

УДК 581.527.2:581.9 (235.21)

В. И. Авдеев

Молекулярно-биологические аспекты ареаловедения видов злаков подтрибы пшеницевых

На основе данных по иммунохимическому изучению маркёров запасных белков семян даётся новая концепция формирования ареалов у ряда видов злаков подтрибы пшеницевых (*Triticinae Trin. et Griseb.*).

Ключевые слова: вид подтрибы пшеницевых, геном, кариотип, история ареала.

В семействе злаков (*Poaceae Barnh.*) в трибе пшеницевых (*Triticeae Dum.*) важное место принадлежит подтрибе пшеницевых (*Triticinae Trin. et Griseb.*), содержащей ценные для человека растения (пшеница, эгилопс, пырей, житняк и др.). В научной литературе [1, 2] имеются сведения о родственных связях видов этих растений, возникших в процессе их интрогрессивной гибридизации. Эти сведения, полученные на основе иммунохимических маркёров запасных белков семян (ИМ), обычно используют для селекционных целей, однако очевидно, что с их помощью возможно восстанавливать историю древних ареалов этих растений. Необходимые сведения о современных ареалах изучаемых видов злаков (табл. 1) приводятся по монографии Н. Н. Цвелёва [3].

Анализ родов злаков целесообразно начать с дикорастущих видов рода *Triticum*, имеющих диплоидный набор хромосом ($2n = 14$) и являющихся одними из древних злаков [4]. Анализ генома пшениц проясняет многое в эволюции трибы *Triticeae* и в гибридизационных процессах, идущих внутри злаков (табл. 1). Этими важными для анализа видами являются пшеница Урарту (*Triticum urartu Thum. ex Gandil.*; геном A^u) и пшеница беотическая, или однозернянка дикая, таудар (*Triticum boeoticum Boiss.*; геном A^b). Первый вид относится к типовому древнему подроду *Triticum*, второй вид — к более молодому подроду *Boeoticum Migusch. et Dorof.* [5]. Правда, в системе Н. Н. Цвелёва [3] оба эти вида пшеницы относятся к одной секции пшениц-однозернянок (*Monococcon Dum.*). Таким образом, эта система не отражает их генетических различий. При изучении ИМ у злаков и выявлении сходных геномов у их разных родов и видов [1, 2] всегда встаёт вопрос о том, за счёт какого механизма появилось это генетическое сходство? Возможны два ответа: первый — за счёт древнего происхождения от общих для пшеницевых предков; второй — за счёт интрогрессий генов, т.е. обмена геномным материалом в процессе гибридизации таксонов. Полагают, что имело место то и другое [1]. Но анализ этого сходства геномов показывает следующее. Первое — предполагаемые предковые белки (антигены V^1 , V^{sp} и D [1, 2]) отсутствуют у диплоидных пшениц Урарту и беотической, ставших основой для появления в дальнейшем тетраплоидных и гексаплоидных видов пшеницы и эгилопса. Второе — у диплоидного пырея удлиненного [*Elytrigia elongata (Host) Nevski*] присутствуют, а у него же, но в тетраплоидном состоянии ($2n = 28$) совсем отсутствуют ИМ диплоидных пшениц. Это возможно лишь в том случае, когда пространственно разобщённые популяции *Elytrigia elongata* соответственно вступали или, наоборот, не вступали в гибридизацию с древними видами диплоидных *Triticum*. Общность же происхождения родов и видов пшеницевых, конечно же, существует. Однако локальное наличие у них тех или иных ИМ указывает не на предковые, а на интрогрессивные признаки, возникшие путём местных гибридизационных процессов между родами злаков.

© Авдеев В. И., 2013

Природный ареал эгилопса (*Aegilops L.*) охватывает в основном зону Альпийско-Гималайского горного пояса (АГГП) Евразии, однако заходит на север Африки. В Евразии этот род расселён до востока Тянь-Шаня. Виды дикорастущей пшеницы также приурочены к АГГП, но обладают более южным ареалом. Есть мнение, что виды пшеницы — это лишь часть ареала эгилопса [6]. Однако из данных по ИМ отчётливо видно, что у древних диплоидных пшениц нет общих маркёров с эгилопсами, как и с другими родами пшеницевых. Эти общие маркёры появляются лишь только у культивируемых тетраплоидных и гексаплоидных пшениц, являющихся, действительно, гибридами, возникшими с участием видов пшеницы и эгилопса. В то же время у видов эгилопса может присутствовать ряд маркёров, показывающих на их связь с пшеницами типа *Triticum urartu* (за счёт наличия генов древнего генома A^u). Так, вид *Triticum urartu* сейчас произрастает на весьма малой территории, от Южного Закавказья (Передняя Азия) до востока Малой Азии (Турция). Вид же *Triticum boeoticum* (с более молодым геномом A^b) растёт не только на этой территории, но и по всему Закавказью, а также в Крыму и Средиземноморье. Тогда как, например, у эгилопса Тауша (*Aegilops tauschii Coss. s.l.*; $2n = 14, 28$), могущего отчасти иметь гены *Triticum urartu*, ареал обширный — от запада и до востока АГГП (в том числе Крым, Кавказ и Закавказье, Малая и Средняя Азия, Гималаи).

Из этих данных можно сделать следующие выводы. Во-первых, род пшеница, чтобы передать гены роду эгилопс, должен существовать заранее, т.е. род *Triticum* древнее рода *Aegilops*. Если и объединять эти роды, то эгилопс входит в род пшеница. Во-вторых, более молодой вид *Triticum boeoticum* [5] явно возник за пределами Закавказья, например на территории от Крыма до Средиземноморья (т.е. на западе бывшей ОДС). В-третьих, гибридизация этих родов (по типу *Triticum urartu* × *Aegilops tauschii*) не могла произойти в Закавказье, ибо тогда гены эгилопса заимела бы и древняя пшеница. Поэтому, в-четвёртых, более древняя пшеница и более молодой эгилопс ранее имели географически разные ареалы: пшеница на западе ОДС, эгилопс — в восточной части ОДС. На древний восточный ареал *Aegilops* указывает наличие у растущего в Северной Америке [6] пырейника пшеницевидного (*Elymus triticoides L.*; $2n = 28$) ИМ от эгилопса Тауша, имеющего восточный ареал в АГГП. Из этих же данных можно, в-пятых, заключить, что ранее виды пшеницы росли в Евразии намного севернее, где передали видам эгилопса (типа *Aegilops tauschii*) свои гены, но потом ареал древней диплоидной пшеницы на севере резко сократился. В итоге на севере исчезли гибридные популяции пшеницы, а у эгилопса, менее подверженного вымиранию, сохранились древние её гены, маркирующие тем самым былую генетическую связь пшеницы и эгилопса.

Виды пырея делят на две группы. Есть виды, не скрещивающиеся с мягкой пшеницей, например эндемичный пырей Тавра [*Elytrigia tauri (Boiss. et Bal.) Tzvel.*; $2n = 28$], произрастающий, по данным Н. Н. Цвелёва [3], на востоке Большого Кавказа, в Талыше (крайний юго-запад Прикаспия) и в Киликийском Тавре (Турция, северо-восток Средиземноморья). Судя по ИМ, этот вид возник только на основе диплоидного пырея ковылелистного [*Elytrigia stipifolia (Czern. ex Nevski) Nevski s.l.*; $2n = 14, 28$; геном S], имеющего ареал от Поволжья, Дона и Крыма до западной и центральной частей Большого Кавказа. Тетраплоидный пырей Тавра обладает явно реликтовым ареалом. Судя по наличию того же генома S , гены от *Elytrigia stipifolia* имеет изученный гексаплоидный пырей ползучий [*Elytrigia repens (L.) Nevski s.l.*; $2n = 28$, от 42 до 58], однако он также содержит гены от диплоидной пшеницы с молодым геномом A^b (возможно, ещё и гены от полиплоидных видов эгилопса). Известно, что пырей ползучий обладает огромным ареалом, произрас-

тая на лугах (в том числе солонцеватых), лесных полянах, песках и галечниках, часто и как сорняк. Растёт он также среди кустарников, на склонах, осыпях и т.д. почти по всем районам Евразии (включая Памир, весь Кавказ), но в Северной Америке он может быть заносным. Однако же сам вид-донор *Elytrigia stipifolia* не является генетически «чистым», он имеет гены диплоидных пшениц (геном A^b) и эгилопсов (геном B^1). Можно было бы думать, что упомянутый выше пырей ползучий имеет гены генома A^b именно за счёт его гибридизации с *Elytrigia stipifolia*, но пырей ползучий не содержит, как полагаюсь бы в таком случае, попутных генов от эгилопса (геном B^1).

Помимо пыреев Тавра, ковылелистного, ползучего, с мягкой пшеницей не скрещивается также пырей удлинённый [*Elytrigia elongata* (Host) Nevski; $2n = 14, 28$, от 56 до 70] и целый ряд других видов пырея [1]. Как уже отмечалось, в геноме тетраплоидного *Elytrigia elongata*, в отличие от него же, но диплоидного, вовсе нет генов диплоидных пшениц, однако у этого пырея-тетраплоида присутствуют гены эгилопса Тауша (геном D), возможно, также и гены других видов эгилопса. Пырей удлинённый обладает ареалом от Средиземноморья, юга Восточной Европы, Крыма, всего Кавказа, доходящим до Передней, частично Малой и Средней Азии. В итоге видим, что диплоидный вид *Elytrigia elongata*, как и диплоидный вид-донор *Elytrigia stipifolia*, также «нечистый», а оба эти вида имеют интрогрессивные гены от рода *Aegilops* (геномы B^1, D) и (или) от молодых видов рода *Triticum* (геном A^b). Из этого следует, что пырей моложе рода эгилопс, а тем более моложе рода пшеница.

Из других видов пырея, скрещивающихся с мягкой пшеницей, можно выделить вид-донор пырей ситниковый [*Elytrigia juncea* (L.) Nevski; $2n = 14, 28, 42$; геном J]. Растёт он на приморских песках, ракушечниках от юга Европы ($2n = 14$) до Средней и Северной Европы, занесён в Северную Америку. Интересно, что этот пырей на юге своего ареала в диплоидном состоянии имеет гены от эгилопса Тауша и пшеницы с геномом A^b , а на севере его полиплоиды уже содержат гены всех древних диплоидных пшениц и эгилопсов. Это значит, во-первых, что и вид пырей ситниковый генетически тоже «нечистый», а во-вторых, как сказано выше, что древние пшеницы раньше произрастали намного севернее, т.е. ныне они имеют резко реликтовый ареал. Гены генома J частично выражены у вышеназванного *Elytrigia elongata* ($2n = 56, 70$, эти популяции имеют широкий ареал в Евразии), у гексаплоидных подвидов пырея среднего [*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski s.l.] — близких подвидов пырей волосоносный [*Elytrigia intermedia* ssp. *trichophora* (Link) A. et D. Löve; $2n = 28, 42$] и собственно пырей средний [*Elytrigia intermedia* ssp. *intermedia*; $2n = 28, 42, 43$] — с огромным ареалом в Евразии, от равнинной, холмистой, горной Средней Европы до гор АГГП, в том числе до Гималаев. Кроме того, три названных последними таксона пырея имеют гены от всех древних видов пшеницы и эгилопса. В отличие от них у пырея дернистого [*Elytrigia caespitosa* C. Koch Nevski s.l.; $2n = 14, 28, 42, 70$] в диплоидном состоянии есть от пшениц только гены древнего генома A^u (т.е. получены от вида *Triticum urartu*), однако присутствуют также гены эгилопсов. Ареал пырея дернистого в основном охватывает районы западной части АГГП (почти всё Закавказье и соседние районы Передней и Малой Азии, растёт в Крыму, указан на востоке для Центрального Копетдага и даже Гималаев). Этот вид, по-видимому, один из древних в роде пырей, своим геномом маркирующий в Закавказье древнейший ареал пшеницы Урарту, а его интрогрессии с видами эгилопса — это уже более молодое эволюционное явление. В итоге видим, что диплоидные древние виды *Triticum urartu*, *Triticum boeoticum*, виды *Elytrigia elongata*, *Elytrigia caespitosa* могли возникнуть на западе ОДС.

Таблица 1

Генетико-биогеографическая характеристика изученных видов злаков подтрибы пшеницевых

Название вида, его кариотип	Формула генома вида		Ареал вида и условия произрастания
	базовая	донора	
1	2	3	4
<i>Triticum urartu</i> , 2n = 14	A ^u	нет	На каменистых и мелкозёмистых почвах в нижнегорье на юге Закавказья, вплоть до востока Малой Азии
<i>Triticum boeoticum</i> , 2n = 14	A ^b	нет	В тех же условиях, а также как сорняк почти по всему Закавказью, востоку Средиземноморья до севера Передней Азии (Иран), востока Малой Азии
<i>Aegilops tauschii</i> , 2n = 14	D	нет	В полупустынях, до среднегорья и сорно, от Крыма, по всему Кавказу, соседним районам Передней и Малой Азии до Гималаев на юге Центральной Азии, по северу Средней Азии и югу Казахстана
<i>Elytrigia elongata</i> , 2n = 14	E	A ^b	Солончаки, галечники, от юга Восточной Европы, почти по всему Кавказу, соседним районам Передней (до востока Копетдага в Туркменистане) и востока Малой Азии
<i>Elytrigia elongata</i> , 2n = 28	E	D	Там же, что и <i>Elytrigia elongata</i> , 2n = 14
<i>Elytrigia elongata</i> , 2n = 56, 70	E×J	(A ^b ×D) × (A ^u ×B ¹)	Там же, что и <i>Elytrigia elongata</i> , 2n = 14
<i>Elytrigia juncea</i> , 2n = 14	J	(A ^b ×D)	На приморских песках, ракушечниках на юге Европы (Крым, возможно, Балканы)
<i>Elytrigia juncea</i> , 2n = 42	J	(A ^b ×D) × (A ^u ×B ¹)	На приморских песках до севера Западной Европы, занесён в Северную Америку
<i>Elytrigia intermedia ssp. intermedia</i> , 2n = 42	J	(A ^b ×D) × (A ^u ×B ¹)	В степях, до нижнегорья, среди кустарников от Средней, Восточной, Южной Европы и Крыма, почти по всему Кавказу, по соседним районам Передней и Малой Азии до Гималаев, в горах на севере и частично на юге Средней Азии
<i>Elytrigia intermedia ssp. trichophora</i> , 2n = 42	J	(A ^b ×D) × (A ^u ×B ¹)	Приблизительно в тех же условиях и районах Евразии, что и предыдущий подвид пырея среднего
<i>Elytrigia caespitosa</i> , 2n = 14	B ¹	A ^u	На склонах гор, скалах, реже на осыпях до среднегорья по всему Закавказью и по соседним районам Передней (в том числе Копетдаг) и Малой Азии, указан также для Крыма (юг Европы), Гималаев
<i>Elytrigia geniculata ssp. ferganensis</i> , 2n = 14	S	нет	В тех же условиях, но только на севере, изредка до юга Средней Азии (Гиссаро-Дарваз), на юго-востоке Казахстана (до Джунгаро-Тарбагатайского района)
<i>Elytrigia tauri</i> , 2n = 28	S	нет	На скалах, каменистых склонах в среднем горном поясе лишь в Тальше (юго-восток Закавказья) и, чаще, в Киликийском Тавре (Турция, Передняя Азия)
<i>Elytrigia repens</i> , 2n = 42	S	A ^b	На лугах, песках, галечниках, часто сорно до среднегорья по всей Европе, Кавказу, Средней Азии и соседним районам Передней и Малой Азии до Сибири, Дальнего Востока, Восточной и севера Центральной Азии (Монголия), Гималаев, видимо, заносной в Северной Америке
<i>Elytrigia stipifolia</i> , 2n = 14	S	(A ^u ×B ¹)	На известняках, мелах, в степях до пояса среднегорья на юге Восточной Европы, в Крыму, почти по всему Кавказу
<i>Elymus fibrosus</i> , 2n = 28	S	(A ^b ×D)	На лугах, песках и галечниках рек, среди кустарников от севера Европы до Урала и Поволжья, запада Восточной Сибири

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
<i>Elymus caninus</i> , 2n = 28	S×E	(A ^b ×D)	В лесной зоне, до верхнего пояса гор от севера Европы до Крыма, весь Кавказ и соседние районы Передней и Малой Азии, до Восточной Сибири, на севере Средней Азии до Джунгаро-Тарбагатай, занесён в Северную Америку
<i>Elymus sibiricus</i> , 2n = 28	S×E	(A ^b ×D)	На песках, галечниках, лужайках, среди кустарников до среднегорья от севера до юга Восточной Европы, до Урала и всей Сибири, до севера и, реже, юга Средней Азии, севера Центральной и Восточной Азии, северо-запада Северной Америки
<i>Elymus canadensis</i> , 2n = 28	S×E	D	В прериях Северной Америки (Канада)
<i>Elymus triticoides</i> , 2n = 28	E	D	В субтропических степях на западе и юге Америки (США, штат Калифорния)
<i>Agropyron cristatum</i> , 2n = 14	Agr	S × (A ^u ×D)	В степях, на сухих лугах, песках, на лесных полянах, среди кустарников, на галечниках, каменистых склонах, скалах, до верхнего пояса гор, часто вдоль дорог и в населённых пунктах от Средней, Южной, Восточной Европы с Крымом, всего Кавказа и соседних районов Малой и Передней Азии до Средней Азии (с Памиром), Восточной Сибири, севера Центральной Азии (север Монголии, запад Джунгарии) и Восточной Азии, есть также в виде подвидов на севере Африки и в Пиренеях (Испания)
<i>Agropyron desertorum</i> , 2n = 28	Agr	S × (A ^u ×D)	В степях, на солонцах, на склонах гор до нижнегорья от юга Восточной Европы, Крыма, востока Кавказа, юга Западной Сибири, севера Средней Азии и до юго-востока Казахстана, указан даже для Гималаев
<i>Agropyron fragile</i> (= <i>Agropyron sibiricum</i>), 2n = 28	Agr	S × (A ^u ×D)	На песках, в песчаных степях и в полупустынях, вплоть до нижнегорья от юга Восточной Европы, севера Кавказа (Дагестан) и Восточного Закавказья (Апшерон), пустынь севера Средней Азии и до юга Западной Сибири, северной части Центральной Азии (Монголия, Джунгария, Кашгария)

Примечание. Знак «×» означает гибридность таксона, т.е. наличие в формуле генома полиплоидного вида целых (базовых) геномов других видов или же присутствие у изучаемого вида любой плоидности интрогрессивных генов видов-доноров.

Необходимо также сопоставить структуру ИМ у других близких родов — житняка и пырейника. Из видов житняка в условиях природы известен вид житняк ломкий, или сибирский (*Agropyron fragile* (Roht) Candargy; 2n = 14, 28), произрастающий на песках, в песчаных степях, в полупустынях и низкогорьях от Поволжья и Дона до Восточного Закавказья (Апшерон), северной части Средней Азии, до Западной Сибири и Центральной Азии (Монголия, Джунгария). Чрезвычайно обширный ареал имеется у житняка гребенчатого [*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.; 2n = 14, 28, 42], который охватывает Среднюю, Восточную и Южную Европу, все районы Кавказа, север Передней и Малой Азии, многие части Средней Азии, до Сибири, Центральной и Восточной Азии. В степях, на горных склонах, солонцах, до нижнего горного пояса от Поволжья и Дона, Южного Урала, востока Большого Кавказа до Западной Сибири, северных районов Средней Азии, Джунгарии и Монголии, даже до Гималаев известен житняк пустынный [*Agropyron desertorum* Fisch. ex Link; 2n = 28]. К этому же роду относят и житняк ферганский, но Н. Н. Цвелёв

[3] считает его пыреем ферганским [*Elytrigia geneculata ssp. ferganensis* (Drob.) Tzvel.; $2n = 14$]. Этот житняк (пырей) ферганский растёт в нижней части горного пояса только на севере Средней Азии и включает ареалом территорию Джунгарии (т.е. запад Центральной Азии). По ИМ гены древних *Triticum* (геном A^a), а также *Aegilops tauschii* (геном D), *Elytrigia stipifolia* (геном S) участвовали в генезисе житняков гребенчатого, пустынного, сибирского. Диплоидный житняк ферганский имеет только гены *Elytrigia stipifolia*, возможно, эгилопсов и этим стоит ближе, действительно, лишь к пырею (например, к пырею Тавра, растущему совсем на другом краю Евразии). Пырей ферганский, видимо, является древним видом с резко реликтовым ареалом. Как следует из приведённых данных [1, табл. 2], род житняк, имея геном *Agr*, не принимал никакого участия в становлении генофонда изученных родов пшеницевых. Житняк имеет огромный ареал, произрастает также в Австралии, Новой Зеландии [3].

В Евразии распространён вид пырейник сибирский (*Elymus sibiricus* L.; $2n = 28$) с ареалом от северной части Европы и Урала, через все районы Сибири, северную часть Средней Азии до Дальнего Востока, Центральной и Восточной Азии, северо-запада Северной Америки на лужайках, лесных полянах, песках, галечниках, до среднегорья. Пырейник собачий [*Elymus caninus* (L.) L.; $2n = 28$] растёт в лесной зоне и до верхнего горного пояса на столь же значительном ареале (Евразия, на её востоке — в основном до центральной части Восточной Сибири, до Северной Америки), а пырейник канадский (*Elymus canadensis* L.; $2n = 28, 42$) — вид из Северной Америки.

Нужно также отметить такие виды пырейника, как пырейник изменчивый [*Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s.l.; $2n = 28$] с огромным ареалом (Евразия с Памиром, Северная Америка), пырейник даурский (*Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb.; $2n = 28, 42$) с ареалом от Европы, востока АГГП (в том числе Памир) до Сибири, Дальнего Востока, Центральной и Восточной Азии, Гималаев, растущие в сходных экологических условиях; пырейник уральский [*Elymus uralensis* (Nevski) Tzvel.] с крупным ареалом в Евразии (включая Памир), имеющий ряд подвидов. Только северным ареалом (от севера Европы до западной части Восточной Сибири) обладает вид пырейник волокнистый [*Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel.; $2n = 28$]. В Северной Америке есть ещё несколько видов, среди них выше отмечен *Elymus triticoides*, имеющий ИМ от диплоидных видов *Aegilops tauschii* (геном D) и *Elytrigia elongata* (геном E). Однако у *Elymus dahuricus* гены генома D не выявлены [1]. Заметим, что *Elymus triticoides* не содержит генов пшеницы, хотя один из его предков, диплоидный *Elytrigia elongata*, как отмечалось выше, имеет гены от западного генома пшеницы беотической (A^b). Этот факт указывает на то, что, во-первых, *Elymus triticoides* — вид пырейника по генетическому происхождению, действительно, только восточный (североамериканский), не имевший ранее никакой связи с древними пшеницами из Евразии. Во-вторых, ареал западноевразийской *Triticum boeoticum* доходил (судя по ареалу *Elymus caninus*) не далее чем до центральной части Восточной Сибири (исходя из её экологии — и то лишь был только на её юге) и не доходил (судя по *Elytrigia elongata* с геномом A^b) до Центральной Азии. Виды пырейника различаются хромосомными мутациями [6], но это вовсе не является преградой для их гибридизации. По ИМ белков евразийские пырейники имеют гибридную связь с *Elytrigia elongata* (кроме пырейника волокнистого), с *Aegilops tauschii* (в том числе пырейники пшеницевидный и канадский из Северной Америки), слабую связь с пшеницами (геном A^b), но выраженную у пырейников канадского, волокнистого, собачьего и сибирского связь с *Elytrigia stipifolia*. Видимо, именно пырей ковылелистный обеспечивает косвенную слабую связь пырейников с геномом A^b более молодых пшениц.

М. Г. Попов [7] считал очень древним род *Elymus* (пырейник), называя его пыреем, но с латинским названием *Agropyron*. Это связано с отождествлением ряда видов родов пырей (*Elytrigia*), житняк (*Agropyron*), пырейник (*Elymus*) по причине их родства. Более того, многие виды подтрибы пшеницевых и даже некоторые виды рода колосняк (*Leymus*, подтриба ячменевоых) раньше считали и видами пшеницы. По мнению М. Г. Попова, древний пырейник [типа видов *Elymus fedtschenkoi* Tzvel. или *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.; $2n = 28$] после его гибридизации с представителями трибы бородачѣвниковых дал начало трибе ячменевоых и эгилопсам (триба пшеницевых) в начале третичного периода. Б. А. Быков [8] к этому же времени относил и формирование в степях Центральной Азии (Джунгария, Алтай, Монголия) видов рода *Elymus* и даже ковылей-волосатиков. Позднее он же [9] среди древнейших видов злаков указывал в этих восточноевразийских степях на колосняк китайский [*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.; $2n = 28$], имеющий только ареал от Западной Сибири, Центральной Азии до Дальнего Востока и Восточной Азии, и на житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), а диплоидный пырей эгилопсовидный [*Elytrigia strigosa* ssp. *aegilopoides* (Drob.) Tzvel.; $2n = 14$] с восточным ареалом от Западной Сибири, севера Средней Азии до Монголии он считал молодым видом. По доле серы и азота в семенах [10], используемой в эволюции растений [4], колосняк китайский, житняк гребенчатый являются средневозрастными или даже довольно древними видами. По мнению М. Г. Попова [7], *Agropyron cristatum* стал родоначальником других видов житняка — это *Agropyron fragile* (в бытность М. Г. Попова — *Agropyron sibiricum*) и *Agropyron desertorum*. Как видно из данных таблицы 1, все эти три вида житняка генетически очень близки.

Список использованной литературы

1. Теоретические основы селекции : коллективная монография / под ред. В. Г. Конарева. Т. 1: Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. М. : Колос, 1993. 448 с.
2. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1998. 376 с.
3. Цвелѣв Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
4. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poaceae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 2. С. 59—65.
5. Дорофеев В. Ф. Значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для современной интродукции и селекции // Вавиловское наследие в современной биологии. М. : Наука, 1989. С. 5—14.
6. Грант В. Видообразование у растений. М. : Мир, 1984. 528 с.
7. Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика : избр. тр. Киев : Наукова думка, 1983. Ч. 1. 280 с.
8. Быков Б. А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата : АН КазССР, 1950. 128 с.
9. Быков Б. А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата : Наука, 1979. 108 с.
10. Мирошниченко Ю. М., Мирошниченко А. Ю. Влияние географических факторов на химизм растений в степях Афро-Азиатской аридной области // Генетические растительные ресурсы России и сопредельных государств. Оренбург : Димур, 1999. С. 54—55.

Поступила в редакцию 21.05.2013 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru

UDC 581.527.2:581.9 (235.21)

V. I. Avdeev

Molecular-biological approach to areographic studies of cereal types of *Triticinae* Trin. et Griseb.

Using the immune marker analysis of spare proteins of seeds the author introduces a new conception on the formation of geographic range of certain cereal types of *Triticinae* Trin. et Griseb.

Key words: type of *Triticinae* Trin. et Griseb., genome, karyotype, area history.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru