

УДК 575.222.73:633.112.6:633.289

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И МИГРАЦИОННЫЕ ПУТИ КУЛЬТУРНОЙ ПОЛБЫ *Triticum dicoccum*

© 2024 г. А. В. Фисенко^{1,*}, А. Ю. Драгович^{1,**}

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

*e-mail: fisenko800@mail.ru

**e-mail: dragova@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 7.12.2023 г.

Принята к публикации 08.12.2023 г.

В период существенных климатических и экологических изменений и постоянного роста численности населения требуются новые эффективные подходы в селекции пшеницы, в частности углубленное изучение генетического и геномного разнообразия, а также происхождения и миграционных путей видов, генетически близких мягкой пшенице, которые могли бы быть донорами генов, контролирующими хозяйственно ценные признаки. К таким видам относится культурная полба *Triticum dicoccum* (Schrank) Schübl с субгеномами A и B ($2n = 28$), аналогичными соответствующим субгеномам гексаплоидной мягкой пшеницы. В обзоре рассматриваются вопросы генетического и геномного разнообразия культурной полбы, ее доместикиации и путей распространения. Дана характеристика некоторых генов *T. dicoccum*, интродуцированных в мягкую и твердую пшеницу, и перспективных для дальнейшего использования в селекции.

Ключевые слова: полба, *T. dicoccum*, биоразнообразие, доместикиация, миграционные пути.

DOI: 10.31857/S0016675824040022 **EDN:** CROYMR

Для решения проблемы глобальной продовольственной безопасности необходимы глубокие знания о биоразнообразии сельскохозяйственных культур. Как известно, пшеница — ключевая сельскохозяйственная культура мира, однако вопросы генетического разнообразия, происхождения и распространения различных видов пшеницы являются не до конца изученными. В частности, все возрастающий интерес для науки представляет широко распространенный в древности вид пшеницы — полба, *Triticum dicoccum* (Schrank) Schübl. Полба (эммер, двузернянка) — доместицированная форма дикой пшеницы *T. dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf, которая характеризуется пленчатым зерном с затрудненным обмолотом. Это старейшая злаковая культура, которая использовалась в пищу еще в эпоху Неолита и до начала нашей эры являлась одной из основных сельскохозяйственных культур Старого Света [1]. Ее доместикиация, по археологическим данным, происходила около 10000–8000 лет до н.э. на территории “Плодородного полумесяца” [2–5] (рис. 1) и считается определяющим фактором развития земледелия в целом [9].

Triticum dicoccum, как и его дикий предок *T. dicoccoides*, обладает геномом BBA^uA^u, по-

служившим фундаментом для формирования геномов видов голозерной пшеницы: тетраплоидной твердой пшеницы *T. durum* (геном BBA^uA^u) и гексаплоидной мягкой (хлебной) пшеницы *T. aestivum* (геном BBA^uA^uDD). Оба вида голозерных пшениц характеризуются легким обмолотом и высокой зерновой продуктивностью, превосходящей продуктивность полбы [10–13]. В результате посевы голозерных видов в XX в. почти полностью вытеснили посевы полбы. В последние годы полба вновь приобретает популярность в связи с появившейся тенденцией использовать “древние” злаковые культуры для функционального питания [14]. Кроме того, неприхотливость культуры и устойчивость к болезням делают ее привлекательной как источник хозяйственно ценных генов для улучшения мягкой пшеницы. Биогеографическое моделирование предсказывает сокращение популяции культурных злаков в ближайшие десятилетия из-за их уязвимости к изменению климата [15], однако использование в селекции мягкой пшеницы генетического материала *T. dicoccum* и даже непосредственное применение улучшенных сортов этой культуры может стать одним из эффективных решений при нарастании экологических и климатических проблем в мире.

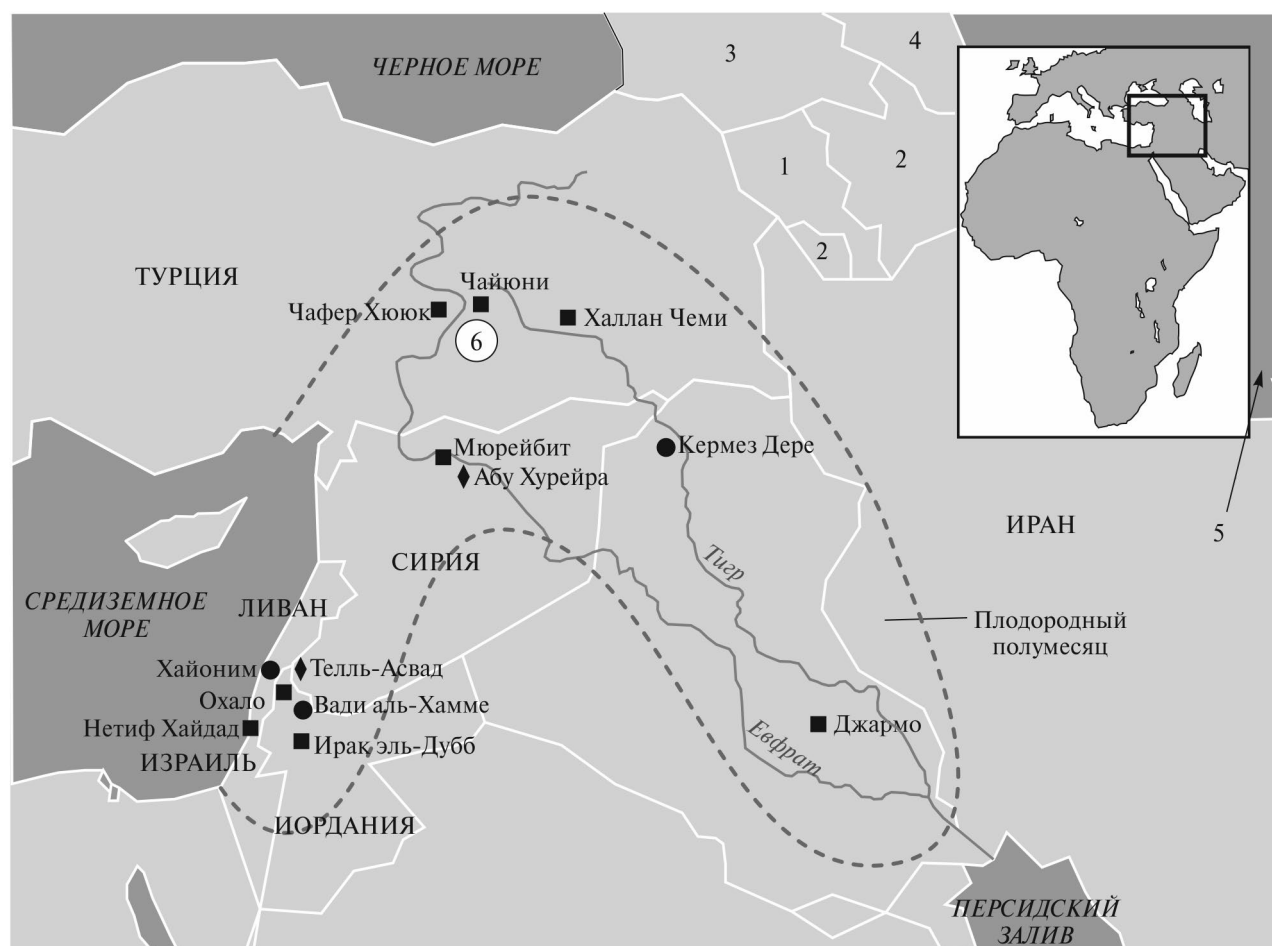


Рис. 1. Карта Передней Азии (использован рисунок из [6], с изменениями и добавлениями по [7, 8]). Пунктиром обозначены границы Плодородного Полумесяца; кружками обозначены места обнаружения только диких пшеницы и ячменя, квадратами — места обнаружения диких и доместичированных форм ячменя и пшеницы, ромбами — места обнаружения только возделываемых форм ячменя и пшеницы. 1 — Армения, 2 — Азербайджан, 3 — Грузия, 4 — Россия, 5 — Каспийское море, 6 — горный массив Каракадаг.

Исследования различных образцов полбы с помощью морфологических, генетических, геномных характеристик показали, что вид имеет высокий уровень разнообразия. Однако филогенетические отношения между образцами различного происхождения до сих пор остаются в значительной мере неопределенными, так же, как и центры доместикации полбы и пути ее распространения.

В этом обзоре мы рассматриваем наиболее разработанные версии филогенетических взаимоотношений между образцами полбы разного происхождения, центры доместикации и пути распространения культуры, включая также исторические и археологические данные наравне с морфо-экологическими, генетическими, цитогенетическими, геномными характеристиками.

ПРОЦЕСС ДОМСТИКАЦИИ, ВЕРОЯТНЫЕ РАЙОНЫ ДОМСТИКАЦИИ

Место доместикации полбы является предметом острой дискуссии. Наиболее ранняя находка дикорастущей полбы, собранной человеком, датируется 17400 гг. до н. э. (археологическая стоянка Ohalo II, на территории современного Израиля) [16]; исследование колосковых остатков с этой стоянки обнаружило у 36% колосков диагностические признаки, указывающие на наличие нерассыпающегося колосового стержня, что могло быть связано с началом процесса одомашнивания [17]. Однако затем колосья подобного типа в археологических слоях датируются только на 10 тыс. лет позднее, поэтому находки в Ohalo II рассматриваются как артефакт, не сыгравший существенной роли в доместикации пшеницы [18]. Систематически

же остатки культурной *T. dicoccum* начинают встречаться начиная с конца X тысячелетия до н.э. [7]. Первые поселения, где зафиксировано появление одомашненной полбы — Iraq et-Dubb (9200–8800 лет до н. э.), Tell Qarassa (8700–8200 лет до н. э.), Mureybit (8500–7600 лет до н. э.), Tell Aswad (7700–7300 лет до н. э.), находятся на юго-западе Плодородного Полумесяца (территория современных Иордании и Сирии) [7, 19]. Только спустя тысячелетие одомашненная полба фиксируется на севере и востоке Плодородного Полумесяца (территории юго-восточной Турции и восточного Ирана) — поселения Chogha Golan (7800 лет до н. э.), Nevalı Çori (7250 лет до н. э.) и Çafar Höyük (7200–7000 лет до н. э.) [20–22], при этом в поселении Chogha Golan на востоке Ирана с самыми древними находками *T. dicoccum* эта культура сразу фиксируется исключительно в одомашненной форме, без примеси дикорастущих форм, что предполагает ее завоз из других мест [22]. Такая хронология археологических находок дала основание ряду авторов [23, 24] считать юго-западную часть Плодородного полумесяца (южный Левант) основной областью доместикации культурных злаков.

Однако сравнительно-генетические исследования, проведенные на больших выборках образцов *T. dicoccoides* и *T. dicoccum*, не подтвердили подобных выводов. Анализ полиморфизма длин амплифицированных фрагментов AFLP-данных по 204 локусам показал, что 15 из 19 турецких образцов *T. dicoccum* наиболее близкородственны популяции *T. dicoccoides*, собранной в горном массиве Каракадаг (Karaca Dağ) в вилайете Диярбакыр в юго-восточной Турции [25]. Отдельные образцы *T. dicoccoides*, генетически близкие к каракадагской популяции, встречались также в других районах юго-восточной Турции и в северо-восточном Ираке [25]. Исследования хлоропластной ДНК позволили выделить два микросателлитных гаплотипа *T. dicoccoides* — родоначальника культурной полбы, один из которых был локализован у горы Карталдаги (Kartal Dağı) в районе Газиантеп, южная Турция, в 280 км к западу от Каракадага, а второй спорадически встречался в разных географических точках на юго-востоке Турции [26]. Анализ полиморфизма рестрикционных фрагментов (RFLP) подтвердил генетическое различие между южными и северными дикорастущими популяциями, а проведенная кластеризация поместила одомашненные полбы *T. dicoccum* в одну группу с дикорастущей *T. dicoccoides* из юго-восточной Турции (север Плодородного

Полумесяца) [4]. Реконструкция филогении тетраплоидной пшеницы с использованием 150000 случайных SNP-меток также показала, что *T. dicoccoides* с северного Леванта кластеризуется с одомашненной полбой [15]. При использовании SNP-меток, локализованных в “локусах доместикации” *TtBtr1-A* и *TtBtr1-B* (3049 SNP для субгенома A1 и 4724 SNP для субгенома B1), были построены локальные филогении, оказавшие, что дикая полба из северного Леванта является наиболее близкой группой ко всей культурной пшенице [15]. В юго-восточной Турции были также обнаружены прямые дикорастущие предки еще одной важной в древности пшеницы — *T. monoccum* [27], что привело к утверждению гипотезы о доместикации *T. dicoccum* именно в этом регионе.

В попытке объяснить несоответствие между археологической хронологией и генетическими данными было высказано предположение, что после первоначальной доместикации на юге культура полбы была перенесена на север Плодородного Полумесяца, где произошло “одичание” части ранее доместичированных популяций, с этой точки зрения популяцию Каракадага, родственную культурной полбе, следовало бы рассматривать как раз в качестве “одичавшей” [24]. Однако более ранние работы большинства тритикологов с высокой степенью убедительности не соответствуют такой трактовке. Было показано, что процесс доместикации и распространения *T. dicoccum* был не линейным, а сопровождался вторичной гибридизацией с *T. dicoccoides* и интрогрессией генов от дикой полбы к культурной при продвижении с севера в южную часть Плодородного Полумесяца [4, 28]. А отсутствие на севере археоботанических находок *T. dicoccum*, хронологически более ранних или сопоставимых по времени с находками из южного Леванта, можно объяснить неполнотой археологической летописи и сложностью обнаружения наиболее древних палеолитических стоянок, где и технология устройства жилищ (отсутствие каменного строительства), и используемые в сельском хозяйстве орудия труда (серпы, орудия для обработки земли) обладали существенно меньшей технической сложностью и сохранностью.

Процесс вторичной гибридизации подтвердился в результате цитогенетических и геномных исследований [24, 29, 30], в которых было показано наличие у образцов *T. dicoccum* генетического материала, привнесенного от *T. dicoccoides* с

юга Плодородного Полумесяца. Сравнительное изучение 158 тетраплоидных пшениц методом генотипирования посредством секвенирования (GBS) при разных вариантах статистической обработки материала (РСА-распределение на основе более 51 тыс. однонуклеотидных SNP-меток и построение NJ-дендрограммы на основе более 1.1 млн SNP-меток) однозначно подтвердило предположение о более близком генетическом родстве между дикими полбами с северной части Плодородного Полумесяца и одомашненной полбой, однако количественный вклад в генотип культурной полбы аллелей, типичных для одной из “южных” популяций *T. dicoccoides*, оказался практически сопоставим с количеством аллелей, унаследованных *T. dicoccum* от “северных” популяций *T. dicoccoides* [24], что является аргументом существенного участия южно-левантийских популяций в формировании культурных полб. При использовании *fd*-статистики была дана оценка доли интрогрессии генома (proportion of genome introgression— PGI) южных популяций *T. dicoccoides* в одомашненной полбе, которая составила около 9% [31]. В итоге была предложена “дисперсионно-специфическая” гипотеза (dispersed-specific domestication model), постулирующая первоначальное распространение одомашненной полбы из районов юго-восточной Турции (север Плодородного Полумесяца) на юг, в южный Левант, но по пути движения обогатившейся новым генетическим материалом, полученным от местных популяций *T. dicoccoides* [4, 32].

ГЕНЫ ОДОМАШНИВАНИЯ

Длительный и непростой процесс одомашнивания *T. dicoccoides* был связан с постепенным накоплением генов, обеспечивающих “культурный” тип колоса, признаки которого следующие: а) утрата свободного рассеивания семян при созревании (неосыпаемость колоса); б) увеличение плотности колоса; в) уменьшение степени “спельтоидности”. Признаки, на которые направлены процессы одомашнивания у тетраплоидных форм, как известно, часто обладают полигенным контролем [33].

В отличие от дикорастущего родительского вида *T. dicoccoides* с очень ломким и рассыпающимся при созревании колосом, у культурного *T. dicoccum* присутствует признак “неломкая ось колоса”, позволяющая при созревании урожая убирать целые колоски. Признак неосыпаемости колоса контролируется рецессивными аллелями

двух локусов *Br-A1* и *Br-B1* (от англ. *brittler achis*), локализованных на коротких плечах хромосом 3А и 3В соответственно и ортологичных генам *Btr1* и *Btr2*, определяющим культурный тип колоса у ячменя [34, 35] (рис. 2). Причиной появления рецессивных аллелей у этих локусов считаются: делеция в 2 пн (в 290 пн от стартового кодона) — для *Btr1* и вставка ~4 тпн (539 нуклеотидов от стартового кодона) — для *Btr2* [5]. При этом мутация по гену *Br-A1*, приводит к неосыпаемости колоса при созревании и определяет генеральное отличие дикорастущей полбы от всех ее культурных потомков. Система генов *Br-1* у тетраплоидных пшениц (включающая локусы *Br-A1* и *Br-B1*) определяет разлом колоса по “клиновидному типу”, т.е. с сохранением членика колосового стержня в нижней части колоска в виде клинышка. В отличие от тетраплоидов у пленчатых гексаплоидных пшениц ломкость колоса определяется другой генетической системой, унаследованной от донора генома D, при которой разлом колоса происходит по “бочковидному типу”, когда членик колосового стержня остается прикрепленным к внутренней части колоска [36].

Признак спельтоидности (длинный рыхлый колос), характерный для дикорастущего *T. dicoccoides*, контролируется моногенно доминантным аллелем, обозначенным как q^b [37]. *T. dicoccum* и другие тетраплоидные виды пшеницы с колосом средней плотности несут рецессивный аллель гена q . Считается, что у гексаплоидной пшеницы в процессе доместикации важнейшее значение имело появление комплексного фактора Q , ингибирующего спельтоидность и способствующего появлению целой группы голозерных видов [33]. Отдельный интерес представляют разновидности полбы с очень плотным колосом (“компактоидным” типом), например плотноколосая форма *T. dicoccum* var. *liguliforme* Körn несет дополнительно доминантный ген *Cp1* (*Compact plant 1*), локализованный в длинном плече хромосомы 5А дистальнее локуса Q [18, 38].

Еще один “ген одомашнивания”, рецессивная мутация по которому привела к появлению голозерных видов пшениц (например, *T. durum* и т.д.), — это ген *Tg2*, находящийся на хромосоме 2BS [39]. Однако этот тип мутации появился существенно позже возникновения *T. dicoccum* культурная полба так же, как и дикая полба, осталась пленчатым типом пшеницы с усложненным обмолотом, контролируемым доминантным геном *Tg2* [40] (рис. 2).

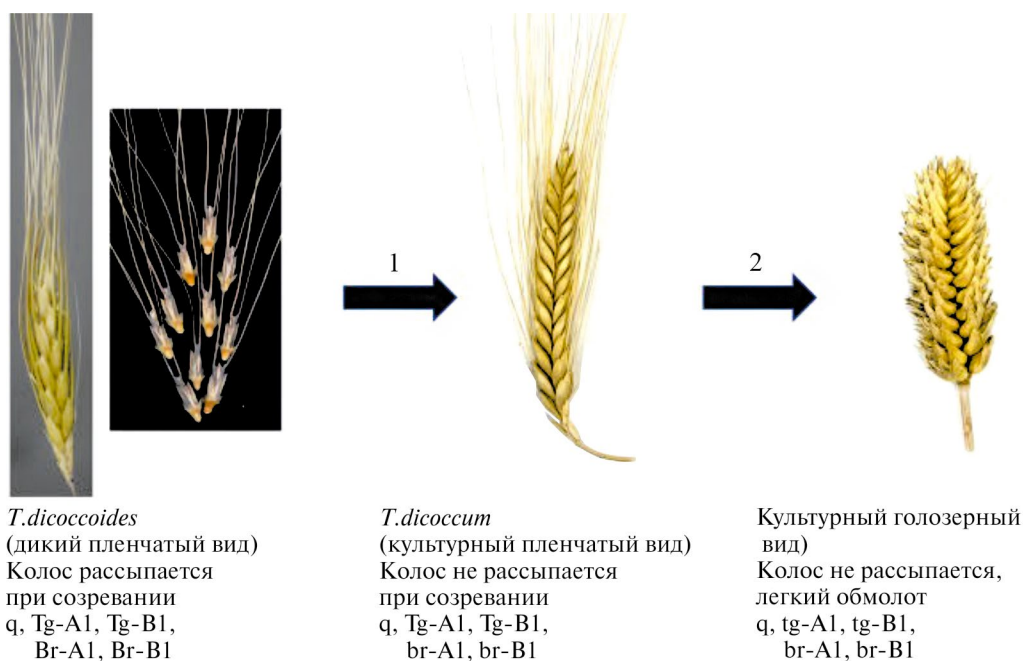


Рис. 2. Гены одомашнивания и морфотип колоса у тетраплоидных видов (по [13], с изменениями). 1 — мутации генов *Br-1* при переходе от *T. dicoccoides* к *T. dicoccum*; 2 — мутации генов *Tg* при переходе от *T. dicoccum* к голозерным видам тетраплоидов.

Помимо описанных выше признаков в процессе одомашнивания появились и другие признаки — повышение адаптивности растений в условиях культуры: уменьшение длины стебля повысило устойчивость растений к полеганию; увеличение ширины листовой пластинки и площади ее поверхности обеспечило повышение фотосинтетической активности растений, увеличение продуктивной кустистости, числа зерновок в колосе, а также увеличение общей зерновой продуктивности [41]. Как было установлено, изменение признаков продуктивности в процессе одомашнивания примерно на 70% обусловлено эффектами QTL, неслучайно распределенных между 14 хромосомами [42]; большая часть QTL была сгруппирована на хромосомах 4A, 5A и 5B, и в целом QTL преобладали в геноме A, полученном от *T. urartu* [42, 43]. Появление мутаций “культурного типа” колоса и накопление их в возделываемых популяциях, спонтанная гибридизация и рекомбинантный процесс на фоне постепенно повышающегося уровня агротехники способствовали отбору известных сейчас форм и разновидностей *T. dicoccum*.

Недавние исследования показали, что гены доместикации в геноме устойчивы к потоку генов из диких популяций из-за отбора, проводимого человеком и направленного против дедоместикации [15, 44, 45]. Поэтому интрогрессия

генов от дикорастущих форм не обязательно участвует в процессе одомашнивания [15].

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПЕРИОДА ДОМЕСТИКАЦИИ.

Оценка времени доместикации растений является фундаментальной для понимания и реконструкции культурных процессов, лежащих в основе “неолитической революции”. Характерным примером является исследование диплоидных пшениц [46], которое показало, что частота встречаемости колосков однозернянок “культурного” типа среди всей совокупности обнаруженных колосков (включающей колоски как “культурного”, так и “дикого” типа) постепенно возрастает в разных по времени археологических слоях на протяжении почти четырех тысяч лет, с 0–24% в самых древних слоях (8200–7250 лет до н. э., поселения Nevali Çori и Qaramel) до 65–95% в более поздних (4500 лет до н. э., поселение Kosak Shamali). Аналогичные исследования по ячменю показали возрастание частоты встречаемости зерен культурного ячменя по отношению к дикорастущему от 30% (в слоях 7300–6500 лет до н. э., Tell Aswad) до 60% в слоях возрастом 6500–5500 лет до н. э., поселение Ramad [47].

Расчет скорости мутаций для тетраплоидной пшеницы, проведенный на основе SNP-меток,

показал, что отделение одомашненной полбы от дикорастущей произошло 10041 ± 160 лет назад, т.е. на рубеже VIII–IX тыс. до н. э., а отделение голозерных тетраплоидных видов от пленчатых произошло еще на 800 лет позже — 9269 ± 98 лет назад (в начале VIII тыс. до н. э.) [15]. Для *T. dicoccut* есть указание, что в одном из первых по хронологии поселений юга Леванта Tell Qarassa (8700–8200 лет. до н. э.) в смешанной популяции было зафиксировано 22.2% остатков пшеницы одомашненного типа [19]. Несоответствие по времени самых ранних находок *T. dicoccut* в южном Леванте (8200 лет до н. э. и более ранние находки) и теоретически рассчитанного отделения *T. dicoccut* от *T. dicoccoides* (около 8000 лет до н. э.) дало основание предположить, что первые южно-левантийские линии одомашненной полбы вымерли до возможного контакта с более поздними линиями из северного Леванта, и появление полбы в южном Леванте является “фальстартом” одомашнивания пшеницы [15]. Такое предположение, с одной стороны, снимает некоторые противоречия между генетическими и археологическими данными о происхождении вида, с другой, требует более тщательных вычислений обнаруженных датировок, так как расхождение в 200 и даже в 700 лет на 10000-летнем интервале истории не выглядит достаточно убедительным.

В чуть более поздних поселениях: Tell Aswad и Jericho на юге Леванта уже отмечается почти тысячелетний период (VIII–VII тыс. до н. э.), смешанного культивирования видов *T. dicoccut* и *T. dicoccoides* в археологических поселениях [48]; согласно некоторым предположениям, период вытеснения дикорастущих форм из смешанной популяции мог быть и гораздо дольше [49].

ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И БОТАНИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ *T. dicoccut*

Дикорастущий *T. dicoccoides* характеризуется высоким внутривидовым полиморфизмом как по геномным, так и по молекулярным маркерам, в частности он обладает высоким полиморфизмом по рДНК [50], а также исключительным разнообразием SRAP- [51], EST-SSR- [52] и SSR-аллелей [41], значительно превосходящим разнообразие культивируемых видов пшеницы. В работе по сравнению уровней генетического разнообразия между дикорастущей полбой и культурными видами тетраплоидных пшениц у культурных форм была обнаружена су-

щественная потеря нуклеотидного разнообразия в 21 исследуемом локусе [53], причем, как было отмечено при обсуждении данной работы [54], потеря разнообразия была зафиксирована даже при численно ограниченной выборке *T. dicoccoides*. Одомашненная полба также уступает своему дикому предку по уровню полиморфизма, выявляемому методом С-бэндинга [29]. При этом среди других культурных тетраплоидных видов *T. dicoccut* выделяется наибольшим полиморфизмом по SNP-маркерам, уступая только своей дикорастущей форме [55]. Однако сокращение генетического разнообразия полбы при одомашнивании фиксируется не во всех работах. Одно из сравнительных исследований уровней нуклеотидного разнообразия у *T. dicoccoides* и *T. dicoccut* показало лишь незначительное его сокращение при переходе к культурному виду: среднее нуклеотидное разнообразие у одомашненной полбы $p = 1.1 \times 10^{-3}$, а у дикорастущих предков $p = 1.3 \times 10^{-3}$ [5]. В исследовании с использованием показателя гетерогенности Нея обнаружено, что разнообразие *T. dicoccut* составляет до 95% от разнообразия дикорастущего *T. dicoccoides* [56]. Следует учитывать, что часть разнообразия культурной полбы была сформирована уже после расхождения с дикорастущим прародителем в результате накопления “аллелей одомашнивания” и адаптивно-значимых мутаций при продвижении в новые природно-климатические зоны. При исследовании 198 образцов дикой и культурной полбы с помощью метода GBS было обнаружено 24799 аллелей, которые зафиксированы у *T. dicoccut*, но не обнаружены ни в одной из диких популяций; эти аллели играют важную роль в формировании domesticiрованного фенотипа и расширяют генетическое разнообразие *T. dicoccut* [24].

Широкая генетическая база, на основе которой сформировалось разнообразие культурной полбы, благоприятствовала появлению большого морфо-экологического разнообразия, описанного еще в начале прошлого века [57, 58]. Ряд исследователей даже разделили *T. dicoccut* на отдельные виды [59], однако в большинстве работ вид *T. dicoccut* подразделяется на несколько подвидов. В классификации ВИР в соответствии с морфолого-экологическими характеристиками и занимаемыми ареалами *T. dicoccut* разделяется на четыре подвида: эфиопский (Эфиопия, Йемен, Индия), европейский (Центральная и Западная Европа), марокканский (Марокко) и восточный [10]. При этом последний подвид подразделяется на волжско-балканскую (convar.

serbicum (A.Schulz) Flaksb.) и закавказскую (convar. *transcaucasicum* Flaksb.) группы [10, 58, 60].

В результате современных цитогенетических исследований [29] и секвенирования генома [5, 61] были выделены следующие группы полб: европейская (средиземноморская), восточноевропейская (включая балканскую и поволжскую группы), кавказская (азиатская) и эфиопская (индоокеанская). Марокканские образцы при этом не были выделены в отдельную группу, равнозначную по систематическому статусу четырём вышеперечисленным группам, но составили (совместно с несколькими алжирскими образцами) обособленный хромосомный тип, близкий к полбам Южной Европы [29]. Образцы *T. dicoccum* из Поволжья в этих классификациях, так же как и в классификации ВИР, показали ближайшее родство с балканскими полбами [10, 29]. Исследование *T. dicoccum* по SNP-меткам выявило разделение вида на две обособленные группы, в одну из которых вошли образцы из Европы, Кавказа, Закавказья и Ирана, а в другую — образцы из Эфиопии, Йемена и Индии [30]; вторая группа в этом исследовании фактически совпадает с эфиопской группой, выделенной и другими исследователями, но подчеркнуто ее заметное обособление.

Начало внутривидовой дифференциации лежит, по-видимому, еще на стадии одомашнивания, когда первые полукультурные формы *T. dicoccoides* проникли из северной части Плодородного Полумесяца в южную его часть и в процессе спонтанной гибридизации с дикорастущими сородичами обогащались генетическим материалом, свойственным южным популяциям. Вслед за первичным центром разнообразия в северном Леванте возник вторичный центр разнообразия в южном Леванте, охватывающий территории современных Сирии, Ливана, Палестины [12, 54]. Возникновение подвидов *T. dicoccum* — результат распространения полбы из этих двух центров в различных направлениях и дальнейшая дифференциация вида. Исследователями поднимался вопрос, почему базовыми популяциями для одомашнивания полбы стали популяции из северо-восточной и северной части Плодородного Полумесяца (Каракадаг, Картадаги), а не из южной его части [54]. При ответе на этот вопрос справедливо было отмечено важное значение географического фактора. Дело в том, что южный Левант в IX–VIII тыс. до н. э. был по сути географическим тупиком: путь на восток преграждали сирийские пустыни, на

западе лежало Средиземное море, и только на юге была долина Нила, которую, однако, начали осваивать только спустя тысячелетия — с появлением технологии пойменного земледелия и строительства оросительных каналов. В то же время с территории северного Леванта открывались естественные пути распространения на запад, восток и север, что и обусловило формирование в этом регионе первичного центра распространения [54]. Еще в одной работе, где полиморфизм по SNP-маркерам у тетраплоидных видов изучался методом секвенирования генома, южная часть Плодородного Полумесяца определена как центр разнообразия *T. dicoccoides* [62], что, по-видимому, повлияло и на популяции *T. dicoccum*, которые выращивались в этом регионе и обогащались генетическим материалом, полученным от дикорастущих форм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КУЛЬТУРЫ ПОЛБЫ

Важную роль в распространении вида и внутривидовой дифференциации играла географическая экспансия, связанная с миграциями человека [63]. Не менее важную роль на разных этапах распространения могли сыграть также эффекты изоляции и “бутылочного горлышка”, рельеф местности (наличие горных хребтов и водных преград), который напрямую определял направление движения генетических потоков, природно-климатические условия (широта местности и высота над уровнем моря), обуславлившие формирование генотипов, максимально адаптированных к определенным условиям [54, 64]. Картина распространения полбы также ограничена неполнотой археологической летописи, имеет хронологические пробелы; кроме того, существуют трудности с идентификацией злаков по обугленному материалу [54]. Тем не менее многие этапы распространения полбы удалось проследить.

Исследование эфиопской полбы (методом SNP) позволило обнаружить у нее генетический материал южно-левантского *T. dicoccoides* [30], что может указывать на прохождение потока полбы, ушедшей в Эфиопию, через юго-западные районы Плодородного Полумесяца. Цитогенетическими исследованиями установлено наличие генетического материала, полученного от дикорастущей полбы из южного Леванта (Ливан, Сирия), не только у эфиопской, но и у европейской культурной полбы, в частности у ряда “южных” образцов *T. dicoccoides* была обнаружена транслокация T7A:5B, широко распространен-

ная среди некоторых групп культурной полбы из Европы [29]. Нужно отметить, что цитогенетические исследования проводились на гораздо более обширном материале — более 400 образцов [29] по сравнению с работой по секвенированию генома, где было использовано менее 30 образцов [30], отчего обоснованность выводов об определенном участии генетического материала “южных” форм *T. dicoccoides* в происхождении как европейской, так и эфиопской полбы выглядит более основательно. Закавказская и волжско-балканская группы, по-видимому, не связаны в своем продвижении с районами южного Леванта, а европейская и эфиопская полбы еще на ранних этапах своей эволюции так или иначе соприкасались с этим регионом. В дальнейшем разные группы полбы распространяются сразу по нескольким направлениям: на запад и север в Средиземноморье и Европу, на юг в Эфиопию и на восток вплоть до Кавказа и Индии. Полба при этом была одной из основных, а местами и основной культурой, которую возделывали древние земледельцы.

При распространении в восточном направлении к началу VI тыс. до н. э. полба вышла на равнины Месопотамии, к середине VI тыс. достигает Туркменистана (Джейтунская культура, предгорья Копетдага) [65, 66], в это же время присутствие полбы зафиксировано в Пакистане (неолитическая стоянка Mehrgarh) [67]. В Индию она проникает в 4700–4500 гг. до н. э. [68]. Предполагается существование как минимум двух путей, по которым полба попала в Индию: сухопутный путь через Иран и Афганистан — в северо-западную Индию [69] и морской путь из северо-восточной Африки — в южную Индию [4].

В V тыс. до н. э. полба появляется в Египте (южное направление) и становится основной зерновой культурой вплоть до поздне-римского времени [70]. Около 3000 лет до н. э. полба завезена на Эфиопское нагорье [2]. Изучение по признакам морфологии колоса музейных образцов египетской полбы возрастом 1000 лет до н. э. [58], подтвержденное впоследствии и геномными исследованиями этих образцов [30, 61], позволило доказать родство древних египетских полб с эфиопскими, а также их принадлежность к одному подвиду subsp. *abyssinicum*. Основываясь на близком родстве старых египетских и эфиопских полб, М. Feldman предположил, что в Эфиопию полба пришла через Египет, двигаясь вверх по Нилу [2]. Другая точка зрения предполагает, что на Эфиопское нагорье полба могла

быть завезена из Йемена, где *T. dicoccum* присутствует в археологических памятниках Al-Raqlah и Al-Masannah (конец III тыс. до н. э.) [71].

Существенные расхождения существуют и в вопросе появления полбы в Омане и Южной Аравии: одни авторы предполагают завоз семенного материала из Эфиопии [70], другие же исследователи предположили путь интродукции полбы в Оман из Азии через Иран, а не из Африки через Йемен [72]. По экологическим характеристикам Н.И. Вавилов [73] подвид subsp. *abyssinicum* подразделял на группы *proprioabyssinicum* (Эфиопия, Эритрея), *yemenicum* (Йемен и Оман) и *indostanicum* (Индия). По-видимому, как йеменские, так и оманские полбы, имеющие близкие ареалы на юге Аравийского полуострова, могли формироваться под влиянием разнонаправленных торговых и миграционных потоков. На это может косвенно указывать исследование генов яровизации и фотопериода, проведенное на стародавних гексаплоидных пшеницах этого региона. Исследование генов *Vrn* и *Ppd* у йеменских аборигенных сортов мягкой пшеницы и обнаружение в этом регионе высокого аллельного разнообразия по указанным генам показало, что формирование этого разнообразия происходило при участии генетического материала, переносимого по торговым путям как с севера, из Передней Азии, так и из стран востока (Иран, Индия) [74]. Отличительной особенностью эфиопских и индийских полб является высокая частота встречаемости у них доминантного гена гибридного некроза *Ne1* (более 60%), тогда как в группах из европейских стран, Закавказья и Поволжья его частота встречаемости составляет только от 7 до 28% [75]; такой характер распространения генов *Ne1* подтверждает тесные связи, существовавшие между индийскими и эфиопскими полбами, но может и указывать на адаптивное значение доминантных аллелей гена *Ne1* в южных широтах.

Археолого-ботанические исследования помогли восстановить и пути распространения полбы в северо-западном направлении. Из южного Леванта, двигаясь на запад, полба через территорию южной Анатолии достигла Греции (6600 лет до н. э., начало культуры Балканского неолита) [1, 76], затем Болгарии и Среднего Дуная — 6050–5700 лет до н. э. (Центрально-Балканская группа и культура Винча) [76–79]. Почти сразу с территории Подунавья культура полбы распространяется на запад, север и восток Европы. Буго-Днестровской низменности полба достигает в VI–V тыс. до н. э. (Старчево-Криш

и Трипольская культура); начиная с 5600 г. до н. э. в степях северо-западного и северного Причерноморья появляются земледельческие поселения, где *T. dicocum* возделывается наряду с *T. monosocum* и *T. spelta* (Буго-Днестровская, а затем Донецкая археологические культуры) [80]. Одновременно с 5500 г. до н. э. полба распространяется по территории центральной и западной Европы (Культура линейно-ленточной керамики) [81].

Также из южно-levantийского центра, как предполагается, морским путем полба распространилась по всему Средиземноморью [1, 67]. Распространение европейских полб из южного Леванта подтверждается на основе RFLP-анализа [4], а также результатами цитогенетических исследований – в генофонде европейских полб обнаружены транслокации, характерные для образцов из районов Ливана и Палестины [29]. Отдельный интерес представляет группа морфологически обособленных марокканских полб, среди которых с повышенной частотой встречаются формы с укороченным плотным колосом “компактоидного” типа [58]. Исследование марокканских образцов методом С-бэндинга обнаружило их генетическое родство, с одной стороны, с полбами из южной Европы, с другой, с некоторыми образцами из Алжира [29]. Можно предположить существование как минимум двух генетических потоков, сформировавших местный генофонд *T. dicocum* северо-западной Африки: поток материала из Испании и других стран Средиземноморья и, возможно, торговым путем из Эфиопии и оазисов Сахары.

Практически одновременно с Европой полба появляется и на Кавказе. Современные археоботанические исследования показали, что на территории Азербайджана полба начала возделываться уже в 5500 гг. до н. э., поселение Шомутепе [82], а в 5000 гг. до н. э. полба фиксируется в Дагестане (поселение Чох) и в Грузии (Арухло) [83].

В европейской части России исторической областью, где долгое время сохранялась культура полбы, являлось Поволжье. Возделывание *T. dicocum* начинается в Поволжье с VII в. н. э., вместе с приходом из Придонья болгарских племен, и достигает расцвета в X–XIII вв. в Волжской Булгарии [84]. В XVI–XIX вв. русское население, пришедшее на Среднюю Волгу, приносит с собой трехпольную систему земледелия и традиционные для этой системы озимую рожь, овес и ячмень. Посевные площади, занятые полбой,

начинают сокращаться. Тем не менее даже в начале XX в. сохранялись обширные посевы полбы в Прикамье, в Среднем и Нижнем Поволжье главным образом у чувашей, татар, удмуртов и мордвы [84]. Только во второй половине XX в. с приходом интенсивных технологий и повышением требований к урожайности возделываемых культур возделывание полбы в данном регионе почти сходило на нет.

Движение генетических потоков культуры не было строго линейным, возникающие торговые и миграционные потоки зачастую перемешивали разные популяции и задавали новый вектор их распространению. Так, известно, что в период расцвета античной Греции большие закупки полбы на регулярной основе осуществлялись греками в Крыму и Придонье у скифов [85], а историческая наследница греков – Византийская империя точно также продолжала закупать зерно полбы в северном Причерноморье у тюрского населения региона – болгар [57]. В эти исторические периоды могло происходить формирование генетически близких между собой популяций *T. dicocum* циркумпонтийского региона (Балкан, Малой Азии и северного Причерноморья); в совокупности эти популяции составляют волжско-балканский подвид полбы, обладающий своими уникальными генетическими характеристиками. В XX в. полба в северном Причерноморье и на нижнем Дону уже не зафиксирована, однако археологические и исторические свидетельства [84, 86, 87], а также морфогенетическое и цитогенетическое сходство поволжских полб с балканскими и малоазиатскими [10, 29, 58] свидетельствуют о возможности происхождения поволжских полб с территории Причерноморья (за исключением восточной его части, где доминирует уже закавказский подвид).

Расцвет использования полбы человеком приходится на период IV–III тыс. до н. э. В период со II до I тыс. н. э. полба постепенно замещается голозерными высокопродуктивными видами пшеницы – тетраплоидной *T. durum* и гексаплоидной *T. aestivum* [12, 67], сохранившись только в отдельных относительно изолированных регионах.

ПОЛБА В СОВРЕМЕННОМ СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ

В середине XX в. в СССР в Государственный реестр входил единственный сорт полбы – Пол-

ба 3, который был районирован на территории Нижней и Средней Волги вплоть до 1979 г. К концу XX в. полба в мире занимала не более 1% от всей посевных площадей пшеницы и культивировалась только в отдельных небольших районах Балкан, Эфиопии, Поволжья, Центральной Европы, Италии, Индии и Йемена [88, 89].

Однако в XXI в. происходит возрождение интереса к этой культуре, что связано с появившейся в последнее время тенденцией использования “древних” злаковых культур для функционального питания [14]. Появились новые современные сорта: в 2023 г. Госреестр Российской Федерации включал семь сортов *T. dicoccum* (Балда, Греммэ, Греммэ 2У, Здрава, Псковитянка, Руно, Янтара), созданных в нескольких ведущих селекционных центрах и районированных в различных природно-климатических зонах страны от Краснодарского края до Уральского региона [90].

Кроме того, *T. dicoccum* все чаще используется в селекции как вид-донор широкого спектра хозяйственно ценных генов для улучшения голозерных видов пшеницы. Установлено, что образец ярославской полбы (Vernal Emmer), попавший в Северную Америку и с начала XX в. активно использовавшийся там в селекционной работе [91, 92], послужил донором целого ряда эффективных генов устойчивости: *Pm5a* (к мучнистой росе), *Sr2*, *Sr9d*, *Sr17* (к стеблевой ржавчине), *Lr14a* (к бурой ржавчине), обогативших генофонд мягкой и твердой пшеницы [93–96]. Индийский сорт полбы Kharli, также использованный в селекции, послужил донором генов устойчивости *Pm4a*, *Sr13*, *Sr14* [97] для мягкой пшеницы. Среди разнообразия *T. dicoccum* обнаруживаются все новые гены устойчивости: к мучнистой росе — *Mlre* [98], к гессенской мухе — *Hdic* [99]. Сравнительно высокая устойчивость к различным заболеваниям, адаптивность к неблагоприятным условиям и одновременно достаточно ограниченное на сегодняшний день использование вида в селекционных работах делает *T. dicoccum* одним из наиболее перспективных видов для исследования, в рамках разнообразия которого возможен поиск и обнаружение еще большего количества эффективных генов хозяйственно ценных признаков, устойчивости и адаптивности.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zohary D., Hopf M., Weiss E. Domestication of plants in the Old World, 4th ed. Oxford: Oxford Univ. Press, 2012. 316 p.
2. Feldman M. The world wheat book. A history of wheat breeding. Paris: Lavoisier Publ. 2001. P. 3–56.
3. Ozkan H., Brandolini A., Pozzi C. et al. A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. № 6. P. 1052–1060. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-1925-8>
4. Luo M.-C., Yang Z.-L., You F.M. et al. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 114. № 6. P. 947–959. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0474-0>
5. Avni R. Nave M., Barad O. et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication // Science. 2017. V. 357. P. 93–97. <https://doi.org/10.1126/science.aan0032>
6. Salamini F., Ozkan H., Brandolini A. et al. Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East // Nat. Rev. Genet. 2002. V. 3. P. 429–441. <https://doi.org/10.1038/nrg817>
7. Nesbitt M. When and where did domesticated cereals first occur in southwest Asia? // The Dawn of Farming in the Near East. Berlin: Ex oriente, 2002. P. 113–132.
8. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 159–179.
9. Zohary D. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants // Econ. Bot. 2004. V. 58(1). P. 5–10. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2004\)058\[0005:un-sateo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2004)058[0005:un-sateo]2.0.co;2)
10. Дорофеев В.Ф., Якубцинер М.М., Руденко М.И. и др. Пшеницы мира. Л.: Колос, 1976. 486 с.
11. Lev-Yadun S., Gopher A., Abbo S. The cradle of agriculture // Science. 2000. V. 288. № 5471. P. 1602–1603. <https://doi.org/10.1126/science.288.5471.1602>
12. Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication // Science. 2007. V. 316. № 5833. P. 1862–1866. <https://doi.org/10.1126/science.1143986>
13. Levy A. A., Feldman M. Evolution and origin of bread wheat // Plant Cell. 2022. V. 34. P. 2549–2567. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac130>
14. Arzani A., Ashraf M. Cultivated ancient wheats (*Triticum* spp.): A potential source of health-beneficial food

- products // *Comprehensive Rev. in Food Sci. and Food Safety*. 2017. V. 16. № 3. P. 477–488.
<https://doi.org/10.1111/1541-4337.12262>
15. Zhao X., Guo Y., Kang L. et al. Population genomics unravels the Holocene history of bread wheat and its relatives // *Nat. Plants*. 2023. V. 9. P. 403–419.
<https://doi.org/10.1038/s41477-023-01367-3>
 16. Weiss H., Wetterstrom W., Nadel D., Bar-Yosef O. The board spectrum revisited: Evidence from plant remains // *Proc. Natl Acad. Sci. U S A*. 2004. V. 101. P. 9551–9555.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0402362101>
 17. Snir A., Nadel D., Groman-Yaroslavski I. et al. The origin of cultivation and protoweeds, long before Neolithic farming // *PLoS One*. 2015. V. 10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131422>
 18. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Гео, 2012. 523 с.
 19. Arranz-Otaegui A., Colledge S., Ibanez J.J., Zapata L. Crop husbandry activities and wild plant gathering, use and consumption at the EPPNB Tell Qarassa North (south Syria) // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2016. V. 25. P. 629–645.
<https://doi.org/10.1007/s00334-016-0564-0>
 20. Harlan J.R., Zohary D. Distribution of wild wheats and barley // *Science*. 1966. V. 153. P. 1074–1080.
 21. Bar-Yosef O. The Natufian culture in the Levant, threshold to the origins of agriculture // *Evolut. Anthropol.* 1998. V. 6. P. 159–177. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1520-6505\(1998\)6:5<159::aid-evan4>3.0.co;2-7](https://doi.org/10.1002/(sici)1520-6505(1998)6:5<159::aid-evan4>3.0.co;2-7)
 22. Riehl S., Zeidi M., Conard N.J. Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran // *Science*. 2013. V. 341. P. 65–67. <https://doi.org/10.1126/science.1236743>
 23. Jones M.K., Allaby R.G., Brown T.A. Wheat domestication // *Science*. 1998. V. 279. № 5349. P. 302–303.
 24. Oliveira H.R., Jacocks L., Czajkowska B.I. et al. Multiregional origins of the domesticated tetraploid wheats // *PLoS One*. 2020. V. 15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227148>
 25. Ozkan H., Brandolini A., Schafer-Pregl R., Salamini F. AFLP analysis of a collection of tetraploid wheat indicated the origin of emmer and hard wheat domestication in southeastern Turkey // *Mol. Biol. Evol.* 2002. V. 19. P. 1797–1801. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004002>
 26. Mori N., Ishii T., Ishido T. et al. Origins of domesticated emmer and common wheat inferred from chloroplast DNA fingerprinting // *Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp.* (1–6 September 2003, Paestum, Italy). Rome: Istituto Sperimentale per la Cereali coltura, 2003. P. 25–28.
 27. Heun M., Schaefer-Pregl R., Klawan D. et al. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting // *Science*. 1997. V. 278. № 5341. P. 1312–1314.
<https://doi.org/10.1126/science.278.5341.1312>
 28. Cíván P., Ivaničová Z., Brown T.A. Reticulated origin of domesticated emmer wheat supports a dynamic model for the emergence of agriculture in the fertile crescent // *PLoS One*. 2013. V. 8.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081955>
 29. Badaeva E.D., Keilwagen J., Knüpfner H. et al. Chromosomal passports provide new insights into diffusion of emmer wheat // *PLoS One*. 2015. V. 10.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128556>
 30. Iob 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 // *Veget. History and Archaeobotany*. 2023. V. 32. P. 545–558.
<https://doi.org/10.1007/s00334-022-00898-7>
 31. Zhou Y., Zhao X., Li Y. et al. *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation // *Nat. Genetics*. 2020. V. 52. P. 1412–1422.
<https://doi.org/10.1038/s41588-020-00722-w>
 32. Cheng H., Liu J., Wen J. et al. Frequent intra- and inter-species introgression shapes the landscape of genetic variation in bread wheat // *Genome Biol.* 2019. V. 20. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1186/s13059-019-1744-x>
 33. Мак Кей Дж. Генетические основы систематики пшениц // *С.-х. биология*. 1968. Т. 3. № 1. С. 12–25.
 34. 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. V. 115. P. 215–220.
<https://doi.org/10.1023/A:1004066416900>
 35. Watanabe N., Sugiyama K., Yamagishi Y., Sakata Y. Comparative telosomic mapping of homoeologous genes for brittle rachis in tetraploid and hexaploid wheats // *Hereditas*. 2002. V. 137. P. 180–185.
<https://doi.org/10.1034/j.1601-5223.2002.01609.x>
 36. Li W., Gill B.S. Multiple genetic pathways for seed shattering in the grasses // *Funct. Integr. Genomics*. 2006. V. 6. P. 300–309.
<https://doi.org/10.1007/s10142-005-0015-y>
 37. Tsujimoto H. Production of near-isogenic lines and marked monosomic lines in common wheat (*Triticum aestivum*) cv. Chinese spring // *J. Heredity*. 2001. V. 92. P. 254–259.
<https://doi.org/10.1093/jhered/92.3.254>
 38. Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M. et al. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012. V. 59. P. 1115–1124.
<https://doi.org/10.1007/s10722-011-9747-9>
 39. Simonetti M.C., Bellomo M.P., Laghetti G. et al. Quantitative trait loci influencing free-threshing habit in tetraploid wheats // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1999. V. 46. P. 267–271.

- <https://doi.org/10.1023/A:1008602009133>
40. Matsuoka Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: The role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification // *Plant Cell Physiol.* 2011. V. 52. P. 750–764. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr018>
 41. Nevo E. Evolution of wild emmer wheat and crop improvement // *J. Systematics and Evolution.* 2014. V. 52 № 6. P. 673–696. <https://doi.org/10.1111/jse.12124>
 42. Peng J., Ronin Y., Fahima T. et al. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2003. V. 100. P. 2489–2494. <https://doi.org/10.1073/pnas.252763199>
 43. Ling H.-Q., Zhao S., Liu D. et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu* // *Nature.* 2013. V. 496. P. 87–90. <https://doi.org/10.1038/nature11997>
 44. He F., Pasam R., Shi F. et al. Exome sequencing highlights the role of wild-relative introgression in shaping the adaptive landscape of the wheat genome // *Nat. Genetics.* 2019. V. 51. P. 896–904. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0382-2>
 45. Nyine M., Adhikari E., Clinesmith M. et al. Genomic patterns of introgression in interspecific populations created by crossing wheat with its wild relative // *Genes Genomes Genetics Early Online.* 2020. g3.401479.2020. <https://doi.org/10.1534/g3.120.401479>
 46. Tanno K., Willcox G. How fast was wild wheat domesticated? // *Science.* 2006. V. 311. № 5769. P. 1886. <https://doi.org/10.1126/science.1124635>
 47. van Zeist W., Bakker-Heeres J.A.H. Archaeobotanical studies in the Levant. 1. Neolithic sites in the Damascus basin: Aswad, Ghoraife, Ramad // *Palaeohistoria.* 1975. V. 24. P. 165–256.
 48. Feldman M., Kislev M.E. Domestication of emmer wheat and evolution of free-threshing tetraploid wheat // *Israel J. Plant Sci.* 2007. V. 55. P. 207–221. <https://doi.org/10.1560/IJPS.55.3-4.207>
 49. Lev-Yadun S., Gopher A., Abbo S. How and when was wild wheat domesticated? // *Science.* 2006. V. 313. № 5785. P. 296–297. <https://doi.org/10.1126/science.313.5785.296b>
 50. Flavell R., O'dell M., Sharp P. et al. Variation in the intergenic spacer of ribosomal DNA of wild wheat, *Triticum dicoccoides*, in Israel // *Mol. Biol. Evol.* 1986. V. 3. P. 547–558.
 51. Dong P., Wei Y.-M., Chen G.-Y. et al. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP) of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) in Israel and its ecological association // *Biochem. Syst. Ecol.* 2010. V. 38. P. 1–11.
 52. Dong P., Wei Y.-M., Chen G.-Y. et al. 2009. EST–SSR diversity correlated with ecological and genetic factors of wild emmer wheat in Israel // *Hereditas.* 2009. V. 146. P. 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2009.02098.x>
 53. Haudry A., Cenci A., Ravel C. et al. Grinding up wheat: A massive loss of nucleotide diversity since domestication // *Mol. Biol. Evol.* 2007. V. 24. P. 1506–1517. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm077>
 54. Ozkan H., Willcox G., Graner A. et al. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011. V. 58. P. 11–53. <https://doi.org/10.1007/s10722-010-9581-5>
 55. Ganugi P., Palchetti E., Gori M. et al. Molecular diversity within a mediterranean and European panel of tetraploid wheat (*T. turgidum* subsp.) landraces and modern germplasm inferred using a high-density SNP array // *Agronomy.* 2021. V. 11. P. 414. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030414>
 56. Thuillet A.C., Bataillon T., Poirier S. et al. Estimation of long-term effective population sizes through the history of durum wheat using microsatellite data // *Genetics.* 2005. V. 169. P. 1589–1599. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.029553>
 57. Столетова Е.А. Полба-эммер, *Triticum dicoccum* Schrank // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции.* 1924. Т. 14. Вып. 1. С. 27–98.
 58. Фляксбергер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. // *Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки.* Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 19–434.
 59. Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: КМК., 2019. 649 с.
 60. Вавилов Н.И. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц: к познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц. Л.: ВИР., 1931. С. 221–228.
 61. Scott M.F., Botigué L.R., Brace S. et al. 3000-year-old Egyptian emmer wheat genome reveals dispersal and domestication history // *Nat. Plants.* 2019. V. 5. P. 1120–1128. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0534-5>
 62. Yadav I.S., Singh N., Wu S. et al. Exploring genetic diversity of wild and related tetraploid wheat species *Triticum turgidum* and *Triticum timopheevii* // *J. Adv. Research.* 2023. V. 48. P. 47–60. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2022.08.020>
 63. Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza P. The history and geography of human genes. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994.
 64. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // *Тр. По прикл. ботанике и селекции.* 1926. Т. 16. № 2. 248 с.
 65. Mellaart J. The Neolithic of the Near East. London: ThamesandHudson, 1975. 101 p.
 66. Harris D.R., Masson V.M., Berezin Y.E. et al. Investigating early agriculture in Central Asia: New research at Jeitun, Turkmenistan // *Antiquity.* 1993. V. 67. № 255. P. 324–338.

67. Zaharieva M., Ayana N.G., Al Hakimi A. et al. Cultivated emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank), an old crop with promising future: a review // Genet. Resour. Crop Evol. 2010. V. 57. P. 937–962. <https://doi.org/10.1007/s10722-010-9572-6>
68. Stevens C.J., Murphy C., Roberts R. et al. Between China and South Asia: A middle Asian corridor of crop dispersal and agricultural innovation in the Bronze Age // Holocene. 2016. V. 26. P. 1541–1555. <https://doi.org/10.1177/0959683616650268>
69. Mani B. R. Further evidence on Kashmir Neolithic in the light of recent excavations at Kanishkapura // J. Interdisciplinary Studies in History and Archaeology. 2004. V. 1. P. 137–143.
70. Nesbitt M., Samuel D. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheat // Hulled wheats: Promoting the Conservation and used of underutilized and neglected crops / Eds Padulosi S., Hammer K., Heller J. Rome: IPGRI, 1996. P. 40–99.
71. Mehra K.L. The origin, domestication and selection of crops for specific Yemeni environments // Indigenous Knowledge and Sustainable Agriculture in Yemen / Eds Al-Hakimi A., Pelat F. Sana: Centre Français d'Archéologie et de Sciences Sociales, Cahiers du CE-FAS, 2003. P. 9–14.
72. Hammer K., Gebauer J., Al Khanjari S., Buerkert A. Oman at the cross-road of inter-regional exchange of cultivated plants // Genet. Res. Crop Evol. 2009. V. 56. P. 547–560. <https://doi.org/10.1007/s10722-008-9385-z>
73. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. М.: Наука, 1964. 122 с.
74. Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Янковская А.А. Гены яровизации (VRN) и фотопериода (PPD) у староместных яровых сортов гексаплоидной пшеницы // Генетика. 2021. Т. 57. № 3. С. 332–344. <https://doi.org/10.31857/S0016675821030061>
75. Пухальский В.А., Билинская Е.Н. Материалы по изучению генов гибридного некроза у сортообразцов вида *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl // Генетика. 1999. Т. 35. № 10. С. 1390–1395.
76. Weninger B., Clare L., Gerritsen F. et al. Neolithisation of the Aegean and Southeast Europe during the 6600–6000 calBC period of Rapid // Documenta Praehistorica XLI. 2014. V. 41. P. 1–31. <https://doi.org/10.4312/dp.41.1>
77. Палагута И.В. Мир искусства древних земледельцев Европы. Культуры балкано-карпатского круга в VII–III тыс. до н.э. СПб.: Алетейя, 2012. 336 с.
78. Peric S. Drenovac: A Neolithic settlement in the Middle Morava Valley, Serbia // Antiquity. 2017. V. 91. № 357. P. 11–33. <https://doi.org/10.15184/aqy.2017.41>
79. Marinova E. Archaeobotanical data from the early Neolithic of Bulgaria // The Origins and Spread of Domestic Plants in Southwest Asia and Europe / Eds Colledge S., Connelly J. London: Institute of Archaeology, 2007. P. 93–109.
80. Pashkevich G.F. Agriculture in East European steppe and forest-steppe in the Neolithic-Bronze Ages: paleoethnobotanical evidence // Stratum Plus. 2000. V. 2. P. 404–418.
81. Baldia M.O. The Central and North European Neolithic. Copper Age Chronology // The Comparative Archaeology Web. 2006. https://www.comp-archaeology.org/Central_European_Neolithic_Chronology.html
82. Тагиева Е.Н., Велиев С.С. Природные условия и первые земледельческо-скотоводческие культуры Азербайджана // Изв. РАН. Серия геогр. 2014. № 2. С. 103–115.
83. Lisitsina G.N. The Caucasus, a centre of ancient farming in Eurasia // Plants and Ancient Man. / Eds van Zeis W., Casparie W.A. Rotterdam: Balkema, 1984. P. 285–292.
84. Туганаев В.В., Туганаев А.В. Агроэкосистемы Предуралья и Среднего Поволжья: от начала земледелия до современности // Бюлл. бот. сада Саратовского гос. ун-та. 2009. № 8. С. 25–46.
85. Зинько В.Н., Пашкевич Г.А. Палеоботанические материалы из ранних комплексов Тиритаки // Боспорские исследования. 2010. Вып. XXIV. С. 65–83.
86. Артамонов М.И. История хазар. Л.: Изд-во Гос. Эрмитажа, 1962. 523 с.
87. Плетнева С.А. От кочевий к городам. Салтово-маяцкая культура. М.: Наука, 1967. 200 с.
88. Damania A.B., Valkoun J., Willcox G. et al. The origin of agriculture and crop domestication. Aleppo: ICARDA, 1998. 352 p.
89. Муслимов М.Г., Исмаилов А.Б. Полба — ценная зерновая культура // Зерновое хозяйство России. 2012. № 3. С. 40–42.
90. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т.1. “Сорта растений” (официальное издание). М., 2023. <https://reestr.gossortrf.ru/>
91. Clark J.A., Martin J.H., Ball C.R. Classification of American Wheat Varieties // Bull. USDAN 1074. Washington, 1922. 238 p.
92. Рабинович С.В. Современные сорта пшеницы и их родословные. Киев: Урожай, 1972. 327 с.
93. Hsam S.L.K., Huang X.Q., Zeller. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Alleles at the *Pm5* locus // Theor. Appl. Genetics. 2001. V. 102. P. 127–133.
94. Beuningen L.V., Bush R.H. Genetic diversity among North American spring wheat cultivars // Crop Sci. 1997. V. 37. P. 580–585. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI1997.0011183X003700030046X>

95. *Luig N.H.* A survey of virulence genes in wheat stem rust, *Pucciniagraminis* f. sp. *Tritici* // Suppl. to J. Plant Breed.: Advances in Plant Breeding. 1983. V. 11. 198 p.
96. *McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F.* Wheat rust. An atlas of resistance genes. Australia: CSIRO, 1995. 200 p.
97. Сорта зерновых культур с известными генами устойчивости к грибным болезням // Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 453. Л.: ВИР, 1988. 79 с.
98. *Robe P., Doussinault G.* Genetic analysis of powdery-mildew resistance of a winter wheat line, RE714, and identification of a new specific-resistance gene // Plant Breeding. 1995. V. 114. P. 387–391.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1995.tb00817.x>
99. *Liu X., Brown-Guedira G.L., Hatchett J.O. et al.* Genetic characterization and molecular mapping of a Hessian fly-resistance gene transferred from *T. turgidum* ssp. *dicoccum* to common wheat // Theor. Appl. Genetics. 2005. V. 111. P. 1308–1315.
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-0059-3>

Origin, Genetic Diversity and Migration Routes of Cultivated Emmer *Triticum dicoccum*

A. V. Fisenko^{1,*}, A. Yu. Dragovich^{1,**}

¹Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: fisenko800@mail.ru

**e-mail: dragova@mail.ru

During the period of significant climatic and environmental changes and the constant growth of the human population, new effective approaches in wheat breeding are required, in particular, the study of genetic and genomic diversity, origin and migration routes of species genetically related to common wheat, which could be donors of genes controlling economically valuable characteristics. Such species include the cultivated emmer *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. With subgenomes A and B ($2n = 28$), similar to the corresponding subgenomes of hexaploid common wheat. The review examines the issues of genetic and genomic diversity of cultivated emmer, its domestication and routes of distribution. The characteristics of some *T. dicoccum* genes introduced into common and durum wheat, or promising for further use in breeding, are given.

Keywords: emmer, *T. dicoccum*, biodiversity, domestication, migration routes.