s41588-021-00807-0.

114. Reynolds M., O. K. Atkin, M. Bennett, M. Cooper, I. C. Dodd, M. J. Foulkes, C. Frohberg, G. Hammer, I. R. Henderson, B. Huang, **V. Korzun**, S. R. McCouch, C. D. Messina, B. J. Pogson, G. Slafer, N. L. Taylor, P. E. Wittich / Addressing Research Bottlenecks to Crop Productivity // Trends in Plant Science, 2021, DOI: https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.03.011.

115. Zhao Y., P. Thorwarth, Y. Jiang, N. Philipp, A.W. Schulthess, P.H. G. Boeven, C. F. H. Longin, M. Gils, R. Schachschneider, J. Schacht, E. Ebmeyer, **V. Korzun**, E. Kazman, Vilson Mirdita, Jost Dörnte, Stefan Kontowski, Ralf Horbach, Hilmar Cöster, J. Holzapfel, A. Jacobi, L. Ramgraber, C. Reinbrecht, N. Starck, P. Varenne, A. Starke, F. Schürmann, M. Ganal, A. Polley, S. Beier, U. Scholz, T. Würschum, R. Schmidt, J. C. Reif / Big data strategies for predicting grain yield of hybrids in wheat // Science Advances, 2021 (in press).

Патентные заявки

1. Wilde P., V. Korzun, J. Menzel, R. Zhou, N. Stein, B. Hackauf / Restorer plant // DE102015016445A, 2017.

2. Wilde P., V. Korzun, J. Menzel, R. Zhou, N. Stein, B. Hackauf / Restorer plants // EP3393234A1, 2018.

3. Wilde P., V. Korzun, J. Menzel, R. Zhou, N. Stein, B. Hackauf / Restorer plants // WO2017109012A1, 2017.

Монографии

1. Börner, A., **V. Korzun** and R.K. Varshney / Molecular maps in cereals: methodology and progress // In Cereals Genomics // Gurta P.K., R.K. Varshney (Eds) // Kluwer Academic Publisher, 2004. – P. 35-82.

2. Altpeter F., **V. Korzun** / Rye // In: Transgenic Crops, IV Pua E.C. and M.R. Davey (Eds) // Biotechnology in Agriculture and Forestry // Springer, Heidelberg, Germany, 2007. – P. 107-117.

3. Hackauf B., B.Truberg, H. Wortmann, F.J. Fromme, P. Wilde, J. Menzel, **V. Korzun**, S. Stojalowski / Minimazing ergot infection in hybrid rye by a smart breeding approach // In: Feldmann F, Alford D V, C. Furk (Eds) // Crop Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors – 2009. – P. 439-450.

4. Verstegen H., O. Köneke, **V. Korzun**, R von Broock / The world importance of barley and challenges to further improvements // Biotechnological Approaches to Barley Improvement // J. Kumlehn & N. Stein (Eds.), Biotechnology in Agriculture and Forestry, Springer – 2014. – P. 3-21.

5. Miedaner T., **V. Korzun** (Book Editors) // Applications of Genetics and Genomics Research in Cereals // Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition // Elsevier – 2018.- P 1-349.

6. Miedaner T., **V. Korzun**, E. Bauer / Genomics-based hybrid rye breeding // In Applications of Genetics and Genomics Research in Cereals // Genomics Miedaner T., **V. Korzun** (Eds.) // Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition // Elsevier – 2018.- P.329-344.

7. Hackauf B., T. Rabanus-Wallace, **V. Korzun** / Mapping of genes and QTL rye // The Rye Genome // Rabanus-Wallace T., N. Stein (Eds.) // Compendium of Plant Genomes // Springer Nature Switzerland AG – 2021 (in press).

8. Joanna Melonek J., **V. Korzun,** B. Hackauf / Genomics of self-incompatibility and male-fertility restoration in rye rye // The Rye Genome // Rabanus-Wallace T., N. Stein (Eds.) // Compendium of Plant Genomes // Springer Nature Switzerland AG – 2021 (in press).

9. **Korzun V.,** M. L. Ponomareva, M. E. Sorrells / Economic and academic importance of rye // The Rye Genome // Rabanus-Wallace T., N. Stein (Eds.) // Compendium of Plant Genomes // Springer Nature Switzerland AG – 2021 (in press).

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица 1 - Классификация изученных диплоидных пшениц в соответствии с их ботаническими названием и географическим происхождением

Вид / Ботаническое название	Географическое происхождение	Номер Gatersleben коллекции
T. urartu Thum. ex Gandil.		
var. *albonigricans* Thum.	Armenia	TRI 6735
var. *nigrum* Thum.	Lebanon	TRI 17136, 17141, 17142, 17143, 17145, 17147, 17257, 11498, 11499
var. *spontaneoalbum* Thum.	Turkey	TRI 17118, 17131, 17133, 17134, 17138, 17149, 17163, 17497
var. *spontaneorubrum* Thum.	Armenia	TRI 14263
var. *pubescentinigrum* Hammer et A.Filat.	Turkey	TRI 17119, 17130
var. *turcicum* Hammer et A.Filat.	Turkey, Lebanon	TRI 17159, 17162
T. monococcum L.		
var. *gaterslebense* Hammer et A.Filat.	Italy, Iraq	TRI 13059, 17110, 17206
var. *hornemannii* (Clem.) Körn.	Switzerland, Syria, Balkan, Turkey	TRI 4327, 896, 4275, 4319
var. *hohensteinii* (Clem.) Körn.	Austria, Georgia	TRI 2212, 13612
var. *macedonicum* Papag.	Albania, Greece, Romania	TRI 615, 1490, 2862, 13008
var. *mansfeldii* Hammer et A.Filat.	Turkey	TRI 17021
var. *monococcum*	Marokko, Spain, Azerbaijan	TRI 4321, 17212, 17433
var. *vulgare* Körn.	Albania, Bulgaria, Spain, Europe	TRI 617, 645, 1511, 1998, 2006, 2381
convar. *sinskajae* (A.Filat. et Kurk.) Szabó	Turkey	TRI 12910, 14732
T. boeoticum Boiss. em. Schiemann		
var. *abovjanii* A.Filat. et Dorof. (t)	Iraq, Iran	TRI 11490, 11491
var. *albinigrum* (Thum.) A.Filat. et Dorof. (b)	Lebanon	TRI 11493
var. *balaclavicum* (Kovarsk.) A.Filat. et Dorof. (t)	Turkey	TRI 14260
var. *biarpurunivis* Gandil. (t)	Turkey, Iraq	TRI 17165, 17166
var. *boeoticum* (b)	Greece	TRI 15119
var. *bornmuelleri* Flaksb.) A.Filat. et Dorof. (t)	Turkey	TRI 17032
var. *chochlovae* A.Filat. et Dorof. (b)	Iraq	TRI 17098

Вид / Ботаническое название	Географическое происхождение	Номер Gatersleben коллекции
var. *gandiljanii* A.Filat. (b)	Transcaucasia	TRI 11164
var. *haussknechtii* (Flaksb.) A.Filat. et Dorof. (t)	Iraq	TRI 17167
var. *nigrireuteri* (Jakubz.) A.Filat. et Dorof. (t)	Lebanon	TRI 17117a, 17117b
var. *pubescentinigrum* (Flaksb.) A.Filat. et Dorof. (b)	Iraq	TRI 17097
var. *rufinigrum* (Thum.) A.Filat.et Dorof. (t)	Lebanon	TRI 17164
var. *subbulachevskajae* Hammer et A.Filat. (b)	Azerbaijan	TRI 11355
var. *tchivicum* A.Filat. et Dorof.(t)	Turkey	TRI 17089
var. thaoudar *reuteri* (Flaksb.) Hammer et Szabó (t)	Turkey	TRI 11494
var. *viridinigrireuteri* Hammer et A.Filat. (t)	Turkey	TRI 11489
var. *viridialbinigrescens* Hammer et A.Filat. (t)	Turkey	TRI 17074
var. *viridihaussknechtii* Hammer et A.Filat. (t)	Turkey	TRI 17081
var. *viridinigrum* Flaksb. (t)	Iraq	TRI 17094
var. *zuccarinii* (Flaksb.) A.Filat. et Dorof. (b)	Greece	TRI 15115

Таблица 2 - Материал ржи, использованный для изучения структуры популяций и зимостойкости (Earth et al., 2017)

Название образца	**Происхождение**
Lo7	Германия
Ro_S002	Германия
Ro_S004	Германия
Ro_S005	Германия
Ro_S007	Германия
Ro_S011	Германия
Ro_S015	Германия
Ro_S016	Германия
Ro_S017	Германия
Ro_S020	Германия
Ro_S027	Германия
Ro_S036	Германия
Ro_S038	Германия
Ro_S046	Германия
Ro_S051	Германия
Ro_S054	Германия
Ro_S056	Германия

Ro_S057	Германия
Ro_S062	Германия
Ro_S064	Германия
Ro_S065	Германия
Ro_S174	Германия
Ro_S175	Германия
Ro_S185	Германия
Ro_S186	Германия
Ro_S189	Германия
Ro_S242	Германия
Ro_S245	Германия
Ro_S247	Германия
Ro_S248	Германия
Ro_S249	Германия
Ro_S252	Германия
Ro_S254	Германия
Ro_S259	Германия
Ro_S287	Германия
Ro_S288	Германия
Ro12024	Германия
Ro12024	Германия
Ro_S069	Германия
Ro_S072	Германия
Ro_S079	Германия
Ro_S082	Германия
Ro_S094	Германия
Ro_S102	Германия
Ro_S104	Германия
Ro_S111	Германия
Ro_S116	Германия
Ro_S118	Германия
Ro_S119	Германия
Ro_S121	Германия
Ro_S127	Германия
Ro_S131	Германия
Ro_S132	Германия
Ro_S139	Германия
Ro_S141	Германия
Ro_S148	Германия
Ro_S149	Германия
Ro_S153	Германия
Ro_S157	Германия
Ro_S166	Германия
Ro_S168	Германия
Ro_S172	Германия
Ro_S191	Германия
Ro_S192	Германия
Ro_S195	Германия

Ro_S198	Германия
Ro_S209	Германия
Ro_S211	Германия
Ro_S216	Германия
Ro_S220	Германия
Ro_S221	Германия
Ro_S224	Германия
Ro_S227	Германия
Ro_S235	Германия
Ro_S272	Германия
Ro_S273	Германия
Ro_S281	Германия
Ro_S282	Германия
Ro_S286	Германия
Ro11002_00004	Германия
Ro11002_00006	Германия
Ro13030_00299	Германия
Ro13030_00738	Германия
Ro13030_01528	Германия
5017/4211_St185	Россия
AND15	Польша
AND15_6378	Польша
Armand_6474	Польша
C463	Германия
Dank Amber_6605	Польша
DC26	Польша
Эстафета Татарстана	Россия
H_1225	Россия
H_149	Россия
H_29	Россия
H_809	Россия
Hp1	Россия
HVG_3079	Россия
LN370	Россия
LN-720/2	Россия
Lp1	Россия
Lp2	Россия
Luta_6665	Россия
Нем 20085/1/5	Россия
P45_Radzima	Belarus
Puma_HOH_1	Канада
Puma_WOH_1	Канада
R6	Германия
Радонь	Россия
Radoncopy	Россия
RU_VGF_785	Россия
RU_VGF_807	Россия
Саратовская 7_1	Россия

Sodmia_6674	Балтика
Татьяна	Россия
UniWRO_187	Польша
UniWRO_191_typ1	Польша
UniWRO_224_typ2	Польша
UniWRO_247	Польша
UniWRO_249	Польша
UniWRO_283	Польша
V861	Германия

Таблица 3 – Популяции ржи, использованные в исследованиях (Parat et al., 2015)

Код	**Происхождение**	**Использование**	**Селекционный уровень**
IR1	Иран	-	дикая рожь
IR2	Иран	-	дикая рожь
TUR	Турция	-	дикая рожь
ESP	Испания	корм	-
BRA	Бразилия	корм	-
USA	США	корм	сорт
PRT	Португалия	корм	местная форма
ARG	Аргентина	зерно	местная форма
DE1	Германия	зерно	сорт
RU1	Российская Федерация	зерно	местная форма
RU2	Российская Федерация	зерно	местная форма
BLR	Беларусь	зерно	сорт
DE2	Германия	зерно	сорт
POL	Poland	зерно	Landrace

Таблица 4 – Коллекция сортов мягкой пшеницы (GABI) для GWAS анализа (Kollers et al., 2013, 2014; Zanke et al., 2014, 2015, 2017)

Название сорта	**Страны регистрации**			**Год регистрации**
Achat	A**			1997
Acienda	F	E		2004
Actros	D	DK		2005
Aguila	F			2005
Akratos	D			2004
Akteur	D	CZ	PL	2003
Alcazar	F	PL		2004
Alceste	D			2006
Alchemy	UK	DK		2006
Aldric	F			2007
Alidos	D			1987
Allister	F			2002
Altigo	F			2007
Altos	D	A		2000
Ambition	DK			2005
Ambrosia	UK			2005
Andalou	F			2001

Anthus	D	PL	NL	B	2005
Antonius	A				2003
Apache	F	CZ			1999
Aperitiv	S				*
Apollo	D				1984
Arack	F				2006
Ares	D				1983
Arina	CH				*
Arobase	F				2005
Asketis	D				1998
Astrado	A				2003
Astron	D				1989
Astuce	F				2004
Atlantis	D				1992
Attlass	F				2005
Aubusson	F				2001
Audi	DK				2006
Autan	F				2000
Avantage	F				2005
Azimut	F				2004
Azzuro	F				2006
Bagatelle 007	F				2005
Bagou	F	CZ			2007
Baguette 11	(F)				*
Balance	F				2000
Baltimor	F				1998
Banquet	CZ				2001
Bastide	F				2002
Batis	D	CZ			1994
Battalion	UK				2007
Batuta	PL				2006
Bermude	F				2007
Bill	DK	CZ			1998
Biscay	D	CZ	DK		2000
Bogatka	PL				2004
Boisseau	F				2007
Boomer	D	PL	DK		2005
Borneo	D				1997
Boston	F				2000
Brando	F				2000
Brilliant	D	CZ			2005
Brompton	UK				2005
Bryza	PL				2003
Bueno	F				2007
Bussard	D				1990
Buteo	D	CZ			2004
Caesar					1997
Calisto	F				2001
Campari	D				2003
Campero	F				2006
Caphorn	F	CZ			2000
Capnor	D	F			2003

Capo	A			1989
Cardos	D			1998
Carenius	D			2006
Caribou	F			2005
Cassiopeia	DK			*
Catalan	F			2002
CCB Ingénio	E			2006
CCB Préférence	F			2006
Centrum	D			2001
Certo	D			1999
Cetus	D			2005
Cezanne	F	E	I	1998
Chagall	F			2004
Charger	F			1997
Claire	UK			1999
Cliff	DK	UK		*
Compliment	D			2001
Consort	UK			1995
Contra	D	CZ	A	1990
Contur	DK			*
Cordiale	UK			2004
Corsaire	CZ			1999
CPBT W130	UK			*
Craklin	F			1998
Cubus	D	CZ		2002
Deben	UK	DK		2001
Dekan	D	A		1999
Dinosor	F	DK		2005
Discus	D			2007
Dream	(D)			1999
Drifter	D	CZ		1999
Duxford	UK			2008
Einstein	UK			2003
Elegant	D			2005
Element	A			2006
Ellvis	D	DK		2002
Enorm	D			2002
Ephoros	F	DK		2004
Epidoc	F			2006
Equilibre	F			2002
Equinox	F			1998
Eriwan	A			2006
Esket	D			2007
Estica	CZ	NL		1995
Euclide	F			2007
Eurojet	A			2006
Eveil	F			2002
Exotic	F			2004
Exotic	F			2005
Expert	F			2007
Exsept	D	UK		2001
Fastnet	DK			*

Fedor	D			2007
Figura	PL			2007
Finezja	PL			2002
Flair	D	PL	DK	1996
Florett	DK			2004
Folio	F			1997
Forban	F			2001
Format	D			2007
Fregata	PL			2004
Fridolin	A			2003
Frument	DK			2006
Garcia	F			2006
Gatsby	UK	DK		2006
Gladiator	UK			2004
Glasgow	UK	DK		2005
Globus	A	CZ	DK	2003
Graindor	F			2006
Greif	D			1989
Grisby	F			2001
Gulliver	UK			*
H03309	F			CTPS2
H03311	F			CTPS2
H04438	F			CTPS2
H05581A	F			CTPS2
H05606	F			*
Haldor	D			1999
Hamac	F			2001
Hanseat	(D)			1996
Haussmann	F			2006
Haven	(UK)			1988
Hereford	DK			
Hereward	UK	DK		1991
Hermann	D			2004
Heroldo	D	CZ	DK	2004
Herzog	Röder			1986
History	(D)			2000
Hourra	F			2004
Humber	UK			2007
Hussar	(UK)			1991
Hyperion	UK			2006
Ibis	(D)			1991
Impression	D			2005
Incisif	F			2005
Inédit	F			2006
Innov	F			2005
Inoui	F			2004
Inspiration	D	DK	F	2007
Instinct	F			2006
Intact	F			2005
Intense	F			2001
Intérêt	F			2007
Iridium	F	CZ		2007

Isengrain	F				1997
Istabraq	UK				2004
Izyda	PL				2004
Jafet	D				2008
JB Asano	D				2008
Jenga	D	DK	A		2007
Julius	D	B			2008
Kanzler	(D)				1980
Kleber	F				2004
Kobiera	PL				2003
Kobra Plus	PL				1992
Koch	D				2003
Kontrast	D				1990
Korweta	PL				*
Kosack	S				1984
Kranich	D				2007
KWS Aurum LP 819.4.04	D				2009
KWS Chamsin LP 779.2.04	D				2009
KWS Scirocco LP 509.3.04	D				2009
Lars	S				1999
Legenda	PL				2005
Leiffer	D				2005
Levis	F	CH			1998
Limerick	UK				*
Limes	D				2003
Lindos					1994
LOCH 3754 Adlon	(D)				not listed
Lona	F	CH			1997
Lucius	D				2006
Ludwig	D	A	PL	CZ	1998
Lynx	(UK)				1992
Macro	UK				2000
Magister	D	CZ			2005
Magnus	D	A			2000
Malacca	UK				1999
Manager	D	DK			2006
Mandub	D				2003
Manhattan	D	A			2002
Marcheval	F				2002
Marin	D				2006
Markiza	PL				2007
Marksman	UK				*
Marshal	S				2001
Mascot	UK				*
Maverick	D				1999
Maxyl	F				2005
Mendel	F				2004
Mercato	F				2005
Meteor	D	PL			2006

Meunier	D	F	1998
Mewa	PL		1999
Mikon	(D)		1988
Milvus	D		2004
Mirage	D		2006
Monopol	D		1975
Monsun	D		2002
Monty	UK		*
Mulan	D	A	2006
Musketeer	UK		*
Muza	PL		2004
Nadobna	PL		2003
Naridana	PL		2007
Nateja	PL		2008
Naturastar	D		2002
Nirvana	F		2001
Nuage	F		2006
Nutka	PL		2001
Oakley	UK	DK	2007
Octet	F		2007
Olivin	D	PL	1999
Opus	D	DK	2003
Oratorio	F		1995
Ordeal	F		1998
Orestis	(D)		1988
Ornicar	F		1998
Orpic	F		1998
Orvantis	F		2000
Ostka Strzelecka	PL		2005
P05311	F		*
P05312	F		*
P06079	F		*
Paladain	F		2006
Paledor	F		2005
Pamier	D		2008
Parador	F		2000
Paroli	D	DK	2004
Petrus	D		1996
Philius			*
Piko	D		1994
Portland	DK		*
Potenzial	D	DK	2006
PR 22 R 28	F		2000
PR22R20	F		2002
PR22R58	F	I	2000
Premio	F		2007
Prinz	(D)		1997
Privileg	D		2004
Profilus	D		2008
Pulsar	F		1998
Pytagor	F		2002
Quatuor	F		2002

Quebon	D	F			2004
Rainer	A				2006
Raison	F				2006
Ramiro	(D)				1989
Recital	F				1986
Renan	F				1989
Retro	D				2007
Rialto	CZ				1999
Richepain	F				2006
Ritmo	D	CZ	S	DK	1993
Robigus	UK	PL			2003
Romanus	D	A			2000
Rosario	F	DK			2004
Royssac	F				2002
Rubens	PL	F			2003
Runal	F	CH			1998
Rywalka	PL				2003
Samurai	F	DK			2005
Sankara	F				2004
Satyna	PL				2004
Savannah	(UK)				1998
Schamane	D	DK			2005
Scorpion 25	F				2002
Semafor	F				2001
Semper	CZ				1999
Senat	DK				2000
Seyrac	F				2006
Sisley	F				1998
Skagen	D				2006
Skalmeje	D	DK			2006
Skater	D				2000
Slejpner	DK	S			*
Smuga	PL				2004
Smuggler	DK				*
Sobi	D				2004
Sogood	F				2006
Soissons	F	UK			*
Sokrates	D				2001
Solist	DK				2000
Solitär	D				2004
Solstice	UK				2002
Sophytra	D				2008
Sperber	(D)				1982
Stava	S	PL			*
Striker	D				2004
Sukces	PL				2001
SW Gnejs	S				*
SW Harnesk	S				*
SW Harpun	S				*
SW Hurtig	S				*
SW Skotte	S				*
SW Tataros	NL				2002

SW Topper	D				2002
Symbol	DK				2001
Tabasco	D				2008
Taifun	D				2003
Tamaro	F	CH			1997
Tambor	D				1993
Tapidor	F				2001
Tarso	D	S			1994
Tiger	D				2001
Timber	UK				2007
Titlis	F				2001
Toisondor	F				2004
Tommi	D	DK			2002
Tonacja	PL				2001
Toras	D	A			2004
Torkil	DK				2006
Toronto	D				1990
Tower	CZ				1998
Transit	D				1994
Trappe	PL				2008
Travix	(D)				2001
Trintella	DK				*
Trocadero	F				2001
Tuareg	D	DK			2005
Tukan	D	DK	B		2006
Tulsa	D	A	DK		2004
Türkis	D	PL			2004
Tuscan	DK				
Urban	(D)				1980
Vanek	PL				
Velocity	UK				
Versailles	F	CZ	NL	DK	1997
Viscount	UK				2009
Vitus					2005
Vivant	NL	F			1991
Welford	UK				2004
Winnetou	D	A			2002
Wydma	PL				2005
Xenos	A				1998
Xi19.	UK				2002
Zanatan	DK				*
Zawisza	PL				2004
Zebedee	UK				2007
Zentos	D				1989
Zobel	D				2006
Zyta	PL				1999

*находился в стадии регистрации на 2010

**Сокращения для стран:	DK = Дания	S = Швеция
D = Германия	A = Австрия	CH =Швейцария
F = Франция	CZ = Чехия	HU = Венгрия
PL = Польша	B = Бельгия	I = Италия