

633.11:914/919

ХАО ФУ¹, ГОНЧАРОВ Н. П.²

DOI: 10.36814/pgr.2019.25.01

¹Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина
пл. Свободы, 4, Харьков, 610077, Украина

E-mail: fuhaoinua@gmail.com

²Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук
просп. Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090, Россия

E-mail: gonch@bionet.nsc.ru

ЭНДЕМИЧНЫЕ ПШЕНИЦЫ КИТАЯ КАК РЕСУРСЫ СЕЛЕКЦИИ

Пшеница в Китае является второй по распространению зерновой культурой после риса и выращивается более 2,8 тыс. лет. Китайские мягкие пшеницы представляют интерес для селекционеров благодаря наличию среди них скороспелых, многоцветковых, засухо- и зимостойких, устойчивых к мучнистой росе и бурой ржавчине, обладающих хорошей скрещиваемостью с видами-сородичами пшеницы. Среди эндемичных китайских пшениц важное место занимают сорт Chinese Spring, суперкарлики Tom Pouce и Tibetan Dwarf, трёхзёрная пшеница, Чарклык-древняя пшеница, карликовая синяя пшеница тургидум, Taigu-Male-Sterile Wheat (с генной мужской стерильностью), пшеница Петропавловского — *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch., пшеница тибетская — *T. spelta* L. ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch. comb. nov., пшеница юньнаньская — *T. spelta* L. ssp. *yunnanse* (King ex S.L.Chen) N.P. Gontsch. comb. nov. Приведена генетическая характеристика этих форм. Подчеркивается необходимость тщательного изучения и бережного сохранения эндемичных пшениц Китая.

Ключевые слова: Китай, пшеница, эндемик, селекция, признак, гены, история.

Пшеница в Китае является второй по распространению зерновой культурой после риса. В 2017 г. собрано 134,3 млн.т зерна при уборочной площади 24,5 млн.га, для сравнения: рис — 214,4 млн. т при площади 31,0 млн. га [1].

Пшеница возделывается в Китае от крайней северной границы — уезд Мохэ в провинции Хэйлуцзян до южной – о. Хайнань, и от западного Ташкуртан-Таджикского автономного уезда СУАР до восточной – приморских районов и о. Тайвань. Самый высотный предел возделывания пшеницы находится в уезде Сага городского округа Шигадзе (Тибетский автономный район) на высоте 4450 м над уровнем моря [2]. Она возделывается также в Турфанской впадине, расположенной на 154 м ниже уровня моря.

О древности культуры пшеницы в Китае свидетельствует обнаружение археологами во время раскопок в провинции Шэньси (Северо-Западный Китай) большого количества обугленных зёрен пшеницы, возраст которых насчитывает более 2,8 тыс. лет. находка была сделана в местности Хаоцзин, где была расположена столица династии Западная Чжоу (11–8 век до н.э.). Ранее наиболее древние свидетельства того, что китайские земледельцы возделывали эту культуру, относились к династии Хань (3 век до н.э. — 3 век н.э.). В Китае зерно этой культуры уже попадалось ученым на раскопках в Синьцзян-Уйгурском автономном районе и провинции Ганьсу, однако в незначительных количествах [3]. Считается, что пшеница заимствована Китаем из Северо-Западной Индии, (нынешний Пакистан) и Передней Азии [4].

© Хао Фу, Гончаров Н. П.

С древних времён в Китае выращиваются следующие виды пшеницы: мягкая (*Triticum aestivum* L.), компактум (*T. compactum* Host), полоникум (*T. polonicum* L.), тургидум (*T. turgidum* L.), твёрдая (*T. durum* Desf.), туранская, или восточная (*T. turanicum* Jakubz.).

Различные почвенно-климатические условия, связанные с многообразием рельефа, сложная система земледелия обуславливают разнообразие генетических ресурсов китайской пшеницы. Исключительным морфологическим и экологическим разнообразием характеризуется мягкая пшеница. В Китае насчитывают до 127 ее разновидностей [5]. До 2000 года было введено в каталог китайских генетических ресурсов пшеницы и сородичей 45519 образцов, из них 43014 образцов относится к роду пшеница — *Triticum* L. Мягкая пшеница представлена 39449 образцами, в том числе 25139 отечественными китайскими образцами; 14310 — зарубежными образцами, интродуцированными из более чем 80 стран или регионов [6].

Китайские мягкие пшеницы представляют большой интерес для селекционеров. Их отличает скороспелость, многоцветковость, неприхотливость к условиям выращивания и хорошая скрещиваемость с видами-сородичами пшеницы.

Скороспелость. Создание скороспелых сортов пшеницы — одно из главных направлений растениеводства в мире. Китайские северные районированные сорта пшеницы имеют период от колошения до созревания только один месяц [7]. Не только местные, но и многие селекционные сорта Китая созревают раньше зарубежных. Выращиваемые на севере Китая сорта местной селекции созревают раньше европейских в среднем на 5-10 дней и раньше сортов США на 5 дней — Ма Чжа Майб, Да Хун Ман, Янь Ань 11, Сань Юе Хаун, Сюй Чжоу 438 и другие.

Многоцветковость. Ценным свойством большинства китайских мягких пшениц является многоцветковость, что выделяет их на фоне мирового сортимента. Многоцветковость тесно связана с потенциальной продуктивностью растения пшеницы. У китайских мягких пшениц часто встречается плотная форма колоса, напоминающая компактум. Среднее число зерновок в колоске составляет 5, в середине колоса — до 7–8, общее число зёрен в колосе достигает более 70 и даже доходит до 90–100 [8].

Выносливость к био- и абиотическим факторам. Локальные и глобальные климатические изменения и деградация почв год за годом оказывают влияние на снижение урожайности зерновых культур. Китайские пшеницы проявляют неприхотливость к условиям произрастания и устойчивость к вредителям и болезням. Некоторые сорта стабильно дают урожайность в засушливых и полузасушливых районах. В северном Китае некоторые озимые сорта мягкой пшеницы, растущие без снежного покрова, могут успешно перезимовывать при температуре до -20°C . Имеется серия местных сортов, характеризующихся устойчивостью к мучнистой росе. Н. И. Вавилов отмечал устойчивость китайских пшениц к бурой ржавчине в условиях сильной эпифитотии [4].

Хорошая скрещиваемость с рожью. Межвидовая несовместимость при отдалённой гибридизации является камнем преткновения для переноса генов между видами. В генофонде китайских мягкой и твердой пшениц имеются сорта, легко скрещивающиеся с рожью (*Secale cereale* L.) и видами рода эгилопс (*Aegilops* L.). В частности, сорт Chinese Spring широко использован как родительская форма для скрещивания с видами-сородичами пшеницы. У мягкой пшеницы обнаружено 5 генов, контролирующих признак «скрещиваемость»: *Sk*, *Kr₁*, *Kr₂*, *Kr₃* и *Kr₄*, локализованные соответственно на хромосомах *5BS*, *5B*, *5AL*, *5D* и *1A* [9].

К отрицательным характеристикам местных китайских мягких пшениц относятся: относительно небольшой колос и мелкое зерно, длинный и легко полегающий стебель, очень нежные колосковые и цветковые чешуи, что обуславливает сильную осыпаемость зерна; часто встречается слабая устойчивость к болезням и вредителям. Среди китайских пшениц встречаются формы уникальные, заслуживающие внимания как с практической точки зрения, так и с точки зрения познания внутривидового генетического разнообразия.

Важное место среди староместных пшениц Китая занимает сорт Chinese Spring, сыгравший выдающуюся роль в генетике пшеницы. На этом сорте были впервые созданы Э. Р. Сирсом полные серии анеуплоидов [10, 11], в результате чего были локализованы на хромосомах гены многих важнейших признаков пшеницы, проведены межвидовые и межродовые замещения хромосом, а в последнее время выполнено секвенирование пшеничного генома. Chinese Spring является староместной формой мягкой пшеницы, происходящей из провинции Сычуань на юго-западе Китая. Этот регион характеризуется сравнительно низким уровнем фотосинтетической инсоляции, высоким уровнем влажности и температуры на конечных этапах вегетации пшеницы. Для местных форм Сычуаня, в целом известных как «Сычуанская группа белых пшениц», характерны многоцветковость и округлая форма зерновок; они проявляют высокую скрещиваемость с рожью. Недавно на основе сходства по морфологическим, физиологическим, цитогенетическим признакам и RFLP-анализа была показана идентичность Chinese Spring сычуанской белоколосой местной форме Cheng-du-guang-tou из местности вблизи города Чайн-дей (Cheng-du). Эта пшеница была доставлена в Великобританию миссионерами в XIX веке [12].

Ценными эндемиками Тибета являются «суперкарлики», широко использованные в разных странах мира в селекции и генетических исследованиях. В 30-х годах XX века французской экспедицией была обнаружена карликовая форма (высотой около 47 см), получившая французское название «Tom Pouce», по-английски «Tom Thumb» («мальчик-с-пальчик»). Впоследствии установлено, что его карликовость определяется доминантным геном *Rht3* [13]. Американский исследователь нашел в Центральном Китае в 1981 г. экстремально карликовую пшеницу, которая попала туда из Тибета и была названа «Тибетский карлик» (Tibetan Dwarf) [14].

Трёхзёрная пшеница (*Trigrain wheat*). Как известно, у пшеницы каждый цветок образует односемянный плод. Но в Китае обнаружена такая пшеница, у которой цветки содержат 3 пестика и 3 тычинки. После оплодотворения в одном цветке образуется 3 зерновки. Показано, что такой признак стабильно наследуется [15]. Когда мягкая пшеница скрещивается с трёхзёрной пшеницей в качестве материнской формы, в первом поколении все растения имеют одногнездную завязь, во втором и дальнейших поколениях этот признак также наследуется. Когда же в качестве материнского растения берется трёхзёрная пшеница, а мягкая – в качестве отцовской формы, в первом поколении все растения имеют трёхзёрные цветки. Во втором поколении наблюдается расщепление в соотношении 3 части с трёхзёрными цветками к 1 части с однозерными цветками [16]. С помощью 2D-делеции сорта Chinese Spring ген — *Mg* (multi-gynoecia), контролирующий данный признак, был локализован в длинном плече хромосомы 2D [17].

Чарклык-древняя пшеница. В 1952 г. в подземном городке, находящемся в уезде Чарклык (Синьзян) раскопали зерновки пшеницы, среди которых более 90% семян были способны к прорастанию. Предполагали, что такая пшеница сохранилась под землей 50 – 60 лет. Чарклык-древняя пшеница относится к безостой разновидности пшеницы полоникум [8, 18].

Карликовая синяя пшеница относится к пшенице тургидум. До и после колошения на ее листьях и стеблях появляется обильный восковой налет, который выглядит как синяя окраска. Растение имеет короткий стебель, поэтому форма получила название «Карликовая синяя пшеница». Обычно высота растений пшеницы тургидум составляет от 120 см до 180 см, а у карликовой синей пшеницы – только 80 см. Ости на колосе и зерновка у неё короткие. Считается, что Карликовая синяя пшеница является редко встречающимся типом пшеницы тургидум [8]. Ген *Rht22*, контролирующий, у нее карликовость, расположен в хромосоме 7A [19].

Taigu-Male-Sterile Wheat. В 1972 г. на пшеничных полях обнаружен природный мутант мягкой пшеницы, у которого через 7 лет определили генную мужскую стерильность (genic male sterility, GMS). Она обусловлена доминантным геном *Ms2*. В 2017 г. *Ms2* успешно клонировали с помощью метода map-based cloning [20]. Среди разнообразия

китайских аборигенных пшениц интерес представляют пшеницы, имеющие видовой и подвидовой статус. В прошлом веке в западной части Китая поочередно обнаружили пшеницу Юннаненси, пшеницу Петропавловского и пшеницу Тибетанум. Китайские исследователи предположили, что, возможно, Китай был одним из центров происхождения мягкой пшеницы [21–23].

Пшеница Петропавловского (*Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch.). По сообщению М. М. Якубцинера, она была собрана в 1957 г. А. М. Горским в яровых поливных посевах вблизи гг. Курля и Аксу на высоте 1000 – 1140 м над уровнем моря. М. М. Якубцинер отнёс привезенные формы пшеницы, отличающиеся удлинёнными колосковыми и цветковыми чешуями и наличием ости на колосковых чешуях, к пшенице туранской (*T. turanicum* Jakubz. *convar. montanostepposum* Jakubz. *f. aristiforme* Jakubz.) [24]. Позже Р. А. Удачин и Э. Ф. Мигушова указали, что по форме колоса она похожа на туранскую пшеницу, но по признакам вегетативных органов сходна с пшеницей полоникум. Проведенное по их просьбе О. Д. Градчаниновой определение числа хромосом дало $2n = 42$, а проводящих пучков в колеоптиле оказалось два. Сделали предположение о её гексаплоидной природе. Вид назван в память Михаила Федоровича Петропавловского – их учителя, соратника Н. И. Вавилова, работавшего долгие годы в ВИРе [25, 26]. В 1979 г. по местопроизрастанию данной пшеницы Дун Юйчэнь дала нелегитимное название – Синьцзянская пшеница [27]. Е. В. Зуев [28] перевел в подвид *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* Zuev гибридные линии, полученные в СИММУТ (Мексика) от скрещивания *T. aestivum* с *T. polonicum* и отнесенные Р. Л. Богуславским [29] к виду *T. petropavlovskyi* ssp. *mexicana* Bogusl. Вид возделывается в юго-восточной части Синьцзяна на высоте 900–1200 м над уровнем моря в оазисном сельскохозяйственном районе, располагающемся на южном склоне хребта Тянь-Шаня, в уездах Учтурфан, Хотан, Маралбаши, Яркенд, возле города Аксу и в округе Кашгар. Экологически является резко выраженным типом оазисного орошаемого земледелия в условиях знойного сухого климата.

Пшеница Петропавловского — яровая по типу развития, позднеспелая. Растения с длинным стеблем (145–150 см), в условиях избыточного увлажнения и повышенного плодородия почв полегают. Вымолот зерна легкий. Колос рыхлый, веретеновидный, боковая и лицевая стороны колоса почти равны по ширине, длина колоса колеблется от 13 до 15 см, число зерен в колосе — от 15 до 20 шт.. Плотность колоса $D = 9–12$. Стержень колоса гибкий и неломкий. Членики по бокам опушены короткими волосками, у основания колоса ясно выражены два бугорка (мозоли). Трёхцветковые колоски несут 2–3 зерновки. Колосья двуостые, опушенные, субригидные, с выраженным в той или иной мере красноватым оттенком. Колосковые чешуи удлинённо-овальные с небольшим килем, переходящим в остевидный отросток длиной 2,0–2,5 см. Наружная цветковая чешуя длиннее внутренней и имеет грубую ость чёрного цвета длиной 8–10 см. Общий облик наземных вегетативных органов взрослых растений *T. petropavlovskyi* сходен с *T. polonicum*, а колосья по форме напоминают *T. turanicum* [24, 30]. Зерно удлинённо-овальное, крупное, белое, стекловидное, длиной 9–10 мм. У зерновки глубокая бороздка, густой хохолок. Масса 1000 зерен 40–45 г. Содержание белка в зерне 17,4–20,1 %, лизина — 0,55 % [31]. К отрицательным признакам относятся склонность к полеганию (в условиях орошения почти ежегодно полегает), сильная восприимчивость к стеблевой, бурой и жёлтой ржавчинам, мучнистой росе и пыльной головне, слабая засухоустойчивость [32].

При скрещивании пшеницы Петропавловского с другими гексаплоидными видами, имеющими геном $ВА^D$, наблюдается высокая совместимость: в среднем завязываемость составила 60 %, всхожесть гибридных зерновок достигала 80 % [2, 33, 34]. У пшеницы Петропавловского исследователи выделяют от 4-х [34] до 7-ми разновидностей [35]. Пшеница Петропавловского, по мнению Р. А. Удачина и Э. Ф. Мигушовой [34], возникла путем спонтанной гибридизации *T. aestivum* с *T. polonicum*. Q. Chen et al. [35, 36] и N. Watanabe, I. Imamura [37] также предположили, что *T. petropavlovskyi* возник как гибрид между *T. aestivum* и *T. polonicum*. Косвенно в пользу этого свидетельствует тот факт, что

Н. И. Вавилов во время своей экспедиции в Западный Китай (1929 г.) детально исследовал состав пшениц, обнаружил *T. aestivum*, но не сообщает о нахождении ни формы подобной *T. petropavlovskiyi*, ни каких-либо других видов пшеницы, в том числе *T. polonicum*. А.М. Горский в 1957 г. обнаружил все три эти вида, а также *T. turgidum* и *T. durum*. [38].

Длинная колосковая чешуя является одним из ключевых признаков при классификации пшениц. В частности, длина колосковой чешуи у пшеницы полоникум составляет до 40 мм, тогда как у других видов пшеницы 5–8 мм [39]. Длинную колосковую чешую у *T. polonicum* контролирует доминантный ген *P*, расположенный на расстоянии 20,3 % рекомбинации от гена *Rc*, контролирующего красную окраску колеоптиле. Ген *P* (синоним *P1*) был локализован в хромосоме 7AL [40], второй ген *P2*, контролирующий удлиненную чешую, локализован в длинном плече хромосомы 7B [41]. Японские исследователи обнаружили у пшеницы Петропавловского ген *P3*, отвечающий за длинную чешую, и заметили, что *P3* аллелен гену *P1* [42]. Отметим, что признак “длинная чешуя” из гексаплоидных пшениц встречается только у пшеницы Петропавловского (ген *P1*), у тетраплоидных – только у *T. polonicum* (ген *P1*) и *T. ispahanicum* Heslot (ген *P2*).

Пшеница тибетская. В 1962 г. Чэн Тянь-цин и Дун Юй-ао в уезде Лхюндзь района Шаньнаня (Лхокха) собрали ломкоколосую пшеницу. В 1974 г. в уездах Гьяца, Гонггар и Лхюндзь собрали такую же пшеницу. Колос пшеницы тибетской при созревании спонтанно распадается на отдельные колоски таким образом, что приближается к дикой пшенице. Но не найден ее естественный ареал, поэтому ей дано название “Тибетская полудикорастущая пшеница” (по-английски — *semi-wild wheat from Tibet*, по-китайски – 西藏半野生小麦). Принадлежность данной пшеницы к гексаплоидному виду подтверждена цитологическим анализом ($2n = 42$, геном BBAADD), и в 1980 г. ей было дано ботаническое название *T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao [43]. Пшеница тибетская растет в бассейнах рек Ланьцанцян и Ярлунг-Цанпо и его притока Лунга. Подвид встречается как примесь в посевах озимой пшеницы и голозерного высокогорного ячменя. Она подымается в горы до 3100 – 3300 м. У пшеницы тибетской описано 23 разновидности [44]. Тип развития, главным образом, яровой или полуозимый, крайне редко озимый. Куст прямостоячий и стелющийся. Растения высотой 100 – 140 см., обладают тонким стеблем. Колосья по внешнему виду похожи на мягкую пшеницу [8]. По другому описанию, у пшеницы тибетской в основном рыхлый веретеновидный по форме колос [45]. Колосковая чешуя с резко выраженным килем, в большинстве случаев покрыта опушением. Длина колоса 6–15 см. Членики колосовой оси по краям сильно опушены, у основания колосков имеется бородка. В колосе 2–3 зерновки, и его плотность составляет $D = 24,8$. Окраска колоса в большинстве случаев красная, колосковые чешуи опушены, ости имеются или отсутствуют. Зерновки вымолачиваются сравнительно легко, красные, масса 1000 зерен около 30 г [31]. При скрещивании пшеницы тибетской с гексаплоидной мягкой пшеницей Chinese Spring и спельтой (*T. spelta* L.) завязываемость составляла 51–62 % [8].

Пшеница юньнаньская. В 1937 г. Цзинь Шань-бао во время сборов в провинции Юньнань заметил ломко-плотноколосую пшеницу. В 1957 г. ей присвоено название *T. aestivum* ssp. *yunnanense* King [46]. В 1979–1980 гг. была проведена специальная экспедиция с целью изучения данной пшеницы. Обнаружили, что она распространена в 12 уездах, расположенных в низовьях рек Нуцзян и Ланьцанцзян, возделывается на высоте 1500–2500 м. На ее родине среднегодовая температура составляет 15°C и годовое количество осадков равно 1480 мм. Ареал расположен в южном умеренном влажном поясе на краснозёмной и латеритной почвах [47].

Колеоптиле у пшеницы юньнаньской зеленое или фиолетовое. Куст полустелющийся. У взрослого растения флаговый лист относительно невелик. Растения высотой 100–120 см, редко до 150 см. Соломина склона к полеганию, но гибкая, поляя, имеет обычно 5 надземных междоузлий, жёлтой или фиолетовой окраски (такой фенотип составляет большинство), пыльники жёлтые или фиолетовые. У пшеницы юньнаньской форма колоса веретеновидная, боковая сторона чуть шире лицевой, и колос покрыт воском.

По длине колос от 9 до 12 см, может достигать 16 см, число колосков в колосе варьирует от 16 до 29 шт., плотность колоса $D = 18-26$.

Колосковые чешуи плотно прилегают к колосковому стержню, в колоске 2–3 зерновки. Среднее число зёрен в колосе находится в пределах 40–60, редко около 80 шт. Колоски в месте прикрепления колоса к оси опушены. Ось колоса хрупкая, при надавливании легко ломается. Очень жёсткие колосковые чешуи плотно охватывают колоски, зерновка с трудом вымолачивается, в результате чего форма получила название “пшеница с железной колосковой чешуей (по-китайски — 铁壳麦)”. Форма колосковых чешуй овальная, колосковые чешуи имеют приподнятое плечо с бугорком, даже с наличием острого зубца; четко очерченный киль доходит до основания чешуи, можно обнаружить зазубренность кия, на боковой жилке обычно заметна маленькая точка. Колосья остистые, короткоостые или безостые. Зерновка красная овальной или яйцевидной формы, с глубокой и широкой бороздкой. Масса 1000 зерен 30 г, в зерне накапливается от 13 % до 16 % белка. Характеризуется высоким качеством зерна, хорошим вкусом хлеба, высоким содержанием сырой клейковины [48]. Тип развития — двуручка или яровой. Пшеница устойчива к низким температурам в начале роста, к засухе, может возделываться на неплодородных почвах и устойчива к прорастанию зерна на корню. Отрицательные признаки — восприимчивость к жёлтой и стеблевой ржавчинам и мучнистой росе.

Пшеница юньнаньская легко скрещивается с другими гексаплоидными видами. Ее разнообразие представлено 16 разновидностями, но var. *chenkangense* утрачена [48–50]. Пшеницы юньнаньская и тибетская, в отличие от пшеницы Петропавловского, имеют ломкий колос, жесткие колосковые чешуи. По типу ломкости колоса пшеницы юньнаньская и тибетская отличаются от пленчатой пшеницы спельты. Есть также отличия по типу остей, окраске колоса и зерновок. Вместе с тем, пшеница тибетская рисунком хромосом похожа на мягкую пшеницу Chinese Spring [50–53]. Большинство растений F_1 гибридов от скрещиваний этих двух эндемичных пшениц с мягкой пшеницей фертильно, но также присутствуют стерильные и полустерильные растения. Следовательно, между пшеницами юньнаньской и тибетской с одной стороны и мягкой пшеницей с другой существует межвидовой изолирующий механизм [50]. Поэтому китайские исследователи отнесли пшеницы юньнаньская и тибетская к подвидам мягкой пшеницы, соответственно, *T.aestivum* ssp. *tibetanum* Shao, *T.aestivum* ssp. *yunnanense* King ex S.L.Chen. Однако отнесение пшеницы тибетской к мягкой пшенице не совсем правильно, так как её фенотип описан как пленчатая пшеница [53]. По комплексу морфологических признаков колоса эти две формы следует отнести в подвиды спельты: *T. spelta* L. ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch. comb. nov. и ssp. *yunnanse* (King ex S.L.Chen) N.P. Gontsch. comb. nov. [54]. Характерными признаками, отличающими оба подвида от мягкой пшеницы, являются ломкость колоса и жесткие чешуи, обуславливающие трудный вымолот зерновок. Выяснение генетического контроля таксономически важных признаков у гексаплоидных пшениц способствует определению статуса и места китайских эндемичных пшениц в системе рода *Triticum* L.

У пшеницы существует два типа ломкоколосости: бочонковидный (barrel) или В-тип, и клиновидный (wedge) или W-тип. Ломкоколосость В-типа происходит в нижней точке колоска, находящейся в месте прикрепления колоса к оси, а ломкоколосость W-типа – в верхней точке прикрепления колоска к оси [55]. Обе описанные пшеницы относятся к W-типу ломкоколосости, и более того, пшеница тибетская отличается от других гексаплоидных плёнчатых и ломкоколосых пшениц (пшеницы спельта, маха и Вавилова) тем, что спонтанно ломается при созревании колоса. *T.spelta* ssp. *kuckuckinatum* Cokg. (азиатская спельта), *T.macha* Dek. et Men., *T.vavilovii* Jakubz. тоже относят к W-типу ломкоколосости. Тем не менее, *T. spelta* L. европейского подвида принадлежит к В-типу ломкоколосости.

Ген *Q*, контролюючий ломкоколосість у спельты, а також відповідаючий за форму колоса, розташований в довгому плечі хромосоми 5A [56]. Ген *Q* належить до родини *WAP2* (Wheat *AP2*) транскрипційних факторів, контролює жорстку чешую у гексаплоїдних пшениць і має сильний плейотропний ефект. Він не тільки регулює форму колоса і ломкоколосість, але й процеси, пов'язані з розвитком рослини, в тому числі відповідаючі за висоту рослини і час цвітіння [56–62]. Ген *Q*, був локалізований в довгому плечі хромосоми 5A [56]. В поліплоїдних пшеницях його гомологічні локуси знаходяться в хромосомах 5B і 5D. Діяння домінуючого алелю гена *Q* проявляється спельтоїдною формою колоса. В той же час, рецесивний алель цього гена *q* контролює звичайну форму колоса м'якої пшениці [63, 64].

Як уже зазначено вище, ломкоколосість контролюється домінуючим геном [65]. При цьому деякі дослідники вважають, що відмінності в типах ломкості колоса обумовлені дією генів-модифікаторів [66, 67]. У м'якої пшениці і пшениці тибетської існують гени-модифікатори ломкоколосості двох типів: *Wm* (wedge modifying genes) і *Vm* (Barrel modifying genes). Гени *Wm* і *Vm* незалежні один від одного і кодомінують. Можливо, що *W*-тип ломкоколосості контролюється мінімум двома домінуючими генами, *V*-тип — мінімум одним, і його експресія обумовлена генетичною середою сорту [68]. Ген, контролюючий *V*-тип ломкоколосості, прийшов в гексаплоїдну пшеницю з *Ae. tauschii* Coss. (син. *Ae. squarrosa* L.). Вважається, що ломкоколосість у пшениці тибетської контролюється одним домінуючим геном *Brl* (синонім *Btr1*), розташований в 3DS [67]. Насправді, в 3-й гомеологічній групі існує ряд генів *Btr1* (*Non-brittle rachis*) [69].

Жорстка чешуя (Tenacious glume hulled character, non-free threshing character) може захищати від склеювання птахами, підвищувати стійкість до шкідників і здатність подолати екстремальні умови. Цей ознака виражений у дикорослих пшениць. Пшениця юньнаньська характеризується жорсткими колосковими чешуями, які щільно прилягають до зерновок, тому зерновка з трудом вимолочується. Пшениця юньнаньська з цим ознакою «полукультурності» вирощується до сих пор на території, де живуть національні меншини — народності лису, лаху і інші, які зберігають традиції екстенсивного землеробства і навіть підсечно-огневого землеробства. Ген, обумовлюючий жорстку чешую, був локалізований в короткому плечі хромосоми 2D [67, 70], даний ген може бути ідентичний гену *Tg*, який походить з *Ae. tauschii* [71]. Було висказано припущення, що *Tg* має більш виражений ефект на плечатість, ніж ген *Q* [72].

Таким чином, ендемічні пшениці Китаю, з однієї сторони, є резервуаром цінних генів і їх комплексів і можуть бути використані для селекції сучасних сортів м'якої пшениці. З іншої сторони, як і ендеміки культурних рослин інших країн і регіонів, вони втілюють в собі історію, культуру, талант і зусилля створившого їх народу і є складовою частиною загальнолюдського культурного спадку. Це обумовлює необхідність їх всебічного і ретельного вивчення і обережного збереження.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. The agricultural production. FAOSTAT. URL: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (дата звернення: 02.02.2019).
2. Чжэн Дяньшэн, Сунь Юйчжэнь, Ху Чэнлянь. Особливість китайської пшениці. Семенний світ. 1986. Т 1. № 10. С. 32–33 (на китайському).
3. Long T., Leipe C., Jin G. The early history of wheat in China from ¹⁴C dating and Bayesian chronological modelling. *Nature Plants*. 2018. 4. P. 272–279 doi:10.1038/s41477-018-0141-x
4. Вавилов Н. И. Новые данные о флоре Китая и её значение для советской селекции. *Известия АН СССР. Сер. Биол.* 1958. С. 744–747.

5. Чжэн Дяньшэн. Отечественные виды и разновидности пшеницы. Семенной мир. 1989. № 2. С. 1–3. (на китайском)
6. Цао Япин. Происхождение, эволюция пшеницы и генетические ресурсы китайских пшениц. Исследование пшеницы. 2008. Т. 29. № 3. С. 1–10. (на китайском)
7. Цао Ян, Цай Шибинь. Предварительный отчет об оценке раннеспелости сортов китайских пшениц. Ресурсы сортов культур. 1984. Вып. 9. 30 с. (на китайском)
8. Дун Юйчэнь, Чжэн Дяньшэн и др. Генетические ресурсы китайских пшениц. Пекин: Сельскохозяйственное издательство Китая, 2000. 405 с. (на китайском)
9. Bertin I., Fish L., Foote T., Knight E., Snape J., Moore G. Development of consistently crossable wheat genotypes for alien wheat gene transfer through fine-mapping of the *Kr1* locus. *Theor. Appl. Genet.* 2009. 119: 1371-1381. doi: 10.1007/s00122-009-1141-z.
10. Sears E. R. The aneuploids of common wheat. *Univ. Mo Agr. Exp. Sta Res. Bull.* 1954. Vol. 572. P. 1–59.
11. Sears E. R. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. *J. Heredity.* 1965. Vol. 20. P. 29–45.
12. Dengcai Liu, Lianquan Zhang, Ming Hao, Shunzong Ning, Zhongwei Yuan, Shoufen Dai, Lin Huang, Bihua Wu, Zehong Yan, Xiujin Lan, Youliang Zheng. Wheat breeding in the hometown of Chinese Spring. *The Crop Journal.* 2017. 6 (1). P. 82–90. doi: 10.1016/j.cj.2017.08.009.
13. Dalrymple D. G. Development and Spread of High-Yielding Wheat and Rice in the Less Developed Nations. US Dept. of Agriculture. Office of Int. Cooperation and Development, in Cooperation with the Agency for International Development. Washington DC. 1978. 20250: 134 p. doi: 10.22004/ag.econ.145638.
14. Dalrymple D. G. Development and Spread of High-Yielding Wheat Varieties in Developing Countries. Bureau for Science and Technology. Agency for International Development. Washington D.C. 1986. 20523: 99 p.
15. Чэнь Цзиши, Чжан Линхуа, Ву Бинли. Предварительный отчет о селекции и обнаружении Trigrain wheat. *Журнал сельскохозяйственных культур.* 1983. Вып. 1. (на китайском).
16. Wu J., Li B. Q., Zhao J. X. Genetic analysis of multi-ovary character of trigrain wheat. *Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis.* 2000. 28(6). (in Chinese with English abstract)
17. Wang Z. G., Xu D. H. J., Wang J., Wang M. C., Ling H. Q., Li J. M. Genetic analysis and molecular markers associated with multi-gynoecia (Mg) gene in Trigrain wheat. *Canadian journal of plant science.* 2010. 89. P. 845–850.
18. Шао Цицюань, Цзян Синцунь, Ли Аньшэн. Чарклык-древняя пшеница, являющаяся ценным генетическим ресурсом. 1982. Выпуск 1, doi:10.19462/j.cnki.1671 -895x.1982. 01. 008. (на китайском)
19. Zhou Q., Yuan Z. W., Zhang L. Q., Ning S. Z., Ren Y., Tao J., Li S. R., Liu D. C. Genetic Analysis on Dwarfing Trait in Landrace Ailanmai of *Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum*. *Acta Agronomica Sinica.* 2015. 41(12). P. 1899–1905. doi: 10.3724/SP.J.1006.2015.01899. (in Chinese with English abstract)
20. Deng. *Taigu Genic Male-Sterile Wheat.* 1st Edition. 1988. Elsevier Science Publishing Company. 182 p.
21. Dong Y. S., Cao Y. S., Zhang X. Y. Establishment of candidate core collections in Chinese common wheat germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources.* 2003. 4 (1): 18 p. (in Chinese with English abstract)
22. Чэнь Сюньжу. Генетическое изучение существующих разновидностей пшеницы Юннаненси и ее основных характеристик. *Генетика.* 1980. Т. 2. № 6. С. 17–19. (на китайском)
23. Ли Фань. История биологии. Пекин: Научно-техническое издательство, Шанхай, 1979. С. 18–27. (на китайском)
24. Якубцинер М. М. К познанию пшеницы Китая. *Ботанический журнал.* 1959. Т. 44. № 10. С. 1425–1436.

25. Удачин Р. А., Мигушова Э. Ф. Новое в познании рода *Triticum*. Вестник с.-х. науки. 1970. № 9. С. 20–23.
26. Чикида Н. Н. Биографии. Памяти Мигушовой Эмилии Филипповны. 2000. URL: <http://www.vir.nw.ru/biography/migushova>. (дата обращения: 02.02.2018).
27. Дун Юйчэнь, Использование редких сортов пшеницы в селекции. Китайская сельскохозяйственная наука. 1979. № 8. С. 1–7. (на китайском)
28. Зуев Е. В. Внутривидовая классификация пшеницы Петропавловского. Науч.-техн. бюл. ВИР. 1992. Вып. 233. С. 11–12.
29. Богуславский Р. Л. Новая ботаническая форма гексаплоидной пшеницы. Научно-техн. бюл. ВИР. 1982. Вып. 119. С. 73–74.
30. Дорофеев В. Ф., Удачин Р. А., Семенова Л. В. Пшеницы мира. Москва: ВО «Агропромиздат», 1987. 559 с.
31. Чжэн Дяньшэн, Сунь Юйчжэнь. Краткое введение о разновидностях рода Пшеница. Китайские ресурсы семеноводства. Выпуск 4, 1987. doi:10.19462/j.cnki.1671895x.1987.04.019. (на китайском)
32. Яо Цзинся. Краткое введение в изучение Синьцзянской пшеницы. Синьцзянская сельскохозяйственная наука. 1983. Вып. 1. (на китайском)
33. Яо Цзинся, Ян Фанбинь, Ши Суюнь, Чжао Юймэй. Новый вид рода Пшеница – изучение Синьцзянской пшеницы. Наследственность. Пекин, 1983. Т. 5. № 1. С. 17–20. (на китайском)
34. Дорофеев В. Ф. Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М. М. Культурная флора. Т.1. Пшеница. Ленинград: Колос, 1979. 348 с.
35. Чжэн Дяньшэн. Отечественные пшеничные виды и разновидности. Семенной мир. 1989. № 2. С. 1–3. (на китайском)
36. Chen Q., Sun Y., Dong Y. Cytogenetic studies on interspecific hybrids of Xinjiang wheat. Acta Agron. Sin. 1985. 11: 23–28.
37. Watanabe N., Imamura I. Genetic control of long glume phenotype in tetraploid wheat derived from *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. Euphytica. 2002. 128: 211–217.
38. Горский А. М. Экспедиция в Китайскую Народную Республику (пров. Синьцзян). Бюллетень ВИР. 1958. № 5. С. 49–57.
39. Дорофеев В. Ф., Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф. Классификатор рода *Triticum* L. 1980. 105 с.
40. Watanabe N., Yotani Y., Furuta Y. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume in durum wheat. Euphytica. 1996. 91. P. 235–239.
41. Watanabe N. Genetic control of the long glume phenotype in tetraploid wheat by homoeologous chromosomes. Euphytica. 1999. 106. P. 39–43.
42. Watanabe N., Imamura I. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume phenotype in *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. J Genet Breed. 2002. 57: 221–227.
43. Shao Q. Q., Li C. S., Basang C. R. Semi-wild wheat from Xizang (Tibet). Acta Genetica Sinica. 1980. 7(2): 149–156. (in Chinese with English abstract)
44. Хуан Хэнлюй. Пшеничные ресурсы в районе Шаньнань Тибета. Вып. 4. 1983. С. 9–15 + 35–58. doi: 10.19462/j.cnki.1671-895x.1983.04.003. (на китайском)
45. Хуан Хэнлюй, Вэн Юецзинь, Чжан чжэньчжэнь, Лу Пин, Цао Юншэн, Гун Га, Лосан Гэндуй, Дун Мэй. Исследование характеристического кластера и тенденции эволюции подвидов пшеницы Тибетанум. Тибетская сельскохозяйственная наука и технология. Вып. 3. 1999. (на китайском)
46. Цзинь Шаньбао. Китайская пшеница и ее распространение. Нанкинский сельскохозяйственный колледж. 1959. С. 21–22. (на китайском)
47. Lu Y. X., Zhang Z. P., Cao L. M., Shan C. R., Wang Z. M. Regionalization and evaluation of eco-climate types in Yunnan wheat growing areas. Acta Agriculturae Zhejiangensis. 2013. 25(4). P. 689–695. (in Chinese with English abstract)

48. Dong Y. S., Zheng D. S., Qiao D. Y., Zeng X. Q., En Z. C., Chen X. R. Expedition and investigation of Yunnan wheat (*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King). *Acta Agr.Sinica*. 1981. 7(3):145–152. (in Chinese with English abstract)
49. Чэнь Сюньжу. Генетическое изучение существующих разновидностей пшеницы Юннаненси и ее основные характеристики. *Генетика*. 1980. Т. 2. № 6. С. 17–19. doi: 10.16288/j.ycz.1980.06.007. (на китайском)
50. Chen P. D., Liu D. J., Pei G. Z. The chromosome constitution of three endemic hexaploid wheats in western China. *Proceeding of 7th International Wheat Genet Symposium*. 1988. P. 75–80.
51. Хаун Ли, Чэнь Пэйду, Лю Дацзюнь. Анализ хромосомной конфигурации пшеницы Юннаненси с помощью Double ditelosomics. *Китайская сельскохозяйственная наука*. 1989. Т. 22. № 4. С.13–16. (на китайском)
52. Чэнь Пэйду, Хаун Ли, Лю Дацзюнь. Анализ хромосомной конфигурации пшеницы Тибетанум с помощью Double ditelosomics. *Генетика*, 1991, 18 (1). С. 39–43. (на китайском)
53. Tsunewaki K., Yamada S., Mori N. Genetical studies on a Tibetan semi-wild wheat *Triticum aestivum* ssp. *Tibetanum*. *Japan. J. Genet.* 1990. 65. P. 353–365.
54. Goncharov N. P., Golovkina K. A., Kondratenko E. Ya. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species. *Breed. Sci.* 2009. 59 (5). P. 492–498. doi: 10.1270/jsbbs.59.492.
55. Kimber G., Feldman M. *Wild Wheat: An Introduction*. College of Agriculture, University of Missouri – Columbia. 1987. Columbia Mo. 146 p.
56. Faris J. D., Gill B. S. Genomic targeting and high - resolution mapping of the domestication gene. *Genome*. 2002. 45. P. 706–718. doi: 10.1139/g02-036.
57. Muramatsu M. Dosage effect of the spelta gene q of hexaploid wheat. *Genetics*. 1963. 48: 469–482.
58. Kato K., Miura H. Sawada S. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1999. 98: С. 472–477. doi: 10.1007/s001220051094.
59. Faris J. D., Fellers J. P., Brooks S. A., Gill B. S. A bacterial artificial chromosome coting spanning the major domestication locus Q in wheat and identification of a candidate gene. *Genetics*. 2003. 164(1). С. 311–321.
60. Simons K. J., Fellers J. P., Trick H. N., Zhang Z., Tai Y. S., Gill B. S., Faris J. D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics*. 2006. 172 (1). P. 547–555. doi: 10.1534/genetics.105.044727.
61. Zhang Z., Belcram H., Gornicki P., Charles M., Just J., Huneau C. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2011. 108. P. 18737–18742. doi: 10.1073/pnas.1110552108.
62. Sormacheva I., Golovkina K., Vavilova V., Kosuge K., Watanabe N., Blinov A., Goncharov N.P. Q gene variability in wheat species with different spike morphology. *Genet. Resour. Crop. Evol.* 2015. 62. P. 837–852. doi: 10.1007/s10722-014-0195-1.
63. Zhang Z., Belcram H., Magdelenat G., Couloux A., Samain S., Gill S., Rasmussena J. B., Barbed V., Faris J. D., Huneau C. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011. 108 (46). P. 18737-18742. doi: 10.1073/pnas.1110552108.
64. Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 523 с.
65. Wenguang Cao, Scoles G. J., Hucl P. The genetics of rachis fragility and glume tenacity in semi-wild wheat. *Euphytica*. 1997. 94. P. 119–124.
66. Чжэн Юлянь, Чжоу Юнхун, Лю Дэнцай. Хромосомное картирование гена ломкоколосости и плёнчатости у тибетской полудикой пшеницы и генетический анализ типов

- ломкоколосости у гексаплоидных пшениц. Чэнду: Сычуаньское научно-техническое издательство, 1999. С. 136–145. (на китайском)
67. Chen Q. F., Yen C., Yang J. L. Chromosome location of the gene for brittle rachis in the Tibetan weedrace of common wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1998. 45(5). P. 407–410.
 68. Chen Q. F. Inheritance of disarticulation derived from some hexaploid brittle rachis wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2001. 48. P. 21–25.
 69. Pourkheirandish M., Dai F., Sakuma S., Kanamori H., Distelfeld A., Willcox G., Kawahara T., Matsumoto T., Kilian B., Komatsuda T. On the origin of the non-brittle rachis trait of domesticated einkorn wheat. *Front Plant Sci*. 2018. 8. P. 2031. doi: 10.3389/fpls.2017.02031.
 70. Sood S., Kuraparthy V., Bai G., Gill B.S. The major threshability genes soft glume (*sog*) and tenacious glume (*Tg*), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci. *Theor. Appl. Genet*. 2009. 119(2). P. 341–351. doi: 10.1007/s00122-009-1043-0.
 71. Kerber E. R., Rowland G. New cytogenetic evidence on the origin of free-threshing character in hexaploid wheat. *Canad. J. Genet. Cytol*. 1972. 14. P. 730–731.
 72. Kerber E. R., Rowland G. G. Origin of the free threshing character in hexaploid wheat. *Can. J. Genet. Cytol*. 1974. 16 (1). P. 145–154. doi: 10.1139/g74-014.

REFERENCES

1. The agricultural production. FAOSTAT. [Internet]. [cited 2019 Feb 17]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
2. Chzhen Dyan'shen, Sun' Yuychzhen', Hu Chenlyan' et al. 1986. Feature of Chinese wheat. *The Seed World*. 10(1): 32-33.
3. Long T, Leipe C, Jin G. 2018. The early history of wheat in China from ¹⁴C dating and Bayesian chronological modelling. *Nature Plants*. 4: 272–279 doi:10.1038/s41477-018-0141-x
4. Vavilov NI. 1958. New data on the flora of China and its significance for Soviet breeding. *Izvestiya AN SSSR. Ser. Biol*. 7: 44-747.
5. Chzhen Dyan'shen. 1989. Domestic wheat species and varieties. *The Seed World*. 2:1-3. (In Chinese)
6. Cao Yapin. 2008. The origin, evolution of wheat and the genetic resources of Chinese wheat. *Wheat Researches*. 29(3): 1-10.
7. Cao Yan, Cay Shibin'. 1984. Preliminary report on the assessment of early ripeness of Chinese wheat varieties. *Crop Resources*. 9: 30 p.
8. Dun Yuychen', Chzhen Dyan'shen etc. 2000. Genetic resources of Chinese wheats. Beijing: Agricultural Publishing House of China. 405 p.
9. Bertin I, Fish L, Foote T, Knight E, Snape J, Moore G. 2009. Development of consistently crossable wheat genotypes for alien wheat gene transfer through fine-mapping of the *Kr1* locus. *Theor. Appl. Genet*. 119: 1371-1381. doi: 10.1007/s00122-009-1141-z.
10. Sears ER. 1954. The aneuploids of common wheat. *Univ. Mo Agr. Exp. Sta Res. Bull*. Vol. 572: 1-59.
11. Sears ER. 1965. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. *J. Heredity*. 20: 29-45.
12. Dengcai Liu, Lianquan Zhang, Ming Hao, Shunzong Ning, Zhongwei Yuan, Shoufen Dai, Lin Huang, Bihua Wu, Zehong Yan, Xiujin Lan, Youliang Zheng. 2017. Wheat breeding in the hometown of Chinese Spring. *The Crop Journal*. 6 (1): 82-90. doi: 10.1016/j.cj.2017.08.009.
13. Dalrymple DG. 1978. Development and Spread of High-Yielding Wheat and Rice in the Less Developed Nations. US Dept. of Agriculture. Office of Int. Cooperation and Development, in Cooperation with the Agency for International Development. Washington DC. 20250: 134 p. doi: 10.22004/ag.econ.145638.
14. Dalrymple DG. 1986. Development and Spread of High-Yielding Wheat Varieties in Developing Countries. Bureau for Science and Technology. Agency for International Development. Washington D.C. 20523: 99 p.

15. Chen' Czishi, Chzhan Linhua, Vu Binli. 1983. Preliminary report on selection and detection of Trigrain wheat. *Journal of Crops*. 1.
16. Wu J, Li BQ, Zhao JX. 2000. Genetic analysis of multi-ovary character of trigrain wheat. *Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis*. 28(6).
17. Wang ZG, Xu DH JJ, Wang J, Wang MC., Ling HQ, Li JM. 2010. Genetic analysis and molecular markers associated with multi-gynoecia (Mg) gene in Trigrain wheat. *Canadian journal of plant science*. 89: 845-850.
18. Shao Cicyuan', Czyan Sincun', Li An'shen. 1982. Charklyk is an ancient wheat, which is a valuable genetic resource. 1. DOI:10.19462/j.cnki.1671 -895x.1982. 01. 008.
19. Zhou Q, Yuan ZW, Zhang LQ, Ning SZ, Ren Y, Tao J, Li SR, Liu DC. 2015. Genetic Analysis on Dwarfing Trait in Landrace Ailanmai of *Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum*. *Acta Agronomica Sinica*. 41(12): 1899-1905. doi: 10.3724/SP.J.1006.2015.01899.
20. Deng. 1988. *Taigu Genic Male-Sterile Wheat*. 1st Edition. Elsevier Science Publishing Company. 182 p.
21. Dong YS, Cao YS, Zhang XY. 2003. Establishment of candidate core collections in Chinese common wheat germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*. 4: 18 p.
22. Chen' Syun'zhu. 1980. Genetic study of existing varieties of Yunnanese wheat and its main characteristics. *Genetics*. 2(6): 17-19.
23. Li Fan'. 1979. *History of Biology*. Beijing: Nauchno-tehnicheskoye izdatel'stvo. Shanghai. 18-27.
24. Yakubciner MM. 1959. To the knowledge of wheat of China. *Botanicheskiy zhurnal*. 44(10): 1425-1436.
25. Udachin RA, Migushova EF. 1970. New in knowledge of the genus *Triticum*. *Vestnik sel'skohozyaystvennoy nauki*. 9: 20-23.
26. Chikida NN. 2000. Biographies. Memory of Migushova Emiliya Filippovna. [Internet]. [cited 2020 Feb 18]. Available from: <http://www.vir.nw.ru/biography/migushova>.
27. Dun Yuychen. 1979. The use of rare wheat varieties in breeding. *Chinese agricultural science*. 8: 1-7.
28. Zuev EV. 1992. Intraspecific classification of the Petropavlovskiy wheat. *Nauchno-tehnicheskii byulleten' VIR*. 233: 11-12.
29. Boguslavskiy RL. 1982. New botanical form of hexaploid wheat. *Nauchno-tehnicheskii byulleten' VIR*. 119: 73-74.
30. Dorofeev VF, Udachin RA, Semenova LV, Novikova MV, Gradchaninova OD, Shitova IP, Merezhko AF, Filatenko AA. 1987. *Wheats of the world*. Moscow: VO Agropromizdat. 559 p.
31. Chzhen Dyan'shen, Sun' Yuychzhen'. 1987. A brief introduction about the varieties of the genus Wheat. *Chinese seed production resources*. 4. doi: 10.19462/j.cnki.167 1895x.1987.04. 019.
32. Yao Czinsya. 1983. A brief introduction to the study of Xinjiang wheat. *Xinjiang agricultural science*. 1.
33. Yao Czinsya, Yan Fanbn', Shi Suyun', Chzhao Yuymey. 1983. A new species of the genus Wheat – study of the Xinjiang wheat. *Hereditas*. Beijing. 5(1): 17-20.
34. Dorofeev VF, Filatenko AA, Migushova EF, Udachin RA, Yakubciner MM. 1979. *Flora of cultivated plants. Wheat*. 1. Leningrad: Kolos. 348 p.
35. Chzhen Dyan'shen. 1989. Domestic wheat species and varieties. *The Seed World*. 2: 1-3.
36. Chen Q, Sun Y, Dong Y. 1985. Cytogenetic studies on interspecific hybrids of Xinjiang wheat. *Acta Agron. Sin.* 11: 23-28.
37. Watanabe N, Imamura I. 2002. Genetic control of long glume phenotype in tetraploid wheat derived from *Triticum petropavlovskiy* Udacz. et Migusch. *Euphytica*. 128: 211-217.
38. Gorskiy AM. 1958. Expedition to the People's Republic of China (Xinjiang Province). *Byulleten' VIR*. 5: 49-57. (In Russian)
39. Dorofeev VF, Filatenko AA, Miguschova EF. 1980. *Descriptors for Wheat*. Leningrad. 105 p. (in Russian)

40. Watanabe N, Yotani Y, Furuta Y. 1996. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume in durum wheat. *Euphytica*. 91: 235-239.
41. Watanabe N. 1999. Genetic control of the long glume phenotype in tetraploid wheat by homoeologous chromosomes. *Euphytica*. 106: 39-43.
42. Watanabe N, Imamura I. 2002. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume phenotype in *Triticum petropavlovskyi* Udacz.et Migusch. *J Genet Breed*. 57: 221-227.
43. Shao QQ, Li CS, Basang CR. 1980. Semi-wild wheat from Xizang (Tibet). *Acta Genetica Sinica*. 7(2): 149-156. (in Chinese with English abstract)
44. Huan Henlyuy. 1983. Wheat Resources in Shannan region of Tibet. 4: 9 -15 + 35-58. doi:10.19462/j.cnki.1671-895x.1983.04.003.
45. Huan Henlyuy, Ven Yueczin, Chzhan chzhen'chzhen', Lu Pin, Cao Yunshen, Gun Ga, Losan Genduy, Dun Mey. 1999. Investigation of the characteristic cluster and evolutionary trends of Tibetanum wheat subspecies. *Tibetan agricultural science and technology*. 3.
46. Czin' Shan'bao et al. 1959. Chinese wheat and its distribution. Nanjing Agricultural College. 21-22.
47. Lu YX, Zhang ZP, Cao LM, Shan CR, Wang ZM. 2013. Regionalization and evaluation of eco-climate types in Yunnan wheat growing areas. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*. 25(4): 689-695.
48. Dong YS, Zheng DS, Qiao DY, Zeng XQ, En ZC, Chen XR. 1981. Expedition and investigation of Yunnan wheat (*T. aestivum* ssp. *yunnanense* King). *Acta Agr.Sinica*. 7(3):145-152.
49. Chen' Syun'zhu. 1980. Genetic study of existing varieties of Yunnanense wheat and its main characteristics. *Genetics*. 2(6): 17-19. doi: 10.16288/j.yczz.1980.06.007.
50. Chen PD, Liu DJ, Pei GZ. 1988. The chromosome constitution of three endemic hexaploid wheats in western China. *Proceeding of 7th International Wheat Genet Symposium*. P. 75-80.
51. Haun Li, Chen' Peydu, Lyu Daczyun. 1989. Analysis of the chromosome configuration of the Yunnannense wheat using Double ditelosomics. *Chinese Agricultural Science*, 22 (4): 13-16.
52. Chen' Peydu, Haun Li, Lyu Daczyun'. 1991. Analysis of the chromosome configuration of the Tibetanum wheat using Double ditelosomics. *Genetics*. 18(1): 39-43.
53. Tsunewaki K, Yamada S, Mori N. 1990. Genetical studies on a Tibetan semi-wild wheat *Triticum aestivum* ssp. *Tibetanum*. *Japan. J. Genet*. 65: 353-365.
54. Goncharov NP, Golovnina KA, Kondratenko EYa. 2009. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species. *Breed. Sci*. 59 (5): 492-498. doi: 10.1270/jsbbs.59.492.
55. Kimber G, Feldman M. 1987. *Wild Wheat: An Introduction*. College of Agriculture, University of Missouri – Columbia. Columbia Mo. 146 p.
56. Faris JD, Gill BS. 2002. Genomic targeting and high - resolution mapping of the domestication gene. *Genome*. 45: 706-718. doi: 10.1139/g02-036.
57. Muramatsu M. 1963. Dosage effect of the spelta gene q of hexaploid wheat. *Genetics*. 48: 469-482.
58. Kato K, Miura H, Sawada S. 1999. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat. *Theor. Appl. Genet*. 98: C. 472-477. doi: 10.1007/s001220051094.
59. Faris JD, Fellers JP, Brooks SA, Gill BS. 2003. A bacterial artificial chromosome coting spanning the major domestication locus Q in wheat and identification of a candidate gene. *Genetics*. 164(1): 311-321.
60. Simons KJ, Fellers JP, Trick HN, Zhang Z, Tai YS, Gill BS, Faris JD. 2006. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics*. 172 (1): 547-555. doi: 10.1534/genetics.105.044727.
61. Zhang Z, Belcram H, Gornicki P, Charles M, Just J, Huneau C. 2011. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 108: 18737-18742. doi: 10.1073/pnas.1110552108.

62. Sormacheva I, Golovnina K, Vavilova V, Kosuge K, Watanabe N, Blinov A, Goncharov NP. 2015. Q gene variability in wheat species with different spike morphology. *Genet. Resour. Crop Evol.* 62: 837–852. doi: 10.1007/s10722-014-0195-1.
63. Zhang Z, Belcram H, Magdelenat G, Couloux A, Samain S, Gill S, Rasmussena JB, Barbed V, Faris JD, Huneau C. 2011. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 108 (46): 18737-18742. doi: 10.1073/pnas.1110552108.
64. Goncharov NP. 2012. Comparative genetics of wheat and their relatives. Ed. 2nd corrected and supplemented. Novosibirsk: Acad. Publishing House “Geo”, 523 p. (In Russian)
65. Wenguang Cao, Scoles GJ, Hucl P. 1997. The genetics of rachis fragility and glume tenacity in semi-wild wheat. *Euphytica.* 94: 119-124.
66. Chzhen Yulyan, Chzhou Yunhun, Lyu Dencay. 1999. Chromosomal mapping of the brittleness and hullness gene in Tibetan semi-wild wheat and genetic analysis of brittleness types in hexaploid wheat. Chengdu: Sichuan Science and Technology Publishing House. 136-145. (In Chinese)
67. Chen QF, Yen C, Yang JL. 1998. Chromosome location of the gene for brittle rachis in the Tibetan weedrace of common wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 45(5): 407-410.
68. Chen QF. 2001. Inheritance of disarticulation derived from some hexaploid brittle rachis wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 48: 21-25.
69. Pourkheirandish M, Dai F, Sakuma S, Kanamori H, Distelfeld A, Willcox G, Kawahara T, Matsumoto T, Kilian B, Komatsuda T. 2018. On the origin of the non-brittle rachis trait of domesticated einkorn wheat. *Front Plant Sci.* 8: 2031. doi: 10.3389/fpls.2017.02031.
70. Sood S, Kuraparthi V, Bai G, Gill BS. 2009. The major threshability genes soft glume (*sog*) and tenacious glume (*Tg*), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci. *Theor. Appl. Genet.* 119(2): 341-351. doi: 10.1007/s00122-009-1043-0.
71. Kerber ER, Rowland G. 1972. New cytogenetic evidence on the origin of free-threshing character in hexaploid wheat. *Canad. J. Genet. Cytol.* 14: 730-731.
72. Kerber ER, Rowland GG. 1974. Origin of the free threshing character in hexaploid wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 16 (1): 145-154. doi: 10.1139/g74-014.

Хао Фу¹, Гончаров М. П.²

¹ Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна
майдан Свободи, 4, Харків, 610077, Україна

E-mail: fuhaoinua@gmail.com

² Інститут цитології та генетики Сибірського відділення Російської академії наук
просп. Академіка Лаврентьєва, 10, Новосибірськ, 630090, Росія

E-mail: gonch@bionet.nsc.ru

ЕНДЕМІЧНІ ПШЕНИЦІ КИТАЮ ЯК РЕСУРСИ СЕЛЕКЦІЇ

Мета. представити ендемічні пшениці Китаю як вихідний матеріал для селекції та як історичну спадщину.

Результати та обговорення. Пшениця в Китаї є другою за поширенням зерновою культурою після рису. Вона вирощується в Китаї від крайнього північного кордону до південного, на висотах від 154 м нижче рівня моря до 4450 м над рівнем моря. Пшениця Китаю походить з Південно-Західної і Передньої Азії і має історію більше 2,8 тис. років. З давніх часів у Китаї вирощуються види пшениці: м'яка (*Triticum aestivum* L.), компактум (*T. compactum* Host), полонікум (*T. polonicum* L.), тургидум (*T. turgidum* L.), тверда (*T. durum* Desf.), туранська (*T. turanicum* Jakubz.). Китайські м'які пшениці становлять інтерес для селекціонерів наявністю серед них скоростиглих, багатоквіткових з числом зернин у колоску до 7–8 і у колосі — до 90–100, посухо- і зимостійких, стійких до борошнистої роси

і бурої іржі; форм з хорошою схрещуваністю з житом і видами роду егілопс (*Aegilops* L.) обумовленою генами Sk, Kr1, Kr2, Kr3 і Kr4. Серед ендемічних китайських пшениць важливе місце займають: сорт Chinese Spring, що відіграв видатну роль у генетиці пшениці; суперкарлики Tom Pouce і Tibetan Dwarf; тризерна пшениця, у якій в одній квітці утворюється 3 зернівки; Чарклик-древня пшениця — безоста форма пшениці полонікум; карликова синя пшениця тургидум — з сильним восковою осугою; Taigu-Male-Sterile Wheat — з генною чоловічою стерильністю; такі що мають видовий і підвидовий статуси: пшениця Петропавловського — *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch .; пшениця тибетська — *T. spelta* L. ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch. comb. nov .; пшениця Юньнаньське — *T. Spelta* L. ssp. *yunnanse* (King ex S.L.Chen) N.P. Gontsch. comb. nov. Обговорюються походження і генетичні особливості ендемічних пшениць Китаю.

Висновки. Ендеміки пшениці Китаю потребують ретельного вивчення й дбайливого збереження як резерват цінних генів і їх комплексів для селекції та як втілення історії, культури, таланту й праці народу, що їх створив, і складова частина загальнолюдської культурної спадщини.

Ключові слова: Китай, пшениця, ендемік, селекція, ознака, гени, історія.

Haо Fu¹, Goncharov N. P.²

¹V. N. Karazin Kharkiv National University

4 Svobody Sq., Kharkiv, 610077, Ukraine

Email: fuhaoinua@gmail.com

²Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences

10 Akademika Lavrentieva Ave., Novosibirsk, 630090, Russia

E-mail: gonch@bionet.nsc.ru

ENDEMIC WHEATS OF CHINA AS RESOURCES FOR BREEDING

Aim. To present the wheat endemics of China as source material for breeding and historical heritage.

Results and Discussion. Wheat in China is the second most widely distributed cereal crop after rice. It is cultivated in China from the extreme northern border to the southern one, at altitudes from 154 m below sea level to 4450 m above sea level. The Chinese wheat is originated from South-West and West Asia and has a history of more than 2.8 thousand years. Since ancient times, the wheat species have been grown in China: bread (*Triticum aestivum* L.), compactum (*T. compactum* Host), polonicum (*T. polonicum* L.), turgidum (*T. turgidum* L.), durum (*T. durum* Desf.), turanian (*T. turanicum* Jakubz.). The Chinese ancient bread wheats are of interest for breeders because presence among them of early ripening, multi-flowering with the grain number in a spikelet up to 7-8 and in the ear up to 90-100, drought and winter hardy, resistant to powdery mildew and leaf rust; forms with good crossability with rye and *Aegilops* species. Among the endemic Chinese wheat, an important place belongs to the Chinese Spring variety which played an outstanding role in wheat genetics; super dwarfs Tom Pouce and Tibetan Dwarf; three-grain wheat, in which 3 grains are formed in one flower; Charklyk ancient wheat – a boneless form of polonicum wheat; dwarf blue wheat turgidum – with a strong waxy coating; Taigu-Male-Sterile Wheat – with gene male sterility; a wheats having species and subspecies status: wheat of Petropavlovskiy – *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch.; Tibetan wheat – *T. spelta* L. ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch comb. nov .; Yunnan wheat – *T. spelta* L. ssp. *yunnanse* (King ex S.L. Chen) N.P. Gontsch comb. nov. The origin and genetic characteristics of China's endemic wheats are discussed.

Conclusions. China's wheat endemics need careful study and conservation as a reserve of valuable genes and their complexes for breeding, and as an embodiment of the history, culture, talent and work of the people who created them, and an integral part of human cultural heritage.

Keywords: China, wheat, endemic, breeding, trait, genes, history.