

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-18

Обзор

Систематика рода *Triticum* L.: история изучения и вектор развития

Ю.В. Кручинина ✉

Аннотация: В обзоре приведена история создания современной систематики рода *Triticum* L., благодаря которой стало возможным исследовать многообразие видов пшениц. Использование молекулярно-биологических, генетических и цитогенетических методов незначительно приблизило тритикологов к созданию естественной классификации рода и оказалось не такой простой задачей, поскольку ученые до сих пор не могут прийти к единому мнению относительно ее объема. К настоящему времени значимым для изучения биоразнообразия и таксономии пшеницы становится метод компьютерного фенотипирования, позволяющий автоматизировать процесс определения видовой принадлежности исследуемых образцов. В статье рассмотрена ретроспектива изучения систематики рода *Triticum* и обсуждена филогения ее видов, выполнено сравнение полной (отечественной) и редуцированной (западной) систем рода.

Ключевые слова: *Triticum* L.; систематика; таксономия; классификация; филогения; компьютерное фенотипирование.

Для цитирования: Кручинина Ю.В. Систематика рода *Triticum* L.: история изучения и вектор развития. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(3):162-171. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-18

Благодарности: Автор выражает благодарность академику РАН Н.П. Гончарову за содействие в написании статьи.

Исследования по систематике, таксономии и молекулярным методам выполнены при поддержке бюджетного проекта РНФ 22-16-20026 и Администрации Новосибирской области. Исследования по фенотипированию проведены при поддержке бюджетного проекта FWNР 2022-0007.

Review

Systematics of the genus *Triticum* L.: history of study and vector of development

Y.V. Kruchinina ✉

Abstract: The history of modern systematics of the genus *Triticum* L. is given. It became possible to study the diversity of wheat species. The use of molecular-biological, genetic and cytogenetic methods has brought triticultivists insignificantly closer to the producing of a natural classification of the genus and turned out to be not such a simple task, since scientists still cannot agree on its scope. By the present time, the method of computer phenotyping becomes an important method for studying biodiversity and taxonomy of wheat, which allows to automate the process of determining the species affiliation of the studied specimens. The retrospective study of the systematics of the genus *Triticum* is reviewed and the phylogeny of its species is discussed; the complete (Russian) and reduced (Western) systems of the genus are compared.

Key words: *Triticum* L.; systematics; taxonomy; classification; phylogeny; computer phenotyping.

For citation: Kruchinina Y.V. Systematics of the genus *Triticum* L.: history of study and vector of development. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(3):162-171. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-18 (in Russian)

Acknowledgments: The author is grateful to Full Member of the Russian Academy of Sciences N.P. Goncharov for writing the article. Studies on systematics, taxonomy and molecular methods were supported by the budget project RNF 22-16-20026 and Government of the Novosibirsk region. Studies on phenotyping were supported by the budget project FWNР 2022-0007.

Введение

Создание единой системы видения органического мира с учетом происхождения и развития живых организмов, связью между ними – главная задача современной систематики

растений. В настоящее время таксономия многих сельскохозяйственно важных культур призвана отвечать ключевым запросам растениеводческой практики (Дорофеев,

Филатенко, 1983). Кроме того, детально разработанные классификации возделываемых растений важны для прогноза успешности/неуспешности интрогрессии признаков, полезных для человека, из видов-сородичей в культивируемые виды. Значимым аспектом является возможность использования таксономии для апробации (сертификации) сортов (Фляксбергер, 1935) и при коллекционировании, сохранении и оценки биоразнообразия растений (Waines, Barnhart, 1990). Следует иметь в виду и вероятность использования таксономии для оценки безопасности получения трансгенных растений, поскольку известно, что от них возможен горизонтальный перенос генов в дикие виды-сородичи (Кулаева и др., 2006).

Целый ряд важных вопросов, включая аспекты эффективного сохранения биологического разнообразия видов возделываемых растений (Trifonova et al., 2021), их происхождения (Levy, Feldman, 2022), а также исследование их филогении, предполагает детальную разработку внутривидовых классификаций (Определитель..., 2009). Создание классификации, отражающей филогенез и генетическую структуру видов, следует считать основной целью современной таксономии. При их разработке предполагается максимально полное описание всех существующих крупных и мелких форм (таксонов) (Синская, 1969). Это определяется, с одной стороны, удобством применения такого деления в экспериментальной работе, с другой – при селекции и апробации культур сельскохозяйственных растений. Успех и эффективность исследовательской работы зачастую связаны с детальностью и полнотой экспериментальной проработки, которая зависит от того, каков материал и насколько подробно его следует изучать. В связи с этим исключительно важно, чтобы естественная дифференциация рода, связи между видами с высокой точностью были отражены внутривидовой таксономией (Дорофеев, 1984). Следует заметить, что у значительной части культур растений, важных для сельского хозяйства, до настоящего времени однозначно не определены объемы рода и вида (Buerkert et al., 2006; Goncharov, 2011; Hammer et al., 2011).

Таксономия растений должна отвечать возможностям применения современного способа обработки информации, среди которых все большую популярность приобретает технология сверточных нейронных сетей (Пронозин и др., 2021). Автоматизированный анализ изображений с помощью нейронных сетей может быть успешно использован для классификации растений по видам, их физиологическому состоянию, наличию симптомов болезней или изменению морфологических параметров при воздействии внешних и внутренних факторов (Gu et al., 2018).

Систематика рода *Triticum* L.

История систематики пшениц уходит корнями в античное прошлое, в котором предприняты первые попытки классифицировать разнообразие растений (Шипунов, 1999). Они были разделены на травы и деревья.

Первая система рода пшеницы *Triticum* дана К. Линнеем (1753). В основу классификации он положил хорошо различимые признаки – яровость/озимность, спельтоидность/норма и ряд других, разделив род на семь видов: *Triticum aestivum* L. –

яровая (обыкновенная), *T. hybernum* L. – озимая (обыкновенная), *T. turgidum* L. – тучная (английская), *T. spelta* L. – спельта (настоящая полба), *T. monococcum* L. – однозерная, *T. polonicum* L. – польская и *T. compositum* L. – сборная. Ученый разделил обыкновенную (мягкую) пшеницу на два вида: *T. aestivum* и *T. hybernum*, причем первая характеризовалась остистостью и яровым типом развития, а вторая – безостостью и озимым типом (Linnaeus, 1753). В 1786 г. Ж.-Б. Ламарк объединил эти два вида в один – *T. sativum* Lam. (Lamarck, 1795). В 1787 г. Д. Вилларс опять разделяет вид на два – *T. vulgare* Vill. и *T. touzelle* Vill. (Villars, 1787). При этом последний вид представлял собой безостую пшеницу с белым зерном.

В 1805 г. Н. Хост описал еще один гексаплоидный вид – *T. compactum* Host (Host, 1801). В 1866 г. Ф. Алефельд разделил пшеницы на два рода: *T. vulgare* и *Deina polonica* Alef. (Alefeld, 1866). Последний включал четыре разновидности польской пшеницы, а первый – множество подвидов и сортовых групп, значительная часть которых сохранилась в классификаторах до сих пор (Культурная флора..., 1979; Зуев и др., 2019).

К. Гарц в 1885 г. предложил объединить обыкновенную и карликовую пшеницы в один вид (Harz, 1885). В этом же году Ф. Кёрнике подготовил наиболее полную для своего времени классификацию пшеницы (Körnike, 1885). Он следовал системе Ф. Алефельда, используя данные им ранее названия для ботанических групп. Ученый выделил 22 разновидности *T. vulgare*, 21 – *T. compactum*, 26 – *T. turgidum*, 24 – *T. durum* Desf., 12 – *T. spelta*, 20 – *T. dicoccum* Schrank ex Schubler, 21 – *T. polonicum* и 4 – *T. monococcum*. Им подробно изложены сорта, входящие в каждую ботаническую группу, а также представлена история их описания, синонимы и источники литературы.

М. де Вильморен в 1899 г. сгруппировал пшеницы в соответствии с их главными характеристиками в 50 секций. Обыкновенная и карликовая пшеницы при этом были рассмотрены как один вид (Vilmorin, 1899, цит по Шлиппе, 1929–30). Н. Кобб в 1903 г. определил 54 сорта пшеницы, которые он выращивал в Новом Южном Уэльсе (Австралия), опираясь на характеристики колоса и зерна (Cobb, 1903). В 1905 г. он предложил классифицировать разновидности пшеницы с помощью микроскопического исследования алейронового слоя зерновок.

В России А.Ф. Баталин (1885) первым описал внутривидовое разнообразие вида пшениц *T. dicoccum*. Он же организовал первое в мире специализированное учреждение для систематического изучения возделываемых растений – Бюро по прикладной ботанике (ныне ВИР) (Манойленко (Рязанская), 1962; Гончаров, 2020).

В 1908 г. К.А. Фляксбергер выпустил авторизованный перевод «Определителя разновидностей настоящих хлебов по Кёрнике» (Фляксбергер, 1908). Через 30 лет систематического изучения он представил результаты исследований по происхождению и классификации видов и сортов пшениц мира в виде монографии, опубликовав в 1939 г. свою оригинальную ревизию системы рода *Triticum* (Фляксбергер, 1935, 1939).

Альберт и Габриель Говарды в 1909 г. классифицировали пшеницы Индии (Howard A., Howard G., 1907; Howard, 1910).

До них такие работы не проводились в региональных флорах. Дж. Персиваль в 1921 г. описал и классифицировал все известные в мире на тот момент времени сорта пшеницы (Percival, 1921). Это была первая монографическая обработка разнообразия пшениц мира.

П.М. Жуковский (1928) описал эндемичный для Грузии тетраплоидный вид *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. Позже он опубликует ботаническую классификацию пшениц Анатолии (Турция) (Жуковский, 1933), в дальнейшем подробно изученных М. Гёкколем (Gökgöl, 1941, 1955, 1961). Фосс в 1933 г. описал и сгруппировал сорта пшеницы в Германии¹.

Х. Кихара начал систематически изучать мейотическое поведение хромосом межвидовых гибридов пшениц (Kihara, 1924). После того как он установил аллоплоидную природу тетра- и гексаплоидных видов рода *Triticum* (Kihara, 1951) и показал, что геномы В и D произошли от рода *Aegilops*² L., ряд ботаников, в частности Р. Мансфельд (Mansfeld, 1951) и Ф. Боуден (Bowden, 1959), предприняли попытку включить род *Aegilops* L. в объем рода *Triticum*.

Практически сразу предложено внести поправки в классификации, исходя из которых *Triticum* и *Aegilops* были разделены на два рода (Jakubziner, 1959; Якубцинер, 1959). Дж. Маккей предложил упрощенную классификацию рода *Triticum*, подразделив его на пять групп: одну диплоидную и по две – тетра- и гексаплоидные. Диплоидная группа делилась на два подвида, тетраплоидные группы подразделялись на семь подвидов и четыре разновидности, гексаплоидные – на шесть подвидов (MacKey, 2005).

Следует отметить, что уже в 1950-е гг. ни одна из предложенных систем рода *Triticum* не отражала филогенетических взаимоотношений видов и родов. Возникла необходимость в объяснении причин появления новых видов, подобных *T. petropavlovskiy* Udacz. et Migusch. (Зуев, 1992), *T. militinae* Zhuk. et Migusch. и др. (Камасин, Тарануха, 2018). В.Ф. Дорофеевым с коллегами предложена новая система рода *Triticum* (Культурная..., 1979). Они разделили род на два подрода: *Triticum* L. и *Boeoticum* Migusch. et Dorof. Подроды сгруппировали в шесть секций: *Urartu*, *Monococcum*, *Dicoccooides*, *Timopheevii*, *Triticum* и *Kiharae* (Культурная флора..., 1979). В 1994 г. М.В. ван Слагерен (1994) опубликовал монографическую обработку родов *Triticum* и *Aegilops* в традициях, заложенных J. MacKey (1954). Последними по времени были ревизии N.P. Goncharov (2011) и К. Hammer и коллег (2011) (см. ниже).

При рассмотрении этапов систематики пшеницы рода *Triticum* можно отметить эволюцию взглядов на основные принципы классификации данной культуры – от описания морфологических характеристик до исследования генетических особенностей, молекулярно-биологических и цитологических параметров. Примечательно, что, изучая сохранившиеся до сегодняшнего дня заметки таксономистов прошлого, можно проследить последовательность их действий, понять, каким образом строилась классификация

растительного мира, а также актуализировать наши знания по растения в целом и пшеницу в частности.

Современные методы в систематике и таксономии пшениц

В последние десятилетия систематика злаков активно пересматривается (Цвелев, Пробатова, 2019). Во многом это связано с появлением современных методов исследований, позволивших значительно расширить объем информации о генетике видов. В настоящее время культивируемые пшеницы представлены ди- ($2n = 2x = 14$, геном A^bA^b/A^cA^c), тетра- ($2n = 4x = 28$, геном BBA^cA^c / GGA^cA^c) и гексаплоидными ($2n = 6x = 42$, геном BBA^cA^cDD) видами (Гончаров, Кондратенко, 2008). Основной возделываемый в роде вид – мягкая пшеница (*T. aestivum* L.) – гексаплоид (геномная формула BBA^cA^cDD). Уровень пloidности служит одним из основных таксономических признаков у пшениц (Дорофеев, 1984; van Slageren, Payne, 2013). Его можно устанавливать цитогенетическими (Gordeeva et al., 2019; Родионов и др., 2020) и молекулярными (Golovnina et al., 2007) методами, а также на основе сравнения морфологических характеристик.

Стоит отметить, что современные методы систематики и таксономии базируются на данных, полученных в проведенных ранее исследованиях. Так, в работе Н.В. Lack и М. van Slageren (2020) на основании сохранившегося гербарного материала проведен анализ описания и «переоткрытия» дикого эммера *T. dicoccooides* (Korn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. Немаловажен в изучении современной систематики и таксономии пшениц аспект их доместики (Митрофанова, 2007; Гончаров, Кондратенко, 2008; Lev-Mirom, Distelfeld, 2023), начавшейся примерно 9000–10000 лет до н. э. и приведшей к тому биоразнообразию, которое имеется сейчас.

Современная систематика основана на использовании сравнительно-генетических и молекулярно-биологических методов. Система рода *Triticum*, предложенная Н.П. Гончаровым (Гончаров, 2002, 2009; Goncharov, 2011), следует традиции Кёрнике – Фляксбергера – Дорофеева и включает 29 видов, разделенных на пять секций. При этом род не делится, как у В.Ф. Дорофеева и др. (Культурная флора..., 1979), на подроды – вместо этого выделены секции, основанные на уровнях пloidности, типах цитоплазмы и составе геномов. Данный подход включает сравнительно-генетический (Goncharov, 2005a, b; и др.) и молекулярно-генетический (Golovnina et al., 2007; Goncharov et al., 2007, 2008, 2009; Головина и др., 2009; Kononov et al., 2010; и др.) анализы. Признаки оценены с точки зрения их варибельности и генетического контроля на трех различных уровнях пloidности (Гончаров, 2002, 2012).

В 2002 г. Н.П. Гончаров (2002) обобщил имеющиеся данные по пшеницам, проведя ревизию системы рода *Triticum*, в которую вошло пять секций (*Monococcon* Dum., *Dicoccooides* Flaksb., *Triticum*, *Timopheevii* A. Filat. et Dorof., *Compositum* N.P. Gontsch.). Суммарное число видов – 29. Секция *Monococcon* состоит из четырех видов, три из которых имеют геном A^b (*T. boeoticum* Boiss., *T. monococcon*, *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.) и один – геном A^c (*T. urartu* Thum. ex Gandil.). Секция *Dicoccooides* насчитывает 10 видов с геномом BA^c

¹ URL: <http://makrab.news/selekcija-pshenicy-v-raznyh-stranah.htm> (дата обращения: 13.08.2023)

² Классификация рода неоднозначна. Монография А. Eig (1929) была потеряна в ВИР. Пока он переводил ее остатки на немецкий язык, П.М. Жуковский опубликовал свою ревизию рода (Жуковский, 1928). Ревизия J. Percival вообще оказалась неопубликованной (Caligari, 2001).

(*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. karamyshevii* Nevski, *T. ispahanicum* Heslot, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. turanicum* Jakubz., *T. polonicum*, *T. aethiopicum* Jakubz. и *T. carthlicum* Nevski). Секция *Triticum* содержит шесть видов с геномами BA^uD, а именно *T. macha* Dekarp. et Menabde, *T. spelta*, *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz., *T. compactum*, *T. aestivum* и *T. sphaerococcum* Perciv. Секция *Timopheevii* включает три вида, два из которых являются тетраплоидами и несут геном GA^u (*T. araraticum* Jakubz., *T. timopheevii*), а один – гексаплоид с геномом GA^uA^b (*T. zhukovskii* Menabde et Erizjan). Секция *Compositum* состоит из шести видов гибридного происхождения: одного тетраплоида с геномом DA^b (*T. palmovae* G. Ivanov), двух гексаплоидов с геномами BA^uA^b (*T. dimococcum* Scheiman et Staudt) и GA^uD (*T. kiharae* Dorof. et Migusch.), двух октаплоидов с геномом BA^uGA^u (*T. soveticum* Zhebrak, *T. flaksbergeri* Navr.), а также декаплоидного вида *T. borisovii* Zhebrak с геномом BA^uDGA^u (Goncharov, 2011). При написании геномов полиплоидных видов пшениц Н.П. Гончаров изменил порядок таким образом, чтобы первым был геном материнской формы. Формулы как для естественных, так и для искусственных амфиплоидов должен однозначно указывать донор цитоплазмы. Следует отметить, что традиционная система формул генома пшениц также неудобна для естественных видов, особенно при рассмотрении их филогении. Мнение Н.П. Гончарова согласуется с позицией J.G. Waines и D. Barnhart (1990) и M. Feldman (2001), которые также предлагали изменить формулу регистрации генома пшеницы.

Одна из пяти секций – *Compositum* – включает большинство синтезированных (рукотворных) видов. Нет объективных причин для признания только одного синтетического вида пшеницы, *T. kiharae*, как это сделали В.Ф. Дорофеев и др. (Культурная флора..., 1979). Н.Н. Цвелев (1976) включил уже четыре искусственных амфиплоида в систему рода *Triticum*: *T. fungicidum* Zhuk., *T. edwardii* Zhebrak, *T. soveticum* и *T. borisovii*. Молекулярно-генетический анализ подтвердил секционное разделение (Golovnina et al., 2007; Vavilova et al., 2020) и позволил приблизиться к созданию естественной классификации рода.

Результаты Н.П. Гончарова и коллег позволяют предположить, что искусственные амфиплоиды могут играть важную роль в генетических и филогенетических исследованиях (Гончаров и др., 2002; 2020; Goncharov et al., 2007; Vavilova et al., 2020). Преимущества системы рода Н.П. Гончарова для идентификации и сбора образцов пшеницы, а также для молекулярно-генетических и филогенетических исследований обсуждались ранее (Golovnina et al., 2007; Goncharov et al., 2009).

Отметим, что на Западе были предприняты попытки составления «кратких» таксономий, редуцирующих число видов в родах (van Slageren, 1994; MacKey, 2005; Hammer et al., 2011). Это соответствовало эре компьютеризации систем растительного мира. Дж. Маккей считал, что недостатком всех предложенных до него систем рода *Triticum* следует считать отсутствие информации о характере генетического контроля идентичных по своему фенотипическому проявлению морфологических признаков, служащих для определения меж- и внутривидовых родственных связей (MacKey, 1954, 2005). Основное преимущество его системы – попытка создать генетическую систему рода.

Основные, очевидные в настоящее время недостатки системы рода *Triticum* Дж. Маккея (MacKey, 2005): 1) неудобство ее использования в генбанках, имеющих обширные образцы коллекции видов; 2) эволюционно более молодые виды «поглощают» более старые, что затрудняет проведение полномасштабных филогенетических исследований в роде; 3) система построена без определения меж- и внутривидовых филогенетических связей, поэтому при ее использовании не удастся создать адекватную систему рода и проследить филогению ее видов. К преимуществам классификации можно отнести наглядность и простоту, так как она включает только десять видов (MacKey, 2005).

Выполненная М.В. ван Шлагереном редакция системы Дж. Маккея состоит в следующем. Во-первых, он заменил *T. monococcum* subsp. *boeoticum* на *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* (Link) Thell. Во-вторых, перевел ряд видов в подвиды: *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* (van Slageren, 1994).

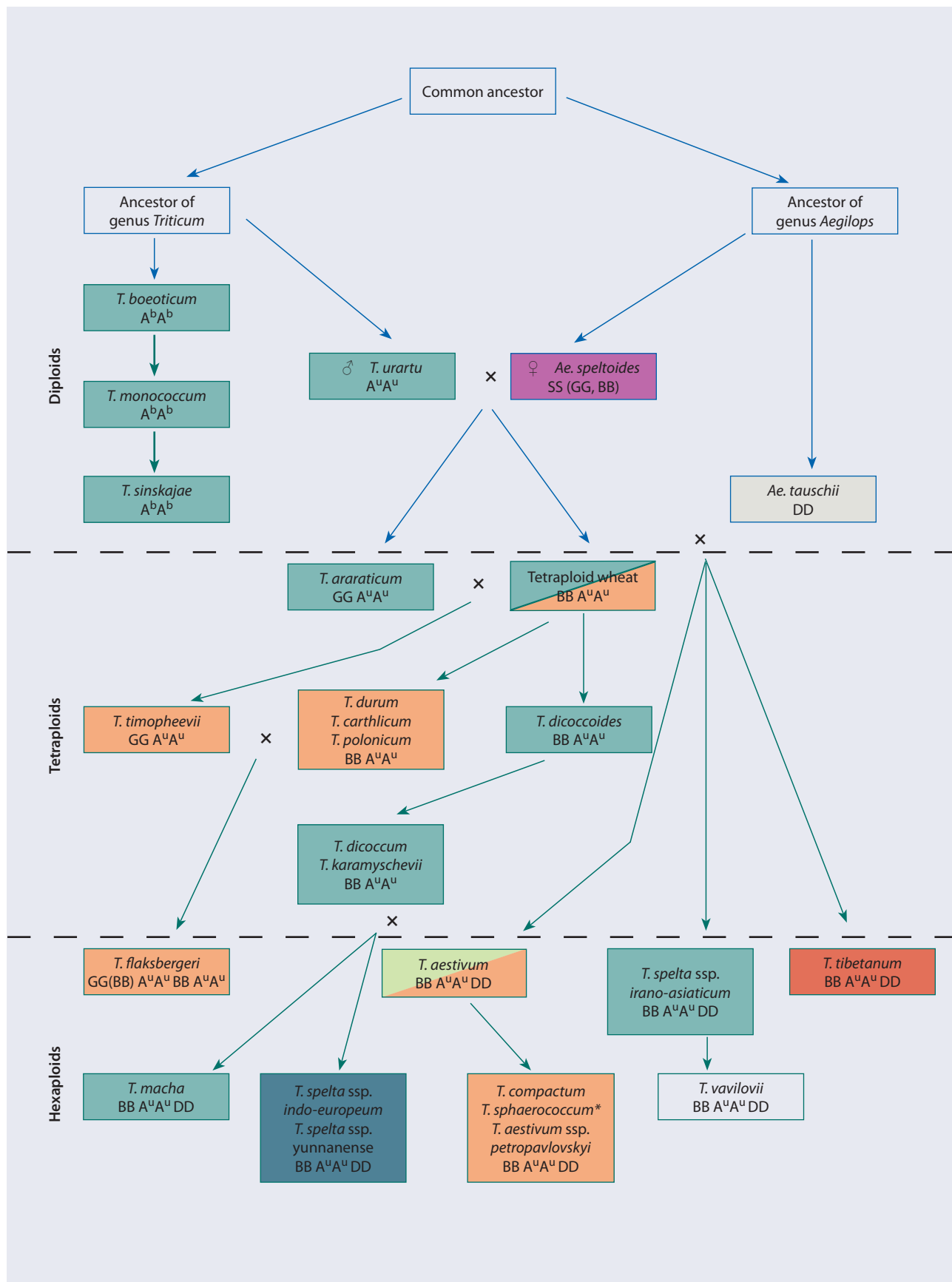
Рассматривая взаимосвязи между классификациями Дж. Маккея (MacKey, 2005) и В.Ф. Дорофеева (Культурная..., 1979), К. Hammer и коллеги (2011) объединили дорофеевские секции *Timopheevii* и *Dicoccoides* Flaksb. в одну, назвав *Pyrachne* Dumort. Однако виды этих секций далеки филогенетически (Vavilova et al., 2020) и не дают фертильного потомства при скрещиваниях (Goncharov et al., 2007).

В последнее время детальное изучение биоразнообразия видов проводится нечасто: *T. compactum* (Garland-Campbell, 2023), *T. dicoccum* (van Slageren, Payne, 2013; Badaeva, 2015), *T. durum* (Ляпунова, 2019), *T. spelta* (Дедкова и др., 2004), *T. aethiopicum* (Бадаева и др., 2018; Trifonova et al., 2021).

Считается, что любой вид имеет свою генетическую конституцию и обладает внутривидовыми различиями, которые проявляются прежде всего в существовании репродуктивных барьеров, защищающих генофонд того или иного вида. Однако для пшениц наличие репродуктивных барьеров не является видовой характеристикой, и многие из них с относительной легкостью скрещиваются между собой, давая плодовитое потомство (Дорофеев и др., 1976). Однако происходит это в основном только в условиях эксперимента, так как виды пшениц, как правило, имеют неперекрывающиеся ареалы и их не возделывают в смеси. По этой причине они не могут давать гибридное потомство в естественных условиях (Дорофеев и др., 1976).

Фенотипирование

К. Геснер заложил основы иллюстрации в ботанической науке. Исследуя растения, он многократно рисовал побеги, цветки и плоды, достигнув высокой точности в передаче особенностей материала. Детализируя структуры органов, передавая оттенки окраски, ученый устанавливал признаки, значимые для диагностики видов. Данный подход обеспечил развитие метода познания растительного мира, вместе с тем совершенствовалось и качество научного рисунка, а также развивались понятия «органогрфия» и «систематика» (Gesner, 1541). Следует заметить, что оригинальные рисунки Геснера, посвященные растениям, менее условны



Эволюция родов *Triticum* и *Aegilops* (из: Vavilova et al., 2020)

Ячейки окрашены в соответствии с аллелями гена Q, обнаруженными у образцов данного вида. Предковые виды показаны белыми ячейками. Синие стрелки указывают на естественный отбор, зеленые – на искусственный отбор (доместикацию). * аллель гена Q с изолейцином в 329-м положении и SNPs 3125G, 3135G и 3139C. *T. karamyshevii* = *T. turgidum* ssp. *paleocolchicum*

по сравнению с гравюрами по дереву, которые иллюстрировали его естественно-научные труды.

В настоящем важной задачей в экспериментах является быстрая и точная оценка параметров растений – фенотипирование, тесно связанное с систематикой пшениц (Зуев и др., 2019; Genaev et al., 2019). Оценка характеристик колоса в большинстве современных исследований выполняется экспертом на основании визуального анализа колоса и требует существенных затрат времени, при этом в современных экспериментах проводится анализ тысяч растений. Поэтому автоматизация этого процесса представляется актуальной для селекционеров. Эффективность фенотипирования колосьев можно повысить за счет внедрения технологий анализа цифровых изображений, организации хранения информации в базах данных, использования алгоритмов машинного обучения для анализа полученной информации (Genaev et al., 2019).

Для создания современных технологий, включая виртуальную реальность, используют новые подходы, приемлемые для применения в промышленных масштабах, к числу которых относятся системы машинного зрения для управления перечнем процессов. Не исключением стала и пищевая промышленность, в которой активное внедрение данной технологии началось с 2000-х гг. и в настоящее время активно продолжается. Вместе с тем в процессе применения техники обработки изображений в аграрной области возникли некоторые сложности. К данным проблемам следует отнести значительный разброс формы, цвета, размера и текстуры исследуемых объектов. Для выполнения простых задач по проверке и сортировке зерновых культур предложена система анализа изображений (Shaw, 1990). В основе данных устройств были монохромные датчики невысокого разрешения (128×128 пикселей) и несложные методы идентификации изображений (Tillet, 1991). В последующем появилась возможность анализа цветных образов биологических объектов в связи с разработкой твердотельных датчиков изображений и высокоскоростных микрокомпьютеров.

Основы создания систем машинного зрения для сельского хозяйства заложили научные коллективы под руководством D.R. Draper (Draper, Travis, 1984; Keefe, Draper, 1986), F.S. Lai (Lai et al., 1986), I. Zayas (Zayas et al., 1985, 1986, 1989, 1990). В публикациях этих авторов освещены базовые принципы, подходы использования методов анализа изображений, распознавания образов биологических объектов. В качестве примера можно привести выявление пораженных грибной инфекцией соевых бобов с помощью методов машинного зрения (Wigger et al., 1988).

Развитие технологий компьютерного зрения обеспечивает решение задачи верификации морфологических признаков различных культур. Исследователь получает возможность выявить значимые видоспецифические признаки и сравнить растения на основании их изображений, загруженных в базу данных. Анализ и просмотр множества изображений весьма время- и трудозатратны. Поэтому важно научить нейронную сеть обрабатывать и сравнивать эти изображения автоматически. Обученная нейронная сеть предоставит информацию о том, какие параметры будут

значимы для дифференцирования, и обеспечит ранжирование значимости этих признаков для каждого вида растений. Наиболее перспективным для дальнейшего развития метода компьютерного зрения следует считать активно развиваемые в последние годы нейронные сети глубокого обучения (Крыловецкий, Суходолов, 2018).

Молекулярно-биологические методы

Большинство работ, посвященных таксономии и эволюции пшениц, исторически связаны с изучением хозяйственно важных биохимических и морфологических признаков (Меженский, 2020). Накопленные к настоящему времени данные об эволюции различных нуклеотидных последовательностей позволяют не только с большой степенью достоверности установить филогенетические взаимоотношения, но и провести временные оценки дивергенции таксонов рода *Triticum*.

Значение молекулярно-биологических подходов в таксономии связано с двумя различными, но действующими в одном направлении комплексами фактов и идей. Один – их применение в филогенетике, которая становится не только по преимуществу, но почти целиком молекулярной. При этом методы молекулярной биологии позволяют выявить реальные филогенетические взаимоотношения видов и исключить субъективную составляющую оценки процесса их эволюции. Другой зависит от того обстоятельства, при котором развитие передовых технологий приводит к стремительному росту молекулярно-биологических данных, объем которых в самое ближайшее время в биологии намного превзойдет всю совокупность «немолекулярных».

Ввиду неполноты археологических данных (Rivera et al., 2023), возможно, что ряд вопросов происхождения и становления современных видов пшениц будут решены посредством реконструкции эволюционных процессов и филогенетических построений, основанных на молекулярно-генетических методах.

Современная таксономия позволяет установить филогенетические взаимоотношения различных видов родов *Triticum* и *Aegilops* с использованием ядерных (Danilova et al., 2017) и хлоропластных молекулярно-генетических маркеров (Golovnina et al., 2007; Cho, 2018), цитогенетических методов (Родионов и др., 2020) и данных сравнительно-генетического анализа. Анализ хлоропластного генома позволил изучить пшеницы и эгилопсы независимо от уровня их пloidности и установить их родство по материнской линии. К настоящему времени показано дифилитическое происхождение пшениц (Jiang, Gill, 1994). Донор цитоплазмы для всех полиплоидных видов рода в природе не сохранился. Следует отметить, что цитоплазма *Ae. speltoides*, вероятно, имеющая две «модификации» (Tsunewaki, Ogihara, 1983), значительно отличается от таковой как диплоидных пшениц, так и других видов секции *Sitopsis*.

Значимым для определения филогенетических взаимосвязей рода *Triticum* следует считать подход, основанный на анализе мутаций, происходящих в генах, которые кодируют признаки, участвующие в доместикации (Charmet, 2011). Большая часть из них представляют собой транскрипционные факторы (Гончаров, Сормачева, 2014). Этот метод при-

менен в ряде работ для выяснения эволюции ди- и тетраплоидных видов пшеницы. Этот способ позволяет уточнить филогению видов родов *Triticum* и *Aegilops*. В исследовании В.Ю. Вавиловой и ее коллег использованы различия в генах *Q-5A* и *Q-5D* (рисунок) (Vavilova et al., 2020).

Заключение

В последние десятилетия систематика возделываемых растений, включая пшеницы (род *Triticum* L.), пересматривается. Это во многом связано с применением современных методов исследований, позволивших значительно расширить объем информации о молекулярно-генетической структуре видов. При этом широкое применение при изучении особенностей организации половых хромосом получили методы молекулярной цитогенетики, в частности флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) (Gordeeva et al., 2019). Значение молекулярных подходов в таксономии связано с их применением в филогенетике, которая становится почти целиком молекулярной.

Одним из основных вопросов в систематике не только пшениц, но и других культурных растений является проблема укрупнения–дробления таксонов. Важным аспектом развития систематики пшеницы следует считать создание типовых коллекций ее видов (Börner, Khlestkina, 2019). Это дает возможность контролировать подлинность образца и сохранять идентичность коллекции.

У современных исследователей практическое использование определителей (классификаций) возделываемых растений вызывает сложности, так как и идеографические определители, и дихотомические таблицы требуют определенных навыков. Перспективным направлением представляется создание баз данных и программного обеспечения для компьютерного фенотипирования растений пшениц (Пронозин и др., 2021).

Список литературы / References

- Бадаева Е.Д., Шишкина А.А., Гончаров Н.П., Зуев Е.В., Лысенко Н.С., Митрофанова О.П., Драгович А.Ю., Кудрявцев А.М. Эволюция *Triticum aethiopicum* Jakubz. с позиции хромосомного анализа. *Генетика*. 2018;54(6):613-628. DOI 10.7868/S0016675818060048 [Badaeva E.D., Shishkina A.A., Goncharov N.P., Zuev E.V., Lysenko N.S., Mitrofanova O.P., Dragovich A.Yu. Kudriavtsev A.M. Evolution of *Triticum aethiopicum* Jakubz. from the position of chromosome analysis. *Russ. J. Genet.* 2018;54(6):629-642. DOI 10.1134/S1022795418060029]
- Баталин А.Ф. Русские сорта полб. СПб., 1885 [Batalin A.F. Russian Varieties of Spelt. St. Petersburg, 1885 (in Russian)]
- Головнина К.А., Кондратенко Е.Я., Блинов А.Г., Гончаров Н.П. Филогения А-геномов диких и возделываемых видов пшениц. *Генетика*. 2009;45(11):1540-1547 [Golovnina K.A., Kondratenko E.Ya., Blinov A.G., Goncharov N.P. Phylogeny of the A-genomes of wild and cultivated wheat species. *Russ. J. Genet.* 2009;45(11): 1360-1367. DOI 10.1134/S1022795409110106]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. ун-в. изд-во, 2002 [Goncharov N.P. Comparative genetics of wheat and its relatives. Novosibirsk: Sibtrian Univ. Publ. House, 2002 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. 2-е изд. Новосибирск: Гео, 2012 [Goncharov N.P. Comparative genetics of wheat and its relatives. 2nd edn. Novosibirsk: Geo Publ., 2012 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. «Не притащенная» наука: институционализация прикладной ботаники в России. *Историко-биологическое исследования*. 2020;12(3):13-31. DOI 10.24411/2076-8176-2020-13002 [Goncharov N.P. The “not dragged” science: The institutionalisation of applied botany. *Studies in the History of Biology*. 2020;12(3):13-31. DOI 10.24411/2076-8176-2020-13002 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, domestикация и эволюция пшениц. *Информационный вестник ВОГУС*. 2008;12(1-2):159-179 [Goncharov N.P., Kondratenko E.Ya. Wheat origin, domestication and evolution. *VOGIS Information Bulletin*. 2008;12(1-2):159-179 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Сормачева И.Д. Доместикация пшениц. *Природа*. 2014;2:45-53 [Goncharov N.P., Sormacheva I.D. Domestication of wheat. *Priroda*. 2014;2:45-53 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Богуславский Р.Л., Орлова Е.А., Белоусова М.Х., Аминов Н.Х., Коновалов А.А., Кондратенко Е.Я., Гуляева Е.И. Устойчивость амфилоидов пшениц к возбудителю бурой ржавчины. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;6(3):95-106. DOI 10.18699/Letters2020-6-14 [Goncharov N.P., Boguslavsky R.L., Orlova E.A., Belousova M.H., Aminov N.H., Konovalov A.A., Kondratenko E.Y., Gulyaeva E.I. Resistance of wheat amphiploids to the causative agent of brown rust. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;6(3):95-106. DOI 10.18699/Letters2020-6-14 (in Russian)]
- Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Зеленин А.В., Пухальский В.А. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом. *Генетика*. 2004;40(10):1352-1369 [Dedkova O.S., Badaeva E.D., Mitrofanova O.P., Zelenin A.V., Pukhalskiy V.A. Analysis of intraspecific divergence of hexaploid wheat *Triticum spelta* L. by C-banding of chromosomes. *Russ. J. Genet.* 2004;40(10):1111-1126. DOI 10.1023/B:RUGE.0000044755.18085.7e]
- Дорофеев В.Ф. Международный классификатор СЭВ. Род *Triticum* L. Л.: ВИР, 1984. [Dorofeev V.F. International Classifier of CMEA. Genera *Triticum* L. Leningrad: VIR Publ., 1984 (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А. Новая внутривидовая классификация пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.). *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1983;129:60-64 [Dorofeev V.F., Filatenko A.A. New intraspecific classification of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Nauchno-tehnicheskii byulleten' VIR*. 1983;129:60-64 (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Якубцинер М.М., Руденко М.И. Пшеницы мира: Видовой состав, достижения селекции, современные проблемы и исходный материал. Л.: Колос, 1976 [Dorofeev V.F., Yakubtsiner M.M., Rudenko M.I. Wheat of the world: Species composition, breeding achievements, modern problems and initial material. Leningrad: Kolos Publ., 1976 (in Russian)]
- Жуковский П.М. Новый вид пшеницы. *Труды по прикладной ботанике и селекции*. 1928;19(2):59-66 [Zhukovsky P.M. A new species of wheat. *Trudy po prikladnoy botanike i seleksii*. 1928;19(2):59-66 (in Russian)]
- Жуковский П.М. Земледельческая Турция (Азиатская часть – Анатолия). М.; Л.: Сельхозгиз, 1933 [Zhukovsky P.M. Land Turkey (Asiatic part – Anatolia). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1933 (in Russian)]
- Зуев Е.В. Внутривидовая классификация пшеницы Петропавловского. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1992;233:11-12 [Zuev E.V. Intraspecific classification of wheat of Petropavlovskii. *Nauchno-tehnicheskii byulleten' VIR*. 1992;233:11-12 (in Russian)]
- Зуев Е.В., Амри А., Брыкова А.Н. Атлас разнообразия мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по признакам колоса и зерновки. СПб.: ВИР, 2019 [Zuev E.V., Amri A., Brykova A.N. Atlas of diversity of common wheat (*Triticum aestivum* L.) by spikelet and grain traits. St. Petersburg: VIR Publ., 2019 (in Russian)]
- Камасин С.С., Тарануха В.Г. Растениеводство. Хлеба 1-й группы. Горки: БГСХА, 2018

- [Kamasin S.S., Taranukho V.G. Plant Growing. Breads of the 1st group. Gorki: BGSKhA Publ., 2018 (in Russian)]
- Крыловецкий А.А., Суходолов Д.М. Распознавание изображений элементов зерновых смесей методами глубокого обучения с использованием библиотек Keras и Tensorflow. *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Системный анализ и информационные технологии*. 2018;2:139-148. DOI 10.17308/sait.2018.2/1222
- [Krylovetsky A.A., Sukhodolov D.M. Recognition of elements of grain mixture by deep-learning methods using Keras and Tensorflow. *Vestnik of Voronezh State University. Series: System analysis and information technologies*. 2018;2:139-148. DOI 10.17308/sait.2018.2/1222 (in Russian)]
- Кулаева О.А., Матвеева Т.В., Лутова Л.А. Горизонтальный перенос генов от агробактерий к растениям. *Экологическая генетика*. 2006;4(4):10-19 DOI 10.17816/ecogen4410-19
- [Kulaeva O.A., Matveeva T.V., Lutova L.A. Horizontal gene transfer from agrobacteria to plants. *Ecological Genetics*. 2006;4(4):10-19. DOI 10.17816/ecogen4410-19 (in Russian)]
- Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л.: Колос, 1979. [Cultural flora USSR. V. 1. Wheat. Leningrad: Kolos Publ., 1979 (in Russian)]
- Ляпунова О.А. Селекция твердой пшеницы в Италии. *Письма в Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2019;5(1):19-34. DOI 10.18699/Letters2019-5-3
- [Lyapunova O.A. Durum wheat breeding in Italy. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;5(1):19-34. DOI 10.18699/Letters2019-5-3 (in Russian)]
- Маноиленко (Рязанская) К.В. А.Ф. Баталин – выдающийся русский ботаник XIX века. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1962 [Manoilenko (Ryazanskaya) K.V. A.F. Batalin – an outstanding Russian botanist of the XIX century. Moscow; Leningrad: USSR Acad. Sci Publ. House, 1962 (in Russian)]
- Меженский В.М. До питання впорядкування українських назви рослин. Поїдомлення 12. Назви культур і таксонів роду *Triticum* L. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. Plant varieties studying and protection*. 2020;16(2):119-136
- Митрофанова О.П. Коллекция пшеницы ВИР: сохранение, изучение, использование. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2007;164:63-79
- [Mitrofanova O.P. VIR wheat collection: conservation, studying, using. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 2007;164:63-79 (in Russian)]
- Определитель разновидностей мягкой и твердой пшениц. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009 [Manual book of common and hard wheat varieties. Novosibirsk: SB RAS Publ. House, 2009 (in Russian)]
- Прозозин А.Ю., Паулиш А.А., Заварзин Е.А., Приходько А.Ю., Прохосин Н.М., Кручинина Ю.В., Гончаров Н.П., Комышев Е.Г., Генаев М.А. Автоматическое фенотипирование морфологии колоса тетра- и гексаплоидных видов пшеницы методами компьютерного зрения. *Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2021;25(1):71-81. DOI 10.18699/VJ21.009
- [Pronozin A.Yu., Paulish A.A., Zavarzin E.A., Prikhodko A.Yu., Prokoshin N.M., Kruchinina Y.V., Goncharov N.P., Komyshev E.G., Genaev M.A. Automatic phenotyping of ear morphology of tetra- and hexaploid wheat species by computer vision methods. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(1):71-81. DOI 10.18699/VJ21.009 (in Russian)]
- Родионов А.В., Шнеер В.С., Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Пунина Е.О., Журбенко П.М., Лоскутов И.Г., Муравенко О.В. Диалектика видов: от исходного единообразия, через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию. *Ботанический журнал*. 2020;105(9):835-853. DOI 10.31857/S0006813620070091
- [Rodionov A.V., Schneer V.S., Gnutikov A.A., Nosov N.N., Punina E.O., Zhurbenko P.M., Loskutov I.G., Muravenko O.V. Species dialectics: from initial uniformity, through the greatest possible diversity to ultimate uniformity. *Botanicheskii Zhurnal*. 2020;105(9):835-853. DOI 10.31857/S0006813620070091 (in Russian)]
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. На заре земледелия. Л.: Колос, 1969
- [Sinskaya E.N. Historical Geography of Cultural Flora. At the Dawn of Agriculture. Leningrad: Kolos Publ., 1969 (in Russian)]
- Фляксберггер К.А. Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кёрнике. *Труды Бюро по прикладной ботанике*. 1908;1(3/4):95-137
- [Flaxberger K.A. Determinator of varieties of true breads according to Körnike. *Trudy Vyuro po prikladnoy botanike*. 1908;1(3/4):95-137 (in Russian)]
- Фляксберггер К.А. Хлебные злаки. Пшеница. М.; Л.: Государственное издательство колхозной и совхозной литературы, 1935
- [Flaxberger K.A. Bread cereals. Wheat. Moscow; Leningrad: Gosudarstvennoye izdatel'stvo kolkhoznoy i sovkhonoy literatury, 1935 (in Russian)]
- Фляксберггер К.А. Пшеница. Определитель настоящих хлебов (Пшеница, рожь, ячмень, овес). М.; Л.: Государственное издательство колхозной и совхозной литературы, 1939
- [Flaxberger K.A. Wheat. Manual book of true breads (Wheat, rye, barley, oats). Moscow; Leningrad: Gosudarstvennoye izdatel'stvo kolkhoznoy i sovkhonoy literatury, 1939 (in Russian)]
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976
- [Tsvelev N.N. Grasses of the USSR. Leningrad: Nauka Publ., 1976 (in Russian)]
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2019
- [Tzvelev N.N., Probatova N.S. Grasses of Russia. Moscow: KMK Sci. Press Publ., 2019 (in Russian)]
- Шипунов А.Б. Основы теории систематики. М.: Диалог-МГУ, 1999. [Shipunov A.B. Fundamentals of Systematics Theory. Moscow: Dialog-MSU Publ., 1999 (in Russian)]
- Шлиппе П. История фирмы Вильморен. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1929-30;22(5):571-623
- [Shlippe P. The history of the Vilmorin company. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 1929-30;22(5):571-623 (in Russian)]
- Якубцинер М.М. Новые виды пшеницы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1959;12:29-41
- [Yakubtsiner M.M. New species of wheat. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 1959;12:29-41 (in Russian)]
- Alefeld F. Landwirtschaftliche Flora: oder Die nutzbaren kultivierten Garten- und Feldgewächse Mitteleuropas in allen ihren wilden und Kulturvarietäten für Landwirte, Gärtner, Gartenfreunde und Botaniker insbesondere für landwirtschaftliche Lehranstalten. Berlin: Wiegandt & Hempel, 1866
- Badaeva E.D., Keilwagen J., Knüpfner H., Waßermann L., Dedkova O.S., Mitrofanova O.P., Kovaleva O.N., Liapunova O.A., Pukhalskiy V.A., Özkan H., Graner A., Willcox G., Kilian B. Chromosomal passports provide new insights into diffusion of emmer wheat. *PLoS One*. 2015;10(5):e0128556. DOI 10.1371/journal.pone.0128556
- Börner A., Khlestkina E.K. *Ex-situ* genebanks-seed treasure chambers for the future. *Russ. J. Genet.* 2019;55(11):1299-1305. DOI 10.1134/S1022795419110036
- Bowden W.M. The taxonomy and nomenclature of the wheat, barley, and rye and their wild relatives. *Canad. J. Bot.* 1959;37(4):657-684. DOI 10.1139/b59-053
- Buerkert A., Hammer K., Oryakhail M., Filatenko A.A. Cultivation and taxonomic classification of wheat landraces in the upper Panjsher valley of Afghanistan after 23 years of war. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2006;53:91-97. DOI 10.1007/s10722-004-0717-3
- Caligari P. Foreword to John Percival's *Aegilops* species. Wheat taxonomy: the legacy of John Percival. The Linnean: special issue. 2001. Spec. issue 3:185-190.
- Charmet G. Wheat domestication: lessons for the future. *C. R. Biol.* 2011;334(3):212-220. DOI 10.1016/j.crv.2010.12.013
- Cho J. Transposon-derived non-coding RNAs and their function in plants. *Front. Plant Sci.* 2018;9:600. DOI 10.3389/fpls.2018.00600
- Cobb N.A. Seed wheat: an investigation and discussion of the relative value of the seeds of large plump and small-shrived grains. Sydney: W.A. Gullick, Government Printer, 1903
- Daniilova T.V., Akhunova A.R., Akhunov E.D., Friebe B., Gill B.S. Major structural genomic alterations can be associated with hybrid speciation in *Aegilops markgrafii* (Triticeae). *Plant J.* 2017;92(2):317-330. DOI 10.1111/tj.13657

- Draper S.R., Travis A.J. Preliminary observations with a computer based system for analysis of the shape of seeds and vegetative structures. *J. Natl. Inst. Agric. Bot.* 1984;16:387-395
- Eig A. Monographisch kritische Übersicht der Gattung Aegilops. In: Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte. Berlin, 1929;55:1–228.
- Feldman M. Origin of Cultivated Wheat. In: Bonjean A.P., Angus W.J. (Eds.). *The World Wheat Book: A History of Wheat Breeding*. London: Intercept Ltd., 2001;3-56
- Garland-Campbell K.A. Club Wheat – A Review of Club Wheat History, Improvement, and Spike Characteristics in Wheat. In: Goldman I. (Ed.). *Plant Breeding Reviews*. Ch. 7. 2023;46:421-465. DOI 10.1002/9781119874157.ch7
- Genaev M.F., Komyshev E.G., Kruchinina Y.V., Goncharov N.P., Afonnikov D.A., Smirnov N.V. Morphometry of the wheat spike by analyzing 2D images. *Agronomy*. 2019;9(7):390. DOI 10.3390/agronomy9070390
- Gesner K. *Enchiridion Historiae Plantarum*. Switzerland, 1541 (цит. по: Heinrich Zoller, Martin Steinmann (ed.))
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G., Goncharov N.P., Mayorov V.I., Adkison L.R. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. *Plant Syst. Evol.* 2007;264:195-216. DOI 10.1007/s00606-006-0478-x
- Goncharov N.P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2005a;41(Spec. Is.):52-55
- Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Syst. Evol.* 2011;295:1-11. DOI 10.1007/s00606-011-0480-9
- Goncharov N.P., Gaidalenok R.F. Chromosomal location of genes controlling spherical grains and compact spike in *Triticum antiquorum* Heer ex Udacz. *Russ. J. Genet.* 2005b;41(11):1262-1267. DOI 10.1007/s11177-005-0227-1
- Goncharov N.P., Kawahara T., Bannikova S.V. Wheat artificial amphiploids involving the *Triticum timopheevii* genome: their studies, preservation and reproduction. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2007;54:1507-1514. DOI 10.1007/s10722-006-9141-1
- Goncharov N.P., Golovnina K.A., Kilian B., Glushkov S., Blinov A., Shumny V.K. Evolutionary History of Wheats – the Main Cereal of Mankind. In: Dobretsov N., Kolchanov N., Rozanov A., Zavarzin G. (Eds.). *Biosphere Origin and Evolution*. Boston, MA: Springer, 2008;407-419. DOI 10.1007/978-0-387-68656-1_29
- Goncharov N.P., Golovnina K.A., Kondratenko E.Ya. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species. *Breed. Sci.* 2009;59(5):492-498. DOI 10.1270/jsbbs.59.492
- Gordeeva E.I., Badaeva E.D., Adonina I.G., Khlestkina E.K., Shoeva O.Yu. Marker-based development of wheat near-isogenic and substitution lines with high anthocyanin content in grains. In: *Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology (PlantGen2019): The Fifth International Scientific Conference (June 24–29, 2019, Novosibirsk, Russia)*. Novosibirsk: ICG SB RAS, 2019;82. DOI 10.18699/PlantGen2019-064
- Gu J., Wang Z., Kuen J., Ma L., Shahroudy A., Shuai B., Liu T., Wang X., Wang G., Cai J., Chen T. Recent advances in convolutional neural networks. *Pattern Recognit.* 2018;77:354-377. DOI 10.1016/j.patcog.2017.10.013
- Gökgöl M. Über die Genzentrentheorie und den Ursprung der Weizen. *Zeitschr. Pflanzenzücht.* 1941;23:562-578
- Gökgöl M. Buğdayların tasnif Anahtarı. *Ziraat Vekâleti Neşriyet ve Haberesme Müdürlüğü.* 1955;716:172
- Gökgöl M. Die iranischen Weizen. *Zeitschr. Pflanzenzücht.* 1961;45(3/4):315-323
- Hammer K., Filatenko A.A., Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and *xTriticosecale* Wittm. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011;58:3-10. DOI 10.1007/s10722-010-9590-4
- Harz C.O. *Landwirtschaftliche Samenkunde*. Berlin: Parey, 1885.
- Host N.T. *Icones et Descriptiones Graminum Austriacorum*. Vindobonae: A. Schmidt, 1801. DOI 10.5962/bhl.title.507
- Howard A., Howard G. Note on immune wheats. *J. Agric. Sci.* 1907;2(3):278-280. DOI 10.1017/S0021859600000575
- Howard A. The economic significance of natural cross-fertilization in India. (India. Dept. of agriculture. *Memoirs. Botanical series*, vol. III, no. 6). Calcutta; London: Thacker, Spink & Co., 1910
- Jakubziner M.M. New wheat species. In: Jenkins B.P. (Ed.). *Proceedings 1st International Wheat Genetics Symposium*. August 11–15, 1958 in Winnipeg, Canada. Winnipeg: University of Manitoba, 1959;207-217
- Jiang J., Gill B.S. Different species-specific chromosome translocations in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support diphyletic origin of polyploid wheats. *Chromosome Res.* 1994;2(1):59-64. DOI 10.1007/BF01539455
- Keefe P.D., Draper S.R. The measurement of new characters for cultivar identification in wheat using machine vision. *Seed Sci. Technol.* 1986;14:715-724
- Kihara H. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarde. In: *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University*. Ser. B. Kyoto: College of Science, Kyoto Imperial University, 1924;1(1):1-200
- Kihara H. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestation. *Cytologia*. 1951;16(2):177-193. DOI 10.1508/cytologia.16.177
- Konovalov F.A., Goncharov N.P., Goryunova S., Shaturova A., Proshlyakova T., Kudryavtsev A. Molecular markers based on LTR retrotransposons *BARE-1* and *Jeli* uncover different strata of evolutionary relationships in diploid wheat. *Mol. Genet. Genomics*. 2010;283:551-563. DOI 10.1007/s00438-010-0539-2
- Körnike F., Werner H. *Der Weizen*. In: *Hundbuch des Getreidebaus*. Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885;22-114
- Lack H.W., van Slageren M. The discovery, typification and rediscovery of wild emmer wheat, *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* (Poaceae). *Willdenowia*. 2020;50(2):207-216. DOI 10.3372/wi.50.50206
- Lai F.S., Zayas I., Pomeranz Y. Application of pattern recognition techniques in the analysis of cereal grains. *Cereal Chem.* 1986;63(2):168-172.
- Lamarck J.-B. *Flore Française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées selon une nouvelle méthode d'analyse, et précédées par un exposé des principes élémentaires de la botanique*, Augustin-Pyramus de Candolle. Paris: Assas, 1795
- Lev-Mirom Y., Distelfeld A. Where was wheat domesticated? *Nat. Plants*. 2023;9(8):1201-1202. DOI 10.1038/s41477-023-01467-0
- Levy A.A., Feldman M. Evolution and origin of bread wheat. *Plant Cell*. 2022;34(7):2549-2567. DOI 10.1093/plcell/koac130
- Linnaeus C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relates, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753
- MacKey J. The taxonomy of hexaploid wheat. *Svensk Bot. Tidskr.* 1954;48:579-590
- MacKey J. Wheat, its concept, evolution and taxonomy. In: *Durum Wheat Breeding: Current Approaches and Future Strategies*. New York: Haworth Press, 2005;1:3-62
- Mansfeld R. Das morphologische System des Saatweizens, *Triticum aestivum* s.l. *Der Züchter*. 1951;21:41-60. DOI 10.1007/BF00710527
- Percival J. *The wheat plant: A monograph*. London: Duckworth and co., 1921. DOI 10.5962/bhl.title.17154
- Rivera D., Ferrer-Gallego P., Obón C., Alcaraz F., Alcaraz F., Valera J., Goncharov N.P., Laguna E., Kislev M. Fossil or non-fossil? A best-practice guide for archaeobotanical taxa. *Taxon*. 2023. DOI 10.1002/tax.13029
- Shaw W.E. Machine vision for detecting defects on fruit and vegetables. In: *Food Processing Automation Proceedings of the 1990 conference (May 6-8, 1990, Lexington, Kentucky)*. St. Joseph, MI: ASAE, 1990; 50-59
- Trifonova A.A., Dedova L.V., Kudryavtsev A.M., Zuev E.V., Goncharov N.P. Comparative analysis of the gene pool structure of *Triticum aethiopicum* wheat accessions conserved ex situ and recollected in field after 85 year later. *Biodivers. Conserv.* 2021;30(2):329-342. DOI 10.1007/s10531-020-02091-6
- Tillet R.D. Image analysis for agricultural processes: A review of potential opportunities. *J. Agric. Eng. Res.* 1991;50:247-258. DOI 10.1016/S0021-8634(05)80018-6
- Tsunewaki K., Ojihara Y. The 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 patterns. *Genetics*. 1983;104(1):155-171. DOI 10.1093/genetics/104.1.155

- van Slageren M. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (Poaceae). Wageningen & ICARDA, Aleppo, Syria: Wageningen Agricultural University, 1994
- van Slageren M., Payne T. Concepts and nomenclature of the farro wheats, with special reference to emmer, *Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* (Poaceae). *Kew Bull.* 2013;68:477-494. DOI 10.1007/s12225-013-9459-8
- Vavilova V., Konopatskaia I., Blinov A.G., Kondratenko E.Ya., Kruchinina Y.V., Goncharov N.P. Genetic variability of spelt factor gene in *Triticum* and *Aegilops* species. *BMC Plant Biol.* 2020;20(Suppl. 1):310. DOI 10.1186/s12870-020-02536-8
- Villars D. Histoire des plantes de Dauphiné. V. 2. Grenoble; Lyon; Paris, 1787
- Waines J.G., Barnhart D. Constraints to germplasm evaluation. In: Wheat Genetic Resources: Meeting Diverse Needs. Chichester, U.K.: John Wiley, 1990;103-110
- Wigger W.D., Paulsen M.R., Litchfield J.B., Sinclair J.B. Classification of fungal-damaged soybeans using color-image processing. ASAE Paper No. 88-3053. St. Joseph, MI: ASAE, 1988
- Zayas I., Pomeranz Y., Lai F.S. Discrimination between Arthur and Arcan wheats by image analysis. *Cereal Chem.* 1985;62(6):478-480
- Zayas I., Lai F.S., Pomeranz Y. Discrimination between wheat classes and varieties by image analysis. *Cereal Chem.* 1986;63(1):52-56
- Zayas I., Pomeranz Y., Lai F.S. Discrimination of wheat and non-wheat components in grain samples by digital image analysis. *Cereal Chem.* 1989;66(3):233-237
- Zayas I., Converse H., Steele J. Discrimination of whole from broken corn kernels with image analysis. *Trans. ASAE.* 1990;33(5):1642-1646. DOI 10.13031/2013.31521

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 02.07.2023. После доработки 18.08.2023. Принята к публикации 21.08.2023.