



**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *TRITICUM SINSKAJAE* A. FILAT. ET KURK. С ПОМОЩЬЮ RAPD-АНАЛИЗА И ПУТЕМ СРАВНЕНИЯ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ВАРИАБЕЛЬНОГО МЕЖГЕННОГО УЧАСТКА *PETN-TRNC-GCA* ХЛОРОПЛАСТНОГО ГЕНОМА И ИНТРОНА ГЕНА ГИСТОНА H3.2**

© А.Р. Кулуев, Р.Т. Матниязов, Б.Р. Кулуев, А.В. Чемерис

ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа

Для цитирования: 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 // Экологическая генетика. – 2018. – Т. 16. – № 1. – С. 53–59. doi: 10.17816/ecogen16153-59.

Поступила в редакцию: 31.01.2018

Принята к печати: 16.03.2018

✿ Филогенетические отношения между различными диплоидными представителями рода *Triticum*: *Triticum monococcum*, *Triticum boeoticum* и *Triticum urartu* являются предметом многочисленных исследований, где этим видам отведены определенные места в эволюционном развитии пшениц. Но в связи с возможным выделением в отдельный вид *Triticum sinskajae* и ввиду немногочисленных исследований этой диплоидной пшеницы представляет интерес изучение филогенетических взаимоотношений между всеми четырьмя видами диплоидных пшениц. В результате проведенного RAPD-анализа было показано, что *T. sinskajae* более близка к *T. monococcum*, чем к двум другим диплоидным пшеницам. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома и интрона гена гистона H3.2 показал, что три вида пшениц *T. monococcum*, *T. boeoticum* и *T. sinskajae* формируют одну близкородственную группу, тогда как *T. urartu* в филогенетическом отношении отстоит от них дальше.

✿ **Ключевые слова:** *Triticum sinskajae*; диплоидная пшеница; однозернянка; RAPD-анализ; гистон H3.2; филогения.

**A MOLECULAR GENETIC RESEARCH OF THE *TRITICUM SINSKAJAE* A. FILAT. ET KURK. BY RAPD ANALYSIS AND BY COMPARING THE NUCLEOTIDE SEQUENCES OF THE VARIABLE INTERGENIC REGION OF THE *PETN-TRNC-GCA* CHLOROPLAST GENOME AND INTRON OF THE HISTONE H3.2 GENE**

© A.R. Kuluev, R.T. Matnijazov, B.R. Kuluev, A.V. Chemeris

Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia

For citation: Kuluev AR, Matnijazov RT, Kuluev BR, Chemeris AV. A molecular genetic research of the *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. by RAPD analysis and by comparing the nucleotide sequences of the variable intergenic region of the *petN-trnC-GCA* chloroplast genome and intron of the histone H3.2 gene. *Ecological genetics*. 2018;16(1):53-59. doi: 10.17816/ecogen16153-59.

Received: 31.01.2018

Accepted: 16.03.2018

✿ **Background.** *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. was discovered in the early 70th in the last century at the regular reproduction in the Central Asian and Dagestan VIR-stations of *T. monococcum* samples. **Materials and methods.** The objects of the study were 4 species of diploid wheat — *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. (lines k-62477, k-62465), *Triticum monococcum* L. (lines k-20970, k-39471), *Triticum boeoticum* Boiss. (lines k-59161, k-28132, k-40118) and *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. (line k-48993). **Results.** We found differences between *T. sinskajae* and *T. monococcum* in the variable region of the histone gene H3.2, and the RAPD analysis showed the presence of unique polymorphic loci in *T. sinskajae*. **Conclusion.** In general, *T. boeoticum*, *T. monococcum*, and *T. sinskajae* are most likely to be closely related species of diploid wheat, whereas *T. urartu* is quite significantly different from them.

✿ **Keywords:** *Triticum sinskajae*; diploid wheat; einkorn, RAPD-analysis; histone H3.2; phylogeny.

**ВВЕДЕНИЕ**

Диплоидные пшеницы представлены тремя основными видами: *Triticum monococcum*, *Triticum*

*boeoticum* и *Triticum urartu*, и, вероятнее всего, один из этих видов стал донором субгенома А мягкой пшеницы. Четвертый предполагаемый вид диплоидных

пшениц *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. был обнаружен в начале 70-х гг. прошлого столетия при очередной репродукции на Среднеазиатской и Дагестанской станциях ВИР образцов *T. monococcum*, привезенных П.М. Жуковским еще в 1926 г. в пакетах с зерном из Турции. Поскольку эта пшеница по комплексу морфологических черт отличалась от *T. monococcum*, то авторы придали ей статус вида и назвали в честь известного российского тритиколога Е.Н. Синской [1]. Данный вид характеризуется безостой и компактной формой колоса, колосковые чешуи гладкие, блестящие, ости белые, также характерна низкая озерненность колоса. *T. sinskajae* единственный легкообмолачиваемый вид среди диплоидных пшениц [2, 3]. При этом в книге «Культурная флора СССР. Пшеница» авторы указывают, что пшеница Синской произошла в результате спонтанной мутации у растений *T. monococcum* [2]. На это же указывают А.А. Филатенко и У.К. Куркиев, которые впервые обнаружили *T. sinskajae*. В своей статье они пишут, что, вероятно, *T. sinskajae* возникла как мутант *T. monococcum*, у которого не развились колосковые чешуи и их функции выполняют нижние цветковые чешуи [4]. Что интересно, в работе Watanabe (2017) утверждается, что *T. sinskajae* была возможным источником свободного обмолота *T. monococcum* [5].

Диплоидная пшеница *T. sinskajae* остается малоизученным растением и относительно редко включается в филогенетические исследования пшеницевых. Однако все же ранее предпринимались попытки сравнить *T. monococcum* и *T. sinskajae* по электрофоретическим паттернам запасных белков глиадинов. Выяснилось, что *T. sinskajae* отличается от *T. monococcum* только по двум компонентам [6]. Анализ биохимических полиморфизмов показал разницу между *T. monococcum* и *T. sinskajae* в медленной 6-фосфоглюконатдегидрогеназной зоне, но не в других восьми ферментных системах. Анализ нуклеотидной последовательности ядерного гена *Acc-1* (ацетил-СоА-карбоксилаза) выявил делецию 46 п. н. в интроне 11 *T. monococcum*, тогда как у *T. sinskajae* такая делеция отсутствовала, как и в некоторых образцах *T. monococcum*. Исходя из этих результатов, авторы того исследования предположили, что оснований для разделения *T. monococcum* и *T. sinskajae* на два отдельных вида все же недостаточно и, по всей видимости, основные видоспецифические отличия между *T. monococcum* и *T. sinskajae* обусловлены генами, расположенными в длинном плече пятой хромосомы. Все остальные обнаруженные отличия не являются видоспецифическими [6]. Также были исследованы участки хлоропластного гена *matK*. По полученным данным выяснилось, что последовательности гена *matK* *T. sinskajae* полностью идентичны последовательности этого же гена *T. monococcum* [7]. Головина и др. (2009) из-

учили филогенетические отношения между диплоидными и полиплоидными видами путем сравнения вариабельных участков ядерных генов *Acc-1*, *Pgk-1* и *Vrn-1*. Исследование показало, что последовательность гена *Acc-1* *T. sinskajae* не идентична с последовательностью того же гена *T. monococcum* [8]. Таким образом, вопрос видовой принадлежности *T. sinskajae* в тритикологии до сих пор остается открытым. В связи с этим целью нашей работы было проведение молекулярно-генетического анализа всех четырех видов диплоидных пшениц методами RAPD-анализа и сравнения последовательностей нуклеотидов вариабельных участков ядерного и хлоропластного геномов. Необходимо отметить, что *T. sinskajae* не только представляет интерес для изучения филогенетических отношений в трибе пшеницевых, но и благодаря своим хозяйственно ценным признакам может быть использована в качестве культурного растения.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили четыре вида диплоидных пшениц — *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. (линии к-62477, к-62465), *Triticum monococcum* L. (линии к-20970, к-39471), *Triticum boeoticum* Boiss. (линии к-59161, к-28132, к-40118) и *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. (линия к-48993), а также два вида эгилопсов — *Aegilops tauschii* Coss. (линии к-1804, к-285) и *Aegilops sharonensis* Eig (линии к-203, к-1584, к-1583), которые мы использовали в RAPD-анализе. Все семена эгилопсов и диплоидных пшениц для исследования были предоставлены из коллекции ВИР. Для филогенетического анализа были использованы нуклеотидные последовательности из GenBank. Для сравнения нуклеотидных последовательностей вариабельных участков гена гистона H3.2 в базе данных GenBank была найдена лишь одна подходящая последовательность среди диплоидных пшениц: *T. urartu* с номером доступа KM507184.1. Также были использованы нуклеотидные последовательности межгенного участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома диплоидных пшениц из GenBank: *T. monococcum* (KC912690.1), *T. monococcum* (KC912692.1), *T. monococcum* subsp. *monococcum* (LC005977.1), *T. monococcum* voucher TRI 13061 (KY636156.1), *T. monococcum* voucher TRI 13061 (KY636155.1), *T. monococcum* voucher TRI BGRC20518 (KY636156.1), *T. monococcum* subsp. *sinskajae* (DQ419988.1), *T. boeoticum* (AF519168.1), *T. urartu* voucher TRI 18407 (KY636176.1), *T. urartu* voucher PI 428184 (KY636178.1), *T. urartu* voucher PI 428320 (KY636176.1), *T. urartu* (KC912693.1), *T. urartu* (KJ614411.1).

Тотальная ДНК была выделена стандартным СТАВ-методом [9]. RAPD-анализ выполняли с использованием праймеров AFK-1 5'-ACGGTGGACG-3' и AFK-3 5'-GCGTCCATTC-3'. Реакционная смесь для RAPD-ана-

лиза объемом 30 мкл содержала следующие компоненты: 1 ед. Taq-полимеразы («Евроген», Россия), 3 мкл 10-кратного буфера Taq-полимеразы, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,25 мкМ каждого dNTP, 90 пМ праймера, 0,2–0,5 мкг тотальной ДНК. Смесь покрывали 20 мкл минерального масла и проводили ПЦР в амплификаторе «Терцик» производства компании «ДНК-Технология» (Россия) при следующих условиях: начальная денатурация — 3 мин при 94 °С; 35 циклов: денатурация при 94 °С — 50 с, температура отжига 35 °С — 50 с и элонгация 1 мин 40 с при 72 °С; заключительная элонгация — 7 мин при 72 °С. Количественная оценка степени полиморфизма RAPD-фрагментов и определение уровня дивергенции между видами исследуемых пшениц были проведены с помощью компьютерной программы «Treecon» (версия 1.3 b) [10]. По RAPD-спектрам при помощи этой программы была построена дендрограмма по методу ближайшего соседа (NJ), отражающая возможную степень родства исследуемых видов пшениц. Праймеры к консервативным областям межгенного варибельного участка хлоропластного генома (между генами *petN*, который кодирует один из белков субъединиц комплекса цитохрома b<sub>6</sub>f, и гена *trnC-GCA*), а также гена гистона H3.2 были подобраны при помощи программы PrimerSelect (DNASar, США). Последовательности праймеров для амплификации варибельного участка гена гистона H3.2: Histone3F TGGCCCGCACGAAGCAGA и Histone3R TGGATGGCGCACAGTTGGT. Для амплификации варибельного участка хлоропластного генома: Ch1F CAAAGGACGCCCGAATATAC и Ch1R AACTGGGCCTGCCGATACT. ПЦР выполняли в аналогичной реакционной смеси с 2,5 мМ MgCl<sub>2</sub> при следующих условиях: начальная денатурация при 94 °С в течение 3 мин и 30 циклов денатурации при 94 °С в течение 30 с, отжиг праймера при 50 °С для праймеров Ch1 и 58 °С для праймеров Histone в течение 42 с и элонгация при 72 °С в течение 1 мин. Детекцию ПЦР-продуктов осуществляли с помощью горизонтального электрофореза в 1 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Для оценки различий в размерах амплифицированных фрагментов ДНК применяли электрофорез в 8 % ПААГе. В качестве буфера использовали стандартный трис-ацетатный буфер. Определение первичной нуклеотидной последовательности исследуемых участков ДНК проводило ЗАО «ЕВРОГЕН» (г. Москва). Для обработки секвенированных последовательностей применяли программы BioEdit и EditSeq, множественное выравнивание проводили в программе MegAlign (DNASar, США). По результатам выравнивания нуклеотидных последовательностей были построены филогенетические деревья. Бутстреп-анализ осуществляли при помощи той же компьютерной программы при значениях числа испытаний 1000 и распределения псевдослучайных чисел 111.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате RAPD-анализа двумя разными праймерами было выявлено 18 фрагментов ДНК у *T. sinskajae*, 21 — у *T. monococcum*, 24 — у *T. boeoticum*, 25 — у *T. urartu*. У *T. sinskajae* были обнаружены полиморфные с *T. monococcum* 5 RAPD-фрагментов, размерами примерно 550, 600, 750, 1000, 2000 п. н. С *T. urartu* были обнаружены 12 полиморфных RAPD-фрагментов, с *T. boeoticum* — 8 фрагментов. Полиморфные локусы при RAPD-анализе внутри каждого вида не были выявлены. То есть выбранные нами RAPD-праймеры, видимо, не подходят для установления внутривидового генетического разнообразия диплоидных пшениц.

Для более наглядного представления результатов RAPD-анализа было построено филогенетическое древо при помощи программы Treecon. Чтобы получить достоверные различия между представителями одного рода, в программе Treecon должен быть использован корневой вид, который являлся бы близким видом к исследуемым, но в то же время был из другого рода. В нашем исследовании в качестве корневого вида был выбран *Ae. taushii*. Также в анализ был включен *Ae. sharonensis* для того, чтобы увеличить достоверность полученных данных (рис. 1). Анализ построенного древа показывает, что *T. sinskajae* наиболее близка к *T. monococcum*, но между ними все-таки есть определенные различия. *T. boeoticum* оказалась более близкой к *T. urartu*. Эгиполсы, как и предполагалось, расположились на филогенетическом древе дальше от диплоидных пшениц.

Так как RAPD-анализ не является абсолютно точным методом оценки филогенетических связей между разными видами растений, в дальнейшем было решено использовать также методы сравнения нуклеотидных последовательностей варибельных участков ядерного и хлоропластного геномов. Были подобраны праймеры к варибельным участкам гена гистона H3.2 и межгенного участка хлоропластного генома, которые были амплифицированы и секвенированы у всех четырех исследуемых видов диплоидных пшениц. Размер секвенированного участка гена гистона H3.2: у *T. monococcum* — 285 п. н., у *T. sinskajae* — 304 п. н., у *T. boeoticum* — 293 п. н., у *T. urartu* — 311 п. н. Размер секвенированного межгенного участка хлоропластного генома: у *T. sinskajae* — 521 п. н.,

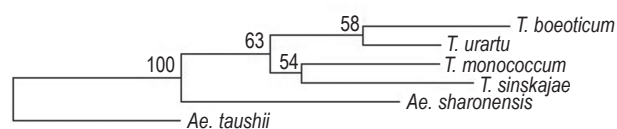


Рис. 1. Филогенетическое древо, построенное по результатам RAPD-анализа ДНК диплоидных пшениц

Fig. 1. A phylogenetic tree constructed from the results of a RAPD-analysis of diploid wheats

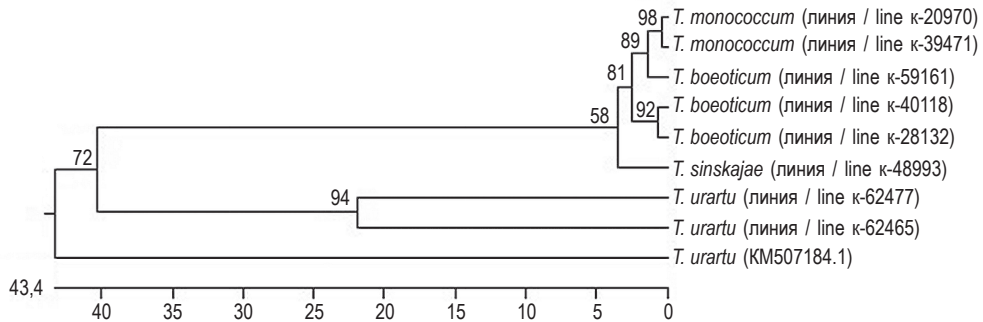


Рис. 2. Филогенетическое древо, построенное по результатам анализа нуклеотидных последовательностей варибельного участка гена, кодирующего Н3.2 гистон диплоидных пшениц

Fig. 2. A phylogenetic tree constructed from the analysis of nucleotide sequences of the variable region of the gene encoding H3.2 histone diploid wheat

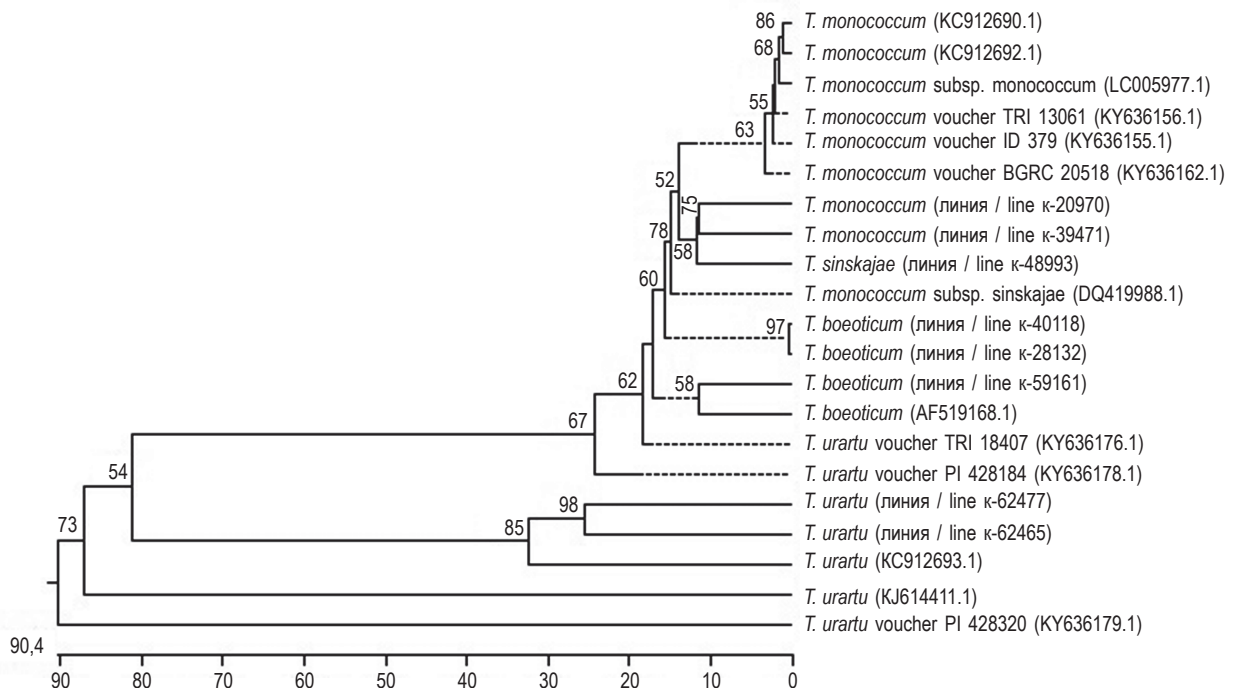


Рис. 3. Филогенетическое древо, построенное по результатам анализа нуклеотидных последовательностей варибельного межгенного участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома диплоидных пшениц

Fig. 3. A phylogenetic tree constructed by analysis of the nucleotide sequences of the variable intergenic region of *petN-trnC-GCA* of the chloroplast genome of diploid wheats

у *T. monosocum* — 540 п. н., у *T. boeoticum* — 558 п. н., у *T. urartu* — 565 п. н.

Филогенетическое древо, построенное на основе сравнения нуклеотидных последовательностей варибельного участка гена гистона Н3.2, продемонстрировало высокий уровень внутривидового полиморфизма у *T. boeoticum*. Были обнаружены два кластера внутри вида *T. boeoticum*. Один кластер сформировали линии, взятые из коллекции ВИР, другой кластер — последовательность, взятая из GenBank. При этом наиболее близкими между собой оказались *T. boeoticum* (линия к-59161) и *T. monosocum*. В то же время *T. sinskajae* по данному участку немного отличалась от этих двух видов пшениц. *T. urartu* оказалась на филогенетиче-

ском древе несколько дальше от группы трех близкородственных пшениц: *T. boeoticum*, *T. monosocum* и *T. sinskajae*. В целом при анализе был выявлен заметный уровень внутривидового полиморфизма (рис. 2). Несмотря на это, на древе можно проследить наличие существенных различий между всеми четырьмя видами диплоидных пшениц с геномом А.

По результатам сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей варибельного межгенного участка хлоропластного генома было построено филогенетическое древо, из которого видна общность происхождения хлоропластного генома *T. monosocum* и *T. sinskajae* (рис. 3), что согласуется с данными Гончарова и др. (2007) [5]. Далее к этой группе примыкает

*T. boeoticum*, а *T. urartu* наиболее сильно отличается от остальных трех видов диплоидных пшениц. Также был обнаружен высокий уровень внутривидового полиморфизма у *T. monococcum*, *T. boeoticum* и *T. urartu*. Результаты секвенирования нуклеотидных последовательностей варибельного межгенного участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома и интрона гена гистона H3.2 всех четырех видов диплоидных пшениц были отправлены в базу данных GenBank.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что *T. sinskajae* действительно может претендовать на статус отдельного вида диплоидных пшениц, хотя она, вероятнее всего, наиболее близка к *T. monococcum*. Согласно построенным нами филогенетическим древам на рис. 1 и 3 можно предполагать, что *T. sinskajae* все же ближе именно к *T. monococcum*, но между ними есть определенные отличия, поэтому можно допустить, что это разные виды. К тому же у *T. sinskajae* отмечен наивысший показатель содержания белка среди однозернянок, в среднем составляющий 21,53 % [11], что свидетельствует о некоторой уникальности данного вида диплоидной пшеницы. Так, у *T. sinskajae* компактная и безостая форма колоса, к тому же это единственная голозерная, легкообмолачиваемая диплоидная пшеница. Все изученные однозернянки при благоприятных условиях выращивания имеют в колоске по две зерновки, исключение составляет голозерный вид *T. sinskajae*. Наличие одной зерновки в колоске *T. sinskajae* связано с особенностями строения второго цветка в колоске — редукцией пестика в цветке [11]. Хотя можно допустить, что все эти признаки могут передаваться сцепленно в результате некоего произошедшего мутагенеза. Ввиду того что нами в исследовании были использованы лишь несколько линий пшениц из довольно скудной коллекции семян ИБГ УФИЦ РАН, представляется актуальным в будущем расширить начатую нами работу с использованием и других линий из коллекции ВИР для уточнения филогенетических связей между четырьмя видами диплоидных пшениц. В целом вопрос о видовой принадлежности *T. sinskajae* остается открытым, а дальнейшие исследования по выявлению генетического полиморфизма между *T. sinskajae* и другими диплоидными пшеницами представляют большой интерес.

Диплоидные пшеницы *T. boeoticum* и *T. urartu* симпатричны друг другу через географический ареал диких тетраплоидов. Взаимные скрещивания между экогеографическими типами в пределах каждого диплоидного вида дают жизнеспособное семя, но последовательные межвидовые скрещивания дают жизнеспособное семя только тогда, когда *T. boeoticum* является материнской формой [12]. Плодовитость межвидовых гибридов между

*T. monococcum* и *T. urartu* также связана с направленностью скрещивания. Когда *T. urartu* был акцептором пыльцы, гибридные растения F1 не образовывались. Напротив, когда растения *T. monococcum* были акцептором пыльцы, появлялись почти стерильные гибридные растения F1, которые генерировали редкие фертильные потомки [13]. Пшеница Синской проявляет полную генетическую совместимость с *T. monococcum* и *T. boeoticum* [4].

Скрещивания *T. sinskajae* с видом *T. urartu* имеют определенные трудности. В прямых комбинациях (*T. sinskajae* × *T. urartu*) завязывались мелкие, но жизнеспособные зерновки, растения из которых отличались высокой стерильностью [4].

Гибриды от скрещивания *T. sinskajae* × *T. monococcum* и *T. boeoticum* × *T. monococcum* полностью фертильны [4, 14]. Таким образом, данные по особенностям скрещивания между разными видами диплоидных пшениц также указывают на близкое родство между *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *T. sinskajae*.

По результатам проведенного анализа четко видны различия между *T. sinskajae* и *T. monococcum* в варибельном участке гена гистона H3.2, а RAPD-анализ показал наличие уникальных полиморфных локусов у *T. sinskajae*, что в случае RAPD обычно проявляется при изучении растений из разных видов [15]. Для обнаружения большего числа генетических различий следует провести полногеномное секвенирование хлоропластного и фрагментарное секвенирование ядерного геномов этих двух диплоидных пшениц.

В целом *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *T. sinskajae*, вероятнее всего, являются близкородственными видами диплоидных пшениц, тогда как *T. urartu* довольно существенно отличается от них, и в литературе имеются тому подтверждения, хотя изначально этот вид считался подвидом *T. boeoticum* ssp. *thaoudar* [16]. Например, авторы исследования дефензинов диплоидных пшениц указывают на то, что *T. urartu* ближе к полиплоидным пшеницам, чем к *T. monococcum* и *T. boeoticum* [17]. В исследовании Головниной и др. (2009) было показано, что геном А *T. urartu* имеет больше сходства с субгеномом А полиплоидных пшениц, в то время как у *T. monococcum* и *T. boeoticum* нашлись специфические делеции в гене *Pgk-1*, которых нет у *T. urartu* [8].

*T. sinskajae* — это близкий к *T. monococcum*, но, судя по всему, отдельный вид диплоидных пшениц. Однако для получения окончательных ответов по родственным отношениям диплоидных пшениц и донорству субгенома А мягкой пшеницы необходимо проведение полногеномного секвенирования трех видов диплоидных пшениц (*T. boeoticum*, *T. monococcum* и *T. sinskajae*) и сравнительного анализа полученных данных с полными геномами *T. urartu* [18] и *T. aestivum* [19]. Следует отметить, что для более обширного исследования,

выходящего за рамки данной работы, следует сравнить нуклеотидные последовательности варибельного межгенного участка *petN-trnC-GCA* хлоропластного генома и интрона гена гистона H3.2 видов рода *Aegilops* и других видов пшениц рода *Triticum* с привлечением данных из GenBank.

Работа поддержана грантом РФФИ-Поволжье № 17-44-020120 р\_а и выполнена с использованием оборудования РЦКП «Агидель» и УНУ «КОДИНК».

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Филатенко А.А., Куркиев У.К. Пшеница Синской (Новый вид — *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1975. — Т. 54. — № 1. — С. 239–241. [Filatenko AA, Kurkiev UK. Pshenica Sinskoj (Novyj vid — *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.). *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. 1975;54(1):239-241. (In Russ.)]
2. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., и др. Культурная флора СССР. Пшеница. — Л.: Колос, 1979. — Т. 1. — 347 с. [Dorofeev VF, Filatenko AA, Migushova JeF, et al. Kul'turnaja flora SSSR. Pshenica. Leningrad: Kolos; 1979. Vol. 1. 347 p. (In Russ.)]
3. Simons KJ, Fellers JP, Trick HN, et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*. 2006;172(1):547-555. doi: 10.1534/genetics.105.044727.
4. Куркиев У.К., Филатенко А.А. Новые формы пшеницы Синской (*Triticum Sinskajae* A. Filat et Kurk.) с легким вымолотом зерна и генами низкорослости // Доклады Рос. сельскохоз. академии наук. — 2000. — № 4. — С. 10–12. [Kurkiev UK, Filatenko AA. New forms of Sinskaya wheat (*Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) with light total thrashing of grain and short stem genes. *Reports of the Russian Agricultural Academy of Sciences*. 2000;(4):10-12. (In Russ.)]
5. Watanabe N. Breeding opportunities for early, free-threshing and semidwarf *Triticum monococcum* L. *Euphytica*. 2017;213:201. doi: 10.1007/s10681-017-1987-0.
6. Гончаров Н.П., Головнина К.А., Кондратенко Е.Я., и др. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monococcum* // Генетика. — 2007. — Т. 43. — № 11. — С. 1491–1500. [Goncharov NP, Golovkina KA, Kondratenko EJa. Comparative genetic analysis of diploid naked wheat *Triticum sinskajae* and the progenitor *T. monococcum* accession. *Genetika*. 2007;43(11):1491-1500. (In Russ.)]
7. Golovkina KA, Glushkov SA, Blinov AG, et al. Molecular phylogeny of genus *Triticum* L. *Plant Syst Evol*. 2007;264:195-216.
8. 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. [Golovkina KA, Kondratenko EYa, Blinov AG, Goncharov NP. Phylogeny of the A genomes of wild and cultivated wheat species. *Genetika*. 2009;45(11):1540-1547. (In Russ.)]
9. Doyle JJ, Doyle JL. A Rapid DNA Isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull*. 1987;19:1-11.
10. Van de Peer Y. Treecon for Windows: a software package for the construction and drawing evolutionary trees for the Microsoft Windows environment. *Computer Application in the Biosciences*. 1994;10(5):569-570.
11. Твердохлеб Е.В. Изменчивость признаков культурной однозернянки *Triticum monococcum* L. и *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk // Вестник Харьковского национального аграрного университета. — Серия «Биология». — 2015. — Т. 36. — № 3. — С. 83–90. [Tverdohleb EV. Izmenchivost' priznakov kul'turnoj odnozernjanki *Triticum monococcum* L. i *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. *Vestnik Har'kovskogo nacional'nogo agrarnogo universiteta. Serija "Biologija"*. 2015;36(3):83-90. (In Russ.)]
12. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. — Новосибирск: Гео, 2012. — 523 с. [Goncharov NP. Sravnitel'naja genetika pshehic i ih sorodichej. Novosibirsk: Geo; 2012. 523 p. (In Russ.)]
13. Odintsova TI, Korostyleva TV, Odintsova MS, et al. Analysis of *Triticum boeoticum* and *Triticum urartu* seed defensins: to the problem of the origin of polyploid wheat genomes. *Biochimie*. 2008;90:939-94.
14. Johnson BL, Dhaliwal HS. Reproductive isolation of *Triticum boeoticum* and *Triticum urartu* and the origin of the tetraploid wheats. *Am J Bot*. 1976;63(8): 1088-1094.
15. Калько Г.В. ДНК-маркеры для оценки генетических ресурсов ели и сосны // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. — 2015. — № 4. — С. 19–34. [Kalko GV. The DNA markers for exploring of genetic resources of spruce and pine. *Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute*. 2015;(4):19-34. (In Russ.)]
16. Fricano A, Brandolini A, Rossini L, et al. Crossability of *Triticum urartu* and *Triticum monococcum* wheats, homoeologous recombination, and description of a panel of interspecific introgression lines. *G3 (Bethesda)*. 2014;4(10):1931-1941. doi: 10.1534/g3.114.013623.
17. Singh K, Ghai M, Garg M, et al. An integrated molecular linkage map of diploid wheat based on a *Triticum boeoticum* × *Triticum monococcum* RIL population.

- Theor Appl Genet.* 2007;115:301-312. doi: 10.1007/s00122-007-0543-z.
18. Ling H, Zhao S, Liu D, et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. *Nature*. 2013;496:87-90. doi: 10.1038/nature11997.
19. International wheat genome sequencing consortium (IWGSC) A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome. *Science*. 2014;345(6194):1251788. doi: 10.1126/science.1251788.

---

✉ Информация об авторах

**Азат Разяпович Кулуев** — аспирант. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru.

**Рустам Тахирович Матниязов** — канд. биол. наук, научный сотрудник. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: rmat@mail.ru.

**Буллат Разяпович Кулуев** — д-р биол. наук, старший научный сотрудник. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: kuluev@bk.ru.

**Алексей Викторович Чемерис** — д-р биол. наук, проф., главный научный сотрудник. ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр РАН», Институт биохимии и генетики, Уфа. E-mail: chemeris@anrb.ru.

---

✉ Information about the authors

**Azat R. Kuluev** — Post-graduate Student. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru.

**Rustam T. Matnijazov** — Ph.D, Researcher. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: rmat@mail.ru.

**Bulat R. Kuluev** — Doctor of Biology, Senior Researcher. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: kuluev@bk.ru.

**Alexey V. Chemeris** — Doctor of Biology, Professor, Chief Researcher. Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia. E-mail: chemeris@anrb.ru.