

УДК 575.86

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ СУБГЕНОМОВ В, А, D ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ *Triticum aestivum* L.: СТАРЫЕ ФАКТЫ И НОВЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА

© 2023 г. А. Р. Кулуев¹, *, Б. Р. Кулуев¹, А. В. Чемерис¹

¹Институт биохимии и генетики — обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

*e-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.

После доработки 21.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) относится к трибе пшеницевых, куда входят представители родов *Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum* и др. Роды *Aegilops* и *Triticum* в процессе эволюции многократно гибридизовались между собой, в том числе с образованием полиплоидных форм, имеющих статус видов и относящихся к так называемому пшенично-эгилопсному комплексу. По мере развития методологической базы для определения родоначальников тех или иных видов этого комплекса использовались различные подходы, начиная непосредственно от межвидовых скрещиваний и цитогенетических методов, заканчивая полногеномным секвенированием неядерных и ядерных геномов. Установлено, что геном пшеницы мягкой *T. aestivum* — одной из главных продовольственных культур мира, состоит из трех родственных субгеномов, которые получили условные обозначения А, В, D. В настоящее время достоверно известно лишь о доноре субгенома D, каковым является *Aegilops tauschii* Coss. Родоначальником субгенома А предположительно считается *T. urartu* Thum. ex Gandil. Сведения о доноре субгенома В представляются менее ясными, однако с наибольшей вероятностью им является *Ae. speltoides* Tausch. или близкий к нему вид. Данный обзор посвящен рассмотрению некоторых старых данных о предполагаемых донорах пшеницы мягкой, имеющей с учетом материнской формы геном ВВААDD, и уточнению некоторых филогенетических связей в пшенично-эгилопсном комплексе в свете новой информации, полученной в результате полногеномных исследований пшеницевых.

Ключевые слова: *Aegilops tauschii*, *Triticum urartu*, *Aegilops speltoides*, *Triticum turgidum*, *Triticum timopheevii*, полногеномное секвенирование, филогения

DOI: 10.31857/S0042132423010040, **EDN:** NAMLEQ

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница мягкая (*Triticum aestivum* L.) — травянистое растение семейства Злаки, или Мятликовые (Poaceae), трибы Triticeae, субтрибы Triticinae. В трибу Triticeae входят такие культивируемые виды, как ячмень обыкновенный, рожь посевная, а также различные виды родов *Aegilops* L. и *Triticum* L., которые сейчас принято объединять в так называемый пшенично-эгилопсный комплекс, содержащий больше полутора десятков (A^m, A^u, A^b, A^s, В, С, D, G, M, N, S, S^b, S^l, S^s, T, U) различных диплоидных геномов. При этом род *Aegilops* состоит из нескольких секций, из которых важную роль в эволюции аллополиплоидных пшениц сыграли виды секции Sitopsis и Vertebrata. Более того, многие исследователи предлагали объединить виды этого комплекса в один род *Triticum* или некоторые виды рода *Aegilops* выделить в отдельный род *Sitopsis*, либо только его виды считать пшеницами (*Triticum*).

Для диплоидных пшениц предлагался свой род *Crithodium*. Однако подобные нововведения остались лишь предложениями и не приняты большинством тритикологов, хотя нужно заметить, что эгилопсу из секции Amblyopyrum *Ae. mutica* Boiss., которому в связи с эволюцией полиплоидных пшениц в последнее время стали уделять больше внимания, все же придали статус самостоятельного рода и вида в нем — *Amblyopyrum muticum* Á. Löve, но здесь данное растение и прочие виды пшеницевых будут преимущественно приводиться как это имело место в цитируемых статьях, тем более, что с видами пшениц и их количеством у тритикологов до сих пор нет единства взглядов, что нами ранее рассмотрено довольно подробно, начиная еще с долиннеевских времен (Матниязов и др., 2016), и сейчас этому внимания уделять не будем, поскольку цель статьи иная, отметим лишь, что искусственно обеднять род *Triticum* в видовом плане нет особых оснований.

Несмотря на то, что главное внимание будет уделено происхождению мягкой пшеницы, относящейся к так называемому ряду полиплоидных пшениц *turgidum*–*aestivum*, нельзя будет не коснуться пшениц другого более “молодого” ряда *timopheevii*, в котором, согласно закону гомологических рядов, открытого Н.И. Вавиловым, видообразование далеко не завершено. Причем на существование второго ряда полиплоидных пшениц внимание было обращено отечественными учеными при анализе генома *T. timopheevii* Zhuk. (Светозарова, 1939) после выделения в качестве самостоятельного вида *T. armeniacum* (ныне *T. araraticum* Jakubz.), дополнившим в этом ряду пшеницу Тимофеева, однако названия ему (ряду) тогда дано не было. Нам представляется, что после обнаружения нового гексаплоидного вида *T. zhukovskiyi* Men. ex Egizin., относящегося к тому же ряду, последний должен быть по аналогии с рядом *turgidum*–*aestivum* переименован в ряд *timopheevii*–*zhukovskiyi*. При этом нужно заметить, что родоначальниками этих полиплоидных рядов наиболее вероятно служат дикие виды пшениц *T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. ex Graebn.) Schweinf. и *T. araraticum* соответственно.

Экономическое значение мягкой пшеницы всегда привлекало к ней внимание исследователей и стимулировало повышенный интерес к изучению происхождения, разнообразия и эволюции этой культуры. Так, чрезвычайно важным событием больше столетия назад стало подразделение известных тогда видов пшениц на основе их морфологических различий на три группы: однозернянки, полбы и спельты (Schulz, 1913), что спустя несколько лет получило подтверждение на цитологическом уровне, поскольку выяснилось, что эти группы отличаются по уровню своей пloidности (Sakamura, 1918). Так, изученные тогда виды оказались: однозернянка *Triticum monococcum* L. – диплоидом, полбы (*T. turgidum* L., *T. durum* Desf., *T. polonicum* L., *T. dicoccum* Schrank ex Schübl. – тетраплоидами, а спельты (*T. vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. spelta* L.) – гексаплоидами с хромосомными числами 14 ($2n = 2x$), 28 ($2n = 4x$) и 42 ($2n = 6x$) соответственно.

Чуть позже Кихара (Kihara, 1919) показал, что полиплоидные виды пшениц состоят из разнокачественных субгеномов. Полученные им результаты позволили позже обозначить 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, Varnhart, 1992), геномные формулы мягкой и твердой пшениц стали обозначать как BBAADD и BBAA соответственно.

В 20-е гг. прошлого века считали, что в образовании мягкой пшеницы принял участие эгилопс *Ae. cylindrica* Host, но оказалось, что это аллотетраплоид, и его геном был обозначен как CCDD, где субгеномы С и D принадлежат диплоидным эгилопсам *Ae. caudata* L. и *Ae. tauschii* соответственно. И поскольку выяснилось, что ни *Ae. cylindrica*, ни *Ae. caudata* к возникновению гексаплоидной пшеницы, скорее всего, непричастны, то геном мягкой пшеницы был обозначен как AABBDD. При этом в некоторых публикациях старых лет можно встретить геномную формулу мягкой пшеницы (*T. vulgare*) как AABBCC (Jenkins, 1929). Что касается субгенома G, то было выяснено, что у полиплоидных пшениц он довольно заметно отличается от субгенома В и поэтому было принято решение обозначить его как G, что соответствовало первой букве названия места – Грузинской ССР (сейчас страны Грузия – Georgia), где новый вид пшеницы Тимофеева был обнаружен (Lilienfeld, Kihara, 1934). Забегая вперед, можно заметить, что и на нуклеотидном уровне путем AFLP-генотипирования (amplified fragment length polymorphism, полиморфизм длины амплификационных фрагментов) было показано, что субгеномы В и G имеют различное происхождение и соответственно носители их разные (Kilian et al., 2007), причем это далеко не единичная подобная работа, что будет видно из дальнейшего изложения.

Человечество на сегодняшний день преимущественно возделывает гексаплоидную мягкую пшеницу, где сочетаются три субгенома пшеницевых В, А и D, и крайне важно определить их истинных доноров, поскольку эти знания могут быть полезными при создании новых полиплоидных форм пшениц с хозяйственно-ценными признаками, в том числе благодаря привлечению других доноров диплоидных геномов, которые не могли быть использованы Природой в силу разных ареалов их произрастания. В табл. 1 приведены обозначения некоторых геномов и субгеномов пшениц, сыгравших важную роль в образовании трибы пшеницевых.

В исследовании филогении пшениц использовались различные молекулярные маркеры, число которых росло, однако ни один из них по отдельности не может сравниться с информацией, которую дают полные хлоропластные и ядерные геномы пшеницевых. Причем количество полностью секвенированных и тех, и других геномов у пшениц и их диких сородичей за последние годы заметно увеличилось.

Данная статья посвящена краткому рассмотрению ряда имеющихся сведений о предполагаемых донорах мягкой пшеницы и некоторых филогенетических связях в пшенично-эгилопсном комплексе. При этом обсуждаются как результаты классических исследований, так и данные некоторых недавних работ по уточнению эволюции

Таблица 1. Обозначение геномов и субгеномов некоторых видов пшениц и эгилопсов

Плоидность	Виды, геномы и субгеномы
2n = 2x = 14	Род <i>Triticum</i> L. <i>Triticum urartu</i> Thum. ex Gandil. A ^u <i>Triticum boeoticum</i> L. A ^b <i>Triticum monococcum</i> L. A ^m <i>Triticum sinskajae</i> A. Filat. et Kurk. A ^s *
	Род <i>Aegilops</i> L. Секция Sitopsis <u>подсекция Emarginata</u> <i>Aegilops longissima</i> Schw. et Musch. S ^l <i>Aegilops searsii</i> Feld. et Kis. S ^s <i>Aegilops bicornis</i> (Forssk.) Jaub. et Spach. S ^b <i>Aegilops sharonensis</i> Eig S ^{h=1} <u>подсекция Truncata</u> <i>Aegilops speltoides</i> Tausch. S = B = G Секция Vertebrata <i>Aegilops tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> Tzvel. D <i>Aegilops tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> Hammer D <u>Секция Amblyopyrum</u> или род <i>Amblyopyrum</i> Á. Löve <i>Aegilops mutica</i> (Boiss.) или <i>Amblyopyrum muticum</i> Á. Löve T
2n = 4x = 28	<i>Triticum dicoccoides</i> (Körn. ex Asch. ex Graebn.) Schweinf. BA ^u <i>Triticum turgidum</i> L. BA ^u <i>Triticum araraticum</i> Jakubz. GA ^u <i>Triticum timopheevii</i> Zhuk. GA ^u
2n = 6x = 42	<i>Triticum aestivum</i> L. BA ^u D <i>Triticum zhukovskyi</i> Men. ex Erizin. GA ^u A ^m

Примечание: * ранее пшенице Синской статус самостоятельного генома не придавался, но, возможно, стоит это сделать, поскольку это отдельный вид.

мягкой пшеницы с использованием в том числе методов полногеномного секвенирования и биоинформатического анализа нуклеотидных последовательностей.

Обзорные статьи по филогении мягкой пшеницы публиковались и ранее (Мигушова, 1975; Petersen et al., 2006; Goncharov, 2011; Haider, 2013 и др.), однако за последние годы накопилось немало новых сведений, требующих обобщения и сравнения с ранее полученными результатами. В недавнем обзоре (Levy, Feldman, 2022), наряду с вопросами происхождения мягкой пшеницы и филогении пшенично-эгилопсного комплекса, значительное внимание уделено временным параметрам и возможным местам доместикации мягкой пшеницы, при этом оставлен практически без внимания другой ряд полиплоидных пшениц.

Aegilops tauschii Coss. ssp. *strangulata* – ДОНОР СУБГЕНОМА D

Ae. tauschii обычно подразделяют на два подвида: *Ae. tauschii* ssp. *tauschii* и *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, которые входят в секцию *Vertebrata* (табл. 1), но в одной из работ для краткости их обозначили как родственные линии L1 и L2 соответственно (Mizuno et al., 2010), и мы также, где это будет необходимо, будем использовать данные сокращения.

В настоящее время считается, что мягкая пшеница *T. aestivum* (2n = 6x = 42, ВВАADD) возникла в результате спонтанной гибридизации между некоей окультуренной полбой, произошедшей от дикого вида *T. dicoccoides* и имеющего тетраплоидный геном (возможно *T. turgidum* L., 2n = 4x = 28, ВВАА или другого вида этого ряда), и диплоидным эгилопсом *Ae. tauschii* (2n = 2x = 14, DD) на тер-

ритории к юго-западу от Каспийского моря около 10000 л. н. На основании строения хромосом, морфологии растений, географического распространения Патак (Pathak, 1940) предположил, что диплоидный вид *Ae. squarrosa* L. (ныне *Ae. tauschii*) является донором субгена D *T. aestivum*. Подтверждение донорства *Ae. squarrosa* было получено (Kihara, 1944), а также (McFadden, Sears, 1946), которые, скрещивая *T. turgidum* и *Ae. squarrosa*, создали искусственные аллогексаплоиды, оказавшиеся похожими на *T. aestivum* (*T. vulgare*).

В литературе имеется множество работ, подтверждающих, что донором третьего субгена мягкой пшеницы послужил *Ae. tauschii*, и выполненных с помощью белковых маркеров, а также путем секвенирования и анализа нуклеотидных последовательностей отдельных генов или их фрагментов. Так, В.Г. Конарев с соавт. (1974б, 1976) показали, что иммунохимические спектры спирторастворимых белков и электрофоретический паттерн глиадинов пшеницы *T. aestivum* совпадают с таковыми у *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*, что позволило им прийти к выводу, что именно этот подвид участвовал в образовании субгена D полиплоидных пшениц ряда *turgidum*–*aestivum*. На нуклеотидном уровне (причем на примере разных генетических систем) также имеются доказательства, что донором субгена D выступил *Ae. tauschii* и конкретно его подвид *strangulata* (Dvorak et al., 1998; Caldwell et al., 2004). Поскольку считается практически окончательно установленным, что субгеном D ведет свое начало от *Ae. tauschii*, то сейчас больший интерес вызывает вопрос, какие конкретно образцы этого эгилопса и на какой территории вступили в гибридизацию с тетраплоидной пшеницей, приведя к появлению гексаплоидной и, в частности, мягкой пшеницы.

Ставшее возможным высокопроизводительное секвенирование, включая информацию о полном ядерном геноме *Ae. tauschii* (Luo et al., 2013, 2017; Zimin et al., 2017; Wang et al., 2021), размер которого составил около 4.2 млрд п.н., дало новые возможности по установлению/подтверждению донорства субгена D мягкой пшеницы, в том числе на основе однонуклеотидного полиморфизма или SNP (single-nucleotide polymorphism). Так, с помощью микроэрейной гибридизации 402 образцов *Ae. tauschii* разного географического происхождения с 7185 SNP было обнаружено, что линия L2 сделала основной вклад в субгеном D мягкой пшеницы, тогда как на долю L1 приходится всего около 0.8% (Wang et al., 2013). Есть также точка зрения, что существует еще третья популяция *Ae. tauschii* – L3 и в работе (Gaugav et al., 2021) было показано, что геном D образовался в результате интрогрессии генов линии L2, но не в результате единственной гибридизации, а еще при участии линии L3 *Ae. tauschii*, которая встречается на ограниченной территории в Грузии. Секвениро-

вание полных хлоропластных геномов размерами от 135551 до 136009 п.н. у 17 образцов *Ae. tauschii*, собранных на обширной территории от Турции до Китая, позволило также подразделить их на три группы (Su et al., 2020), но лишь частично совпадающие с делением на L1, L2 и L3.

В последние годы заметное внимание стало уделяться происхождению самого *Ae. tauschii*. Была предложена схема (Marcussen et al., 2014), по которой субгеном D (а также предковые формы носителей субгена S) произошел через гомоплоидную гибридизацию между древними линиями субгеномов A и B около 5 млн л. н. Предположено также, что субгеном D возник в результате нескольких раундов гибридизации между древними носителями субгеномов A (AncA) и S (AncS), а также с другим предшественником, обозначенным AncD, который дивергировал от современного представителя *Ae. tauschii* 0.07–0.3 млн л. н. (Baidouri et al., 2017). По мнению (Huynh et al., 2019), разделение между геномом B и геномом D было на 0.6 млн лет раньше, чем разделение между геномами A и D. Гибридизация, которая дала начало геному D, должна была происходить между 4 и 3 млн л. н., то есть после того, как носитель будущего субгена D отклонился от носителей геномов B, но до образования самостоятельного генома D. Были секвенированы (Glémin et al., 2019) и аннотированы транскриптомы *Aegilops umbellulata* Zhuk., *Ae. caudata*, *Ae. comosa* Sibth. & Sm., *Ae. uniariastata* Vis., *Ae. tauschii*, *Ae. mutica*, а также эгилопсов секции Sitopsis. По мнению авторов исследования, предковая линия генома D произошла в результате гибридизации между предшественником линии с геномом A и предшественником *Ae. mutica* с геномом, близким к геному B. В этой статье на филогенетическом древе в кладе генома B расположились *Ae. mutica* и *Ae. speltoides*. Предок же последнего вида, видимо, участвовал в интрогрессии генов в предковую линию секции Sitopsis, представители которого расположились в отдельной кладе генома D.

Было показано (Luo et al., 2017), что геном D *Ae. tauschii* более близок к субгеному B, а не к A, что вполне логично, поскольку носителями предковых субгеномов D и B являются эгилопсы. Анализ почти полного генома мягкой пшеницы показал, что 99.8% генома *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* соответствует субгеному D мягкой пшеницы. Оставшиеся 150 тыс. п.н., которые не совпадают, по предположению авторов, – результат изменения количества повторов, а не уникальных последовательностей (Zimin et al., 2017). Таким образом, можно окончательно утвердиться во мнении, что донором субгена D является *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*.

Ae. tauschii остается богатым источником нового малоиспользуемого аллельного разнообразия с

большим потенциалом для улучшения культивируемой пшеницы за счет интрогрессии, что может способствовать повышению устойчивости к вредителям, болезням, абиотическим факторам, а также повышению урожайности (Nyine et al., 2021). Недавно было показано, что у некоторых диких образцов *Ae. tauschii* имеется 33-мерный пептид в составе глиаина в локусе *Gli-D2*, вызывающий целиакию, тогда как у большинства диких образцов *Ae. tauschii* α -глиаины не содержат 33-мерный пептид, поэтому они могут быть использованы при создании новых сортов мягкой пшеницы со сниженной иммунореактивностью (Schaart et al., 2021).

ПОИСКИ ДОНОРА СУБГЕНОМА А

По сравнению с субгеномом D, ситуация с установлением донора субгенома А полиплоидных пшениц заметно сложнее. На настоящий момент можно не сомневаться, что субгеном А определенно ведет свое начало от диплоидных пшениц, которых, как можно видеть из табл. 1, сейчас известно четыре вида. В литературе довольно долго приводились противоречивые сведения, от какой из них произошел субгеном А. Первоначально и довольно долго за донора субгенома А принимали культурную однозернянку – диплоидную пшеницу *T. monococcum* (Kihara, 1924 – цит. по Мигушова, 1975), но здесь нужно заметить, что в литературе и в отдельных классификациях до сих пор встречаются упоминания таких подвидов этой пшеницы, как *T. monococcum* ssp. *monococcum*, *T. monococcum* ssp. *boeoticum*, *T. monococcum* ssp. *aegilopoides* и *T. monococcum* ssp. *thaouidar*. В одной из работ известных тритикологов диплоидные пшеницы указаны как *T. monococcum boeoticum* и *T. monococcum urartu* (Feldman, Sears, 1981). Вполне возможно, что отчасти как раз из-за таких разночтений долгое время бытовало ошибочное представление о том, что донорами субгенома А обоих рядов пшениц – *turgidum*–*aestivum* и *timopheevii*–*zhukovskiyi* – выступил один вид *T. monococcum*, хотя на самом деле получается, что разные исследователи могли работать с различными подвидами или даже видами, включая пшеницу *T. urartu* которая изначально в 1934 г. была определена как *T. boeoticum* ssp. *thaouidar* (Hauskn.) Grossh. В одной из не очень старых работ приведен перечень следующих видов диплоидных пшениц, с которыми проводились эксперименты по установлению локализации генов рибосомных РНК гибридизацией *in situ* – *T. monococcum*, *T. urartu*, *T. thaouidar* Reut. ex Hauskn. и *T. aegilopoides* (Link) Bal. ex Koern., а также как вид упоминается и *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk., но ни разу не говорится о *T. boeoticum* L., считая, что это и есть *T. aegilopoides* (Gerlach et al., 1980).

После обнаружения относительно нового вида диплоидной пшеницы *T. urartu* потребовался пе-

ресмотр доноров субгенома А. В работах А.В. Конарева с соавт. (1974а, 1976) с помощью белковых маркеров было показано, что наиболее вероятным донором субгенома А для полиплоидных пшениц ряда *turgidum*–*aestivum* является как раз *T. urartu*. На нуклеотидном уровне при исследовании полиморфизма нуклеотидных последовательностей ряда повторяющихся элементов ДНК было показано, что *T. urartu* является донором субгеномов А обоих рядов полиплоидных пшениц (Dvorak, Zhang, 1992; Dvorak et al., 1993). Но мысль о том, что у тетраплоидной пшеницы *T. paleocolchicum* (Menabde) A.Löve ex D.Löve донором субгенома А может быть *T. urartu* была высказана еще в 1970 г. (Mandy, 1970).

Для ряда *timopheevii*–*zhukovskiyi* довольно долгое время допускали *T. boeoticum* в качестве донора субгенома А (Дорофеев, Мигушова, 1981), что в итоге было отвергнуто. Сейчас общепринято, что *T. urartu* (или близкий к этой пшенице вид) является донором субгенома А обоих рядов полиплоидных пшениц. Хотя справедливости ради нужно указать на публикацию, в которой путем AFLP-генотипирования было показано, что *T. timopheevii* несет субгеном А, равноудаленный как от субгенома А^u *T. urartu*, так и от А^m *T. monococcum* (Bran-dolini et al., 2006).

При этом секвенирование полного ядерного генома *T. aestivum* итоговым размером около 15 млрд п.н. (Zimin et al., 2017; IWGSC, 2018; Alonge et al., 2020; Guo et al., 2020), геномов тетраплоидных пшениц размерами свыше 10 млрд п.н. (Avni et al., 2017; Maccaferri et al., 2019), а также диплоидной пшеницы *T. urartu*, размер генома которой составляет около 5 млрд п.н. (Ling et al., 2013, 2018), с одной стороны, способствует уверенности в том, что этот диплоидный вид предоставил свой геном полиплоидным формам, а с другой, порождает некоторые сомнения, по которым можно допустить, что донором субгенома А мог быть и иной вид – или уже вымерший, или еще не найденный. В том числе проведенный нами *in silico* мультиплексный RAPD-анализ (random amplified polymorphic DNA, случайно амплифицируемая полиморфная ДНК) известных полных геномов нескольких видов пшенично-эгилопсного комплекса показал, что между *T. urartu* и субгеномами А *T. turgidum*, *T. dicoccoides*, *T. aestivum* намного меньше общего, чем между субгеномом D последнего вида и *Ae. tauschii* (Кириянова и др., 2020), что позволяет предполагать возможное существование в прошлом другой однозернянки, послужившей донором субгенома А. Однако большее сходство субгенома D мягкой пшеницы с геномом D *Ae. tauschii* может объясняться и относительно недавним возникновением этого гексаплоида из-за чего могло не накопиться большого количества различий между ними.

Как и в случае с изучением разнообразия форм донора субгенома D — *Ae. tauschii*, в последнее время усилился интерес к биоразнообразию и диплоидных пшениц, включая *T. sinskajae*, найденную последней в посевах одного из образцов *T. monococcum*, привезенного П.М. Жуковским еще в 1926 г. из Турции (Филатенко, Куркиев, 1975). Некоторое время пшеницу Синской принимали за мутантную форму того же *T. monococcum*, однако ее следует считать самостоятельным видом, хотя и близким к последнему, что видно по результатам проведенного нами секвенирования полного хлоропластного генома *T. sinskajae* и его сравнения с хлоропластными геномами остальных диплоидных пшениц (Кулуев и др., 2020). При этом пшеницы *T. monococcum* ssp. *aegilopoides* (*T. boeoticum*), *T. monococcum* ssp. *monococcum* и *T. sinskajae* сформировали отдельную кладу, тогда как *T. urartu* оказалась довольно удаленной от них. Впрочем, и при сравнении полиморфизма ряда ядерных генов мы получили схожие результаты (Кулуев и др., 2018). Подобные данные также были получены и в работе (Dizkirici et al., 2016) при сравнении нуклеотидных последовательностей участков гена *matK* хлоропластных геномов и последовательностей ядерных ITS-участков рДНК, согласно которому диплоидные пшеницы *T. monococcum* и *T. boeoticum* оказались в отдельном от *T. urartu* кластере.

Поскольку все остальные диплоидные пшеницы уже “перебывали” в качестве доноров субгеномов A, то возможно стоит обратить более пристальное внимание на *T. sinskajae*, учитывая природную голозерность этого вида. Однако *T. sinskajae* до сих пор недостаточно хорошо изучена, чтобы делать обоснованные предположения на этот счет, хотя большой цикл работ по установлению донора субгенома A, в том числе с привлечением этой пшеницы выполнен Н.П. Гончаровым с соавт. (Гончаров и др., 2007; Головнина и др., 2009; Вавилова и др., 2020; Goncharov et al., 2008). Есть публикации по пшенице Синской и зарубежных авторов, исследовавших разные генетические системы (Castagna et al., 1995; van Campenhout et al., 2001; Asakura et al., 2009; Watanabe, 2017). Тем не менее, требуется продолжение исследований *T. sinskajae* с привлечением полногеномного секвенирования, что, как уже говорилось выше, нами начато в виде секвенирования полного хлоропластного генома этого вида, и в настоящее время мы ведем сборку полного ядерного генома этой пшеницы.

Что касается диплоидной пшеницы *T. monococcum*, то этот вид принял участие в качестве отцовской формы при образовании гексаплоидной пшеницы другого ряда — *T. zhukovskyi*, возникшей спонтанно в смешанных посевах этой однозернянки и *T. timopheevii*, что получило первоначально цитологическое доказательство (Upadhyaya, Swaminathan, 1963), подтвержденное затем установле-

нием локализации генов рРНК (Hutchinson, Miller, 1982). Исследование полиморфизма сателлитных последовательностей ДНК также позволило считать, что третий субгеном A^m *T. zhukovskyi* происходит от диплоидной пшеницы *T. monococcum* (Dvorak et al., 1993).

Завершая рассмотрение диплоидных пшениц, пожалуй, следует отметить, что делались и довольно неожиданные предположения, допуская, что *T. urartu* является донором субгенома B, а тетраплоидный вид *T. dicoccoides* возник в результате ее скрещивания с другой диплоидной пшеницей *T. boeoticum* (Johnson, Dhaliwal, 1978), что, впрочем, в дальнейшем не получило подтверждения.

ВОЗМОЖНЫЕ ДОНОРЫ СУБГЕНОМА B

На роль донора субгенома B полиплоидных пшениц выдвигалось множество видов, включая таковые за пределами пшенично-эгилопсного комплекса, но наиболее вероятными претендентами считались некоторые виды эгилопсов. После бессистемного изучения этих диких сородичей пшеницы на протяжении полутора столетий с конца 1920-х гг. в систематике эгилопсов произошло упорядочивание благодаря двум масштабным работам, инициированным Н.И. Вавиловым. Так, в 1928 г. вышел капитальный труд П.М. Жуковского (1928), в котором род *Aegilops* оказался представленным 20 видами и был подразделен на 9 секций, одна из которых (представляющая наибольший интерес в связи с донорством субгеномов B и G) была названа *Sitopsis* и в нее вошли следующие виды — *Ae. bicornis*, *Ae. longissima*, *Ae. speltoides*, *Ae. aucheri*. В столь же основательной работе палестинским ботаником (Eig, 1929) перечислялось 22 вида эгилопсов, распределенных по 6 секциям, при этом эгилопсы *Ae. bicornis*, *Ae. sharonensis* Eig, *Ae. longissima*, *Ae. ligustica* Coss., *Ae. speltoides* составили секцию *Platystachyum* с двумя подсекциями *Emarginata* (для первых трех видов) и *Truncata* (для *Ae. ligustica* и *Ae. speltoides*). Тогда же после экспериментов по скрещиванию с тетраплоидной пшеницей *T. turgidum* диплоидного эгилопса *Ae. speltoides* (причем взятым в качестве отцовской формы), благодаря обнаружению 7 бивалентов и 7 унивалентов впервые было предположено, что этот вид может быть донором одного из двух субгеномов тетраплоидных пшениц (Jenkins, 1929). Позже Патак (Pathak, 1940), опираясь на знания, что субгеном A происходит от диплоидных пшениц, предположил, что *Ae. speltoides* является донором субгенома B, анализируя метафазные хромосомы и расположение ядрышек, которые, как сейчас известно, являются местами локализации генов рРНК. Спустя много лет гибридизацией *in situ* было показано, что у *Ae. speltoides* гены рРНК располагаются, как и у мягкой пшеницы, на тех же

хромосомах в аналогичных местах (Badaeva et al., 1996).

Морфологические особенности строения колосков различных пшениц и эгилопсов, а также житняков (*Agropyron*) позволили прийти к аналогичному заключению, что *Ae. speltooides* может быть донором субгена В (Sarkar, Stebbins, 1956). В качестве дополнительного аргумента авторы сослались на совместное произрастание этого вида с дикими однозернянками и эммером *T. dicoccoides*. Также, основываясь на местах обитания, кариотипах, спаривании хромосом в гибридах, другие авторы пришли к сходному выводу, что *Ae. speltooides* наиболее близок к донору субгена В полиплоидных пшениц (Riley et al., 1958).

Но не оставались без внимания и прочие представители секции *Sitopsis* (включая обнаруженный много позже *Ae. searsii*), разными авторами также выдвигавшиеся на роль доноров как субгена В, так и субгена G (см. обзор Haider, 2013). Отечественными авторами (Пенева и др., 1973) сравнивались высокомолекулярные глютеины видов секции *Sitopsis*, и при этом оказалось, что специфические маркеры глютеинов субгена В отсутствовали у *Ae. bicornis*, *Ae. sharonensis*, *Ae. aucheri* и *Ae. searsii*, из чего следовало, что данные виды являются маловероятными донорами этого субгена, тогда как *Ae. longissima* показал больше сходства с ним. На основании этих данных авторы предположили, что донором субгена В является *Ae. longissima*, а геном S *Ae. speltooides* по их данным был более близок к субгену G полиплоидных пшениц ряда *timopheevii-zhukovskiyi*. Такой же точки зрения придерживался и В.Г. Конарев, считавший, что геном *Ae. longissima* соответствует субгену В, а геном *Ae. speltooides* — субгену G (Конарев и др., 1976). Хотя хлоропластной ДНК будет далее уделено отдельное внимание, здесь упомянем также пару работ, в которых были получены схожие результаты по донорству субгеномов В и G. Так, рестриктазный профиль ДНК хлоропластов нескольких видов полиплоидных пшениц рядов *turgidum-aestivum* и *timopheevii-zhukovskiyi* вместе с эгилопсами из секции *Sitopsis* и некоторыми другими позволил авторам (Ogihara, Tsunewaki, 1988) прийти к заключению, что ни *Ae. speltooides*, ни *Ae. bicornis*, ни *Ae. sharonensis* не могли быть донором цитоплазмы для полиплоидных пшениц, а возможно им был *Ae. longissima* (сейчас мы знаем, что это не так). Другой вывод был сделан для ряда *timopheevii-zhukovskiyi*, гласящий, что только *Ae. aucheri* показал с этими полиплоидными пшеницами идентичный профиль.

При исследовании АТ-богатого семейства тандемных повторов ядерной ДНК было получено косвенное доказательство того, что *Ae. longissima* не является донором В субгена мягкой пшеницы, поскольку последний вид получил эти повторы

с субгеномом D от *Ae. tauschii* (Никоноров и др., 1997). Ранее вариации нуклеотидных последовательностей других повторяющихся элементов ДНК, позволили сделать заключение, что *Ae. speltooides* проявляет большее сходство с *T. timopheevii*, тогда как пшеницы из ряда *turgidum-aestivum* ближе к эгилопсам из подсекции *Emarginata*, к которой в частности относится и *Ae. longissima* (Dvorak, Zhang, 1990). С помощью RAPD-анализа было показано, что субгеномы В и G происходят от *Ae. speltooides*, но от различных представителей этого вида (Khlestkina, Salina, 2001). Анализ эффективности спаривания хромосом в гибридных комбинациях *T. timopheevii* × *Ae. speltooides*, *T. turgidum* × *Ae. speltooides*, а также некоторых других, показал, что для субгена G с геномом S спаривание происходит с гораздо большей частотой по сравнению с парой В и S (Rodriguez et al., 2000), что свидетельствует о большей близости субгена S *Ae. speltooides* к субгену G, нежели к субгену В. Причем в этой работе *Ae. speltooides* выступал в качестве отцовской формы, что для изучения спаривания хромосом никакого значения не имело, однако донора материнского генома и соответственно донора ядерного субгена гораздо удобнее устанавливать путем анализа наследования хлоропластного генома. К тому же выяснение вопроса: какие виды пшениц и эгилопсов послужили материнскими формами при образовании аллополиплоидов, представляет для генетиков и селекционеров особый интерес. Иными словами, крайне важно знать кому в тетра- и гексаплоидных видах принадлежат митохондриальный и хлоропластный геномы, или плазмон. В 1966 г. Кихара выдвинул предположение, что материнским растением при образовании тетраплоидов с геномами АВ послужил *Ae. speltooides*. Оно было основано на наблюдениях, что успешное скрещивание этого вида с однозернянкой удавалось лишь в тех случаях, когда последняя выступала в качестве отцовской формы (Kihara, 1966).

Полиморфизм длины рестриктазных фрагментов (ПДРФ) ДНК, выделенной из изолированных хлоропластов и митохондрий ряда видов пшенично-эгилопсного комплекса, показал, что их плазмоны образуют несколько кластеров. Так, однозернянки, диплоидный эгилопс *Ae. tauschii*, полиплоидные пшеницы имеют различающиеся между собой хлоропластные и митохондриальные геномы, тогда как плазмоны *Ae. speltooides*, мягкой и твердой пшениц, а также *T. timopheevii* на филогенетическом древе образуют единый кластер (Ogihara, Tsunewaki, 1988; Terachi, Tsunewaki, 1992; Wang et al., 1997), что служит довольно убедительным доказательством, что при происходивших в ходе эволюции скрещиваниях в обоих рядах *turgidum-aestivum* и *timopheevii-zhukovskiyi* материнскими формами служил *Ae. speltooides*. При исследовании у *Ae. speltooides* гена транскрипционного фактора *DREB1* было предположено суще-

ствование двух разных предков *Ae. speltoides* и при этом показано, что вероятным донором субгенома В является *Ae. speltoides* PI486264, у которого обнаружена 100%-ная идентичность с последовательностью *DREB1* на хромосоме 3В *T. aestivum* (Xu et al., 2019).

Основываясь на результатах преимущественно своих предыдущих работ по изучению ПДРФ полиморфизма плазмонов и геномов пшениц и эгилопсов, Цуневаки (Tsunewaki, 2009) предложил схему ядерно-цитоплазматических отношений в пшенично-эгилопсном комплексе, которая после появления новых данных в виде нуклеотидных последовательностей полных хлоропластных геномов многих видов пшениц и эгилопсов принципиально не изменилась.

Безусловно, выяснение вопросов донорства субгеномов у пшениц в конкретные моменты времени зависели от технологических возможностей. Так, с помощью метода секвенирования ДНК по Сэнгеру были изучены фрагменты пластомеров ряда видов пшениц и эгилопсов, большей частью 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, Kawahara, 2005). Здесь нужно заметить, что обнаружение в гексаплоидных видах присутствия аналогичного хлоропластного генома свидетельствует, что при дальнейших скрещиваниях тетраплоида с *Ae. tauschii* последний служил отцовской формой. В работе отечественных авторов (Golovpina et al., 2007), наряду с большим числом видов пшенично-эгилопсного комплекса, исследовалась и *Ae. speltoides*, секвенирование участка хлоропластных генов которых позволило построить филогенетическое древо, на котором данный вид эгилопса оказался в одной кладе с видами полиплоидных пшениц ряда *timopheevii*–*zhukovskyi*, тогда как мягкая пшеница и прочие виды ряда *turgidum*–*aestivum* сформировали отдельную кладу. Проведенный в другой работе анализ 17 секвенированных локусов хлоропластного генома большого числа видов эгилопсов и мягкой пшеницы показал, что из секции *Sitopsis* близким к *T. aestivum* оказался лишь *Ae. speltoides* (Haider, 2012).

Однако подобные данные в виде секвенирования коротких участков пластидного генома носят до некоторой степени фрагментарный характер и не могут по точности сравниться с анализом нуклеотидных последовательностей полных хлоропластных геномов, который стал возможным благодаря появлению высокопроизводительных методов секвенирования новых поколений. К настоящему времени секвенировано уже несколько десятков полных хлоропластных геномов ряда видов пшенично-эгилопсного комплекса проливших дополнительный свет на филогению полиплоидных форм, и опубликовано немало статей, но коснемся лишь имеющих отношение к субгеномам В и G.

Впервые полный хлоропластный геном *T. aestivum* (сорт Chinese Spring) был секвенирован японскими исследователями в 2000 г. (Ogihara et al., 2000). Его размер был определен как 134 540 п.н. Позднее он был уточнен и оказался равным 134 545 п.н. (Ogihara et al., 2002). Однако следующих полных хлоропластных геномов пшениц и эгилопсов пришлось ждать более 10 лет. Миддлтон с соавт. (Middleton et al., 2014) секвенировали 11 геномов, принадлежащих диплоидным пшеницам *T. urartu*, *T. boeoticum* и *T. monococcum*, двум диплоидным эгилопсам – потенциальным донорам субгеномов полиплоидных пшениц *Ae. speltoides* и *Ae. tauschii*, еще двум видам эгилопсов *Ae. cylindrica* и *Ae. geniculata* Roth, а также некоторым видам из трибы пшеницевых. Проведенный в цитируемой статье анализ нуклеотидных последовательностей секвенированных геномов позволил подсчитать время расхождения этих видов в эволюции, составившее до нескольких миллионов лет. При этом такие довольно близкие виды, как *T. urartu* и *T. boeoticum*, разошлись, по их мнению, приблизительно 570 тыс. л. н. В том же году была опубликована статья других авторов (Gornicki et al., 2014), сообщивших о секвенировании 13 полных хлоропластных геномов пшениц и эгилопсов следующих видов: *T. aestivum* ssp. *aestivum* cv. CS и ssp. *spelta*; *T. turgidum* ssp. *carthlicum*, ssp. *durum* и ssp. *dicoccoides*; *Ae. speltoides* ssp. *ligustica* и ssp. *speltoides*; *T. timopheevii* ssp. *armeniicum*; *Ae. bicornis*; *Ae. searsii*; *Ae. sharonensis*; *Ae. longissima*; *Ae. kotschyi* Boiss.; *T. urartu*; *Ae. tauschii*. Построенное филогенетическое древо показало, что виды и подвиды *T. turgidum* и *T. aestivum* формируют отдельную кладу. При этом подвиды *Ae. speltoides* расположились ближе к *T. timopheevii*. Виды *T. urartu* и *Ae. tauschii* расположились между ними и видами эгилопсов из подсекции *Emarginata*, которая оказалась очень удалена от обоих рядов полиплоидных пшениц. В следующем году было сообщено о секвенировании четырех полных пластомеров пшениц из местной группы Зандури – *T. monococcum* var. *hornemaniai*, *T. timopheevii*, *T. zhukovskyi* и *T. araraticum* (Gogniashvili et al., 2015). Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей этих видов показал высокое сходство хлоропластных геномов *T. timopheevii* и *T. zhukovskyi*, что неудивительно, поскольку первый вид выступил в качестве материнской формы при образовании второго. Дикая пшеница *T. araraticum* отличалась от *T. timopheevii* несколько большим числом замен и инделов.

Другими авторами (Bernhardt et al., 2017) были секвенированы полные хлоропластные геномы представителей трибы *Triticeae* (53 вида из 15 родов), и при построении филогенетического древа несколько образцов *Ae. speltoides* оказались расположенными вблизи от *T. timopheevii*, *T. zhukovskyi*, *T. kiharae* и несущими как известно субгеномы G, тогда как *T. turgidum* и *T. aestivum* с субгеномами В отстояли дальше. Что касается прочих видов секции *Sitopsis*, ранее некоторыми авторами рассматривавшимися в качестве возможных доноров

субгенома В, то они оказались очень далеко от всех вышеупомянутых видов. Схожий результат был получен при секвенировании полных хлоропластных геномов довольно большого числа видов из трибы Triticeae, включая основные виды пшенично-эгилопсного комплекса (Chen et al., 2020). Так, проведенное ими сравнение нуклеотидных последовательностей полных хлоропластных геномов еще раз показало, что *Ae. speltooides* гораздо ближе к ряду пшениц *timopheevii*–*zhukovskyi*, нежели к *turgidum*–*aestivum*. При этом остальные виды секции Sitopsis весьма удалены от них и располагаются на филогенетическом древе ближе к *Ae. tauschii*. Аналогичный результат был получен при секвенировании и анализе полных хлоропластных геномов 5 видов эгилопсов и 11 видов пшениц, из которых непосредственно пшеничными, а не эгилопсными геномами являлись всего три – *T. urartu*, *T. monococcum* ssp. *monococcum* и *T. monococcum* ssp. *aegilopoides* (Fu, 2021). При этом было определено, что тетраплоидная полба и гексаплоидная хлебная пшеница разошлись 8200–11 200 л. н. Недавно секвенированы хлоропластные геномы *T. turgidum* ssp. *durum* и *T. sphaerococcum* Percival, которые на филогенетическом древе, построенном путем привлечения в анализ других полных хлоропластных геномов пшениц и эгилопсов, оказались, как и ожидалось, среди своих ближайших сородичей – *T. aestivum* и *T. turgidum* (Lubna et al., 2022).

Конечно, в связи с филогенией пшениц представляет большой интерес информация о полных ядерных геномах потенциальных доноров субгенома В полиплоидных пшениц. Так, в 2022 г. было сообщено о завершении полногеномного секвенирования ряда видов секции Sitopsis. Первым видом с полностью секвенированным геномом оказался *Ae. sharonensis* (Yu et al., 2022). Размер генома составил около 6.7 млрд п.н., при этом проведенный анализ всех хромосом при установлении порога идентичности в 90% показал, что все субгеномы мягкой пшеницы имеют схожие уровни совпадения – 84.5% с субгеномом А, 85.9% с субгеномом В и 88.4% с субгеномом D, что лишнее раз доказывает, что виды подсекции Emarginata филогенетически ближе к *Ae. tauschii*.

В работе (Avni et al., 2022) представлена аннотация полных геномов трех эгилопсов: *Ae. speltooides*, *Ae. longissima* и *Ae. sharonensis*, размеры которых оказались 5.13, 6.70 и 6.71 млрд п.н. соответственно. Авторы отметили, что геномы последних двух видов высокогомологичны друг другу, что в целом неудивительно, поскольку многие ботаники считают второй подвидом первого. Большой интерес представляет полный геном *Ae. speltooides*, поскольку этот вид наиболее близок к донорам субгеномов В и особенно G полиплоидных пшениц. Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей показал, что геном *Ae. speltooides* по сравнению с субгеномами А и D гораздо ближе к субгеному В пшениц ряда *turgidum*–*aestivum*, однако не настолько идентичен, как это имеет ме-

сто в случае субгенома D и *Ae. tauschii*, о чем говорилось выше. При этом на построенном филогенетическом древе *Ae. speltooides* расположился в одной кладе с мягкой и твердой пшеницами, включая дикую полбу, тогда как *Ae. longissima* и *Ae. sharonensis* оказались близки к *Ae. tauschii* и субгеному D мягкой пшеницы.

Сообщено о сборке нуклеотидных последовательностей полных геномов на уровне хромосом пяти видов секции Sitopsis – *Ae. bicornis*, *Ae. longissima*, *Ae. searsii*, *Ae. sharonensis* и *Ae. speltooides*, а также о частичной сборке генома еще одного эгилопса *Am. muticum* (Li et al., 2022). При этом размеры их полных геномов варьировали от 4.11 до 5.89 млрд п.н., что заметно меньше, чем указывалось в цитированных выше работах (Avni et al., 2022; Yu et al., 2022). Тем не менее, было определено, что вероятным донором субгенома В мягкой пшеницы является отдельный и, скорее всего, вымерший диплоидный вид, который произошел от прародителя линии генома В, от которого на сегодняшний день сохранились только *Ae. speltooides* и *Am. muticum*. Также в статье предположены три возможных сценария возникновения донора субгенома В. Во-первых, предковая линия субгенома В вероятнее всего, произошла в результате гибридизации минимум четырех различных диплоидных видов, а именно *Ae. speltooides*, *Am. muticum*, предшественника В субгенома гексаплоидной мягкой пшеницы и предшественника субгенома G пшеницы *T. timopheevii*. Во-вторых, субгеном В может иметь монофилетическое происхождение от диплоидных видов, ныне вымерших или еще не обнаруженных, но филогенетически наиболее близких к современному *Ae. speltooides*. В-третьих, возможно, что диплоидный предшественник субгенома В мог быть генетически интрогрессирован с другими эгилопсами до его гибридизации с *T. urartu*, что в конечном счете привело к появлению полиплоидной пшеницы. Авторы (Li et al., 2022) пришли также к выводу, что *Ae. speltooides* не является прямым донором субгенома В, и, скорее всего, донором был какой-то вымерший диплоидный вид эгилопсов. Из полученных данных следует, что донором субгенома В является диплоидный вид, который дивергировал от *Ae. speltooides* 4.49 млн л. н., и в геноме которого произошла генетическая интрогрессия от видов секции Sitopsis линии D до его гибридизации с *T. urartu*. К тому же, они сочли, что субгеном G происходит все же от какого-то другого диплоидного эгилопса, а не от *Ae. speltooides*. При этом авторы (Li et al., 2022) выдвигают вполне обоснованный вопрос: почему так случилось, что диплоидные виды-предшественники субгеномов В и G вымерли, тогда как два их родственных вида *Ae. speltooides* и *Am. muticum* сохранились? Возможно, что диплоидные доноры были вытеснены своими более приспособленными тетраплоидными потомками или же доноры геномов В и G еще не найдены. Последнее возможно, но очень маловероятно, поскольку поиски таковых велись на протяжении многих лет.

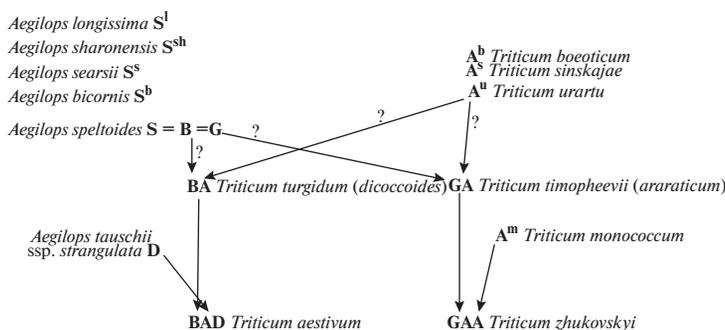


Рис. 1. Предположительная схема филогенетических взаимоотношений в пшенично-эгилопсном комплексе с указанием потенциальных доноров субгеномов B, G, A и D.

Ранее для тех же пяти видов секции Sitopsis, включая подвиды *Ae. speltoides* ssp. *speltoides* и ssp. *ligustica* (всего 19 образцов) проведено секвенирование их транскриптомов, показавшее при сравнении нуклеотидных последовательностей с известными геномами и субгеномами видов пшенично-эгилопсного комплекса из ряда *turgidum*–*aestivum* и секции Sitopsis, что все образцы *Ae. speltoides* образовали на филогенетическом древе самостоятельную ветвь, расположенную в одной кладе с *T. aestivum* и *T. turgidum* (Miki et al., 2019). Что касается эгилопсов подсекции Emarginata, то они в том же древе сформировали собственную кладу, расположившуюся вблизи от *Ae. tauschii*, что можно было видеть и раньше при сравнениях различных генетических систем, проводившихся многими авторами.

Несмотря на большой прогресс в идентификации донора субгенома В мягкой пшеницы актуальность дальнейшего поиска наиболее близкого к этому гипотетическому виду эгилопсов – одному из предков полиплоидных пшениц среди современных видов секции Sitopsis, а точнее подсекции Truncata по-прежнему сохраняется.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мягкая пшеница *T. aestivum* ($2n = 6x = 42$, ВВААDD) представляет собой продукт двух крупных раундов гибридного видообразования, первый из которых произошел, по-видимому, между близким к *T. urartu* видом ($2n = 2x = 14$, AA) и видом, близким к *Ae. speltoides* ($2n = 2x = 14$, SS), примерно 0.5–0.36 млн л. н., что привело к возникновению дикой полбы *T. dicoccoides* ($2n = 4x = 28$, ВВАА), из которой в результате одомашнивания и дальнейшей селекции была получена твердая пшеница *T. durum*. Вторая гибридизация произошла между неким тетраплоидом ($2n = 4x = 28$, ВВАА) и *Ae. tauschii* ($2n = 2x = 14$, DD) около 10000 л. н., что привело к появлению гексаплоидной мягкой пшеницы. Такой существенной разницей во времени этих двух скрещиваний и могут объясняться трудности в поисках доноров субгеномов А и В,

тогда как с определением донора субгенома D больших проблем не возникло, поскольку он мало изменился по сравнению с исходной формой.

В последнее время продолжается накопление новых данных о происхождении субгеномов В, А и D мягкой гексаплоидной пшеницы, что говорит об актуальности этого направления исследований, однако, нерешенных вопросов, остающихся в этой области, еще немало. Тем не менее, можно сделать окончательный вывод, что донора(ов) субгенома А следует искать среди диплоидных пшениц. При этом нельзя исключать участие в формировании полиплоидных пшениц рядов *turgidum*–*aestivum* и *timopheevii*–*zhukovskyi* разных доноров субгеномов А (помимо третьего генома A^m *T. zhukovskyi*, принадлежащего *T. monococcum*), что вне всякого сомнения имеет место в случае с донорами субгеномов В и G. Вопрос донорства субгенома В тоже окончательно не решен, однако его точно больше не нужно искать среди представителей подсекции Emarginata секции Sitopsis, поскольку он(и) происходи(я)т от видов/подвидов подсекции Truncata, в которую входит *Ae. speltoides*, считающийся высокополиморфным видом, имеющим немало подвидов, и возможно на нуклеотидном уровне (полногеномном – дающим наиболее точные ответы) еще не исследованы нужные образцы. Однако непосредственные доноры субгеномов А и В на сегодняшний день могли вымереть, что с одной стороны весьма сомнительно, а с другой – вполне вероятно, поскольку они произрастали на одной территории, и более приспособленные тетраплоиды действительно могли вытеснить своих прародителей. Что касается субгенома D, то тут вопрос уже решен: донором является *Ae. tauschii*, осталось лишь уточнить какие конкретные линии *Ae. tauschii* (если конечно таковое будет возможно) участвовали в его образовании. Таким образом, предполагаемая схема происхождения полиплоидных видов пшениц с участием различных субгеномов может выглядеть, как представлено на рис. 1.

Возвращаясь к вопросу родовых обозначений в пшенично-эгилопсном комплексе, исходя из нуклеотидных последовательностей ядерного и пластидного геномов, логично будет ликвидировать подсекцию *Truncata* и переименовать, по крайней мере, *Aegilops speltoides* в *Triticum speltoides*.

Считается, что генетическое разнообразие мягкой пшеницы, по сравнению с ее диплоидными предшественниками, было значительно снижено из-за прохождения “бутылочного горлышка” в процессе одомашнивания. Более того, генетическое разнообразие пшеницы было частично утрачено в результате замены местных стародавних сортов современными элитными сортами в течение ста последних лет селекции. Поэтому знания доноров субгеномов дадут возможность использовать все многообразие предковых диплоидных форм для создания новых вариантов синтетических пшениц. Дальнейшее изучение (не только *T. aestivum*, но и других видов трибы пшеницевых) наряду с секвенированием и анализом пластов, хондриомов, ядерных геномов поможет планировать и осуществлять проекты по получению новых сортов, гибридов, различных полиплоидов, а также мутантных, трансгенных и редактированных растений пшеницы с улучшенными хозяйственно-полезными признаками. Выше уже говорилось о привлечении в скрещивания образцов *Ae. tauschii*, лишенных нежелательного 33-мерного пептида в составе глиадинов, для создания новых синтетических пшениц – аналогов *T. aestivum*, не вызывающих целиакию. Также стоит обратить внимание на использование *Ae. tauschii* при создании синтетических пшениц, являющихся аналогом *T. aestivum* и характеризующихся некими улучшенными характеристиками, присущими тетраплоидным формам. Например, путем гибридизации *Ae. tauschii* с разными материнскими формами *T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) Husn., характеризующимися прочной соломиной, устойчивой к полеганию, были созданы четыре новые линии “мягкой пшеницы”, в которые передался этот полезный признак (Liang et al., 2022).

При этом нельзя забывать о пшеницах ряда *timopheevii*–*zhukovskyi*, который в силу своей “эволюционной молодости” способен подарить человечеству потенциально высокоэффективные возделываемые сорта, но для этого необходимо искусственно ускорить видообразование в нем, чему уже есть примеры в прошлом, но новые виды необходимо продолжать создавать. И в этой связи нельзя не обратить внимание на недавнюю работу Е.Д. Бадаевой с соавт., которые провели широкомасштабное исследование этой группы пшениц (Badaeva et al., 2022). По-видимому, одной из ближайших задач в триктологии должно стать установление нуклеотидных последовательностей полных геномов тетраплоидной *T. timopheevii* и гексаплоидной *T. zhukovskyi* пшениц из одноименного ряда.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование А.Р. Кулуева и А.В. Чемериса выполнено в рамках государственного задания № 122030200143-8, работа Б.Р. Кулуева поддержана грантом Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1066 от 28 сентября 2021 г).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вавилова В.Ю., Конопацкая И.Д., Блинов А.Г., Гончаров Н.П. Эволюция гена *Br1-A* у диплоидных видов пшениц рода *Triticum* L. // Генетика. 2020. Т. 56. № 5. С. 609–614.
- Головнина К.А., Кондратенко Е.Я., Блинов А.Г., Гончаров Н.П. Филогения А-геномов диких и возделываемых видов пшениц // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1540–1547.
- Гончаров Н.П., Головнина К.А., Кондратенко Е.Я. и др. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monocosmum* // Генетика. 2007. Т. 43. № 11. С. 1248–1256.
- Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф. Новое в эволюции и систематике пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1981. № 2. С. 6–9.
- Жуковский П.М. Критико-систематический обзор видов рода *Aegilops* // Тр. по прикл. бот. и селек. 1928. Т. 19. № 2. С. 417–609.
- Кирьянова О.Ю., Кулуев Б.Р., Кулуев А.Р. и др. Мультиплексный *in silico* RAPD-анализ ряда родственных растений с отличающимися размерами геномов и перспективы такого подхода для ДНК-паспортизации сортов сельскохозяйственных растений // Биомика. 2020. Т. 12. № 2. С. 194–210.
- Конарев А.В., Гаврилюк И.П., Мигушова Э.Ф. Дифференциация диплоидных пшениц по данным иммунохимического анализа глиадина // Докл. ВАСХНИЛ. 1974а. Т. 6. С. 12.
- Конарев В.Г., Хакимова А.Г., Гаврилюк И.П., Мигушова Э.Ф. Дифференциация генома D по данным электрофоретического и иммунохимического анализа глиадина *Aegilops squarrosa* L. (*Ae. tauschii* Coss.) // С.-х. биол. 1974б. Т. 9. № 3. С. 352–358.
- Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Пенева Т.И. и др. О природе и происхождении геномов пшеницы по данным биохимии и иммунохимии белков зерна // С.-х. биол. 1976. Т. 11. № 5. С. 656–665.
- Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Молекулярно-генетическое исследование *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. с помощью RAPD-анализа и путем сравнения нуклеотидных последовательностей варибельного межгенного участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома и интрона

- гена гистона H3.2 // Экол. генетика. 2018. Т. 16. № 1. С. 53–59.
- Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А. и др. Филогенетические взаимоотношения в пшенично-эгилопсом альянсе через призму хлоропластного генома // Биомика. 2020. Т. 12. № 4. С. 532–544.
- Матниязов Р.Т., Чемерис Д.А., Кулуев А.Р., Чемерис А.В. Современные представления о родственных взаимоотношениях в пшенично-эгилопсом альянсе // Биомика. 2016. Т. 8. № 4. С. 297–310.
- Мигушова Э.Ф. К вопросу о происхождении геномов пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 1975. Т. 55. № 3. С. 3–26.
- Никоноров Ю.М., Вильданов И.М., Чемерис А.В., Вахитов В.А. Нуклеотидная последовательность и геномная организация повторяющейся единицы АТ-богатого семейства повторов диплоидной пшеницы *Triticum monocossum* L // Генетика. 1997. Т. 33. С. 1649–1654.
- Пенева Т.И., Мигушова Э.Ф. Структура генома S (B) эгилопсов группы Sitopsis по данным электрофоретического и иммунохимического анализа глиадинов // Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 1973. Т. 52. № 1. С. 178–192.
- Светозарова В.В. О втором геноме *Triticum timopheevi* Zhuk. // ДАН СССР. 1939. Т. 23. № 5. С. 472–476.
- Филатенко А.А., Куркиев У.К. Пшеница Синской (Новый вид – *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 1975. Т. 54. № 1. С. 239–241.
- Alonge M., Shumate A., Puiu D. et al. Chromosome-scale assembly of the bread wheat genome reveals thousands of additional gene copies // Genetics. 2020. V. 216. № 2. P. 599–608.
- Asakura N., Mori N., Nakamura C., Ohtsuka I. Genotyping of the *Q* locus in wheat by a simple PCR-RFLP method // Genes Genet. Syst. 2009. V. 84. P. 233–237.
- Avni R., Nave M., Barad O. et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication // Science. 2017. V. 357. № 6346. P. 93–97.
- Avni R., Lux T., Minz-Dub A. et al. Genome sequences of three *Aegilops* species of the section Sitopsis reveal phylogenetic relationships and provide resources for wheat improvement // Plant J. 2022. V. 110. № 1. P. 179–192.
- Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species // Genome. 1996. V. 39. P. 1150–1158.
- Badaeva E.D., Konovalov F.A., Knüpfner H. et al. Genetic diversity, distribution and domestication history of the neglected *GGAtAt* gene pool of wheat // Theor. Appl. Genet. 2022. V. 135. P. 755–776.
- Baidouri M., Murat F., Veysiere M. et al. Reconciling the evolutionary origin of bread wheat (*Triticum aestivum*) // New Phytol. 2017. V. 213. P. 1477–1486.
- Bernhardt N., Brassac J., Kilian B., Blattner F. Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within Triticeae // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17. P. 141.
- Brandolini A., Vaccino P., Boggini G. et al. Quantification of genetic relationships among A genomes of wheats A // Genome. 2006. V. 49. P. 297–305.
- Caldwell K.S., Dvorak J., Lagudah E.S. et al. Sequence polymorphism in polyploid wheat and their D-genome diploid ancestor // Genetics. 2004. V. 167. № 2. P. 941–947.
- Castagna R., Saponaro C., Pogna N. et al. Allelic variation at the *Gli-Alm*, *Gli-A2m* and *Glu-Alm* loci and breadmaking quality in diploid wheat *Triticum monococcum* // Genet. Res. Camb. 1995. V. 66. P. 127–137.
- Chen W.J., Yan H., Wang Y. et al. Evolutionary patterns of plastome uncover diploid-polyploid maternal relationships in Triticeae // Mol. Phylogenet. Evol. 2020. V. 149. № 106838. P. 1–10.
- Dizkirci A., Kansu C., Onde S. Molecular phylogeny of *Triticum* and *Aegilops* genera based on ITS and *matK* sequence data // Pakistan J. Botan. 2016. V. 48. P. 143–153.
- Dvorak J., Zhang H.-B. Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on the phylogeny of the B and G genomes // PNAS USA. 1990. V. 87. P. 9640–9644.
- Dvorak J., Zhang H.-B. Reconstruction of the phylogeny of the genus *Triticum* from variation in repeated nucleotide sequences // Theor. Appl. Genet. 1992. V. 84. P. 419–429.
- Dvorak J., Terlizzi P., Zhang H.-B., Resta P. The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species // Genome. 1993. V. 36. P. 21–31.
- Dvorak J., Luo M.-C., Yang Z.-L., Zhang H.-B. The structure of the *Aegilops tauschii* gene pool and the evolution of hexaploid wheat // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. P. 657–670.
- Eig A. Monographisch – Kritische Uebersicht der Gattung *Aegilops* // Repert. Spec. Nov. Reg. Veg. Beih. Berlin. 1929. V. 55. P. 228.
- Feldman M., Sears R. The wild gene resources of wheat // Sci. Am. 1981. № 1. P. 98–109.
- Fu Y.B. Characterizing chloroplast genomes and inferring maternal divergence of the *Triticum*–*Aegilops* complex // Sci. Rep. 2021. V. 11. № 1 (15363). P. 1–15.
- Gaurav K., Arora S., Silva P. et al. Evolution of the bread wheat D-subgenome and enriching it with diversity from *Aegilops tauschii* // bioRxiv. 2021. P. 1–63.
- Gerlach W.L., Miller T.E., Flavell R.B. The nucleolus organizers of diploid wheats revealed by *in situ* hybridization // Theor. Appl. Genet. 1980. V. 58. № 3–4. P. 97–100.
- Glémin S., Scornavacca C., Dainat J. et al. Pervasive hybridizations in the history of wheat relatives // Sci. Adv. 2019. V. 5. № 5. P. 1–10.
- Gogniashvili M., Naskidashvili P., Bedoshvili D. et al. Complete chloroplast DNA sequences of Zanduri wheat (*Triticum* spp.) // Gen. Res. Crop. Evol. 2015. V. 62. P. 1269–1277.
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G. et al. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. // Plant Syst. Evol. 2007. V. 264. P. 195–216.
- Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future // Plant. Syst. Evol. 2011. V. 295. P. 1–11.
- Goncharov N.P., Golovnina K.A., Kilian B. et al. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // Bios. Orig. Evol. Boston, MA / Eds N. Dobretsov et al. 2008. C. 407–419.
- Gornicki P., Zhu H., Wang J. et al. The chloroplast view of the evolution of polyploid wheat // New Phytol. 2014. V. 204. P. 704–714.
- 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.

- Guo W., Xin M., Wang Z. et al. Origin and adaptation to high altitude of Tibetan semi-wild wheat // Nat. Commun. 2020. V. 11. Art. 5085. P. 1–12.
- Haider N. Evidence for the origin of the B genome of bread wheat based on chloroplast DNA // Turk. J. Agric. Forest. 2012. V. 36. P. 13–25.
- Haider N. The origin of the B-genome of bread wheat (*Triticum aestivum* L. // Генетика. 2013. Т. 49. № 3. С. 263–274.
- Hutchinson J., Miller T.E. The nucleolar organisers of tetraploid and hexaploid wheats revealed by *in situ* hybridisation // Theor. Appl. Genet. 1982. V. 61. P. 285–288.
- Huynh S., Marcussen T., Felbera F., Parisod C. Hybridization preceded radiation in diploid wheats // Mol. Phylogenet. Evolution. 2019. V. 139. № 106554. P. 1–10.
- International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome // Science. 2018. V. 361. № 6403. P. 1–13.
- Jenkins J.A. Chromosome homologies in wheat and *Aegilops* // Am. J. Bot. 1929. V. 16. P. 238–245.
- Johnson B.L., Dhaliwal H.S. *Triticum urartu* and genome evolution in the tetraploid wheats // Am. J. Bot. 1978. V. 65. P. 907–918.
- Khlestkina E.K., Salina E.A. Genome-specific markers of tetraploid wheats and their putative diploid progenitor species // Plant Breed. 2001. V. 120. P. 227–232.
- Kihara H. About cytological studies on some cereals // Bot. Mag. (Tokyo). 1919. V. 33. P. 17–38.
- Kihara H. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare* // Agricul. Horticult. 1944. V. 19. P. 13–14.
- Kihara H. Factors affecting the evolution of common wheat // Ind. J. Genet. Pl. Breed. 1966. V. 26A. P. 14–28.
- Kilian B., Ozkan H., Deusch O. et al. Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. № 1. P. 217–227.
- Levy A.A., Feldman M. Evolution and origin of bread wheat // Plant Cell. 2022. V. 4. P. 1–19.
- Li L.F., Zhang Z.B., Wang Z.H. et al. Genome sequences of five Sitopsis species of *Aegilops* and the origin of polyploid wheat B subgenome // Mol. Plant. 2022. V. 15. № 3. P. 488–503.
- Liang D., Zhang M., Liu X. et al. Development and identification of four new synthetic hexaploid wheat lines with solid stems // Sci. Rep. 2022. V. 12. № 1 (4898). P. 1–13.
- Lilienfeld F., Kihara H. Genomanalyse bei *Triticum* and *Aegilops*. V. *Triticum timopheevi* Zhuk. // Cytologia (Tokyo). 1934. V. 6. P. 87–122.
- Ling H.Q., Dvorak J., Zhao S. et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* // Nature. 2013. V. 496. P. 87–90.
- Ling H.Q., Ma B., Liang C. Genome sequence of the progenitor of wheat A subgenome *Triticum urartu* // Nature. 2018. V. 557. P. 424–428.
- Lubna A.S., Jan R., Khan A.L. et al. The plastome sequences of *Triticum sphaerococcum* (ABD) and *Triticum turgidum* subsp. *durum* (AB) exhibit evolutionary changes, structural characterization, comparative analysis, phylogenomics and time divergence // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. № 5 (2783). P. 1–21.
- Luo M.-C., Gu Y., You F. et al. A 4-gigabase physical map unlocks the structure and evolution of the complex genome of *Aegilops tauschii*, the wheat D-genome progenitor // PNAS USA. 2013. V. 110. № 19. P. 7940–7945.
- Luo M.-C., Gu Y., Puiu D. et al. Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii* // Nature. 2017. V. 551. P. 498–502.
- Maccaferri M., Harris N.S., Twardziok S.O. et al. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets // Nat. Genet. 2019. V. 51. P. 885–895.
- Mandy G. New concept of the origin of *Triticum aestivum* L. // Acta Agro. Hung. 1970. V. 19. P. 413–418.
- Marcussen T., Sandve S., Heier L. et al. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat // Science. 2014. V. 345. P. 1–4.
- McFadden E., Sears E. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives // J. Hered. 1946. V. 37. P. 81–89.
- Middleton C., Senerchia N., Stein N. et al. 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. P. 1–12.
- Miki Y., Yoshida K., Mizuno N. et al. Origin of wheat B-genome chromosomes inferred from RNA sequencing analysis of leaf transcripts from section Sitopsis species of *Aegilops* // DNA Res. 2019. V. 26. № 2. P. 171–182.
- Mizuno N., Yamasaki M., Matsuoka Y.S. et al. Population structure of wild wheat D-genome progenitor *Aegilops tauschii* Coss.: implications for intraspecific lineage diversification and evolution of common wheat // Mol. Ecol. 2010. V. 19. № 5. P. 999–1013.
- Nyine M., Adhikari E., Clinesmith M. et al. The aptotype-based analysis of *Aegilops tauschii* introgression into hard red winter wheat and its impact on productivity // Traits. Front Plant Sci. 2021. V. 12. № 716955. P. 1–16.
- Ogihara Y., Tsunewaki K. Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis // Theor. App. Gen. 1988. V. 76. P. 321–332.
- Ogihara Y., Isono K., Kojima T. et al. Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.) chloroplast genome: complete sequence and contig clones // Plant Mol. Biol. Report. 2000. V. 18. P. 243–253.
- Ogihara Y., Isono K., Kojima T. et al. Structural features of a wheat plastome as revealed by complete sequencing of chloroplast DNA // Mol. Genet. Genom. 2002. V. 266. P. 740–746.
- 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.
- Pathak G.N. Studies in the cytology of cereals // J. Genet. 1940. V. 39. P. 437–467.
- Petersen G., Seberg O., Yde M., Berthelsen K. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*) // Mol. Phylogenet. Evol. 2006. V. 39. № 1. P. 70–82.
- Riley R., Unrau J., Chapman V. Evidence on the origin of the B genome of wheat // Heredity. 1958. V. 49. P. 91–98.
- Rodriguez S., Maestra B., Perera E. et al. Pairing affinities of the B- and G-genome chromosome of polyploid wheats with those of *Aegilops speltoides* // Genome. 2000. V. 43. P. 814–819.

- Sakamura T. Kurze mitteilung über die chromosomenzahlen und die verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-arten // Bot. Mag. (Tokyo). 1918. V. 32. P. 150–153.
- Sarkar P., Stebbins G.L. Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat // Am. J. Bot. 1956. V. 43. P. 297–304.
- Schaart J.G., Salentijn E.M.J., Goryunova S.V. et al. Exploring the alpha-gliadin locus: the 33-mer peptide with six overlapping coeliac disease epitopes in *Triticum aestivum* is derived from a subgroup of *Aegilops tauschii* // Plant J. 2021. V. 106. № 1. P. 86–94.
- Schulz A. Die Geschichte der kultivierten Getreide // Halle. 1913. P. 134.
- Su Q., Liu L., Zhao M. et al. The complete chloroplast genomes of seventeen *Aegilops tauschii*: genome comparative analysis and phylogenetic inference // Peer J. 2020. V. 8. P. 1–19.
- Terachi T., Tsunewaki K. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasms of *Triticum* and *Aegilops*. VIII. Mitochondrial RFLP analyses using cloned genes as probes // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 917–931.
- Tsunewaki K. Plasmon analysis in the *Triticum*–*Aegilops* complex // Breed. Sci. 2009. V. 59. № 5. P. 455–470.
- Upadhy M.D., Swaminathan M.S. Genome analysis in *Triticum zhukovskyi*, a new hexaploid wheat // Chromosoma. 1963. V. 14. P. 589–600.
- van Campenhout C., Stappen J., Volckaert G. The specific isolation of complete 5S rDNA units from chromosome 1A of hexaploid, tetraploid, and diploid wheat species using PCR with head-to-head oriented primers // Genome. 2001. V. 44. P. 529–538.
- Waines J.G., Barnhart D. Biosystematic research in *Aegilops* and *Triticum* // Hereditas. 1992. V. 116. P. 207–212.
- 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 // PNAS USA. 1997. V. 94. P. 14570–14577.
- Wang J., Luo M.-C., Chen Z. et al. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat // New Phytol. 2013. V. 198. № 3. P. 925–937.
- Wang L., Zhu T., Rodriguez J.C. et al. *Aegilops tauschii* genome assembly Aet v5.0 features greater sequence contiguity and improved annotation // G3 (Bethesda). 2021. V. 11. № 12. P. 1–13.
- Watanabe N. Breeding opportunities for early, free-threshing and semidwarf *Triticum monococcum* L. // Euphytica. 2017. V. 213. P. 201.
- Xu Y., Sun F.-Y., Ji C. et al. Nucleotide diversity patterns at the *DREB1* transcriptional factor gene in the genome donor species of wheat (*Triticum aestivum* L.) // PLoS One. 2019. V. 14. № 5. P. 1–16.
- 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.
- Yu G., Matny O., Champouret N. et al. *Aegilops sharonensis* genome-assisted identification of stem rust resistance gene *Sr62* // Nat. Commun. 2022. V. 13. № 1. P. 1607.
- Zimin A.V., Puiu D., Hall R. et al. The first near-complete assembly of the hexaploid bread wheat genome, *Triticum aestivum* // GigaScience. 2017. V. 6. P. 1–7.

The Problem of the Origin of Subgenomes B, A, D of Bread Wheat *Triticum aestivum* L.: Old Facts and New Evidences

A. R. Kuluev^a, *, B. R. Kuluev^a, and A. V. Chemeris^a

^aInstitute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

*e-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) belongs to the wheat tribe, which includes representatives of the genera *Triticum*, *Aegilops*, *Secale*, *Hordeum*, etc. The genera *Aegilops* and *Triticum* in the process of evolution have repeatedly hybridized with each other, including with the formation of polyploid forms that have the status of species and belong to the so-called *Triticum*–*Aegilops* alliance. As the methodological possibilities developed, various approaches were used to determine the ancestors of certain species of this alliance, ranging directly from interspecific crosses and cytogenetic methods to whole genome sequencing of non-nuclear and nuclear genomes. It has been established that the genome of bread wheat *T. aestivum*, one of the main food crops in the world, consists of three related subgenomes, which received the symbols A, B, D. At present, only the donor of the D subgenome, which is *Aegilops tauschii* Coss., is reliably known. The ancestor of subgenome A is presumably considered to be *T. urartu* Thum. ex Gandil. Information about the donor of the B subgenome is less clear, but most likely it is *Ae. speltoides* Tausch. or a species close to it. This review is devoted to the consideration of some old data on the putative donors of bread wheat, which, taking into account the maternal form, the BBAADD genome, and the refinement of some phylogenetic relationships in the *Triticum*–*Aegilops* alliance in the light of new information obtained as a result of whole genome sequencing of wheat.

Keywords: *Aegilops tauschii*, *Triticum urartu*, *Aegilops speltoides*, *Triticum turgidum*, *Triticum timopheevii*, whole genome sequencing, phylogeny