

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
разновидностей
мягкой и твердой
пшениц

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт цитологии и генетики
ЦПК инвентаризации и хранения генколлекций растений

БАВИЛОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ГЕНЕТИКОВ И СЕЛЕКЦИОНЕРОВ
Секция селекции и генетики растений

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ РАЗНОВИДНОСТЕЙ МЯГКОЙ И ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦ

Составитель
доктор биологических наук *Н.П. Гончаров*

Ответственный редактор
академик *В.К. Шумный*



Новосибирск
Издательство Сибирского отделения Российской академии наук
2009

УДК 633.11
ББК 42.112
0-62

Определитель разновидностей мягкой и твердой пшениц / сост. Н.П. Гончаров; отв. ред. В.К. Шумный; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т цитологии и генетики, ЦПК инвентаризации и хранения генколлекции растений, ВОГИС, секция селекции и генетики растений. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – 67 с.

Рассматриваются проблемы классификации возделываемых растений на примере системы рода *Triticum* L. Основой «Определителя...» стали монографии В.Ф. Дорофеева с сотр. (1979), методические указания ВНИИ растениеводства [Определитель..., 1980] и «Руководство по апробации...» [Плотников и др., 1937]. Ключи для определения родов хлебных злаков трибы *Triticeae* Dum. и видов *Triticum* взяты, соответственно, из работ П.А. Гандиляна [1980] и Н.П. Гончарова [2002]. Описание рода *Triticum* дано по К.А. Фляксбергеру [1935].

Определитель рассчитан на ботаников, генетиков, селекционеров.

Рекомендовано к печати

Ученым советом Института цитологии и генетики СО РАН

Рецензенты:

д-р биол. наук *А.И. Шапова*, канд. биол. наук *Л.И. Лайкова*,
канд. биол. наук *П.И. Стёпочкин*

*К 100-летию опубликования
первого отечественного «Определителя
разновидностей настоящих хлебов
по Кёрнике» К.А. Фляксбергера [1908].*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Если не знаешь названий,
то погибнет и познание вещей.

*К. Линней. Философия ботаники.
(М., 1989. С.143).*

Целью классификации культурных растений является наиболее полное описание всех существующих крупных и мелких форм [Синская, 1968]. Это обусловлено, прежде всего, удобством использования такого деления как в экспериментальной работе, так и при селекции и апробации сельскохозяйственных культур [Гончаров, 2004]. За тысячелетия возделывания внутривидовое разнообразие культивируемых пшениц стало «гигантским», поэтому очень часто вопросы о том, «какой материал» и «насколько подробно» нужно изучать, определяют успех всей последующей исследовательской работы. Более того, тщательность разработки внутривидовых классификаций важна не только при решении вопросов происхождения и филогении того или иного вида возделываемых растений, но и для эффективного сохранения его биоразнообразия. В селекции хорошо и полно разработанные классификации родов и видов необходимы для подбора пар для скрещивания и прогноза возможности успешной интрогрессии генетического материала. Кроме того, для селекции крайне необходимо, чтобы внутривидовая таксономия правильно отражала и естественную дифференциацию рода, и взаимосвязи между видами разных секций рода [Дорофеев, 1985].

Цель современной таксономии – создать такую классификацию, которая отражала бы и филогенез, и генетическую структуру видов. В то же время, как и у большинства сельскохозяйственно-важных культур, для рода *Triticum* L. до сих пор однозначно не определены ни объем рода, ни объем вида. Этим в какой-то мере обуславливается отсутствие общепризнанной во всем научном сообществе более или менее устоявшейся классификации рода. В то же время выделение разновидностей мало подвержено «моде», и мы с успехом пользуемся таковыми в большинстве своем, выделенными почти 150 лет назад [Alefeld, 1866; Kutschke, 1885 и др.].

1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПШЕНИЦ

В настоящее время ни у кого из исследователей не вызывает сомнения наличие в роде *Triticum* двух филогенетических линий : *Timopheevii* и *Emmer*. Заметим, что линия *Timopheevii* состоит из одной секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof., в то время как группу *Emmer* исследователи делят на несколько секций [Дорофеев и др., 1979; Goncharov, 2005]. Здесь и ниже при изложении материала будем придерживаться нашей

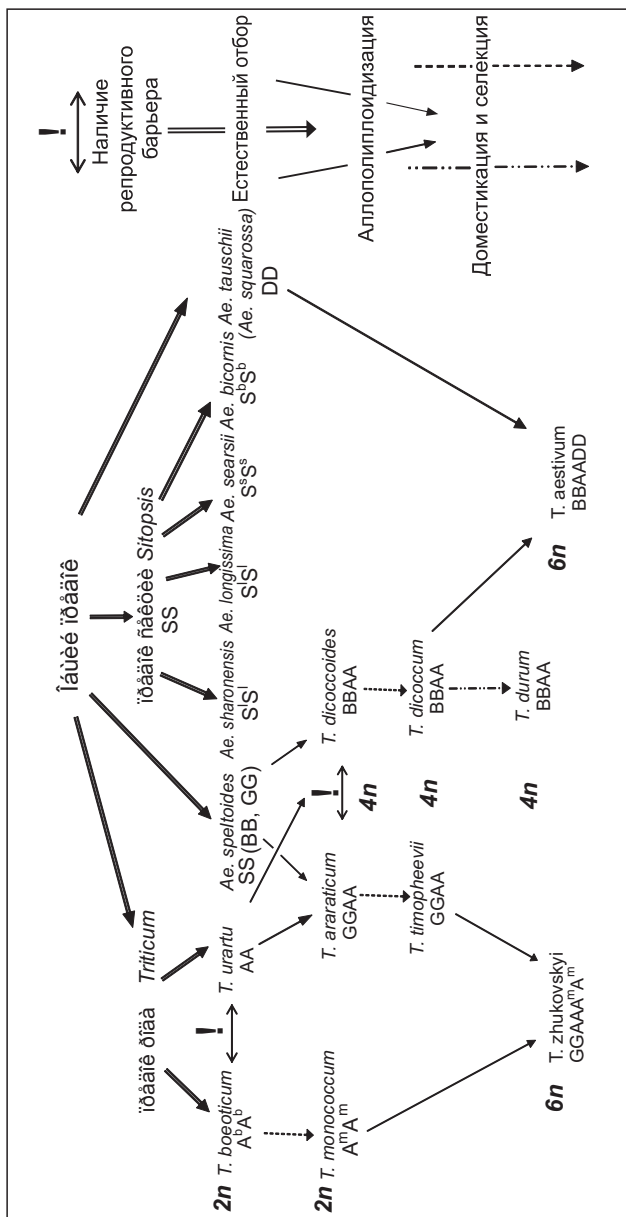


Рис. 1. Вероятная схема происхождения филогенетических линий Emmer и Timopheevii пшениц (по: [Kilian et al., 2007a] с дополнениями по: [Goncharov et al., 2008])

классификации рода *Triticum* [Гончаров, 2002; Goncharov, 2005]. На рис. 1 представлена вероятная схема происхождения обеих филогенетических линий (Emmer и Timopheevii) пшениц.

Рассмотрим сначала происхождение видов эволюционно более молодой линии *Timopheevii*.

Доноры геномов А и G. Ф. Лилиенфельд и Х. Кихара [Lilienfeld, Kihara, 1934] предположили, что тетраплоидный вид *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. ($2n = 4x = 28$) произошел в результате спонтанной гибридизации двух диплоидных видов – эгилопса *Aegilops speltoides* Tausch ($2n = 2x = 14$) и пшеницы-однозернянки *T. boeoticum* Boiss. ($2n = 2x = 14$) с последующей амфилоидизацией этого гибрида. Д. Костов [1936, 1937] экспериментально показал, что геном А диплоидного вида *T. monococcum* L., являющегося культурной формой дикой однозернянки *T. boeoticum*, гомологичен одному из двух геномов *T. timopheevii*. С использованием биохимических методов были получены данные, подтверждающие эту гипотезу [Губарева и др., 1975; Jaaska, 1997]. Однако согласно молекулярно-биологическим исследованиям более вероятно, что другая дикая однозернянка, а именно *T. urartu*, является донором элементарного генома А полиплоидных пшениц как секции *Timopheevii*, так и секций группы *Emmer* [Dvorak et al., 2006; Kilian et al., 2007a, 2007b; Goncharov et al., 2008].

Второму геному тетраплоидных пшениц этой секции *Timopheevii* Ф. Лилиенфельд, Х. Кихара присвоили символ G [Lilienfeld, Kihara, 1934]. Позже Б. Гиорги и А. Божжини [Giorgi, Bozzini, 1969] подтвердили наличие значительного сходства между хромосомами *Ae. speltoides* и *T. timopheevii*. Молекулярно-биологические методы также подтвердили участие *Ae. speltoides* в становлении полиплоидных видов секции *Timopheevii* [Salina et al., 2006; Goncharov et al., 2008].

Единственный гексаплоидный вид этой секции *T. zhukovskyi* Menabde et Erizjan ($2n = 6x = 42$) произошел в результате скрещивания тетраплоидного вида *T. timopheevii* с диплоидной культурной однозернянкой *T. monococcum*. Вид *T. zhukovskyi* был выделен из местной популяции «Зандури» [Пшеницы мира, 1976], в которой он выращивался местными жителями Западной Грузии в смеси с тетраплоидным видом *T. timopheevii* и диплоидным *T. monococcum*. На рис. 2 представлены ареалы, которые ранее занимали виды данной секции.

Донор плазмона видов секции Timopheevii. Исследования показали, что хлоропластный геном в *T. timopheevii* был привнесен вместе с ядерным геномом G, т.е. при гибридизации *Ae. speltoides* с дикой однозернянкой *T. boeoticum* [Chen et al., 1975] или *T. urartu* [Kilian et al., 2007a, 2007b; Goncharov et al., 2008]. К. Цуневаки, Й. Огиха [Tsunewaki,

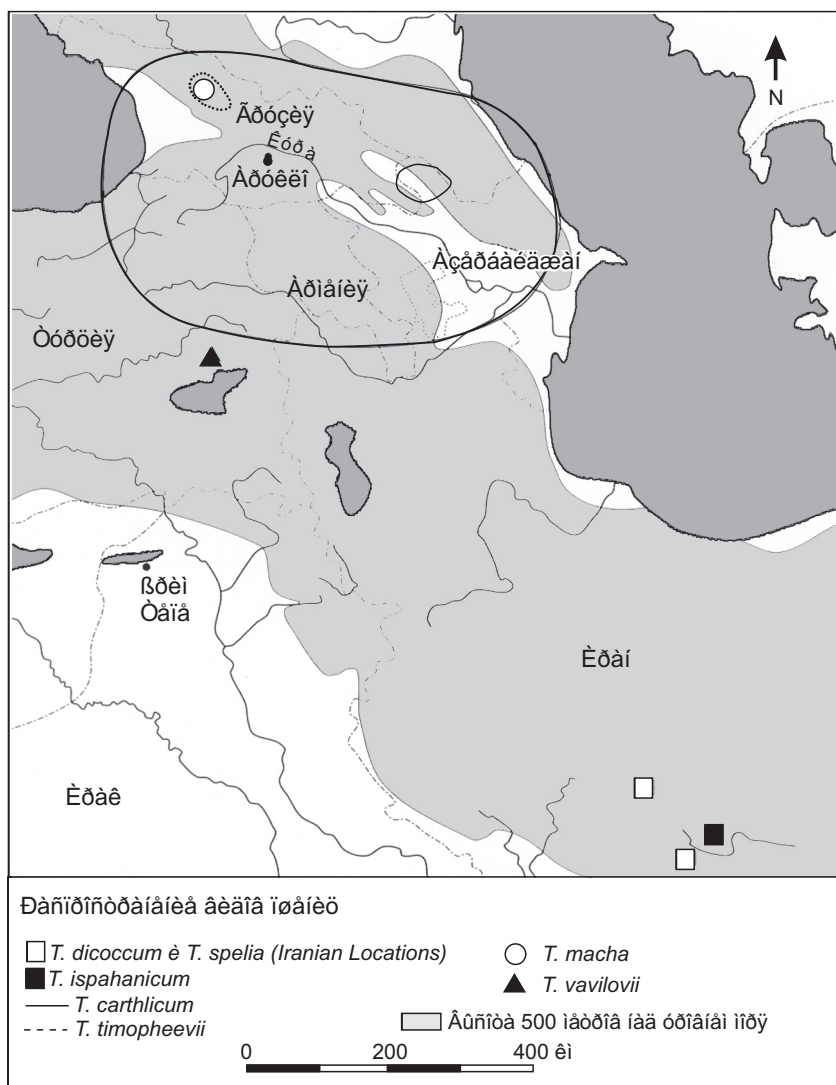


Рис. 2. Ареалы эндемичных видов пшениц в Закавказье и Иране по: [Nesbitt, 2001].

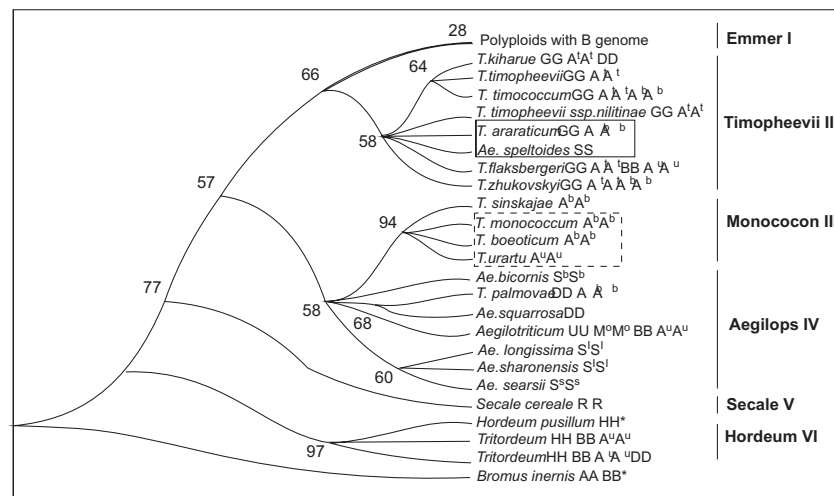


Рис. 3. Филогенетическое древо, построенное на основе сравнения нуклеотидных последовательностей *matK* гена, с помощью метода соединения ближайших соседей (Neighbor-Joining) из [Golovnina et al., 2007] по [Goncharov et al., 2008]. Виды, последовательности которых получены из генбанка, обозначены звездочками.

Ogihara, 1983] предположили, что материнской формой, скорее всего, был другой вид эги лопса – *Ae. aucheri* Boiss. (Однако не все исследователи возводят *Ae. aucheri* в ранг вида [Witcombe, 1983]. Большинство считают его подвидом *Ae. speltoides* – *Ae. speltoides* ssp. *speltoides*, в то время как *Ae. speltoides* относят к *Ae. speltoides* ssp. *ligustica*. Заметим, что основным диагностическим признаком *Ae. aucheri* является безостость. Поскольку безостость *Ae. aucheri* контролируется рецессивным геном *awl* (от англ. – awnednessless) [Гончаров, Коновалов, 1996], то в данном случае только «остистость» является надежным диагностическим признаком для этих подвидов.

С.С. Маан [Maan, 1973] обнаружил существование внутривидовых цитоплазматических различий у *Ae. speltoides*, что в дальнейшем было подтверждено [Tsunewaki et al., 1976]. Наличие трех цитоплазм в роде *Triticum* [Tsunewaki, 1988] обуславливает целесообразность его деления на секции, выделяемые в том числе и на основе различий по их типам [Goncharov, 2005]. Заметим, что полиплоидные виды пшениц, в том числе и искусственно полученные амфилоиды, при молекулярно-биологических исследованиях хлоропластов группируются в два кластера (рис. 3). Эти результаты подтверждают дифилетическое происхождение

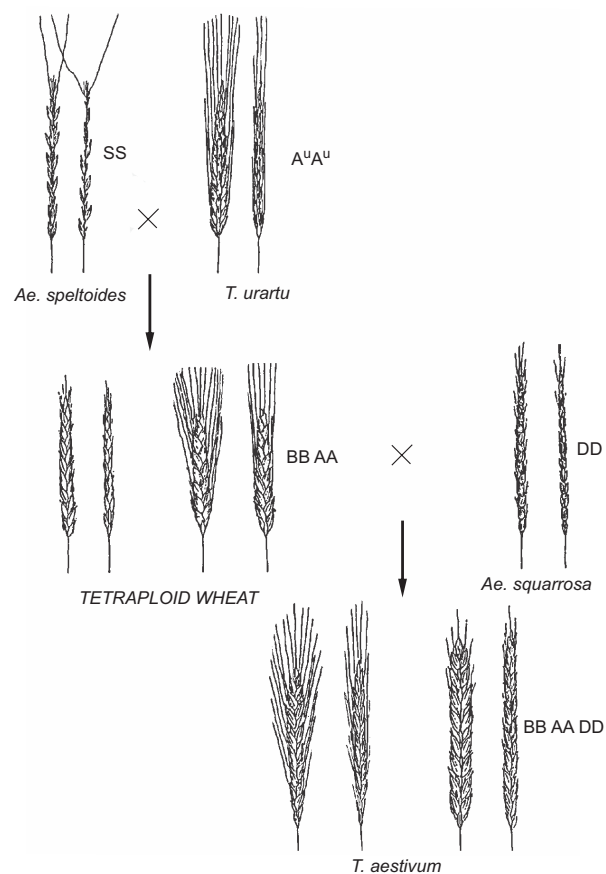


Рис. 4. Вероятная схема происхождения мягкой пшеницы.

полиплоидных видов пшениц. В настоящее время *Ae. speltoides* признается большинством исследователей донором цитоплазмы для тетраплоидных пшениц как с геномом *GGAA* [Ogihara, Tsunewaki, 1988], так и с геномом *BBAA* [Kilian et al., 2007a].

Происхождение геномов видов филогенетической линии Эммер.

На рис.4 представлена вероятная схема происхождения основного возделываемого вида пшениц – мягкой пшеницы ($2n = 6x = 42$), возникшего путем естественной гибридизации трех диплоидных видов, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops*. Несмотря на то, что доместикация мягкой пшеницы является судьбоносным событием для становления нашей

цивилизации, мы очень мало знаем, как это происходило (см. обзор Н.П. Гончаров и др. (2007a)).

Донор генома А⁴. Г. Манди [Mandy, 1970] первым высказал предположение, что донором генома А полиплоидных пшениц группы Эммер была дикая однозернянка *T. urartu* Thum. ex Gandil. В дальнейшем эта гипотеза была многократно подтверждена различными методами [Jaaska, 1997; Kilian et al., 2007b; Goncharov et al., 2008].

Геном В. С поиском возможного донора генома В полиплоидных пшениц группы Эммер ситуация обстоит сложнее. Уже первые результаты изучения гомологии генома В полиплоидных видов и геномов возможных предковых диплоидных видов привели исследователей к заключению о «модифицированности» генома В полиплоидных пшениц и только о его частичной гомологии таковому исходному диплоидному виду-донору. Т. Дженкинс [Jenkins, 1929] в результате цитологического изучения гибридов *T. turgidum* L. с *Ae. speltoides* предположил, что этот диплоидный эгилопс был донором одного из геномов тетраплоидных пшениц. Р. Райли и др. [Riley et al., 1958] показали, что *Ae. speltoides* единственный из всех видов *Aegilops* секции *Sitopsis* (Jaub. et Spach.) Zhuk. имеет две пары хромосом со спутниками. Однако использование для определения родства видов стандартной в таких случаях методики – изучения конъюгации хромосом у межвидовых гибридов *Ae. speltoides* с тетраплоидными пшеницами невозможно из-за подавления *Ae. speltoides* активности гена *Ph*, препятствующего конъюгации хромосом-гомеологов у полиплоидных пшениц [Riley, Chapman, 1958]. Вследствие этого хромосомы *Ae. speltoides* конъюгируют с хромосомами как А, так и В генома тетраплоидных пшениц. Кроме того, наличие у *Ae. speltoides* добавочных хромосом также влияет на конъюгацию гомеологических хромосом [Tanaka, Kawahara, 1982]. В работах с использованием молекулярно-генетических методов показано, что один из подвидов *Ae. speltoides* наиболее близок не только к G, но и к В геному тетра- и гексаплоидных пшениц [Tsunewaki, 1988; Miyashita et al., 1994; Sasanuma et al., 1996]. Сложность, с которой столкнулись исследователи при определении филогенетического родства этого вида, обусловлена значительным его внутривидовым полиморфизмом (в том числе и по митохондриальному геному [Tsunewaki, 1988]). Высокий уровень полиморфизма *Ae. speltoides* не в последнюю очередь обусловлен его способом размножения (вид является факультативным самоопылителем [Богуславский, Голик, 2004; Hammer, Matzk, 1993]). Ареал *Ae. speltoides* шире, чем у других видов секции *Sitopsis*, и его основная часть расположена севернее, чем у остальных видов этой секции. Это косвенным образом свидетельствует о большей вероятности его вовлечения в процессы гибридизации.

Была высказана гипотеза о том, что донором цитоплазмы для твердой и мягкой пшениц мог быть несуществующий в настоящее время вид секции *Sitopsis* (Ogihara, Tsunewaki, 1988), так как соответствия цитоплазмы ни у одного из ныне существующих видов этой секции *Aegilops* с таковой тетра- и гексаплоидных пшениц группы Emmer нет. Возможно, эти различия возникли в результате эволюции после объединения видов с элементарными геномами в первичный тетраплоид. Следует заметить, что эфиопские пшеницы являются исключением – они сохранили свой «облик» практически с неолита. М. Фельдман [Feldman, 1966], анализируя гибриды между *T. timopheevii* и линиями мягкой пшеницы маркированными дителоцентрическими хромосомами, пришел к выводу о некотором сходстве геномов G и B. Факт нескрещиваемости тетраплоидных видов линий Timopheevii и Emmer Э. Вагенар [Wagenaar, 1961] объясняет наличием структурных перестроек в геноме B. Заметим, что виды эволюционных линий Timopheevii и Emmer имеют разные типы цитоплазм, что также может влиять на оценку скрещиваемости.

Происхождение тетраплоидных видов филогенетической линии Emmer. Первичный амфиплоид секции *Dicoccoidea* Flaksb. возник значительно раньше, чем в секции *Timopheevii*. Полагают, что *T. dicoccoides* (Kuhn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. является древнейшим тетраплоидным видом пшениц, в процессе эволюции которого выделились экологические группы, отличающиеся друг от друга не только морфологически [Фляксбергер, 1935]. Гипотетический первый возделываемый тетраплоид авторы представляют по-разному [Удачин, 1991; Kislev, 1980]. При рассмотрении филогении пшениц интересно заметить, что диплоидный вид *T. monococcum* введен в культуру значительно позже (его наиболее ранние находки в Ali Koh датируются 6500 лет до н.э.) [Zeven, de Vet, 1982], чем тетраплоидный *T. dicoccum* (Schrank) Schubl.

Донор генома D. Третий геном гексаплоидных пшениц был обозначен как D (от немецкого названия настоящей спельты *T. spelta* L. – Dinkel). Донором генома D, по единодушному мнению исследователей, является вид *Ae. squarrosa* L. (=синоним *Ae. tauschii* Coss.), точнее, его подвид *strangulata* Eig [McFadden, Sears, 1946; Riley, Chapman, 1960; Jaaska, 1980; Nishikawa, 1983; Pestsova et al., 2001 и др.], который объединился в результате амфидиплоидизации с тетраплоидной пшеницей, имевшей геном ВВА^uA^u (см. рис.4). Подвид *strangulata* характеризуется появлением дополнительных второстепенных антигенов и новых компонентов в электрофоретическом спектре глиадинов [Хакимова, Гаврилюк, 1973] и поэтому считают его более эволюционно «молодым», чем подвид *eu-squarrosa*.

Происхождения гексаплоидных пшениц. Сложнее обстоит дело с выявлением тетраплоидного вида пшеницы, послужившего материн-

ской формой для первичного гексаплоида (см. рис. 4). О. Ф. Кук [Cook, 1913] происхождение первичного гексаплоида связывал с гибридизацией дикой полбы Израила (*T. dicoccoides*) с каким-либо из видов эгилопсов. Дж. Персиваль предположил, что мягкая пшеница произошла в результате скрещивания одного из видов пшениц группы полбы с *Ae. cylindrica* Host, указав на признаки, отличающие ее от полбы [Percival, 1921]. К ним он отнес тонкостенность полой соломины, прочный, не распадающийся на членики при созревании колос, отсутствие килля у колосковой чешуи, округлость последних, сравнительно короткие (относительно общей длины колоса) ости у остистых разновидностей и наличие полуостистых и безостых форм.

Согласно гипотезе Х. Кихара [Kihara, Lilienfeld, 1949; Kihara, 1965] исходным тетраплоидом был голозерный вид *T. persicum* Vav. (= syn. *T. carthlicum* Nevski). Х. Кихара предположил, что первичная гексаплоидная форма изначально имела легкий обмолот и обладала достаточно прочным, не распадающимся на членики при созревании колосом (заметим, что к настоящему времени не описано голозерных форм у *Ae. squarrosa*, поэтому любой гексаплоидный амфиплоид, полученный в результате гибридизации с этим видом, – пленчатый). Кроме того, считается, что более древними являются озимые формы растений [Тахтаджян, 1970]. Вид *T. carthlicum* представлен только яровыми образцами [Goncharov, 1998], причем районы его основного распространения в Армении, Турецкой Армении и Южной Грузии [Гандилян, 1972a] не предполагают возможности обнаружения у этого вида озимых форм [Гончаров, 2002]. Кроме того, гексаплоиды с трудным обмолотом (*T. spelta*), настоящие полбы, могут являться вторичными по происхождению [Вавилов, 1926], и появились они в результате спонтанной гибридизации гексаплоидной пшеницы с пленчатым тетраплоидным видом [Фляксбергер, 1930]. Следует отметить, что некоторые другие триктологи считают пленчатые ломкоколосые виды секций *Monococcon* Dum., *Timopheevii* и *Dicoccoidea* первичными [Schulz, 1913; Ларионов, 1914]. М.Э. Кислев [Kislev, 1980] предположил, что первичным тетраплоидом был гипотетический вид *T. parvicocum* Kislev, а Р.А. Удачин [1991] – что голозерная пшеница *T. protopersicum* Udacz.

Х. Кихара [Kihara, 1965] полагал, что мягкая пшеница произошла в результате скрещивания двух гексаплоидных видов *spelta* и *T. compactum* Host. Однако в настоящее время есть много данных для того, чтобы считать *T. compactum* самым молодым гексаплоидным видом пшениц [Бадаева, 2000]. Дж. Персиваль [Percival, 1921] полагал происхождение и развитие гексаплоидных видов пшениц *T. aestivum* и *T. spelta* параллельными. Его заключение ведет к гипотезе полифилетического происхождения гексаплоидных пшениц. Косвенным подтверждением возможности про-

исхождения мягкой пшеницы от *T. spelta* является отсутствие ломкости колосового стержня у эндемичного для Грузии вида спельты *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz. [Пшеницы, 1979]. Х. Куккук [Kuckuck, 1964] считал возможным независимое (параллельное) происхождение разных групп спельты, т.е. ее европейского ssp. *aestivum* (синоним *indo-europeum* Vav.) и азиатского ssp. *hadropyrum* (Flaksb.) Tzvel. (синоним *irano-asiaticum* Flaksb.) подвидов. Независимое происхождение европейской спельты от азиатской декларируется и рядом других исследований (см. например: [V. Jaaska, 1978; M. Byren von et al., 2001; O.C. Дедкова и др., 2004] и др.).

В случае происхождения европейских форм спельты в результате гибридизации *T. aestivum* с *T. dicocum* азиатский подвид *T. spelta* может являться предковым для мягкой пшеницы. Такое филогенетическое построение до сих пор не подтверждается археологическими данными, хотя оно и является, с точки зрения большинства современных исследователей, очень вероятной гипотезой [Feldman, 2001]. Археологическим находкам *T. spelta* с Ближнего Востока из Yarin Tepe I около 8 тыс. лет [Kislev, 1984], в то время как обнаруженные остатки мягкой пшеницы старше их на тысячу лет [Nesbitt, 2001]. Согласно археологическим находкам в Центральной Европе, спельта появилась на данной территории в эпоху ранней бронзы (2200–1500 лет до н.э.), т.е. более чем на 2 тыс. лет позднее голозерной гексаплоидной пшеницы, культивировавшейся здесь уже в раннем неолите (5400–4900 лет до н.э.) [Nesbitt, 2001].

Единственно, что очевидно в происхождении гексаплоидных пшениц – это то, что они могли появиться только в зоне произрастания донора элементарного генома D ssp. *strangulata* *Ae. squarrosa*, т.е. в области, простирающейся от бывшего советского Закавказья до южного берега Каспийского моря и севера Центрального Ирана. Однако гибридизация могла произойти и в южной части Закавказья или северо-восточной части Плодородного полумесяца, т.е. там, где ареал вида *Ae. squarrosa* перекрывается ареалом дикой тетраплоидной пшеницы *T. dicocoides* (см. рис. 2). В то же время гибридизация *Ae. squarrosa* с возделываемым тетраплоидным видом *T. dicocum* могла произойти в более широких границах. Мы не рассматриваем высказывание китайских исследователей о независимом происхождении мягкой пшеницы Китая [Yen et al., 1988]. Оно проверялось молекулярно-биологическими методами, и было показано, что китайские мягкие пшеницы ближе к образцам ssp. *strangulata* из Закавказья и Прикаспия, чем образцам *Ae. squarrosa* Китая [Lagudah et al., 1991]. В.Ф. Дорофеев [1966] полагает, что гибридизация тетраплоидных пшениц с *Ae. squarrosa* могла происходить многократно и в различных местах перекрытия ареалов этих видов.

II. ОБЪЕМ РОДА *TRITICUM*

Триба *Triticeae* Dum. входит в семейство *Poaceae* Barnhart (*Gramineae* Juss.). К ней принадлежат три из четырех основных хлебных растений Старого Света – мягкая пшеница, ячмень *Hordeum vulgare* L. и рожь *Secale cereale* L., а также ряд важных кормовых и пастбищных культур [Цвелев, 1976; Barkworth, 1992]. Внутри трибы *Triticeae* роду *Triticum* филогенетически близки два рода *Aegilops* и *Secale* L., составляющие вместе с ним подтрибу *Fruментaceae* Dum.

Происхождение полиплоидных пшениц в результате гибридизации ее ди- и тетраплоидных видов с видами рода *Aegilops* привело некоторых систематиков к идее включения в систему рода *Triticum* всего рода *Aegilops* [Bowden, 1959] или только видов его секции *Sitopsis* [Chennaveeraiah, 1960], т.е. *Ae. speltoides*, *Ae. bicornis* (Forsk.) Jaub. et Spach., *Ae. sharonensis* Eig и *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl., с той или иной вероятностью на тот момент времени считавшимися потенциальными донорами В генома полиплоидных видов пшениц (Liu et al., 2003). Заметим, что род *Aegilops* получил статус самостоятельного еще у К. Линнея [Linnaeus, 1753]. Позже Дж. Мак Кей (MacKey, 1966) включил *Triticum* Muntzing (*Secalotriticum* Wittm.) в род *Triticum*, разделив ее согласно уровням ploидности на два вида – гексаплоидная *T. turgidocereale* (Kiss) МК ($2n = 42$) и октаплоидная *T. rimpaii* (Wittm.) МК ($2n = 56$). В последующем он отказался от этой идеи [МакКей 1977, 1989]. Еще одна точка зрения заключается в обосновании увеличения числа родов пшеницы, т.е. придании статуса самостоятельных родов ди-, тетра- и гексаплоидным видам пшениц [Philipschenko, 1930; Цвев, 1984; и др.]. Заметим, что в основных классификациях рода *Triticum* отсутствует единство критериев для выделения дикорастущих и возделываемых видов, а наличие искусственно созданных амфиплоидов с неопределенным таксономическим статусом еще более усложняет ситуацию [Goncharov et al., 2007]. В настоящее время не поддается регламентации местоположение в системе трибы *Triticeae* ряда межродовых гибридов, таких как *T. Haynaticum* Zhuk., *T. Tritordeum* Asch. et Greb. и *Triticum Chagropyrotriticum* Cicin. Не определен ботанический статус межродовых гибридов пшениц с эгиплосами, имеющими иные, чем у естественных видов пшениц геномы, как-то: 56-хромосомный амфиплоид с геномом *UUM^oM^oBBA^uA^u*, созданный в результате скрещивания *Ae. ovata* L. с *T. dicocoides* и *Ae. ovata* с *T. durum* var. *arraseita* Hochst. ex Кцрт. и названный *Aegilotriticum* Tschermak [Tschermak, Bleier, 1926] и др. Среди них созданные Е.Г. Жировыми и Т.К. Терновской [1984] гексаплоидные формы, у которых геном D был замещен на геномы различных видов *Aegilops* секции *Sitopsis*. Итак, объединением родов *Aegilops* и *Triticum* В. Боуден [Bowden, 1959] создал,

по мнению Дж. МакКея (1989), таксономический тупик, в то время как А. Лев [Лцве, 1984] «размыл» границу между видом и родом. Последний выделяет в отдельные роды виды пшениц и эгилопсов при наличии у них различий по геномам у диплоидов или их комбинациям у аллополиплоидов. Род *Aegilops* им разбивается на 13 родов, а род *Triticum* на три – *Crihordium* Link (виды с геном AA), *Gigachilon* Seidl (виды с геном ВВАА) и *Triticum* (виды с геном ВВААDD) [Лцве, 1984].

Объем вида и выделение видов у пшениц. До настоящего времени в систематике возделываемых растений, как и в систематике вообще, уживаются две диаметрально противоположные точки зрения. Согласно первой, виды реальны и действительно существуют в природе, согласно другой, вид – это абстрактное понятие, необходимое человеку для удобства классификации объектов природы. В первом случае, со времен О.П. Декандоля, систематики пытаются строить «естественные» классификации, во втором – они считают, что единственный выход – это «консенсус» вида, т.е. вид – это то, что специалисты по данной группе растений приняли за таковой. Заметим, что понятие «вид» было привнесено К. Линнеем [1989] в систематику из логики. В настоящее время очевидно, что определение вида различно для животных и для растений. Однако и для цветковых растений универсальная формулировка определения категории «вид» затруднена. Более того, она различна для самоопылителей и для перекрестноопыляющихся видов, для растений с агамным и прогамным развитием, для аллополиплоидных и диплоидных видов и т.д. Критерии для определения вида у растений различны для дикорастущих и для культурных растений. Причем, значительная часть последних не может не только занимать ареалы, но и существовать в естественных условиях без поддержки (культивирования) человеком. Ни в Международном кодексе ботанической номенклатуры (сент-луисский кодекс), при нятом Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом [Международный..., 2001], ни в International code of botanical nomenclature for cultivated plants [1994] не рассматриваются проблемы классификации культурных растений системно, в комплексе. Более того, в первом в качестве примера видообразования у культурных растений до сих пор из редакции в редакцию кочует не только устаревшая полвека назад, но еще и приведенная с грубыми ошибками, схема происхождения мягкой пшеницы (см.: [Международный..., 2001, НЗ, пример 3, с.143]).

Отсутствие достаточного критерия вида у растений – одна из основных причин разногласий между тритиколагами при определении числа видов у пшениц. Хотя используемые ими критерии и обычны для систематики растений, а именно – морфологические (реже анатомо-морфологические), эколого-географические, кариологические, биохимические, цитогенетические [Фляксбергер и др., 1939], а в последнее время и молекулярно-биологические. Основное противоречие при установлении объе-

ма вида у пшениц – необходимость соединить ботаническое описание видов и удобство применения такой таксономии на практике. Как образно заметил К.А. Фляксбергер [1935, с. 22], любая классификация пшениц в первую очередь является «пособием для определения пшениц земного шара, в котором приводится все их мировое разнообразие».

Нескрещиваемость в роде *Triticum* обусловлена наличием в нем трех основных (если не считать искусственные амфилоиды с геномной формулой DDAA, имеющие цитоплазму *Ae. squarrosa*) типов цитоплазм (одного типа у диплоидных пшениц и двух модификаций цитоплазмы *Ae. speltoides* у полиплоидных B- и G-геномных видов) и трех уровней плоидности (ди-, тетра- и гексаплоидного (заметим, что имеется несколько искусственно созданных октаплоидов и был создан, но не сохранился в живом виде, один декаплоид *T. borisovii* Zhebrak)), которые обуславливают достаточно надежную межвидовую изоляцию в роде *Triticum*. Это позволило исследователям разделить род *Triticum* на несколько более мелких таксономических единиц.

Наличие в роде *Triticum* одновременно дикорастущих и возделываемых видов, ди- и полиплоидных видов, различающихся ктому же типами цитоплазм, привело к тому, что исследователи выделяют в роде «хорошие» виды и «плохие», или «сомнительные» виды. К последним относят и виды-двойники с уже сложившейся репродуктивной изоляцией, но без эквивалентных морфологических изменений (например, гексаплоидный *T. zhukovskyi* ($2n = 42$) и тетраплоидный *T. timopheevii* ($2n = 28$), что часто трактуется как результат незавершенности процессов видообразования. Происхождение возделываемых видов пшениц в результате амфилоидизации при участии интрогрессивной гибридизации еще больше затрудняет выбор критериев для проведения эффективной дифференциации видов. Дикие гексаплоиды в природе не обнаружены, равно как и дикие голозерные (с легким обмолотом) тетраплоидные формы пшеницы [Дорофеев и др., 1979]. Имеется лишь четыре диких вида пшениц двух уровней плоидности (ди- и тетраплоидного) – однозернянки *T. urartu* и *T. boeoticum* и полбы *T. dicoccoides* и *T. araraticum* Jakubz., при этом природой было использовано только четыре элементарных генома A^u , A^b , B и G из 10, имеющих у диплоидных видов пшениц и эгилопсов. Первичный гексаплоид получен присоединением генома D *Ae. squarrosa* к обладающей геномом VA^u тетраплоидной пшенице (см. рис. 1).

Итак, если объективные критерии не работают, то, согласно мнению Б.М. Медникова [1989], вслед за Ч. Дарвином, приходим к прагматическому определению: «вид – это то, что считает видом компетентный специалист по данной группе» (с. 134). Хотя в такой ситуации существует опасность, что объем вида и число видов будут зависеть «от уровня квалификации исследователя данной таксономической группы» [Куприянов, 2001, с. 188].

III. СРАВНЕНИЕ ОСНОВНЫХ КЛАССИФИКАЦИЙ РОДА *TRITICUM*

В таксономии культурных растений очень мало бесспорных классификаций. Не является исключением и род *Triticum*. В настоящее время одни исследователи используют классификацию Дж. МакКея [MacKey 1966; 1989] в редакции М.В. ван Шлагерена [Slageren van, 1994], другие – классификацию В.Ф. Дороевеева и др. [1979] или построенную на основе сравнительно-генетических исследований ревизию последней [Гончаров, 2002, Goncharov, 2005]. Значительно реже используется классификация В. Боудена [Bowden, 1959] в редакции Р. Моррис, Э. Сирса [Morris, Sears, 1967]. Поскольку в основу данных классификаций положены взаимоисключающие принципы, рассмотрим их подробно.

Первая система рода *Triticum* дана К. Линнеем [Linnaeus, 1753]. В основу своей классификации пшениц он положил хорошо различимые признаки: яровость (*T. aestivum* L.), озимость (*T. hybernum* L.), спельтоидность (*T. spelta* L.) и др. Морфологические признаки легли и в основу системы рода созданной Ф. Кернике [Kerckhove, 1885]. Для описания всего известного ему разнообразия пшениц он ввел деление видов до разновидностей [Kerckhove, 1885]. Нами не рассматриваются системы рода *Triticum* из многочисленных «Флор...» XVIII-XIX вв., так как их целью было описание наличия видов пшениц на той или иной территории, и ничего принципиально нового в классификацию рода они не привнесли. Большинство из них приведено в монографии Дж. Персиваля (Percival, 1921).

С середины 1960-х гг. наметилось противопоставление классификаций, построенных на классических сравнительно-морфологических основах, и стремление их построения на цитогенетических [Bowden, 1959; Morris, Sears 1967] и генетических [MacKey, 1966, 1968, 1975; MacKey, 1968, 1989] основах, а в последнее время и с привлечением данных молекулярно-генетических исследований.

А) Классификация В. Боудена [Bowden, 1959] и ее редакция Р. Моррис, Э. Сирс [Morris, Sears, 1967]

Как мы уже отмечали выше, В. Боуден [Bowden, 1959] объединил роды *Triticum* и *Aegilops* в один род *Triticum*. При объединении родов *Aegilops* и *Triticum* новая система рода *Triticum* включила в себя 40 видов [Bowden, 1959] (еще один вид – *T. searsii* Feld. & Kis. был описан позже [Feldman, Kislev, 1977]). Редакция его системы рода, выполненная Р. Моррис, Э. Сирс [Morris, Sears, 1967], отличается от оригинальной классификации В. Боудена, во-первых, выделением из *T. turgidum* вида *T. timopheevii* в качестве самостоятельного таксона, с разделением последнего вида на две «сортовые группы» (таксономически нелегитимный термин Р. Моррис, Э. Сирса) – *T. timopheevii* var. *tumanianii* (Jakubz.)

Bowden и *T. timopheevii* var. *timopheevii*; во-вторых, переводом сортовых групп *turanicum* и *aethiopicum* в *durum* и *paleocolchicum* – в *dicosson*; в-третьих, переводом *macha* в сортовую группу *spelta*. Кроме того, имеются два отличия, касающиеся эгилопсов.

Классификация В. Боудена [Bowden, 1959] и ее редакция Р. Моррис, Э. Сирса [Morris, Sears, 1967] не прижились, поэтому подробно их рассматривать не будем. Позволим себе только два замечания относительно последней. Первое касается наличия в редакции системы, данной у Р. Моррис, Э. Сирса [Morris, Sears, 1967], нелегитимного деления видов на группы неопределенного объема, второе – использования ими также нелегитимного видового эпитета «*dicosson*». Вероятно, это просто недоразумение. В ботанической литературе принято греческие окончания (χοχρον – зерно) слов латинизировать (от существительного «*dicosson*») образуются прилагательные *dicoccus*, -a, -um). Следовательно, нет никаких оснований исправлять написание *T. dicoccon* на *T. dicoccos*, т.е. использовать два существительных в качестве родового и видового названий. Кроме того, Schrank использовал '*T. dicoccon*' только как временное название (детали см. в обзоре L. Morrison [1998]). Следовательно, его бинаминал «*T. dicoccon*» не является обнародованием видового названия. Третье – это отказ от использования категории разновидность (*variety*), что обуславливает значительное число проблем для аутентизации образцов в генбанках. Главнейшей из них является невозможность отслеживания «чистоты» больших по объему коллекций и последующий проверки получаемого из генбанка материала. Как следствие, *T. carthlicum* и *T. persicum* Vav. (последнее является нелегитимным названием первого вида) уже рассматриваются в качестве разных (!) видов [Pujar et al., 1999].

Б) Классификация Дж. МакКея [MacKey, 1966, 1968, 1975] и ее редакция М.В. ван Шлагерена [Slageren van, 1994]

Кардинальная ревизия классификации рода *Triticum* выполнена в 1960-1970-е гг. Дж. МакКеем [MacKey, 1966, 1968, 1975]. На Втором Международном симпозиуме по генетике пшениц он предложил признать только пять видов пшениц: *T. monococcum*, *T. timopheevii*, *T. turgidum*, *T. zhukovskiyi* и *T. aestivum* [MacKey, 1966]. На следующем третьем симпозиуме он представил кардинальную ревизию своей системы рода *Triticum* [MacKey, 1968], в которой предлагал уже восемь видов пшениц, в том числе два ржано-пшеничных гибрида *Triticale*, и выделил однозернянки в отдельный род *Crithodium* Link – *Cr. aegilopoides* Link. После бурного обсуждения его доклада на XII Ботаническом конгрессе в г. Ленинграде Дж. МакКей согласился вернуть однозернянки в род пшениц и выделить из них *T. urartu* в качестве самостоятельного вида [MacKey, 1975]. В пос-

ледней из обнародованных редакций 1977 г. он убрал *Triticale* из системы рода [MacKey, 1977]. Основной недостаток его системы рода *Triticum* – ее непродуманность (четыре! существенные редакции за 20 лет) и, как следствие, незавершенность системы в целом.

Выполненная М.В. ван Шлагереном [Slageren van, 1994] редакция системы Дж. МакКея состоит в следующем. Во-первых, М.В. ван Шлагерен заменил *T. monococcum* subsp. *boeoticum* на *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* (Link) Thell. Во-вторых, он перевел ряд convar. в подвиды, а именно, у *T. turgidum* subsp. *turgidum*: convar. *durum* в *T. turgidum* subsp. *durum*, convar. *turanicum* в *T. turgidum* subsp. *turanicum*, convar. *polonicum* в *T. turgidum* subsp. *polonicum*. В-третьих, он поменял одно нелегитимное название *T. turgidum* subsp. *georgicum* ((DeKapr. et. Menabde) Flaksb.) МК на другое нелегитимное *T. turgidum* subsp. *paleocolchicum* (Menabde) A. Lcve & D. Lcve. Заметим, что нет никакого смысла в таком изменении рангов, а именно в переводе в подвиды без выделения в подвидах более низких таксономических единиц. Как и Дж. МакКея (1989), М. ван Шлагерена [Slageren van, 1990] «пугало» выделение В.Ф. Дорофеевым с сотр. (1979) в системе *Triticum* рода 1031 разновидности. М.В. ван Шлагерен [Slageren van, 1994], модифицируя классификацию Дж. МакКея, почему-то вслед за Р. Моррис и Э. Сирс дал виду *T. dicocum* нелегитимное название *T. dicoccon* (см. выше раздел А). Большинство исследователей не приняло во внимание и другое «нововведение» М. ван Шлагерена [Shlageren van, 1994], а именно, написание вида *T. boeoticum* не в общепринятой орфографии, а в орфографии Е. Буассье [Boissier, 1884], т.е. «*T. baeoticum*». Это является некорректным и не соответствующим правилам ботанической номенклатуры, так как он использовал и *T. boeoticum*, и *T. baeoticum* [Boissier, 1884]. Поскольку область Греции, откуда был взят лекотип, называется Беотия (Boeotia), поэтому первый эпитет является более корректным.

Дж. МакКей [1989] считал, что узким местом всех предложенных до него систем рода *Triticum* является отсутствие информации о характере генетического контроля идентичных по своему фенотипическому проявлению морфологических признаков, служащих для определения меж- и внутривидовых родственных связей. Основное преимущество его системы – это попытка создать генетическую систему рода. И для этого у него, казалось, были все основания. Во-первых, ревизия систем родов *Aegilops* и *Triticum* В. Боудена [Bowden, 1959], объединившего эти два рода в один, указала путь уменьшения числа видов в системе рода *Triticum*. Во-вторых, изящная работа М.С. Свамианатана и М.В.П. Рао [Swaminathan, Rao 1961], показавших, что у гексаплоидных видов пшениц отличия по таксономически значимым признакам контролируются четырьмя парами неллельных генов:

<i>T. spelta</i> L.	–	<i>qq cc SS vv</i>
<i>T. macha</i> Dek. et Men.	–	<i>qq CC SS vv</i>
<i>T. vavilovii</i> Jakubz.	–	<i>qq cc SS VV</i>
<i>T. compactum</i> Host	–	<i>QQ CC SS vv</i>
<i>T. aestivum</i> L.	–	<i>QQ cc SS vv</i>
<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	–	<i>QQ CC ss vv</i>

где рецессивная аллель *q* контролирует спельтоидность и пленчатость, доминантная – норму и голозерность; доминантная аллель *C* – компактный тип, рецессивная – норму; рецессивная аллель *s* – сферококкоидное зерно, доминантная – норму; доминантная аллель *V* – ветвистоколосость, рецессивная – норму.

Сведение Дж. МакКеем [1989] межвидовых отличий к нескольким парам генов, казалось бы, позволяло автору не рассматривать их в качестве разных видов, а только в виде более низких таксонов. Однако слабая на тот момент времени генетическая изученность пшениц обусловила основные недостатки его «генетической» системы рода *Triticum*. В настоящее время очевидно, что используемые им гены относятся к так называемым системным генам [Faris et al., 2003] и не только контролируют таксономически значимые признаки, но обладают и значительным плейотропным эффектом. Кроме того, виды пшениц на всех уровнях плоидности отличаются не только значительным числом генов, но и кариотипами [Левитский и др., 1939; Badaeva et al., 1994]. В то же время идея была плодотворной, и использование этих генов в сравнительно-генетическом анализе позволило нам решить вопрос с таксономическим рангом *T. petropavlovskiy* Udacz. et Migusch. [Goncharov, 2005; Watanabe N. et al., 2004] и *T. tibetanum* Shao и *T. yunnanense* King [Гончаров, 2002].

К преимуществам классификация Дж. МакКея [1989] можно отнести ее наглядность и простоту, так как она включает в себя только шесть видов (табл. 1). Однако и в этом случае система рода *Triticum* не упрощается, а еще более запутывается, поскольку в ней дикорастущие виды *T. dicocoides* и *T. araraticum* рассматриваются в качестве подвидов исторически более молодого по происхождению культурного вида *T. turgidum* (аргумент, что 250 лет назад К. Линней [Linnaeus, 1753] для тетраплоидных пшениц выделил только этот вид не является достаточным). В классификации Дж. МакКея нет места многочисленным подвидам, описанным исходя из вполне веских, даже с точки зрения классической систематики, аргументов (см. например, классификации К.А. Фляксбергера [1935] или В.Ф. Дорофеева и сотр. [1979]). Созданная Дж. МакКеем [1989] система рода *Triticum* оказалась не очень удачной и в стратегическом плане. В ней за названием вида *T. turgidum* «скрываются» два диких и почти десяток культурных видов тетраплоидных пшениц, что обуславливает основной

Таблица 1

Система рода *Triticum* (L., Dum.) МК Дж. МакКея [1989]

Section <i>Monococca</i> Flaksb. (2n = 14)	Section <i>Dicoccoidea</i> Flaksb (2n = 28)	Section <i>Speltoidea</i> Flaksb. (2n = 42)
<i>T. monococcum</i> L.	<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	<i>T. zhukovskyi</i> Menabde et Ericzjan
subsp. <i>boeoticum</i> (Boiss.) Б. Love et D. Love	subsp. <i>armeniicum</i> (Jakubz.) МК	
var. <i>aegilopoides</i> (Link) МК	subsp. <i>timopheevii</i>	
var. <i>thaouidar</i> (Reut.) Perc.		
subsp. <i>monococcum</i>		
<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	<i>T. turgidum</i> (L.) Thell.	<i>T. aestivum</i> (L.) Thell.
	subsp. <i>turgidum</i>	subsp. <i>aestivum</i>
	conv. <i>turgidum</i>	subsp. <i>compactum</i> (Host) МК
	conv. <i>durum</i> (Desf.) МК	subsp. <i>durum</i> (Dekapr. & Menabde) МК
	conv. <i>turancium</i> (Jakubz.) МК	subsp. <i>spelta</i> (L.) Thell.
	conv. <i>polonicum</i> (L.) МК	subsp. <i>monococcum</i> (Percival) МК
	subsp. <i>carthlicum</i> (Nevski in Kom.) A. Love et D. Love	
	subsp. <i>dicoccum</i> (Schrank ex Schöbler) Thell.	
	subsp. <i>georgicum</i> (Dekapr. & Men.) МК	
	subsp. <i>dicoccoides</i> (Körn. ex Ascher. & Graebner) Thell.	

ее недостаток, а именно, неоднозначность критериев для разграничения видов и подвидов (такие таксономические единицы, как «разновидности», в ней вообще отсутствуют). В результате использования классификации Дж. МакКея при поддержании коллекций пшениц в ряде зарубежных генбанков возникли проблемы с аутентичностью сохраняемых образцов [Cao et al., 1999], со временем ситуация только ухудшается. Причем проблемы возникают даже не из-за применения сложных и дорогостоящих молекулярно-биологических методов для идентификации видов, а из-за использования неаутентичных образцов в качестве типов при проведении таких работ (см. [Cao et al., 1999, f g.2a]). В использующих эту классификацию генбанках в настоящее время персонал не в состоянии следить за «чистотой» видов не в силу низкой профессиональной подготовки, а из-за отсутствия приемлемых критериев для проведения внутривидовой идентификации образцов, так как только тщательно разработанные классифи-

кации позволяют с легкостью эффективно идентифицировать хранящийся и репродуцируемый в генбанках материал. Как справедливо замечал А.Л. Тахтаджан [1966], «чем информативнее данная система классификации, тем полезнее она в научном и практическом отношениях» (с. 38). Следовательно, не разработанные тщательно классификации – вредны.

Основные, очевидные в настоящее время, недостатки системы рода *Triticum* Дж. МакКея [1989]:

1) неудобство ее использования в генбанках, имеющих большие по количеству образцов коллекции видов;

2) поскольку в ней эволюционно более молодые виды «поглощают» в себя более старые, это затрудняет проведение полномасштабных филогенетических исследований в роде;

3) она построена без определения меж- и внутривидовых филогенетических связей, поэтому при ее использовании не удастся создать адекватную систему рода.

Наиболее контрастный пример – виды *T. araraticum* и *T. timopheevii*, имеющие геном GGAA. Хотя оба вида являются «хорошими» даже с точки зрения классической ботаники, так как в массе практически не скрещиваются между собой и не дают плодовитое потомство.

В) Классификация В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979]

Хорошо известно, что систематика вырастает из изучения флор [Семенов-Тянь-Шанский, 1910], поэтому, как справедливо отмечал Э. Майр [1947], «создается впечатление, что все заключения и общие закономерности, выведенные при изучении систематического материала, в значительной мере зависят от характера этого материала...» (с. 28). Огромное разнообразие пшениц и их сородичей на территории бывшего СССР и сопредельных стран и значительная мировая коллекция пшениц, собранная в ВНИИ растениеводства (г. Санкт-Петербург, Россия) Н.И. Вавиловым и его последователями, создавали и создают в России благоприятные условия для проведения работ по классификации биоразнообразия рода и последующих успешных их ревизий. Система В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979] является развитием классификации К.А. Фляксбергера [1935]. Последним впервые в систематику пшениц было введено предложенное А. Шульцем [Schulz, 1913] их деление на ряды, в виде трех групп – *congregatio diploidea* Flaksb. (*Einkornreihe* A.Schulz), *congregatio tetraploidea* Flaksb. (*Emmerreihe* A.Schulz), *congregatio hexaploidea* Flaksb. (*Dinkelreihe* A.Schulz). Позже данная система деления рода *Triticum* на три ряда (секции, или группы), согласно уровню их плоидности, была принята за основу многими триктологами [Невский, 1934; Schiemann, 1948; Jakubziner, 1958; и др.] и в несколько измененном виде используется до настоящего времени [Goncharov, 2005]. После проведения кардинальной

Таблица 2

Классификация рода *Triticum* (из Н.П. Гончаров [2002] с изменениями по N.P. Goncharov [2005])

Секция	Группа	Вид	2n	Геном
<i>Monococcon</i> Dum.	Пленчатые	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	14	A ^u
		<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A ^b
		<i>T. monococcum</i> L.	14	A ^b
	Голозерная	<i>T. sinskajae</i> A.Filat. et Kurk.	14	A ^b
<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Полбы	<i>T. dicoccoides</i> (Kuhn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	BA ^u
		<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schöbl.	28	BA ^u
		<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	BA ^u
		<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	BA ^u
	Голозерные	<i>T. turgidum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. durum</i> Desf.	28	BA ^u
		<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
		<i>T. polonicum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
		<i>T. carthlicum</i> Nevski	28	BA ^u
<i>Triticum</i>	Пленчатые	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	BA ^u D
		<i>T. spelta</i> L.	42	BA ^u D
		ssp. <i>tibetanum</i> (Shao) N. Gontsch. *)		
		ssp. <i>yunnanense</i> (King) N. Gontsch.		
		<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	BA ^u D
	Голозерные	<i>T. compactum</i> Host	42	BA ^u D
		<i>T. aestivum</i> L.	42	BA ^u D
		ssp. <i>aestivum</i>		
		ssp. <i>hadropyrum</i> (Flaksb.) Tzvel.		
		ssp. <i>petropavlovskiyi</i> (Udacz. et Migusch.) N. Gontsch.		
<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.		42	BA ^u D	
<i>Timopheevii</i> A.Filat. et Dorof.	Пленчатые	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	GA ^u
		<i>T. timopheevii</i> Zhuk.	28	GA ^u
		ssp. <i>militinae</i> (Zhuk. et Migusch.) N. Gontsch.		
		<i>T. zhukovskiyi</i> Menabde et Erizjan***)	42	GA ^u A ^b
<i>Compositum</i> N. Gontsch.	<i>Aegilotriticum</i>	<i>T. palmovae</i> (***) G. Ivanov (syn. <i>T. erebuni</i> Gandil.)	28	DA ^b
	Пленчатые	<i>T. dimococcum</i> Schieman et Staudt	42	BA ^u A ^b
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	BA ^u GA ^t
		<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	GA ^u D
		<i>T. borisovii</i> Zhebrak	70	BA ^u DGA ^t
	Голозерный	<i>T. faksbergeri</i> Navt.	56	GA ^u BA ^u

* Подвиды указаны только для случаев, рассмотренных в данной работе. Наличие других подвидов см. [В.Ф. Дорофеева с сотр., 1979];

** До обнаружения в природе и описания естественного вида *T. zhukovskiyi* [Менабде, Ерицян, 1960] были экспериментально получены два вида-синтетика *T. timococcum* Kostov [Костов, 1936] и *T. edvardii* Zhebrak [Жебрak, 1939] с такой же геномной формулой;

*** Искусственные амфиплоиды выделены жирным шрифтом.

реvisions системы рода *Triticum* К.А. Фляксбергера система рода, выполненная В.Ф. Дорофеевым с сотр. [1979], включала в себя 27 видов. Два вида *T. tibetanum* и *T. yunnanense*, обнаруженные в Китае и описанные ко времени ее создания, в нее не вошли. В.Ф. Дорофеевым с сотр. [1979] выполнено деление рода на два подрода ssp. *Triticum* и ssp. *Boeoticum* в соответствии с наличием у видов различных А геномов, а именно А^b и А^u, где индекс «b» означает boeoticum, а индекс «u» – urartu. Такое деление на подроды, с нашей точки зрения, не было оправданно.

Выделение значительного числа тетраплоидных видов обусловлено и тем, что при гибридизации с мягкой пшеницей каждый из таких видов дает специфический, характерный только для него спектр расщепления в потомстве [Дорофеев и др., 1979]. Более того, при репродуктивной «изоляции» у возделываемых видов-самоопылителей в расщепляющихся потомствах гибридные формы промежуточного типа обычно элиминируются, что позволяет успешно выделять (идентифицировать) виды пшениц при спонтанной гибридизации [Берлянд-Кожевников, Дорофеев, 1976].

Наличие мутантов в системе рода *Triticum* В.Ф. Дорофеева и др. [1979], а именно, *T. militinae* – мутант *T. timopheevii*, *T. jakubzineerii* – мутант образца к-11597 *T. turgidum*, *T. sinskajae* – мутант образца к-20970 *T. monococcum* с неопределенным статусом, вызывает необходимость специального подробного рассмотрения их места в системе рода. Из них только *T. sinskajae* соответствует статусу вида [Гончаров и др., 20076].

Г) Классификация рода *Triticum* Н.П. Гончарова [2002, Goncharov, 2005]

Данная классификация является развитием линии Ф. Кцгmicke – К.А. Фляксбергер – В.Ф. Дорофеев. Она включает в себя 29 видов, разделенных на пять секций (табл. 2). После обсуждения результатов ревизии с Н.Н. Цвелевым автор отказался от деления рода *Triticum* на подроды и выделил пять секций [Goncharov, 2005]. Надеемся, что выполненная в рамках российских научных традиций наша ревизия лишена многих недостатков, характерных для ранее предложенных генетических классификаций рода *Triticum*. Она построена на использовании сравнительно-генетического подхода [Goncharov, 2005]: в ней в основу выделения

видов пшениц положена субординация признаков [Гончаров, 2002], основанная на изучении их сравнительной ценности [Гончаров, Гайдаленок, 2005; Гончаров и др., 2007б; Kosuge et al., 2008]. При этом один или немногие признаки принимают доминирующее значение при выделении видов («системообразующие» (таксономически значимые) признаки). Обязательным условием является изучение генетического контроля таких признаков у разных видов пшениц, в том числе и различающихся уровнем пloidности. Это связано со спецификой выделения видов у пшениц, в основу которого положен уровень пloidности. Только экспериментальное сравнительно-генетическое изучение позволит выявлять так называемые видообразующие (системные) гены, определять их аллельность и оценивать в конечном счете корректность и достаточность их использования при выделении видов. Такое исследование позволяет найти место в системе рода и искусственно полученным амфиплоидам, что в последующем обеспечит эффективное сохранение их в генбанках.

Искусственно созданные амфиплоиды, согласно имеющимся у нас предварительным результатам, могут занимать важное место в генетических и филогенетических исследованиях [Гончаров, 2002; Golovņina et al., 2007; Goncharov et al., 2008]. Единственный способ для сохранения их в генбанках – определить им место в системе рода *Triticum*, так как рабочие исследовательские и генетические коллекции, как правило, в учреждениях-оригинаторах редко поддерживаются в живом состоянии продолжительное время [Гончаров, Шумный, 2008]. Для успешного сохранения искусственные амфиплоиды объединены нами в новую секцию «гибридогенного происхождения» *Compositum* N. Gontsch. [Goncharov, 2005]. Заметим, что В.Ф. Дорофеевым [1969] была предпринята попытка выделить *congregatio Octoploidea* два искусственно созданных межвидовых 56-хромосомных вида. Делая такой шаг, считаем, что нет никаких объективных оснований включать в систему рода *Triticum* только один «рукотворный» амфиплоидный вид *T. kiharae* Dorof. et Migusch. [Дорофеев и др., 1979] и не рассматривать в ней все другие, искусственно полученные исследователями на настоящий момент виды. Заметим, что В.Ф. Дорофеев и сотр. [1987], В.Ф. Дорофеев [1989] подготовили почву для такой ревизии. Н.Н. Цвелев [1976] также приводит в своей классификации злаков четыре искусственных амфиплоида *T. fungicidum* Zhuk., *T. Edwardii* Zhebrak, *T. soveticum* Zhebrak, *T. Chorisovii* Zhebrak. Два из них (*T. Edwardii*, *T. soveticum*), как показали наши исследования, – синонимы одного и того же вида. Даже если наша система рода *Triticum* будет претерпевать какие-либо изменения в будущем, число включенных в нее искусственно созданных амфиплоидных видов не изменится, так как все возможные комбинации с элементарными геномами A^b , A^u , B, G и D исследователями уже перебраны. В нашей системе рода отсутствуют поли-

плоиды с цитоплазмой однозернянок, в цитоплазме которых полиплоиды не живут [Tsunewaki et al., 1999], тетраплоид с геномом BBDD, а также гексаплоид с геномом BBBBAA или GGGGAA.

Нами изменен порядок поименования геномов в записи геномных формул видов, так как для включения искусственных амфиплоидов в систему рода *Triticum* необходима унификация их записи. Например, Н.А. Наврузбеков [1984] пишет, что он получил и использовал в работе амфиплоид A^uA^uDD , и только при внимательном прочтении всех его работ, посвященных проблеме, можно выяснить, что на самом деле он использовал амфиплоид с геномной формулой DDA^uA^u . Реальная система записи геномных формул дает информацию о доноре цитоплазмы полиплоидных видов пшениц и искусственных амфиплоидов, поэтому она является наиболее целесообразной. Заметим, что использование традиционной системы записи геномных формул и для «естественных» видов не является удобным, особенно при изучении вопросов филогении. В своем подходе мы солидарны с Дж.Г. Вэйнс, Д. Барнхарт [Waines, Barnhart, 1990] и М. Фельдманом [Feldman, 2001], также указывающими на необходимость изменения записи геномной формулы у пшениц.

В табл. 3 дан ключ для определения родов подтрибы *Frumentaceae* Dum.

Таблица 3

**Ключ для определения родов подтрибы *Frumentaceae*
(из П.А.Гандилян, 1980)**

1. На выступе каждого членика стержня расположено по одному колоску. Колоски двух- и многоцветковые. Колосковая чешуя многонервная, широкая, с хорошо выраженным килем (у части видов киля два). Цветковая чешуя без гребенчатых зубцов **пшеница – *Triticum* L.**
2. Как предыдущий, но колосковая чешуя без киля, или киль присутствует лишь в рудиментарном состоянии, нервы колосковой чешуи с зазубрениями **эгилопс – *Aegilops* L.**
3. Как предыдущие, но колосковая чешуя однонервная, узкая, линейно-ланцетной формы. Наружная цветковая чешуя по килю гребенчато-зубчатая **рожь – *Secale* L.**

ПШЕНИЦА – РОД *TRITICUM* L.

(по К.А. Фляксбергер, 1935) с изменениями)

Растения (*plantae*) травянистые (*herbaceae*). Корень – мочковатый (*radix fibrosa*). Отдельные отростки придаточных корней изредка могут проникать в глубину почти до 2 м. Стебли (*caulis*) представляют собой цилиндрическую соломину (*culmus*) длиной 20–200 см с узлами (*nodii*) и междоузлиями (*internodii*). Соломина полая или более менее выпол-

ненная. Очередные, сидячие листья (*folia*) состоят из двух частей – незамкнутого, обхватывающего стебель, прикрепленного к узлу соломины влагалища (*vagina*) и пластинки листа (*lamina*). Листовая пластинка линейная. На месте перехода листового влагалища в пластинку листа имеются прилегающие к соломине язычок (*ligula*) и ушки (*auricular*) (рис.5), у некоторых безлигульных (*eligulata*) образцов их не бывает. У некоторых форм ушки с ресничками (*cilium*). Каждый стебель несет только по одному соцветию (*inflorescentia*) – колосу. Колос (*spica*) состоит из стержня колоса (*rachis*) (рис. 6), состоящего из члеников-стержня (*artacula*). В месте сочленения (*articulatio*) члеников на выступах сидячие колоски (*spiculae*), чередуясь по обе стороны стержня колоса, образуют лицевую сторону колоса или черепитчатую, по которой один колосок налегает своей верхней частью на основание вышесидящего колоска, и боковую,

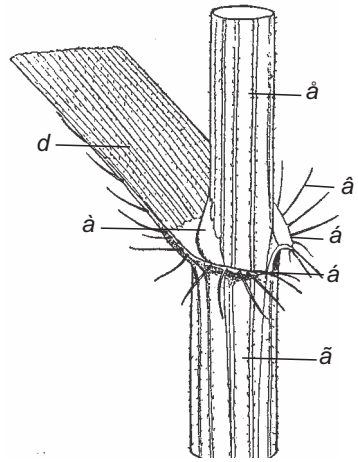


Рис. 5. Отрезок пшеницы стебля с влагалищем и листом (по [К.А. Фляксберггеру, 1935]).

a – язычок (лигула); *b* – ушки; *c* – реснички; *d* – влагалище; *e* – соломина.

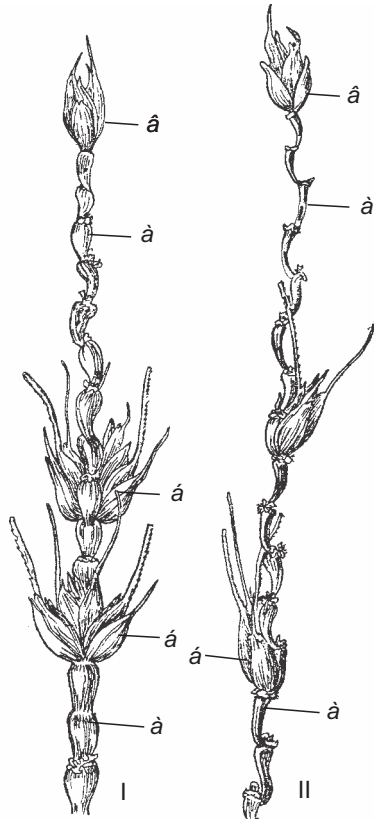


Рис. 6. Схема колоса пшеницы (из [К.А. Фляксберггера, 1935]).

I – с лицевой стороны, II – с боковой стороны; *a* – членики стержня колоса; *b* – колоски, *c* – верхушечный колосок.



Рис. 7. Нормальный колосок (*a*), нерегулярный колосок (*b*) (из [Martinek, Bednбř, 2001])

или двурядную сторону, по которой колоски располагаются, чередуясь направо и налево. Редко встречаются группы с нерегулярными (рис.7) колосками. Колоски (рис.8) многоцветковые (*multiflorae*), прилегающие широкой своей стороной к стержню колоса. Каждый колосок с правой и левой стороны имеет две колосковые чешуи (*glumae*), а именно, верхнюю, или внутреннюю (*superior s. interior*), и нижнюю, или наружную (*inferior s. exterior*), между которыми располагаются цветки (*fores*). Каждый цветок имеет по две цветочных чешуи (*palea glumella*) – наружную, или нижнюю (*palea exterior s. inferior*), которая у остистых форм несет ость, и двукилевую внутреннюю, или верхнюю (*palea interior s. superior*). Между цветочными чешуями располагаются части цветка (см. рис. 8) – завязь

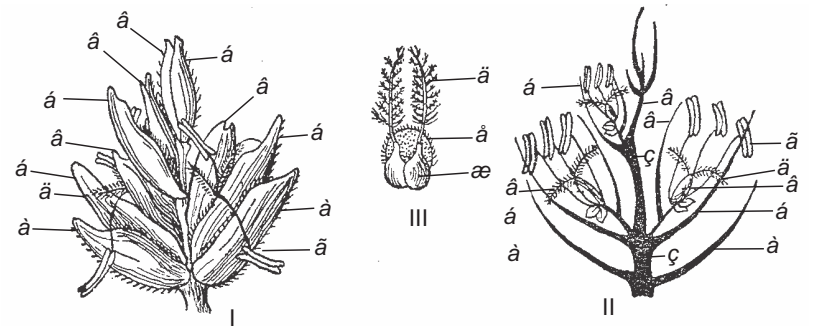


Рис. 8. Схема строения цветка (из [К.А. Фляксберггера, 1935])

I – колосок; II – схема колоска; III – цветок; *a* – верхняя и нижняя колосковые чешуи; *b* – наружные цветочные чешуи (у остистых форм несущие ость); *c* – внутренняя цветочная чешуя (двукилевая); *d* – пыльники; *e* – перистые рыльца; *f* – завязь; *ж* – пленочки (лодикулы); *з* – цветоножки.

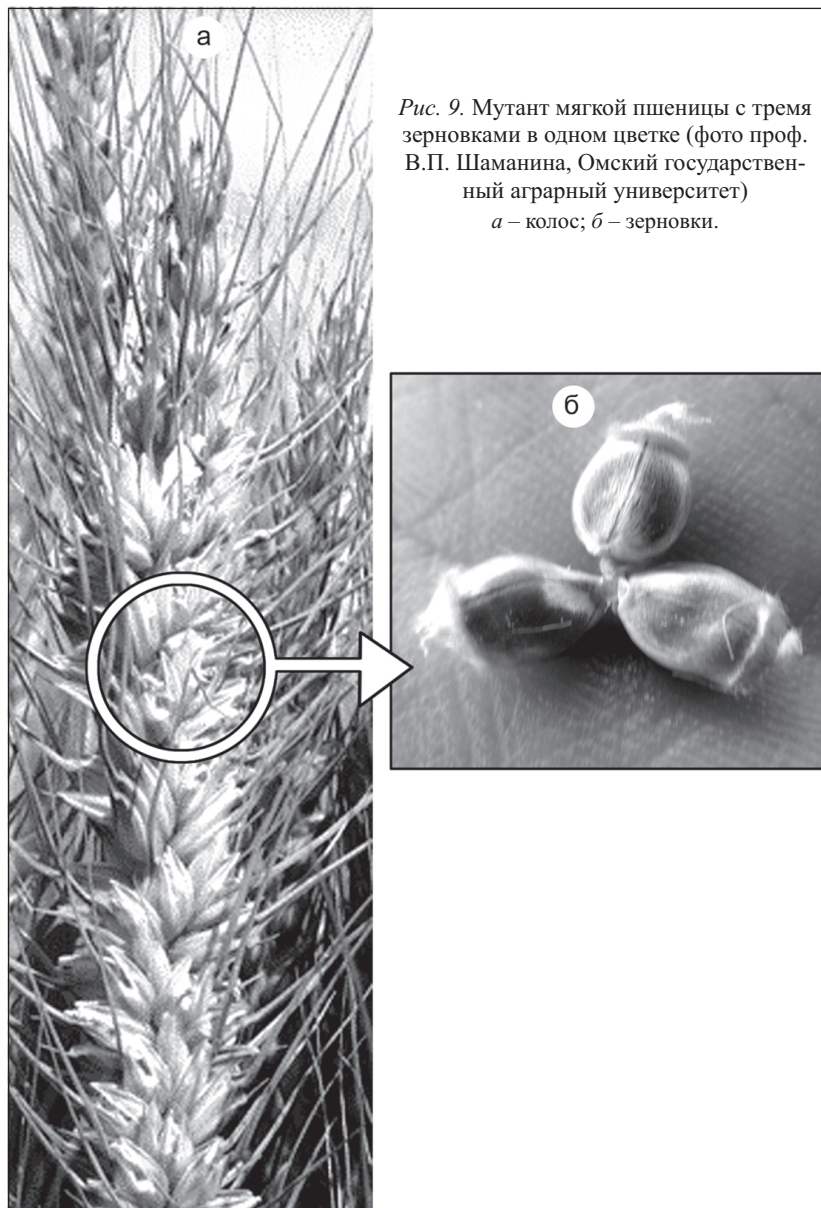


Рис. 9. Мутант мягкой пшеницы с тремя зерновками в одном цветке (фото проф. В.П. Шаманина, Омский государственный аграрный университет)
а – колос; б – зерновки.

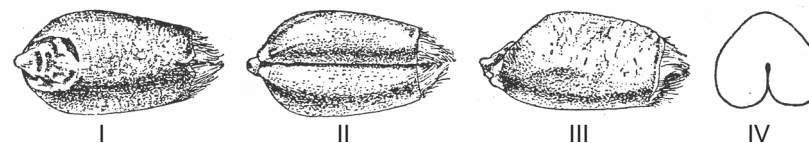


Рис. 10. Зерновка пшеницы (из [К.А. Фляксбергер, 1935]).

I – с верхней (спинной) стороны; II – с нижней (брюшной) стороны; III – с боковой стороны; IV – в разрезе. а – зародыш, б – хохолок.

(*germen*) с двумя перистыми рыльцами (*stigma*) и 3 тычинки (*stamina*), состоящие из тычиночных нитей с пыльниками (*antherae*) на конце. У основания завязи имеются 2 едва заметные пленочки – лодикулы (*lodicalae*). В зрелом состоянии между цветочными чешуями, как правило, помещается плод – зерновка (*caryopsis*) (рис.9). Зерновка не срывается с цветком. В зависимости от развития числа цветков в каждом многоцветковом колоске может развиваться от одной до нескольких зерновок, причем обычно несколько верхних цветков каждого колоса бесплодны или имеют недоразвитые зерна. Зерновка (рис. 10) состоит из зародыша (*embryo*) и эндосперма (*endospermium*), покрытого слоем алейроновых клеток (*stratum aleurucum*), в свою очередь покрытых семенными (*spermoderma*) и плодовыми (*pericarpium*) оболочками. Зародыш состоит из почечки (*plumula*), семядоли (*cotyledon*), щитка (*scutellum*) и первичных корешков (*radicula embryonis*). Зерновка с хохолком (*pappus*) на противоположном зародышу конце, с брюшной (*ventre*) стороны с бороздкой (*sulculus*), по обеим сторонам которой выступают так называемые «щеки». Консинтенция эндосперма зерновки мучнистая или стекловидная (*farinaceum s. vitreum*).

В табл. 4 дан ключ для определения видов рода *Triticum*. Исходя из развиваемой идеи о том, что предложенная классификация рода должна способствовать сохранению биоразнообразия, в него включен ряд подвидов.

Таблица 4

**Ключ для определения видов рода *Triticum*
(по Н.П. Гончаров, [2002] с добавлениями)***

1. Колосья ложноветвистые (за счет удлинения оси колосков)..... 2
+ Колосья ветвистые или нормальные 3
2. В каждом колоске по две колосковые чешуи, зерновки плотно заключены в чешуи *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz.

* В Ключ не включены октоплоидный вид *T. soveticum* Zhebrak и его подвид *T. soveticum* ssp. *fungicidum* (Zhuk.) N. Gontsch., так как основным признаком для их выделения является цитологический признак – число хромосом.

- + В каждом колоске по четыре колосковые чешуи..... *T. turgidum* ssp. *jakubzineri* Udacz. et Schachm.
3. Колосковые и цветковые чешуи очень длинные 4
+ Колосковые и цветковые чешуи обычной длины 7
4. Колосья в зрелом состоянии на колоски не распадаются, зерновки легко вымолачиваются из колоса 5
+ Созревшие колосья распадаются на колоски после механического воздействия, колосья одноотстные, колоски двузерные, зерновки плотно заключены в чешуи *T. ispahanicum* Heslot
5. Колосковые чешуи ригидные (грубые), длинные, зерновки удлинено-овальные 6
+ Колосковые чешуи травянистые (перепончатые), очень длинные, 3-3,5 см, со слабо выраженным килем, зерновки сильно удлинённые .. *T. polonicum* L.
6. Ости тонкие, мягкие, слабо зазубренные *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiy* (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch.
+ Ости толстые, длинные, сильно зазубренные, членики оси колосьев по всей длине боковых ребер покрыты длинными волосками, у основания колоска – бородка из волосков *T. dicoccoides* (Ktzn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.
7. Колосковые чешуи и зерновки удлинённой формы 8
+ Колосковые чешуи и зерновки округлые, колос плотный (D = 30-34) *T. sphaerococcum* Perciv.
8. Колос рыхлый (D=14-22), спельтоидный в поперечнике округлый или квадратный 9
+ Колос не спельтоидный 13
9. Зерновки плотно заключены в чешуи 10
+ Зерновки легко вымолачиваются *T. spelta* ssp. *tibetanum* (Shao) N. Gontsch.
10. Колос пленчатый, колосковые чешуи очень жесткие 11
+ Колосковые чешуи умеренно жесткие, колос не отделяется от соломины, основной зубец колосковой чешуи короткий *T. spelta* L.
11. Колос сильно веретеновидный, очень рыхлый, с малым числом зерен 12
+ Колос умеренно рыхлый, в колосках 3 зерна и более ... *T. spelta* ssp. *yunnanense* (King) N. Gontsch.
12. Колос с остевидными придатками *T. erebuni* Gandil.
+ Колос остистый *T. erebuni* ssp. *palmovae* (G. Ivanov) N. Gontsch.
13. Колосья имеют ости только на цветковых чешуях или безостые ... 14
+ Ости на цветковых и колосковых чешуях одновременно, стержень колоса тонкий, гибкий *T. carthlicum* Nevski
14. Колос неплотный 22

- + Колос плотный 15
15. Зерновки неплотно заключены в чешуи 20
+ Зерновки плотно заключены в чешуи 16
16. Стержень колоса практически ровный или слегка зигзагообразный 17
+ стержень колоса зигзагообразный, колос очень плотный (D = 44-50), ости тонкие, нежные укороченные *T. karamyshevii* Nevski
17. Колос плоский 19
+ Зерновки плотно заключены в чешуи , колос плотный, легко отделяется от соломины, распадается на колоски. Боковая сторона колоса шире лицевой в 1,5-2 раза. Членики колосового стержня по ребрам с длинными густыми волосками 18
18. Колос менее плотный (D = 24-28)... *T. macha* ssp. *imereticum* Dekapr. et Menabde
+ Колос более плотный (D = 35-37) *T. macha* ssp. *tubalicum* Dekapr. et Menabde
19. Членики оси колоса по боковым ребрам с относительно узкой 0,2-0,3 мм шириной полоской волосков. Колосья по сравнению с шириной недлиннее, слегка пирамидальной формы, плотные (D=30-54). Колосковые чешуи жесткие, крыловидные, с невыступающим килем, на вершине переходящим в острый треугольный зубец. Боковой нерв колосковой чешуи сильно развит, образуя своим выступом второй небольшой зубец, между ними имеется остроугольная выемка (синус). Ости мягкие *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.
+ Колосья менее плотные и более длинные. Членики оси колоса по боковым ребрам с более широкой (0,4-0,5 мм) полоской волосков *T. zhukovskiy* Menabde et Erizjan (=syn. *T. timococcum* Kostov)
20. Колоски узкие сильно сжатые одно- или двузерные 21
+ Колос очень плотный (D=33-54), длина превышает ширину более чем в 3-4 раза, зерновки короткие, овальной формы .. *T. compactum* L.
21. Колос плотный; одна, реже две зерновки на колосок, верхушка колоса всегда стерильная *T. sinskajae* A.Filat. et Kurk.
+ Листья щетинисто опушенные, членики при разломе стержня колоса всегда остаются прикрепленными своей верхней частью к основанию *T. kihara* Dorof. et Migusch.
22. Колосья очень узкие, сильно сжатые, колоски двуцветковые, одно-, редко двузерные 23
+ Колоски имеют два и более зерен на колосок 25
23. Листья с жестким опушением, килевой зубец короткий и широкий в основании. Внутренняя цветковая чешуя после созревания зерновки расщепляется на две продольные части 24

- + Листья с бархатистым опушением, зубец главной боковой жилки значительно короче основного килевого зубца, который очень сильно выражен..... *T. urartu* Thum. ex Gandil.
24. Колос узкий, плотный, колоски с одной или двумя остями, членики колосового стержня по ребрам и основания колосков густо покрыты длинными волосками, колосья весьма ломкие..... *T. boeoticum* Boiss.
+ Колосья плоские, каждый колосок несет одну ость, членики колосового стержня и основания колосков голые или почти голые, колосья не очень ломкие..... *T. monococcum* L.
25. Начиная со стадии молочной спелости колосья распадаются на колоски.....26
+ Колосья в зрелом состоянии на колоски не распадаются.....28
26. Колосья широкие.....27
+ Колосья узкие, умеренно сжатые, ости тонкие, неглубокие.....
T. araraticum Jakubz.
27. Колосья широкие, сильно сжатые, двузерные. Ширина двурядной стороны 8-12 мм, лицевой 5-8 мм. Наружная цветковая чешуя выпуклая, внутренняя – двукилевая *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl.
+ Колос длинный, плоский (D = 24)..... *T. edvardii* Zhebrak
28. Колосковые чешуи по всей длине с сильно выступающим килем..29
+ Колосковые чешуи только в верхней половине с сильно выступающим килем, реже с заметным килем повсей длине чешуи, ости обычно расходящиеся.....31
29. Удлиненные колосковые и цветковые чешуи (13-16 мм.), колосья простые, довольно рыхлые (D = 16-18), зерновки удлиненные
T. turanicum Jakubz.
+ Членики стержня колосьев 2,5-5 см, колосковые чешуи 8-15 мм, колосья 4-13 см и более, нередко ветвистые, рыхлые или плотные (D = 16-50).....30
30. Колосья с короткими вздутыми колосковыми чешуями длиной 8-11 мм, примерно в 1,5 раза короче прилегающих к ним цветковых чешуй, ость нижней цветковой чешуи спонтанно обламывается у основания, зерновки крупные, чаще мучнистые*T. turgidum* L.
+ Колосковые чешуи 8-15 мм длины, менее чем в 1,5 раза короче прилегающих к ним цветковых чешуй, ость нижней цветковой чешуи спонтанно не обламывается у основания, зерновка стекловидная
T. durum Desf.
31. Имеется поперечная вдавленность у основания колосковой чешуи. Соломина под колосом полая. Колоски в колосе расставлены, косо направлены вверх, длина зерновок примерно в 2 раза превышает ширину32

- + Поперечная вдавленность у основания колосковой чешуи отсутствует. Колосковые чешуи на верхушке обычно с одним хорошо развитым зубцом, иногда переходящим в короткую ость, более короткую, чем ость цветковой чешуи, реже равную ей; членики стержня колоса 2-3 мм. Соломина под колосом заполнена сердцевинной сплющью или с небольшим просветом в центре, часть разновидностей – с фиолетовым зерном. Наличие в колеоптиле 4-6 сосудистых пучков..... *T. aethiopicum* Jakubz.
32. Колосья грубые, колосковые чешуи очень жесткие, зерновки не осыпаются. Строение всего растения ригидное..... *T. aestivum* ssp. *hadropyrum* (Flaksb.) Tzvel.
+ Колосья не грубые, колосковые чешуи не жесткие, зерновки часто легко осыпаются. Растение неригидное..... *T. aestivum* ssp. *aestivum*

Наибольшее сельскохозяйственное значение имеют два вида – пшеница мягкая *T. aestivum* и пшеница твердая *T. durum*. Как правило, основные объемы рода в коллекциях генбанков представлены этими двумя видами. Рассмотрим их внутривидовую классификацию более подробно.

ВНУТРИВИДОВАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ *T. AESTIVUM* L. И *T. DURUM* DESF.

Как мы уже отмечали, морфологические признаки легли и в основу системы рода, созданной Ф. Кернике [Kernicke, 1885]. При описании всего известного ему разнообразия пшениц он ввел деление видов до разновидностей. Несмотря на постоянную критику «несостоятельности» и искусственности такого деления, оно исправно служит тритиколагам вот уже более 120 лет, и основные (базовые) признаки, на которых основываются все использующиеся в настоящее время внутривидовые классификации пшениц, неизменны. Это опушенность (голые – опушенные) и окраска (черная, красная или белая) чешуй колоса и остистость (безостые – остистые формы) колоса (см. рис. на обложке), а также окраска зерновок (красная, фиолетовая, голубая, зеленая или белая). Все эти четыре «классификационные» признака имеют простой генетический контроль, и большинство из них представлены во всех трех геномах пшениц гомологичными генами [McIntosh et al., 2004]. Для деления пшениц на секции Б. Думортье [Dumortier, 1823] использовал очень важные при доместикации признаки: пленчатость – голозерность. В монографии Дж. Персиваля [Percival, 1921] приводится 191 разновидность. Как мы отмечали выше, Дж. МакКей [1989] и М. ван Шлагерен [van Slageren, 1990] с ужасом пишут о том, что В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979] выделяют 1031 разновидность. Заметим, что большинство из них приходит-

Таблица 5

Сокращенная ботаническая классификация важнейших разновидностей мягкой пшеницы (из [Плотников и др., 1937])

Цвет зерновки	Колосковые чешуи	
	неопушенные (голые)	опушенные
	I. Колосья без остей	
	Колосья белые	
Белая	<i>albidum</i> Al.	<i>anglicum</i> Mazz. (=syn. <i>leucospermum</i> Кцгп.)
Красная	<i>lutescens</i> Al.	<i>velutinum</i> Schubl.
	Колосья красные	
Белая	<i>alborubrum</i> Кцгп.	<i>Delf</i> Кцгп.
Красная	<i>milturum</i> Кцгп.	<i>pyrothrix</i> Al.
	II. Колосья с остями	
	Колосья белые, ости белые	
Белая	<i>graecum</i> Кцгп.	Кцгп. <i>meridionale</i>
Красная	<i>erythrospermum</i> Кцгп.	Clem. <i>hostianum</i>
	Колосья красные, ости красные	
Белая	<i>erythroleucon</i> Кцгп.	Кцгп. <i>turcicum</i>
Красная	<i>ferrugineum</i> Al.	Al. <i>barbarossa</i>
	Колосья серо-синие или черно-синие, ости серо-синие	
Красная	<i>caesium</i> Al.	<i>Akoeruleovelutinum</i>

ся на мягкую и твердую пшеницы. Имеется значительное число разновидностей, описанных в свое время, но их авторы не дали им латинские диагнозы [Сцкгол, 1939, 1941, 1961; Мустафаев, 1973], что в настоящее время (заметим «в настоящее время», а не на момент описания), исходя из правил «Кодекса ботанической номенклатуры», ставит проблему приоритетов по их эффективному обнаружению.

Признаком в таксономии называют любую деталь структуры организма или же какую-либо характерную черту его жизнедеятельности, учитываемую сравнительной анатомией, физиологией и т.д. Трудность разграничения между видами, подвидами и разновидностями, по мнению В.Л. Комарова [1940], является одной из основных в систематике и регламентации не поддается.

Классификация прежде всего должна быть удобной для пользователя. Причем как для профессионала, так и для новичка студента. Например, одной из причин, почему не прижилась классификация культурного ячменя Ф.Х. Бахтеева [1953], является то, что основным признаком в ключе первого ветвления стоит «число рядов клеток в алейроновом слое». Для зоологов же давно очевидно, что «...практический систематик не может пользоваться цитологическими признаками для определения музейных экземпляров» [Любищев, 1982б].

Таблица 6

Сокращенная ботаническая классификация важнейших разновидностей твердой пшеницы (из [Плотников, 1935])

Цвет зерновки	Колосья остистые	
	неопушенные (голые)	опушенные
	Колосья остистые	
	Колосья белые, ости белые	
Белая	<i>leucurum</i> Al.	<i>valenciae</i> Кцгп.
Красная	<i>aff ne</i> Кцгп.	<i>fastuosum</i> Lag.
	Колосья белые, ости черные	
Белая	<i>leucomelan</i> Al.	<i>melanopus</i> Al.
Красная	<i>Reichenbachii</i> Кцгп.	<i>africanum</i> Al.
	Колосья красные, ости красные	
Белая	<i>hordeiforme</i> Host	<i>italicum</i> Al.
Красная	<i>murciense</i> Al.	Кцгп. <i>aegyptiacum</i>
	Колосья красные, ости черные	
Белая	<i>erythromelan</i> Кцгп.	<i>apulicum</i> Кцгп.
Красная	<i>alexandrinum</i> Кцгп.	<i>niloticum</i> Кцгп.
	Колосья черные или черно-синие	
Белая	<i>provinciale</i> Al.	<i>coeruleuscens</i> Bayle.
Красная	<i>obscurum</i> Кцгп.	<i>libycum</i> Кцгп.

А.А. Любищев [1982а] также считал, что «всякому, много занимающемуся определением любых организмов, не может не броситься в глаза неудовлетворительность определительных таблиц». Все они строятся в форме дихотомических таблиц, т. е. в виде деревьев с большим числом разветвлений. Однако форма таких таблиц отнюдь не является наиболее экономной, из-за этого возникает много ошибок в определении. Именно определяющий, сделав ошибку в выборе антитез, дальше получает как бы подтверждение тому, что он стоит на правильном пути, поскольку в дальнейшем встречает такие противопоставления, которые соответствуют признакам определяемого им объекта В классификаторах ВИР [Определитель..., 1980] был удачно совмещен принцип «бухгалтерских книг» (табличный ключ) с дихотомическими таблицами. При этом определение по последним не идет дальше «подгрупп разновидностей» (см. ниже табл. 8 и 9). В то время как использование первых позволяет успешно и эффективно идентифицировать и/или проверить аутентичность любого коллекционного материала. При этом табличный ключ существенно упрощает поиск нужной разновидности [Дорофеев и др., 1979]. Разработанное и предложенное П.А. Гандиляном [1965] для их упрощения краткодиагностическое формализованное (формульное) обозначение разновидностей не прижилось. Хотя формульная запись запасных белков (глиадинов) пшениц успешно используется для паспортизации сортов [Конарев, 1980].

Селекционер в своей работе может пользоваться сокращенной ботанической классификацией. Пример таковой для мягкой пшеницы дан в табл. 5, для твердой – в табл. 6.

Таблица 7

Результаты изучения коллекции местных форм тетра- и гексаплоидных видов пшениц, соответственно, из генбанков стран WANA (ICARDA) (г. Гифу в 2000 г.), Узбекского НИИ растениеводства (г. Ташкент, 2006 г.)

Вид	Просмотренных образцов, шт.	Несоответствие, шт.	Несоответствие, %
<i>T.turgidum</i>	576	44*	7,64
<i>T.aestivum</i>	1189	59**	4,96

* Число выявленных гексаплоидов, у двух образцов с длинной колосковой чешуей видовой принадлежность к гексаплоидным видам определена путем подсчета числа хромосом;

** Несоответствие указанным разновидностям, при этом еще в 55 образцах-популяциях утеряна одна или несколько разновидностей.

Если проблема сохранения амфиплоидов решается их включением в систему рода *Triticum*, то проблема сохранения генколлекций на сегодняшний день остается не решенной. При передаче последних в любой генбанк они автоматически становятся публичными, чем нарушаются авторские права их создателей. В связи с этим самые большие генколлекции мягкой пшеницы (см. например, [О.П. Митрофанова, 1994] или Н. Ватанабе [Watanabe, 1994]) не переданы ни в один генбанк. То же касается и коллекций аберрантных форм, репродуцирование которых без цитологического анализа невозможно.

В заключение заметим, что ни в одном из генбанков четко не отлажена система апробации репродуцируемого материала. В табл. 7 приведены данные изучения двух случайных выборок из двух генбанков.

Как видим, процент несоответствия образцов в генбанке Узбекского НИИ растениеводства, в котором за чистотой не следилось (сотрудники пересевали материал, полученный из других учреждений), таковому в генбанке стран WANA (ICARDA), использующем классификацию M.W. van Slageren [1990], довольно близок. Причем в первом случае нами определялась только видовой принадлежность, тогда как во втором – еще и разновидности. Данная работа представляет собой попытку еще раз указать на этот пробел и на необходимость создания единой, детальной системы у возделываемых видов растений.

Благодарности. Считаю своим приятным долгом поблагодарить к.с.-х.н. Б.М. Джумаханова (ICARDA, Ташкент) инициировавшего составление данной работы, канд. биол. наук Л.И. Лайкову и канд. биол. наук К.А. Головнину (все ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск), канд. биол. наук А.А.Филатенко (СПб) за конструктивное обсуждение, а также Н.М. Гарькавую, В.Е. Бобович, Ю.В. Сидорчука (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск) и А.Н. Гончарову (Томский госуниверситет) за техническую помощь.

Род *Triticum* L.Секция *Dicoccoides* Flaksb.Вид *T. durum* Desf. – пшеница твердая

Таблица 8

Ключ для определения подвидов *T. durum* [по Определитель..., 1980]

1. Растения высокорослые (до 160 см и выше), среднерослые (80–100 см), реже низкорослые (до 40–70 см); листья длинные, широкие, поникающие; колосья от коротких (5–6 см) до очень длинных (12 см), от рыхлых ($D = 16-30$) или средней плотности ($D = 16-30$), реже до очень плотных ($D > 40$), ости параллельные, длинные (10–23 см), реже сильно укороченные (у образцов китайской экологической группы); колосковые чешуи от укороченных овальных до удлинённых, с более или менее выраженным килем; зерновки большей частью овальные или овально-удлинённые и длинные (длина превышает ширину более чем в 1,5 раза)subsp. *durum*
+ Растения низкорослые (60–70 см); листья короткие, слабо поникающие, колосья короткие (длина 5–6 см), очень плотные (D около 40 см и более); ости слегка расходящиеся, сравнительно укороченные; колосковые чешуи укороченные, широкие с широким выступающим килем; форма зерновок близка к округлой (длина превышает ширину приблизительно в 1,5 раза)subsp. *horanicum* Vav.

I. Subsp. *durum* – подвид твердая пшеница

Ключ для определения групп разновидностей

1. Колос плотный (D около 40 см и более) **2**
+ Колос рыхлый ($D = 16-25$) или средней плотности ($D = 25-35$, иногда до 40 см) **3**
2. Колос 5–8 см, колосковые чешуи округлые, всегда значительно короче цветковых; ости на наружной цветковой чешуе короткие, на нижних колосках отсутствуют convar. *caucasicum* (Dorof.) Dorof.
+ Колос около 6 см, колосковые чешуи овальные, приблизительно одинаковой длины с цветковыми или несколько короче их; ости длинные по всему колосу convar. *durocompactum* Flaksb.
3. Растения высотой 40–160 см, облиственные; колос средней плотности ($D = 25-40$), длинный (9–12 см) или средней длины **4**
+ Растения низкорослые (60–100 см), облиственность небольшая, колос рыхлый (D около 25 см), 6–8 см длины **5**
4. Колосковые чешуи различной формы, боль шей частью овальные, 6–10 мм; зерновки 7–8 мм convar. *durum*
+ Колосковые чешуи удлинённые 10–12 мм; зерновки очень длинные (до 10 мм) с характерным серповидным углублением с брюшной стороны convar. *falcatum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat.

5. Всходы, листовая пластинка и влагалище листа густо опушены, опушение сохраняется почти до конца периода вегетации, язычок и ушки листа развиты convar. *villostum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat.
 + Всходы с коротким редким опушением, иногда неопушенные, на влагалище и пластинке листа редкое опушение исчезает по мере развития растений; язычок и ушки отсутствуют или находятся в зачаточном состоянии..... convar. *aglossicum* Dorof. et A. Filat.

1. Convar. *durum*

Ключ для определения подгрупп разновидностей

1. Колосья простые 2
 + Колосья ветвистые subconvar. *duramosum* Dorof.
 2. Колосья остистые subconvar. *durum*
 + Колосья безостые subconvar. *muticum* (Orlov) Dorof. et A. Filat.

а) Subconvar. *durum* – пшеница твердая*

белые	красные	Чешуи		Ости		Разновидность
		черные на фоне	серо-дымчатые	цвета чешуи	черные	
		белом	красном	белом	красном	
<i>Соломина под колосом неопушенная</i>						
Чешуи неопушенные						
Ости шероховатые						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	+	- <i>leucurum</i> (Alef.) Кцгп.
+	-	-	-	-	-	+ <i>leucomelan</i> (Alef.) Кцгп.
-	+	-	-	-	+	- <i>hordeiforme</i> (Host) Кцгп.
-	+	-	-	-	-	+ <i>erythromelan</i> Кцгп.
-	-	+	-	-	-	+ <i>alboprovinciale</i> Flaksb.
-	-	-	+	-	-	+ <i>provinciale</i> (Alef.) Кцгп.
Зерновки красные						
+	-	-	-	-	+	- <i>aff'ne</i> Кцгп.
+	-	-	-	-	-	+ <i>reichenbachii</i> Кцгп.
-	+	-	-	-	+	- <i>murciense</i> Кцгп.
-	+	-	-	-	-	+ <i>pseudoalexandrinum</i> Flaksb.
-	-	+	-	-	-	+ <i>albobscurum</i> Flaksb.
-	-	-	+	-	-	+ <i>obscurum</i> Кцгп.
Зерновки фиолетовые						
-	+	-	-	-	-	+ <i>aliendii</i> Ruden.
+	-	-	-	-	-	+ <i>corvalanii</i> Ruden.
Ости гладкие						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	+	- <i>levileucurum</i> Dorof.
+	-	-	-	-	-	+ <i>levileucomelan</i> Dorof.
-	+	-	-	-	+	- <i>levihordeiforme</i> Dorof.
-	+	-	-	-	-	+ <i>levierythromelan</i> Dorof.

белые	красные	Чешуи		Ости		Разновидность
		черные на фоне	серо-дымчатые	цвета чешуи	черные	
		белом	красном	белом	красном	
Зерновки красные						
+	-	-	-	-	-	+ <i>levireichenbachii</i> Jakubz.
-	+	-	-	-	-	+ <i>levialexandrinum</i> Jakubz. et Nicol.
Чешуи опушенные						
Ости шероховатые						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	+	- <i>valenciae</i> Кцгп.
+	-	-	-	-	-	+ <i>melanopus</i> (Alef.) Кцгп.
-	+	-	-	-	+	- <i>italicum</i> (Alef.) Кцгп.
-	+	-	-	-	-	+ <i>apulicum</i> Кцгп.
-	-	+	-	-	-	+ <i>boeufi</i> Flaksb.
-	-	-	+	-	-	+ <i>caerulescens</i> (Bayle-Barelle) Кцгп.
-	-	-	-	+	+	- <i>cineraceum</i> Thum.
-	-	-	-	-	+	+ <i>rubromurinum</i> Menabde
Зерновки красные						
+	-	-	-	-	-	- <i>durum</i>
+	-	-	-	-	-	+ <i>africanum</i> Кцгп.
-	+	-	-	-	+	- <i>aegyptiacum</i> Кцгп.
-	+	-	-	-	-	+ <i>niloticum</i> Кцгп.
-	-	+	-	-	-	+ <i>melaleucum</i> Dorof.
-	-	-	+	-	-	+ <i>libycum</i> Кцгп.
Ости гладкие						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	-	+ <i>levimelanopus</i> Dorof.
-	+	-	-	-	-	+ <i>leviapulicum</i> Dorof.
-	-	-	+	-	-	+ <i>levicaerulescens</i> Jakubz. et A. Filat.
<i>Соломина под колосом опушенная</i>						
Чешуи неопушенные						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	+	- <i>jakubzineri</i> Kurk.
-	+	-	-	-	+	- <i>pilosihordeiforme</i> Kurk.
Зерновки красные						
+	-	-	-	-	+	- <i>pilosaff'ne</i> Kurk.
-	+	-	-	-	+	- <i>pilosimurciense</i> Kurk.
Чешуи опушенные						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	-	+ <i>pilosimelanopus</i> Kurk

* Для того чтобы установить разновидность, следует отыскать по таблице характерный для нее «набор» признаков (наличие признака обозначено «+», его отсутствие – «-»). Для облегчения поиска (установления) признаков, характерных для разновидностей, разновидности приведены в алфавитном порядке. Сведения об авторе большинства разновидностей, их синонимах, обнаружении названий и ареалах могут быть получены из монографии В.Ф. Дорофеева и сотр. [1979].

б) Subconvar. *muticum* (Orlov) Dorof. et A. Filat. –
пшеница твердая безостая

Чешуи										Остевидные заострения	Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	черные на фоне		серо-дымчатые на фоне		цвета чешуи	черные		
				белом	красном	белом	красном				
<i>Чешуи неопушенные</i>											
Зерновки белые											
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>candicans</i> Meist.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subaustrale</i> Perciv.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	<i>muticalboprovinciale</i> Flaksb.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	<i>australe</i> Perciv.
Зерновки красные											
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	<i>schechurdinii</i> Meist.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	<i>stebutii</i> Meist.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	<i>muticalbobscurum</i> Flaksb.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	<i>muticobobscurum</i> Dorof. et A. Filat
<i>Чешуи опушенные</i>											
Зерновки белые											
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>muticovalenciae</i> Dorof. et A. Filat
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>muticitalicum</i> Dorof. et A. Filat
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	<i>muticoboeffi</i> Flaksb.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	<i>muticocaerulescens</i> Flaksb.
Зерновки красные											
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	<i>muticinazilliense</i> Gukg.

в) Subconvar. *duramosum* Dorof. – пшеница твердая ветвистоколосая

Чешуи				Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	черные на красном фоне	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья остистые</i>						
<i>Чешуи неопушенные</i>						
Зерновки белые						
+	-	-	-	+	-	<i>ramosoleucurum</i> Must. et Aliz.
+	-	-	-	-	+	<i>ramosoleucomelan</i> Jacobz.
-	-	+	-	+	-	<i>ramosohordeiforme</i> Jacobz.
Зерновки красные						
-	-	-	+	-	+	<i>ramosobscurum</i> Jacobz.

Чешуи				Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	черные на красном фоне	цвета чешуи	черные	
<i>Чешуи опушенные</i>						
Зерновки белые						
+	-	-	-	-	+	<i>dolgushinii</i> Jacobz.
-	-	+	-	-	+	<i>ramosapulicum</i> Jacobz.
Зерновки красные						
+	-	-	-	-	+	<i>ramosafricanum</i> Dorof.

2. Convar. *durocompactum* Flaksb. – пшеница твердая плотноколосая

Чешуи				Ости		Разновидность
белые	красные	черные на фоне		цвета чешуи	черные	
		белом	красном			
<i>Колосья остистые</i>						
<i>Чешуи неопушенные</i>						
Зерновки белые						
+	-	-	-	+	-	<i>serengei</i> (Aschers. et Graebn.) Dorof. et A. Filat.
+	-	-	-	-	+	<i>aydiniense</i> (Haciz) Gukg.
-	+	-	-	+	-	<i>pseudohordeiforme</i> Flaksb.
-	+	-	-	-	+	<i>rubrinigrum</i> (Stol.) Dorof. et A. Filat.
-	-	+	-	-	+	<i>pseudoalbiprovinciale</i> Flaksb. et Schreib.
-	-	-	+	-	+	<i>pseudoprovinciale</i> Schreib.
Зерновки красные						
+	-	-	-	+	-	<i>pseudoaffne</i> (Haciz.) Schreib.
+	-	-	-	-	+	<i>pseudoreichenbachii</i> (Haciz.) Schreib.
-	+	-	-	+	-	<i>pseudomurciense</i> Flaksb.
-	+	-	-	-	+	<i>alexandrinum</i> Kuhn.
-	-	+	-	-	+	<i>pseudoalbobscurum</i> Flaksb. et Schreib.
-	-	-	+	-	+	<i>pseudoobscurum</i> Schreib.
<i>Чешуи опушенные</i>						
Зерновки белые						
+	-	-	-	+	-	<i>pseudovalenciae</i> Orlov.
+	-	-	-	-	+	<i>pseudomelanopus</i> Flaksb.
-	+	-	-	+	-	<i>pseudoitalicum</i> Orlov.
-	+	-	-	-	+	<i>pseudoapulicum</i> Flaksb.
-	-	-	+	-	+	<i>pseudocaerulescens</i> (Haciz) Schreib.
Зерновки красные						
+	-	-	-	+	-	<i>pseudofastuosum</i> Orlov.
+	-	-	-	-	+	<i>virsviacum</i> Jacobz.
-	-	-	+	-	+	<i>faksbergeri</i> (Zhuk.) Jacobz.
<i>Колосья безостые</i>						
<i>Чешуи неопушенные</i>						
Зерновки белые						
-	+	-	-	-	-	<i>yesilkoense</i> Gukg.

3. Convar. *aglossicum* Dorof. et A. Filat. – пшеница твердая безлигульная

Чешуи			Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья остистые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>quasileucurum</i> Flaksb. <i>quasileucomelan</i> Flaksb. <i>quasihordeiforme</i> Flaksb. <i>quasierythromelan</i> Flaksb.
+	-	-	-	+	
-	-	+	+	-	
-	-	+	-	+	
Зерновки красные					
+	-	-	+	-	<i>quasi aff ne</i> Flaksb. <i>aglossicon</i> Flaksb. <i>quasimurciense</i> Flaksb. <i>quasialexandrinum</i> Flaksb.
+	-	-	-	+	
-	-	+	+	-	
-	-	+	-	+	
<i>Чешуи опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	-	+	<i>quasimelanopus</i> Flaksb.
Зерновки красные					
+	-	-	-	+	<i>quasiafricanum</i> Flaksb.

4. Convar. *villostum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat. – палестинская группа грубоколосых разновидностей

Чешуи			Ости		Разновидность
белые	красные	черные на красном фоне	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья остистые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>villosileucurum</i> Dorof. et A. Filat. <i>villosileucomelan</i> Dorof. et A. Filat. <i>villosiprovinciale</i> Dorof. et A. Filat.
+	-	-	-	+	
-	-	+	-	+	
Зерновки красные					
+	-	-	+	-	<i>villos aff ne</i> Dorof. et A. Filat. <i>villosum</i> Dorof. et A. Filat.
+	-	-	-	+	
<i>Чешуи опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	-	+	<i>villosimelanopus</i> Dorof. et A. Filat. <i>villosapulicum</i> Dorof. et A. Filat.
-	+	-	-	+	
Зерновки красные					
+	-	-	-	+	<i>villosafricanum</i> Jakubz.

5. Convar. *falcatum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat. группа разновидностей с серповидными зерновками

Чешуи		Ости		Разновидность	
белые	красные	цвета чешуи	черные		
+	-	+	-	<i>falcatileucurum</i> Jakubz. et A. Filat. <i>falcatileucomelan</i> Dorof. et A. Filat. <i>falcatihordeiforme</i> Dorof. et A. Filat.	
+	-	-	+		
-	+	+	-		
Зерновки красные					
+	-	-	+	<i>falcatum</i> Dorof. et A. Filat.	
<i>Колосья опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	<i>falcatimelanopus</i> Jakubz. et A. Filat. <i>falcatapulicum</i> Udacz.	
-	+	-	+		
Зерновки красные					
+	-	+	-	<i>falcatifastuosum</i> Dorof. et A. Filat.	
+	-	-	+	<i>falcataffricanum</i> Jakubz.	

6. Convar. *caucasicum* (Dorof.) Dorof. – кавказская группа разновидностей

Чешуи		Ости		Разновидность
белые	красные	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья остистые</i>				
<i>Чешуи неопушенные</i>				
Зерновки белые				
+	-	+	-	<i>cauleucurum</i> Dorof. <i>cauleucomelan</i> Dorof. <i>cauhordeiforme</i> Dorof.
+	-	-	+	
-	+	+	-	
Зерновки красные				
+	-	+	-	<i>cau aff ne</i> Dorof.
<i>Чешуи опушенные</i>				
Зерновки белые				
-	+	-	+	<i>cauapulicum</i> Dorof.

II. Subsp. *horanicum* Vav. – хоранский подвид твердой пшеницы

Чешуи		Ости		Разновидность
белые	красные	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья остистые</i>				
<i>Чешуи неопушенные</i>				
Зерновки белые				
+	-	+	-	<i>horanoleucurum</i> Vav. et Jakubz. <i>horanohordeiforme</i> Vav. et Jakubz.
-	+	+	-	
Зерновки красные				
+	-	+	-	<i>horan aff ne</i> Vav. et Jakubz.

Чешуи		Ости		Разновидности
белые	красные	цвета чешуи	черные	
<i>Чешуи опушенные</i>				
Зерновки белые				
+	-	-	+	<i>horanomelanopus</i> Vav. et Jakubz.
-	+	-	+	<i>horanapulicum</i> Vav. et Jakubz.
Зерновки красные				
+	-	-	+	<i>horanafricanum</i> Vav. et Jakubz.
-	+	-	+	<i>horanoniloticum</i> Vav. et Jakubz.

Вид *T. aestivum* L. – пшеница мягкая

Таблица 9

Ключ для определения подвидов *T. aestivum* (из [Определитель..., 1980])

1. Колосковые чешуи не длинные, зерновки овальные2
+ Колосковые чешуи длинные, зерновки удлинено-овальные. Ости тонкие, мягкие, слабо зазубренныеsubsp. *petropavlovskiy* (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch.
2. Колосковые чешуи жесткие, утолщенные, у основания без поперечной вдавленности, зерновки вымолачиваются с некоторым затруднением subsp. *hadropyrum* (Flaksb.) Tzvel.
+ Колосковые чешуи менее жесткие, более тонкие, у основания с поперечной вдавленностью, зерновки вымолачиваются легко.....subsp. *aestivum*

I. Subsp. *hadropyrum* (Flaksb.) Tzvel. – азиатский подвид

Ключ для определения групп разновидностей

1. Колосковые чешуи широкие, вздутые; килевой зубец загнут внутрь; цветковые чешуи с расширенными у основания остевидными заострениями или со сравнительно тонкими. обычно изогнутыми, деформированными осями..... conv. *infatum* (Vav.) A. Filat. et Dorof.
+ Колосковые чешуи более или менее плоские, различной формы; килевой зубец прямой; ости цветковых чешуй прямые2
2. Колосья полуостистые, редко безостые, ости цветковых чешуй грубые, ломкие, к основанию утолщенные; колосковые чешуи грубые, с хорошо выраженной нервацией; килевой зубец длинный (более 7 мм); зерновки плотно заключены в чешуях, вымолот их затрудненный conv. *rigidum* (Vav.) A. Filat. et Dorof.
+ Колосья остистые или безостые полугрубого построения, ости более тонкие, длинные; колосковые чешуи менее грубые, чем у conv. *rigidum* с менее выраженной нервацией; килевой зубец короткий..... conv. *semirigidum* A. Filat. et Dorof.

1. Conv. *rigidum* (Vav.) A.Filat. et Dorof. – группа ригидных разновидностей

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черным кантом	красные	красные с черным кантом	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
<i>Колосья безостые, чешуи неопушенные</i>										
Зерновки белые										
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>navrozkyi</i> Udach.
Зерновки красные										
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>schrederi</i> Udach.
<i>Колосья полуостистые</i>										
<i>Чешуи неопушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subgraecum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>suberythroleucum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>subcaesioides</i> (Flaksb.) Mansf.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>suberythrospermum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>subferrugineum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>subsardoum</i> (Vav et Jacobz.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>kudrjashevii</i> Udacz.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>subcaesicum</i> (Flaksb.) Mansf.
<i>Чешуи опушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>submeridionale</i> (Vav.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>subpseudomeridionale</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subhamadanicum</i> (Thum.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>subturcicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>subpseudoturcicum</i> (Vav. et Kob.) Mansf.
-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	<i>subkermanschachicum</i> (Thum.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>caesiospeltiforme</i> (Thum.) Mansf.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черным кантом	красные	красные с черным кантом	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	<i>submesopotamicum</i> (Thum.) Mansf. <i>subiranicum</i> (Thum.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subhostianum</i> (Vav.) Mansf. <i>subpseudohostianum</i> (Vav.et Kob.) Mansf. <i>subbarbarossa</i> (Vav.) Mansf. <i>subpseudobarbarossa</i> (Vav.et Kob.) Mansf. <i>subfulginosum</i> (Vav.) A.Filat.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	

2. Conv. *infatum* (Vav.) A. Filat. et Dorof. –

группа инфлятных разновидностей

Ключ для определения групп разновидностей

1. Листовая пластинка сильно отогнута от стебля, у ее основания имеются язычок и ушкиsubconv. *infatum* (Vav.) A. Filat. et Dorof.
+ Листовая пластинка почти не отклоняется от стебля, у ее основания язычок и ушки отсутствуют subconv. *eligulatinfatum* (Flaksb.) A. Filat. et Dorof.

a. Subconv. *infatum* (Vav.) A.Filat. et Dorof. – группа инфлятных лигульных разновидностей

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
Колосья безостые Чешуи неопушенные Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>albinfatum</i> (Vav.) Mansf. <i>sunpani</i> (Flaksb.) Mansf. <i>albirubrinfatum</i> (Vav.) Mansf. <i>glaucilutinifatum</i> Dorof. <i>choresmum</i> Jakubz.
-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>lutinfatum</i> (Flaksb.) Mansf.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>nigrilutinifatum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf. <i>rufinifatum</i> (Flaksb.) Mansf. <i>nigrirufinifatum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf. <i>nigricolorinifatum</i> Udacz.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
Чешуи опушенные Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>khorrassanicum</i> (Vav.) Mansf. <i>pseudokhorassanicum</i> Udacz.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>teheranicum</i> (Vav.) Mansf. <i>transcaspicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>pseudotranscaspicum</i> Kob. <i>kobelevii</i> Udacz.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>heraticum</i> (Vav.et Kob.) Mansf. <i>pseudoheraticum</i> (Vav.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>turcomanicum</i> (Vav.et Kob.) Mansf. <i>pseudoturcomanicum</i> (Vav. et Kob.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	<i>nigrinfatum</i> (Vav.) Mansf. <i>cyanotrixinfatum</i> Palm.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
Колосья полуостистые Чешуи неопушенные Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subgraecinifatum</i> Palm. <i>suberythroleucinifatum</i> Frenk. <i>subcaesioidinifatum</i> Frenk. <i>indicinifatum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	
-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	
-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>suberythrosperrminifatum</i> Palm. <i>subferrugininifatum</i> Palm.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	
-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	<i>subcaesinifatum</i> Frenk. <i>bengalensinifatum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	

белые	Чешуи						Ости		Разновидность	
	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи		черные
				белом	красном	белом	красном			
<i>Чешуи опушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>submeridionalinf atum</i> Palm.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>subpseudomeridionalinf atum</i> Udacz.
-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>araxicum</i> (Jakubz.) Jakubz.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>subturcinf atum</i> Udacz.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>subpseudoturcinf atum</i> Udacz.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>subsogdianinf atum</i> Udacz.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>subhostinf atum</i> Palm.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>subpseudohostinf atum</i> Udacz.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>subbarbarossinf atum</i> Palm.
<i>Колосья остистые</i>										
<i>Чешуи неопушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>graecinf atum</i> Udacz.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>erythrosperrminf atum</i> Palm.
<i>Чешуи опушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>meridionalinf atum</i> Nigm.

6. Subconv. *eligulatinf atum* (Flaksb.) A. Filat. et Dorof. – группа инфлятных безлигульных разновидностей

белые	Чешуи		Ости		Разновидность
	красные	серо-дымчатые на фоне красном	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья безостые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	-	-	<i>pamiricum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	-	-	<i>horogense</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	<i>cinerescens</i> (Flaksb.) Mansf.
Зерновки красные					
+	-	-	-	-	<i>shugnanicum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	-	-	<i>quasiruf nf atum</i> Flaksb.
<i>Чешуи опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	-	-	<i>oxianum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	-	-	<i>petropavlovskianum</i> Udacz.

белые	Чешуи		Ости		Разновидность
	красные	серо-дымчатые на фоне красном	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья полуостистые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>korshinskyi</i> Udacz.
-	+	-	+	-	<i>nicolai</i> Udacz.
+	-	-	+	-	<i>ruchczianum</i> Nigm.
-	+	-	+	-	<i>suchobrusianum</i> Udacz.
+	-	-	+	-	<i>raikoviae</i> Udacz.
-	+	-	+	-	<i>pjandshicum</i> Udacz.
-	+	-	+	-	<i>baranovii</i> Udacz.

3. Conv. *semirigidum* A. Filat. et Dorof. – группа полуригидных разновидностей

Ключ для определения групп разновидностей

1. Листовая пластинка сильно отогнута от стебля, у ее основания имеются язычок и ушки subconv. *semirigidum* A. Filat. et Dorof.
+ Листовая пластинка почти не отклоняется от стебля, у ее основания язычок и ушки отсутствуют subconv. *eligulatum* (Vav.) A. Filat. et Dorof.

a. Subconv. *eligulatum* (Vav.) A. Filat. et Dorof. – подгруппа безлигульных разновидностей

белые	Чешуи		Ости		Разновидность
	красные	серо-дымчатые на фоне красном	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья безостые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки красные					
-	+	-	-	-	<i>maksumovii</i> Udacz.
<i>Колосья полуостистые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>subgunticum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	+	-	<i>subafghanicum</i> (Flaksb.) Mansf.
Зерновки красные					
+	-	-	+	-	<i>subcabulicum</i> (Flaksb.) Mansf.
<i>Чешуи опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>faksbergeri</i> Udacz.
-	+	-	+	-	<i>quasisubturcicum</i> (Flaksb.) Mansf.

Чешуи			Ости		Разновидность
белые	красные	серо-дымчатые на фоне красном	цвета чешуи	черные	
<i>Колосья полуостистые</i>					
<i>Чешуи неопушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>gunticum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	+	-	<i>afghanicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	+	-	<i>baruschonicum</i> Udacz.
Зерновки красные					
+	-	-	+	-	<i>kabulicum</i> (Vav.) Mansf.
-	+	-	+	-	<i>tadjicorum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	+	-	<i>murgabicum</i> (Flaksb.) Mansf.
<i>Чешуи опушенные</i>					
Зерновки белые					
+	-	-	+	-	<i>gorbunovii</i> Udacz.
-	+	-	+	-	<i>quasiturcicum</i> (Flaksb.) Mansf.
Зерновки красные					
+	-	-	+	-	<i>japschorvi</i> Nigm.
-	+	-	+	-	<i>quasibarbarossa</i> Udacz.
-	+	-	-	+	<i>badakschanicum</i> (Vav. et Kob.) Mansf.

б. Subconvar. *semirigidum* A. Filat. et Dorof. –
подгруппа полуригидных разновидностей

Чешуи				Ости				Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		
				белом	красном	белом	красном	
<i>Колосья безостые</i>								
<i>Чешуи неопушенные</i>								
Зерновки белые								
+	-	-	-	-	-	-	-	<i>insigne</i> (Kudr.) A. Filat.
-	-	+	-	-	-	-	-	<i>turanicum</i> (Kudr.) A. Filat.
-	-	-	+	-	-	-	-	<i>nigralbirubrum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
Зерновки красные								
+	-	-	-	-	-	-	-	<i>pulchrum</i> (Kudr.) A. Filat.
-	-	+	-	-	-	-	-	<i>uzbekistanicum</i> (Kudr.) A. Filat.
-	-	+	-	-	-	-	+	<i>pseudoalbirubrum</i> (Kob.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	<i>cinereum</i> (Dekapr.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	<i>introitum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.

Чешуи						Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		
				белом	красном	белом	красном	
<i>Чешуи опушенные</i>								
Зерновки белые								
+	-	-	-	-	-	-	-	+) - <i>leucospermum</i> (Koern.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	+) - <i>pseudoleucospermum</i> (Kob.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	<i>vanense</i> (Thum.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) - <i>delfi</i> (Koern.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) - <i>pseudodelfi</i> (Kob.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	+	-	<i>ardjeschicum</i> (Thum.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	<i>melanorubrum</i> (Thum.) Mansf.
Зерновки красные								
+	-	-	-	-	-	-	-	+) - <i>pseudovelutinum</i> (Kob.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) - <i>magnificum</i> (Kudr.) A. Filat.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) - <i>pseudopyrothrix</i> (Kob.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	<i>cyanothrix</i> (Koern.) Mansf.
<i>Колосья остистые</i>								
<i>Чешуи неопушенные</i>								
Зерновки белые								
+	-	-	-	-	-	-	+	- <i>graecum</i> (Koern.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	+) <i>graecum</i> (Perciv.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	+) <i>pseudograecum</i> (Flaksb.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	+	<i>erythroleucum</i> (Koern.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) <i>Pseudoerythroleucum</i> (Perciv.) Mansf.
-	-	-	+	-	-	-	-	+) <i>chiovendae</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	+	-	+) <i>caesioides</i> (Flaksb.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+) <i>cinerosum</i> (Flaksb.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	+	-	+) <i>almaatense</i> (Anik.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	+) <i>indicum</i> (Howard) Mansf.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>pseudoerythrospermum</i> (Kudr.) A.Filat.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>melanopogon</i> (Chiov.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>ingrediens</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>variabile</i> (Kudr.) A.Filat.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>hissaricum</i> (Kudr.) A.Filat.
-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	<i>nigrisardoum</i> (Vav. et Jakubz.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>gontscharovii</i> (Kudr.) A.Filat.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>caesiorigidum</i> (Kudr.) A.Filat.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	<i>nigricans</i> (Howard) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>bengalense</i> (Howard) Mansf.
Чешуи опушенные										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>meridionale</i> (Koern) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>Pseudomeridionale</i> (Flaksb.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>hamadanicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>turcicum</i> (Koern) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>pseudoturcicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	<i>Kermanschachicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>griseum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>sogdianum</i> (Kudr.) A.Filat.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	<i>mesopotamicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>iranicum</i> (Vav.) Mansf.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>hostianum</i> (Clem.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>pseudohostianum</i> (Flaksb.) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>kazvinicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>barbarossa</i> (Alef.) Mansf.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>pseudobarbarossa</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	<i>luritanicum</i> (Vav.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>Caeruleovelutinum</i> (Koern) Dorof. et A.Filat.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>rubrimurinum</i> Flaksb.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	<i>renovatum</i> (Flaksb.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>fuliginosum</i> (Alef.) Mansf.

*) – окраска остевидных заострений.

II. Subsp. *aestivum* – подвид европейский

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
Колосья безостые										
Чешуи неопушенные										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>aureum</i> (Link) Mansf.
-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>triste</i> (Flaksb.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>albirubrum</i> (Koern) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	<i>albiglaucum</i> (Vatz.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	<i>tanaiticum</i> (Greb.) Mansf.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>lutescens</i> (Alef.) Mansf.
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>nigrilutescens</i> (Greb.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>milturum</i> (Alef.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	<i>Glaucilutescens</i> (Vatz.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	<i>ajutense</i> (Nosatov.) A.Filat.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	<i>nigricolor</i> (Flaksb.) Mansf.
Зерновки зеленые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>tschermakianum</i> Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>viridimilturum</i> Max. et Puch.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
<i>Чешуи опушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>anglicum</i> (Aschers. et Graebn.) A.Filat.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	<i>Konstantinovskense</i> (Greb.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>sulinense</i> (Greb.) A.Filat.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>villosum</i> (Alef.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>pyrothrix</i> (Alef.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	<i>nigrum</i> (Koern.) A.Filat.
Зерновки зеленые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>jakubzineri</i> Puch. et Max.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	<i>viridipyrothrix</i> Max. et Puch.
<i>Колосья остистые</i>										
<i>Чешуи неопушенные</i>										
Зерновки белые										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>oblivense</i> (Greb.) A.Filat.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>morosovskense</i> (Greb.) A.Filat.
Зерновки красные										
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>aestivum</i>
+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	<i>nigraristatum</i> (Flaksb.) A.Filat.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>ferrugineum</i> (Alef.) Mansf.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>sardoum</i> (Koern.) Mansf.
-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	<i>pseudofulvicinereum</i> (Vatz.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>caesium</i> (Alef.) Mansf.
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>pseudocaesium</i> (Greb.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	<i>Nigrerythrospermum</i> (Jakuschk.) Mansf.
-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	<i>Nigriferrugineum</i> (Jakuschk.) Mansf.
Зерновки фиолетовые										
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>australianum</i> Udacz. et Schachm.

Чешуи								Ости		Разновидность
белые	белые с черными краями	красные	красные с черными краями	серо-дымчатые на фоне		черные на фоне		цвета чешуи	черные	
				белом	красном	белом	красном			
Зерновки зеленые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>vavilovii</i> Jakubz.
-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	<i>viridiferrugineum</i> Max. et Puch.
<i>Чешуи опушенные</i>										
Зерновки красные										
-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	<i>pseudoceruleovelutinum</i> (Greb.) A.Filat.
Зерновки зеленые										
+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	<i>viridihostianum</i> Puch. et Max.
-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	<i>viridibarbarossa</i> Puch. et Max.

III. Subsp. *petropavlovskyi* (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch. –
подвид Петропавловского

Чешуи красные	Ости		Разновидность
	Цвета чешуи	Черные	
<i>Колосья неопушенные</i>			
Зерновки белые			
+	+	-	<i>petroerythroleucum</i> Udacz. et Migusch.
Зерновки красные			
+	+	-	<i>petroferrugineum</i> Udacz. et Migusch.
<i>Колосья опушенные</i>			
Зерновки белые			
+	-	+	<i>petropavlovskyi</i>
Зерновки красные			
+	-	+	<i>petropseudobarbarossa</i> Udacz. et Migusch.

ЛИТЕРАТУРА

- Бадаева Е.Д. Эволюция геномов пшениц и их дикорастущих сородичей: молекулярно-цитогенетическое исследование: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИМБ, 2000. 48 с.
- Бахтеев Ф.Х. Проблемы экологии, филогении и селекции ячменей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 218 с.
- Берлянд-Кожневиков В.М., Дорофеев В.Ф. О виде и филогенетических отношениях в роде *Triticum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1976. Т. 58, № 2. С. 3–18.
- Богуславский Р.Л., Голик О.В. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции. Харьков: ИР, 2004. 235 с.
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботан. и селекции. 1926. Т. 16, № 2. 248 с.
- Гандилян П.А. Новый принцип составления внутривидовых определителей зерновых культур и вопросы обозначения разновидностей // Проблемы современной ботаники. М.-Л.: Наука, 1965. Т.2. С. 269-272.
- Гандилян П.А. К вопросу о происхождении «персидской» пшеницы — *Triticum carthlicum* Nevski (= *T. persicum* Vav. ex Zhuk. non Aitch. et Hemsl.) // Биол. журн. Армении. 1972. Т. 15, № 10. С. 3–14.
- Гандилян П.А. Определитель пшениц, эгилопса и ячменя. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980. 287 с.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. 251 с.
- Гончаров Н.П. Проблема вида у культурных растений и классификация рода *Triticum* L. // Вест. ТГУ, 2004. Прилож. № 10. С.12-16.
- Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф. Локализация генов, контролирующей округлозерность и компактную форму колоса у *Triticum antiquorum* Heer ex Udacz. // Генетика, 2005. Т.41, №11. С.1531-1537.
- Гончаров Н.П., Коновалов А.А. Наследование глюкозофосфатизомеразы, остистости, опушения колоса и типа развития у *Aegilops speltoides* и *Aegilops aucheri* // Генетика. 1996. Т. 32, № 5. С. 656–662.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биол., 2007а. Т. 68, № 2. С.125-147.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В., Коновалов А.А., Головинина К.Н. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и его исходной формы *T.monococcum* // Генетика. 2007. Т.43, №11. С.1491-1500.
- Гончаров Н.П., Шумный В.К. От сохранения генетических коллекций к созданию Национальной системы хранения генофондов в вечной мерзлоте // Инф. вестн. ВОГиС, 2008. Т.12, №4. С. 509–523.
- Губарева Н.К., Гаврилюк И.П., Чернобурова А.Д. Определение подлинности и чистоты семян пшеницы по электрофоретическому спектру глиадина (Методич. указания и каталог сортовых формул). Л.: ВНИИР, 1975. 36 с.

- Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Зеленин А.В., Пухальский А.В. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом // Генетика. 2004. Т.40, №10. С.1352-1369.
- Дорофеев В.Ф. Географическая локализация и генцентры гексаплоидных пшениц в Закавказье // Генетика. 1966. Т. 2. № 3. С. 16–33.
- Дорофеев В.Ф. Проблемы современной филогении и систематики пшеницы // Вестн. с.-х. науки, 1969. №3. С.25-35.
- Дорофеев В.Ф. Внутривидовая классификация пшеницы // Докл. ВАС-ХНИЛ, 1985. №9. С.3-5.
- Дорофеев В.Ф. Значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для современной интродукции и селекции // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 5–14.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР, Т.1. Пшеница / Под. ред. В.Ф. Дорофеева, О.Н. Коровиной Л.: Колос. 1979. 348 с.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Удачин Р.А. Н.И. Вавилов и современная тритикология // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1987. Т.100. С. 9-20.
- Жебрак А.Р. Получение амфидиплоидов твердой пшеницы и однозернянки // Докл. АН СССР. 1939а. Т. 25, № 1. С. 54–56.
- Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы // Вестн. с.-х. науки. 1984. № 10. С. 58–66.
- Зуев Е.В. Внутривидовая классификация пшеницы Петропавловского // Бюл. ВНИИ растениеводства. 1992. Вып. 223. С.11-12.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (Страница истории биологии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Конарев В.Г. Белки пшеницы. М.: Колос, 1980. 351 с.
- Костов Д. Изучение полиплоидных растений. XI. Амфиплоид *T. timopheevii* Zhuk. ЧТ. *monococcum* L. // Докл. АН СССР. 1936. Т. 1 (10). № 1. С. 32–36.
- Костов Д. Поведение хромосом у гибридов *Triticum* и родственных родов // Тр. Ин-та генетики. 1937. № 11. С. 15–32.
- Куприянов А.Н. Вид с точки зрения практического ботаника // Эволюционная биология: Мат. конф. «Проблема вида и видообразование» / Под ред. В.Н.Стегния. Томск: ТГУ, 2001. Т.1. С.179-189.
- Ларионов Д. Несколько замечаний по вопросу о генетической связи между отдельными представителями рода *Triticum* в связи с их классификацией // Тр. по прикл. бот. 1914. Т.7, вып.6. С.363–379.
- Левитский Г., Сизова М., Поддубная-Арнольди В.А. Сравнительная морфология хромосом пшениц // Докл. АН СССР. 1939. Т. 25, № 2. С. 144-147.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. С.143.
- Любичев А.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение в биологии // Любичев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сб. ст. М.: Наука, 1982а. С. 247-256.

Любичев А.А. О некоторых противоречиях общей таксономии // А. А. Любичев. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сб. стат. М.: Наука, 1982б. С. 84–112.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: ГИЗ иностр. лит., 1947. 504 с.

МакКей Дж. Генетические основы систематики пшениц // С.-х. биология. 1968. Т. 3, № 1. С. 12–25.

МакКей Дж. Род *Triticum* и его систематика // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 170–185.

Медников Б.М. Современное состояние проблемы вида и видообразования // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 133–147.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (сент-луисский кодекс) принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом. СПб: Изд-во СПб ГХФА, 2001. 211 с.

Менабде В., Ерицян А. К изучению грузинской пшеницы Зандури // Сообщ. АН ГрузССР, 1960. Т.25, №6. С.6.

Митрофанова О.П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. 1994. Т. 30, № 10. С. 1306–1316.

Мустафаев И.Д. Идентификация азербайджанских пшениц, Баку, 1973. 148 с.

Наврузбеков Н.А. Скрещивания пшенично-эгилопсного тетраплоидного амфилоида геномного состава A^4D с некоторыми видами родов *Triticum* L., *Aegilops* L., *Secale* L. и *Haynaldiya villosa* (L.) Schur. // Научн.-техн. бюл. ВНИИР, 1984. Вып. 146. С.64–67.

Невский С.А. *Triticum* L. – Пшеница // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. II. С.675–688.

Определитель пшеницы (Методические указания) / Сост. В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушова Л.: ВНИИР, 1980. 105 с.

Плотников Н.Я. Пшеница. Виды пшениц // Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. М; Л.: ОГИЗ – ГИЗ колх. и совх. лит-ры, 1935. Т.1: Зерновые культуры. С.36–42.

Плотников Н.Я., Таланова В.В., Прийма Д.Я. Пшеница. Характеристика культуры и описание признаков // Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Т.1: Зерновые культуры. 3-е изд. перераб. Л.: Сельхозгиз, 1937. С.7–15.

Семенов-Тянь-Шанский П.П. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. Импер. АН, 1910. Т.25, вып.1. С. 1–29.

Синская Е.Н. Исторический обзор работ ВИР по систематике // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1968. Т. 39, вып. 2. С. 3–38.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 147 с.

Удачин Р.А. Н.И. Вавилов и познание пшениц Средней Азии // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1991. Т. 140. С. 47–57.

Фляксбергер К.А. Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кёрнике // Тр. Бюро по прикладной ботанике, 1908. Т.1, вып. 3/4. С.95–127.

Фляксбергер К.А. Об искусственной и естественной классификации пшениц // Изв. ГИОА. 1928. Т. 6, № 2. С. 36–51.

Фляксбергер К.А. *Triticum compactum antiquorum* (Heer) // Изв. ГБС. 1930. Т. 29, № 1/2. С. 72–88.

Фляксбергер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. рг. р. // Культурная флора СССР. Т. 1: Хлебные злаки – пшеница / Под ред. Е. В. Вульф. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19–434.

Фляксбергер К.А., Антроповы В.И. и В.Ф., Бахтеев Ф.Х., Мордвинкина А.И. Определитель настоящих хлебов. Пшеница, рожь, ячмень, овес. 4-е изд. перераб. и доп. М.; Л.: ГИЗ колх. и совх. л-ры, 1939. 416 с.

Хакимова А.Г., Гаврилюк И.П. Компонентный и антигенный состав глиадинов разных представителей *Ae. squarrosa* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 193–205.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Allefeld F. Landwirtschaftliche Flora oder die nutzbaren kultivierten Garten- und Feldgewächse mitteleuropas in allen ihren wilden und Kulturvarietäten für Landwirtschaftliche Lehranstalten. Berlin: Wiegandt & Hempel, 1866. 363 s.

Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* // Plant Syst. Evol. 1994. Vol. 192. P. 117–145.

Barkworth M.E. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective // Hereditas. 1992. Vol. 116. P. 1–14.

Boissier P.E. Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Basel, 1884. Vol. 5. 868 p.

Bowden W.M. The taxonomy and nomenclature of the wheat, barley, and rye and their wild relatives // Canad. J. Bot. 1959. Vol. 37. P. 657–684.

Bьren M. von, Luthy J., Hьbner P. A spelt-specific γ -gliadin gene: discovery and detection // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 100. P. 271–279.

Cao W., Scoles G.L., Hucl P., Chibbar R.N. The use of RAPD analysis to classify *Triticum* accessions // Theor. Appl. Genet., 1999. Vol. 98. P. 602–607.

Chen K., Gray J.C., Wildman S.G. Fraction I protein and the origin of polyploid wheats // Science. 1975. Vol. 190. P. 1304–1306.

Chennaveeraiah M.S. Kariomorphologic and cytotoxic studies in *Aegilops* // Acta Horti Gotoburgen. 1960. Vol. 23. P. 85–178.

Cook O.F. Wild wheat in Palestine // USDA Bureau of Plant Industry Bul. 1913. No. 274. (56 p. +15 plates.)

Dvorak J., Akhunov E.D., Akhunov A.R., Deal K.R., Luo M.-C. Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat // Mol. Biol. Evol. 2006. Vol. 23(7). P. 1386–1396.

Dumortier B.C.J. Agrostographiae Belgicae Tentamen. 1823. (цит. по: [Невский С. А., 1935]).

Faris J.D., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S. A bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus *Q* in wheat and identification of a candidate gene // *Genetics*. 2003. Vol.164. P.311-321.

Feldman M. Identification of unpaired chromosomes in F₁ hybrids involving *Triticum aestivum* and *T. timopheevii* // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1966. Vol. 8, N 1. P. 144–151.

Feldman M. Origin of cultivated wheat // *The world wheat book: A history of wheat breeding* / Eds. A.P. Bonjean, W.J. Angus. L.; P.; N. Y., 2001. P. 3–56.

Feldman M., Kislev M. *Aegilops searsii*, a new species of section *Sitopsis* (*Platyschys*) // *Israel J. Bot.* 1977. Vol. 26. P. 190–201.

Giorgi B., Bozzini A. Karyotype analysis in *Triticum*. IV. Analysis of (*Ae. speltoides* Ч *T. boeoticum*) amphiploid and a hypothesis on the evolution of tetraploid wheats // *Caryologia*. 1969. Vol. 22. P. 289–306.

Gükgül M. Türkiye Buğdayları (Die türkischen Weizen). Bd. 2, VIII. Istanbul, 1939. 955 S.

Gükgül M. Über die Genzententheorie und den Ursprung der Weizen // *Z. Pflanzenzucht.*, 1941. Bd. 23. S.562-578.

Gükgül M. Die iranischen Weizen // *Z. Pflanzenzucht*. 1961. Bd. 45, N 3/4. S. 315-323.

Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G., Mayorov V.I., Adkison L.R., Goncharov N.P. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. // *Plant Syst. and Evol.* 2007. Vol. 264, N 3/4. P.195-216.

Goncharov N.P. Genetic resources of related species of wheat: the *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter) // *Euphytica*. 1998. Vol. 100, N 1/3. P. 371–376.

Goncharov N.P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision // *Czech J. Genet. and Plant Breed.* 2005. Vol.41. Special issue. P.52-55.

Goncharov N.P., Bannikova S.V., Kawahara T. Wheat artificial amphiploids involving the *Triticum timopheevii* genome: their studies, preservation and reproduction // *Genet. Res. Syst. Evol.* 2007. Vol.54, N 7. P.1507-1514.

Goncharov N.P., Golovnina K.A., Kilian B., Glushkov S., Blinov A., Shumny V.K. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // *Biosphere origin and evolution* / Eds. N. Dobretsov et al. Berlin: Springer, 2008. Part IV. P.407-419.

Hammer K., Matzk F. Variation in breeding systems in the *Triticeae* // *Biodiversity and wheat improvement* / Ed. A. B. Damania. A Wiley-Sayce Publ., 1993. P. 51–58.

International code of botanical nomenclature for cultivated plants. /Eds. Trehane P. et al. Wimborne: Quarterjack Publ., 1994.

Jaaska V. NADP-dependent aromatic alcohol dehydrogenase in polyploid wheats and their relatives. On the origin and phylogeny of polyploid wheats // *Theor. Appl. Genet.* 1978. Vol. 53. P. 209–217.

Jaaska V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny // *Theor. Appl. Genet.* 1980. Vol. 56. P. 273–284.

Jaaska V. Isoenzyme differences between the wild diploid and tetraploid wheats // *Genet. Res. Crop Evol.* 1997. Vol. 44. P. 137–146.

Jakubziner M.M. New wheat species // *Proceed. 1st Intern. Wheat Genet. Symp.* Winnipeg, Canada, 1958. P. 207–217.

Jenkins J.A. Chromosome homologous in wheat and *Aegilops* // *Amer. J. Bot.* 1929. Vol. 16. N4. P.238–245.

Kihara H. The origin of wheat in the light of comparative genetics // *Japan. J. Genet.* 1965. Vol.40, N1. P. 45–54.

Kihara H., Liliensfeld F. A new synthesized 6Ч wheat // *Proceed. 8th Intern. Cong. Genet. Hereditas.* 1949. Supl. P.307-319.

Kilian B., Ozkan H., Deusch O., Effgen S., Brandolini A., Kohl J., Martin W., Salamini F. Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes // *Mol. Biol. Evol.* 2007a. Vol. 24. P. 217-227.

Kilian B., Ozkan H., Walther A., Kohl J., Dagan T., Salamini F., Martin W. Molecular diversity at 18 loci in 321 wild and 92 domesticate lines reveal no reduction of nucleotide diversity during *Triticum monococcum* (Einkorn) domestication: Implications for the origin of agriculture // *Mol. Biol. Evol.*, 2007b. Vol. 24. P.2657-2668.

Kislev M.E. *Triticum parvicoccum* sp. nov., the oldest naked wheat // *Isr. J. Bot.* 1980. Vol. 28. P. 95–107.

Kislev M. Emergence of wheat agriculture // *Paläorient.* 1984. Vol.10. №2. P.61–70.

Kürnicke F. Der Weizen // *Kürnicke F., Werner H. Handbuch des Getreidebaus.* Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885. Bd.1. S.22-114.

Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T., Goncharov N.P., Melnik V.M., Yanchenko V.I., Rosova M.A. Cytological and microsatellite mapping of the genes for spherical grain, compact spike and awn inhibition in durum wheat // *Euphytica*. 2008. Vol. 159, N3. P.289-296.

Kuckuck H. Experimentelle Untersuchungen zur Entstehung der Kulturweizen // *Z. Pflanzenzüchtung.* 1964. Bd. 51. S.97–140.

Lagudah E.S., Appels R., McNeil D. The *Nor-D3* of *Triticum tauschii*: natural variation and genetic linkage to markers in chromosome 5 // *Genome*. 1991. Vol. 34. P.387-395.

Liliensfeld F., Kihara H. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum timopheevii* Zhuk. // *Cytologia*. 1934. Bd. 6. N 1. S. 87–122.

Linnaeus C. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. T. 1. 560 s.

Liu B., Segal G., Rong J. K. and Feldman M. A chromosome-specific sequence common to the B genome of polyploid wheat and *Aegilops searsii* // *Plant Syst. Evol.* 2003. Vol. 241. P. 55–66.

Lyve A. Conspectus of the *Triticeae* // *Feddes Repert.* 1984. Vol. 95. N 7/8. P.425–521.

- Maan S.S.* Interspecific and intergeneric hybridisation in wheat // Wheat and wheat improvement. 2nd ed. / Ed. E.G. Heyne. Madison: Amer. Soc. Agronomy, 1987. P. 453-461.
- MacKey J.* Species relationship in *Triticum* // Proceed. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp. (1963) / Hereditas. 1966. Suppl.2. P.237-275.
- MacKey J.* Relationship in *Triticeae* // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. Canberra, 1968. P.39-50.
- MacKey J.* The bouderies and subdivision of the genus *Triticum* // Proceed. XII Intern. Botan. Congr. Leningrad, 1975. Vol.2. P.509.
- MacKey J.* Sec. *Dicoccoidea* Flaksb. of wheat, its phylogeny, diversification and subdiversity // Proceed. symp. extend viability of wheat genet. resources. Bary, 1977. P.5-46.
- Mandy G.* New concept of the origin of *Triticum aestivum* // Acta Agronomica Hungarica. 1970. Vol. 19. № 3/4. P. 413-417.
- Martinek P., Bednř J.* Changes of spike morphology (multirow spike – Mrs, long glumes – Lg) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding // Proceed. conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines» (Novosibirsk, July 30 – Aug.3, 2001). Novosibirsk, 2001. P.192-194.
- McFadden E.S., Sears E.R.* The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploid relatives // J. Hered. 1946. Vol. 37. P. 107-116.
- McIntosh R.A.* et al. Catalogue of gene symbols for wheat. 2004. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/top/top.js>
- Miyashita N., Mori N., Tsunewaki K.* Molecular variation in chloroplast DNA regions in ancestral species of wheat // Genetics. 1994. Vol. 137. P. 883-889.
- Morris R., Sears E.R.* The cytogenetics of wheat and its relatives // Wheat and wheat improvement. Madison: Amer. Soc. Agron., 1967. P.19-87.
- Nesbitt M.* Wheat evolution: integrating archaeological and biological evidence // Wheat taxonomy: the legacy of John Percival. The Linnean: special issue. 2001. N 3. P. 37-59.
- Nishikawa K.* Species relationship of wheat and its putative ancestors as viewed from isozyme variation // Proceed. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1983. P. 53-63.
- Ogihara Y., Tsunewaki K.* Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 76. P. 321-332.
- Percival J.* The wheat plant: A monograph. L.: Duckworth and Co., 1921. 463 p.
- Pestsova E., Korsun V.N., Goncharov N.P., Hammer K., Ruder M.S.* Microsatellite analysis of *Aegilops tauschii* germplasm // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 101. P. 100-106.
- Philipschenko Jur.* Über die systematische Stellung des Einkorn-Weizens und nochmals über die Entwicklung der Weizen // Z. Abstamm. Vererbungsl. 1930. Bd. 54. S. 311-318.
- Pujar S., Tamhankar S.A., Rao V.S., Gupta V.S., Naik S., Ranjekar P.K.* Arbitrary primed-PCR based diversity assessment reflects hierarchical groupings of Indian tetraploid wheat genotypes // Theor. Appl. Genet., 1999. Vol. 99. P.868-876.
- Riley R., Chapman V.* Cytological determination of the homeology of chromosome *Triticum aestivum* // Nature. 1958. Vol. 182. N 4637. P. 713-715.
- Riley R., Chapman V.* The D genome of hexaploid wheat // Wheat Inf. Serv. 1960. Vol. 2. P. 18-19.
- Riley R., Unrau J., Chapman V.* Evidence on the origin of the B genome of wheat // J. Hered. 1958. Vol. 49. N 2. P. 91-98.
- Salina E.A., Lim K.Y., Badaeva E.D., Scherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V.* et al. 2006. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids // Genome. 2006. Vol. 49. P. 1023-1035.
- Sasanuma T., Miyashita N. T., Tsunewaki K.* Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 3. Intra- and interspecific variation of five *Aegilops Sitopsis* species // Theor. Appl. Genet. 1996. Vol. 92. P.928-934.
- Schiemann E.* Weizen, Roggen, Gerste. Systematik, Geschichte und Verwendung. Jena: Fisher, 1948. 102 S.
- Schulz A.* Die Geschichte der Kultiwierten Getreide. Halle am Saale: L. Neubert Verlag, 1913. 134 S.
- Slageren M.W. van.* The significance of taxonomic methods in handling genetic diversity // Wheat genetic resources: Meeting diverse needs / Eds. J.P. Srivastava, A.B. Damania. Aleppo: ICARDA, 1990. P.131-137.
- Slageren M.W. van.* Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (*Poaceae*). Wageningen Agricultural University, Wageningen & ICARDA, Aleppo, Syria, 1994. 514 p.
- Swaminathan M.S., Rao M.V.P.* Macro-mutations and sub-specific differentiation in *Triticum* // Wheat Inf. Serv. 1961. Vol. 13. P. 9-11.
- Tanaka M., Kawahara T.* Cytogenetical effects of B-chromosomes in plants – A review // Rep. Plant Germ-plasm Inst. Kyoto Univ. 1982. N 5. P. 1-18.
- Tschermak E. von, Bleier H.* Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung) // Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1926. Bd. 44. H. 2. S. 110-132.
- Tsunewaki K.* Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops* // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1988. P. 53-62.
- Tsunewaki K., Mukai Y., Tsuji S., Murata M.* Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. V. Classification of 23 cytoplasm into eight plasma types // Japan. J. Genet. 1976. Vol. 51. N 3. P. 175-191.
- Tsunewaki K., Shimada T., Matsuoka Y.* Transfer of *Triticum urartu* cytoplasm to Emmer wheat is difficult, if not impossible // Wheat Inf. Serv. 1999. Vol. 88. P. 27-31.
- Tsunewaki K., Ogihara Y.* Molecular basis of genetic diversity among cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops* species. II. On the origin of polyploid wheat cytoplasm as suggested by chloroplast DNA restriction fragment length patterns // Genetics. 1983. Vol. 104. P. 155-171.
- Wagenaar E.B.* Studies of the constitution of *Triticum timopheevi* Zhuk. I. Evidence for genetic control of meiotic irregularities in tetraploid hybrids // Canad. J. Genet. Cytol. 1961. Vol. 3. N 1. P. 36-47.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Waines J.G., Barnhart D. Constraints to germplasm evaluation // Wheat Genetic Resources: Meeting diverse needs / Eds. J.P. Srivastava, A.B. Damania. Aleppo: ICARDA, 1990. P. 103-110.

Watanabe N. Near-isogenic lines of durum wheat: their development and plant characteristic // Euphytica. 1994. Vol. 72. P. 143–147.

Watanabe N., Bannikova S.V., Goncharov N.P. Inheritance and chromosomal location of the genes for long glume phenotype found in Portuguese landraces of hexaploid wheat, ‘Arrancada’ // J. of Genetics and Breeding, 2004. Vol. 58. P.273-278.

Witcombe J.R. A guide to the species of *Aegilops* L. Rome: International Board for Plant Genetic Resources, 1983. 74 p.

Yen C., Luo M.C., Yang J.L. The origin of the Tibetan weederace of hexaploid wheat, Chinese Spring, Chenghu-guang-tou and other landraces of the White Wheat complex from China // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. / Eds. T.E. Miller, R.M.D. Kubner. Cambridge: Inst. Plant Sci. Res., 1988. Vol.1. P.175–179.

Zeven A.C., de Wet J.M.J. Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity: Excluding most ornamentals, forest trees and lower plants. Wageningen: Centre for Agr. Publ. and Documentation, 1982. 263 p.

Предисловие	5
I. Происхождение пшеницы.....	5
II. Объем рода <i>Triticum</i>	13
III. Сравнение основных классификаций рода <i>Triticum</i>	16
А) Классификация В. Боудена [Bowden, 1959] и ее редакция Р. Моррис, Э. Сирс [Morris, Sears, 1967].....	17
Б) Классификация Дж. Мак Кея [MacKey, 1966, 1968, 1975] и ее редакция М.В. ван Шлагерена [Slageren van, 1994].....	18
В) Классификация В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979].....	22
Г) Классификация Н.П. Гончарова [2002; Goncharov, 2005].....	23
Пшеница – род <i>Triticum</i> L.....	26
Внутривидовая классификация <i>T. aestivum</i> L. и <i>T. durum</i> Desf.....	34
Вид <i>T. durum</i> Desf. – пшеница твердая.....	37
I. subsp. <i>durum</i> – подвид твердая пшеница	38
II. subsp. <i>horanicum</i> Vav. – хоранский подвид твердой пшеницы ..	44
Вид <i>T. aestivum</i> L. – пшеница мягкая	44
I. subsp. <i>hadropyrum</i> (Flaksb.) Tzvel. – азиатский подвид.....	45
II. subsp. <i>aestivum</i> – подвид европейский.....	53
III. subsp. <i>petropavlovskiyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch. – подвид Петропавловского	55
Литература.....	56

Научное издание

Определитель разновидностей мягкой и твердой пшеницы

Составитель

Гончаров Николай Петрович

Редактор *В.И. Смирнова*

Художественный редактор *В.И. Шумаков*

Оператор электронной верстки *С.Ю. Бадалян*

Подписано в печать 19.12.2008. Усл. печ. л. 4.5. Уч.-изд. л. 4.5.

Тираж 200 экз. Заказ №

Издательство СО РАН
630090 Новосибирск, Морской просп., 2
e-mail: psb@ad-sbras.nsc.ru
тел. (383)330-80-50

Интернет-магазин Издательства СО РАН
<http://www.sibran.ru>

Отпечатано в Издательстве СО РАН