

Обзорная статья
УДК 633.112.6:575.113:631.527
DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-06



Triticum dicoccum Schrank ex Schübl. как важный генетический ресурс для селекции пшеницы

К. А. Федорова, Т. Е. Старовойтова, Н. А. Швачко

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Кристина Александровна Федорова, k.fedorova@vir.nw.ru

Большой интерес представляют древние злаковые культуры, обладающие уникальным генетическим разнообразием, обуславливающим широкий спектр наследственных признаков, включая особенности состава белков и микроэлементного комплекса зерна. *Triticum dicoccum* Schrank ex Schübl. или полба – одна из них. Посевы полбы в настоящее время в России встречаются в Республиках Татарстан, Башкортостан, Чувашия, Дагестан и Карачаево-Черкесия. Полба может успешно произрастать в разных почвенно-климатических условиях, характерных для регионов с разными агроэкологическими характеристиками. Зерно полбы отличается высоким содержанием белка, включая все незаменимые аминокислоты, а также богато микроэлементами, витаминами и другими полезными веществами. Полба относится к группе древних злаков, которые имеют общего предка с мягкой пшеницей, и содержит гены, ответственные за признаки одомашнивания. Эти гены являются ценным источником для повышения устойчивости к болезням, адаптации к неблагоприятным климатическим условиям и создания новых сортов. Изучение генетического разнообразия полбы с использованием молекулярных маркеров и доступность эталонного генома открывают новые перспективы для селекции и генетических изменений, применимых к таким зерновым культурам, как полба, ячмень, что приведет к повышению их урожайности и более эффективному использованию полезных свойств. В обзоре обобщены сведения о *T. dicoccum*, её происхождении, важности одомашнивания, генетическом разнообразии и селекции.

Ключевые слова: полба, *Triticum dicoccum*, одомашнивание, генетическое разнообразие, молекулярные маркеры, здоровое питание

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 15Н 0481-2022-0007 “Выявление новых генетических маркеров селекционно значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей при помощи геномных и постгеномных технологий”

Для цитирования: Федорова К.А., Старовойтова Т.Е., Швачко Н.А. *Triticum dicoccum* Schrank ex Schübl. как важный генетический ресурс для селекции пшеницы. *Биотехнология и селекция растений*. 2025;8(4):136-149. DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-06

Прозрачность финансовой деятельности: Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Федорова К.А., Старовойтова Т.Е., Швачко Н.А., 2025

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o6

Triticum dicoccum Schrank ex Schübl. as an important genetic resource for wheat breeding

Kristina A. Fedorova, Tatyana E. Starovoitova, Nataliya A. Shvachko

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Kristina A. Fedorova, k.fedorova@vir.nw.ru

Ancient cereal crops with unique genetic diversity, which determines a wide range of hereditary traits including specific protein composition and micronutrient profiles of the grain, are of great scientific interest. *Triticum dicoccum* Schrank ex Schübl., or emmer wheat, is one such species. In Russia, emmer wheat is currently cultivated in the Republics of Tatarstan, Bashkortostan, Chuvashia, Dagestan, and Karachay-Cherkessia. Emmer can successfully grow under various soil and climatic conditions typical of regions with diverse agroecological characteristics. Its grain is rich in protein, including all essential amino acids, as well as in micronutrients, vitamins, and other beneficial compounds. Emmer belongs to the group of ancient wheats that share a common ancestor with bread wheat, and contains genes responsible for domestication traits. These genes are a valuable source for improving disease resistance, adaptation to adverse climatic conditions, and the development of new varieties. The study of genetic diversity in emmer using molecular markers, along with the availability of a reference genome, opens new perspectives for breeding and genetic improvement of cereal crops such as emmer and barley, which may lead to increased yields and more efficient utilization of their beneficial properties. This review summarizes current knowledge on *T. dicoccum*, its origin, domestication, genetic diversity, and breeding potential.

Keywords: emmer, *Triticum dicoccoides*, domestication, genetic diversity, molecular markers, healthy nutrition

Acknowledgements: The work was carried out within the framework of the State Assignment in accordance with the Thematic Plan of VIR, Project No. 15H 0481-2022-0007 “Identifying new genetic markers of significant traits for breeding and new allelic versions of agronomically important genes in the genetic diversity of cultivated plants and their wild relatives using genomic and postgenomic technologies”

For citation: Fedorova K.A., Starovoitova T.E., Shvachko N.A. *Triticum dicoccum* Schrank ex Schübl. as an important genetic resource for wheat breeding. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2025;8(4):136-149. (in Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o6

Financial transparency: The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal’s opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Fedorova K.A., Starovoitova T.E., Shvachko N.A., 2025

Введение

Полба, или двузернянка *Triticum dicoccum* Schrank ex Schübl. – мало используемый в настоящее время вид пшеницы, относящийся к числу пленчатых (оболочечных), у которых зерновка плотно заключена в цветковые чешуи, родоначальник твердой и мягкой пшеницы (Khmeleva et al., 2016). Зерно полбы отличается высокой питательной ценностью и богатым содержанием биологически активных веществ. Изучение этого вида позволяет оценить его потенциал для сельского хозяйства и пищевой промышленности, а также использовать генетические ресурсы полбы для создания новых, более урожайных и стрессоустойчивых сортов пшеницы. В настоящее время полба привлекает все большее внимание сторонников здорового питания и используется для производства крупы и кондитерских изделий благодаря своим уникальным вкусовым и полезным свойствам (Biradar et al., 2022). Полба является одомашненной формой дикого предка *Triticum dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., одомашнивание которого произошло около 8000 лет до н.э. в странах Передней Азии. Этот процесс привёл к тому, что у растений закрепились аллели, обеспечивающие неосыпаемость колоса, строение соцветия и приспособленность к возделыванию человеком, что сформировало генетическую основу тетраплоидных пшениц. В Вавилоне и Древнем Египте двузернянка была главным культивируемым злаком. Благодаря устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям полбу выращивали от Эфиопии до Закавказья, а затем человек распространил её по Европе. В США полба была завезена в конце XIX века из Восточной Европы, однако её производство на Северных Великих равнинах, то есть в современных северных штатах США (Christopher et al., 2018), сократилось из-за трудностей с обрубкой зерна и заменой ее сортов высокоурожайными сортами пшеницы со свободным обмолотом (Fisenko, Dragovich, 2024). Особенности полбы, заключающиеся в ломкости колосового стержня и трудной вымолачиваемости зерна, не позволили механизировать ее производство, а именно посев и обмолот по сравнению с другими зерновыми культурами (Kobylyansky et al., 2013). К середине XIX века площадь земель, используемых для выращивания полбы, значительно сократилась, с этим связано снижение разнообразия этой культуры вплоть до уровня исчезновения. На сегодняшний день в мире она занимает около 1% от общей площади пшеницы и выращивается в основном в Эфиопии, Иране, Индии, Восточной Турции, Италии, Испании и в Центральной Европе (Dhanavath, Prasada Rao, 2017).

В России полба известна с V века до н.э., а в XVIII–XIX веках н.э. была широко распространена в центральных и северных губерниях, в Поволжье и Сибири (Gilev et al., 2017). Только лишь в конце прошлого столетия в нашей стране возобновился интерес к полбе, как к сельскохозяйственной культуре, зерно которой обладает

полезными для здоровья свойствами. Полба как культура сохранилась на территории нашей страны лишь в Башкирии, Чувашии и на Северном Кавказе. Происходящие изменения климата являются еще одной причиной возобновления интереса к древним видам и сортам пшеницы, включая *T. dicoccum*, которые служат важным генетическим ресурсом для повышения устойчивости современных сортов твердой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессорам (Dhanavath, Prasada Rao, 2017; Saleh, 2020). Зерновки полбы заключены в плотные цветковые и колосковые чешуи, которые жёстко прилегают к оси колоса. Такая структура обеспечивает надёжную защиту зерна от механических повреждений и вредителей, а также способствует естественному саморассеянию при созревании (Peng et al., 2011; Kurkiev, 2018).

Полба отличается также скороспелостью, пластичностью, высокой засухоустойчивостью, что позволяет этой культуре произрастать даже в засушливые годы, в том числе на почвах с ограниченным плодородием (Khmeleva et al., 2016).

Характерной особенностью зерна полбы является более равномерное распределение питательных веществ как во внешних слоях – плодовой и семенной оболочках, алейроновом слое, так и в эндосперме. В отличие от зерна мягкой пшеницы, где основная часть витаминов и минералов сосредоточена преимущественно в оболочках зерновки, у полбы эндосперм содержит больше белка, пищевых волокон, витаминов и минеральных веществ, наряду с крахмалом (Kryukova et al., 2014). Кроме этого, зерно полбы значительно превосходит зерно мягкой и твердой пшеницы по содержанию редуцирующих сахаров, полиненасыщенных жирных кислот как жизненно важных для человека веществ (Соорег, 2015). В составе белка содержится 18 ценных аминокислот, которые легко усваиваются в связи с их высокой растворимостью. От общего содержания белка незаменимые аминокислоты составляют 29,7%, в то время как на долю заменимых приходится 70,3%. Потребление полбы способствует повышению иммунитета и нормализации сердечно-сосудистой и нервной систем. Несмотря на высокую питательную ценность и значительный потенциал полбы как источника питания, остаются недостаточно изученными аспекты, связанные с её возделыванием и последующей переработкой. В частности, плотное прилегание цветковых чешуй к зерну усложняет процесс обмолота. Это приводит к значительным потерям урожая и снижению эффективности переработки зерна. Разработанные агротехнические приёмы позволяют фермерским хозяйствам выращивать полбу экологически безопасным способом, используя минимальное количество органических веществ (Bencze et al., 2020). Цельнозерновые продукты из полбы обладают значительным потенциалом как компоненты здорового питания. Их уникальная питательная ценность определяется высоким содержанием белка с благоприятным аминокислотным составом, пищевых волокон, витаминов группы B, минеральных веществ (железо, цинк, магний) и анти-

оксидантов. Фитохимический профиль полбы характеризуется присутствием биологически активных вторичных метаболитов – фенольных соединений и каротиноидов, которые обеспечивают антиоксидантные и противовоспалительные свойства, а также формируют характерные сенсорные характеристики продукта, а именно внешний вид, вкус, текстуру (Zamaratskaia et al., 2021).

Настоящий обзор посвящён обобщению и анализу данных о *T. dicoccum*, о его происхождении, процессе одомашнивания, генетическом разнообразии и потенциале для селекции. Сделан акцент на значении полбы как ценного источника генетических ресурсов для создания новых сортов пшеницы с повышенной урожайностью, с улучшенным качеством зерна и устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Полба – источник диетического, здорового питания

В последние десятилетия возникает все большая заинтересованность в результатах органического земледелия и производстве натуральных продуктов, содержащих фитонутриенты, которые способны замедлять старение и снижать частоту хронических заболеваний у человека (Monjotin et al., 2022). По этой причине, для использования в пищевых технологиях были выделены древние виды пшеницы, включая *Triticum monococcum* L., *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. и *T. spelta* L. В отличие от обычных сортов мягкой и твердой пшеницы, древние виды, такие как полба, характеризуются тем, что колосковые и цветковые чешуи остаются плотно прилегающими к зерновкам после обмолота. Однако, большее содержание пищевых волокон и биоактивных соединений в их цельнозерновой муке связано, главным образом, с более плотными внутренними оболочками зерна. Перечисленные выше культуры обладают полезными свойствами для селекции современных сортов пшеницы (Peng et al., 2011). Основной целью программ селекции пшеницы в течение прошлого столетия было повышение урожайности зерна при одновременном сохранении высокобелковости. Однако изучению нутрициологических свойств зерна, то есть его пищевой и биологической ценности, включая аминокислотный состав, содержание витаминов, минералов и биоактивных соединений, уделялось значительно меньше внимания (Arzani, 2011). Данными, приведенными в литературе, подтверждается, что *T. dicoccum* превосходит по питательным, органолептическим показателям твердую пшеницу. Так, содержание белка в зерне *T. dicoccum* было стабильно выше (17,82%; Melese et al., 2022), чем у *T. durum* Desf. (13,68%; Bordonni et al., 2017), возделываемых в одинаковых агротехнических условиях. Низкая урожайность *T. dicoccum* обусловлена менее эффективным формированием структуры урожая, выражающимся в снижении числа продуктивных побегов, уменьшении массы зерна и перераспределении ассимилятов в пользу вегетативной биомассы, что показано в исследованиях,

проведённых при различных уровнях азотного питания и водообеспечения (Ehsanzadeh et al., 2021). При этом для полбы характерно более высокое содержание белка и других питательных веществ в зерне по сравнению с твёрдой и мягкой пшеницами, несмотря на более низкую урожайность (Longin et al., 2016; Ehsanzadeh et al., 2021). Согласно обзору G. Zamaratskaia с соавторами, двузернянка *T. dicoccum* содержит количественно и качественно сопоставимый с современными сортами хлебной пшеницы белковый комплекс клейковины, следовательно, исключается возможность включения данного злака в перечень безопасных компонентов рациона больных целиакией (Zamaratskaia et al., 2021).

Пищевая ценность зерновых культур, в частности *T. dicoccum*, подтвержденная рядом медицинских исследований (Dhanavath, Prasada Rao, 2017), направленных на снижение риска развития хронических заболеваний у человека, связана с высоким содержанием общего количества пищевых волокон и антиоксидантных соединений в его зерне (Lachman et al., 2012). Для полбы, помимо ключевых составляющих – белков, углеводов и жиров, характерен высокий уровень вторичных метаболитов растений, антиоксидантов, 215,4-257,6 мкмоль/мг; Lachman et al., 2012), а также макро- и микроэлементов. Эти компоненты играют важную роль в поддержании и укреплении иммунной системы и костной ткани человека. Согласно исследованию J. Lachman с соавторами, полба отличается повышенным уровнем селена, который способствует снижению риска сердечно-сосудистых заболеваний, диабета, инсультов, а также некоторых типов онкологических заболеваний (Lachman et al., 2012).

Среди широкого спектра антиоксидантных соединений находящихся в древних сортах пшеницы, в частности в полбе, выделяются каротиноиды, фенолы, витамин Е, оказывающие выраженное защитное действие при хронических заболеваниях, таких как диабет, рак и сердечно-сосудистые заболевания (Arzani, 2019). В многочисленных исследованиях показано, что образцы полбы характеризуются высокой общей антиоксидантной активностью и значительным содержанием фенольных соединений, феруловой кислоты и флавоноидов (Arzani, 2011). Содержание полифенолов и каротиноидов в зерне *T. dicoccum*, возделываемой в различных регионах, в Италии, Турции, Грузии, Болгарии и Армении, варьировало в пределах от 508 до 2355 мкг/г и от 1,63 до 4,90 мкг/г, соответственно (Dhanavath, Prasada Rao, 2017), что подтверждает ее высокий антиоксидантный потенциал. По мнению диетологов, постоянное включение полбы в рацион питания человека способствует нормализации уровня сахара в крови, улучшению работы сердечно-сосудистой, эндокринной, нервной, пищеварительной и репродуктивной систем, а также в значительной степени снижает риск развития анемии, инфекционных и онкологических заболеваний (Arzani, 2019). Таким образом, опубликованные данные клинических и эпидемиологических исследований свидетельствуют о том, что вещества,

содержащиеся в зерне *T. dicoccum*, оказывают положительное влияние на здоровье человека.

Однако для более полного понимания физиологической ценности этой культуры требуется проведение дополнительных работ в области диетологии и клинических исследований с использованием сортов, выращенных в различных агроклиматических условиях. Проведение таких исследований осложняется необходимостью учёта действия факторов окружающей среды и многолетней оценки их влияния на фенотип растений.

Этапы одомашнивания

Полба, являясь одной из ранних культивируемых пшениц в мире (Zohary, Hopf, 2000), представляла собой основное растение неолитического земледелия. Одомашнивание дикого вида эммера *Triticum dicoccoides* Körn. ex Asch. et Graebn. в Передней Азии стало ключевым этапом перехода к оседлому земледелию (Feldman, Kislev, 2007). Археоботанические и молекулярные данные указывают на многоступенчатый процесс: первоначальная культивация дикорастущих популяций *T. dicoccoides*, последовавшие генетические изменения, включая мутации, приводившие к снижению осыпаемости колоса, а также формирование одомашненных форм, их постепенное пространственное обособление привели к появлению новой видовой формы *T. dicoccum*. В дальнейшем, благодаря селекции, появились тетраплоидные формы пшеницы со свободным обмоломом. Изучение дикорастущих популяций *T. dicoccoides* позволяет восстановить ход этих процессов и понять генетические изменения, сопровождавшие одомашнивание.

Считают, что предковые формы пшеницы *T. dicoccoides* возникли в результате спонтанной гибридизации между дикой диплоидной пшеницей *Triticum urartu* Thumanjan ex Gandilyan и эгилопсом полбовидным *Aegilops speltoides* Tausch около 0,3-0,5 миллионов лет назад. Из-за ошибок в мейозе у потомства межродовых гибридов могли появиться формы с удвоенным набором хромосом, которые впоследствии, в процессе распространения и эволюции сформировали новый тетраплоидный вид *T. dicoccoides*. Полба дикая включает в себя два основных генетических таксона с различным географическим происхождением: западно-южную группу Леванта, из Ливана, юго-западной Сирии и Израиля, и центрально-восточную группу (Özkan et al., 2011).

Согласно данным М.С. Luo с соавторами, одомашнивание полбы происходило в горном районе Караджа-Даг (Luo et al., 2007). Поток генов между дикой и одомашниваемой полбами наблюдался по всему ареалу дикого вида. Генофонд одомашненного вида *T. dicoccum* был обогащён генетическим материалом полбы дикой *T. dicoccoides* благодаря тому, что одомашнивание, вероятно, началось на юго-востоке Турции, где вид полбы дикой произрастал совместно с одомашниваемым. Это создавало условия для перекрёстного опыления и естественной гибридиза-

ции между популяциями дикого и культурного видов, что способствовало интрогрессии генов и расширению генетического разнообразия культурной полбы (Özkan et al., 2011). *T. dicoccoides* был одним из первых злаков, одомашненных на территории региона Плодородного полумесяца (Luo et al., 2007; Özkan et al., 2011).

На основании археологических находок периода 10300-9500 лет до н.э. показано, что дикая полба встречалась в Южном Леванте, регионе на Ближнем Востоке. Тогда как одомашненный *T. dicoccum* появился позднее, 9500-9000 лет назад, и произрастал совместно с *T. dicoccoides* (Matsuoka, 2011). Н. Özkan с соавторами отмечают, что одомашненные популяции полбы происходили от популяций центрально-восточной расы дикой полбы (Özkan et al., 2011). На протяжении 1000 лет после одомашнивания двузернянка росла вместе с *T. dicoccoides*. Таким образом, гены, например ген, контролирующий ломкость колоса, передавались в результате спонтанных и неконтролируемых скрещиваний. В результате одомашненная пшеница-двузернянка появилась в виде полиморфных популяций (Feldman, Kislev, 2007).

Существуют данные, подтверждающие, что одомашнивание *T. dicoccum* происходило по трем географически различным направлениям, что указывает на разнообразие условий его распространения. Первый начинался в Южном Леванте или на юге Турции и проходил через Анатолию и Грецию (Luo et al., 2007). *T. dicoccum* распространился до Италии, юга Франции и Испании. Второй путь распространения *T. dicoccum* начинался от территории Плодородного полумесяца (начало V тыс. до н.э.), далее вышеупомянутая культура попала в Центральную, Западную и Северную Европу, достигла Нидерландов, Соединенного Королевства Великобритании и Северной Ирландии и Скандинавии (Titov, 1988). Согласно третьему пути, данный вид тетраплоидной пшеницы достиг Центральной Европы через Закавказье и Кавказ и юг России (Vavilov, 1987). Многие образцы полбы хранятся в коллекциях генбанков США, Японии, Италии и России (Padulosi et al., 1996).

Одомашнивание растений происходило под влиянием искусственного, целенаправленного отбора форм с желаемыми признаками, то есть в определённой степени это была контролируемая естественная гибридизация, и естественного отбора мутаций в специфических агроэкологических условиях. Этот процесс привел к развитию морфологических, физиологических и генетических изменений, которые известны как синдром одомашнивания (Peleg et al., 2011; Avni et al., 2017). Для *T. dicoccum* характерен набор признаков, которые были отобраны человеком в процессе перехода к оседлому образу жизни. На первых этапах развития земледелия этот процесс имел случайный характер. В дальнейшем одомашнивание привело к неломкому колосу, отделяемости колосковых чешуй, хорошей обмолачиваемости, но также изменило урожайность и компоненты урожайности двузернянки,

что выражалось в предотвращении естественных потерь урожая. Отличия современной полбы от дикого предка проявились в сокращении периода покоя семян, увеличении размера и количества семян и в потере механизма естественного рассеивания семян (Peng et al., 2011; Faris, 2014). Ключевые гены, задействованные в этих процессах, контролируют признаки: ломкий колос (*brittle rachis*, *Br*), неотделяемые колосковые чешуи (*tenacious glumes*, *Tg*) и квадратный колос (*squarehead*, *Q*) и выделяются как играющие роль в формировании неосыпаемости колоса, увеличении жесткости чешуй и обеспечении механизма эффективного обмолота зерна (Peng et al., 2011; Faris, 2014).

В процессе одомашнивания растений люди изолировали отдельные дикие популяции и отбирали их по важным для сельского хозяйства характеристикам, таким как снижение осыпаемости колоса, увеличение размера зерна и мягкость зерновой оболочки (Zohary, Hopf, 2000). Эти процессы изменили генетический состав популяций, включая потерю до 30-40% аллелей, а также способствовали адаптации растений к антропогенному воздействию и современным сельскохозяйственным технологиям. Следовательно, современные сорта пшеницы обладают ценными хозяйственными признаками, но часто демонстрируют меньшее генетическое разнообразие, что делает их более восприимчивыми к стрессорам и болезням. Для повышения адаптивного потенциала и устойчивости современных сортов пшеницы целесообразно использовать генетические ресурсы диких предков, таких как *T. dicoccoides*, а также других близкородственных видов, что позволяет вводить аллели, обеспечивающие устойчивость к стрессорам и улучшение питательной ценности зерна (Nevo, 2011). В контексте современных вызовов, связанных с изменением климата и ростом продовольственного спроса, использование диких форм пшеницы как источников адаптивных признаков приобретает особую значимость. Комбинирование традиционных методов селекции, маркерного отбора с современными биотехнологическими подходами позволяет создавать более продуктивные, устойчивые и питательно ценные сорта пшеницы, что имеет ключевое значение для обеспечения глобальной продовольственной безопасности (Nevo, 2011; Feldman, Kislev, 2007).

Вклад геномики тетраплоидной полбы дикой в понимание процесса доместикации пшеницы

T. dicoccoides, дикий предок культурных тетраплоидных пшениц, двузернянки и твердой пшеницы, открывает новые перспективы в изучении процессов одомашнивания благодаря современным достижениям в геномике. Этот вид, играющий ключевую роль в эволюции пшеницы, стал доступен для детального генетического анализа (Haas et al., 2019). Разработка технологий секвенирования предоставила уникальную возможность для изучения генома *T. dicoccoides*, размер которого составляет 10,1

млрд пар оснований. В геноме этого вида были выявлены мутации, которые важны для понимания процесса одомашнивания. Эти мутации включают изменения в гене *Brittle rachis 1 (Br1)*. Этот ген контролирует ломкость колоса у дикого вида, и его мутации приводят к появлению спонтанно неосыпающихся колосьев, характерных для одомашненных видов. Первая сборка генома, выполненная в 2017 году, обеспечила комплексный анализ генетической структуры и разнообразия этого дикого вида, выделив его как ценный ресурс для улучшения геномов культурных форм пшеницы (Avni et al., 2017). Мутации в гене, контролирующем способность к лёгкому обмолоту пшеницы, сыграли решающую роль в ее одомашнивании. Идентификация доместикационных аллелей и их вариаций в популяциях дикого предка создаёт основу для использования этих генетических ресурсов в селекции, направленной на повышение урожайности и устойчивости культурных сортов к стрессовым условиям (Avni et al., 2017; Haas et al., 2019). На рисунке (Dhanavath, Prasada Rao, 2017) показана эволюция некоторых представителей рода *Triticum* L. в процессе одомашнивания.

Признак неосыпаемости колоса *T. dicoccum* контролируется рецессивными аллелями двух генов *Br-A1* и *Br-B1*, которые расположены на коротких плечах хромосом 3A и 3B, соответственно, и ортологичны генам ячменя *Brittle rachis 1 (Btr1)* и *Brittle rachis 2 (Btr2)*, определяющим тип колоса (Watanabe, Ikebata, 2000). Считается, что появление рецессивных аллелей этих генов связано с делецией двух пар нуклеотидов (на расстоянии 290 пн от стартового кодона) для *Btr1* и вставкой ~4000 нуклеотидов, расположенной после 539-го основания от стартового кодона для *Btr2* (Avni et al., 2017). В этом случае мутация в гене *Br-A1* приводит к неосыпаемости колоса при созревании и является отличительной чертой двузернянки по сравнению с ее диким предком. Гены *Br-1* у тетраплоидной пшеницы (включая *Br-A1* и *Br-B1*) определяют тип колоса, включая сохранение не полностью развитых колосков в нижней части колоса, образующих клиновидные сегменты (Li, Gill, 2006). Ген *Q*, расположенный в длинном плече хромосомы 5A, отвечает за такие признаки одомашнивания, как строение колоса, пленчатость-голозерность и способность к свободному обмолоту (Simons et al., 2006). Экспрессия гена *Q* у голозерных пшениц выше, чем у пленчатых. В исследовании, проведенном К.А. Головниной и соавторами, установлено, что изменения в экспрессии и структуре гена *Q* сыграли ключевую роль в переходе от пленчатых видов таких как *T. dicoccoides* и *T. dicoccum*, к современным голозерным видам, включая *T. aestivum*. Результаты свидетельствуют, что изменения морфологических особенностей колоса мягкой пшеницы, вероятнее всего, связаны с мутацией гена *Q*, что привело к увеличенному синтезу продукта, кодируемого этим геном, и, соответственно, изменению строения колоса (Golovnina et al., 2021). Благодаря сравнительному анализу ДНК последовательностей гена *Q* у контрастных образцов рода *Triticum*: генотипов *QQ*

(голозерность) и *qq* (пленчатость) была обнаружена точечная мутация в белок-кодирующей области, приводящая к замене валина на изолейцин (Val3 29Ile.) Эта мутация, предположительно, могла оказать влияние на возникновение признака «голозерность» (Simons et al., 2006). Мутация Val3 29Ile локализована в *A* геноме и у полиплоидных пшениц приводит к смене фенотипа, тогда как у диплоидных видов не приводит (Golovnina et al., 2021). Основная функциональная роль осталась только у одной копии гена *Q* в хромосоме 5A. Функциональное значение гомеологичных локусов в хромосомах 5B и 5D не выяснено (Simons et al., 2006). Другим геном, сопряженным с процессом одомашнивания, является ген прочности чешуи – *Tenacious glumes 2 (Tg2)*, расположенный в хромосоме 2BS. В результате рецессивной мутации в гене *Tg2* возникли голозерные формы пшеницы. Поскольку мутации, ответственные за свободный обмолот, появились лишь после формирования *T. dicoccoides*, культурная полба сохранила пленчатое зерно, подобно своему дикому предку (Matsuoka, 2011). Успешная полногеномная сборка 2019 года генома полбы дикой (WEW_v1.0) стала важной вехой в геномике пшеницы. Показано, что геном содер-

жит более 80% повторяющихся последовательностей (Zhu et al., 2019). У образца полбы дикой Zavitan 82,2% генома состояло из мобильных элементов, включая 69,9% ретротранспозонов с длинными терминальными повторами и 11,5% ДНК-транспозонов. С высокой достоверностью было идентифицировано 65012 генов (Avni et al., 2017). К. Domb с соавторами провели детальный анализ динамики мобильных элементов, которые составляют более 80% генетических и эпигенетических изменений генома дикой полбы, в 50 образцах из пяти географически изолированных районов (Domb et al., 2017). В этом исследовании изучено изменение числа копий транспозонов среди образцов в каждом из пяти районов, выявлены уникальные схемы вставки, характерные для каждого района, проведен анализ влияния этих уникальных и специфических для популяции вставок на структуру и экспрессию генов. В этом исследовании показано, что мобильные элементы создают копии самих себя с помощью РНК-копий самих мобильных элементов, которые используются для синтеза новой ДНК через обратную транскрипцию. Этот процесс может происходить с разной интенсивностью и частотой или разным способом в зави-

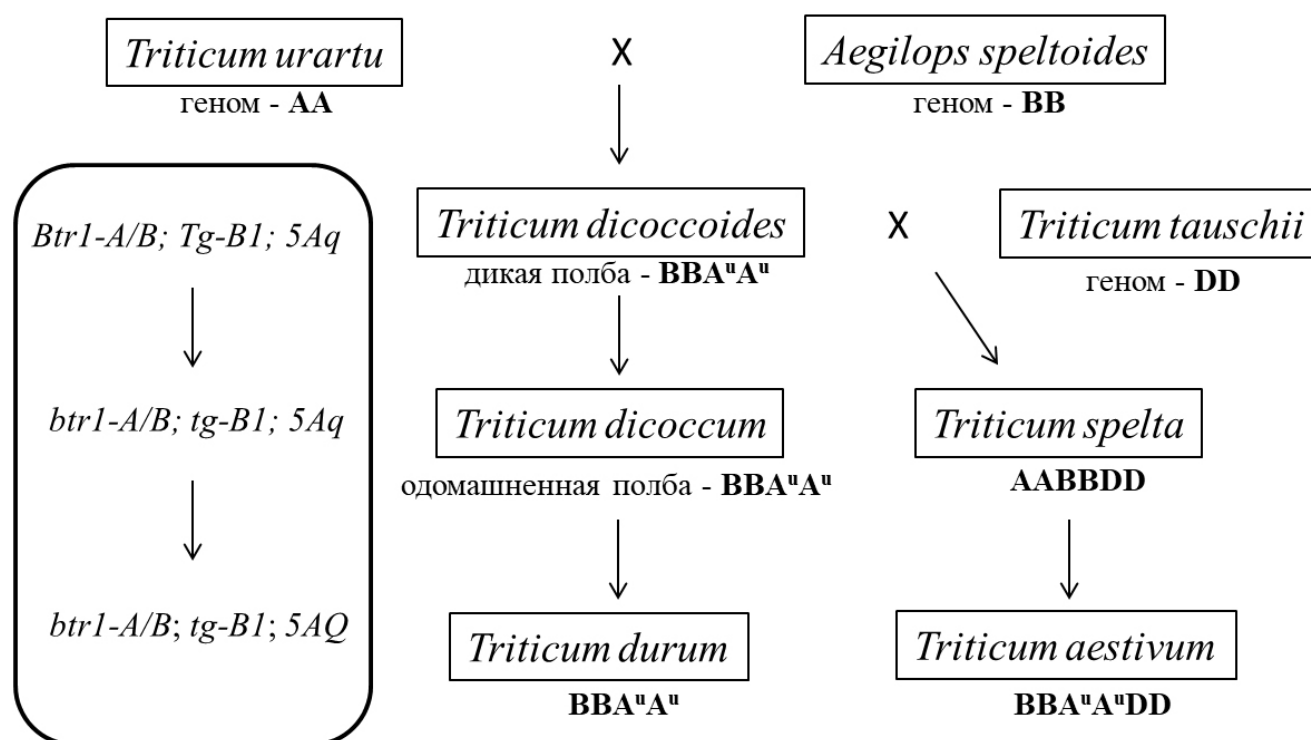


Рисунок. Эволюция некоторых представителей рода *Triticum* L. в процессе одомашнивания. *Tg*, *Btr1*, и *5Aq* – основные гены одомашнивания (по Dhanavath, Prasada Rao, 2017)

Figure. The evolution of certain members of the genus *Triticum* L. during the domestication process. *Tg*, *Btr1*, and *5Aq* are the main domestication genes (according to Dhanavath, Prasada Rao, 2017)

симости от особенностей конкретной популяции дикой полбы. Кроме того, наблюдали популяционно-специфичные уникальные вставки мобильных элементов, некоторые из которых располагались внутри генов, кодирующих белок, или близко к ним. При этом образовались новые сочетания аллелей генов, которые способствовали процессу расхождения признаков у видов, происходящих от общего предка, в ходе адаптации к разным условиям среды. Публикации сборки генома *T. dicoccoides* в 2017 и 2019 годах дают возможность проанализировать способность генотипических изменений вносить вклад в процесс одомашнивания. Эти данные позволяют предположить, что процесс одомашнивания происходил постепенно с непостоянной скоростью, что обеспечивало поэтапное включение генетического материала диких популяций в геномы современных сортов пшеницы (Avni et al., 2017). Анализ 50 географически изолированных популяций дикой полбы показал, что мобильные элементы составляют более 80% генома, создавая уникальные вставки, некоторые из которых располагаются внутри или рядом с генами, влияющими на морфологические признаки колоса, размер зерна и устойчивость к стрессам (Domb et al., 2017). Эти данные указывают на активную роль транспозонов в формировании внутривидового разнообразия и адаптивных признаков. Дикорастущие виды, такие как *T. dicoccoides*, являются ценным источником генетического разнообразия и адаптивных механизмов, последнее позволяет этим видам выживать в условиях стресса. Исследование генома пшеницы предоставляет возможность для создания более устойчивых и урожайных сортов. В частности, применение молекулярных маркеров позволяет локализовать гены, которые определяют устойчивость к патогенам и абиотическим факторам. Секвенирование генома, в свою очередь, способствует выявлению генотипических различий между сортами. Благодаря этому, дикий предок выступает как ценный генетический ресурс для селекционных программ, направленных на получение более продуктивных и адаптированных форм пшеницы.

Генетическое разнообразие и селекция полбы

В постгеномную эпоху развитие методов молекулярной генетики и биотехнологии сыграло значительную роль в раскрытии генетического потенциала культур, в том числе и *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl., что позволило эффективнее использовать генетическое разнообразие этого вида (Rasheed et al., 2018). Е.Д. Бадаевой с соавторами выявлены 43 варианта хромосомных перестроек у *T. dicoccum*, из которых 26 не были описаны ранее, а также четко определены кариотипические группы: балканская, азиатская, европейская и эфиопская (Badaeva et al., 2015). Эти результаты предоставляют селекционерам инструменты для целенаправленного отбора родительских форм, разработки молекулярных маркеров, ассоциированных с устойчивостью к абиотичес-

ким стрессорам и неблагоприятным биотическим факторам, а также использования новых аллелей для повышения продуктивности и адаптивности сортов твердой пшеницы *T. durum*.

В работе W. Liu с соавторами метод GWAS был успешно применен для изучения генетического разнообразия и выделения локусов у 176 образцов полбы, ассоциированных с устойчивостью к желтой ржавчине *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (Liu et al., 2017). Исследование позволило установить 14 локусов, связанных с полевой устойчивостью, и 37 локусов, ассоциированных с устойчивостью на всех стадиях развития растений. Генотипирование популяции, включающей 176 образцов *T. dicoccum*, с использованием однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) показало высокий уровень генетического разнообразия. Было выявлено большое число локусов, связанных с устойчивостью к желтой ржавчине, что подтверждает значимость *T. dicoccum* как ценного генетического ресурса для селекции (Liu et al., 2017).

Полбу на протяжении многих веков выращивали в различных эколого-географических условиях, что привело к формированию разнообразия по ряду морфологических, физиологических, биохимических характеристик с широким спектром адаптационных признаков к различным стрессовым факторам окружающей среды. Согласно классификации ВИР, основанной на морфолого-экологических характеристиках и ареалах произрастания, *T. dicoccum* делится на четыре подвида: эфиопский, распространенный в Эфиопии, Йемене и Индии, европейский, произрастающий в Центральной и Западной Европе, марокканский, свойственный Марокко, и восточный, который подразделяется на волжско-балканскую и закавказскую группы (Dorofeev et al., 1976). Современные исследования в области цитогенетики и геномного анализа позволили выявить следующие группы полбы: европейская или средиземноморская, восточноевропейская, а именно балканская и поволжская, кавказская или азиатская и эфиопская (Haas et al., 2019).

При проведении анализа геномных данных с использованием однонуклеотидных полиморфизмов выявлены две генетически обособленные группы *T. dicoccum*: одна включает образцы Кавказа, Закавказья, Ирана и Европы, другая – образцы из Индии, Йемена и Эфиопии (Job, Botigue, 2023). J. Ren с соавторами провели анализ популяций дикорастущей полбы из Израиля и Турции и обнаружили, что однонуклеотидные полиморфизмы подходят для выявления генетического разнообразия в естественных популяциях этого вида. Генетическое разнообразие в значительной степени связано с экологическими факторами. Экологические факторы, влияющие по отдельности или в сочетании, обуславливают значительную изменчивость частот аллелей однонуклеотидных полиморфизмов. Использование SNP маркеров позволило выявить генетическое разнообразие в популяциях дикорастущей полбы, что указывает на наличие локальных адаптаций к различным экологическим условиям. Это свидетельствует

о потенциальной ценности *T. dicocum* как источника генетического материала для создания новых культурных сортов пшеницы (Ren et al., 2013).

Особое значение приобретает исследование дикого предка полбы – *T. dicocoides*, который является важным источником генетической изменчивости, необходимой для генетического обогащения и увеличения разнообразия мягкой пшеницы (Nevo, 2011). Основное направление селекции сосредоточено на создании сортов с высокой устойчивостью к абиотическим стрессорам, улучшенными агрономическими характеристиками и повышенным содержанием питательных веществ в зерне. Развитие генетических методов открыло новые возможности для использования *T. dicocum* в селекции пшеницы. В литературе имеются данные о проведении межвидовых скрещиваний полбы с *T. aestivum* и *T. durum*, что привело к возникновению новых генотипов, отличающихся высокими показателями урожайности и устойчивости к болезням (Ullah et al., 2018). Цель этих исследований в стабилизации урожайности и качества зерна мягкой и твердой пшениц в условиях изменения климата. Современные исследования также показывают, что дикая полба может быть важным источником аллелей генов, способствующих повышению устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам, а также увеличению содержания и концентрации питательных веществ в зерне (Xie, Nevo, 2008). В работе S. Ullah с соавторами продемонстрировано, что применение *T. dicocum* для создания новых сортов гексаплоидной пшеницы может способствовать увеличению массы зерна и урожайности (Ullah et al., 2018). В публикации Т.Н. Смекаловой и В.Д. Кобылянского (Smekalova, Kobylansky, 2019) представлены результаты межвидовых скрещиваний между различными сортами голозерной пшеницы *T. durum* и пленчатой пшеницы *T. dicoccon*. Следует отметить, что название *T. dicoccon* авторы используют как синоним современного таксономического обозначения *T. dicocum*, соответствующего культурной двузернянке. Полученный гибрид был отнесен к рангу подвида (*T. dicoccon* Schrank subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal.) и обладает характерными признаками, такими как плоский колос, двузерные колоски и легкое отделение зерновок от чешуй. Это исследование подчеркивает важность межвидовых скрещиваний для улучшения сортов пшеницы и изучения их характеристик. Таким образом, для стабилизации урожайности и улучшения качества зерна в условиях изменяющегося климата необходимо более тщательно исследовать генетические ресурсы *T. dicocum*, что позволит вывести сорта, способные лучше адаптироваться к новым условиям. Так, Государственный реестр селекционных достижений РФ 2023 года содержит сведения о семи сортах полбы (State Register ..., 2023). Процесс одомашнивания, в ходе которого произошли важные агрономические и физиологические изменения в строении растения, массе колоса и зерна, количестве зерен в колосе, продолжительности периода покоя семян, скорости и развития растений, снижении содержа-

ния белка и минералов и повышении количества углеводов в зерне, остается ключевым для понимания эволюционных изменений и улучшения культур (Katamadze et al., 2023). Эволюция защитных механизмов *T. dicocum* при влиянии абиотических стрессоров также представляет научный интерес. Результаты исследования О. Смирнова и соавторов показали, что эта культура обладает значительной устойчивостью к засухе и засолению. Устойчивость обусловлена такими факторами как поддержание высокого относительного содержания воды в листьях, развитая корневая система и поддержание оптимального уровня фотосинтетических пигментов (Smirnov et al., 2020). Благодаря этим свойствам *T. dicocum* является ценным источником генов для улучшения устойчивости и питательной ценности зерна современных сортов пшеницы, таких видов как *T. durum* и *T. aestivum*.

В последние десятилетия технологии, связанные с использованием молекулярных маркеров – полимеразная цепная реакция, анализ полиморфизма длин рестрикционных фрагментов, анализ полиморфизма длины амплифицированных фрагментов, анализ микросателлитов, однонуклеотидные полиморфизмы, секвенирование следующего поколения, полногеномный анализ ассоциаций и картирование количественных признаков, стали неотъемлемым инструментом в изучении генетической изменчивости сельскохозяйственных культур. В настоящее время молекулярные маркеры применяются благодаря высокому уровню полиморфизма у растений, который позволяет выявлять различия даже среди близкородственных форм. Эти технологии являются важным инструментом для создания сортов, устойчивых к неблагоприятным условиям, в том числе у *T. dicocum* (Younis et al., 2020). Важнейшими аспектами применения молекулярных маркеров являются оценка генетической стабильности и повышение точности отбора с использованием маркер-опосредованной селекции. Технологии предоставляют селекционерам информацию о наличии или отсутствии целевых аллелей, генетическом разнообразии и степени родства между родительскими формами, что позволяет более эффективно подбирать родительские линии и прогнозировать наследование ценных признаков (Grover, Sharma, 2016).

Для анализа генетического разнообразия многих злаков, в том числе полбы, разработаны и эффективно используются различные типы ДНК-маркеров, такие как RAPD, ISSR, SSR (Grover, Sharma, 2016). Вышеупомянутые маркеры позволяют выявлять различия в устойчивости к листовой ржавчине, вызванной *Puccinia triticina* Eriks, между различными генотипами полбы (Kiran et al., 2019). Особенно эффективными оказались SSR-маркеры, применение которых позволило получить значимые результаты при исследовании генетического разнообразия и установлении филогенетических взаимосвязей в пределах расширенного набора генотипов полбы. Эти маркеры доказали свою информативность и надежность при анализе генетической структуры популяций и отбо-

ре родительских форм. Одним из примеров применения SSR-маркеров является исследование S.Al Khanjari с соавторами, в котором был проведен анализ генетического разнообразия популяций полбы из Омана. При помощи набора из 29 SSR-маркеров исследователи выявили различия в происхождении образцов популяций. Результаты молекулярного анализа тетраплоидной пшеницы, включающей виды *T. dicoccum* и *T. durum*, представленные в вышеприведенном исследовании, подтверждают более ранние морфологические исследования, которые демонстрируют удивительно высокое разнообразие традиционных сортов пшеницы из Омана. Это разнообразие, вероятно, отражает влияние тысячелетней истории селекции растительного материала во множестве агроэкологических ниш в отдалённых горных оазисах. Исследование также подчеркивает, что использование микросателлитов обеспечивает высокую разрешающую способность в области дифференциации сортов и выявления гетерогенности отдельных образцов (Al Khanjari et al., 2007). В исследовании, проведенном Y. Teklu с соавторами, было проанализировано генетическое разнообразие 73 образцов полбы из 11 стран, включая Иран, Марокко, Армению, Йемен и другие. С применением SSR-маркеров выявлено 357 аллелей, что явилось свидетельством высокого уровня генетического разнообразия (от 0,60 до 0,94). Наиболее высокое число аллелей было выявлено в образцах из Ирана (4,86), а наиболее низкое (2,83) из Йемена. Индекс генетического разнообразия колебался от 0,52 в Словакии до 0,67 в Марокко, что подчеркивает значимость географического происхождения полбы в формировании ее генетического разнообразия. Анализ показал наличие географического разделения генетических популяций полбы, что имеет значение для сохранения генетических ресурсов пшеницы эммер и её селекции (Teklu et al., 2007). D. Tagimanova с соавторами исследовали генетическое разнообразие израильской дикой полбы, используя специфические молекулярные маркеры IRAP (Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) и REMAP (Retrotransposon-Microsatellite Amplified Polymorphism), которые основаны на использовании ретротранспозонов и микросателлитов (Tagimanova et al., 2015). Благодаря этим маркерам появилась возможность выявлять полиморфизмы в ДНК, и проводить сравнительный генетический анализ. В генетических исследованиях, в том числе при картировании локусов количественных признаков (QTL), используются молекулярные маркеры SCoT (Start Codon Targeted markers). Высокая стабильность, воспроизводимость и надёжность обеспечивают эффективное применение SCoT-маркеров для изучения генетического разнообразия популяций и селекции. При использовании маркеров SCoT десять генотипов пшеницы были исследованы на предмет генетического разнообразия в нормальных условиях и в условиях засухи. Были выявлены различия по ключевым агрономическим признакам, таким как урожайность, длина колоса, масса 1000 зерен, а также низкий

индекс восприимчивости к засухе (Shaban et al., 2022).

P. Cabas-Lühmann с соавторами с применением молекулярно-генетических методов выявили QTLs, ассоциированные с урожайностью и качеством зерна полбы (Cabas-Lühmann et al., 2023). Повышение адаптации пшеницы к стрессовым факторам и исследование генетического потенциала *T. dicoccum* и *T. dicoccoides* являются ключевыми направлениями будущих исследований, поскольку эти виды могут предоставить важные гены для повышения содержания белка и минералов в современных сортах пшеницы. У *T. dicoccoides* был идентифицирован ген *Gpc-B1*, оказывающий влияние на повышение содержания белка, железа и цинка в зерне. При использовании молекулярных маркеров он был успешно перенесен в современные сорта твердой и мягкой пшеницы (Mitrofanova, Khakimova, 2016), однако у отдельных реципиентных генотипов, несущих этот ген, может наблюдаться снижение урожайности. В связи с этим, необходим поиск новых генов, способствующих улучшению питательных качеств без снижения агрономических характеристик реципиента. Также, в работе P. Cabas-Lühmann с соавторами было показано, что качество белка в сортах твердой пшеницы выше, чем в староместных сортах. У *T. dicoccum* выявлены перспективные аллели, которые могут улучшить вязкоупругие свойства теста. Результаты этого исследования могут быть использованы совместно с методами традиционной, маркер-опосредованной и ускоренной селекции, для уточнения карт локусов количественных признаков, связанных с качеством белка и теста у предковых культур, что создает основу для более точного отбора генотипов при разработке новых сортов твердой пшеницы с сохранением агрономических характеристик (Cabas-Lühmann et al., 2023).

Исследование общегеномных ассоциаций (GWAS) является мощным инструментом для изучения генетической основы сложных признаков и выявления взаимосвязей между фенотипом и генотипическими полиморфизмами. F. Taranto с соавторами (Taranto et al., 2023) провели исследование генетического разнообразия 123 образцов твёрдой пшеницы (*Triticum turgidum* subsp. *durum*), включая местные, древние (стародавние) и современные сорта. Благодаря применению полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) и исследованию данных более 4000 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) было обнаружено 28 генетических локусов, влияющих на морфологические признаки растений и качество зерна. Установлено, что отбор привел к уменьшению генетического разнообразия и изменил структуру участков генома, где сохраняются устойчивые сочетания аллелей, контролируемые важные сельскохозяйственные характеристики. Полученные сведения помогают лучше понять генетическую основу агрономически важных признаков твёрдой пшеницы, что позволяет их использовать для маркер-опосредованного отбора (Jamil et al., 2019). Применение GWAS в сочетании с молекулярными маркерами открывает новые перспективы для понимания генетической основы

важных признаков и может значительно ускорить реализацию селекционных программ (Juliana et al., 2019). Маркеры, ассоциированные с QTLs, должны быть валидированы у генотипов, различающихся по происхождению и проявлению признаков, что обеспечивает надёжность их использования в программах молекулярной селекции (Kumar et al., 2024). Анализ 30 SSR-маркеров, связанных с содержанием железа, цинка и белка в зерне у 56 генотипов двузернянки, способствовал подтверждению семи из них, включая Xgwm271 и Xbarc67, которые объясняли до 72,8% фенотипической изменчивости. Применение данных маркеров позволяет отбирать сорта, которые характеризуются повышенным содержанием микроэлементов и улучшенными показателями продуктивности (Kumar et al., 2024).

Таким образом, генетическое разнообразие *T. dicocum* и его дикого предка *T. dicoccoides* представляет собой универсальный источник ценных аллелей для селекции как самой полбы, так и культурных видов пшеницы – твёрдой *T. durum* и мягкой *T. aestivum*. Наибольшее практическое значение данные генетические ресурсы имеют для интрогрессии генов, контролирующей устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам, а также признаков, определяющих качество и питательную ценность зерна. Благодаря использованию молекулярных маркеров и геномных исследований возможно детальное изучение генетического разнообразия *T. dicocum*. Эти технологии позволяют селекционерам с большей точностью осуществлять подбор родительских форм, что приведет к созданию новых сортов, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессорам. Несмотря на значительный вклад, который молекулярные маркеры и геномные исследования могут внести в повышение урожайности и обеспечение населения продовольствием, эти технологии малодоступны селекционерам в нашей стране. Совокупность широкого применения существующих и развитие новых методов генотипирования, при свободном доступе к полным ДНК последовательностям, позволяют более эффективно изучать молекулярные механизмы, лежащие в основе формирования агрономических признаков.

Заключение

Полба, как один из редких видов пшеницы, приобретает актуальность в современных исследованиях и сельском хозяйстве. Генетические ресурсы полбы, в основном представленные в коллекциях, предоставляют уникальные возможности для изучения ее разнообразия и селекционного потенциала.

Современные геномные технологии, в частности секвенирование генома, полногеномный анализ ассоциаций, молекулярные маркеры, технологии редактирования генов и развитие биоинформатики позволяют более эффективно выявлять и отбирать гены, связанные с важными признаками. К таким признакам относятся устойчи-

вость к неблагоприятным условиям, например, к засухе и болезням, качество и питательная ценность зерна, которые способствуют повышению продуктивности и адаптивности современных сортов. Высокая питательная ценность зерна, богатое содержание в нем белков, клетчатки и антиоксидантов делают полбу перспективным источником здорового питания и важным фактором в профилактике хронических заболеваний человека. Полба также является интересным объектом для изучения эволюции пшеницы и этапов ее одомашнивания. Благодаря сохранению генетических вариантов и аллелей, утерянных в современных сортах твердой и мягкой пшеницы, полба является ценным источником для расширения генетического потенциала культурных растений. Геномные исследования полбы, включая расшифровку ее генома, существенно продвинули наше понимание процессов доместикиции и селекции. Полученные данные будут иметь огромное значение для создания более продуктивных и устойчивых к глобальным экологическим изменениям сортов пшеницы.

References/Литература

- Al Khanjari S., Hammer K., Buerkert A., Roder M.S. Molecular diversity of Omani wheat revealed by microsatellites: I. Tetraploid landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007;54:1291-1300. DOI: 10.1007/s10722-006-9125-1
- Arzani A. Emmer (*Triticum turgidum* spp. *dicocum*) Flour and Breads. In: V.R. Preedy, R.R. Watson, V.B. Patel (eds). *Flour and breads and their fortification in health and disease prevention*. Elsevier; 2011. Ch. 7. p. 67-78. DOI: 10.1016/B978-0-12-380886-8.10007-8
- Arzani A. Emmer (*Triticum turgidum* ssp. *dicocum*) flour and bread. In: Preedy V.R., Watson R.R. (eds). *Flour and breads and their fortification in health and disease prevention*. 2nd ed. Cambridge: Academic Press; 2019. Ch. 7. p.89-98.
- Avni R., Nave M., Barad O., Baruch K., Twardziok S., Gundlach H., Hale I., Mascher M., Spannagl M., Wiebe K., Jordan K., Golan G., Deek J., Ben-Zvi B., Himmelbach A., MacLachlan R.P., Sharpe A.G., Fritz A., Ben-David R., Budak H., Fahima T., Korol A., Faris J.D., Hernandez A., Mikel M.A., Levy A.A., Steffenson B., Maccaferri M., Tuberosa R., Cattivelli L., Faccioli P., Ceriotti A., Kashkush K., Pourkheirandish M., Komatsuda T., Eilam T., Sela H., Sharon A., Ohad N., Chamovitz D.A., Mayer K.F.X., Stein N., Ronen G., Peleg Z., Pozniak C.J., Akhunov E.D., Distelfeld A. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. *Science*. 2017;357(6346):93-97. DOI: 10.1126/science.aan0032
- Badaeva E.D., Keilwagen J., Knüpffer 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
- Bencze S., Makádi M., Aranyos T.J., Balla K., Bartók B., Varga B., Berzsenyi Z., Bedő Z. Re-introduction of ancient wheat cultivars into organic agriculture – emmer and einkorn cultivation experiences under marginal conditions. *Sustainability*. 2020;12(4):1584. DOI: 10.3390/su12041584
- Biradar S.S., Yashavanthakumar K.J., Navathe S., Reddy U.G., Baviskar V.S., Gopalareddy K., Lamani K., Desai S.A. Dicocum wheat: current status and future perspectives. In: P.L. Kashyap, V. Gupta, O.P. Gupta, R. Sendhil, K. Gopalareddy, P. Jasrotia, G.P. Singh (eds). *New Horizons in Wheat and Barley Research. Crop Protection and Resource Management*. 1st ed. Singapore: Springer; 2022. Ch. 21. p.531-563. DOI: 10.1007/978-981-16-4449-8_21

- Bordoni A., Danesi F., Dardevet D., Dupont D., Fernandez A.S., Gille D., dos Santos C.N., Pinto P., Re R., Rémond D., Shahar D.R., Vergères G. Ancient wheat and health: a legend or the reality? A review on KAMUT khorasan wheat. *International Journal of Food Sciences & Nutrition*. 2017;68(3):278-286. DOI: 10.1080/09637486.2016.1247434
- Cabas-Lühmann P., Arriagada O., Matus I., Marcotuli I., Gadaleta A., Schwember A.R. Comparison of durum with ancient tetraploid wheats from an agronomical, chemical, nutritional, and genetic standpoints: a review. *Euphytica*. 2023;219(6):61. DOI: 10.1007/s10681-023-03188-z
- Christopher A., Sarkar D., Zwinger S., Shetty K. Ethnic food perspective of North Dakota common emmer wheat and relevance for health benefits targeting type 2 diabetes. *Journal of Ethnic Foods*. 2018;5(1):66-74. DOI: 10.1016/j.jef.2018.01.002
- Cooper R. Re-discovering ancient wheat varieties as functional foods. *Journal of traditional and complementary medicine*. 2015;5(3):138-143. DOI: 10.1016/j.jtcme.2015.02.004
- Dhanavath S., Prasada Rao U.J.S. Nutritional and nutraceutical properties of *Triticum dicoccum* wheat and its health benefits: An overview. *Journal of Food Science*. 2017;82(10):2243-2250. DOI: 10.1111/1750-3841.13844
- Domb K., Keidar D., Yaakov B., Khasdan V., Korol A.B., Kashkush K. Transposable elements generate population-specific insertional patterns and allelic variation in genes of wild emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*). *BMC plant biology*. 2017;17(1):1-16. DOI: 10.1186/s12870-017-1134-z
- Dorofeev V.F., Yakubtsiner M.M., Rudenko M.I. et al. Wheats of the world. Leningrad: Kolos; 1976. [in Russian] (Пшеницы мира/ В.Ф. Дорофеев, М.М. Якубцинер, М.И. Руденко [и др.]. Ленинград: Колос; 1976).
- Ehsanzadeh P., Vaghar M., Roushanzamir V. Persistent indifference of emmer wheats grain yield and physiological functions to nitrogen supply: evidence from two irrigation regimes and dryland conditions. *International Journal of Plant Production*. 2021;15:391-405. DOI: 10.1007/s42106-021-00143-7
- Faris J.D. Wheat domestication: key to agricultural revolutions past and future. In: R. Tuberosa, A. Graner, E. Frison (eds). *Genomics of Plant Genetic Resources. Vol. 1. Managing, sequencing and mining genetic resources*. Dordrecht: Springer; 2014. p.439-464. DOI: 10.1007/978-94-007-7572-5_18
- Feldman M., Kislev M.E. Domestication of emmer wheat and evolution of free-threshing tetraploid wheat. *Israel Journal of Plant Sciences*. 2007;55(3-4):207-221. DOI: 10.1560/IJPS.55.3-4.207
- Fisenko A.V., Dragovich A.Y. Origin, genetic diversity, and migration routes of cultivated emmer *Triticum dicoccum*. *Russian Journal of Genetics*. 2024;60(4):421-432. DOI: 10.1134/S1022795424040069
- Gilev S.D., Tsybalenko I.N., Meshkova N.V., Filippova E.A., Kozlova T.A. The yield of spelt and technological quality of grain depending on methods of cultivation. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2017;(5):12-16. [in Russian] (Гилев С.Д., Цымбаленко И.Н., Мешкова Н.В., Филиппова Е.А., Козлова Т.А. Урожайность полбы и технологические качества зерна в зависимости от приемов возделывания. *Аграрный вестник Урала*. 2017;(5):12-16). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/urozhaynost-polby-i-tehnologicheskie-kachestva-zerna-v-zavisimosti-ot-priemov-vozdelyvaniya> [дата обращения: 13.08.2025].
- Golovnina K.A., Blinov A.G., Mayorov V.I., Watanabe N., Goncharov N.P. Expression analysis of *Q* gene, controlling of the important domestication and breeding wheat traits. *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(4):172-175. [in Russian] (Головнина К.А., Блинов А.Г., Майоров В.И., Ватанабе Н., Гончаров Н.П. Анализ экспрессии гена *Q*, контролирующего ряд важных признаков пшениц, включенных в процессе доместикации селекции. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(4):172-175). DOI: 10.18699/LettersVJ2021-7-22
- Grover A., Sharma P.C. Development and use of molecular markers: past and present. *Critical reviews in biotechnology*. 2016;36(2):290-302. DOI: 10.3109/07388551.2014.959891
- Haas M., Schreiber M., Mascher M. Domestication and crop evolution of wheat and barley: Genes, genomics, and future directions. *Journal of integrative plant biology*. 2019;61(3):204-225. DOI: 10.1111/jipb.12737
- Job A., Botigue L. Genomic analysis of emmer wheat shows a complex history with two distinct domestic groups and evidence of differential hybridization with wild emmer from the western Fertile Crescent. *Vegetation History and Archaeobotany*. 2023;32:545-558. DOI: 10.1007/s00334-022-00898-7
- Jamil M., Ali A., Gul A., Ghafoor A., Napar A.A., Ibrahim A.M.H., Naveed N.H., Yasin N.A., Mujeeb-Kazi A. Genome-wide association studies of seven agronomic traits under two sowing conditions in bread wheat. *BMC plant biology*. 2019;19:1-18. DOI: 10.1186/s12870-019-1754-6
- Juliana P., Poland J., Huerta-Espino J., Shrestha S., Mondal S., Crossa J., Crespo-Herrera L., Toledo F.H., Govindan V., Mondal S., Kumar U., Bhavani S., Singh P.K., Randhawa M.S., He X., Guzman C., Dreisigacker S., Rouse M.N., Jin Y., Pérez-Rodríguez P., Montesinos-López O.A., Singh D., Rahman M.M., Marza F., Singh R.P. Improving grain yield, stress resilience and quality of bread wheat using large-scale genomics. *Nature genetics*. 2019;51(10):1530-1539. DOI: 10.1038/s41588-019-0496-6
- Katamadze A., Vergara-Díaz O., Uberegui E., Yoldi-Achalandabaso A., Araus J.L., Vicente R. Evolution of wheat architecture, physiology, and metabolism during domestication and further cultivation: Lessons for crop improvement. *The Crop Journal*. 2023;11(4):1080-1096.
- Khmeleva E.V., Korolev D.N., Penkova Yu.V. Study of quality of grain spelt and development method of bread on the basis of its. In: *Production and processing of agricultural products: quality and safety management: Collection of materials of the IV International scientific and practical conference (Proizvodstvo i pererabotka sel'skokhozyaystvennoy produktsii: menedzhment kachestva i bezopasnosti); 2016 May 17-18; Voronezh, Russia*. Voronezh: Voronezh SAU; 2026. p.174-178. [in Russian] (Хмелева Е.В., Королев Д.Н., Пенкова Ю.В. Изучение показателей качества зерна полбы и разработка способа производства хлеба на его основе. В кн.: *Производство и переработка сельскохозяйственной продукции: менеджмент качества и безопасности; 17-18 мая 2016 г.; Воронеж, Россия*. Воронеж: Воронежский ГАУ; 2016. С.174-178).
- Kiran K.M., Pavithra K., Suma S.B. A study of defensive enzymes against leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks) infection and molecular screening for leaf rust resistant genes in dicoccum wheat (*Triticum dicoccum*) genotypes. *International Journal of Agricultural Science and Research (IJASR)*. 2019;9(4):69-84.
- Kobylyansky V.D., Surin N.A., Popova N.M. The agrobiological evaluation of samples spelt in conditions Krasnoyarsk forest steppe. *Fundamental research*. 2013;(10-3):601-605. [in Russian] (Кобылянский В.Д., Сурин Н.А., Попова Н.М. Агробиологическая оценка образцов голозерной полбы в условиях Красноярской лесостепи. *Фундаментальные исследования*. 2013;(10-3):601-605).
- Kryukova E.V., Leiberova N.V., Likhacheva E.I. Study of the chemical composition of emmer wheat flour. *Bulletin of the South Ural State University. Series: Food and Biotechnology*. 2014;2(2):75-81. [in Russian] (Крюкова Е.В., Лейберова Н.В., Лихачева Е.И. Исследование химического состава полбяной муки. *Вестник ЮУрГУ. Серия: Пищевые и биотехнологии*. 2014;2(2):75-81).
- Kumar R., Biradar S.S., Patil M.K., Desai S.A., Krishnappa G., Jaggal L., Hanchinal R.R., Mirajkar K.K., Fyroy U., Ram S. Validation of quantitative trait loci for biofortification traits and variability research on agro-morphological, physiological, and quality traits in dicoccum wheat (*Triticum dicoccum* Schrank.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2024;72(1):187-199. DOI: 10.1007/s10722-024-01973-w
- Kurkiev U.K. The origin of the light threshing of the spike character in genus *Triticum*. In: *Botany in the Modern World: Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the Conference 'Botany in the Modern World (Botanika v sovremennom mire: trudy XIV S'yezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii); 2018 June 18-23; Makhachkala, Russia*. Makhachkala: ALEF; 2018. Vol. 2. p.378-380. [in Russian] (Куркиев У.К. К происхождению легкого обмола в роде *Triticum*. В кн.: *Ботаника в современном мире: труды XIV Съезда Русского ботанического общества*

- и конференции; 18–23 июня 2018 г.; Махачкала, Россия. Махачкала: АЛЕФ; 2018. Т. 2. С.378-380).
- Lachman J., Orsák M., Pivec V., Jirů K. Antioxidant activity of grain of emmer (*Triticum monococcum* L.), emmer (*Triticum dicoccum* Schuebl [Schrank]) and spring wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Plant, Soil and Environment*. 2012;58(1):15-21. DOI: 10.17221/300/2011-PSE
- Li W., Gill B.S. Multiple genetic pathways for seed shattering in the grasses. *Functional & Integrative Genomics*. 2006;6(4):300-309. DOI: 10.1007/s10142-005-0015-y
- Liu W., Maccaferri M., Chen X., Laghetti G., Pignone D., Pumphrey M., Tuberosa R. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of stripe rust resistance loci in emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*). *Theoretical and Applied Genetics*. 2017;130:2249-2270. DOI: 10.1007/s00122-017-2957-6
- Longin C.F.H., Ziegler J., Schweiggert R., Koehler P., Carle R., Würschum T. Comparative study of hulled (einkorn, emmer, and spelt) and naked wheats (durum and bread wheat): agronomic performance and quality traits. *Crop Science*. 2016;56(1):302-311. DOI: 10.2135/cropsci2015.04.0242
- Luo M.-C., Yang Z.-L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Dvorak J. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;114:947-959. DOI: 10.1007/s00122-006-0474-0
- Matsuoka Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. *Plant and Cell Physiology*. 2011;52(5):750-764. DOI: 10.1093/pcp/pcr018
- Melese B., Satheesh N., Fanta S.W., Neme K., Tola Y.B., Shiferaw B. Nutritional, Functional, Physical, and Microstructural Properties of Ethiopian Emmer Wheat (*Triticum dicoccum* L.) Varieties as Affected by Growing Seasons and Grain Types (Hulled and Dehulled). *Journal of Food Quality*. 2022;49:3270. DOI: 10.1155/2022/9493270
- Mitrofanova O.P., Khakimova A.G. New genetic resources in wheat breeding to increase protein content in grain. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):545-554. [in Russian] (Митрофанова О.П., Хакимова А.Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(4):545-554). DOI: 10.18699/VJ16.177
- Monjot N., Amiot M. J., Fleurentin J., Morel J. M., Raynal S. Clinical evidence of the benefits of phytonutrients in human healthcare. *Nutrients*. 2022;14(9):1712. DOI: 10.3390/nu14091712
- Nevo E. *Triticum*. In: C. Kole (ed.) *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Cereals*. Berlin, Heidelberg: Springer; 2011. p.407-456. DOI: 10.1007/978-3-642-14228-4_10
- Özkan H., Willcox G., Graner A., Salamini F., Kilian B. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2011;58:11-53. DOI: 10.1007/s10722-010-9581-5
- Padulosi S., K. Hammer K., J. Heller J. (eds). Hulled wheats. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute; 1996. Available from: https://www.researchgate.net/publication/365427683_Hulled_wheats_Padulosi_et_al_1996 [accessed Nov. 10, 2025].
- Peng J., Sun D., Nevo E. Wild emmer wheat, '*Triticum dicoccoides*', occupies a pivotal position in wheat domestication process. *Australian Journal of Crop Science*. 2011;5(9):1127-1143.
- Rasheed A., Mujeeb-Kazi A., Ogbonnaya F. C., He Z., Rajaram S. Wheat genetic resources in the post-genomics era: promise and challenges. *Annals of Botany*. 2018;121(4):603-616. DOI: 10.1093/aob/mcx148
- Ren J., Chen L., Sun D., You F.M., Wang J., Peng Y., Nevo E., Beiles A., Sun D., Luo M.-C., Peng J. SNP-revealed genetic diversity in wild emmer wheat correlates with ecological factors. *BMC evolutionary biology*. 2013;13(1):1-15. DOI: 10.1186/1471-2148-13-169
- Saleh M.M. Stress breeding of neglected tetraploid primitive wheat (*Triticum dicoccum*, *Triticum carthlicum* and *Triticum polonicum*). *Current botany*. 2020;11:99-110. DOI: 10.25081/cb.2020.v11.6100
- Shaban A. S., Arab S. A., Basuoni M. M., Abozahra M. S., Abdelkawy A. M., Mohamed M.M. SCoT, ISSR, and SDS-PAGE investigation of genetic diversity in several Egyptian wheat genotypes under normal and drought conditions. *International Journal of Agronomy*. 2022. DOI: 10.1155/2022/7024028
- 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):547-555. DOI: 10.1534/genetics.105.044727
- Smekalova T.N., Kobylansky V.D. A new subspecies of wheat: *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. *Proceedings of applied botany, genetics and breeding*. 2019;180(4):148-151. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Кобылянский В.Д. Новый подвид пшеницы *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):148-151). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-148-151
- Smirnov O., Karpets L.-A., Zinchenko A., Kovalenko M., Taran N. Changes of morphofunctional traits of *Triticum aestivum* and *Triticum dicoccon* seedlings caused by polyethylene glycol-modeling drought. *Journal of Central European Agriculture*. 2020;21(2):268-274. DOI: 10.5513/JCEA01/21.2.2341
- State Register of selection achievements approved for use. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). Москва; 2023). URL: <https://reestr.gossortf.ru/> [дата обращения: 11.10.2025].
- Tagimanova D. S., Novakovskaya A. P., Uvashov A. O., Khapilina O. N., Kalendar R. N. Use of retrotransposon markers for analysing the genetic diversity of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*). *Biotechnology. Theory and Practice*. 2015;(4):28-37. DOI: 10.11134/btp.4.2015.4
- Taranto F., Esposito S., Fania F., Sica R., Marzario S., Logozzo G., Gioia T., De Vita P. Breeding effects on durum wheat traits detected using GWAS and haplotype block analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1206517. DOI: 10.3389/fpls.2023.1206517
- Teklu Y., Hammer K., Röder M.S. Simple sequence repeats marker polymorphism in emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank): Analysis of genetic diversity and differentiation. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007;54:543-554. DOI: 10.1007/s10722-006-0011-7
- Titov V.S. Europe during the lithic and bronze ages in the history of Europe (Yevropa v kamennyi i bronzovyi veka v istorii Yevropy). Moscow: Nauka; 1988. p.47-124. [in Russian] (Титов В.С. Европа в каменный и бронзовый века в истории Европы. Москва: Наука; 1988. С.47-124).
- Ullah S., Bramley H., Daetwyler H., He S., Mahmood T., Thistlethwaite R., Trethowan R. Genetic contribution of emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank) to heat tolerance of bread wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:1529. DOI: 10.3389/fpls.2018.01529
- Vavilov N.I. Origin and geography of cultivated plants (Proiskhozhdenie i geografiya kul'turnykh rastenii). Leningrad: Nauka, Leningrad branch; 1987. [in Russian] (Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение; 1987).
- Watanabe N., Ikebata N. The effects of homoeologous group 3 chromosomes on grain colour dependent seed dormancy and brittle rachis in tetraploid wheat. *Euphytica*. 2000;115:215-220. DOI: 10.1023/A:1004066416900
- Xie W., Nevo E. Wild emmer: genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement. *Euphytica*. 2008;164:603-614. DOI: 10.1007/s10681-008-9703-8
- Younis A., Ramzan F., Ramzan Y., Zulfiqar F., Ahsan M., Lim K. B. Molecular markers improve abiotic stress tolerance in crops: a review. *Plants*. 2020;9(10):1374. DOI: 10.3390/plants9101374
- Zamaratskaia G., Gerhardt K., Wendin K. Biochemical characteristics and potential applications of ancient cereals – an underexploited opportunity for sustainable production and consumption. *Trends in Food Science & Technology*. 2021;107:114-123. DOI: 10.1016/j.tifs.2020.12.006
- Zhu T., Wang L., Rodriguez J.C., Deal K.R., Avni R., Distelfeld A., McGuire P.E., Dvorak J., Luo M.C. Improved genome sequence of wild emmer wheat Zavitan with the aid of optical maps. *G3*:

Информация об авторах

Кристина Александровна Федорова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, k.fedorova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7150-2396>

Татьяна Евгеньевна Старовойтова, аспирант, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, t.starovojtova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-8085-9696>

Наталья Альбертовна Швачко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Information about the authors

Kristina A. Fedorova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, k.fedorova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7150-2396>

Tatyana E. Starovoitova, Postgraduate Student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, t.starovojtova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-8085-9696>

Nataliya A. Shvachko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 12.11.2025; одобрена после рецензирования 22.12.2025; принята к публикации 24.12.2025.

The article was submitted on 12.11.2025; approved after reviewing on 22.12.2025; accepted for publication on 24.12.2025.