

УДК 577.21:576.6:(633.181.635.262)

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ
К АНАЛИЗУ ДОМЕСТИКАЦИИ РИСА
И ЕГО КОЭВОЛЮЦИИ С ЧЕЛОВЕКОМ

В.И. ГЛАЗКО, Н.В. РОЖДЕСТВЕНСКАЯ, А.Н. ИВАНОВ

(Центр нанобиотехнологий)

Представлен обзор литературных данных о «генах доместикации» риса. Приводятся данные о высоком уровне селективного давления в районах локализации генов-мишеней искусственного отбора, а также участия в изменчивости таких районов транспозирующихся элементов. Обсуждаются возможные генетические механизмы доместикации, связанные с повышенной частотой интеграции транспозирующихся элементов в активно транскрибируемые участки генетического материала.

Ключевые слова: доместикация, коэволюция, транспозоны, селекционное давление, виды и сорта риса.

Зерновые культуры с момента зарождения аграрной цивилизации являются основным источником кормов для с.-х. видов животных и продовольствия для человека. Известно, что из 200000 видов высших растений успешно доместицированными оказались только 100 видов, причем два из них, рис и пшеница, на протяжении всей аграрной эволюции и до настоящего времени вносили основной вклад в продовольственное обеспечение растущей численности человека [1]. Рис (*Oryza sativa*) был окультурен приблизительно 10 000 лет назад и представляет особый интерес, поскольку принадлежит к семейству злаковых с наименьшим среди них размером генома (рис — 440 Мга пар оснований (М.п.о.); кукуруза — 2500 М.п.о.; овес — 4900 М.п.о.). Благодаря этому в современной генетике зерновых геном риса рассматривается как «эталонный», исследования которого позволяют получать важную информацию об основных чертах организации и эволюции геномов зерновых [2].

Рис — одна из старейших культур среди доместицированных зерновых. Археологические данные свидетельствуют о том, что его разводили уже в период неолита азиатские фермеры 11000 лет назад [3]. Традиционно выделяют три группы: селекционные группы сортов или подвидов у вида *O. sativa*: сорта *indica*, типичные для Индийского субконтинента; группа сортов *tropical japonica* (*javanica*), более общая для юго-восточной Азии и южного Китая; и группа сортов *temperate japonica*, которые преобладают в северо-восточной Азии [4, 5, 6]. Имеется ряд генетически отличных дополнительных групп сортов, включая сорта *aromatic* Индийского субконтинента (например, *basmati*) и *aus* сорта Бангладеш и западной Бенгалии [6]. Рис был доместицирован из форм дикого вида *Oryza rufi podon*, и накапливаются доказательства того, что группы сортов *indica* и *japonica* возникли благодаря двум независимым событиям доместикации [5, 6]. В то же время анализ генетических взаимоотно-

ношений между этими формами на основании оценок полиморфизма микросателлитных локусов свидетельствует о тесных генетических взаимосвязях между ними [7]. Сорты *temperate japonica*, как предполагается, возникли уже в последующем из сортов *tropical japonicas* при распространении риса на север Азии, после domestikации риса в Южной Азии [5, 6].

Выделяют две формы одомашненного риса: *Oryza sativa*, или азиатский рис и *Oryza glaberrima*, африканский рис; предполагается, что они имеют уникальные истории domestikации [8]. Фенотипические черты, приобретенные рисом в процессе окультуривания, отчетливо видны при сравнении культурных форм с близкородственными дикими видами. Род *Oryza* включает 21 дикий вид и подразделяется на четыре комплекса видов: *O. sativa*, *O. officinalis*, *O. ridelyi* и *O. granulata*. Все члены рода *Oryza* в кариотипах имеют одинаковое число хромосом $n = 12$, в пределах каждого комплекса наблюдаются межвидовые скрещивания, но никогда — между видами, принадлежащими к разным комплексам. Комплекс *O. sativa* включает две окультуренные формы: *O. sativa* и *O. glaberrima* и пять или шесть диких видов: *O. rufipogon*, *O. nivara* (последний некоторыми исследователями рассматривается как экотип *O. rufipogon*), *O. barthii*, *O. longistaminata*, *O. meridionalis* и *O. glumaepatula*. *Oryza sativa* типичен для Азии, *O. glaberrima* преимущественно выращивается в Западной Африке. Из диких видов наиболее широкий ареал характерен для *Oryza rufipogon*; *Oryza barthii* и *O. longistaminata* являются африканскими видами; *Oryza meridionalis* распространен в Австралии, и *O. glumaepatula* произрастает в Центральной и Южной Америке. Предполагается, что предковым видом для африканских культурных сортов риса был *O. Barthii*, а для ин-

дийских и японских сортов — *O. Rufipogon* [8].

К настоящему времени геном риса полностью секвенирован. Интересно отметить, что были реализованы два проекта по секвенированию генома риса: один, Международный проект секвенирования генома риса (IRGSP) сорта *Nipponbare* формы *Oryza sativa* ssp. *japonica*, осуществлялся при участии коммерческих компаний, Monsanto, Мириад Генетике и Сингента, а также с участием лабораторий 10 стран: Япония, США, Китай, Тайвань, Корея, Индия, Тайланд, Франция, Бразилия, Англия, и второй проект по секвенированию генома формы *Oryza sativa* L. ssp. *indica*, выполненный лабораториями только одной страны, Китая (www.ncbi.nlm.nih.gov).

Характеристики domestikации риса включают ряд признаков, в частности, уменьшение осыпаемости зерен при их созревании, синхронизация созревания семян, сокращение общего числа побегов, увеличение их вертикального расположения и длины, уменьшение окрашенности и длины ости [9]. Выделено две нуклеотидные последовательности, полиморфизм которых был тесно связан с осыпаемостью зерен риса при их созревании, обозначенные как sh4 и qSH1 [9]. Обнаружена функциональная замена, приводящая к замене аминокислоты лицина на аспарагин, в последовательности sh4 в первом экзоне гена, получившего название *Myb3*, и предположительно являющимся фактором регуляции транскрипции.

Анализ нуклеотидной последовательности длиной в ~50 тыс. пар оснований (т.п.о.), окружающей sh4, у индийских и японских сортов риса показал, что по сравнению с другими участками хромосомы 4 риса, в которой локализован этот район, уровень полиморфизма примерно в 10 раз ниже, что свидетельствует о высокой

интенсивности отбора, направленного на сохранение этой мутации [9]. Предполагается, что присутствие этого аллеля у всех исследованных сортов риса двух разных культурных форм свидетельствует об их общем происхождении. В то же время необходимо подчеркнуть, что селекция против осыпаемости зерен должна была бы быть одним из первых направлений искусственного отбора при окультуривании риса. Мутация в последовательности qSH1 также ассоциирована с уменьшением выраженности осыпаемости зерен у риса, ее частота встречаемости оказалась существенно выше у индийских сортов по сравнению с японскими [9].

Еще один признак, который длительно подвергался у риса искусственному отбору — это белозерность. Как правило, примитивные сорта большинства культурных зерновых характеризуются краснозерностью. Выявлено два локуса, определяющих окраску перикарпа и зерен у риса: Rc (коричневый перикарп и зерно) и Rd (красный перикарп и зерно). Их одновременное присутствие дает красную окраску. Rc картирован на хромосоме?, Rd — на хромосоме 1. Обнаруживается тесное генетическое сцепление с ними последовательностей транспозирующихся элементов (транспозонов) [10]. В локусе Rc делеция длиной в 14 пар нуклеотидов в шестом экзоне нарушает его функцию регуляции биосинтеза антоцианов, что приводит к белой окраске перикарпа риса [10].

Поиск «генов domestikации», таких как sh4, одинаковые аллели которых, связанные с направлением искусственного отбора, обнаруживаются у всех культурных форм риса, может помочь реконструировать последовательные этапы и механизмы domestikации. Быстрое развитие методов картирования генов и анализа геномов, функциональные и популяционные генетические исследования генов domestikации будут играть все

более и более важную роль в понимании истории и генетических механизмах окультуривания и распространения сортов растений. Это, в свою очередь, позволит более эффективно использовать природные ресурсы для усовершенствования сортов растений и разрабатывать новые методы domestikации.

К настоящему времени создана база данных по транскрибирующимся последовательностям риса. Генетическая карта получена по 12 хромосомам риса. Она включает 2275 маркеров по 1174 отдельным сегментам, по структурным генам и микросателлитным локусам [11]. Исследованы закономерности эволюции геномов зерновых; показано их происхождение от общего предкового вида путем множественных циклов полиплоидизации, наименее полиплоидизированные виды среди однодольных — рис, среди двудольных — арабидопсис [2, 12]. Показано, что вслед за полиплоидизацией в геномах происходили множественные утраты парных генов, их повторные дубликации, перемещение в новые группы сцепления [13]. Тем не менее, отдельные генные кластеры сохраняют свое единство у разных видов зерновых, например, блоки генов, определяющих устойчивость риса и ячменя по отношению к разным расам *Pyricularia grisea* [14]. Обнаружено, что такие же процессы реорганизации генетического материала, которые выявлены в крупных сегментах хромосом, реализуются и на внутригеномном уровне [15]. Таким образом, к настоящему времени исследованы генетические основы сходства и отличий геномов видов зерновых. Появление нового типа молекулярно-генетических маркеров — мононуклеотидный полиморфизм (Single-nucleotide Polymorphisms, SNP), позволило создать новую карту 12 хромосом риса по полиморфизму нуклеотидов в некодирующих межгенных последовательностях у разных сортов

риса. Появились новые возможности поиска главных генов хозяйственно ценных количественных признаков (QTL) у риса [16]. К настоящему времени в геноме риса локализовано 5416 QTL с маркерами на флангах, позиция которых определена на картах хромосом риса (<http://www.gramene.org/qtl/help.html>).

Построена карта локализации главных QTL для 7 характеристик урожая у риса: высота растения (см); время колошения (дни); количество метелок на растение; количество колосков на метелку; количество зерен на колосок; масса одного зерна (г); урожай зерен на одно растение (г) [17]. Найдены сегменты хромосом, в которых локализованы QTL устойчивости проростков риса к засолению, локализация генов — длинные плечи хромосом 1 и 3 риса [18]. Создана карта локализации главных QTL устойчивости к дефициту воды (толерантности и уменьшению потерь) у риса: отдельно картированы гены, ассоциированные со способностью надпочвенной части растений сохранять влагу и корневой системы — ее накапливать [19]. Описана область локализации QTL устойчивости риса к затоплению. Выявлен основной ген, обуславливающий такую устойчивость. Показано увеличенные транскрипции этого гена (Sub1A) при затоплении у толерантного сорта, а также увеличение транскрипции такого фермента, как алкогольдегидрогеназы (Adh1) [20].

В геноме риса картировано около 25 генов резистентности (R) к пирикулярриозу, большинство из которых аллельны или тесно сцеплены. Например, 5 R генов идентифицированы как Pi-k локус на хромосоме 11. Pi-ta и Pi-ta2 аллельны или тесно сцеплены в периферической области хромосомы 12. Pi5(t) и Pi3(t) локализованы в этой же области на хромосоме 5. Выявлен Pi9 ген, обеспечивающий широкую устойчивость к пирикулярриозу (устойчив к 43 изолятам *M. grisea* из

13 стран) у линии риса *indica* 75-1-127; он был интродуцирован от дикого вида *Oryza minuta*, локализован в хромосоме 6 риса. Секвенирование области в 76 т.п.о. позволило выявить 6 tandemно расположенных R генов. Анализ мутантов с делециями по Pi9 локусу показал, что в формировании широкой устойчивости принимают участие гены Nbs2-Pi9 и Nbs3-Pi9 [21].

Совмещение карт QTL по устойчивости риса к различным заболеваниям (количественная устойчивость к заболеваниям — quantitative disease resistance, QDR) и локализации генов, прямо участвующих в ответе растений на контакты с патогенами (качественные гены резистентности, R, или аналоги генов резистентности, resistance gene analogs — RGA), удалось выявить сегменты хромосом с повышенной плотностью локализации таких генов [22].

Сегменты, в которых локализируются гены, идентифицируемые как главные в отношении резистентности к болезням (QTL, $t_e = 94$), найдены в каждой из 12 хромосом риса; они покрывают 54% всего генома риса со средней длиной 14 сМ. Показано [23], что в сегментах хромосом, в которых локализируются QTL резистентности у риса, статистически достоверно «перепредставлены» (встречаются чаще, чем в других областях генома) гены 4 семейств: митохондриальный фактор терминации транскрипции (95% QTL); (2) глутатион Л-трансфераза С домен (87,2% QTL) и глутатион Л-трансфераза, N домен (85,4% QTL); (3) UDP-глюкозил трансфераза (80,4% QTL); (4) пептидазы S8 и S53 (90,5% QTL). Необходимо подчеркнуть, что для генов семейств глутатион л-трансферазы и глюкозил трансферазы давно и хорошо известна их важная роль в биохимических путях антиоксидантных систем для всех эукариот как растений, так и животных. То есть для сегментов хро-

мосом, ассоциированных с устойчивостью к заболеваниям у риса, типична повышенная частота локализации генов, продукты которых являются ключевыми ферментами универсальных антиоксидантных систем. Оказалось, что ключевые гены устойчивости к биотическим и абиотическим факторам стресса совпадают или тесно связаны с ключевыми генами развития у риса [24].

Пищевые и кулинарные качества риса определяются в основном наличием белка и крахмала (амилозы — линейного углевода; амилопектина — ветвящегося углевода). Содержание белка колеблется от 5,5 до 18% и контролируется многими генами, как и содержание крахмала.

Крахмалы растений представлены двумя типами гомополимеров глюкозы. Первый — это амилоза, слабо ветвящаяся линейная молекула, со степенью полимеризации от 1000 до 5000 единиц глюкозы. Второй — амилопектин, существенно более крупный полимер (степень полимеризации от 10^5 — 10^6 единиц глюкозы), с высокой частотой, содержащий альфа-1,6 боковые связи (связи ветвления). У высших растений идентифицировано 5 подсемейств синтаз крахмала, включая синтазу, связанную с гранулами крахмала (granule-bound starch synthase, GBSS), синтазу крахмала I (SSI), синтазу крахмала II (SSII), синтазу крахмала III (SSIII), и синтазу крахмала IV (SSIV).

GBSS существенна для синтеза амилозы и находится исключительно в связанном с гранулами крахмала состоянии. SSI, SSII, SSIII, и SSIV (обозначенная у двудольных как SSV) ответственны за удлинение цепей амилопектина и распределены между гранулярной и растворимой фракциями. Каждый класс SS генов играет свою, специфическую роль в синтезе амилопектинов; их дупликация и дифференциация произошли до подразделения однодольных и двудоль-

ных. В общей сложности у риса описано 10 генов, кодирующих синтазы крахмала: один SSI, три SSII и по два для каждой из SSIII, IV и GBSS [25].

К настоящему времени относительно подробно исследовано влияние доместикации и искусственного отбора, а также связей с культурными традициями различных этносов, по локусу, кодирующему синтазу амилозы у риса (локус GBSS).

Особый интерес вызывает констатация факта коэволюции систем синтеза крахмала в зерне риса и культурных традиций разных этносов человека.

Начиная с Чарльза Дарвина зерновые культуры привлекали особое внимание в связи с исследованиями процессов эволюции. Зерновые позволяют выявлять не только механизмы эволюции ранних признаков доместикации, которые подхватывались в процессе формирования аграрной цивилизации (например, утрата механизма осыпания семян, увеличение урожайности), но и существенные отличия сортов по признакам, возникающим при расхождении культур разных этносов (в т.ч. цвет зерен, их плотность). Изучение генов, прямо связанных с фенотипическим разнообразием у видов зерновых, позволяет проследить происхождение и распространение специфических признаков, отбираемых в течение и после доместикации. Более того, такие исследования позволяют непосредственно оценивать последствия для геномов искусственной селекции, проводимой человеком, включая выявление физических границ геномных областей, изменяемых под влиянием искусственного отбора в процессе доместикации [26].

Относительное количество амилозы в зернах риса является признаком, который непосредственно контролировался искусственным отбором на улучшенные диетические свойства риса, связанные с уменьшением

ее содержания (мутация *Waxy* гена *GBSS*, кодирующего синтазу амилозы). Мутация ошибки сплайсинга в 1-интроне гена *Waxy* (синтаза амилозы *GBSS*) приводит к отсутствию амилозы в глютиновых («липких») сортах риса. Эта мутация преобладает в сортах риса *temperate japonica*, но редка или полностью отсутствует в сортах риса *tropical japonica*, *indica*, *aus* и *aromatic* [27]. Выполнен анализ нуклеотидных последовательностей в районе, окружающем мутацию гена *Waxy*. Оказалось, что в этом районе у носителей мутации наблюдается резко сниженная изменчивость у разных сортов риса как по нуклеотидным заменам в третьей позиции кодонов («молчашие» замены), так и по гетерозиготности по сравнению с сортами без этой мутации [27]. Это позволило прийти к выводу о том, что нуклеотидная изменчивость в этом районе контролируется искусственным отбором, направленным на присутствие мутации *Waxy*. Размер мишени (>250 т.п.о.) указывает на очень сильное действие отбора в этой области, с коэффициентом селекции нуклеотидных замен около ~4, что существенно выше оценок, полученных у кукурузы по отдельным генам, вовлекаемым в доместикацию, или у диких видов. В данном случае коэффициент селекции нуклеотидных замен рассчитывали путем оценки отличий по частотам встречаемости нуклеотидных замен в последовательностях, окружающих мутацию *Waxy*, у сортов риса с этой мутацией и без нее. Отбор по мутации сплайсинга локуса *Wx* оказал существенное влияние на весь район его локализации, что привело: (i) к снижению нуклеотидной изменчивости в районе около ~250 т.п.н., (ii) выраженному неравновесию по сцеплению (статистически достоверное отличие от случайных комбинаций) нуклеотидных замен в разных позициях в этом районе с желательной мутацией, и (iii) снижению полиморфизма в области генома, окружающей локус *Wx*

[27]. Высокие значения коэффициента селекции нуклеотидных замен в этой области могут быть прямо связаны с отбором по кулинарным свойствам конечной продукции и культурными привычками использования «липкого» риса этносов северо-восточной Азии. Такой рис, в частности, облегчает традиционные для этих культур манипуляции с зернами риса в процессе еды (козволюция с этносами человека). У кукурузы полигенные системы, включающие гены *ael*, *bt2* и *su 1*, участвующие в путях биосинтеза крахмала, находятся под прямым давлением отбора, связанного со специфическими кулинарными свойствами конечного продукта (приготовление тортильи) в процессе ранней доместикации кукурузы в Мексике [27]. Оценки селективного давления на нуклеотидные замены у кукурузы и риса по районам локализации генов, коэволюционирующих с человеком, оказались существенно выше, чем самый высокий коэффициент селекции, известный к настоящему времени, в природной системе — отбор на устойчивость к химиопрепаратам у малярийного плазмодия, *Plasmodium falciparum* (на порядок) [27].

Несмотря на сходное давление отбора на гены, вовлекаемые в доместикацию, у кукурузы и риса, эти два вида по-разному отвечают на него в связи с особенностями их отличий в организации геномов: в отличие от кукурузы у риса выявлено снижение нуклеотидной изменчивости по крайней мере по 39 структурным генам в районе локализации *Wx* локуса в результате генетического «путешествия автостопом» (*hitchhiking*). То есть высокая плотность локализации структурных генов у риса приводит к уменьшению генетической изменчивости у достаточно большого количества структурных генов. Из этого следует, что «селективная интерференция», при которой эволюционный ответ на селекцию по данному локусу снижается из-за того, что отбор на тесно

сцепленные гены действует в другом направлении, может быть существенно более выражена именно у риса по сравнению с другими зерновыми.

Подобный факт коэволюции генофондов с.-х. видов с генофондами популяций человека был обнаружен не только у культурных растений зерновых (рис, кукуруза), но и между генофондом крупного рогатого скота и человеком. Обнаружено, что по 6 локусам, кодирующим белки молока, наибольшая частота встречаемости аллелей, ассоциированных с высокой молочной продуктивностью, наблюдается в северо-европейском регионе, в котором у популяций людей наиболее высока частота встречаемости варианта лактазы (фермент метаболизма молочного сахара) с высокой активностью. Отмечается также, что именно в этом регионе в позднем неолите зарождалось молочное скотоводство [28]. Взаимосвязь между генетической структурой популяций человека и с.-х. животных обнаруживается при анализе ряда инфекционных заболеваний («болезни толпы»). Показано, что они эволюционировали от сходных заболеваний domesticiрованных животных, с которыми люди начали вступать в тесный контакт примерно 10 тыс. лет назад [1].

Мутация по гену GBSS1 (гликозные сорта риса) возникла благодаря независимым множественным транспозициям с последующими повторными транспозициями и делециями частей транспозонов [29, 30]. Транспозоны формируют кластеры, в зоне которых увеличена частота рекомбинаций, дупликаций и внутригенный полиморфизм, например, геном *Magnaporthe oryzae* [31]. Показано, что чаще всего транспозирующиеся элементы локализуются в областях активно транскрибирующихся генов [32]. Среди известных к настоящему времени трех семейств коротких диспергированных повторов у растений p-SINE 1, SINE 2, SINE 3 — первый, p-SINE 1 был выявлен в локусе Wx у

Oryza sativa. Показано, что p-SINE2 возник у предкового вида с геномами AA, BB, CC, DD и EE, как и p-SINE1, тогда как p-SINE3 возник у предковых зерновых видов с геномом AA. Нуклеотидные последовательности членов семейства p-SINE1 оказались существенно более дивергировавшими, чем p-SINE2 или p-SINE3, что позволяет предполагать появление P-SINE3 в период доместикации, формирования самого вида *Oryza sativa* (около 11 тысяч лет назад) [33]. Создана карта локализации коротких диспергированных повторов на 12 хромосомах риса. В 2006 г. опубликована карта 12 хромосом риса, совмещающая данные по картированию семейств транспозирующихся элементов и микросателлитных локусов [34]. Анализ накопленных данных об участии транспозирующих элементов в эволюции дуплицированных генов, их локализации в районы генома с активной транскрипцией, корреляции между количеством встроенных провирусных транспозирующих элементов и устойчивостью сортов риса к ретровирусным инфекциям [32] позволяет предложить следующую схему механизмов ускоренной эволюции в геномах domesticiрованных видов районов — мишеней искусственного отбора.

Можно ожидать, что расширение ареала, вслед за путями миграции человека, увеличивало количество контактов domesticiрованных видов с новыми вариантами ретровирусных инфекций и, таким образом, способствовало появлению в их геномах новых транспозирующихся элементов. С одной стороны, такие последовательности сохранялись в результате естественного отбора, поскольку они препятствовали повторным заражениям [32], а с другой — увеличивали генетическую изменчивость в районах их интеграции в геном (инсерционный мутагенез, рекомбинационные процессы), что могло приводить к появлению новых мутаций, существенных

для искусственного отбора. Участие могло бы позволить объяснить воз-
транспозирующихся элементов в ди- никновение мутаций, распространяе-
вегенции геномов близкородственных мых в процессе окультуривания рас-
доместицированных и диких видов тений.

Библиографический список

1. *Diamond J.* Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // *Nature*, 2002. Vol. 418. P. 700-707.
2. *Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A.* Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics// *PNAS*, 2004. Vol. 101. N. 26. P. 9903-9908.
3. *Mannion A.M.* Domestication and the origins of agriculture: an appraisal// *Progress in Physical Geography*, 1999. Vol. 23. P. 37-56.
4. *Glazmann J.C.* Isozymes and Classification of Asian Rice Varieties // *Theor. Appl. Genet.*, 1987. Vol. 74. P. 21-30.
5. *Garris A.J., Tai T.H., Coburn J. et al.* Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. // *Genetics*, 2005. Vol. 169. P. 1631-1638.
6. *Khush G.S.* Origin, dispersal, cultivation and variation of rice // *Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 35. P. 25-34.
7. *Gao Li-zhi, Inman H.* Nonindependent Domestication of the Two Rice Subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, Demonstrated by Multilocus Microsatellites// *Genetics*, 2008. Vol. 179. P. 965-976.
8. *Sweeney M., McCouch S.* The Complex History of the Domestication of Rice // *Annals of Botany*, 2007. Vol. 100. P. 1-7.
9. *Izawa T.* The Process of Rice Domestication: A New Model Based on Recent Data// *Rice*, 2008. Vol. 1. P. 127-134.
10. *Sweeney M., Thomson M.J., Pfeil B.E., McCouch S.* Caught Red-Handed: Rc Encodes a Basic Helix-Loop-Helix Protein Conditioning Red Pericarp in Rice // *The Plant Cell*, 2006. Vol. 18. P. 283-294.
11. *Harushima Y., Yano M., Shomura A. et al.* A High-Density Rice Genetic Linkage Map with 2275 Markers Using a Single F2 Population // *Genetics*, 1998. Vol. 148. P. 479-494.
12. *Blanc W.* Widespread Paleopolyploidy in Model Plant Species Inferred from Age Distributions of Duplicate Genes// *The Plant Cell*, 2004. Vol. 16. P. 1667-1678.
13. *Paterson A.H., Freeling M., Sasaki T.* Grains of knowledge: Genomics of model cereals// *Genome Research*, 2005. Vol. 15. P. 1643-1650.
14. *Chen H., Wang S., Xing Y. et al.* Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quantitative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley // *PNAS*, 2003. Vol. 100. № 5. P. 2544-2549.
15. *Langham R.J., Walsh J., Dunn M., Ko C., Goff S., Freeling M.* Genomic duplication, fractionation and the origin of regulatory novelty // *Genetics*, 2004. Vol. 166. P. 935-945.
16. *Monma L., Ohta R., Masuda H., Koike A., Minobe Y.* Genome-wide Searching of Single-nucleotide Polymorphisms among Eight Distantly and Closely Related Rice Cultivars (*Oryza sativa* L.) and a Wild Accession (*Oryza rufipogon* Griff.) // *DNA Research*, 2006. Vol. 13. P. 43-51.
17. *You A., Lu X., Jin H., Ren X., Liu K., Yang G., Yang H., Zhu L., He G.* Identification of Quantitative Trait Loci Across Recombinant Inbred Lines and Testcross Populations for Traits of Agronomic Importance in Rice // *Genetics*, 2006. Vol. 172. P. 1287-1300.
18. *Lee S.Y., Ahn J.H., Cha Y.C. et al.* Mapping of Quantitative Trait Loci for Salt Tolerance at the Seedling Stage in Rice // *Mol. Cells*, 2006. Vol. 21. No. 2. P. 192-196.
19. *B^ Yue, Weiya Xue, Lizhong Xiong et al.* Genetic Basis of Drought Resistance at Reproductive Stage in Rice: Separation of Drought Tolerance From Drought Avoidance // *Genetics*, 2006. Vol. 172. P. 1213-1228.

20. *Kenong Xu, Xia Xu, Takeshi Fukao et al.* Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice // *Nature*, 2006. Vol. 442. P. 705-708.
21. *Qu X., Liu Q., Zhou F. et al.* The Broad-Spectrum Blast Resistance Gene Pi9 Encodes a Nucleotide-Binding Site-Leucine-Rich Repeat Protein and Is a Member of a Multigene Family in Rice // *Genetics*, 2006. Vol. 172. P. 1901-1914.
22. *Wisser R.J., Sun O., Hulbert S.H., Kresovich S., Nelson R.J.* Identification and Characterization of Regions of the Rice Genome Associated With Broad-Spectrum, Quantitative Disease Resistance // *Genetics*, 2005. Vol. 169. P. 2277-2293.
23. *Wisser R.J., Sun O., Hulbert S.H., Kresovich S., Nelson R.J.* Identification and Characterization of Regions of the Rice Genome Associated With Broad-Spectrum, Quantitative Disease Resistance // *Genetics*, 2005. Vol. 169. P. 2277-2293.
24. *Cooper B., Clarke J.D., Budworth P. et al.* A network of rice genes associated with stress response and seed development // *PNAS*, 2003. Vol. 100. N. 8. P. 4945-4950.
25. *Dian W., Jiang H., Wu P.* Evolution and expression analysis of starch synthase III and IV in rice // *Journal of Experimental Botany*. 2004. Vol. 56, No. 412. PP. 623-632.
26. *Wang R.L., Stec A., Hey L. et al.* The limits of selection during maize domestication // *Nature*, 1999. Vol. 398. P. 236-239.
27. *Olsen K.M., Caicedo A.L., Polato N. et al.* Selection under Domestication: Evidence for a Sweep in the Rice Waxy Genomic Region // *Genetics*, 2006. Vol. 173. N. 2. P. 975-983.
28. *Beja-Pereira A., Luikart G., Bradley D. et al.* Gene-culture coevolution between-cattle milk protein genes and human lactase genes // *Nature Genetics*, 2003. Vol. 35. N4. P. 311-313.
29. *Kaivase M., Fukunaga K., Kato K.* Diverse origins of waxy foxtail millet crops in East and Southeast Asia mediated by multiple transposable element insertions. // *Mol Genet Genomics*, 2005. Vol. 274. N2. P. 131-140.
30. *Nagano H., Kunii M., Azuma T., Kishima Y., Sano Y.* Characterization of the repetitive sequences in a 200-kb region around the rice waxy locus: diversity of transposable elements and presence of veiled repetitive sequences // *Genes Genet Syst*, 2002. Vol. 77. N2. P. 69-79.
31. *Thon M.R., Pan H., Diener S., Papalas J., Taro A., Mitchell T.K., Dean R.A.* The role of transposable element clusters in genome evolution and loss of synteny in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* // *Genome Biology*, 2006. Vol. 7. N.2. Article R16.
32. *Kunii M., Kanda M., Nagano H. et al.* Reconstruction of putative DNA virus from endogenous rice tungro bacilliform virus-like sequences in the rice genome: implications for integration and evolution // *BMC Genomics*, 2004. Vol. 5. P. 1-14.
33. *Xu J-H, Osaiva I., Tsuchimoto S. et al.* Two new SINE elements, p-SINE2 and P-SINE3, from rice // *Genes Genet Syst*, 2005. Vol. 80. N3. P. 161-171.
34. *Kivon S.J., Hong S.W., Son J.H. et al.* CACTA and MITE Transposon Distributions on a Genetic Map of Rice Using F15 RILs Derived from Milyang 23 and Gihobyeyo Hybrids // *Mol. Cell*, 2006. Vol. 21. No. 3. P. 360-366.

Рецензент — д. б. н. И.Н. Хрусталева

SUMMARY

The review of literature data about «domestication genes» in rice was presented. The high level of selection pressure in genome regions, in which the genetic targets of artificial selection were localized, and involving in variability of these regions of the transposon elements were discussed. The possible genetic mechanisms of domestication, related with the increased frequencies of transposon integration in active transcribed genomic regions, were analyzed.

Key words: domestication, coevolution, transposon, selection pressure, rice species and varieties.

Глазко Валерий Иванович — д. с.-х. н., РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева.
 Эл. почта: vglazko(S)yahoo.com
 Рождественская Неонил Владимировна — асп. Центра нанобиотехнологий.
 Иванов Александр Николаевич — РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева.