



**БИОМИКА/BIOMICS**

<http://biomics.ru>



**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОДСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ  
В ПШЕНИЧНО-ЭГИЛОПСНОМ АЛЬЯНСЕ  
(с краткой исторической справкой)**

Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А., Чемерис А.В.

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук, Уфа, [chemeris@anrb.ru](mailto:chemeris@anrb.ru)

**Резюме**

Еще в начале двадцатого столетия известные тогда виды пшениц только на основании морфологических различий были разделены на три группы: однозернянки, полбы и спельты. Позже такое деление получило свое подтверждение, поскольку выяснилось, что эти группы отличаются по уровню своей плоидности. Однозернянки оказались диплоидами, полбы - тетраплоидами, а спельты - гексаплоидами с хромосомными числами: 14 ( $2n=2x$ ), 28 ( $2n=4x$ ) и 42 ( $2n=6x$ ), соответственно. Полиплоидные виды являются аллополиплоидами, причем в их формирование вовлечены виды из родов *Triticum* и *Aegilops*, представленных, по крайней мере, 12 отдельными диплоидными геномами, но в процессе эволюции полиплоидных пшениц Природа для их создания использовала не более 6 геномов и лишь 3 из них, образующие гексаплоидную хлебную, а также тетраплоидную макаронную пшеницы, в настоящее время «кормят» человечество. Причем какие именно виды пшениц и эгилопсов стали донорами этих субгеномов не до конца ясно. Важность же определения истинных доноров пшеничных субгеномов заключается в том, что эти знания дадут импульс более осознанным экспериментам по созданию новых полиплоидных пшениц с улучшенными хозяйственно-полезными признаками, поскольку для того, чтобы целенаправленно пытаться создать полиплоидные формы с лучшими свойствами крайне необходимо знать – а какие же на самом деле геномы диплоидных видов из пшенично-эгилопсного альянса уже объединила Природа в тетраплоидных и гексаплоидных пшеницах обоих рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii*. Современные методы молекулярной биологии, включая технологии полногеномного секвенирования следующих поколений, дают возможность на новом уровне исследовать родство геномов и субгеномов пшениц и эгилопсов, что позволяет высказывать предположения о донорстве субгеномов с большей уверенностью. Определение нуклеотидных последовательностей полных геномов *T.aestivum*, *T.uaratu* и *Ae.tauschii*, а также пластовов целого ряда видов пшениц и эгилопсов и хондриома у мягкой пшеницы явились крайне важными вехами в изучении пшенично-эгилопсного альянса и пролили новый свет на филогенетические взаимоотношения этих хлебных злаков. Цитируемая литература охватывает более чем трехсотлетний период.

**Ключевые слова:** пшеница, эгилопс, геном, субгеном, ДНК, секвенирование, NGS, донор, эволюция, филогения, *Triticum*, *Aegilops*

**Введение**

Испокон веков во многих частях земного шара одной из основных хлебных культур являлась пшеница, точнее разные ее виды. Поэтому легко объяснить интерес к этим важным для пропитания человечества злакам. Однако долгое время ученые ограничивались лишь ботаническими описаниями известных видов. Лишь столетие назад цитологические исследования позволили установить уровни плоидности разных видов пшениц, что

привело к лучшему пониманию их систематики и перевело исследования на новую ступень. Затем добавились биохимические и иммунохимические методы, позволившие приблизиться к выяснению родства и систематического положения пшениц. Изучение филогении пшениц во второй половине XX-го столетия прошло под знаком молекулярной биологии, когда с помощью выявления особенностей (полиморфизма) фрагментов ДНК ядерного и цитоплазматических геномов разных видов пшениц

и их диких сородичей стали более явно вырисовываться филогенетические взаимоотношения в пшенично-эгилопсном альянсе. Наступивший XXI век, благодаря появившимся высокопроизводительным методам полногеномного секвенирования, позволил ответить на ряд важных вопросов происхождения и эволюции пшениц, однако, чтобы уверенно говорить о донорах всех субгеномов полиплоидных форм пшениц предстоит еще немало сделать на этом поприще.

Касательно геномов и субгеномов здесь, пожалуй, надо сказать следующее. Термин «геном» впервые был предложен еще в 1920 г. в монографии, посвященной вопросам распространения и причинам партеногенеза в растительном и животном царствах [Winkler, 1920]. В главе про связь хромосом с партеногенезом G.Winkler на стр. 165 была высказана следующая мысль - «Ich schlage vor, für den haploiden Chromosomensatz, der im Verein mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt, den Ausdruck: das Genom...». В переводе на русский она приблизительно могла бы звучать так: «Я предлагаю использовать для гаплоидного набора хромосом, который вместе с прилегающей цитоплазмой составляет основу таксономической единицы, термин геном...». Далее в этом же предложении следует рассуждение автора о том, что если геном содержит более чем одну такую же единицу, то его следует называть гомогеноматическим, а если разные единицы, то тогда - гетерогеноматическим. В настоящее время такие организмы принято обозначать соответственно как автополиплоиды и аллополиплоиды, причем полиплоидные пшеницы относятся как раз к последним. Термин «субгеном» при описании геномного состава полиплоидных растений был впервые использован для сложносоставного генома хлопчатника в 1994 г. [Reinisch et al., 1994]. Для полиплоидных пшениц термин «субгеном» был введен в 2000 г. [Stein et al., 2000]. При характеристике полиплоидных форм пшениц мы также в числе первых стали использовать термин «субгеном» с начала нынешнего столетия [Вахитов и др., 2003]. Однако регулярный характер использование понятия субгеномов при описании полиплоидных пшениц приобрело с 2008 г. [Gupta et al., 2008]. Действительно, пройдя в составе аллополиплоидных растений через стадию интеграции, геномы исходных родительских форм за счет внутри- и межгеномных перестроек (делеций, инсерций, транслокаций) заметно изменяются, представляя собой, по существу, уже элементы интегрального генома, подвергнувшегося функциональной «диплоидизации», и поэтому использование для них

термина «субгеном» вполне логично так как призвано показать, в частности для полиплоидных пшениц, отличия от донорных геномов диплоидных эгилопсов и диплоидных пшениц и облегчить дифференциацию, например, самостоятельного генома эгилопса *Aegilops tauschii*<sup>1</sup> от его производного - субгенома, являющегося частью составного гексаплоидного генома мягкой пшеницы *Triticum aestivum*.

Даная статья будет в значительной степени посвящена достижениям и возможностям современных методов секвенирования полных геномов и пластомов, но прежде считаем необходимым окунуться на несколько веков назад и, останавливаясь только на некоторых наиболее ключевых вехах, с соблюдением по возможности хронологического порядка быстро вернуться в век нынешний. Поэтому использованная литература, несмотря на то, что охватывает более чем трехсотлетний период, будет иметь большие пробелы в цитировании работ второй половины прошлого столетия. Так, список использованной литературы содержит 5 ссылок за период с 1694 г. по 1885 г.; с 1913 по 1935 г. – 14 ссылок; с 1963 г. до конца XX-го столетия – также 14. И более 50 из 88, процитированных работ, опубликованы в наступившем тысячелетии.

#### Исследования пшениц в предыдущие столетия

Еще в долиннеевскую эпоху известный французский ботаник Ж.П. де Турнефор в своем основном сочинении о трех томах «Элементы ботаники, или методы для знакомства с растениями» предложил свою классификацию мира растений, основанную на строении венчика цветка, и в первом томе [de Tournefort, 1694] упомянул род *Triticum*, отметив в нем всего 4 вида и поместив его вместе с ячменем, рожью, рисом, овсом и др. в Класс 15 «Безлепестные или тычинковые», в отделение 3. Более подробную информацию о Ж.П. де Турнефоре и его классификации (а также о двух других известных ботаниках прошлого) можно почерпнуть из труда И.И.Мартынова [1821], где в частности дан русский перевод пояснения к отделению 3, в котором говорится, что «сие отделение состоит из трав с безлепестными или тычиночными цветами, коих семена наполнены питательною мукою». В одном из своих основополагающих трудов «Виды растений» в

<sup>1</sup> Поскольку статья не носит ботанический характер, то ни здесь, ни далее авторство тех, кто впервые описал тот или иной вид или род указываться не будет.

первом томе К.Линней [Linnaei<sup>2</sup>, 1753] на страницах с 85 по 87 описывает 7 видов рода *Triticum*, два из которых позже будут перенесены в другой род *Agropyrum*. Первые же пять заслуживают того, чтобы привести здесь их латинские наименования – *T.aestivum*, *T.hybernum*, *T.turgidum*, *T.spelta* и *T.monococcum*. В третьем издании «Виды растений», вышедшем в 1764 г., добавился шестой вид пшеницы – *T.polonicum*.

После Линнея немало ботаников уделяло значительное внимание пшеницам, распределяя их по разным видам, число которых варьировало от двух до 21, но мы сознательно не будем останавливаться на этих классификациях и упомянем лишь некоторые работы прежних лет или являющихся знаковыми или привлечшими наше внимание по иным причинам, среди которых наличие некоего отношения к России. Так, в 1805 г. N.T.Host [цит. по Percival, 1921] объединил линнеевские *T.aestivum* (яровая или летняя пшеница) и *T.hybernum* (озимая или осенняя пшеница) в единый вид *T.vulgare* (пшеница обыкновенная), долгое время затем кочующий из классификации в классификацию. Причем сие название до сих пор не выведено полностью из обихода. По сути, такое объединение было сделано правильно, поскольку как мы сейчас знаем *T.vulgare*, опять переименовавшись в нынешнюю мягкую или хлебную пшеницу *T.aestivum*, имеет как озимые, так и яровые формы. В 1818 г. G.Schubler среди 16 признаваемых им видов указал *T.sibiricum*, пояснив, что это сибирская яровая пшеница [цит. по Percival, 1921]. В том же 1818 г. N.C.Seringe опубликовал монографию, где привел 8 видов пшениц (*T.vulgare*, *T.turgidum*, *T.durum*, *T.polonicum*, *T.spelta*, *T.amyleum*, *T.monococcum* и *T.venulosum*), разбив их на две равные секции по 4 вида в каждой [Seringe, 1818]. Позднее, им была пересмотрена его собственная классификация и все эти 8 видов Seringe разделил на три рода – *Triticum*, *Spelta* и *Nivieria*, отнеся к последнему роду два вида – *monococcum* и *venulosa* [цит. по Percival, 1921]. Не менее категорично поступил F.Kornicke [Kornicke, 1885] оставив в роде пшениц всего три вида – *T.vulgare*, *T.polonicum* и *T.monococcum*, дав им тривиальные названия – пшеница обыкновенная, пшеница польская и однозернянка или маленькая спельта. При этом вид *T.vulgare* Kornicke разделил на 6 подвидов – *T.vulgare* (пшеница обыкновенная), *T.compactum* (пшеница карликовая), *T.turgidum* (пшеница английская), *T.durum* (пшеница твердая

или макаронная), *T.spelta* (спельта обыкновенная) и *T.dicoccum* (эммер).

В 1921 г. английский ботаник J.Percival выпустил капитальную монографию по пшеницам, в которой счел, что существует всего два вида пшениц (диких), но состоящих из 12 рас [Percival, 1921]. Так, им было решено, что есть вид *T.aegilopoides* (дикая маленькая спельта) с одной расой *T.monococcum* (маленькая спельта) и второй вид *T.dicoccoides* (дикий эммер) с одиннадцатью расами *T.dicoccum* (эммер), *T.orientale* (пшеница коросанская), *T.durum* (макаронная пшеница), *T.polonicum* (пшеница польская), *T.turgidum* (пшеница тучная), *T.pyramidale* (пшеница египетская), *T.vulgare* (пшеница хлебная), *T.compactum* (пшеница карликовая), *T.sphaerococcum* (пшеница карликовая индийская), *T.spelta* (большая спельта или эммер). Здесь надо заметить, что данная монография вышла после того, как стали известны хромосомные числа для целого ряда пшениц и было уже предложено деление пшениц на три группы, о чем будет говориться ниже, но Percival остался при своем мнении, тем не менее, процитировав работу T.Sakamura, в которой сообщалось о подсчете хромосом у ряда видов, а также работу A.Schulz, разделившего все виды пшениц на три четких группы. Percival уделил также некоторое внимание двум видам эгилопсов *A.cylindrica* и *A.ovata*, посчитав их не прототипами *T.spelta*, а участвовавшими в ее формировании. Не менее знаковая монография по пшеницам вышла позже из под пера Фляксбергера [1935]. Также Фляксбергер подготовил первый том из серии «Культурная флора СССР», посвященный хлебным злакам, а именно пшеницам [Фляксбергер, 1935a]. Несколько ранее в одной из своих работ Фляксбергер [1929] упомянул, что «пшеница отщепилась и дала самостоятельную ветвь в период образования родов *Aegilops* и *Agropyrum*. ... По-видимому пшеница и *Aegilops* являются параллельными линиями» [цит. по Митрофанова, Удачин, 2007]. Фляксбергер оказался первым, кто заговорил про необходимость создания естественной классификации пшениц, которая была бы основана на их природных особенностях. Вообще очень весом вклад в изучение пшениц отечественных ученых, среди которых главный триктолог нашей страны Фляксбергер, Н.И.Вавилов и многие другие [Митрофанова, Удачин, 2007; Гончаров, 2013]. Значительная роль российских триктологов в исследованиях пшениц отмечалась и зарубежными учеными [Watkins, 1930; Briggles, Reitz, 1963].

Чрезвычайно важным событием в начале двадцатого столетия стало деление известных тогда видов пшениц на основе морфологических различий на три группы: однозернянки, полбы и спельты [Schulz, 1913]. Через несколько лет справедливость

<sup>2</sup> Здесь приведено написание фамилии К.Линнея как она указана на первом издании «Species Plantarum» на латинском языке.

такого подхода получила свое подтверждение на цитологическом уровне, поскольку выяснилось, что эти группы отличаются по уровню своей пloidности [Sakamura, 1918]. Так, исследованные в цитируемой работе виды оказались: однозернянка *T.monococcum* - диплоидом, полбы (*T.turgidum*, *T. durum*, *T.polonicum*, *T.dicoccum* - тетраплоидами, а спельты (*T.vulgare*, *T.compactum*, *T.spelta* - гексаплоидами с хромосомными числами 14 ( $2n=2x$ ), 28 ( $2n=4x$ ) и 42 ( $2n=6x$ ), соответственно. Недавно проведенное расследование переписки известных тритикологов того времени и опубликованных ими работ позволило сделать предположение, что семена тех видов пшениц, у которых был произведен подсчет числа хромосом, были присланы Фляксбергером из его коллекции [Tsunewaki, 2016]. Здесь можно также заметить, что ранее на рубеже XIX и XX веков несколькими исследователями для *T.vulgare* и *T.compactum* гаплоидное базовое число хромосом неверно определялось равным 8.

В 1921 г. была опубликована статья, в которой K.Sax [1921] сообщил, что ему еще в 1917 г. удалось подсчитать, что диплоидное число хромосом у *T.durum* равно 28. Этот автор задался также вопросом - не является ли увеличение числа хромосом у некоторых пшениц их фрагментацией или имеет место редупликация, приведя, впрочем, доказательства последнего процесса. Но еще ранее был дан ответ на другой возникший вопрос — являются ли полиплоидные формы автополиплоидами или они есть аллополиплоиды? Так, H.Kihara, исследуя особенности протекания мейоза у ряда созданных им гибридов, а также полученных Sakamura гибридных пентаплоидных форм, показал, что полиплоидные виды состоят из разнокачественных субгеномов [Kihara, 1919]. Полученные позднее результаты позволили указать геномный состав гексаплоидной пшеницы как **AABBDD**, тетраплоиды получили геномную формулу **AABB**, а диплоидные пшеницы - **AA**. В настоящее время с учетом знания материнской формы, символ которой предложено помещать впереди [Waines, Barnhart, 1992], геномные формулы полиплоидных пшениц (для ряда *turgidum-aestivum*, см.ниже) принято обозначать как **BBAADD** и **BBA** соответственно.

#### Предположительные доноры пшеничных субгеномов полиплоидных форм

Сейчас считается общепринятым, что полиплоидные пшеницы имеют дифилетическое происхождение и формируют собой два полиплоидных ряда — *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, в которых есть как тетраплоидные, так и гексаплоидные виды. Видам-аналогам одного ряда соответствуют виды-гомологи другого, что подтверждает закон гомологических рядов,

выведенный Вавиловым [Vavilov, 1922]. Современные классификации пшениц базируются на этих принципах и знаниях. Основным отличием между этими рядами на тетраплоидном уровне служит материнский эгилопсный субгеном, обозначаемый для них как **B** и **G**, с наибольшей вероятностью принадлежащий *Ae.speltooides* или другому(им) видам эгилопсов из секции Sitopsis, в том числе или до сих пор не обнаруженным или уже вымершим. Третьи субгеномы гексаплоидных видов рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, отличаются друг от друга еще существеннее, при этом в их отношении споры, можно сказать, уже не ведутся. Так, в гексаплоидные виды ряда *turgidum-aestivum* третий субгеном **D** привнес эгилопс *Ae.tauschii*. Единственная из ряда *timopheevii* (обнаруженная в природе) гексаплоидная пшеница *T.zhukovskii* несет третий субгеном, доставшийся ей от диплоидной пшеницы *T.monococcum*. Отцовские субгеномы **A** тетраплоидов из этих рядов с наибольшей вероятностью происходят от диплоидных пшениц и, в частности от *T.urartu*. Таким образом, геномные формулы гексаплоидов данных рядов считается, что имеют соответственно следующие обозначения — **BBAADD** и **GGAAAA**. Получается, что в процессе естественной эволюции полиплоидных пшениц Природой было скорее всего использовано от 4 до 6 субгеномов и, практически лишь 3 из них в настоящее время кормят человечество. Причем, какого они происхождения — до конца не ясно! И поскольку 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 остался еще немалый 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 геномами.

В данной статье, как уже говорилось выше, мы намеренно не хотим детально касаться многочисленных классификаций пшениц и можем лишь отослать заинтересованного читателя к ряду публикаций, где по этой теме или сделаны подробные обзоры или приведены варианты классификаций отдельных авторов [Percival, 1921; Фляксбергер, 1935; Briggles, Reitz, 1963; Дорофеев, Коровина, 1979; Дорофеев, Мигушова, 1981; Дорофеев и др., 1987; Гончаров, 2002; Goncharov et al., 2009; Goncharov, 2011; Жангазиев, 2011]. Но прежде чем перейти к описанию современного состояния дел в области филогении пшениц, коснемся еще некоторых видовых и родовых

названий части этих злаков (в том числе потенциальных доноров пшеничных субгеномов), встречающихся в их систематических описаниях, классификациях и определителях.

Даже из упомянутого нами в данной статье далеко не полного перечня признаваемых разными авторами видов (рас) пшениц можно видеть значительное разнообразие их названий, многие из которых или уже давно вышли из употребления или не имели широкого хождения. Например, во втором томе «Флора СССР» [Рожевиц, Шишкин, 1934] на стр. 676 упоминается тетраплоидная пшеница волжская *T.volgense*, сейчас на web-странице <http://www.plantarium.ru/page/view/item/39428.html> имеющая синонимы - *T.dicoccon ssp. volgense* и *T.turgidum ssp. volgense*. Ранее, Фляксбергер в своем Определителе пшениц [Фляксбергер, 1915 – цит. по Вавилову, 1922-1923] указал разновидность мягкой пшеницы *T.aestivum* var. *ferrugineum*, посчитав, что в ней есть две расы – *rossicum* и *sibiricum*, которые сейчас уже не упоминаются. И подобные ситуации, которых на самом деле множество, безусловно, создавали и продолжают создавать довольно серьезную путаницу. Однако можно надеяться, что с дальнейшим развитием и совершенствованием методов полногеномного секвенирования многие такие вопросы признания отдельных видов и их подвидов за самостоятельные таксономические единицы получат свое решение и классификация пшениц приобретет, действительно, естественный характер, но это дело будущего.

Сейчас принято считать, что диплоидных пшениц имеется четыре вида - *T.urartu*, *T.boeoticum*, *T.monococcum* и *T.sinskajae*. Однако, кроме них, в литературе фигурируют и другие (некоторые уже упомянуты в данной статье) видовые названия однозернянок - *T.aegilopoides*, *T.venulosum*, *T.anatolicum*, *T.thaouidar*, *T.michaelii*, *T.pubescens*, *T.hornemanii*, *T.spontaneum*, и это не считая их подвидов типа *T.monococcum ssp. monococcum*, *T.monococcum ssp. boeoticum*, *T.monococcum ssp. aegilopoides*, *T.monococcum ssp. thaouidar*, *T.monococcum* var. *hornemanii* или указываемых как *T.monococcum boeoticum*, *T.vulgare monococcum*, *T.monococcum flavescens*, *T.monococcum eumonococcum* и *T.monococcum urartu*. Причем, не всегда можно соотнести старые названия видов и подвидов с признаваемыми в настоящее время. Да и для родовых названий однозернянок имеются разные предложения. Так, помимо, устоявшегося названия рода *Triticum* имелись предложения объединить эту группу пшениц в отдельный уже упоминавшийся род *Nivieria* или создать для них род *Crithodium*. В капитальном труде «Злаки СССР» [Цвелев, 1976] в подтрибе пшеницевых указано десять родов, но возможно их число должно

быть несколько увеличено. Так, нельзя исключать, что на основе особенностей (значительных отличий от остальных ближайших сородичей) нуклеотидных последовательностей геномов и плазмонов диплоидных пшениц и диплоидных эгилопсов из секции *Sitopsis* им могут быть присвоены новые родовые названия, отнеся последние, например, к новому роду, который условно назовем здесь *Sitopsicum*.

#### Современные исследования пшениц и их диких сородичей

Как уже говорилось во введении значительный прогресс в понимании филогении пшенично-эгилопсного альянса произошел в последние десятилетия прошлого века благодаря применению методов молекулярной биологии и в первую очередь секвенирования ДНК для исследования полиморфизма отдельных генов. Появление в начале наступившего столетия высокопроизводительных методов полногеномного секвенирования уже оказало серьезное влияние на взгляды триктологов как надо двигаться дальше для выяснения эволюции пшениц. Но прежде заглянем еще чуть-чуть в историю.

После того как стало ясно, что мягкая пшеница представляет собой аллогексаплоид, то сразу возникла необходимость установления видов, послуживших родительскими формами при скрещиваниях. Так, практически сразу после установления наличия разнокачественных хромосом в кариотипе *T.aestivum* было решено, что одним из родительских видов послужила диплоидная пшеница-однозернянка и ее геном был обозначен как **AA** [Kimber, 1974]. Следуя латинскому алфавиту в геномной формуле тетраплоидных пшениц появилось обозначение второго генома **BB**. В 20-ые годы прошлого столетия считали, что в образовании мягкой пшеницы принял участие эгилопс *Ae.cylindrica*, но поскольку это тетраплоидный вид, то его геном был обозначен следующими по порядку буквами - **CCDD**, где субгеномы **C** и **D** происходят от диплоидных эгилопсов *Ae.caudata* и *Ae.tauschii* соответственно.

Считается, что внимание на эгилопс *Ae.speltoides* как на возможный донор субгенома **B** мягкой пшеницы впервые было обращено в 1929 г, после экспериментов по скрещиванию этого вида, причем в качестве отцовской формы с *T.turgidum* [Jenkins, 1929]. Таким образом, к началу 30-х годов было уже более-менее точно установлены две родительских формы известных тогда тетра- и гексаплоидных пшениц. И лишь в 1944 г. экспериментами Н.Кihara было предположено, что донором третьего пшеничного субгенома является эгилопс *Ae.squarrosa*, сейчас известный как

*Ae. tauschii* [Kimber, 1974]. С тех пор мало что изменилось, если не считать, что донорами **B** субгеномов «перебывали» множество видов, преимущественно из секции *Sitopsis*, к которой относится и *Ae. speltoides* (по крайней мере пока это считается общепризнанным). Роль донора **A** субгенома за пределы однозернянок можно сказать почти «не отдавалась», но практически все они «подозревались» в качестве родительских форм, причем даже субгенома **B**. А вот субгеном **D** оказался фактически сразу «закреплен» за *Ae. tauschii* и произошло лишь уточнение подвида – теперь донор это *Ae. tauschii* ssp. *stragulata*.

Важнейшими вехами в изучении пшениц и их диких сородичей эгилопсов стало определение нуклеотидных последовательностей полных геномов диплоидной пшеницы *T. urartu* (потенциальный донор субгенома **A**) [Ling et al., 2013], диплоидного эгилопса *Ae. tauschii* (донор субгенома **D**) [Jia et al., 2013] и мягкой пшеницы *T. aestivum* (субгеномы **B**, **A** и **D**) [Brenchley et al., 2012; International Wheat Genome Sequencing Consortium, 2014]. Полученные данные позволили сделать важные выводы об организации геномов и субгеномов этих видов, в том числе послужили для выявления генов, обеспечивающих устойчивость к разным неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы, включая холодостресс, а также генов, отвечающих за важные агрономические признаки и хлебопекарные качества зерна. Проведенный анализ первой группой авторов [Brenchley et al., 2012] позволил насчитать около 94-96 тысяч генов, тогда как участники международного консорциума [IWSC, 2014] выявили 124201 ген, распределенный по трем субгеномам в таком соотношении – 33% в **A**-субгеноме, 35% - в **B** и 32% - в **D**-субгеноме. Проведенный детальный анализ полученных данных о геноме мягкой пшеницы *T. aestivum* [IWGSC, 2014], представленный в обширном электронном дополнении к данной статье, показал, что к субгеному **A** мягкой пшеницы одинаково близки геномы диплоидных пшениц *T. urartu* и *T. monococcum*. Еще более удивительным оказался факт близости диплоидного эгилопса *Ae. sharonensis* как к субгеному **B**, так и к субгеному **D** мягкой пшеницы.

Секвенирование полных геномов нескольких видов пшениц и эгилопсов дало возможность обратиться к полученным ранее другими методами сведениям о размере их геномов, приведенных, в том числе на web-ресурсе Kew Royal Botanical Gardens <http://data.kew.org/cvalues/>. Так, определение черновой последовательности генома *T. urartu* [Ling et al., 2013] позволило подсчитать, что размер гаплоидного генома этого вида пшеницы составляет

4,94 млрд.п.н. А поскольку 978 млн. пар нуклеотидов приблизительно весит 1 пикограмм, то гаплоидный геном этого вида пшеницы будет «весить» 5,05 пг. Так, в действительности 1С C-value диплоидной пшеницы *T. urartu* ранее был оценен в 4,93 пг. Хотя, справедливости ради следует заметить, что в литературе по данным некоторых других авторов [Ozkan et al., 2010] для этого вида однозернянок указываются и такой размер C-value – 5,78 пг. По разным оценкам 1С C-value *Ae. tauschii* укладываются в диапазон от 4,02 пг до 5,10 и даже доходят до 5,17 пг. При этом секвенирование полного генома *Ae. tauschii* дало значение в 4,03 млрд.п.н. [Jia et al., 2013], что при пересчете составляет 4,12 пг, что близко к одному из значений C-value этого вида. Черновой геном мягкой пшеницы *T. aestivum* оказался по размеру равным приблизительно 17 млрд.п.н. в длину [Brenchley et al., 2012; IWGSC, 2014], а его подсчитанный вес составляет 17,38 пг. При этом C-value мягкой пшеницы был определен разными авторами от 17,10 до 17,33 пг, что дает даже меньшие расхождения. Из такого сопоставления данных полногеномного секвенирования и геномных размеров, полученных иными методами, можно сделать вывод, что в большинстве случаев размеры геномов пшениц и эгилопсов в виде их C-value, установленные или с помощью окрашивания по Фельгену или проточной цитометрией довольно точны и лишь иногда незначительно завышены, и их основе можно делать расчеты, в том числе при филогенетических построениях и определении потенциального донорства субгеномов.

Тетраплоидные пшеницы ряда *turgidum-aestivum* характеризуются размерами геномов (1С C-value) от 12,03 до почти 13 пг. Тетраплоидная пшеница *T. turgidum*, которая, как считается, послужила материнской формой при образовании гексаплоидной пшеницы около 8 тысяч лет назад имеет C-value 12,28 пг. А отцовской формой явился *Ae. tauschii* и таким образом можно подсчитать, что прибавка 4,12 пг в виде субгенома **D** должна была привести к образованию гексаплоидного генома размером около 16,40 пг, что несколько меньше подсчитанного «веса» генома мягкой пшеницы, но с учетом возможной погрешности при измерениях более крупных величин C-value такие выкладки могут быть вполне допустимы. Да и *T. turgidum* ли была той материнской первоформой при скрещивании? Тетраплоидные пшеницы ряда *timopheevii* имеют чуть более «легкий» гаплоидный геном - от 10,5 до 11,3 пг. Гексаплоидная пшеница *T. zhukovskyi* из этого же ряда имеет размер генома, оцениваемый в 17,74 пг, что несколько больше генома мягкой пшеницы *T. aestivum*. Но поскольку известно, что *T. zhukovskyi* образовалась при

скрещивании тетраплоидной пшеницы *T.timopheevii* (11,30 пг) с диплоидной пшеницей *T.monococcum* с геномом размерами около 6,23-6,48 пг, то сложение/вычитание данных размеров геномов подтверждает эту точку зрения. При этом необходимо упомянуть работу турецких авторов [Ozkan et al., 2001], специально посвященную измерению геномов синтетических гибридов полиплоидных пшениц, в которой ими было показано, что происходит некоторая (незначительная) редукция размеров геномов-доноров при их превращении в субгеномы сложносоставных геномов аллополиплоидов, но не их увеличение. Что собственно и ожидаемо при объединении разнокачественных, но при этом довольно сходных геномов. Так, проведенный недавно анализ отдельных частей хромосом показал, что число генов на коротком плече хромосомы Ta3DS субгенома **D** мягкой пшеницы *T.aestivum* всего лишь на 0,27% меньше, чем на аналогичном плече хромосомы At3DS эгилопса *Ae.tauschii* – донора данного субгенома [Xie et al., 2016]. Однако совокупная длина ДНК всего генома **BBAADD** мягкой пшеницы составляет 16938 млн. п.н., к тому же она известна по-субгеномно и равна для **A**-субгенома – 5727 млн. п.н., для **B**-субгенома – 6274 млн.п.н. и для **D**-субгенома – 4,937 млн п.н. [IWGSC, 2014], что несколько отличается от длин геномов *T.urartu* [Ling et al., 2013] (и это еще более-менее объяснимо, поскольку этот вид является лишь предположительным донором субгенома **A**), а также *Ae.tauschii* [Jia et al., 2013], что более удивительно, поскольку данный вид уверенно считается донором субгенома **D**.

Что касается первых событий скрещивания при образовании тетраплоидных пшениц обоих рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii*, произошедших по разным оценкам около 0,3 – 1,5 млн лет назад, то тут ситуация со сложением/вычитанием размеров геномов не столь однозначна. Учитывая, что геном мягкой пшеницы и геном *Ae.tauschii* теперь известны и в длину, то можно с большей уверенностью произвести вычитание размера последнего из генома первой и прийти к цифре около 13 млрд.п.н., что в весовом выражении составит приблизительно 13 пг, что в целом совпадает с данными для тетраплоидных пшениц этой линии. Но поскольку размер генома **A** (если считать, что он происходит от *T.urartu*) тоже теперь точно известен и равен почти 5 пг, то на долю оставшегося **B** субгенома мягкой пшеницы остается около 8 пг. При этом размер считающегося наиболее вероятным донором обоих материнских субгеномов **B** и **G** *Ae.speltooides* по разным оценкам варьирует от 5,15 до 5,89 пг, что даже в максимальном значении (тем более с учетом некоторого возможного

завышения его «веса») сильно «не дотягивает» до «требуемых» 8 пг для тетраплоидов ряда *turgidum-aestivum*, но худо-бедно может подойти для тетраплоидов ряда *timopheevii*, у которых на долю **G** субгенома может приходиться всего-то около 5-6 пг. И хотя, исходя из размеров геномов (C-value) других представителей секции *Sitopsis*, наиболее вероятными донорами субгенома **B** могли бы считаться *Ae.bicornis* (от 6,90 до 7,13 пг), *Ae.sharonensis* с геномом около 7,05 пг, *Ae.searsii* (от 5,90 до 6,65 пг), *Ae.longissima* с размером генома 6,05 пг, но по данным секвенирования хлоропластных геномов (о которых будет говориться ниже) таковыми они быть не могут. Но сейчас все же правильнее принимать в расчет не C-value геномов, а их линейные размеры в виде длин нуклеотидных последовательностей. Так, уже известно, что **B**-субгеном содержит 6274 млн.п.н., но даже не размер должен служить определяющей характеристикой, а гомология нуклеотидных последовательностей. И посему для выяснения истинных доноров субгеномов полиплоидных пшениц надо продолжать секвенировать полные геномы и плазмоны диплоидных видов - потенциальных доноров субгеномов, а также геномы самих тетраплоидных и гексаплоидных пшениц. Также надо продолжать искать виды, близкие к *Ae.speltooides*, если таковые еще могут быть обнаружены, а не вымерли в силу ряда причин. Здесь можно также заметить, что ранее отмечалось, что *Ae.speltooides* является наиболее примитивным злаком среди всех видов эгилопсов [Eig, 1929, цит. по Eilam et al., 2007]. Возможно, что те виды, послужившие материнскими формами для полиплоидных пшениц были еще более примитивными и, не выдержав конкуренции, исчезли с лица Земли.

Для генетиков и селекционеров также крайне важно выяснить не просто родительские формы, а какие именно виды пшениц и/или эгилопсов послужили материнскими растениями при образовании аллополиплоидов. Для этого необходимо установить каким видам в тетра- и гексаплоидных формах принадлежат митохондриальный и хлоропластный геномы, или так называемый плазмон. ДНК хлоропластов ряда видов трибы пшеницевых исследовали с помощью ПДРФ-анализа, в том числе с использованием блот-гибридизации по Саузерну, SSCP-анализа. В ряде работ было показано, что диплоидные пшеницы, прочие эгилопсы за исключением видов секции *Sitopsis* образуют собственные отдельные кластеры, тогда как диплоидный эгилопс *Ae.speltooides* из данной секции образовывал с полиплоидными пшеницами единую группу [Ogihara, Tsunewaki, 1988; Terachi et al., 1990; Miayshita et al., 1994; Wang et al., 1997 и др.], что дало

возможность считать этот вид потенциальным донором материнского субгенома полиплоидных форм.

Затем пришел черед использования для изучения филогении пшениц метода секвенирования ДНК по Сэнгеру, с помощью которого стало возможным определение нуклеотидных последовательностей отдельных генов или прочих полиморфных участков хлоропластной ДНК. С его использованием изучены пласты ряда видов пшениц и эгилопсов, отчасти подтвердившие сделанные ранее выводы, что материнской формой при образовании тетраплоидов послужил *Ae.speltoides* или точнее близкий к нему вид [Ogihara, Ohsawa, 2002; Guo, Terachi, 2005; Yamane et al., 2005; Dudnikov, 2012; Dizkirci et al., 2013 и др.]. Здесь также можно заметить, что обнаружение в гексаплоидных видах присутствие аналогичного хлоропластного генома свидетельствует, что при дальнейших скрещиваниях материнской формой служил соответствующий тетраплоидный вид пшеницы.

Первоначально размер хлоропластного генома мягкой пшеницы *T.aestivum* для сорта Chinese Spring методом секвенирования по Сэнгеру был определен в 134540 п.н. [Ogihara et al., 2000]. Затем его нуклеотидная последовательность этими же авторами была уточнена и оказалась равной 134545 п.н. [Ogihara et al., 2002]. Хлоропластный геном мягкой пшеницы имеет сходную с остальными растительными пластами кольцевую структуру и состоит из двух уникальных участков, разделенных двумя одинаковыми инвертированными повторами. Тогда посчитали, что пластом мягкой пшеницы несет 105 генов, кодирующих 71 белок и 34 молекулы различных РНК. Не так давно другими авторами секвенирован полный пластом пшеницы египетского сорта Giza 168, обнаруживших, что он короче, чем у Chinese Spring на 672 п.н. [Bahieldin et al., 2014]. Причем, «лишние», по их мнению, три участка пласта мягкой пшеницы Chinese Spring размерами 332, 131 и 131 п.н. имеют 100%-ную гомологию с хлоропластной ДНК риса.

В работе международного коллектива авторов секвенированы почти полные пласты 12 видов растений из трибы пшеницевых, среди которых однозернянки *T.monococcum*, *T.boeoticum*, *T.urartu*, диплоидные эгилопсы *Ae.spletodites*, *Ae.tauschii*, а также гексаплоидная хлебная пшеница *T.aestivum* [Middleton et al., 2014]. Характеристика «почти полные» использована нами потому что в той работе был секвенирован (собиран) только один из инвертированных повторов размером около 20 т.п.н. и таким образом внесенные в GenBank данные о нуклеотидных последовательностях составили около 115 т.п.н. для каждого пласта для всех 12 секвенированных ими видов, ряд которых здесь мы

рассматривать не будем. Проведенное множественное выравнивание уникального фрагмента пласта изученных видов размером 37 т.п.н. (несущего гены, кодирующие 21 белок, 16 генов рибосомных и транспортных РНК, а также 7 протяженных межгенных участков) позволило установить уровни их гомологии, а также рассчитать время расхождения их предков. Так, диплоидные пшеницы образовали при сравнении единый кластер, свидетельствующий при этом, что виды *T.monococcum* и *T.boeoticum* заметно ближе друг к другу, а пшеница *T.urartu* несколько удалена, что соответствует времени их дивергенции приблизительно 0,29 млн. лет назад для первой пары и 0,76 млн. лет для *T.urartu*. Еще раньше разошлись *Ae.speltoides* от своего неизвестного сородича, который послужил донором субгенома **В** гексаплоидной пшеницы *T.aestivum*, поскольку произведенный подсчет показал, что данное событие произошло между 780 и 980 тысячами лет назад. При этом надо учитывать, что пластом древнего эгилопса, оказавшись в составе сначала тетраплоидного организма, эволюционировал в другом окружении, и его скорость дивергенции могла быть несколько иной. Но как бы то ни было, полногеномное секвенирование пластов разных видов пшениц и их диких сородичей, включая полиплоидные формы, позволило уверенно говорить, что сам эгилопс *Ae.speltoides* донором субгенома **В** быть не может, но это, вне всякого сомнения, мог быть вид близкий к нему или еще не найденный или уже вымерший. Ранее, подобные точки зрения носили фактически лишь предположительный характер.

Другими авторами в том же году было предпринято даже более масштабное исследование полных пластов 25 образцов, относящихся к 16 видам и подвидам пшениц и эгилопсов, среди которых диплоидная пшеница *T.urartu*, тетраплоидные *T.turgidum* ssp. *carthlicum*, *T.turgidum* ssp. *durum*, *T.turgidum* ssp. *dicoccoides*, *T.timopheevii* ssp. *timopheevii*, *T.timopheevii* ssp. *armeniicum*, гексаплоидные *T.aestivum* ssp. *aestivum* cv Chinese Spring, *T.aestivum* ssp. *spelta*, диплоидные эгилопсы *Ae.tauschii*, *Ae.longissima*, *Ae.searsii*, *Ae.bicornis*, *Ae.sharonensis*, *Ae.speltoides* ssp. *speltoides*, *Ae.speltoides* ssp. *ligustica*, а также тетраплоидный эгилопс *Ae.kotschyi* [Gornicki et al., 2014]. Причем пластом *T.timopheevii* ssp. *timopheevii* был секвенирован методом Сэнгера, а остальные с помощью полногеномного секвенирования новых поколений на платформе SOLID 5500XL. Их размер оказался от 135568 до 136875 п.н., в котором нашлось место для 131 гена, кодирующих 84 белка, 8 рибосомных и 39 транспортных РНК. Полная длина хлоропластного генома по выравненным нуклеотидным последовательностям по пшеницам и

эгилопсам с учетом инделов составила 138282 п.н. Проведенное сравнение секвенированных полных пластов исследованных видов пшениц и эгилопсов показало, что *Ae.speltooides* вместе с полиплоидными пшеницами образует на филогенетическом древе отдельную ветвь, причем расхождение этого вида с пшеницами из ряда *turgidum-aestivum* (возможно правильное говорить о расхождении с видом эгилопса, послужившим донором материнского генома тетраплоидных пшениц) произошло около  $0,7 \pm 0,2$  млн лет назад (что согласуется с результатами Middleton и соавт. [2014]), тогда как с линией *timopheevii* значительно позже - приблизительно  $0,4 \pm 0,1$  млн лет назад. Интересно отметить, что в цитируемой статье показано, что дивергенция *Ae.speltooides* от остальных видов эгилопсов секции *Sitopsis* (*Ae.bicornis*, *Ae.searsii*, *Ae.longissima*, *Ae.sharonensis*) произошла даже раньше, чем с диплоидной пшеницей *T.urartu* и это позволило авторам прийти к выводу, что *Ae.speltooides* надо вывести из данной секции, ни один из представителей которой не является донором субгеномов **B** и **G** обоих рядов полиплоидных пшениц, хотя ранее все они выдвигались на роль потенциальных доноров разными авторами по результатам их исследований, выполненных различными методами (для обзора см. работу Haider, 2013).

В 2015 г. грузинскими авторами было сообщено о секвенировании 4 пластов 4 видов пшениц трех уровней ploидности – *T.monococcum* var. *hornemaniae* (диплоид), *T.araraticum*, *T.timopheevii* (тетраплоиды) и *T.zhukovskiyi* (гексаплоид) [Gogniashvili et al., 2015]. Пятый пластом был секвенирован ими у гексаплоидной пшеницы *T.aestivum* subsp. *tacha* (NC\_025955.1). Проведенное сравнение с другими хлоропластными геномами, включая некоторые другие виды эгилопсов и пшениц, а также *Ae.speltooides*, показало, что пластом последнего вида наиболее близок к таковому у *T.araraticum* и к остальным исследованным видам из ряда *timopheevii*, что вполне соответствует устоявшимся взглядам триитологов. Сравнивая пластом *T.monococcum* var. *hornemaniae* с секвенированным Middleton и соавт. [2014] пластом *T.monococcum*, эти авторы обнаружили у последнего присутствие протяженной инсерции размером 1076 п.н., которая не имеет ни у каких других пшенично-эгилопсных пластов, а гомологична участку митохондриальной ДНК, что они сочли за результат ошибки секвенирования и сборки контигов.

Недавно определены последовательности полных плазмов у диплоидного эгилопса *Ae.tauschii* – донора субгенома **D** мягкой пшеницы и субгенома **D** тетраплоидного эгилопса *Ae.cylindrica*,

имеющего геном **CCDD** или точнее **DDCC** с учетом материнской формы [Gogniashvili et al., 2016]. Этими авторами были секвенированы плазмы у 9 образцов *Ae.tauschii* и у двух образцов *Ae.cylindrica*, собранных в Грузии. Наряду с несколькими однонуклеотидными заменами и короткими инделами, наиболее примечательным оказалось наличие вставки размеров в 27 п.н. у двух образцов *Ae.tauschii*, которой больше нет ни у одного секвенированного плазмона пшениц и эгилопсов.

Что касается митохондриального генома пшениц, то он также использовался для изучения их эволюции как с помощью рестрикционных эндонуклеаз, так и с применением секвенирования ДНК отдельных фрагментов хондриомов [Wang et al., 1997; Hirose et al., 2004; Ishii et al., 2006 и др.]. В настоящее время хондриом полностью секвенирован пока только у двух сортов мягкой пшеницы и практически не вовлечен в филогенетические исследования пшениц и их диких сородичей (имеется в виду на уровне сравнения полных или почти полных нуклеотидных последовательностей хондриомов). У сорта Chinese Spring размер мастерской кольцевой хромосомы хондриома оказался равным 452528 п.н. [Ogihara et al., 2005]. Позднее был секвенирован полный хондриом для сорта Chinese Yumai [Cui et al., 2009]. Он оказался всего на два нуклеотида короче и при этом отличался семью снипами (три транзиции и четыре трансверсии), а также десятью инделами. В одной из недавних работ был проведен анализ варибельного участка хондриома у большого числа образцов целого ряда видов тетра- и гексаплоидных пшениц, который продемонстрировал, что на основе наличия/отсутствия пары участков митохондриального генома четко выявляются два митотипа, обозначенных как VIIa и VIIb [Tsujiyama et al., 2013]. Причем авторы получили неожиданный результат, свидетельствующий о разном характере наследования плазмона (митохондриального и хлоропластного геномов) у исследованных видов полб и спельт, что позволяет думать о наследовании, например, хондриома и по отцовской линии.

В результате недавно возникшей дискуссии между группами авторов [Li et al., 2015; 2015a; Sandve et al., 2015] после опубликования статьи, посвященной гибридизационным событиям в пшенично-эгилопсном комплексе, имевшим место в древности [Marcussen et al., 2014], и те и другие пришли к выводу, что скрещивания между разными видами пшениц и эгилопсов происходили многократно и что для прояснения таких процессов и выявления доноров пшеничных субгеномов необходимо проведение дальнейшего полногеномного секвенирования большого числа

видов эгилопсов и пшениц разных уровней плоидности. С этим их выводом нельзя не согласиться. Некоторые авторы стали поднимать вопрос о гибридном происхождении **D** субгена мягкой пшеницы [Baidouri et al., 2016].

Помимо секвенирования генов и геномов для филогенетических исследований пшениц и их сородичей в последнее время с успехом продолжают, в том числе отечественными авторами использоваться и классические методы цитологии, молекулярной гибридизации, секвенирования по Сэнгеру [Zhao et al., 2014; Yan et al., 2014; Adonina et al., 2015; Badaeva et al., 2015; Deng et al., 2016; Huang et al., 2016; Xu et al., 2016 и др.]. Недавно сообщено о применении одного из вариантов метода ИК-Фурье спектроскопии для анализа различных спектров у четырех видов пшениц и 8 видов эгилопсов, позволившее авторам построить филогенетические древа и определить, что лигнин позволяет дискриминировать образцы на уровне рода [Demir et al., 2015].

#### Заключение

Подводя краткий итог всему вышесказанному, необходимо признать, что за последнее столетие изучения пшениц и их диких сородичей эгилопсов с применением целого ряда методов достигнут большой прогресс в понимании эволюционных событий, приведших к нынешнему видовому разнообразию пшениц. Немало статей посвящено возможностям методов секвенирования новых поколений (Next Generation Sequencing – NGS) в плане дальнейшего изучения и направленного улучшения пшениц [Berkman et al., 2012; Nie et al., 2012; Trick et al., 2012; Mochida, Shinozaki, 2013; He et al., 2014; Bernardo et al., 2015 и др.]. Однако очень многое остается еще неясным и использование методов секвенирования ДНК, включая полногеномное секвенирование может со временем дать еще более полные знания о филогении пшениц. Причем настоятельно требуется появление методов полногеномного секвенирования новых поколений, которые должны характеризоваться и повышенной производительностью и улучшенной точностью, а также способностью «читать» более протяженные участки ДНК.

#### Благодарности

Интерес к эволюции и филогении пшениц у нас вызван, в том числе, проводимыми исследованиями по гранту РФФИ\_Поволжье № 14-04-97048-р\_поволжье\_a.

#### Литература

1. Вавилов Н.И. К познанию мягких пшениц (систематико-географический этюд) // Труды по прикладной ботанике и селекции. 1922-1923. Т.13. С.149-205.
2. Вахитов В.А., Чемерис А.В., Сабиржанов Б.Е., Ахунов Э.Д., Куликов А.М., Никоноров Ю.М., Гималов Ф.Р., Бикбулатова С.М., Баймиев Ал.Х. Филогенетические взаимоотношения родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. нуклеотидные последовательности промоторных областей рДНК их отдельных представителей // Генетика. 2003. Т.39, №1. С.5-17.
3. Дорофеев В.Ф., Коровина О.Н. // Культурная флора СССР. 1979. Т.1. Пшеница. Ленинград: Колос, Ленинградское отделение. 348 с.
4. Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф. Новое в эволюции и систематике пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1981. №2. С.6-9.
5. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. Пшеницы мира // Л., Колос. 1987. 560 С.
6. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей / Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. 252 с.
7. Гончаров Н.П. Константин Андреевич Фляксбергер // Историко-биологические исследования. 2013. Т.5. С.106-108.
8. Жангазиев А.С. Генетические основы систематики пшениц в роде *Triticum* L. // Вестник КазНУ. Серия биологическая. 2011. №4. С.64-70.
9. Мартынов И.И. Три ботаника, или Сокращение систем Турнефорта, Линнея и Жюльё, с кратким описанием жизни каждого, показанием прочих Систематиков и Ботаников, и начертанием Ботаники, каковую желательнo бы иметь, выбранное из иностранных писателей / СПб.: Типография Департамента народного просвещения. 1821. 239 с.
10. Митрофанова О.Д., Удачин Р.А. Константин Андреевич Фляксбергер – основоположник научного изучения пшеницы в России // Вестник ВОГиС. 2007. Т.11. 591-608.
11. Рожевиц Р.Ю., Шишкин Б.К. Флора СССР. Т.2. Л. 1934. 778 С.
12. Фляксбергер К.А. О вхождении пшеницы в культуру // Природа. 1929. №11. С. 965-971.
13. Фляксбергер К.А. Пшеницы. М.-Л. ОГИЗ. 1935. 261 С.
14. Фляксбергер К.А. Хлебные злаки. Пшеница. / Культурная флора СССР. Т.1. М.-Л. Сельхозгиз. 1935а. С.19-434.
15. Цвелев Н.Н. Злаки СССР // Л., Наука. 1976. 788 с.

16. Adonina I.G., Goncharov N.P., Badaeva E.D., Sergeeva E.M., Petrash N.V., Salina E.A. (GAA)n microsatellite as an indicator of the A genome reorganization during wheat evolution and domestication // *Comp. Cytogenet.* 2015. V.9. P.533-547. doi: 10.3897/CompCytogen.v9i4.5120.
17. Badaeva E.D., Amosova A.V., Goncharov N.P., Macas J., Ruban A.S., Grechishnikova I.V., Zoshchuk S.A., Houben A. A Set of Cytogenetic Markers Allows the Precise Identification of All A-Genome Chromosomes in Diploid and Polyploid Wheat // *Cytogenet. Genome Res.* 2015;146(1):71-9. doi: 10.1159/000433458.
18. Bahieldin A., Al-Kordy M.A., Shokry A.M., Gadalla N.O., Al-Hejin A.M., Sabir J.S., Hassan S.M., Al-Ahmadi A.A., Schwarz E.N., Eissa H.F., El-Domyati F.M., Jansen R.K. Corrected sequence of the wheat plastid genome // *C. R. Biol.* 2014. V.337. P.499-502. doi: 10.1016/j.crv.2014.07.001.
19. Berkman P.J., Lai K., Lorenc M.T., Edwards D. Next-generation sequencing applications for wheat crop improvement // *Am. J. Bot.* 2012. V.99. P.365-371. doi: 10.3732/ajb.1100309.
20. Bernardo A., Wang S., St. Amand P., Bai G. Using Next Generation Sequencing for Multiplexed Trait-Linked Markers in Wheat // *PLoS One.* 2015 Dec 1;10(12):e0143890. doi: 10.1371/journal.pone.0143890.
21. Brenchley R., Spannagl M., Pfeifer M., Barker G.L., D'Amore R., Allen A.M., McKenzie N., Kramer M., Kerhornou A., Bolser D., Kay S., Waite D., Trick M., Bancroft I., Gu Y., Huo N., Luo M.C., Sehgal S., Gill B., Kianian S., Anderson O., Kersey P., Dvorak J., McCombie W.R., Hall A., Mayer K.F., Edwards K.J., Bevan M.W., Hall N. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing // *Nature.* 2012. V.491. P.705-710. doi: 10.1038/nature11650.
22. Briggie L.W., Reitz L.P. Classification of *Triticum* species and of wheat varieties grown in the United States / USDA. Technical Bulletin No. 1278. 1963.
23. Cui P., Liu H., Lin Q., Ding F., Zhuo G., Hu S., Liu D., Yang W., Zhan K., Zhang A., Yu J. A complete mitochondrial genome of wheat (*Triticum aestivum* cv. Chinese Yumai), and fast evolving mitochondrial genes in higher plants // *J. Genet.* 2009. V.88. P.299-307.
24. Demir P., Onde S., Severcan F. Phylogeny of cultivated and wild wheat species using ATR-FTIR spectroscopy // *Spectrochim. Acta A Mol. Biomol. Spectrosc.* 2015. V.135. P.757-763. doi: 10.1016/j.saa.2014.07.025.
25. Deng P., Wang M., Feng K., Cui L., Tong W., Song W., Nie X. Genome-wide characterization of microsatellites in *Triticeae* species: abundance, distribution and evolution // *Sci. Rep.* 2016 Aug 26;6:32224. doi: 10.1038/srep32224.
26. Dizkirici A., Kansu C., Onde S., Murat M.B., Kaya O.Z. Phylogenetic relationships among *Triticum* L. and *Aegilops* L. species as genome progenitors of bread wheat based on sequence diversity in trnT-F region of chloroplast DNA // *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2013. V.60. P.2227-2240. DOI: 10.1007/s10722-013-9988-x
27. Dudnikov A.Ju. Chloroplast DNA non-coding sequences variation in *Aegilops tauschii* Coss.: evolutionary history of the species // *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2012. V.59. P.683-699. doi:10.1007/s10722-011-9711-8
28. Eilam T., Anikster Y., Millet E., Manisterski J., Sagi-Assif O., Feldman M. Genome size and genome evolution in diploid *Triticeae* species // *Genome.* 2007. V.50. P.1029-1037.
29. El Baidouri M., Murat F., Veyssiere M., Molinier M., Flores R., Burlot L., Alaux M., Quesneville H., Pont C., Salse J. Reconciling the evolutionary origin of bread wheat (*Triticum aestivum*) // *New Phytol.* 2016 Aug 23. doi: 10.1111/nph.14113. [Epub ahead of print]
30. Gogniashvili M., Jinjkhadze T., Maisaia I., Akhalkatsi M., Kotorashvili A., Kotaria N., Beridze T., Dudnikov A.J. Complete chloroplast genomes of *Aegilops tauschii* Coss. and *Ae. cylindrica* Host sheds light on plasmon D evolution // *Curr. Genet.* 2016. V.62. P.791-798.
31. Gogniashvili M., Naskidashvili P., Bedoshvili D., Kotorashvili A., Kotaria N., Beridze T. Complete chloroplast DNA sequences of Zanduri wheat (*Triticum spp.*) // *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2015. V. 62. P.1269-1277/ DOI: 10.1007/s10722-015-0230-x
32. Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future // *Plant Systematics and Evolution.* 2011. V. 295, P.1-11.
33. Goncharov N.P., Golovkina K.A., Kondratenko E.Ya. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species // *Breeding Science.* 2009. V.59. P. 492-498. doi:10.1270/jsbbs.59.492
34. 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 Nov;204(3):704-14. doi: 10.1111/nph.12931.
35. Guo C.H., Terachi T. Variations in a hotspot region of chloroplast DNAs among common wheat and *Aegilops* revealed by nucleotide sequence analysis // *Genes Genet Syst.* 2005. V.80. P.277-285.

36. Gupta P.K., Mir R.R., Mohan A., Kumar J. Wheat genomics: present status and future prospects // *Int. J. Plant Genomics*. 2008. 2008:896451. doi: 10.1155/2008/896451.
37. Haider N. The origin of the B-genome of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Genetika*. 2013. V.49. P.303-314.
38. He J., Zhao X., Laroche A., Lu Z.X., Liu H., Li Z. Genotyping-by-sequencing (GBS), an ultimate marker-assisted selection (MAS) tool to accelerate plant breeding // *Front Plant Sci*. 2014 Sep 30;5:484. doi: 10.3389/fpls.2014.00484.
39. Hirosawa S., Takumi S., Ishii T., Kawahara T., Nakamura C., Mori N. Chloroplast and nuclear DNA variation in common wheat: insight into the origin and evolution of common wheat // *Genes Genet. Syst.* 2004. V.79. P.271-282.
40. Huang Z., Long H., Wei Y.M., Yan Z.H., Zheng Y.L. Allelic variations of  $\alpha$ -gliadin genes from species of *Aegilops* section Sitopsis and insights into evolution of  $\alpha$ -gliadin multigene family among *Triticum* and *Aegilops* // *Genetica*. 2016. V.144. P.213-222. doi: 10.1007/s10709-016-9891-4.
41. Jenkins J.A. Chromosome homologies in wheat and aegilops // *American Journal of Botany*. 1929. V. 16. P. 238-245.
42. Jia J., Zhao S., Kong X., Li Y., Zhao G., He W., Appels R., Pfeifer M., Tao Y., Zhang X., Jing R., Zhang C., Ma Y., Gao L., Gao C., Spannagl M., Mayer K.F., Li D., Pan S., Zheng F., Hu Q., Xia X., Li J., Liang Q., Chen J., Wicker T., Gou C., Kuang H., He G., Luo Y., Keller B., Xia Q., Lu P., Wang J., Zou H., Zhang R., Xu J., Gao J., Middleton C., Quan Z., Liu G., Wang J.; International Wheat Genome Sequencing Consortium., Yang H., Liu X., He Z., Mao L., Wang J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation // *Nature*. 2013. V.496. P.91-95. doi: 10.1038/nature12028.
43. International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC) A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome // *Science*. 2014. V.345(6194):1251788. doi: 10.1126/science.1251788.
44. Ishii T., Takahashi C., Ikeda N., Kamijima O., Mori N. Mitochondrial microsatellite variability in common wheat and its ancestral species // *Genes Genet. Syst.* 2006. V.81. P.211-214.
45. Kihara H. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten // *Bot. Mag. (Tokyo)*. 1919. V.33. S.17-38.
46. Kimber G. A reassessment of the origin of the polyploid wheats // *Genetics*. 1974. V.78. P.487-492.
47. Kornicke F. Der Weizen / Kornicke F., Werner H. *Handbuch des Getreidebaus*. 1885. Bonn-Berlin. S.22-114.
48. Li L.F., Liu B., Olsen K.M., Wendel J.F. Multiple rounds of ancient and recent hybridizations have occurred within the *Aegilops-Triticum* complex // *New Phytol.* 2015. V.208. P.11-12. doi: 10.1111/nph.13563
49. Li L.F., Liu B., Olsen K.M., Wendel J.F. A re-evaluation of the homoploid hybrid origin of *Aegilops tauschii*, the donor of the wheat D-subgenome // *New Phytol.* 2015. V.208. P.4-8. doi: 10.1111/nph.13294.
50. Ling H.Q., Zhao S., Liu D., Wang J., Sun H., Zhang C., Fan H., Li D., Dong L., Tao Y., Gao C., Wu H., Li Y., Cui Y., Guo X., Zheng S., Wang B., Yu K., Liang Q., Yang W., Lou X., Chen J., Feng M., Jian J., Zhang X., Luo G., Jiang Y., Liu J., Wang Z., Sha Y., Zhang B., Wu H., Tang D., Shen Q., Xue P., Zou S., Wang X., Liu X., Wang F., Yang Y., An X., Dong Z., Zhang K., Zhang X., Luo M.C., Dvorak J., Tong Y., Wang J., Yang H., Li Z., Wang D., Zhang A., Wang J. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* // *Nature*. 2013 Apr 4;496(7443):87-90. doi: 10.1038/nature11997.
51. Linnaeus C. *Species plantarum* / Holmia [Stockholm]: L. Salvii, 1753. T.I. 560 p.
52. Luo G., Zhang X., Zhang Y., Yang W., Li Y., Sun J., Zhan K., Zhang A., Liu D. Composition, variation, expression and evolution of low-molecular-weight glutenin subunit genes in *Triticum urartu* // *BMC Plant Biol.* 2015 Feb 28;15:68. doi: 10.1186/s12870-014-0322-3.
53. Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M.; International Wheat Genome Sequencing Consortium., Jakobsen K.S., Wulff B.B., Steuernagel B., Mayer K.F., Olsen O.A. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat // *Science*. 2014. V.345(6194):1250092. doi: 10.1126/science.1250092.
54. 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 Mar 10;9(3):e85761. doi: 10.1371/journal.pone.0085761.
55. Miyashita N.T., Mori N., Tsunewaki K. Molecular variation in chloroplast DNA regions in ancestral species of wheat // *Genetics*. 1994. V.137. P.883-889.
56. Mochida K., Shinozaki K. Unlocking *Triticeae* genomics to sustainably feed the future // *Plant Cell*

- Physiol. 2013. V.54. P.1931-1950. doi: 10.1093/pcp/pct163.
57. Nie X., Li B., Wang L., Liu P., Biradar S.S., Li T., Dolezel J., Edwards D., Luo M., Weining S. Development of chromosome-arm-specific microsatellite markers in *Triticum aestivum* (*Poaceae*) using NGS technology // *Am. J. Bot.* 2012. V.99. e369-71. doi: 10.3732/ajb.1200077.
  58. Ogihara, Y., Isono, K., Kojima, T. et al. Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.) chloroplast genome: Complete sequence and contig clones // *Plant Molecular Biology Reporter*. 2000. V.18. P.243–253. DOI: 10.1007/BF02823995
  59. Ogihara Y., Isono K., Kojima T., Endo A., Hanaoka M., Shiina T., Terachi T., Utsugi S., Murata M., Mori N., Takumi S., Ieko K., Gojobori T., Murai R., Murai K., Matsuoka Y., Ohnishi Y., Tajiri H., Tsunewaki K. Structural features of a wheat plastome as revealed by complete sequencing of chloroplast DNA // *Mol. Genet. Genomics*. 2002. V.266. P.740-746.
  60. Ogihara Y., Ohsawa T. Molecular analysis of the complete set of length mutations found in the plastomes of *Triticum-Aegilops* species // *Genome*. 2002. V.45. P.956-962.
  61. Ogihara Y, Tsunewaki K Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis // *Theor. Appl. Genet.* 1988. V.76. P.321-332.
  62. Ogihara Y., Yamazaki Y., Murai K., Kanno A., Terachi T., Shiina T., Miyashita N., Nasuda S., Nakamura C., Mori N., Takumi S., Murata M., Futo S., Tsunewaki K. Structural dynamics of cereal mitochondrial genomes as revealed by complete nucleotide sequencing of the wheat mitochondrial genome // *Nucleic Acids Res.* 2005. V.33. P.6235-6250.
  63. Ozkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group // *Plant Cell*. 2001. V.13. P.1745-1747.
  64. Ozkan H., Tuna M., Kilian B., Mori N., Ohta S. Genome size variation in diploid and tetraploid wild wheats // *AoB Plants*. 2010;2010:plq015. doi: 10.1093/aobpla/plq015.
  65. Percival J. The wheat plant. A monograph. 1921. 463 P.
  66. Reinisch A.J., Dong J.M., Brubaker C.L., Stelly D.M., Wendel J.F., Paterson A.H. A Detailed RFLP Map of Cotton, *Gossypium Hirsutum* X *Gossypium Barbardense*: Chromosome Organization and Evolution in a Disomic Polyploid Genome // *Genetics*. 1994. V.138. P.829–847.
  67. Sakamura T. Kurze Mitteilung über die Chromosomen-zahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-arten // *Bot. Mag. (Tokyo)*. 1918. V.32. S. 151-153.
  68. Sandve S.R., Marcussen T., Mayer K., Jakobsen K.S., Heier L., Steuernagel B., Wulff B.B., Olsen O.A. Chloroplast phylogeny of *Triticum/Aegilops* species is not incongruent with an ancient homoploid hybrid origin of the ancestor of the bread wheat D-genome // *New Phytol.* 2015. V.208. P.9-10. doi: 10.1111/nph.13487.
  69. Sax K. Chromosome relationship in wheat // *Science*. 1921. V.54. P.413-415.
  70. Seringe N.C. Monographie des cereales de la Suisse / Bern. 1818.
  71. Schulz A. Die Geschichte der kultivierten Getreide. Halle. 1913.
  72. Stein N., Feuillet C., Wicker T., Schlagenhauf E., Keller B. Subgenome chromosome walking in wheat: a 450-kb physical contig in *Triticum monococcum* L. spans the Lr10 resistance locus in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000. V.97. P.13436-13441.
  73. Terachi T., Ogihara Y., Tsunewaki K. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops*. 7. Restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNAs from polyploid wheats and their ancestral species // *Theor. Appl. Genet.* 1990. V.80. P.366-373.
  74. de Tournefort J.P. Elemens de botanique ou methode pour connoitre les plantes / 1694. Tome 1. 307 p.
  75. Trick M., Adamski N.M., Mugford S.G., Jiang C.C., Febrer M., Uauy C. Combining SNP discovery from next-generation sequencing data with bulked segregant analysis (BSA) to fine-map genes in polyploid wheat // *BMC Plant Biol.* 2012 Jan 26;12:14. doi: 10.1186/1471-2229-12-14.
  76. Tsujimura M., Mori N., Yamagishi H., Terachi T. A possible breakage of linkage disequilibrium between mitochondrial and chloroplast genomes during Emmer and Dinkel wheat evolution // *Genome*. 2013. V.56. P.187-193. doi: 10.1139/gen-2012-0153.
  77. Tsunewaki K. Memoir on the origin of wheat stocks used by Prof. Tetsu Sakamura, on the centennial of his discovery of the correct chromosome number and polyploidy in wheat // *Genes Genet. Syst.* 2016. V.91. P.41-46. doi: 10.1266/ggs.15-00077.
  78. Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // *J. Gen.* 1922. V.12. P. 47-90.
  79. Waines J.G., Barnhart D. Biosystematic research in *Aegilops* and *Triticum* // *Hereditas*. 1992. V.116. P.207-212.
  80. Wang G.-Z., Matsuoka Y., Tsunewaki K. Evolutionary features of chondriome divergence in

- Triticum* (wheat) and *Aegilops* shown by RFLP analysis of mitochondrial DNAs // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V.100. P.221–231.
81. Wang G.Z., Miyashita N.T., Tsunewaki K. Plasmon analyses of *Triticum* (wheat) and *Aegilops*: PCR-single-strand conformational polymorphism (PCR-SSCP) analyses of organellar DNAs // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1997. V.94. P.14570-1457.
82. Watkins A.E. The wheat species: a critique // *Journal of Genetics* 1930. V.23. P.173-263.
83. Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. 1920. Jena: Gustav Fischer Verlag. 250 s.
84. Xie J., Huo N., Zhou S., Wang Y., Guo G., Deal K.R., Ouyang S., Liang Y., Wang Z., Xiao L., Zhu T., Hu T., Tiwari V., Zhang J., Li H., Ni Z., Yao Y., Peng H., Zhang S., Anderson O.D., McGuire P.E., Dvorak J., Luo M.C., Liu Z., Gu Y.Q., Sun Q. Sequencing and comparative analysis of *Aegilops tauschii* chromosome arm 3DS reveal rapid evolution of *Triticeae* genomes // *J. Genet. Genomics.* 2016. Oct 5. pii: S1673-8527(16)30145-X. doi: 10.1016/j.jgg.2016.09.005. [Epub ahead of print]
85. Xu L., Tang Y., Gao S., Su S., Hong L., Wang W., Fang Z., Li X., Ma J., Quan W., Sun H., Li X., Wang Y., Liao X., Gao J., Zhang F., Li L., Zhao C. Comprehensive analyses of the annexin gene family in wheat // *BMC Genomics.* 2016. May 28;17:415. doi: 10.1186/s12864-016-2750-y.
86. Yuan J., Guo X., Hu J., Lv Z., Han F. Characterization of two CENH3 genes and their roles in wheat evolution // *New Phytol.* 2015. V.206. P.839-851. doi: 10.1111/nph.13235.
87. Yamane K., Kawahara T. Intra- and interspecific phylogenetic relationships among diploid *Triticum-Aegilops* species (*Poaceae*) based on base-pair substitutions, indels, and microsatellites in chloroplast noncoding sequences // *Am. J. Bot.* 2005. V.92. P.1887-1898. doi: 10.3732/ajb.92.11.1887.
88. Zhao S., Jiang Q.T., Ma J., Zhang X.W., Zhao Q.Z., Wang X.Y., Wang C.S., Cao X., Lu Z.X., Zheng Y.L., Wei Y.M. Characterization and expression analysis of *WOX5* genes from wheat and its relatives // *Gene.* 2014. V.537. P.63-69. doi: 10.1016/j.gene.2013.12.022.

**MODERN CONCEPTS ABOUT RELATIONSHIPS IN THE WHEAT-AEGILOPS ALLIANCE**  
(with a brief historical note)

Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Chemeris D.A., Chemeris A.V.

Institute of Biochemistry and Genetics of Ufa Science Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, chemeris@anrb.ru

**Resume**

In the early twentieth century then-known species of wheat only on the basis of morphological differences were divided into three groups: Einkorn, Emmer and Spelta. Later, this division was confirmed, as it became clear that these groups differ in their level of ploidy. So, einkorn is diploid, emmer is tetraploid, and spelta - hexaploid with chromosome numbers of 14 ( $2n=2x$ ), 28 ( $2n=4x$ ) and 42 ( $2n=6x$ ), respectively. It turned out that polyploid species are allopolyploids, and their formation involved the types of the genera *Triticum* and *Aegilops* submitted, at least 12 individual diploid genomes, but in the evolution of polyploid wheat Nature for their creation was used no more than 6 genomes and only 3 of them that form the hexaploid bread and tetraploid macaroni wheat, is currently "feed" humanity. And what types of wheat and aegilops become donors of these subgenomes are not clear. The importance of determining the true donors of wheat subgenomes is that this knowledge will give a new stimulus to more conscious experiments to create new polyploid wheat with improved economic-useful features, because in order to purposefully try to create a new polyploid form with the best properties, it is imperative to know what actually the genomes of diploid species of wheat-aegilops alliance unites by Nature in tetraploid and hexaploid wheat in both turgidum-aestivum and timopheevii series. Modern methods of molecular biology, technologies including whole genome sequencing of the new generations, enable a new level to explore the relationship of genomes and subgenomes of wheat and aegilops that allows to speculate on the donation of subgenomes with more confidence. Determination of the nucleotide sequences of the complete genomes of *T.aestivum*, *T.uratu* and *Ae.tauschii*, as well as plastomes of several species of wheat and aegilops and chondriome of bread wheat is an extremely important milestones in the study of wheat-aegilops alliance and shed new light on the phylogenetic relationships of these cereals. The cited literature covers more than three hundred years period.

**Keywords:** wheat, aegilops, genome, subgenome, DNA, sequencing, NGS, donor, evolution, phylogeny, *Triticum*, *Aegilops*