

**О ПРИРОДЕ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ГЕНОМОВ ПШЕНИЦЫ
ПО ДАННЫМ БИОХИМИИ И ИММУНОХИМИИ БЕЛКОВ ЗЕРНА**

В. Г. КОНАРЕВ, И. П. ГАВРИЛЮК, Т. И. ПЕНЕВА, А. В. КОНАРЕВ, А. Г. ХАКИМОВА,
Э. Ф. МИГУШОВА

Современные сорта культурной пшеницы принадлежат главным образом двум видам — *Triticum durum* Desf. и *T. aestivum* L. Первый относится к тетраплоидным пшеницам ($2n=28$) с геномной формулой AABB, второй — к гексаплоидным ($2n=42$) с формулой AABBDD. К тетраплоидам с геномной формулой AABB принадлежат также *T. turgidum* L., *T. dicocum* Schrank., *T. persicum* Vav. (*T. carthlicum* Nevski.), *T. polonicum* L., *T. palaeocolchisum* Men., *T. dicoccoides* (Körn) Aarons. Геномную формулу AABBDD имеют *T. spelta* L., *T. macha* L., *T. vavilovii* Jakubz. и *T. sphaerococcum* Perc.

Кроме того, существует группа видов и форм пшеницы, второй геном которых отличается от генома В перечисленных выше полиплоидных пшениц и обозначается как геном G. Сюда относят тетраплоидные пшеницы *T. araraticum* Jakubz. и *T. timopheevi* Zhuk с геномной формулой AAGG, гексаплоидную пшеницу *T. zhukovsyi* Men. et Eriz. с формулой AAAAGG и октоплоидные пшеницы *T. jungicidum* Zhuk. и *T. timonovum* Heslot с формулами AAAABVGG и AAAAGGGG соответственно. Эта группа составляет эволюционный ряд пшеницы группы *T. timopheevi*.

До сих пор нет единого мнения и строгих доказательств о происхождении основных геномов и особенно геномов А и В. Как известно, первоначально донором первого генома полиплоидных пшениц считалась *T. monococcum* L. (1). Позднее выяснилось, что этот геном не совсем гомологичен геному тетраплоидных и гексаплоидных пшениц (2). Наиболее близка к первому геному тетраплоидных и гексаплоидных пшениц, как оказалось, дикая диплоидная пшеница *T. boeoticum* (3, 4). Однако теперь и эта точка зрения все чаще оспаривается рядом исследователей и прежде всего биохимиками (5, 6).

За последнее время особенно противоречивые мнения складываются относительно происхождения второго генома. Большинство ученых склонны считать, что донорами генома В были представители эгилопсов секции *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. (7, 8). Сюда относят *Ae. speltooides* Tausch, *Ae. aucheri* Boiss., *Ae. longissima* Schw. et Musch., *Ae. sharonensis* Eig и *Ae. bicornis* (Forsk) Jaub. et Spach. Однако пока еще нет четкого представления о том, к какому из перечисленных видов мог принадлежать донор генома В пшеницы. Более того, в последних работах Джонсона и Кимбера ставится под сомнение вообще возможность участия эгилопсов секции *Sitopsis* в формировании генотипа тетраплоидных и гексаплоидных пшениц (9, 10).

Происхождение генома G оставалось неясным, поскольку эквивалентов ему среди геномов существующих диплоидных сородичей пшеницы не найдено. Можно предполагать, что геном G представляет собой измененный в ходе эволюции геном В (2) или он имеет самостоятельное происхождение, но донор или близкие ему сородичи пока не найдены. Относительно происхождения генома D гексаплоидной пшеницы

сомнений не возникало, хотя еще не ясен вопрос о том, к какому подвиду *Ae. squarrosa* принадлежал донор этого генома. Чем объяснить, что до сих пор природа и происхождение геномов пшеницы еще не ясны? Этому могут быть следующие причины.

В ходе эволюции геномы полиплоидной пшеницы могли измениться как вследствие интеграции их в генотипе в конкретных условиях морфогенеза, а также в результате интрогрессии генетического материала от других сородичей.

В поисках доноров отдельных геномов обследовано еще далеко не все многообразие однозернянок и эгилопсов.

Наконец, истинные доноры некоторых геномов пшеницы могли исчезнуть, и ботаники вынуждены иметь дело лишь с их сородичами.

Разумеется, ведущая роль в изучении происхождения геномов пшеницы должна принадлежать методам их идентификации. Для этих целей обычно используют кариологический, а также цитогенетический и генетический анализы, где степень гомологии геномов оценивается по кариотипу и морфологии индивидуальных хромосом, по конъюгации хромосом в мейозе и другим показателям совместимости геномов в гибридном или амфидиплоидном организме. Процент же конъюгации хромосом в мейозе и другие показатели совместимости нередко определяются не общей структурой геномов, а отдельными их областями и даже локусами (генами). Естественно, такие показатели совместимости далеко не всегда могут быть надежным критерием гомологии геномов.

Большие перспективы сулит метод молекулярной гибридизации нуклеиновых кислот, однако для целей идентификации геномов он еще не готов.

Совершенно очевидно, что для оценки геномной структуры полиплоидных пшениц и решения вопроса о происхождении отдельных геномов существующих методов недостаточно. Необходимы новые принципы и подходы. Для этих целей весьма перспективен принцип белковых маркеров генома. Его сущность заключается в следующем. Белок — первичный продукт гена или генетической системы и соответственно может быть использован как маркер этого гена. Гены функционально и морфологически сопряжены в системы и являются элементами генома как основы генетической конституции организма, поэтому отдельные белки могут быть маркерами таких систем или генома в целом. Соответственно совокупность белков-маркеров дает представление о структуре генома.

Практически принцип основан на использовании двух типов специфичности — биологической специфичности индивидуальных белков и специфичности спектра компонентов некоторых полиморфных белков. Для выявления биологической специфичности и определения родовой, видовой, геномной и т. д. принадлежности белка весьма эффективным оказался метод иммунохимического анализа. Для оценки спектра полиморфного белка наиболее удобен электрофоретический анализ в полиакриламидном геле (ПААГ), особенно в сочетании с изоэлектрофокусированием. Он дает возможность выявлять внутригеномную дифференциацию и оценивать структуру генома (11). В геномном анализе ответственный момент — выбор белка. Сравнительный анализ названными методами показал, что специфичность разных групп белков проявляется на разных уровнях таксонов (12). У пшеницы и ее сородичей, по нашим данным, геномно-специфичными проявили себя неглиадиновые белки спирторастворимой фракции типа альбуминов. Глиадины содержат как мономорфные, маркирующие род, геном, подвид, так и генетически полиморфные компоненты. Генетическая структура спектра глиадинов описана ранее (13).

Сравнительный геномный анализ по белкам-маркерам большого числа представителей всех видов и форм пшеницы и ее сородичей позво-

лил составить следующее представление о природе и происхождении геномов пшеницы (14).

Геномы диплоидных видов пшеницы и эгилопсов — предполагаемые доноры полиплоидной пшеницы. Геном А. По антигенному составу белков спиртовой фракции зерна однозернянки разделились на две генетические группы: I представлена *T. boeoticum* и *T. monocossum*, II — *T. urartu*. Их геномы мы обозначили соответственно A^b и A^u . Обе группы наряду с общими имеют антигены, специфичные для каждой из этих групп (15). Соответственно в быстрых электрофоретических компонентах, ответственных за антигенную активность белков спиртовой фракции, были выявлены маркеры генома первой группы однозернянок (A^b) и маркеры генома второй группы (A^u).

Идентичность *T. boeoticum* и *T. monocossum* по антигенному составу геномно-специфичных белков спиртовой фракции свидетельствует о том, что оба эти вида имеют общий геном. Различия между ними проявляются, однако, в электрофоретическом спектре глиаина. Последний по числу компонентов значительно богаче у представителей *T. monocossum*. Генетический смысл этой закономерности заключается в том, что геном дикой однозернянки более примитивен, культурной — более усложнен или «расширен». Это подтвердилось при сравнительной оценке общей структуры геномов однозернянок по кинетике реассоциации ДНК. Как оказалось, геном *T. monocossum* содержит больше повторяющихся последовательностей, чем геном *T. boeoticum* (16). Все это дает основание предположить, что эволюция генома А шла без существенных качественных изменений, преимущественно по пути усложнения его за счет увеличения повторов ряда генов и генетических систем как следствие окультуривания и искусственного отбора однозернянок на продуктивность. В этом отношении, вероятно, правы те исследователи, которые считают *T. monocossum* и *T. boeoticum* подвидом одного вида *T. monocossum* (17).

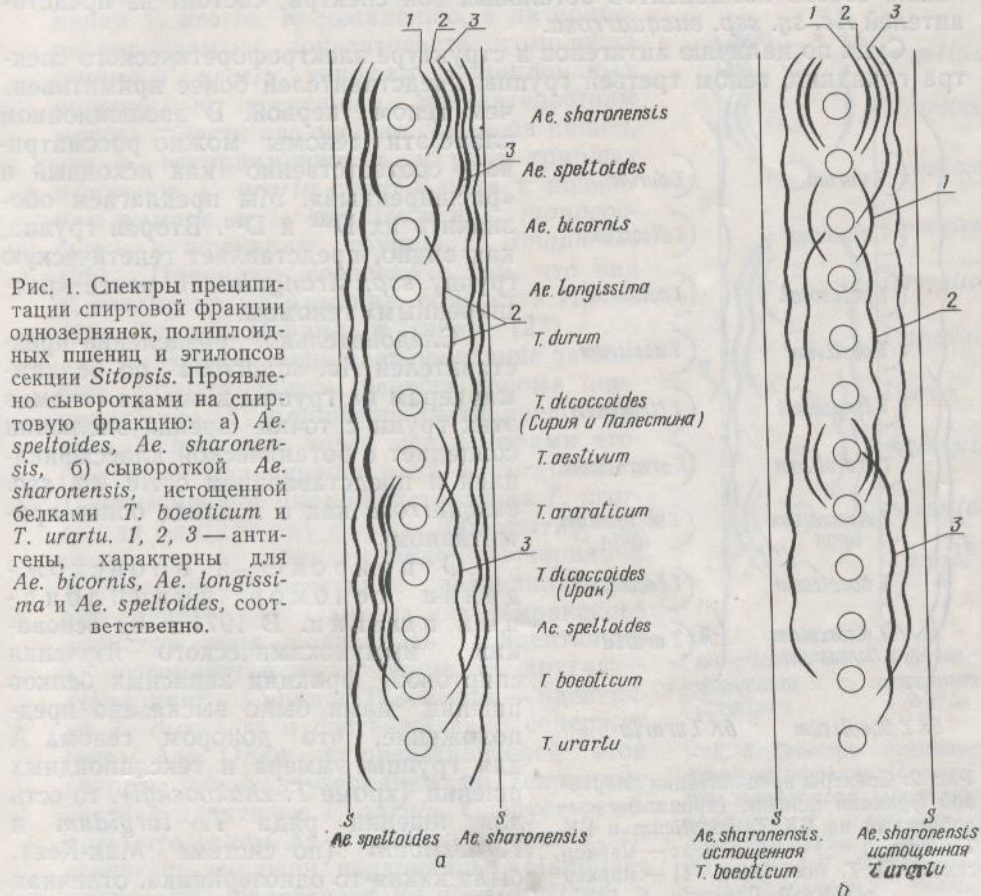
Что касается генома *T. urartu*, то, судя по антигенному составу геномно-специфичных белков спиртовой фракции, он качественно отличен от генома предыдущих видов (15). Об этом свидетельствуют также различия в спектре изоэнзимов кислой фосфатазы (18). Все это подтверждает правомерность точки зрения на *T. urartu* как на самостоятельный вид (3, 19, 20). Основанием для выделения этой однозернянки в самостоятельный вид послужили также такие признаки, как большая восприимчивость *T. urartu* по сравнению с другими к желтой ржавчине, мучнистой росе и др. По мнению Жуковского (3), это связано с длительной изоляцией *T. urartu* от основного ареала диплоидных пшениц.

Геном В. В спиртовой фракции белков эгилопсов в секции *Sitopsis* предполагаемых диплоидных носителей этого генома выявлены три антигена, обозначенные нами как антигены 1, 2 и 3 (рис. 1). Антиген 1 характерен для *Ae. bicornis*, антиген 2 — *Ae. longissima*, антиген 3 — большинству образцов *Ae. speltooides* и *Ae. aucheri*. В белках *Ae. sharonensis* обнаружены два первых антигена. Это дало основание предположить, что этот вид эгилопсов мог возникнуть в результате интрагрессивной гибридизации *Ae. bicornis* и *Ae. longissima*, несущих соответственно 1 и 2 антигены. Некоторые образцы *Ae. sharonensis* содержат все три антигена. Среди *Ae. speltooides* найдены образцы, которые наряду с антигеном 3 содержат антиген 1 и образцы со слабо выраженной активностью этих антигенов (21).

По составу антигенов и структуре электрофоретических спектров глиаина самыми примитивными являются геномы *Ae. bicornis* и *Ae. longissima*, которые обозначены B^{b1} и B^1 соответственно. Геном *Ae. sharonensis* имеет гибридный характер — в нем как бы совмещены геномы B^{b1} и B^1 . Он обозначен B^{b1} .

По антигенному составу и спектрам глиаина геномы *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* неразличимы. Их геном можно обозначить как V^{sp} . Следует отметить, что этот геном неоднороден, здесь можно встретить образцы как с упрощенным, так и с обогащенным или расширенным геномом.

По описанным выше антигенам интересные связи проявились у генома V с другими геномами. Как оказалось, антиген 3, характерный



для *Ae. speltoides*, имеется также в белках *T. monococcum* и *T. boeoticum* (рис. 1, а). В белках *Ae. squarrosa ssp. strangulata* найдены антигены 1 и 2, а в белках *ssp. eusquarrosa* — лишь антиген 1. Разумеется, во всех случаях эти антигены генома V в белках носителей генома A и D представлены лишь как второстепенные компоненты. Эти данные позволяют считать, что геномы V^{bi} , V^1 и V^{bi1} имеют больше областей гомологии с геномом D , а геном V^{sp} — с геномом A (21).

Геном D . Маркерами генома служат специфичные антигены спиртовой фракции белка и два электрофоретических компонента омега-глиаина, которые по принятой нами номенклатуре обозначены ω_{89} . Эти компоненты характерны для всех представителей *Ae. squarrosa* и гексаплоидной пшеницы с геномной формулой $AABBDD$, где они контролируются 1D хромосомой (22). Эти маркеры могут быть тестом для обнаружения генома D в синтетических амфидиплоидах, в том числе в *Triticale*.

По антигенному составу и типу электрофоретического спектра глиаина представители *Ae. squarrosa* разделились на три группы (23):

1 группа имеет полный состав антигенов и полный спектр компонентов глиаина, она состоит из типичных представителей *Ae. squarrosa ssp. strangulata*;

2 группа лишена одного из антигенов, но также имеет полный спектр глиаина; она состоит из представителей *Ae. sq. ssp. strangulata*;

3 группа лишена одного антигена, в спектре глиаина отсутствует основной преобладающий компонент α -глиаина; значительно обеднен также состав компонентов остальных зон спектра; состоит из представителей *Ae. sq. ssp. eusquarrosa*.

Судя по наличию антигенов и структуре электрофоретического спектра глиаина, геном третьей группы представителей более примитивен,

чем геном первой. В эволюционном плане эти геномы можно рассматривать соответственно как исходный и «расширенный». Мы предлагаем обозначить их D^{str} и D^{eu} . Вторая группа, как видно, представляет генетическую группу *ssp. strangulata* с менее «расширенным» геномом.

Следовательно, разделение представителей *Ae. squarrosa* по белкам-маркерам на группы и оценка геномов этих групп с точки зрения эволюции совпадает с ботанической классификацией и представлением о *Ae. sq. ssp. eusquarrosa* как о подвиде более примитивном.

О природе и происхождении геномов полиплоидных пшениц. В 1971 г. на основании иммунохимического изучения спиртовой фракции запасных белков пшениц нами было высказано предположение, что донором генома А для группы эммера и гексаплоидных пшениц (кроме *T. zhukovskyi*), то есть для пшениц ряда *T. turgidum* и *T. aestivum* (по системе Мак-Кея), была какая-то однозернянка, отличная от *T. boeoticum* и *T. monococcum* (17). Последние могли быть источником

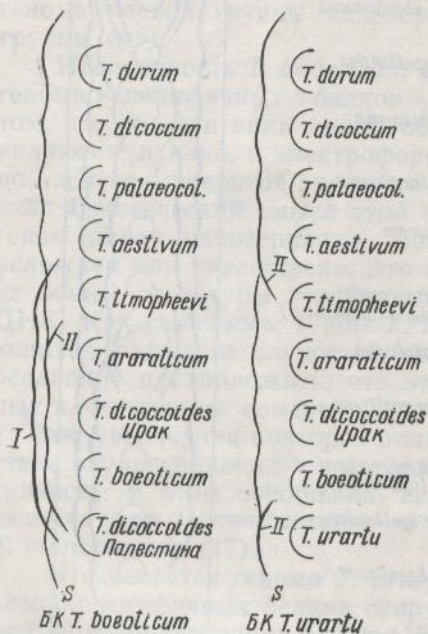


Рис. 2. Спектры преципитации спиртовой фракции пшениц (проявлено сыворотками на БК *T. boeoticum* и БК *T. urartu*): I — компонент — маркер генома А *T. boeoticum*, II — маркер генома А *T. urartu*.

первого генома только для пшениц группы *T. timopheevi* (24). Экспериментально это положение обосновано тем, что в иммунохимических реакциях компоненты спиртовой фракции *T. boeoticum* и *T. monococcum* достаточно полно представлены только у пшениц группы *T. timopheevi*. В белках пшениц *T. durum*, *T. dicoccum*, *T. turgidum*, *T. aestivum* и др. компоненты, специфичные для *T. boeoticum* и *T. monococcum*, представлены слабо.

Для более четкой дифференциации первого генома полиплоидных пшениц были получены иммунные сыворотки на геномно-специфичные белки спиртовой фракции. В электрофоретическом спектре они занимают зону быстрых компонентов, поэтому для краткости мы обозначаем их БК. Сравнительный иммунохимический анализ этих белков показал, что маркерный антиген A^b (*T. boeoticum*) обнаруживается только у пшениц ряда *T. timopheevi*, включая представителей *T. diccoides* иракского происхождения (рис. 2). В спектрах преципитации белков пшениц ряда *T. turgidum* (включая *T. diccoides* Сирии и Палестины) и *T. aestivum* этого антигена нет.

Другая картина получается при проявлении белков в этих пшеницах сывороткой на БК *T. urartu*. Антиген, специфичный для генома *T. urartu*, обнаруживается только у пшениц ряда *T. turgidum* и *T. aestivum*. В спектрах белков пшениц группы *T. timopheevi* этого маркерного компонента генома A^u нет.

Следовательно, по белкам спиртовой фракции к пшеницам группы *T. timopheevi* оказались близкими однозернянки *T. monococcum* и *T. boeoticum*, а к пшеницам ряда *T. turgidum* и *T. aestivum* — однозернянка *T. urartu*. К сожалению, в литературе нет прямых доказательств гомологии генома *T. urartu* геномам полиплоидных пшениц. К косвенным доказательствам можно отнести следующие. Ямалеев нашел, что по восприимчивости к ряду грибных патогенов *T. urartu* стоит ближе к пшеницам эммера, а *T. boeoticum* и *T. monococcum* — к пшеницам группы *T. timopheevi* (25). Появились сведения о том, что вид *T. urartu*, кроме Армении, обитает в Иране (26), Турции, Израиле и Ливане (27).

Сказанное выше дает основание заключить, что источником первого генома пшениц группы *T. timopheevi* были представители *T. boeoticum*, тогда как донорами этого генома для пшениц ряда *T. turgidum* и *T. aestivum* мог быть представитель *T. urartu* или близкая ему форма. Любопытно, что по геному А образцы дикой двузернянки *T. dicoccoides* отчетливо разделились на две группы (24). Одна из них — иракского происхождения — оказалась идентичной *T. araraticum* и несет геном A^b , другая — двузернянка Сирии и Палестины — идентична *T. dicoccum* и соответственно содержит геном A^u . Один из представителей этой группы дикой двузернянки по геномному составу идентичен *T. durum*. Следует отметить, что геном A^b у пшениц группы *T. timopheevi* выражен неодинаково. Наиболее полно он представлен у *T. araraticum* и *T. dicoccoides* Ирака, затем идут *T. timopovum*, *T. zhukovskiy*, *T. fungicidum*

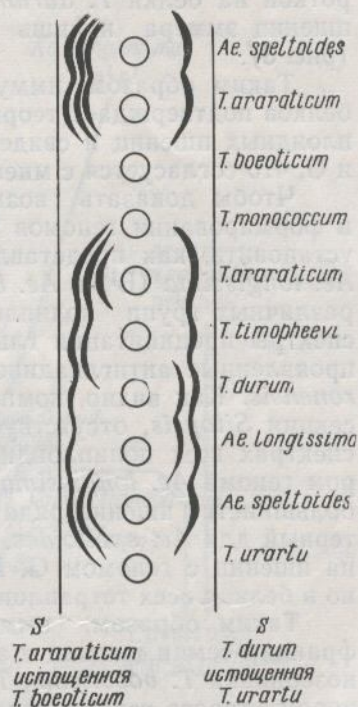


Рис. 3. Спектры преципитации спиртовой фракции белков пшениц и эгилопов. Проявлено сывороткой *T. araraticum*, истощенной белком *T. boeoticum*, и сывороткой *T. durum*, истощенной белком *T. urartu*.

и, наконец, *T. timopheevi*

Как уже отмечалось, сведения относительно природы второго генома полиплоидных пшениц очень противоречивы. Некоторые полагали, что G геном пшениц группы *T. timopheevi* — получен от однозернянок (9). Мы тщательно изучили белки всех образцов однозернянок из коллекции ВИР, а также большое число популяций диких однозернянок, собранных экспедицией ВИР в 1971 г. в Закавказье. Установлено, что однозернянки не имеют белковых маркеров В и G геномов полиплоидных пшениц. На рисунке 1 можно видеть, что маркерные компоненты геномов В и G *Ae. longissima* и *Ae. speltoides* отсутствуют в спектрах всех однозернянок.

Следует отметить, что специфические компоненты — маркеры геномов В и G полиплоидных пшениц — особенно четко обнаруживаются при проявлении сывороткой, истощенной спиртовой фракцией *T. boeoticum* и *T. urartu* (рис. 1, б и 3). Наличие маркерных компонентов геномов В и G дает основание предположить, что в генотипе всех тетра-

плоидных пшениц присутствует второй геном, отличающийся от геномов A^b и A^c однозернянок.

Дальнейшие исследования показали, что специфические компоненты геномов В и G имеют лишь частичную гомологию. Так, с помощью сыворотки *T. araraticum*, истощенной белками *T. boeoticum*, в спиртовой фракции белков *T. araraticum* выявляются три характерных для генома G антигена. Из них только один присутствует в белках *T. durum*. В свою очередь, специфические антигены генома В, выявляемые сывороткой на белки *T. durum*, полностью представлены только в белках пшениц эммера и лишь частично у *T. timopheevi* и *T. araraticum* (рис. 3).

Таким образом, иммунохимический анализ геномно-специфичных белков подтверждает теорию аллоплоидного происхождения всех тетраплоидных пшениц и свидетельствует о частичной гомологии геномов В и G, что согласуется с мнением Костова (2).

Чтобы доказать возможность участия эгилопсов секции *Sitopsis* в формировании геномов В и G у полиплоидных пшениц, необходимо установить, как представлены маркеры геномов *Ae. speltoides* (B^{sp}), *Ae. longissima* (B^l) и *Ae. bicornis* (B^{bic}) в геномно-специфичных белках различных групп полиплоидной пшеницы. На рис. 1,а представлены спектры преципитации глиадинов пшениц и эгилопсов секции *Sitopsis*, проявленные антиглиадиновыми сыворотками *Ae. speltoides* и *Ae. sharonensis*. Как видно, компонент, характерный для всех представителей секции *Sitopsis*, отсутствует у однозернянок, но четко выявляется в спектрах всех полиплоидных пшениц. Антиген 2, являющийся маркером генома *Ae. longissima*, был обнаружен в глиадинах подавляющего большинства пшениц ряда *T. turgidum* и *T. aestivum*. Антиген 3, характерный для *Ae. speltoides*, четко выявляется только в спектрах глиадина пшениц с геномом G. Маркера генома *Ae. bicornis* (B^{bl}) не найдено в белках всех тетраплоидных пшениц.

Таким образом, иммунохимический анализ спирторастворимой фракции семян пшениц и эгилопсов секции *Sitopsis* показывает, что однозернянки *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *T. arartu* не могли быть донором второго генома полиплоидных пшениц. Полученные данные подтверждают возможность участия представителей секции *Sitopsis* в формировании генотипа тетраплоидных и гексаплоидных пшениц и дают основание высказать следующее предположение: источником генома G пшениц группы *T. timopheevi* мог быть *Ae. speltoides*, тогда как *Ae. longissima* или близкая к нему форма могла быть источником генома В для остальных полиплоидных пшениц. *Ae. bicornis* не может рассматриваться донором второго генома полиплоидных пшениц.

Что касается природы генома D гексаплоидных пшениц, то происхождение его от *Ae. squarrosa* не вызывает сомнений. Это хорошо подтвердилось иммунохимически и электрофоретически. Характерные для генома D от *Ae. squarrosa* антигены спирторастворимых белков и маркерные компоненты ω_{89} найдены у всех гексаплоидных пшениц ряда *T. aestivum*. При этом белки *ssp. strangulata* представлены здесь более полно, чем белки *ssp. eusquarrosa* (23). В α -глиадине гексаплоидных пшениц обнаружены компоненты, характерные только для генома *ssp. strangulata* и отсутствующие у *ssp. eusquarrosa*.

Косвенным доказательством участия *ssp. strangulata* в формировании генома D полиплоидной пшеницы может быть также тот факт, что при ресинтезе гексаплоидной пшеницы из тетраплоидных сортов (AABB) наиболее полно восстанавливались признаки мягкой пшеницы и, в частности, хлебопекарные свойства муки, при включении генома от *ssp. strangulata* (28).

Итак, результаты геномного анализа полиплоидных пшениц по белкам-маркерам дают основание представить геномный состав тетрапло-

идных пшениц группы *T. timopheevi* формулой $A^bA^bB^{sp}B^{sp}$, пшениц ряда *T. turgidum* формулой $A^uA^uB^lB^l$ и пшениц ряда *T. aestivum* — формулой $A^uA^uB^lB^lDD$. Для пшениц *T. zhukovskyi*, *T. timonovum* и *T. fungicidum* геномные формулы могут быть записаны соответственно: $A^bA^bA^bA^bB^{sp}B^{sp}$, $A^bA^bA^bA^bB^{sp}B^{sp}$ и $A^bA^bA^uA^uB^{sp}B^{sp}B^lB^l$. В общем виде происхождение геномов полиплоидных пшениц показано на рис. 4.

Весьма важным подтверждением предложенной нами схемы филогении пшениц служит следующее обстоятельство. Сравнительный имму-

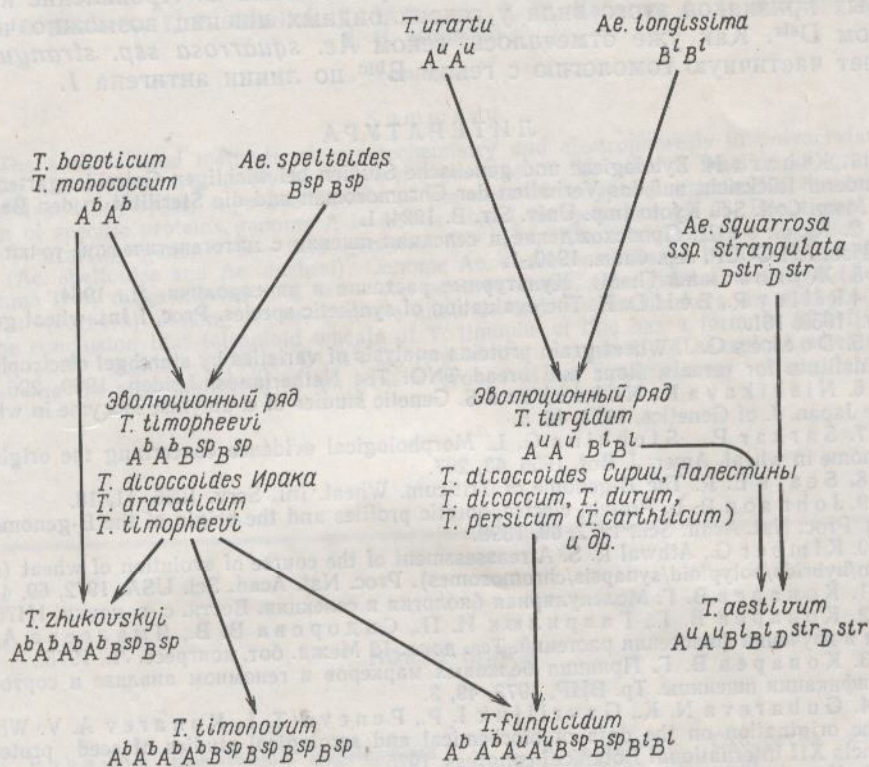


Рис. 4. Схема филогении пшениц.

нохимический анализ видоспецифичных белков диплоидных носителей геномов А и В показал, что к однозернянкам *T. boeoticum* и *T. monococcum* от эгилопсов ближе всего стоит *Ae. speltoides*, а к однозернянке *T. urartu* — *Ae. longissima* (21). Можно предположить, что такая избирательная биологическая совместимость видов могла быть одной из предпосылок к образованию амфидиплоидов с двумя типами сочетания геномов А и В, т. е. A^bB^{sp} и A^uB^l . Эти сочетания геномов и дали два эволюционных ряда полиплоидной пшеницы — ряда *T. timopheevi* и ряда *T. turgidum*. Судя по степени гомологии между геномами полиплоидных пшениц и их доноров, ряд *T. timopheevi* более молодой, чем ряд *T. turgidum*.

Что касается генома D, то, судя по антигенному составу белков его диплоидного носителя *Ae. squarrosa*, он близок к геному *Ae. longissima*, то есть геному B^l . Причем эту близость проявляют только представители подвида *spp. strangulata*, но не *spp. eusquarrosa* (21). В природе неизвестны амфидиплоиды, где прямо сочетались бы геномы А и D. Возможно, путь генома D в генотип гексаплоидной пшеницы ряда *T. aestivum* проложен геномом B^l .

В белках гексаплоидных пшениц антигены *Ae. squarrosa* представлены более отчетливо, чем антигены диплоидных носителей геномов А и В. Это отражает более позднее происхождение гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* в сравнении с первичным амфидиплоидом, дававшим ряд тетраплоидных пшениц с геномной формулой $A^4A^4B^1B^1$.

У *T. aestivum* находят некоторые признаки от *Ae. bicornis*, что вызвало интерес к этому эгилопсу как возможному источнику генома В полиплоидной пшеницы. Геномный анализ по белкам-маркерам показал, что *Ae. bicornis* не мог быть донором генома В. Проявление некоторых признаков этого вида у гексаплоидных пшениц возможно через геном D^{str} . Как уже отмечалось, геном *Ae. squarrosa ssp. strangulata* имеет частичную гомологию с геном B^{bic} по линии антигена 1.

ЛИТЕРАТУРА

1. Kihara H. Zytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidengarten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Str. B. 1924, 1.
2. Костов Д. Происхождение и селекция пшениц с цитогенетической точки зрения. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, 1.
3. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1964.
4. Rillee R., Bell D. H. The evaluation of synthetic species. Proc. I Int. wheat genet. symp., 1958, 161.
5. Doekes G. J. Wheat grain proteins analysis of varieties by starchgel electrophoresis. Institute for cereals, flour and bread TNO. The Netherlands, Leiden, 1969, 226.
6. Nishikawa K., Nobuchara S. Genetic studies of α -amylase isozyme in wheat. I. The Japan. J. of Genetics, 1971, 46, 5.
7. Sarkar P., Stebbins G. L. Morphological evidence concerning the origin of B-genome in wheat. Amer. J. Bot. 1956, 43, 297.
8. Sears E. R. The B-genome of Triticum. Wheat. Inf. Serv. 1956, 11, 18.
9. Johnson B. L. Protein electrophoretic profiles and the origin of the B-genome of wheat. Proc. Nat. Acad. Sci., 1972, 69, 1398.
10. Kimber G., Athwal R. S. A reassessment of the course of evolution of wheat (speciation/hybrids/polyploid/synapsis/chromosomes). Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1972, 69, 4.
11. Конарев В. Г. Молекулярная биология и селекция. Вестн. с.-х. науки, 1976, 2.
12. Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Сидорова В. В., Ямалеева А. А. Белки в изучении филогении растений. Тез. докл. 12 Межд. бот. конгресс. Л., 1975.
13. Конарев В. Г. Принцип белковых маркеров в геномном анализе и сортовой идентификации пшеницы. Тр. ВИР, 1973, 49, 3.
14. Gubareva N. K., Gavriljuk I. P., Peneva T. I., Konarev A. V. Wheat genome origination on the data of biochemical and serological studies of seed proteins. Abstracts XII international Botanical congress, 1975.
15. Конарев А. В. Дифференциация первых геномов полиплоидных пшениц по данным иммунохимического анализа спиртовой фракции белка зерна. Булл. ВИР, 1975, 47.
16. Махлаева Р. Ф., Тютюрев С. Л. Изучение геномов пшениц и ее диких сородичей методом молекулярной гибридизации ДНК—ДНК. Тр. ВИР, 1973, 52, 1.
17. MacKey J. Relationships in the Triticinae. Third Int. Wheat Genet. Symp., Canberra, 1968.
18. Jaaska V. V. Biochemical data on the origin of Transcaucasian endemic wheats. Eesti NSV Tead. Akad. Toim. Biol., 1970, 19(4), 344.
19. Туманян М. Т. Новый вид дикой пшеницы. Тр. Арм. фил. АН СССР, 1938, 2.
20. Гандилян П. А. О дикорастущих видах *Triticum* Армянской ССР. Бот. ж. 1972, 57, 2.
21. Пенева Т. И., Мигушова Э. Ф. Структура генома S (B) эгилопсов группы Sitopsis по данным электрофоретического и иммунохимического анализа глиадинов. Тр. ВИР, 1973, 52, 1.
22. Shepherd K. W. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye. Third Int. Wheat Genet. Symp., Canberra, 1968, 86.
23. Конарев В. Г., Хакимова А. Г., Гаврилюк И. П., Мигушова Э. Ф. Дифференциация генома D по данным электрофоретического и иммунохимического анализа глиадина *Aegilops squarrosa* L. (*T. tauschii* Coss.) С.-х. биол. 1974, IX, 3.
24. Конарев А. В., Мигушова Э. Ф., Гаврилюк И. П., Конарев В. Г. О природе генома пшениц группы *T. timopheevi* по данным электрофореза и иммунохимического анализа. Докл. ВАСХНИЛ, 1971, 4.
25. Ямалеев А. М. Устойчивость видов пшеницы и эгилопсов с разным геномным составом к расам пыльной головни. Автореф. канд. дисс., Л., 1974.
26. Яска В. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов. Изв. АН ЭССР, биология, 1974, 23, 3.

27. Johnson B. L. Identification of the apparent B-genome donor of wheat. *Can. J. Genet. and Cytol.*, 1975, 17, 1.

28. Kerber E. R., Tipples K. H. Effects of the D genome in milling and baking properties of wheat. *Canad. J. Plant Sci.*, 1969, 49, 255.

Всесоюзный НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, Ленинград

Поступила в редакцию
27 октября 1975 г.

ON THE NATURE AND ORIGIN OF GENOMES OF WHEAT BASED ON THE DATA OF BIOCHEMISTRY AND IMMUNOCHEMISTRY OF GRAIN PROTEINS

V. G. Konarev, I. P. Gavriluk, T. I. Peneva, A. V. Konarev, A. G. Khakimova,
E. F. Migushova

Leningrad

Summary

The authors used methods of immunochemistry and electrophoresis in polyacrylamide gel for the comparative analysis of specific proteins of the alcohol fraction of grain of einkorn and egyptoses, supposed donors of genomes of polyploid wheats. By the composition of specific proteins genome A is differentiated into genomes A^b (T. Boeoticum) and A^u (T. urartu), genome B — into genomes B^{b1} (Ae. Bicornis), B¹ (Ae. longis) and B^{sp} (Ae. speltoides and Ae. aucheri). Genome Ae. sharonensis has a hybrid origin (B^{h1}). Genome D is differentiated into D^{str} (Ae. squarrosa ssp. strangulata) and D^{eu} (Ae. sq. ssp. eusquarrosa). Basing on the genome analysis and protein markers the authors come to the conclusion that tetraploid wheats of T. timopheevi line has a formula A^bA^bB^{sp}B^{sp}, wheat of T. turgidum — A^uA^uB¹B¹. Donors of the genome D of hexaploid wheats can be among the representatives of the genetic groups of Ae. squarrosa ssp. strangulata.

НОВЫЕ КНИГИ

Н. В. Ездаков. **Применение ферментных препаратов в животноводстве.** М., «Колос», 1976, 224 с.

В последние годы в животноводстве начали широко применять ферментные препараты микробного происхождения для лучшего использования питательных веществ кормов. В книге обобщены результаты научных исследований и производственных испытаний по использованию ферментных препаратов при кормлении крупного рогатого скота, свиней, овец, птицы, норки, а также в процессе производства премиксов, силосования бобовых культур, соломы, картофеля.

Е. А. Бритиков. **Биологическая роль пролина.** М., Изд-во «Наука», 1975, 88 с.

Излагаются вопросы биосинтеза пролина, его участия в образовании хлорофилла, в регуляции процессов дыхания, биосинтеза белка. Особо рассматривается пролин в качестве компонента ядерных белков. Показана роль этой аминокислоты в опылении и оплодотворении цветковых растений. Анализируется влияние высоких температур на процессы жизнедеятельности растений в связи с функцией пролина.

С. Г. Колесова. **Сибирская язва.** М., Изд-во «Колос», 1976, 228 с.

Описана одна из опаснейших болезней, поражающая животных и человека. Приводятся краткие сведения истории болезни и ее распространения в нашей стране и других странах мира. Дается характеристика возбудителя, симптомы болезни и патолого-анатомические изменения, наблюдаемые у больных животных.

В. В. Хаскин. **Энергетика теплообразования и адаптация к холоду.** Новосибирск, Изд-во «Наука», 1975, 200 с.

Монография посвящена одному из важных разделов биологии — физиологии и биоэнергетике терморегуляции и адаптации организма к холоду. Освещаются механизмы теплообразования в организме теплокровных животных. Подробно описываются терморегуляторное значение окислительных процессов в скелетных мышцах и бурой жировой ткани. Критически рассматриваются некоторые современные теории теплообразования и механизмов температурной адаптации.