



УДК 582.542.1:[575.174.015.3+575.222.73]+633.111

Разнообразие стародавней мягкой пшеницы из Азии и синтетической гексаплоидной пшеницы по аллелям маркерных локусов, сцепленных с геном *SKr* – супрессором скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью

И. В. Поротников^{1, 2*}, А. Г. Хакимова^{1, 3}, О. Ю. Антонова^{1, 4}, О. П. Митрофанова^{1, 5}

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР), ул. Большая Морская, д. 42, 44, г. Санкт–Петербург, 190000, Россия.

² E-mail: i.v.porotnikov@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5841-8803>

³ E-mail: a.hakimova@vir.nw.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0481-8462>

⁴ E-mail: olgaant326@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8334-8069>

⁵ E-mail: o.mitrofanova@vir.nw.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

* Автор для переписки

Ключевые слова: гаплотипы, ДНК-маркеры, источники высокой скрещиваемости, образцы коллекции ВИР, *Triticum aestivum*, × *Aegilotriticum*.

Аннотация. Гибридизация мягкой пшеницы (МП) с рожью – один из способов обогащения ее генофонда. Основной контроль скрещиваемости МП с рожью осуществляет супрессор *SKr*. Ранее нами показана диагностическая эффективность тесно сцепленных с ним маркерных локусов *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* для поиска образцов МП коллекции ВИР с высокой/низкой скрещиваемостью с рожью, а также выявлены новые аллели локусов у образцов из Восточной Сибири и Пакистана. В данной работе с целью расширения области поиска совместимых с рожью форм изучена выборка из 108 образцов стародавней МП из различных стран Азии. Наиболее полиморфными по маркерным локусам оказались образцы из Монголии, Пакистана и Индии, а более однородными – из Турции и Ирана. Всего по аллельному составу изученных локусов у МП выделено восемь гаплотипов, один из них новый. Образцы с гаплотипами, содержащими редкие/новые аллели, по географической приуроченности образовали группы, соответствующие основным путям распространения МП из Западной в Восточную Азию. Показано, что совместимые с рожью формы встречаются не только в Китае и Японии, но и в Пакистане, Монголии и Афганистане.

Как новый источник разнообразия исследованы 30 образцов синтетической гексаплоидной пшеницы (СГП), у которой ген *SKr* также участвует в контроле скрещиваемости с рожью. Образцы СГП по сцепленным с *SKr* маркерным локусам оказались менее полиморфными, чем МП. ДНК-маркеры были малоэффективными для идентификации генотипов СГП с высокой/низкой скрещиваемостью, что, возможно, свидетельствует об участии у них других генов в контроле данного признака.

Выделенные совместимые с рожью образцы МП и СГП с установленной ассоциацией аллель-признак могут быть использованы как новые источники этого признака при проведении фундаментальных исследований и в селекции.

The diversity of bread wheat landraces from Asia and synthetic hexaploid wheat by alleles of loci linked to the *SKr* gene – a suppressor of crossability of bread wheat with rye

I. V. Porotnikov, A. G. Khakimova, O. Yu. Antonova, O. P. Mitrofanova

Federal Research Center N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), B. Morskaya St., 42, 44, St. Petersburg, 190000, Russian Federation

Keywords: accessions of VIR collection, DNA-markers, haplotypes, sources of crossability, *Triticum aestivum*, × *Aegilotriticum*.

Summary. Hybridization of bread wheat (BW) with rye is one of the ways to enrich its gene pool. The main control of crossability of BW with rye is carried out by the suppressor *SKr*. Previously, we demonstrated diagnostic efficiency of marker loci *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* and *gene13*, closely linked to *SKr*, for searching BW accessions in the VIR collection with high/low crossability, and identified new alleles of these loci in accessions from Eastern Siberia and Pakistan. In order to expand the search for rye-compatible accessions, a set of 108 BW landraces from Asia was studied. The accessions from Mongolia, Pakistan, India were the most polymorphic on marker loci, while the least polymorphic were from Turkey and Iran. In total, eight haplotypes were identified based on allelic composition of the loci, one of which was new. Accessions with haplotypes containing rare/new alleles were distributed into groups, which on their origin corresponded to the main routes of BW spread from Western to Eastern Asia. Rye-compatible forms were not only in China and Japan, but also in Pakistan, Mongolia, Afghanistan.

As a new source of diversity for BW, 30 synthetic hexaploid wheat (SHW) accessions were studied, in which the *SKr* gene was also involved in controlling crossability with rye. Many SHW had high crossability but were less polymorphic on marker loci than BW. However, the used DNA-markers were not as effective in identifying SHW with high/low crossability, that may point to the involvement also of other genes in controlling this trait.

Identified rye-compatible accessions BW and SHW with a allele-trait association can be used as new sources in fundamental research and in breeding.

Введение

Отдаленная гибридизация мягкой пшеницы (далее МП) (*Triticum aestivum* L., $2n = 6x = 42$, ВВААД) с представителями других видов и родов – основной способ обогащения ее генофонда. В качестве доноров аллелей генов хозяйственно ценных признаков широко используют культурную рожь *Secale cereale* L. ($2n = 2x = 14$, RR) и синтетическую гексаплоидную пшеницу рода × *Aegilotriticum* P. Fourn (далее СГП), представляющую собой ресинтезированный аллогексаплоид от скрещивания различных представителей тетраплоидной пшеницы, в том числе сортов *T. durum* Desf. ($2n = 4x = 28$, ВВАА), с *Aegilops tauschii* (Coss.) Schmalh ($2n = 2x = 14$, DD), с последующим удвоением хромосом полученного гибрида (Bhatta et al., 2018; Moskal et al., 2021).

подавляющее число сортов МП несовместимы с рожью, формы с высокой скрещиваемостью распространены в Китае и Японии, то есть в тех странах Восточной Азии, где пшеница с рожью

традиционно вместе не произрастала (Vavilov, 1926; Lein, 1943; Pissarev, 1960; Rigin, 1976; Zeven, 1987; Porotnikov et al., 2020).

Проведению успешных скрещиваний МП с рожью посевной препятствует наличие прогамной несовместимости, выражающейся в ингибировании роста пыльцевых трубок. У МП обнаружено, по меньшей мере, пять генов – *Kr1*, *Kr2*, *Kr3*, *Kr4* (Crossability with Rye and *Hordeum* and *Aegilops* spp.) и *SKr* (Suppressor of crossability) – доминантные аллели которых отвечают за проявление признака несовместимости, а рецессивные (нефункциональные), в случае их сочетания в одном генотипе, обуславливают завязываемость более 50 % гибридных зерновок в колосе пшеницы от числа кастрированных и опыленных пыльцой ржи цветков (Lein, 1943; Surikov, Kissel, 1980; Zeven, Van Heemert, 1980; Tixier et al., 1998; Bertin et al., 2009). У СГП наряду с *SKr* (локус *QCa.caas.5B*) и *Kr4* (*QCa.caas.1A*) обнаружено еще три других локуса, ответственных за скрещиваемость (Zhang et al., 2011).

Основной вклад в проявление признака скрещиваемости МП с рожью вносит ген *SKr*, локализованный в хромосоме 5BS в тесном сцеплении (косегрегирует) с маркерами *cfb341*, *gene12* и *TGlc2*, и дистально расположенный от маркеров *Xgwm234* (2,2 сМ), *cfb306* (0,6 сМ) и *gene13* (0,4 сМ). Все тесно сцепленные маркеры успешно применяли в маркер-ориентированной селекции при передаче признака «высокой скрещиваемости с рожью» в другие сорта пшеницы (Alfares et al., 2009; Bouguennec et al., 2018).

Ранее нами был проведен молекулярный скрининг 103 образцов МП из коллекции ВИР с использованием ДНК-маркеров *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13*, в результате которого были выявлены новые, не описанные в литературе, ДНК-фрагменты у образцов ‘Punjab Tیره 8A’ (к-23806) и ‘Moro of Sind’ (к-52950) из Пакистана и ‘Сибирка Ярцевская’ (к-38587) из Красноярского края, Россия (Porotnikov et al., 2022). Еще один новый фрагмент был обнаружен у линии ‘Л42-ХСР’ (маркер *gene12*), отобранной из образца к-62782 из Китая (неопубликованные данные). Все образцы, кроме ‘Moro of Sind’, показали высокую скрещиваемость с рожью. Установление этого факта, а также знание концепции Н. И. Вавилова о наличии первичного очага разнообразия сортовых форм мягкой пшеницы в горных районах Юго-Западной Азии (Vavilov, 1926) побудили нас провести молекулярный скрининг более представительной выборки образцов из Азии. В сравнении с ними было интересно проанализировать образцы СГП, поскольку некоторые из них, по данным литературы, обладают высокой скрещиваемостью с рожью (Yang et al., 2007), а возможности использования ДНК-маркеров гена *SKr* с целью выявления совместимых с рожью форм изучены недостаточно.

Материалы и методы

Растительный материал

Материалом для исследования послужили 108 образцов стародавней МП и 30 образцов СГП из коллекции ВИР. Все образцы МП были с неизвестной скрещиваемостью с рожью и происходили из Афганистана (7 образцов), Индии (8), Ирана (10), Монголии (10), Пакистана (10), Турции (10), а также из 14 преимущественно восточных провинций Китая (53). Образцы СГП созданы в International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT, Мексика) путем

скрещивания 27 линий и сортов твердой пшеницы *T. durum* с 27 различными представителями дикорастущего диплоидного эгилопса *Ae. tauschii*. Родословные этих синтетиков приведены в каталоге (Khakimova et al., 2018).

Фенотипирование по скрещиваемости с рожью

Гибридизацию МП и СГП с рожью проводили в поле НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в июне – июле 2021–2023 гг., при этом растения МП и СГП использовали как материнские формы. Опылителями служили сорта диплоидной ржи ‘Ильмень’ (к-11000) и ‘Сударушка’ (к-11891) с озимым типом развития и ‘Prolific’ (к-9369) – с яровым. Опыление кастрированных колосьев проводили твел-методом (“twirl method”) согласно методическим указаниям (Merezhko, 1973). Уровень скрещиваемости с рожью определяли как процент завязавшихся гибридных зерновок от общего числа кастрированных, а затем опыленных цветков в колосе. Под «высокой» скрещиваемостью понимали завязываемость 16 % и более, «низкой» – от 0 до 15 %.

Выделение ДНК и молекулярный скрининг

ДНК выделяли из десятидневных проростков или из верхних листьев индивидуальных растений, собранных в период колошения в поле. Использовали метод SDS-экстракции (Dorokhov, Klocke, 1997). Концентрацию и качество выделенной ДНК контролировали при помощи нанофотометра Implen N60 (IMPLEN, Германия), а также электрофорезом в 0,8%-м агарозном геле.

Молекулярный скрининг проводили с помощью четырех сцепленных с геном *SKr* ДНК-маркеров *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13*, взятых из литературных источников (табл. 1). Для каждого маркерного локуса выявляемые фрагменты разных размеров рассматривали как его аллельные варианты (аллели) и в тексте обозначали, например, как *cfb341-176* (176 п. о.).

В качестве контрольных образцов с идентифицированными нами ранее (Porotnikov et al., 2022) новыми аллельными фрагментами маркерных локусов *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* использовали:

- к-23806 ‘Punjab Tیره 8a’, с аллелями *cfb341-168* и *TGlc2-284*;
- к-52950 ‘Moro of Sind’ – *cfb341-151* и *TGlc2-268*;

– к-38587 ‘Сибирка Ярцевская’ – *cfb341-135*, *TGlc2-258*, *gene12-0* (нулевой аллель) и *gene13-421*;

– линию ‘Л42-ХСР’, с аллельным фрагментом *gene12-320* (≈ 320 п. о.).

Размеры выявленных фрагментов у контрольных образцов и линий приведены после их уточнения путем электрофореза в полиакриламидном геле.

ПЦР осуществляли в 14 мкл смеси состава: 10 нг тотальной ДНК; 1 × реакционный буфер; 2,5 мМ MgCl₂; по 0,4 мМ каждого из dNTP’s; по 250 нМ прямого и обратного праймера; 70 нМ прямого праймера M13 (сacgacgttgtaaаacgac), маркированного R6G/FAM/TAMRA/ROX и 0,5 ед. Taq-полимеразы. Использовали программы, рекомендованные авторами праймеров (Alfares et al., 2009; Bouguennec et al., 2018).

Разделение продуктов амплификации для всех маркеров проводили на генетическом анализаторе НАНОФОР 05 (Синтол, Россия). В качестве стандартов молекулярного веса использовали СД-450 и СД-600 (Синтол, Россия).

У большинства (98 из 108) образцов МП анализировали препараты ДНК как индивидуаль-

ных растений (генотипов), так и суммарно из 10–15 проростков (bulk-проба), что позволяло с большей вероятностью обнаружить генетическую неоднородность образцов. Исключение составили образцы к-14497, к-26085, к-28675, к-28996 и к-29139, представленные лишь bulk-пробами ДНК, а также образцы к-5507, к-22261, к-22308, к-23812 и к-32848, у которых анализировали ДНК только индивидуальных растений. Кроме того, мы провели фенотипирование 11 образцов с редкими аллельными фрагментами по скрещиваемости с рожью, поэтому эти образцы были представлены двумя-тремя индивидуальными генотипами. В случае СГП исследовали препараты ДНК, полученные из 1–11 индивидуальных растений, большинство этих растений затем фенотипировали по скрещиваемости с рожью.

Таким образом, всего было изучено 220 ДНК-пробы МП (103 bulk-проб и 117 проб отдельных генотипов), а также 103 ДНК-пробы СГП, каждая из которых представлена отдельным генотипом.

Таблица 1. ДНК маркеры гена *SKr*, отобранные по литературным источникам для оценки скрещиваемости с рожью образцов мягкой пшеницы и синтетической гексаплоидной пшеницы

Маркерный локус	Генетическое расстояние между маркером и геном <i>SKr</i> , сМ	Аллельные фрагменты (п. о.)* и их ассоциация с низкой/высокой скрещиваемостью с рожью			Ссылка на источник
		низкая	высокая	не ассоциированные	
<i>cfb341</i>	0 (ассоциирован с <i>SKr</i>)	163	176	135 168	Alfares et al., 2009
<i>TGlc2</i>		279	291	256 268 284	Bouguennec et al., 2018
<i>gene12</i>		342	391	0 (нулевой аллель)	
<i>gene13</i>	0,4	451	456	421	

Примеч.: * – размер ПЦР-продуктов, аналогично с авторами маркеров, указан с учетом длины последовательности прямого праймера M13.

Статистическая обработка данных

Силу связи между признаком высокой/низкой скрещиваемости с рожью и наличием соответствующих диагностических фрагментов маркеров измеряли при помощи тетракорического коэффициента сопряженности (T_4). Значимость силы связи, то есть отличие каждого из полученных коэффициентов от показателя генеральной

совокупности, величина которого согласно нулевой гипотезе равна нулю, оценивали с помощью критерия хи-квадрат (χ^2) (Zaitsev, 1963).

Диагностическую эффективность (Ef) маркеров *cfb341*, *gene12*, *TGlc2* и *gene13* для идентификации генотипов с высокой или низкой скрещиваемостью рассчитывали, как соотношение числа генотипов с правильной ассоциацией аллель-признак к общему числу генотипов (в %):

$$Ef = \frac{H_t + L_t}{H_t + L_t + H_f + L_f} \times 100$$

где H_t и L_t – число генотипов с высокой или низкой скрещиваемостью и правильной ассоциацией аллель-признак, соответственно; H_f и L_f – число генотипов с высокой или низкой скрещиваемостью и неправильной ассоциацией аллель-признак, соответственно.

Результаты и их обсуждение

Разнообразие МП и СГП по маркерным локусам, сцепленным с геном *SKr*

Молекулярный скрининг 108 образцов стародавней МП из различных стран Азии показал наличие у них 19 различных аллелей в локусах *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13*. Из них 15 совпадали по размеру с теми, что были нами ранее выявлены при оценке выборки 103 образцов МП, различающихся по уровню скрещиваемости с рожью (Porotnikov et al., 2022), а четыре аллельных фрагмента оказались новыми. Встречае-

мость выявленных фрагментов в исследованной выборке образцов МП и СГП показана на рис. 1.

Чаще других у МП выявляли фрагменты, сопряженные с высокой или низкой скрещиваемостью пшеницы с рожью и отнесенные к категории диагностических. Так, встречаемость у образцов МП диагностических фрагментов *cfb341-176*, *TGlc2-291*, *gene12-391* и *gene13-456*, ассоциированных с «высокой скрещиваемостью», варьировала от 55,6 % (для *gene13*) до 70,9 % (*gene12*), т. е. они преобладали у МП. На втором месте по распространенности были диагностические фрагменты «низкой скрещиваемости» *cfb341-163*, *TGlc2-279*, *gene12-342* и *gene13-451*, их частота составляла 23,9–41,9 %. Следует отметить, что диагностические фрагменты были выявлены нами у образцов МП из всех семи стран Азии (табл. 2), однако их встречаемость по странам варьировала. Диагностические фрагменты «высокой скрещиваемости» по всем четырем маркерным локусам преобладали у образцов из Китая (29,9–45,3 %).

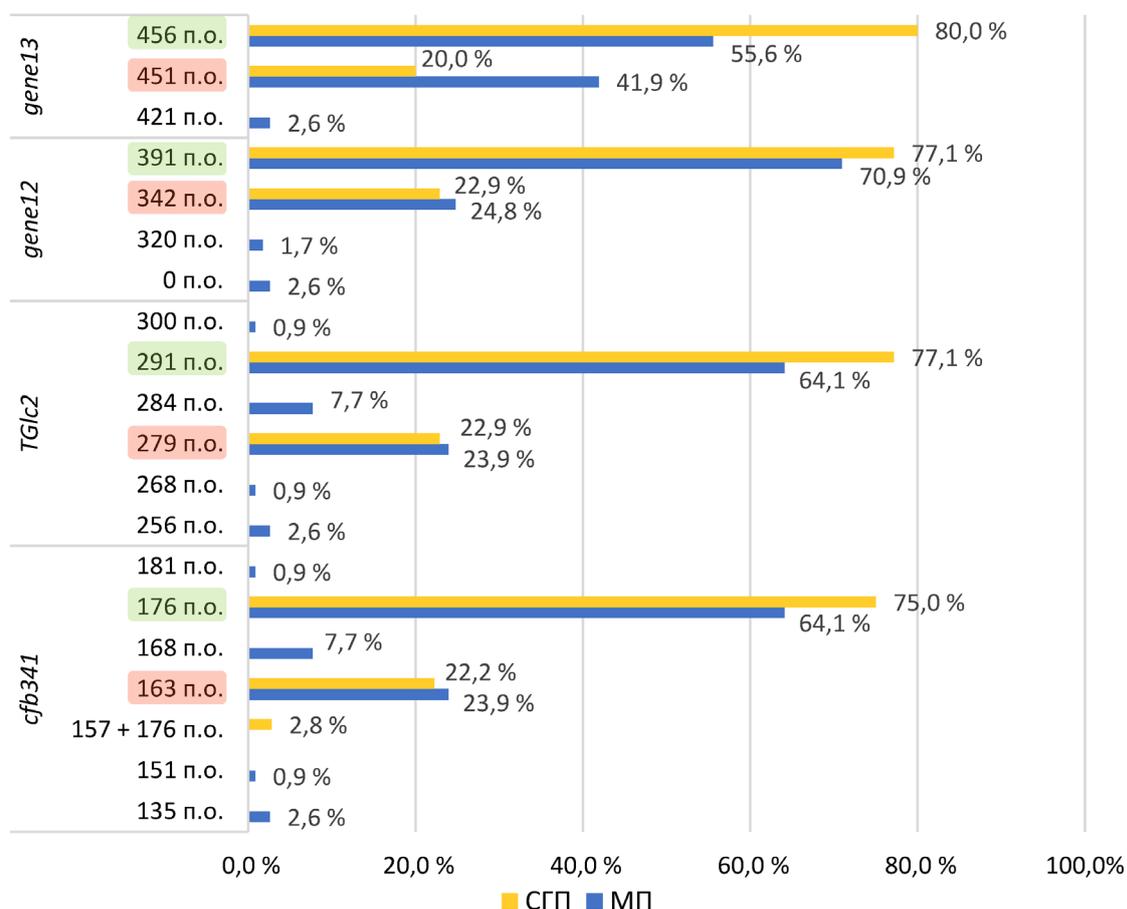


Рис. 1. Встречаемость аллельных фрагментов маркерных локусов гена *SKr*, у 108 образцов мягкой пшеницы и 30 образцов синтетической гексаплоидной пшеницы. Зеленым выделены диагностические фрагменты «высокой скрещиваемости», красным – «низкой».

Таблица 2. Встречаемость (%) различных аллелей маркерных локусов *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* у 108 образцов мягкой пшеницы из стран Азии

Страна	<i>cfb341</i> (п. о.)						<i>TGlc2</i> (п. о.)						<i>gene12</i> (п. о.)				<i>gene13</i> (п. о.)			Всего аллелей
	135	151	163	168	176	181	256	268	279	284	291	300	0	320	342	391	421	451	456	
AFG			1,7		4,3				1,7		4,3			0,9	1,7	3,4		2,6	3,4	9
CHN			2,6		45,3				2,6		45,3			0,9	2,6	44,4		17,9	29,9	9
IND			1,7	3,4	1,7				1,7	3,4	1,7				1,7	5,1		1,7	5,1	10
IRN			5,1		4,3				5,1		4,3				5,1	4,3		5,1	4,3	8
MNG	2,6		1,7		6,0	0,9	2,6		1,7		6,0	0,9	2,6		1,7	6,8	2,6	1,7	6,8	14
PAK		0,9	2,6	4,3	0,9			0,9	2,6	4,3	0,9				3,4	5,1		3,4	5,1	12
TUR			8,5		1,7				8,5		1,7				8,5	1,7		9,4	0,9	8

Остальные аллельные фрагменты были либо редкими, либо уникальными. Из них *cfb341-181* и *TGlc2-300* присутствовали у образца к-8034 из Монголии, *gene12-320* – у линии ‘Л42-ХСР’ из Китая и образца к-28640 из этой же страны, а также у к-12352 из Афганистана (см. табл. 2). Аллели *cfb341-168* и *TGlc2-284* были найдены у образцов из Пакистана и Индии, а у образцов из других регионов они не обнаружены. Аналогично, аллели *cfb341-151* и *TGlc2-268*, идентифицированные у сорта ‘Moro of Sind’ из Пакистана были обнаружены у еще одного образца из этой страны – ‘Punjab Tipe 19’ (к-23797). Наконец, аллели *cfb341-135*, *TGlc2-256*, *gene12-0*, *gene13-421*, найденные ранее у сорта ‘Сибирка Ярцевская’ (Россия, Красноярский край), встречались у образцов МП из Монголии, что может свидетельствовать об их общем происхождении.

В целом, наиболее широкое разнообразие по аллельным фрагментам маркерных локусов, сцепленных с геном *SKr*, было характерно для образцов из Монголии (14 различных аллелей), Пакистана (12) и Индии (10), а более узкое – для образцов Афганистана и Китая (по девять аллелей), а также Ирана и Турции (по восемь аллелей).

Маркерные локусы *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* у генотипов СГП оказались менее разнообразными по составу аллельных фрагментов, чем у МП (рис. 1). Исключением был маркерный локус *cfb341*: при анализе его у генотипов СГП наряду с диагностическим выявлялся еще один фрагмент размером 157 п. о., который не встречался у образцов МП. Данный аллель *cfb341-157* отнесен нами к категории уникальных, он обнаружен у нескольких растений гетерогенного

образца к-65508, при этом его амплификация происходила совместно с фрагментом 176 п. о., ассоциированным с высокой скрещиваемостью. Таким образом, маркерный локус *cfb341* в выборке образцов как МП, так и СГП оказался наиболее полиморфным – он был представлен семью аллельными вариантами.

По всем изученным локусам *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* у генотипов СГП преобладали диагностические фрагменты «высокой скрещиваемости», они обнаружены в 75,0 %, 77,1 %, 77,1 %, 80,0 % случаев, соответственно. Встречаемость их у СГП была выше, чем у генотипов МП, где она составляла 64,1 %, 64,1 %, 70,9 %, 55,6 % (рис. 1). Частота же фрагментов, ассоциированных с «низкой скрещиваемостью» у генотипов СГП варьировала от 20,0 % до 22,9 %.

В результате молекулярного скрининга МП и СГП были выявлены как мономорфные, так и полиморфные образцы. Под мономорфными понимали те образцы, у которых все изученные растения имели одинаковые аллельные фрагменты по всем четырем маркерным локусам, а bulk-пробы у них были однотипными и содержали те же фрагменты. К полиморфным относили образцы, у которых индивидуальные растения различались по размерам присутствующих у них фрагментов, либо bulk-пробы несли разные фрагменты одного или нескольких изученных маркерных локусов. Они выявлены среди образцов МП из Китая, Ирана, Монголии и Турции, а также среди образцов СГП (табл. 3). Всего полиморфными по сцепленным с геном *SKr* маркерным локусам оказалось девять (8,3 %) из 108 образцов МП и пять (16,7 %) из 30 образцов СГП (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость полиморфных и мономорфных образцов (% от общего числа) у мягкой пшеницы и синтетической гексаплоидной пшеницы

	Число изученных образцов МП из стран* Азии								Образцы СГП
	AFG	CHN	IND	IRN	MNG	PAK	TUR	Всего	
Всего образцов, из них:	7	53	8	10	10	10	10	108	30
– мономорфные	7	50	8	9	7	10	8	99 (91,7 %)	25 (83,3 %)
– полиморфные	0	3	0	1	3	0	2	9 (8,3 %)	5 (16,7 %)
Bulk-пробы	7	53	6	9	10	8	10	103	0

Примеч.: * – названия стран даны в соответствии с международным стандартом ISO 3166-1.

Разнообразие гаплотипов у образцов стародавней МП и СГП

Сочетание выявленных аллельных фрагментов всех четырех изученных тесно сцепленных маркерных локусов определяли как гаплотип. Полиморфные образцы имели два и более гаплотипов. Для обозначения их использовали ранее разработанную нумерацию (Porotnikov et al., 2022), за исключением гаплотипа №10, который после уточнения размеров фрагментов в полиакриламидных гелях был удален. Всего на основе аллельного состава маркерных локусов *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* у 108 образцов стародавней МП выделено восемь гаплотипов, один из которых новый (табл. 4).

Как и при анализе образцов, различающихся по скрещиваемости с рожью (Porotnikov et al., 2022), для образцов стародавней МП из стран Азии оказались характерными гаплотипы №1, №3 и №2, несущие диагностические фрагменты «высокой» и «низкой скрещиваемости». Встречаемость этих гаплотипов в изученной выборке составила 47,0 %, 15,4 % и 23,9 %, соответственно. Остальные гаплотипы №7 – №9, №11 – №12 включали либо редкие, либо впервые обнаруженные аллели.

Гаплотип №7 с редко встречающимися аллелями *cfb341-168* и *TGlc2-284* был ранее идентифицирован у образца к-23806 'Punjab Tīre 8A' из Пакистана, характеризовавшегося высокой скрещиваемостью с рожью. Всего в изученной выборке стародавней МП этот гаплотип имели девять образцов из Пакистана и Индии.

Гаплотип №8, также с редко встречающимися аллелями по всем четырем маркерным локусам, был ранее описан у совместимого с рожью местного сорта 'Сибирка Ярцевская' (к-38587) из Красноярского края России. В настоящем исследовании с таким гаплотипом были выявлены

образцы к-7909, к-7911 и к-7967. Все они происходят из Монголии, то есть региона, пограничного с Красноярским краем Сибири.

Гаплотип №9, содержащий редкие аллели *cfb341-151* и *TGlc2-268*, был прежде описан для отдельных растений сорта 'Moro of Sind' из Пакистана. В изученной выборке стародавней МП он был обнаружен у образца к-23797 из этой же страны.

Гаплотип №11 с редким аллельным фрагментом *gene12-320* был идентифицирован у линии 'Л42-ХСР', выделенной по признаку «высокой скрещиваемости с рожью» из китайского образца. В настоящем исследовании с таким гаплотипом было найдено еще два образца из Китая и Афганистана.

Впервые описанный в данном исследовании гаплотип №12 содержал новые аллели *cfb341-181* и *TGlc2-300* и был представлен образцом стародавней пшеницы к-8034 из Монголии, а ранее описанные нами гаплотипы №4 – №6 с редкими сочетаниями диагностических фрагментов «высокой/низкой скрещиваемости с рожью» у стародавних азиатских форм МП найдены не были. Носителем гаплотипа №4 был китайский образец к-42052, №5 – местные формы к-17167 из Сирии и к-28804 Китая, а №6 – образец современного российского сорта к-65758 'Немчиновская 24' (Porotnikov et al., 2022). Не исключено, что в будущем гаплотипы №4 и №5 могут быть обнаружены у других образцов стародавней МП из стран Азии.

Таким образом, нами показано, что новые, ранее не описанные в литературе аллели маркерных локусов, сцепленных с геном *SKr*, распространены в образцах стародавней пшеницы Монголии, Пакистана, Индии, а также встречаются у образцов Афганистана и Китая.

Таблица 4. Гаплотипы, выделенные по аллельному составу маркерных локусов гена *SKr* у стародавних образцов мягкой пшеницы

Гаплотип	Размеры фрагментов (п. о.)				Частота гаплотипа в выборке (%)	Представленность гаплотипа у образцов с разной скрещиваемостью с рожью
	<i>cfb341</i>	<i>gene12</i>	TGlc2	<i>gene13</i>		
#1	176	391	291	456	47,0	Высокая (35,7 %): N = 1
						к-7997
						Низкая (0 %): N = 8
						к-5589; к-5601; к-7926; к-12382; к-12480; к-21776; к-23801; к-32848
						Не изучали: N = 46
к-7934 ¹ ; к-7967; к-7972; к-7973; к-7975; к-12366; к-12412; к-13071; к-14371; к-14562; к-26085; к-28378; к-28440; к-28610; к-28620; к-28634; к-28647; к-28675; к-28702; к-28751; к-28766; к-28767; к-28775; к-28789; к-28825; к-28845; к-28852; к-28857; к-28912; к-28948; к-28996; к-29063; к-29132; к-29134; к-29139; к-32146; к-32221; к-32849; к-41562; к-41836; к-41842; к-42469; к-42976; к-43057; к-43975; к-44099						
#2	163	342	279	451	23,9	Низкая (0–10 %): N = 6
						к-5507; к-5518; к-12367; к-12422; к-21195; к-22258
						Не изучали: N = 22
						к-7934; к-7975; к-10678; к-13072; к-13504; к-14351; к-14371; к-14393; к-14397; к-14421; к-14439; к-14443; к-14497; к-14513; к-14562; к-16072; к-21011; к-23812; к-28675; к-28774; к-38605; к-43967
						Не изучали: N = 18
к-16072; к-28378; к-28383; к-28407; к-28703; к-28771; к-28784; к-28846; к-28976; к-28979; к-28996; к-41844; к-42588; к-42961; к-42967; к-43990; к-44001; к-44127						
#7	168 ²	391	284	456	7,7	Высокая (30,0–51,3 %): N = 3
						к-14958; к-14960; к-23808
						Низкая (0 %): N = 4
						к-5158; к-5504; к-5545; к-22308
						Не изучали: N = 2
к-22261; к-23811						
#8	135	0 ³	256	421	редкий	Низкая (0 %): N = 2
						к-7909, к-7911
						Не изучали: N = 1
						к-7967
#9	151	342	268	451	уникальный	Низкая (0 %): N = 1
						к-23797
#11	176	320	291	451	редкий	Высокая (35,7 %): N = 1
						к-12352
						Не изучали: N = 1
						к-28640
#12	181	391	300	456	уникальный	Высокая (59,4 %): N = 1
						к-8034

Примеч.: 1 – жирным выделены отличающиеся растения гетерогенных образцов; 2 – серой заливкой отмечены новые или редкие аллели; 3 – нулевой аллель.

У 30 образцов СГП было идентифицировано всего четыре гаплотипа. Преобладал гаплотип №1 с диагностическими фрагментами «высокой скрещиваемости» (табл. 5). Вторым по встречаемости был №2 с диагностическими фрагментами

«низкой скрещиваемости». Суммарно эти гаплотипы обнаружены у 94,3 % образцов СГП.

Гаплотипы №6 и №13 у СГП были уникальными, они обнаружены у растений гетерогенных образцов к-65483 (р.1) и к-65508 (р.4–7),

соответственно. Гаплотип №13 с уникальным аллелем *cfb341-157*, единственным среди новых/редких аллелей у образцов СГП, описан нами впервые.

В целом, образцы СГП оказались менее полиморфными по локусам, сцепленным с геном *SKr*.

Географическое распределение гаплотипов МП

На рисунке 2 представлена карта-схема с распределением гаплотипов 108 образцов стародавней МП по странам их происхождения. Показано, что наиболее широкое распространение имели гаплотипы 1№ и №2, которые присутствовали в разных пропорциях у изученных образцов всех стран Азии. Так, гаплотип №2, ассоциированный с низкой скрещиваемостью с рожью, преобладал в Турции, самой западной из изученных стран, и был распространен в Иране. По мере продвижения на восток его доля уменьшалась и достигла своего минимума в Китае. Напротив, относительная доля гаплотипа №1, ассоциированного с высокой скрещиваемостью, возрастала. Другими словами, увеличивалась встречаемость потенциально способных скрещиваться с рожью форм, а процент несовместимых с ней образцов (гаплотип №2) уменьшался.

Примечательно, что гаплотип №3, тоже соотнесенный нами ранее с высокой скрещиваемостью с рожью, был распространен у стародавней пшеницы Китая, но в других странах, кроме Турции, обнаружен не был.

Известно, что механизм прогамной несовместимости (замедление или ингибирование роста пыльцевых трубок) выработался как ответ на совместное произрастание пшеницы и ржи на территории Юго-Западной Азии. При совместном произрастании пыльца ржи, как перекрестно-опыляемой культуры, может попадать на рыльца пестиков пшеницы, в результате чего возможны случаи образования спонтанных гибридных зерновок F_1 , которые могут давать жизнеспособные, но стерильные растения, засоряющие посевы пшеницы. Поэтому можно предположить, что под действием естественного и искусственного отборов (Riley, Chapman, 1967; Rigin, 1976) доля форм мягкой пшеницы, совместимых с рожью, постепенно уменьшалась. В связи с этим неудивительно, что в Турции и Иране преобладают образцы с гаплотипом №2, ассоциированным с низкой скрещиваемостью с рожью (рис. 2). Изначальных форм пшеницы, совместимых с рожью, в этих странах, по видимому, почти не осталось.

Таблица 5. Гаплотипы, выделенные по аллельному составу маркерных локусов гена *SKr* у образцов синтетической гексаплоидной пшеницы

Гаплотип	Размеры фрагментов (п. о.)				Частота гаплотипа в выборке (%)	Представленность гаплотипа у образцов с разной скрещиваемостью с рожью
	<i>cfb341</i>	<i>gene12</i>	TGlc2	<i>gene13</i>		
#1	176	391	291	456	74,3	Высокая (16,2–78,6 %): N = 13 к-65483 ¹ ; к-65484; к-65490; к-65492; к-65496; к-65497; к-65506; к-65508 ; <u>к-65513</u> ² ; к-65514; к-65515 ; к-65516; к-65518
						Низкая (0–15 %): N = 13 <u>к-65485</u> ; <u>к-65486</u> ; к-65487; <u>к-65488</u> ; к-65494; к-65495; к-65500; к-65501; к-65502 ; <u>к-65507</u> ; к-65509; к-65511; к-65517
						Высокая (41,7–46,0 %): N = 2 к-65503; к-65504
#2	163	342	279	451	20,0	Низкая (0 %): N = 5 к-65502 ; <u>к-65505</u> ; к-65515 ; к-65517 ; к-68027
						Высокая (35,7 %): N = 1 к-65483
#6	163	342	279	456	уникальный	Высокая (33,0 %): N = 1 к-65508
#13	157 + 176 ³	391	291	456	уникальный	

Примеч.: 1 – жирным выделены отличающиеся растения гетерогенных образцов; 2 – скрещиваемость с рожью для подчеркнутых образцов взята из литературы (Yang et al., 2007); 3 – серой заливкой отмечены новые или редкие аллели.

В отличие от Европы и стран Центральной и Юго-Западной Азии, в Центральном и Восточном Китае рожь длительное время не произрастала (Vavilov, 1926). Соответственно, механизм прогамной несовместимости пшеницы и ржи не был востребован. Известно, что в Восточную

Азию мягкая пшеница попала 5000–7000 лет тому назад (Zhao et al., 2023). Поэтому в Китае преобладает доля образцов стародавней МП с гаплотипами №1 и №3, соотношенными с высокой скрещиваемостью с рожью (рис. 2).

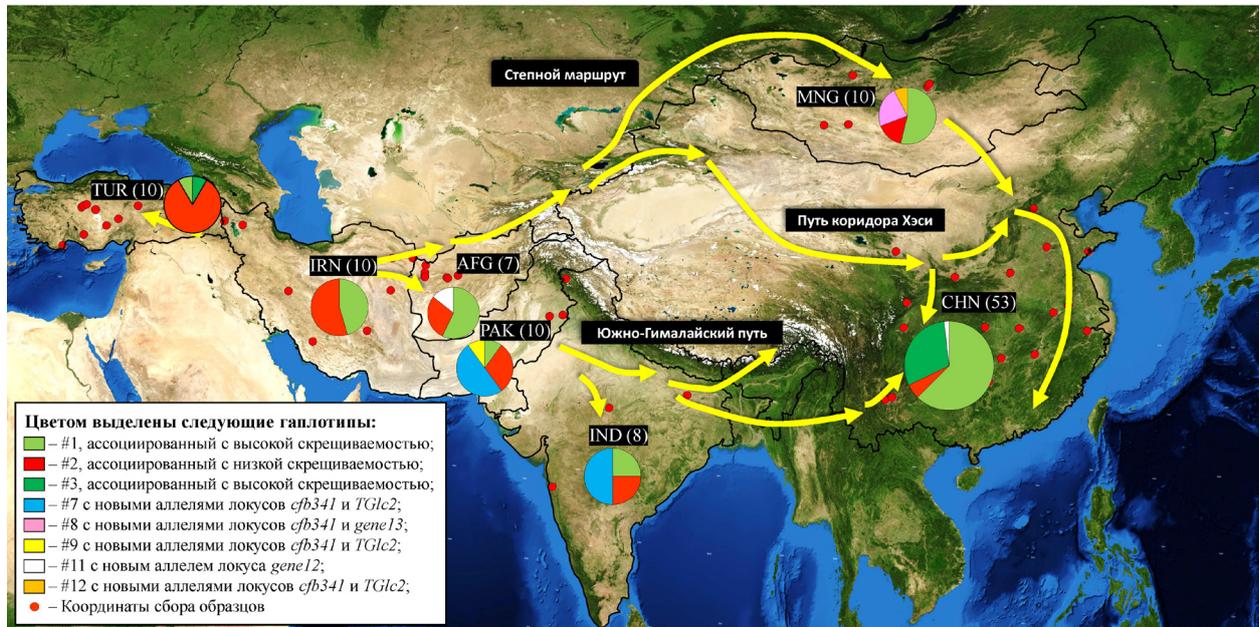


Рис. 2. Распределение гаплотипов у образцов стародавней мягкой пшеницы по странам. Маршруты распространения мягкой пшеницы приведены согласно Zhao et al. (2023).

Образцы с редкими ДНК фрагментами и гаплотипами по географической приуроченности можно было объединить в группы и связать с недавно установленными тремя основными путями распространения мягкой пшеницы в Восточную Азию, которое происходило с участием человека примерно 6 тысяч лет назад (Zhao et al., 2023). Реконструкция данных маршрутов была проведена на основе анализа палеоботанических данных (Betts et al., 2014; Stevens et al., 2016; Zhou et al., 2020), а затем продолжена и обобщена путем анализа полиморфных последовательностей генома у сортов стародавней МП из стран Азии (Zhao et al., 2023). К первой группе образцов мы отнесли формы стародавней МП из Пакистана и Индии с редкими аллельными фрагментами *cfb341-151*, *cfb341-168* и *TGlc2-284*, которые встречались лишь у образцов этих стран (гаплотипы №7 и №9). Известно, что через Пакистан и Индию проходил так называемый Южно-Гималайский путь распространения МП (Stevens et al., 2016). Вторую группу составили образцы с гаплотипом №11, содержащим новый аллель *gene12-320* (образцы к-12352 из Афгани-

стана и к-28640 из Китая). Вероятно, образцы с этим гаплотипом могли быть перенесены в Китай через маршрут коридора Хэси, так называемый «прото-Шелковый путь» (Betts et al., 2014; Stevens et al., 2016). Наконец, некоторые образцы стародавней МП из Монголии с гаплотипами №8 и №12, имеющими редкие аллели *cfb341-135*, *cfb341-181*, *TGlc2-256*, *TGlc2-300*, *gene12-0* и *gene13-421*, не встречающиеся в других изученных регионах, могли быть занесены в Монголию и другие страны Восточной Азии так называемым Степным маршрутом распространения МП (Zhou et al., 2020; Zhao et al., 2023).

Факт наличия в Афганистане, Пакистане, Китае, Индии и Монголии образцов стародавней МП с разными редкими аллелями изученных маркерных локусов свидетельствует о произошедших мутациях в этих локусах в процессе эволюции гексаплоидной пшеницы, а также, возможно, их случайном сохранении под действием естественного и/или проводимым человеком искусственного отбора. Адаптация возделываемых растений МП к характерным климатическим условиям названных стран также могла

влиять на преобразование генотипического состава этих локусов.

Фенотипирование образцов МП и СГП по скрещиваемости с рожью

С целью дальнейшей проверки эффективности маркеров *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* для выявления генотипов МП и СГП, различающихся по уровню скрещиваемости с рожью, мы фенотипировали девять образцов МП с гаплотипом №1 (табл. 4). Из них лишь у растений образца к-7997 из Монголии наблюдали высокую (35,7 %) завязываемость гибридных зерновок. Остальные образцы происхождения из Афганистана (2 образца), Ирана (2), Пакистана (1), Индии (2) и Монголии (1) имели низкую скрещиваемость с рожью. Возможно, это связано с присутствием у них доминантных аллелей других генов, в частности *Kr1-Kr4* (Lein et al., 1943; Porotnikov et al., 2020). Нельзя также исключить влияние погодных условий на способность МП завязывать гибридные зерновки (Vertin et al., 2009), что, несомненно, нужно учитывать при рассмотрении результатов в условиях Ленинградской области. Из изученных шести образцов с диагностическими фрагментами «низкой скрещиваемости» все оказались нескрещиваемыми с рожью (табл. 4).

Фенотипирование по скрещиваемости с рожью 12 образцов, несущих новые/редкие аллели маркерных локусов и имеющих гаплотипы №7 – №9 и №11 – №12 показало, что у пяти (к-8034, к-12352, к-14958, к-14960, к-23808) из них была высокая завязываемость гибридных зерновок (до 59,4 %). Это были образцы стародавней МП из Афганистана, Монголии и Пакистана. Остальные семь образцов не завязали гибридных зерновок.

У СГП по скрещиваемости с рожью было оценено 46 индивидуальных растений, представляющих 24 образца или 80 % от числа изученных образцов этой пшеницы. Результаты оценки скрещиваемости приведены в таблице 5. В изученной выборке 26 растений (генотипов), относящихся к 14 образцам, продемонстрировали высокую (16,2–78,6 %) скрещиваемость с рожью, а остальные 20 генотипов (11 образцов) – низкую (0–15,0 %). Полученную информацию использовали для расчета эффективности ДНК-маркеров гена *SKr*.

Показано, что диагностическая эффективность маркеров *cfb341*, *TGlc2* и *gene12* в случае СГП была одинаковой и составила 56,5 %. Для маркера *gene13* она равна 58,7 %. Во всех случаях

взаимосвязь аллель-признак была статистически недостоверной: для *cfb341*, *TGlc2* и *gene12* она составила $T_4 = 0,06$, $\chi^2 = 0,19$, а для *gene13* – $T_4 = 0,12$, $\chi^2 = 0,64$, т. е. $\chi^2 < \chi^2 = 3,84$ при $n = 1$, $p = 0,05$. Если у МП маркеры *cfb341*, *TGlc2* и *gene12* обладали довольно высокой (более 70 %) эффективностью (Porotnikov et al., 2022), то в случае СГП они оказались малоэффективными. Данный факт может свидетельствовать об участии наряду с геном *SKr* также других генов в контроле признака скрещиваемости СГП с рожью. По литературным данным (Zhang et al., 2011), у СГП имеются не только гены *SKr* (локус *QCa.caas.5B*) и *Kr4* (*QCa.caas.1A*), но еще три других локуса, ответственных за данный признак.

Большинство изученных нами образцов СГП ранее по скрещиваемости с рожью было оценено в Китае (Yang et al., 2007). В основном результаты оценки совпали. Исключениями были образец к-65492, который в Китае показал высокую скрещиваемость, а по результатам нашей оценки – низкую, и, наоборот, образец к-65503 в условиях Китая имел низкую скрещиваемость, а у нас высокую. В случае к-65508 у нас образец был полиморфным и имел высокую скрещиваемость, а по оценке, сделанной в Китае, – низкую. Причиной расхождения результатов может быть полиморфизм образцов, а также разные климатические условия, в которых проводили проверку скрещиваемости образцов с рожью.

Таким образом, в результате фенотипирования отобраны образцы МП (к-7997, к-8034, к-12352, к-23808, к-14958, к-14960) и СГП (к-65483, к-65484, к-65490, к-65492, к-65496, к-65497, к-65503, к-65504, к-65506, к-65508, к-65514, к-65515, к-65516, к-65518) с высокой скрещиваемостью с рожью, которые охарактеризованы по аллельному составу маркерных локусов *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13*, тесно сцепленных с геном *SKr*.

Заключение

С помощью молекулярных маркеров *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13*, сцепленных с геном *SKr*, изучено 108 образцов стародавней МП из различных стран Азии и 30 образцов СГП. Наиболее полиморфными по аллельному составу маркерных локусов оказались образцы МП, у них выявлено пять гаплотипов с 11 редкими/новыми аллелями, при этом наиболее высокое число различающихся по размеру аллельных фрагментов характерно для образцов из Монголии, Пакистана и Индии. Более однородными по

аллельному составу были образцы стародавней МП из Турции и Ирана. Полученные данные согласуются с выводом Н. И. Вавилова о нахождении первичного центра формообразования МП в горных районах Афганистана, Пакистана и Северо-Западной Индии.

Образцы с гаплотипами, содержащими новые аллели, по географической приуроченности нами объединены в группы, соответствующие трем основным путям распространения МП из Западной в Восточную Азию: Южно-Гималайский путь, проходивший через Индию и Пакистан; маршрут коридора Хэси, идущий через Афганистан; степной маршрут, включающий на своем пути Монголию. Для каждой группы были характерны специфические маркерные фрагменты, не встречающиеся в образцах других групп.

Полученные в этом исследовании результаты расширили географический круг поиска образцов МП в Азии, обладающих высокой скрещиваемостью с рожью. Они могут быть среди образцов не только Китая и Японии, но и Пакистана, Монголии и Афганистана. Для определения статистически значимой взаимосвязи между выявляемыми аллелями маркерных локусов, сцепленных с *SKr* геном, и признаком «высокая/низкая скрещиваемость с рожью» необходимо существенно увеличить объем выборки образцов из Азии для анализа и фенотипировать все образцы по скрещиваемости с рожью.

Образцы СГП в сравнении с МП характеризовались меньшим аллельным разнообразием.

У большинства из них (за исключением к-65508) присутствовали лишь аллельные фрагменты, ассоциированные с высокой или низкой скрещиваемостью с рожью, которые были также характерны для всех изученных образцов МП из Азии. В идентификации генотипов СГП с высокой/низкой скрещиваемостью с рожью маркеры *cfb341*, *TGlc2*, *gene12* и *gene13* оказались малоэффективными. У генотипов преобладали диагностические фрагменты «высокой скрещиваемости» независимо от уровня скрещиваемости самих генотипов. Данный факт может свидетельствовать об участии других генов в контроле признака скрещиваемости СГП с рожью.

Выделенные хорошо скрещивающиеся с рожью образцы МП и СГП могут быть использованы в качестве новых источников этого признака как при проведении фундаментальных исследований, так и в селекции при создании новых пшенично-ржаных гибридов. Переносу генетического материала, связанного с этим признаком, могут способствовать апробированные маркеры гена *SKr*.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM–2022–0008 «Использование комплекса современных методов ДНК-генотипирования и молекулярного скрининга для изучения генетических ресурсов культурных растений, их диких родичей и форм собственной селекции».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Alfares W., Bouguennec A., Balfourier F., Gay G., Bergès H., Vautrin S., Sourdille P., Bernard M., Feuillet C.** 2009. Fine mapping and marker development for the crossability gene *SKr* on chromosome 5BS of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetics* 183(2): 469–481. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.107706>
- Bertin I., Fish L., Foote T. N., Knight E., Snape J., Moore G.** 2009. Development of consistently crossable wheat genotypes for alien wheat gene transfer through fine-mapping of the *Kr1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 119(8): 1371–1381. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1141-z>
- Betts A., Jia P. W., Dodson J.** 2014. The origins of wheat in China and potential pathways for its introduction: a review. *Quat. Int.* 348: 158–168. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.07.044>
- Bhatta M., Morgounov A., Belamkar V., Poland J., Baenziger P. S.** 2018. Unlocking the novel genetic diversity and population structure of synthetic hexaploid wheat. *BMC genomics* 19: 591. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4969-2>
- Bouguennec A., Lesage V. S., Gateau I., Sourdille P., Jahier J., Lonnet P.** 2009. Transfer of recessive *SKr* crossability trait into well-adapted French wheat cultivar Barok through marker-assisted backcrossing method. *Cereal Res. Commun.* 46(4): 604–615. <https://doi.org/10.1556/0806.46.2018.043>
- Dorokhov D. B., Klocke E.** 1997. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russ. J. Genet.* 33(4): 443–450. [In Russian] (Дорохов Д. Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // Генетика, 1997. Т. 33, № 4. С. 443–450).
- Khakimova A. G., Pyukkenen V. P., Dulneva N. D., Shestobitov V. V., Martynenko N. M., Mitrofanova O. P.** 2018. Synthetic hexaploid wheat: descriptions of 36 accessions from CIMMYT acquired by the VIR collection (passport data, morphological descriptions, commercially valuable traits, identification by gliadin spectra). In: *Catalogue of the VIR*

global collection. Iss. 870. St. Petersburg: VIR. 35 pp. [In Russian] (**Хакимова А. Г., Пюккенен В. П., Дульнева Н. Д., Шестобитов В. В., Губарева Н. К., Мартыненко Н. М., Митрофанова О. П.** Синтетическая гексаплоидная пшеница: характеристика 36 образцов из СИММИТ, привлеченных в коллекцию ВИР (паспортные данные, морфологическое описание, хозяйственно ценные признаки, регистрация по спектрам глиадина) // Каталог мировой коллекции ВИР. № 870. СПб.: ВИР, 2018. 35 с.).

Lein A. 1943. Die genetische grundlage der kreuzbarkeit zwischen weizen und roggen. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 81(1): 28–61. <https://doi.org/10.1007/BF01847441>

Merezhko A. F., Erohin L. M., Judin A. E. 1973. *Effektivnyy metod opyleniya zernovykh kultur: metodicheskiye ukazaniya* [An efficient method of grain crop pollination. Technical guide]. Leningrad: VIR. 11 pp. [In Russian] (**Мережко А. Ф., Ерохин Л. М., Юдин А. Е.** Эффективный метод опыления зерновых культур: методические указания. Л.: ВИР, 1973. 11 с.).

Moskal K., Kowalik S., Podyma W., Łapiński B., Boczkowska M. 2021. The Pros and Cons of Rye Chromatin Introgression into Wheat Genome. *Agronomy* 11(3): 456. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030456>

Pissarev V. E. 1960. Amphidiploids «spring wheat – spring rye». *Proceedings on applied botany, genetics and breeding* 32, 2: 37–55. [In Russian] (**Писарев В. Е.** Амфидиплоиды «яровая пшеница × яровая рожь» // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1960. Т. 32, № 2. С. 37–55).

Porotnikov I. V., Antonova O. Yu., Mitrofanova O. P. 2020. Molecular markers in the genetic analysis of cross ability of bread wheat with rye. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding] 24(6): 557–567. [In Russian] (**Поротников И. В., Антонова О. Ю., Митрофанова О. П.** Молекулярные маркеры в генетическом анализе скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2020. Т. 24, № 6. С. 557–567). <https://doi.org/10.18699/VJ20.649>

Porotnikov I. V., Puykkenen V. P., Antonova O. Yu., Mitrofanova O. P. 2022. The efficiency of molecular markers of the SKr suppressor gene that determines the crossability of common wheat with rye. *Ecological genetics* 20(3): 203–214. [In Russian] (**Поротников И. В., Пюккенен В. П., Антонова О. Ю., Митрофанова О. П.** Эффективность молекулярных маркеров гена-супрессора SKr, определяющего скрещиваемость мягкой пшеницы с рожью посевной // Экологическая генетика, 2022. Т. 20, № 3. С. 203–214). <https://doi.org/10.17816/ecogen11086>

Rigin B. V. 1976. Crossability of wheat with rye. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding* 58, 1: 12–34. [In Russian] (**Ригин Б. В.** Скрещиваемость пшеницы с рожью // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1976. Т. 58, № 1. С. 12–34).

Riley R., Chapman V. 1967. The inheritance in wheat of crossability with rye. *Genet. Res.* 9(3): 259–267. <https://doi.org/10.1017/S0016672300010569>

Stevens C. J., Murphy C., Roberts R., Lucas L., Silva F., Fuller D. Q. 2016. Between China and South Asia: A Middle Asian corridor of crop dispersal and agricultural innovation in the Bronze Age. *The Holocene* 26(10): 1541–1555. <https://doi.org/10.1177/0959683616650268>

Surikov I. M., Kissel N. I. 1980. Inheriting of Winter Wheat-Rye good crossability. *Cytology and genetics* 14(4): 71–73. [In Russian] (**Суриков И. М., Киссель Н. И.** Наследование хорошей скрещиваемости озимой пшеницы с рожью // Цитология и генетика, 1980. Т. 14, № 4. С. 71–73).

Tixier M. H., Sourdille P., Charmet G., Gay G., Jaby C., Cadalen T., Bernard S., Nicolas P., Bernard M. 1998. Detection of QTLs for crossability in wheat using a doubled-haploid population. *Theor. Appl. Genet.* 97(7): 1076–1082. <https://doi.org/10.1007/s001220050994>

Vavilov N. I. 1926. Centers of cultivated plants origin. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding* 16, 2: 5–138. [In Russian] (**Вавилов Н. И.** Центры происхождения культурных растений // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1926. Т. 16, № 2. С. 5–138).

Yang W., Li J., Hu X. 2007. Crossability of 102 CIMMYT synthetic hexaploid wheats with rye. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences* 20(2): 218–224.

Zaitsev G. N. 1984. *Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike* [Mathematical statistics in experimental botany] V. N. Bylov (ed.) Moscow: Nauka. 424 pp. [In Russian] (**Зайцев Г. Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Под ред. В. Н. Былова. М.: Наука, 1984. 424 с.).

Zeven A. C., Van Heemert C. 1970. Germination of pollen of weed rye (*Secale cereale* L.) on wheat (*Triticum aestivum* L.) stigmas and the growth of the pollen tubes. *Euphytica* 19(2): 175–179. <https://doi.org/10.1007/BF01902941>

Zhang L., Wang J., Zhou R., Jia J. 2011. Discovery of quantitative trait loci for crossability from a synthetic wheat genotype. *J. Genet. Genomics.* 38(8): 373–378. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2011.07.002>

Zhao X., Guo Y., Kang L., Yin C., Bi A., Xu D., et al. 2023. Population genomics unravels the Holocene history of bread wheat and its relatives. *Nat. Plants.* 9(3): 403–419. <https://doi.org/10.1038/s41477-023-01367-3>

Zhou Y., Zhao X., Li Y., Xu J., Bi A., Kang L., et al. 2020. *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nat. Genet.* 52(12): 1412–1422. <https://doi.org/10.1038/s41588-020-00722-w>