



ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ПШЕНИЧНО-ЭГИЛОПСНОМ АЛЬЯНСЕ ЧЕРЕЗ ПРИЗМУ ХЛОРОПЛАСТНОГО ГЕНОМА

Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А., Юнусбаев У.Б., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, 450054, Уфа, пр. Октября, 71, E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Резюме

Определена нуклеотидная последовательность хлоропластного генома диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* A.Filat. et Kurk. размером 136885 п.н. Проведенное сравнение собранного генома пшеницы Синской с хлоропластными геномами некоторых ди- и полиплоидных видов пшенично-эгилопсного альянса выявило высокую эволюционную консервативность и близость к пластидному геному *T.monococcum*, тогда как другая диплоидная пшеница *T.urartu* несколько удалена от них. Выравнивание нуклеотидных последовательностей полных хлоропластных геномов диплоидных пшениц с таковыми диплоидных эгилопсов из секций *Sitopsis* и *Vertebrata*, а также с тетра- и гексаплоидными пшеницами из рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii* позволило установить, что материнскими формами при их образовании послужили разные эгилопсы из подсекции *Truncata*, близкие к нынешнему *Aegilops speltoides*, но не он сам.

Ключевые слова: пшеница, эгилопс, *Triticum sinskajae*, *T.monococcum*, *T.urartu*, *Aegilops speltoides*, пшенично-эгилопсный альянс, филогеномика, хлоропластный геном, доноры геномов, субгеном, секвенирование

Цитирование: Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А., Юнусбаев У.Б., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Филогенетические взаимоотношения в пшенично-эгилопсном альянсе через призму хлоропластного генома // *Biomics*. 2020. Т.12(4). С. 532-544. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-47

© Авторы

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN THE WHEAT-AEGILOPS ALLIANCE THROUGH THE PRISM OF THE CHLOROPLAST GENOME

Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Chemeris D.A., Yunusbaev U.B., Kuluev B.R., Chemeris A.V.

Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Prospekt Oktyabrya, 450054, Ufa, Russia, E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Resume

The nucleotide sequence of the chloroplast genome of the diploid wheat *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. was determined. The comparison of the assembled genome with the chloroplast genomes of some di- and polyploid species of the wheat-aegilops alliance revealed a high evolutionary conservativeness and proximity to the plastid genome of *T.monococcum*, while the other diploid wheat *T.urartu* is somewhat distant from them. Alignment of the nucleotide sequences of complete chloroplast genomes of diploid wheat with those of diploid aegilops from the *Sitopsis* and *Vertebrata* sections, as well as with tetra - and hexaploid wheats from the *turgidum-aestivum* and *timopheevii*

groups, allowed to establish that different aegilops from the subsection *Truncata*, close to the current *Aegilops speltoides*, were as maternal forms during their formation but not directly *Ae.speltoides*.

Keywords: wheat, aegilops, *Triticum sinskajae*, *T.monococcum*, *T.urartu*, *Aegilops speltoides* wheat-aegilops alliance, phylogeny, phylogenomics, chloroplast genome, genome donors, subgenome, sequencing

Citation: Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Chemeris D.A., Yunusbaev U.B., Kuluev B.R., Chemeris A.V. Phylogenetic relationships in the wheat-aegilops alliance through the prism of the chloroplast genome. *Biomcs*. 2020. V. 12(4). P. 532-544. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-47 (In Russian)

© The Authors

Введение

Считается, что полиплоидные пшеницы формируют два отдельных ряда — *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, в которых есть как тетраплоидные, так и гексаплоидные виды. Основной хлебный злак — мягкая пшеница *Triticum aestivum* (геном **BAD**¹) относится к первому из них и образовался в результате последовательных скрещиваний диплоидного эгилопса (в виде материнской формы с геномом **B**) с диплоидной пшеницей (отцовская форма с геномом **A**) после чего тетраплоидная форма с геномом **BA** (к которой ныне относится макаронная пшеница *T.durum*), послужив опять в качестве материнского организма, вступила в скрещивание с другим диплоидным эгилопсом *Aegilops tauschii* (геном **D**). Здесь мы не случайно упомянули конкретно лишь один вид, оказавшийся донором одного из субгеномов (**D**) гексаплоидной пшеницы *T.aestivum*, поскольку в отношении остальных двух видов-доноров субгеномов имеются лишь предположения. Ввиду того, что при образовании, например, нынешних мягкой хлебной и твердой макаронной пшениц при перекрестных опылениях мог происходить выбор только среди вариантов, возникающих лишь в результате совместного произрастания, то, следовательно, для генетиков и селекционеров остается еще большой простор для дальнейшей работы по вовлечению в скрещивание различных других видов из пшенично-эгилопсного альянса, тем более, что роды *Triticum* и *Aegilops* представлены, по крайней мере, 12-ю отдельными диплоидными геномами², но в этой статье коснемся лишь тех, что послужили или могли послужить донорами субгеномов для полиплоидных форм и их ближайших сородичей (табл. 1). Но для того, чтобы вести осознанное скрещивание необходимо знать, что выбрала сама Природа.

Представляет интерес и восстановление событий в виде происходивших скрещиваний при формировании другого ряда полиплоидных пшениц — *timopheevii*, тем более, что в нем видообразование еще явно не завершено. На рис. 1 приведена предположительная схема формирования полиплоидных пшениц обоих рядов, включая группы диплоидных видов пшениц и эгилопсов, послуживших донорами их субгеномов (или являющихся их ближайшими сородичами), составленная на основе многочисленных данных, в том числе молекулярно-биологических. При этом некоторые связи находятся под вопросом, поскольку вызывают некоторые сомнения.

Таблица 1.

Виды пшениц и эгилопсов, взятые в исследование
Species of wheat and aegilops taken in the study

Плоидность Ploidy	Виды и геномы* Species and genomes
2n=2x=14	<u>род / genus <i>Aegilops</i></u> <u>секция / section <i>Sitopsis</i></u> <u>подсекция / subsection <i>Emarginata</i></u> <i>Aegilops longissima</i> S^l <i>Aegilops searsii</i> S^s <i>Aegilops bicornis</i> S^b <i>Aegilops sharonensis</i> S^{sh} <u>подсекция / subsection <i>Truncata</i></u> <i>Aegilops speltoides</i> S^{sp} <u>Секция / section <i>Vertebrata</i></u> <i>Aegilops tauschii</i> D <u>род / genus <i>Triticum</i></u> <i>Triticum urartu</i> A^u <i>Triticum monococcum</i> A^m <i>Triticum sinskajae</i> A^s
2n=4x=28	<i>Triticum turgidum</i> BA ^{**} <i>Triticum timopheevii</i> GA ^{**}
2n=6x=42	<i>Triticum aestivum</i> BAD <i>Triticum zhukovskyi</i> GAA

¹ Здесь и далее приведены формулы гаплоидных геномов пшениц и эгилопсов.

² Геномы A^u, A^m, S^l, S^s и им подобные с разными верхними индексами за отдельные геномы не считаются.

* Приведены гаплоидные геномные формулы

** Принято считать, что геном S = B = G

* Given the haploid genome of the formula

** It is generally suggested that the genome S = B = G

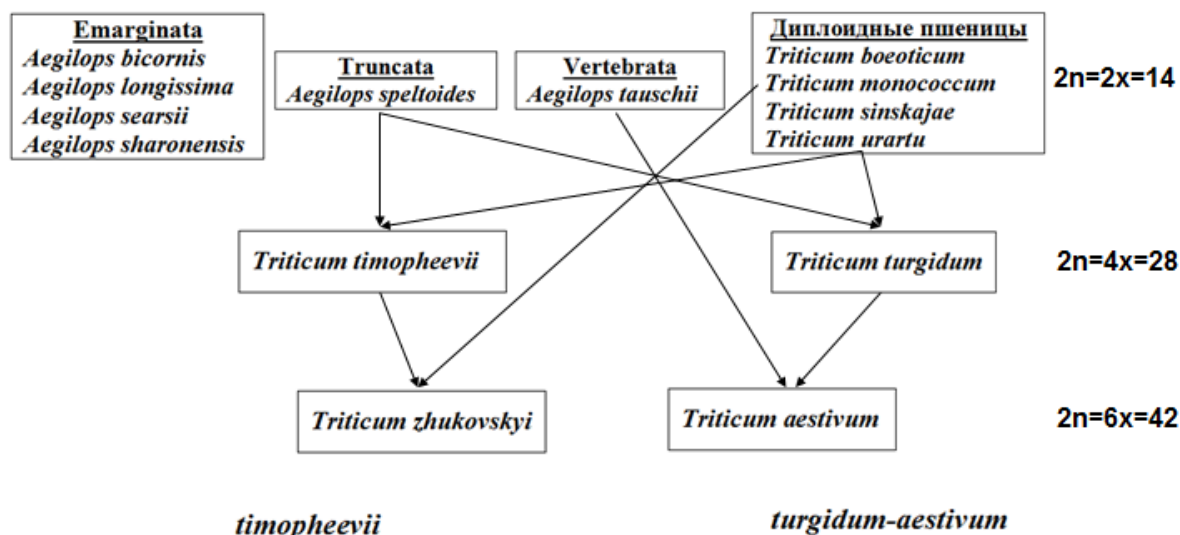


Рис. 1. Предположительная схема филогенетических взаимоотношений в пшенично-эгилопсном альянсе, приведшая к появлению тетраплоидных и гексаплоидных форм пшениц

Fig. 1. The proposed scheme of phylogenetic relationships in the wheat-egilops alliance, which led to the appearance of tetraploid and hexaploid forms of wheat

К вопросам восстановления путей эволюции пшениц и эгилопсов путем сравнения полных хлоропластных геномов уже неоднократно обращались разные авторы [Gornicki et al., 2014; Middleton et al., 2014; Bernhardt et al., 2017; Chen et al., 2020]. В последней из этих статей китайские авторы рассмотрели филогению трибы Triticeae на примере довольно большого числа ее представителей и к их данным мы еще обратимся при обсуждении результатов этой работы.

Ранее мы уже уделяли внимание родственным взаимоотношениям видов пшенично-эгилопсного альянса на основе сравнения как ядерных, так и пластидных геномов некоторых видов – предполагаемых доноров субгеномов полиплоидных форм [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2016], однако с того времени появились новые данные и в этой статье через призму геномов хлоропластов, наследуемых по материнской линии, будет оценено родство некоторых видов пшениц и эгилопсов. При этом проследить происходившие скрещивания, где те или иные виды выступили в качестве материнских растений, более уверенно можно лишь анализируя нуклеотидные последовательности полных хлоропластных геномов разных ди- и полиплоидных форм, что стало предметом изучения филогеномики. Также с большей достоверностью можно оценить родство

разных видов пшеницевых, поскольку хлоропластные геномы весьма консервативны в эволюции.

Материалы и методы

Основным объектом в данном исследовании послужила пшеница Синской *Triticum sinskajae* A.Filat. et Kurk. - диплоидная пшеница рода *Triticum* L. [Филатенко, Куркиев (Filatenko, Kurkiev), 1975; Филатенко, Чухина (Filatenko, Chukhina), 2013]. Номер по каталогу ВИР - k-48993. Для сравнительного анализа хлоропластных геномов был привлечен ряд ди- и полиплоидных видов пшениц и эгилопсов (табл. 2).

Полногеномное секвенирование хлоропластной ДНК *T. sinskajae* проводили на полупроводниковом секвенаторе Ion Torrent PGM System компании Life Technologies (США) на чипах 314 с использованием специального набора для секвенирования Ion PGM Sequencing 200 Kit как рекомендовано производителем. С целью снижения количества ядерной ДНК в препаратах хлоропластной ДНК, проводили специальное выделение и очистку в сахарозном градиенте этих органелл, описанное нами ранее [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2018].

Сборку хлоропластного генома *T. sinskajae* осуществляли с помощью программы MIRA

(version 4.02) [Chevreux et al., 2004]. Аннотацию секвенированного хлоропластного генома *T. sinskajae* проводили через ресурсы Chloë и CPGAVAS 2. Выравнивание нуклеотидных последовательностей полных геномов хлоропластов выбранных видов пшенично-эгилопсного альянса и построение филогенетических древ проводили с помощью программы MegAlign из пакета Lasergene фирмы DNASTar, Inc.

Таблица 2.

Некоторые видов пшениц и эгилопсов, хлоропластные геномы которых взяты в исследование

Table 2

Some wheat and aegilops species whose chloroplast genomes were taken in the study

Виды и геномы Species and genomes	Регистрационный номер GenBank Accession number(s)
<u>род / genus Aegilops</u> <u>секция / section Sitopsis</u> <u>подсекция / subsection</u> <u>Emarginata</u> <i>Aegilops longissima</i> S ^l <i>Aegilops searsii</i> S ^s <i>Aegilops bicornis</i> S ^b <i>Aegilops sharonensis</i> S ^{sh}	NC_024830 NC_024815 NC_024831 NC_024816
<u>подсекция / subsection</u> <u>Truncata</u> <i>Aegilops speltoides</i> var. <i>speltoides</i> S ^{sp} <i>Aegilops speltoides</i> var. <i>ligustica</i> S ^{sp}	KJ614406 KJ614405
<u>Секция / section Vertebrata</u> <i>Aegilops tauschii</i> D	KJ614412
<u>род / genus Triticum</u> <i>Triticum urartu</i> A ^u <i>Triticum monococcum</i> A ^m	KJ614411 LC00597
<i>Triticum turgidum</i> BA <i>Triticum timopheevii</i> GA	KM352501 NC_024764; KJ614410
<i>Triticum aestivum</i> BAD <i>Triticum zhukovskyi</i> GAA	CM022232 NC_046698

Результаты и обсуждение

В результате сборки хлоропластного генома *T. sinskajae* его размер оказался равным 136885 п.н. Пшеница Синской имеет типичную для высших растений кольцевую четырехблоковую

структуру хлоропластного генома, которая включает в себя пару инвертированных повторов (области IRA и IRB - inverted repeat, размерами 21547 п.н. каждый), область SSC (Short Single-Copy region – область короткой единичной копии, размером 12809 п.н.) и область LSC (Large Single-Copy region – область большой единичной копии, размером 80982 п.н.). Общая длина кодирующей последовательности составила 73226 п.н. Содержание GC-пар во всем геноме – 38,3%. В области SSC оно составляет 39,6%, в области LSC – 36,2%. В области IR *T. sinskajae* GC-содержание доходит до 43,9%.

У *T. sinskajae* выявлено 140 структурных генов, из которых 86 генов, кодирующих белки, 30 генов тРНК, 4 гена рРНК. В том числе 8 генов, кодирующих белки (*rps19*, *rpl2*, *rpl23*, *ycf2*, *ndhB*, *rps7*, *rps12B*, *rps15*), 8 генов тРНК (*trnH-GUG*, *trnI-CAU*, *trnL-CAA*, *trnV-GAC*, *trnI-GAU*, *trnA-UGC*, *trnR-ACG*, *trnV-GUU*) и 4 гена рРНК (*rRNA4.5*, *rRNA23*, *rRNA16* и *rRNA5*) были дублированы из-за того, что находятся в области повторов IR. При этом в SSC-области обнаружено 10 белок-кодирующих генов и 1 ген тРНК; в LSC-области – 76 белок-кодирующих генов и 21 ген тРНК. Из 140 генов 15 имеют один интрон (*atpF*, *ndhB*, *petB*, *petD*, *rpl2*, *trnA-UGC*, *trnI-GAU*, *trnL-UAA*, *ndhA*, *rpl16*, *rps12A*, *rps16*, *trnG-UCC*, *trnk-UUU*, *trnV-UAC*) и 2 гена – по 2 интрона (*rps12B*, *ycf3*). Из 17 генов с интронами в области IR находятся 2 белок-кодирующих гена и 2 гена тРНК. В области SSC – ген *ndhA* с интроном. В области LSC – 12 генов с интронами, в том числе 8 белок-кодирующих, 4 гена тРНК и один ген с двумя интронами (*ycf3*). Самый крупный интрон (2479 п.н.) находится в гене *trnk-UUU*, внутри которого располагается другой ген - *matK*.

Для большей наглядности информация о хлоропластном геноме *T. sinskajae* представлена в виде кольцевой структуры, сгенерированной с помощью ресурса Chloë. Как можно видеть из рис. 2 между областью IRA и IRB находится область SSC. Вся остальная часть кольца представляет собой большую единичную копию хлоропластного генома LSC. Серый круг посередине обозначает уровень содержания GC и можно увидеть, что в области инвертированных повторов пики содержания несколько выше, чем в других частях кольца. Различные цветовые блоки на внешнем круге отображают принадлежность генов к тем или иным функциональным группам.

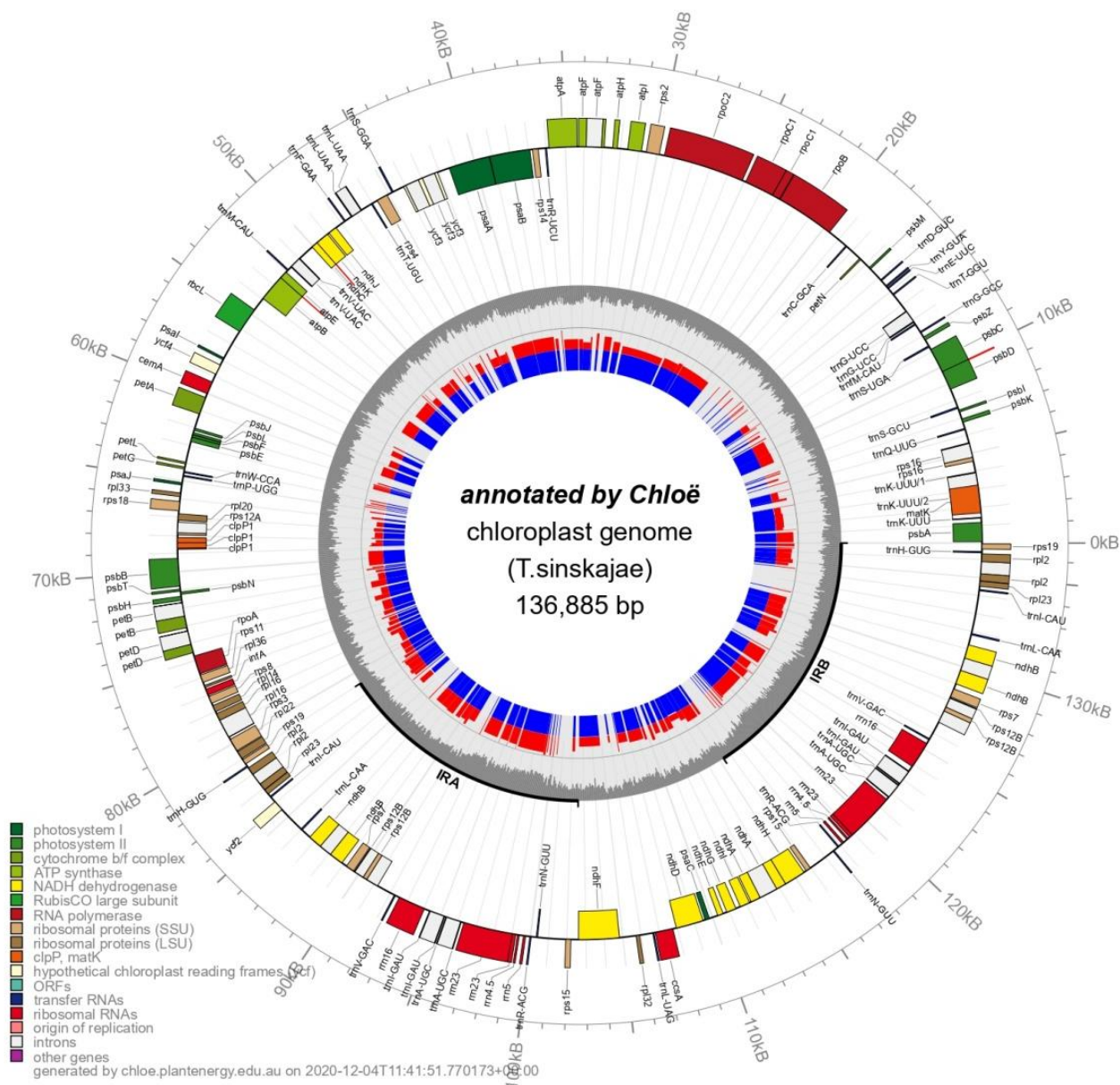


Рис. 2. Визуальное представление в виде кольца секвенированного хлоропластного генома *T. sinskajae*, сгенерированного с помощью ресурса Chloë. Разными цветами отображены гены, серый участок посередине круга отображает уровень GC участков. IRA – инвертированная область повтора A, IRB – инвертированная область повтора B. Гены, расположенные за пределами внешнего круга, транскрибируются по часовой стрелке, а расположенные внутри гены - против часовой стрелки.

Figure 2. Visual representation in the form of a ring of the sequenced chloroplast genome of *T. sinskajae* generated via the Chloë resource. Genes are displayed in different colors, the grey area in the middle of the circle shows the level of GC areas. IRA is the inverted repeat region A, IRB is the inverted repeat region B. Genes located outside the outer circle are transcribed clockwise, and genes located inside are transcribed counterclockwise.

Было проведено сравнение нуклеотидных последовательностей хлоропластного генома *T. sinskajae* с аналогичными геномами других диплоидных пшениц - *T. monococcum* и *T. urartu*, показавшее высокий уровень гомологии. При этом, как и следовало, ожидать первые два вида гораздо ближе друг к другу, тогда как *T. urartu* характеризуется гораздо большим числом замен, делеций и инсерций, что отразилось на филогенетическом древе, для построения которого были привлечены и другие виды пшенично-эгилопсного альянса (рис. 3).

Помимо близости и удаленности трех сравненных видов диплоидных пшениц,

наибольший интерес из построенного филогенетического древа представляет то, что виды эгилопсов из секции *Sitopsis* формируют независимые удаленные клады, одна из ветвей в которой представлена единственным видом *Ae. speltoides*, тогда как в другую кладу входят остальные виды секции - *Ae. sharonensis*, *Ae. longissima*, *Ae. searsii*, *Ae. bicornis*. Собственно эти данные в виде двух клад подтверждают взгляды ботаников на то, что эта секция состоит из двух подсекций - *Truncata* и *Emarginata* соответственно. Отдельную ветвь формирует *Ae. tauschii*, что не удивительно, поскольку этот эгилопс происходит из другой секции *Vertebrata*.

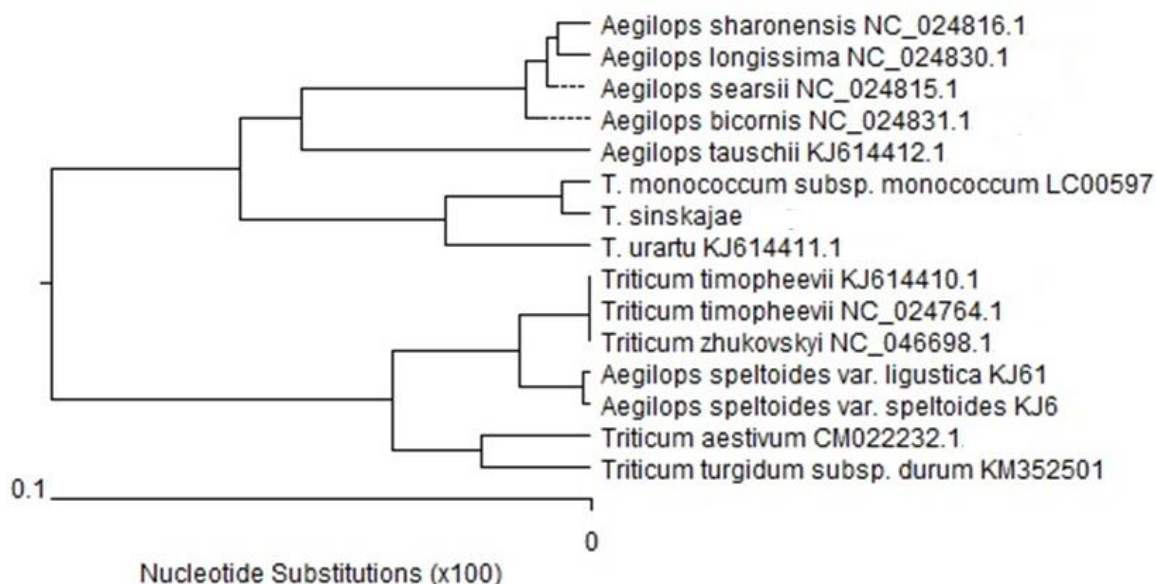


Рис. 3. Филогенетическое древо некоторых видов пшенично-эгилопсного альянса, формирующих ряды *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, построенное на основе сравнения полных хлоропластных геномов этих видов.

Figure 3. Phylogenetic tree of some species of the wheat-aegilops alliance forming the groups *turgidum-aestivum* and *timopheevii*, constructed on the basis of comparison of complete chloroplast genomes of these species.

Две ветви одной клады формируют хлоропластные геномы *Ae. speltoides* (обоих подвидов) и тетра- и гексаплоидных пшеницы из группы *timopheevii*. Причем хлоропластные геномы *T. timopheevii* и *T. zhukovskyi* характеризуются в целом не очень большими отличиями, что неудивительно, поскольку считается, что первый вид послужил материнской формой при образовании второго.

Отдельный интерес представляет выравнивание нуклеотидных последовательностей полных хлоропластных геномов всех анализируемых видов, фрагменты которого приведены на рис. 4. В целом уровень гомологии хлоропластных геномов этих видов очень высок и поэтому на этом рисунке приведены лишь

отдельные участки, где имеются существенные и даже принципиальные отличия. При этом из-за экономии места показаны не все такие участки, а сделан акцент на инсерциях и делециях, а также на заменах нуклеотидов в виде целых блоков, позволяющих лучше дифференцировать один тип хлоропластного генома от другого. Нужно заметить, что компьютер при таком выравнивании местами расположил инделы (нуклеотиды в них) с некоторым сдвигом относительно того как могло происходить в ходе эволюции в действительности, но принципиального значения это не имеет, поскольку общая протяженность инделов в таких участках от этого не меняется.

Хлоропластные геномы пшениц и эгилопсов

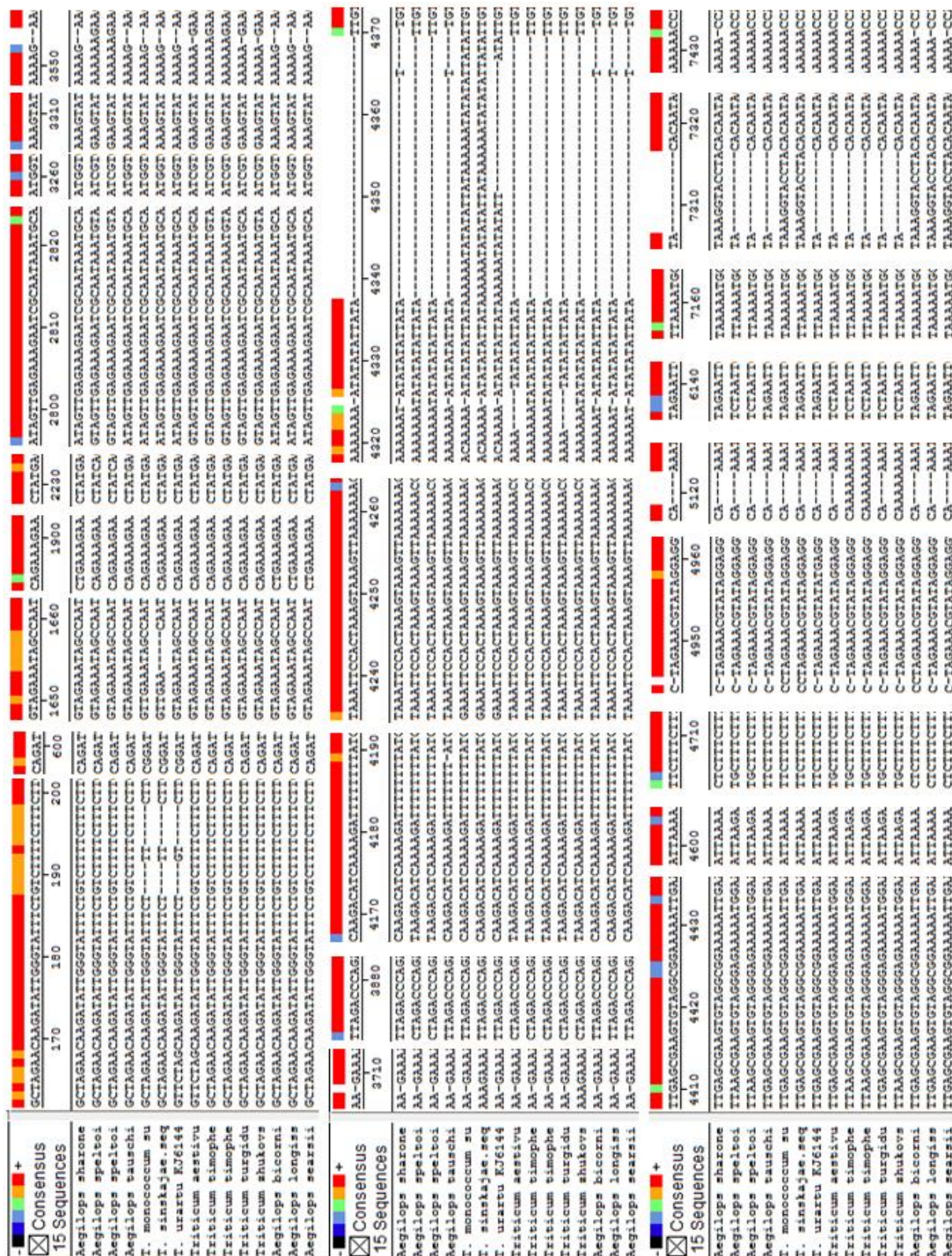


Рис. 4. Выравнивание нуклеотидных последовательностей хлоропластных геномов пшениц и эгилопов (фрагменты)
Fig. 4. Alignment of nucleotide sequences of chloroplast genomes of wheat and egilops (fragments)

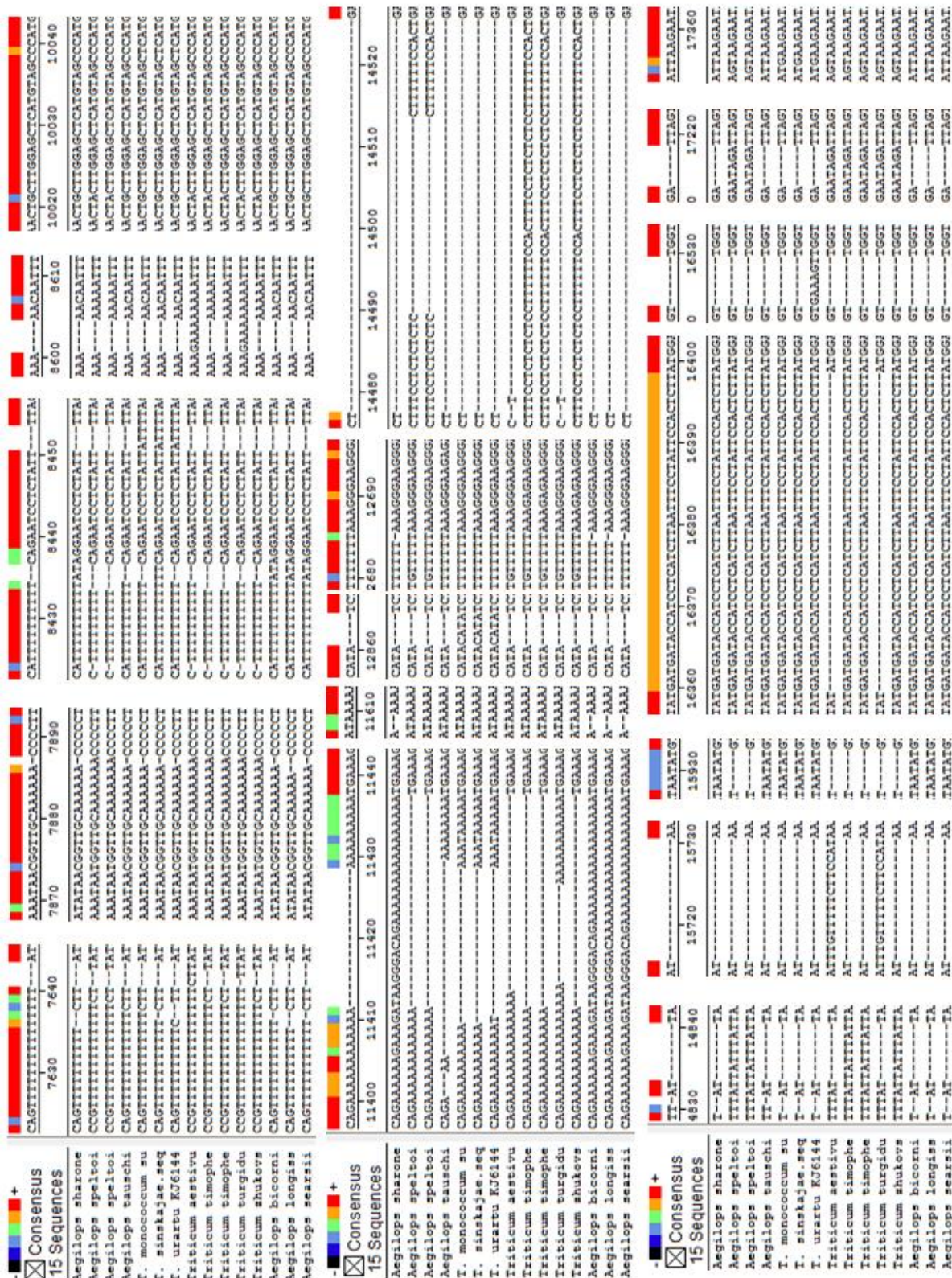


Рис. 4. Продолжение / Fig. 4. Continued

[illegible]

Рис. 4. Продолжение / Fig. 4. Continued

Как можно видеть из рис. 4 секвенированный нами хлоропластный геном *T.sinskajae* очень близок к остальным диплоидным пшеницам и к *T.monococcum* в особенности. Тем не менее, между ними имеются и серьезные отличия в виде не только замен нуклеотидов, но и инделов. Так, в положениях 1654-1658 у пшеницы Синской имеется делеция 5 нуклеотидов, в положении 3708 - наоборот - вставка одного нуклеотида, которой больше нет ни у одного анализируемого представителя пшениц и эгилопсов за исключением гексаплоидной пшеницы *T.zhukovskyi*. В положении 7637 у *T.sinskajae* по сравнению с *T.monococcum* имеется делеция одного нуклеотида, тогда как у другой диплоидной пшеницы *Turartu* делетирован еще один нуклеотид в положении 7638. Фактически каждая из диплоидных пшениц имеет в этом месте последовательность нуклеотидов, не совпадающую ни с одним из остальных исследованных видов пшениц и эгилопсов. В положениях 8435 и 8436 *T.sinskajae* несет вставку из двух нуклеотидов, которая уникальна для этой пшеницы. В положении 19148 *T.sinskajae* имеет однонуклеотидную вставку, которой нет у остальных диплоидных пшениц, но совпадающую с геномами *T.aestivum* и *T.turgidum*. *T.monococcum* в положении 22858 несет однонуклеотидную вставку, которой нет не только у диплоидных пшениц, но и у прочих исследуемых видов. В свою очередь у *T.sinskajae* в положении 46546 имеется вставка одного нуклеотида, которая также обнаруживается еще только у *Ae.tauschii*, но у этого вида есть также один дополнительный нуклеотид в этом же месте. В положениях 47969-47995 диплоидные пшеницы характеризуются довольно протяженной вставкой из 27 нуклеотидов у *T.monococcum*, тогда как у *T.sinskajae* она короче на один нуклеотид, а у *Turartu* – короче на три нуклеотида. Между хлоропластными геномами диплоидных пшениц немало и других замен одиночных нуклеотидов, инделов разной протяженности, из которых ясно видно, что *Turartu* отстоит от них несколько дальше.

В плане наследования хлоропластного генома заметно больший интерес представляют виды эгилопсов секции *Sitopsis*, поскольку какой-то близкий к ним вид послужил донором **В** и **Г** субгеномов полиплоидных пшениц. Из построенного филогенетического древа и приведенных фрагментов выравнивания полных пластидных геномов этих видов ясно видно, что им не мог явиться ни один из представителей подсекции *Emarginata*, для которой впору повышать ее статус до самостоятельной секции. Также как и для *Ae.speltoides* должна существовать самостоятельная секция *Truncata*, поскольку различия хлоропластных геномов этих видов весьма велики, а этот тип геномов (пластидных) в целом довольно высоко консервативен. Несмотря на то, что ранее предполагалось, что *Ae.longissima* мог быть

донором генома **В** для пшениц ряда *turgidum-aestivum* на основе сравнения хлоропластных геномов этих видов можно уверенно говорить, что это не так. Вообще ни один из эгилопсов из «секции» *Emarginata* не принял участие в формировании полиплоидных пшениц, но материнскими растениями для полиплоидных эгилопсов они послужили. Так, сравнительный анализ полных геномов хлоропластов отдельных видов трибы *Triticeae* показывает, что материнской формой для тетраплоидного эгилопса *Ae.kotschyi* послужил какой-то из видов *Ae.sharonensis*, *Ae.bicornis*, *Ae.longissima*, *Ae.searsii* [Gornicki et al., 2014; Chen et al., 2020]. По результатам последних авторов данные виды вместе с *Ae.tauschii*, с диплоидными пшеницами *T.monococcum*, *Turartu* входят в состав клады I, тогда как *Ae.speltoides* вместе с *T.timopheevii*, *T.turgidum*, *T.aestivum* располагаются в рамках клады II (*T.zhukovskyi* в этой работе не вовлеклась в анализ). Причем *T.turgidum*, *T.aestivum* достаточно удалены от остальных видов, включая *Ae.speltoides*, что в полной мере совпадает с нашими данными. Таким образом, *Ae.speltoides* не может быть донором генома **В** полиплоидных пшениц. При этом и донором генома **Г** он также не является, несмотря на то, что он заметно ближе к ряду *timopheevii*. По всей видимости, донорами этих пшеничных геномов **В** и **Г** явились какие-то другие виды, близкие к *Ae.speltoides*. Возможно еще не найденные, но скорее всего уже вымершие. Судя по проведенному выравниванию пластидных геномов *T.turgidum* и *T.aestivum* и протяженным инделам и прочим отличиям материнским растением для них были разные виды эгилопсов. Хотя нельзя исключать и перестройки пластидного генома после образования гексаплоидной формы, однако считается, что мягкая хлебная пшеница существует всего около 10 тысяч лет, что для эволюции почти мгновение. По крайней мере, эти данные свидетельствуют о полифилетическом происхождении тетраплоидных пшениц с геномом **В**. Собственно и у возможно более «молодой» гексаплоидной пшеницы ряда *timopheevii* *T.zhukovskyi* в положениях 98605 – 98669 имеется протяженная делеция из 65 нуклеотидов, происхождение которой неясно.

Заключение

Сравнительный анализ полных хлоропластных геномов видов пшенично-эгилопсного альянса ввиду их значительной консервативности и многокопийности позволяет с высокой вероятностью предполагать участие тех или иных видов в качестве материнских форм. Вероятно, имеет смысл секвенировать полные геномы различных тетраплоидных видов пшениц рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, что даст новую информацию об их разнообразии (если таковое есть) и покажет в свою очередь какие из этих видов послужили материнскими растениями при образовании гексаплоидных форм.

Работа выполнена в рамках государственных заданий №№ АААА-А16-116020350028-4 и АААА-А19-119021190011-0 с использованием оборудования РЦКП «Агидель», ЦКП «Биомика» и УНУ «КОДИНК».

Литература

1. Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Никоноров Ю.М., Чемерис А.В. Выделение геномной ДНК *Nicotiana tabacum* L., обогащенной хлоропластной ДНК с использованием сахарозного градиента // Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. 2018. № 2. С. 71-75. doi: 10.31040/2222-8349-2018-0-2-71-75
2. Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А., Чемерис А.В. Современные представления о родственных взаимоотношениях в пшенично-эгилопном альянсе (с краткой исторической справкой) // Biomix. 2016. Т. 8. № 4. С. 297-310.
3. Филатенко А.А., Куркиев У.К. Пшеница Синской (Новый вид – *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1975. Т.54(1). С. 239–241.
4. Филатенко А.А., Чухина И.Г. Типовые образцы рода *Triticum* L. в гербарной коллекции ВИР (WIR): Часть I // Turczaninowia. 2013. Т. 16. № 3. С. 025-033. doi: 10.14258/turczaninowia.16.3.5
5. Bernhardt N., Brassac J., Kilian B., Blattner F.R. Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within Triticeae // BMC Evol. Biol. 2017. V.17(1):141. doi: 10.1186/s12862-017-0989-9
6. Chen N., Chen W.J., Yan H., Wang Y., Kang H.Y., Zhang H.Q., Zhou Y.H., Sun G.L., Sha L.N., Fan X. Evolutionary patterns of plastome uncover diploid-polyploid maternal relationships in Triticeae // Mol. Phylogenet. Evol. 2020. V.149. 106838. doi: 10.1016/j.ympev.2020.106838
7. Chevreux B., Pfisterer T., Drescher B., Driesel A. J., Müller W. E., Wetter T., Suhai S. Using the miraEST Assembler for Reliable and Automated mRNA Transcript Assembly and SNP Detection in Sequenced ESTs // Genome Res. 2004. V.14(6). P. 1147–1159. doi: 10.1101/gr.1917404
8. Gornicki P., Zhu H., Wang J., Challa G.S., Zhang Z., Gill B.S., Li W. The chloroplast view of the evolution of polyploid wheat // New Phytol. 2014. V.204(3). P.704-714. doi: 10.1111/nph.12931
9. Middleton C.P., Senerchia N., Stein N., Akhunov E.D., Keller B., Wicker T., Kilian B. Sequencing of chloroplast genomes from wheat, barley, rye and their relatives provides a detailed insight into the evolution of the Triticeae tribe // PLoS One. 2014. V.9(3). e85761. doi: 10.1371/journal.pone.0085761
10. the Triticeae tribe // PLoS One. 2014. V.9(3). e85761. doi: 10.1371/journal.pone.0085761

References

1. Bernhardt N., Brassac J., Kilian B., Blattner F.R. Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within Triticeae. *BMC Evol. Biol.* 2017. V.17(1). 141. doi: 10.1186/s12862-017-0989-9
2. Chen N., Chen W.J., Yan H., Wang Y., Kang H.Y., Zhang H.Q., Zhou Y.H., Sun G.L., Sha L.N., Fan X. Evolutionary patterns of plastome uncover diploid-polyploid maternal relationships in Triticeae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2020. V.149. 106838. doi: 10.1016/j.ympev.2020.106838
3. Chevreux B., Pfisterer T., Drescher B., Driesel A. J., Müller W. E., Wetter T., Suhai S. Using the miraEST Assembler for Reliable and Automated mRNA Transcript Assembly and SNP Detection in Sequenced ESTs // *Genome Res.* 2004. V.14(6). P. 1147–1159. doi: 10.1101/gr.1917404
4. Filatenko A.A., Chukhina I.G. Type specimens of the genus *Triticum* in herbarium collections of VIR (WIR): Part I. *Turczaninowia*. 2013. V.16(3). P.25–33. doi: 10.14258/turczaninowia.16.3.5 (In Russian)
5. Filatenko A.A., Kurkiev U.K. Pshenica Sinsoj (Novyj vid – *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i seleksii*. 1975. T.54(1). S. 239–241. [New species – *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.)] (In Russian)
6. Gornicki P., Zhu H., Wang J., Challa G.S., Zhang Z., Gill B.S., Li W. The chloroplast view of the evolution of polyploid wheat. *New Phytol.* 2014. V.204(3). P.704-714. doi: 10.1111/nph.12931
7. Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Chemeris D.A., Chemeris A.V. Modern concepts about relationships in the wheat-aegilops alliance (with a brief historical note). *Biomix*. 2016. V.8(4). P. 297-310. (In Russian)
8. Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Nikonorov Yu.M., Chemeris A.V. Isolation of *Nicotiana tabacum* L. genomic DNA enriched with chloroplast DNA using sucrose gradient. *Izvestia Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre)* 2018. No2. P. 71-75. doi: 10.31040/2222-8349-2018-0-2-71-75 (In Russian)
9. Middleton C.P., Senerchia N., Stein N., Akhunov E.D., Keller B., Wicker T., Kilian B. Sequencing of chloroplast genomes from wheat, barley, rye and their relatives provides a detailed insight into the evolution of the Triticeae tribe. *PLoS One*. 2014. V.9(3). e85761. doi: 10.1371/journal.pone.0085761