

ПРОБЛЕМА ВИДА И КЛАССИФИКАЦИЙ У КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ: ОТ Н.И. ВАВИЛОВА ДО НАШИХ ДНЕЙ

Целью классификации культурных растений является наиболее полное описание всех существующих крупных и мелких форм [29]. Это обусловлено, прежде всего, удобством использования такого деления как в экспериментальной работе, так и при селекции и апробации сельскохозяйственных культур. Очень часто вопросы «какой материал» и «насколько подробно изучать» определяют «глубину» их экспериментальной проработки, а следовательно, успех всей последующей исследовательской работы. Тщательность разработки внутривидовых классификаций важна не только при решении вопросов происхождения и филогении того или иного вида возделываемых растений, но и для эффективного сохранения его биоразнообразия. Для селекции хорошо и полно разработанная классификация конкретного селективируемого вида необходима при подборе пар для скрещивания и прогнозе возможности успешной интрогрессии генетического материала. Следовательно, крайне необходимо, чтобы внутривидовая таксономия правильно отражала и естественную дифференциацию рода, и взаимосвязи между видами [9]. Цель любой классификации — создать такую, которая отражала бы и филогенез, и генетическую структуру видов. В то же время у большинства сельскохозяйственно важных культур до сих пор однозначно не определены ни объем рода, ни объем вида. Проблема укрупнения — дробления таксонов — извечная проблема систематики. В систематике культурных растений первая тенденция характерна для современных англоязычных систематиков, вторая — для отечественных и восходит к линии Ф. Кёрнике — Р.Э. Регель. Первый работал старшим садовником СПб Имп. Ботанического сада, второй — зав. отделом прикладной ботаники ученого комитета Главного управления земледелия и землеустройства (ныне ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова) [6].

Концепция линнеевского вида как системы Н.И. Вавилова [3] не была в чистом виде попыткой примирить эти два направления. Она, в совокупности с системой возделываемых растений Ф. Котике [43], используемой в отделе прикладной ботаники и селекции со времен Р.Э. Регеля [32], позволила Н.И. Вавилову и его сотрудникам описать все существующее внутривидовое многообразие большинства важных сельскохозяйственных культур, установить границы изменчивости в таксонах разного уровня, т.е. определить «дифференциал видов», а в последующем и «мобилизовать потенциал наследственной изменчивости». К сожалению, оба издания классификаций возделываемых видов растений, предпринятые в разное время в ВИРе («Культурная флора СССР», начато в 1935 г. и «Культурная флора СССР», 2-е изд., начато в 1979 г.), по разным причинам остались незавершенными. При этом проблема вида при описании биоразнообразия возделываемых растений так и осталась неразрешенной [12, 16, 28].

Н.И. Вавилов [3] рассматривал вид как полиморфную, состоящую из линнеонов и жорданионов систему. И если К.А. Фляксберггер [33] считал, что любая классификация пшениц в первую очередь является «пособием для определения пшениц земного шара, в котором приводится все их мировое разнообра-

зие” (с.22), то Н.И. Вавилов полагал, что «вид как понятие нужен не только ради удобства, а ради действительного познания сущности эволюционного процесса» [3, с.134]. Всесторонний охват проблемы вида — одна из сложных проблем филогенеза [27]. Остановимся несколько подробнее на приложимости вавиловской концепции линнеевского вида как системы. Для нашего рассмотрения не важно, что предложенная Н.И. Вавиловым [3] концепция линнеевского вида как системы не была воспринята положительно многими ботаниками, в том числе и крупнейшим советским ботаником того времени В.Л. Комаровым [15].

В настоящее время очевидно, что определение вида различно для животных и для растений. Более того, и для высших растений универсальная формулировка определения затруднена: она различна для самоопылителей и перекрестников, для растений с агамным и прогамным типом развития, для аллополиплоидных и диплоидных видов и т.д. Критерии определения “вида” у цветковых растений различны для дикорастущих и для культурных растений. Причем значительная часть последних не может не только занимать ареалы, но и существовать в естественных условиях без поддержки (возделывания) человеком. Человек может произвольно менять их ареалы, вводя в культуру одни виды и прекращая культивирование других. Ни в “International code of botanical nomenclature” [21], ни в “International code of botanical nomenclature for cultivated plants” [42] не рассматривают проблемы классификации культурных растений в комплексе, тем не менее их существование не может зависеть от тщательности разработки вопросов регламентации. Итак, термин “вид” у культурных растений есть нечто неопределенное [21]. У них он — не низшая и не всегда основная таксономическая единица [28]. Считается, что у дикорастущих растений вид монофилитичен, т.е. происходит от какого-либо определенного предкового вида, у культурных — возможны варианты. Например, космополит люцерны посевная *Medicago sativa* L. sensu lato объединяет несколько близких видов, которые были введены в культуру в нескольких местах независимо друг от друга [30], в то время как редис и редьки произошли от одного общего предкового вида *Raphanus raphanistrum* Web. В.Л. Комаров [15] считал: если для многих форм культурных растений мы не нашли до сих пор диких предков, то никогда и не найдем их, так как в культуру вводилось не одно растение, а несколько близких видов, при этом огромное значение имел процесс гибридизации, подхватываемый бессознательным отбором. Дробность классификаций возделываемых растений обусловлена наличием у них значительного внутривидового полиморфизма. При этом на практике часто используется растениеводческий термин «культура», в то время как «вид» — термин ботанический. Культура может быть представлена как одним видом, например лен (*Linum usitatissimum* L.), так и несколькими, например пшеница (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf., *T. monococcum* L.). В настоящее время полагают, что единственный выход из сложившейся ситуации — это принятие “консенсуса” вида, т.е. вид — это то, что специалисты по данной группе растений определили за таковой, и “на смену концепциям вида должна прийти единая конвенция (разрядка наша. — Н.Г.) вида” [23, с.180]. Если объективные критерии не работают, то мы, по мнению Б.М. Медникова [20], приходим к прагматическому определению: “вид — это то, что считает видом компетентный специалист по данной группе” (с. 134). Однако наличие разных школ и ограниченная, нерепрезентативная выборка видов, хранящихся в большинстве зарубежных генбанков, не позволяет не только прийти к консенсусу, но часто и найти точки соприкосновения. Например, у картофеля параллельно существует две системы (классификации) — С.М. Букасова [2] и J.A. Hawkes [40], то же у пшениц — В.Ф. Дорофеев и др. [12],

N.P. Goncharov [38] и M. van Schlageren [48] и т.д. В настоящее время существует опасность, что объем вида и их число будет “зависеть от уровня квалификации исследователя данной таксономической группы” [17, с. 188].

В одной из своих лекций Н.И. Вавилов обратил внимание на отличие отечественного метода, специфической особенностью которого является введение так называемого дифференциального ботанико-географического метода, так как в отношении культурных растений нас интересуют не только ареалы видов и родов, но прежде всего составляющие виды, разновидности и расы. Крупные открытия, выпавшие на долю советской науки, обуславливаются именно нетронутостью этой области, считал Н.И. Вавилов. В качестве примера применимости подхода к линнеевскому виду как системе он рассматривает классификацию пшениц: «.. условность категорий и в то же время несомненные факты действительного существования «видов» можно проследить на примере сравнительно хорошо изученной культурной и дикой пшеницы» [3, с.131]. Рассмотрим, как изменилась ситуация с познанием рода *Triticum* L. в настоящее время.

Объем рода *Triticum*. Основные классификации рода *Triticum* взаимоисключающие [12, 32, 35, 45, 46]. Происхождение полиплоидных видов пшениц в результате гибридизации с рядом видов рода *Aegilops* L. привело некоторых систематиков к идее включения в систему рода *Triticum* рода *Aegilops* [35] или только его секции *Sitopsis* [36]. В роде отсутствует единство критериев для выделения естественных и возделываемых (культивируемых) видов, а наличие искусственно созданных амфиплоидов с неопределенным таксономическим статусом еще более усложняет ситуацию. По этой причине границы рода *Triticum*, как и родов ряда других возделываемых растений, не определены [12, 32, 35, 45, 46]. J. MacKey [46] включил *Triticale* Miintzing (*xSecalotriticum* Wittmack) в род *Triticum*, разделив ее согласно уровням плоидности на два вида — *Triticum turgidocereale* (Kiss) МК (2я=42) и *T. rimpai* (Wittm.) МК (2и=56). В последующем он отказался от этой идеи [19], хотя и продолжал считать, что «нет никаких причин объявлять и называть новый род, если пшеница была скрещена с каким-либо более далеким родственником» [19, с.174] (цитата уточнена нами по оригиналу. — Н.Г.). Важное место занимает проблема классификации экспериментально полученных “искусственных” видов, с не характерным для “естественных” видов рода пшениц сочетанием элементарных геномов. И хотя мы придерживаемся точки зрения, что каждый искусственно созданный амфиплоид должен иметь не только собственное имя, но и свое место в системе рода [5], включение межродовых гибридов в систему рода *Triticum* регламентации не поддается. Исходя из этого, место в системе пшеницеевых для рукотворных родов (видов) *Haynaticum* Zhuk., *Aegilotriticum* *TschermakxTritordium* Asch. et Greb., *T. agropyrotriticum* Cicin должно быть тщательно определено. С объединением родов *Aegilops* и *Triticum* W.M. Bowden [35] создал, по мнению Дж. МакКея [19], таксономический тупик, а A. Love [45] — размыл границу между видом и родом.

Объем вида. Отсутствие достаточного критерия вида — одна из основных причин разногласий между триктологами при выделении и определении числа видов у пшениц, хотя используемые ими критерии и обычны для систематики растений, а именно: морфологические (реже анатомо-морфологические), эколого-географические, кариологические, биохимические, цитогенетические, а в последнее время и молекулярно-биологические. Основное противоречие при установлении объема вида — необходимость соединить ботаническое описание пшениц и удобство применения такой таксономии на практике. В то же время морфологическая концепция вида превалирует над остальными [27].

Это обусловлено ее удобством для «пользователей», так как виды, особенно возделываемые, должны быть легко различимы. До настоящего времени в систематике возделываемых растений, как и в систематике вообще, уживаются две диаметрально противоположные точки зрения. Согласно первой, виды реальны и действительно существуют в природе, согласно другой, вид — это абстрактное понятие, необходимое человеку для удобства классификации объектов природы. Заметим, что понятие «вид» было привнесено К. Линнеем [18] в систематику из логики.

Выделение видов у пшениц. Внутривидовая обособленность и нескрещиваемость внутри рода *Triticum* обусловлена наличием у его представителей трех основных типов цитоплазм (если считать искусственные амфиплоиды с геномной формулой DDAA, имеющие цитоплазму *Ae. squarrosa* L.) и трех уровней пloidности — ди-, тетра- и гексаплоидного — (заметим, что имеется несколько искусственно созданных октоплоидов), обуславливающих надежную межвидовую изоляцию в роде. Один тип цитоплазм имеется у диплоидных пшениц, два типа модификаций цитоплазмы *Ae. speltoides* — у полиплоидных B- и G-геномных видов. Это позволило исследователям разделить род *Triticum* на несколько более мелких таксономических единиц. Однако вопросы межвидовой изоляции и скрещиваемости в роде не так просты, как может показаться с первого взгляда. Некоторые виды близких родов скрещиваются с пшеницами, изредка давая плодовитое потомство. Наиболее характерный пример — рукотворный вид *Triticale* Miintzing (*xSecalotricum* Wittmack). При скрещиваемости диплоидных видов ($2n=14$) с гексаплоидными ($2n=42$) также не получается фертильного потомства. При репродуктивной «изоляции» у возделываемых видов-самоопылителей в расщепляющихся потомствах гибридные формы промежуточного типа обычно элиминируются, что позволяет выделять виды пшениц при спонтанной гибридизации [1].

При делении рода *Triticum* на три секции в зависимости от уровня пloidности изолирующими факторами являются наличие разных типов цитоплазм и межвидовые различия в числе хромосом (уровень пloidности). Число видов в разных системах рода *Triticum* неодинаково [5, 12, 19, 35, 36], и часто критерии классификации рода перечисленных авторов являются спорными. Полиплоидные виды родов *Aegilops* и *Triticum* представлены только аллополиплоидами, все автополиплоиды получены экспериментально [11, 12]. Считается, что синтез новых видов с не характерным для естественных пшениц сочетанием элементарных геномов может облегчить перенос генетического материала от диплоидных видов к гексаплоидным. В то же время в вопросе ревизии системы рода *Triticum* проблема признания и классификации таких экспериментально полученных гибридогенных амфиплоидов занимает значительное место. Если ряд видов пшениц различается только на основании немногих контрастных признаков [12], то различия, обусловленные наличием целого генома, требуют пристального внимания и скрупулезного рассмотрения. Возделываемые виды пшениц способны существовать только при помощи человека. Вероятно, и характеризующие эти виды признаки были «закреплены» у них не без помощи человека. По этим так называемым «классификационным», или «систематическим», признакам любой из культурных видов пшениц, как-то: *T. monosocum*, *T. dicocum* (Shubler) Schrank, *T. spelta* L., мягкая или карликовая пшеницы из археологических раскопок каменного века — легко идентифицируется. Их внешний облик за тысячелетия интенсивного культивирования не изменился, и в настоящее время мы легко соотносим эти виды друг с другом. Любое изменение морфологии растения неразрывно связано с изменениями процессов развития

[13]. Прежде всего предстоит ответить на вопрос, связаны эти изменения с накоплением «малых» мутаций в процессе эволюции видов или с изменением олигогенов. Выявление небольших групп генов, отвечающих за основные таксономические признаки, позволит провести поиск гомологичных генов и у других видов растений и в конечном итоге подойти к решению проблем морфологической эволюции растений [13]. М.М. Тихомирова [31] считает, что «только в ходе анализа наследования многих и разнообразных признаков организмов одного вида складывается представление о генотипе как системе, а не о сумме генов» (с.3). При этом одной из интереснейших задач, по мнению Н.И. Вавилова, «...является вопрос о пластичности видов, об изменчивости видов, об амплитуде внутривидового разнообразия, о приспособленности вида к различным условиям среды» [4, с.45].

Наряду с категорией «вид» у пшениц выделяют «подвид», «разновидность», «форма» и «сорт» (последние как низшая таксономическая категория). Понятие сорт (cultivar) применяется только у возделываемых видов. К.А. Фляксбергер [33] также выделял «proles» — потомство, поколение и «grex» — стадо, конгломерат форм. Это было связано с попыткой рассмотрения популяции как основной структурной единицы вида [25]. Причем в качестве элементарной единицы Р.Э. Регель выделял «формационный вид», определяемый им как совокупность генетически обусловленных форм, существующих в одном и том же локальном местообитании. Формы, одинаково приспособленные к условиям заселяемого ими местообитания, имеют определенный, более или менее одинаковый приспособительный фенотип, что позволяет выделять их в особый (формационный) вид. Следует заметить, что впервые поставленный 100 лет назад Р.Э. Регелем [24] вопрос о желательности соглашения об употреблении терминов «вид», «разновидность», «раса или порода» и «сорт» в применении к возделываемым растениям так и не получил своего разрешения. И если Ч. Дарвин [8] писал о необходимости изучения многих экземпляров одного вида, то в настоящее время большинство генбанков мира не обладает полными коллекциями даже видов пшениц. Это связано не только с отсутствием достаточного критерия вида у пшениц и различными подходами к их выделению, но и от репрезентативности имеющихся в их распоряжении коллекций. В последнее время к проблемам «ботаническим» добавились проблемы экономические и политические. В последнем случае проблемы сохранения биоразнообразия возделываемых видов связаны с принятыми в некоторых странах законами об ограничении или запрете экспорта образцов тех или иных видов. Это ограничивает возможность получения репрезентативных выборок пользователями генбанков и не позволяет большинству западных исследователей представить весь полиморфизм рода. Иерархическая субординация видов пшениц носит искусственный и очень субъективный характер. В то же время введение в систематику пшениц экспериментальных методов, в том числе и молекулярно-биологических, пока не позволило построить реальную филогению рода. Не в последнюю очередь это связано с эволюционной «молодостью» видов рода, история большинства которых прошла в условиях культуры, причем человек начал культивировать первые из них не ранее 11 тыс. лет назад [Helbek, 1959].

Искусственно созданные амфиплоиды пшениц. В настоящее время остро встала проблема типирования и сохранения искусственно полученных видов в роде *Triticum* [5]. Чаще всего получаемые цитогенетиками и селекционерами, они не имеют не только ботанического статуса, но и элементарного ботанического описания. 35 лет назад П.М. Жуковский [14] писал: «Известно, что А.Р. Жебрак, воздействуя колхицином, получил впервые 56- и 70-хромо-

сомные пшеницы, правда, малофертильные. Всем им автор дал видовые латинские названия. Как новые таксоны они совершенно забыты. У меня тоже есть новые аллооктоплоидные виды пшеницы, но я почти всегда их замалчиваю. Подобные синтетические новинки как бы дрейфуют в океане таксономии и ни к каким берегам не приписаны. У них нет ареала ни в форме, ни в культуре” (с. 133). Фертильность таких амфиплоидов, как правило, со временем может восстанавливаться, но сами образцы в последующем теряются. Встав на точку зрения, что каждый “рукотворный” вид должен иметь собственное имя и место в системе рода *Triticum*, мы столкнулись с рядом проблем. Во-первых, в гербарии ВНИИ растениеводства (г. С-Петербург) не представлены типы большинства из искусственно созданных отечественными исследователями амфиплоидов. В генбанке Университета г. Киото (Япония) гербарий таких форм вообще отсутствует и хранится только колосовой материал. Во-вторых, в России не все такие амфиплоиды попали в основной каталог ВИРа, а следовательно, не сохранились и в живом виде (особенно это касается китайских искусственных амфиплоидов середины прошлого столетия и амфиплоидов, созданных в нашей стране А.Р. Жebraком, Э.В. Тавриным и Е.Г. Жировым). В-третьих, никогда и никем не ставился вопрос о возможности классификации утерянных, не существующих в настоящее время в живом виде искусственно созданных амфиплоидов, ресинтез которых может быть осуществлен заново. В-четвертых, неясен статус искусственно созданных автополиплоидов естественных видов пшениц в силу отсутствия в роде естественных автополиплоидов. Согласно полученным нами предварительным результатам искусственно созданные амфиплоиды могут занимать важное место в генетических и филогенетических исследованиях [39] и, следовательно, должны быть сохранены. Единственный способ для этого — узаконить их существование в генбанках, т.е. определить место в системе рода всем экспериментально полученным с начала 1930-х годов по настоящее время амфиплоидам. Для этого основная их часть включена нами в уже ранее выделенные трикологами два подрода, остальные объединены в новую секцию «гибридогенного происхождения» *Kostovii* N.Gontsch. nonen podum [38] с выделением подрода *Compositum* N.Gontsch. (*Rachis fragilis*, *semen corticatum*). Считаем, что нет никаких объективных оснований включать в систему рода *Triticum* только один “рукотворный” амфиплоидный вид *T.kiharae* Dorof. et Migusch. [12] и не рассматривать в ней все другие, искусственно полученные исследователями на настоящий момент виды. Более того, и Э.Ф. Мигушова [22] и В.Ф. Дорофеев [10] также пытались найти ряду искусственных амфиплоидов место в системе рода, рассматривая их существование с позиций параллелизма естественным видам. Система искусственно созданных видов дана нами в виде, соответствующем предложенному В.Ф. Дорофеевым с соавторами [12] для системы “естественных” видов [5]. Даже если данная система рода *Triticum* будет претерпевать какие-либо изменения, число искусственно созданных амфиплоидных видов значительно не изменится, так как все возможные комбинации в роде с геномами *A^b*, *Aⁿ*, *B*, *G* и *D* исследователями перебраны. Нами изменен порядок поименования геномов в записи геномных формул видов, так как для включения искусственных амфиплоидов в систему рода *Triticum* необходима унификация их записи. Заметим, что использование традиционной системы записи геномных формул и для “естественных” видов не является удобным, особенно при обсуждении вопросов филогении при ее экспериментальном изучении. В этом вопросе мы солидарны с G. Waines, D. Barnhart [50], также полагающих, что запись геномной формулы пшениц необходимо изменить. “Реальная система” записи геномных формул как естественных, так и

искусственных амфиплоидов в первую очередь дает информацию о доноре цитоплазмы полиплоидных видов пшениц, поэтому, с нашей точки зрения, является и наиболее целесообразной. В настоящее время решение проблемы сохранения и расширения существующего разнообразия возделываемых видов пшениц невозможно без тщательной инвентаризации и скрупулезного изучения гермиплазмы видов-сородичей.

Естественные виды пшениц и их классификация. Первая система рода *Triticum* дана С. Linnaeus [44]. В основу своей классификации пшениц он положил хорошо различимые признаки: яровость (*T. aestivum* L.), озимость (*T. hybemum* L.), спельтоидность (*T. spelta* L.) и ряд других. Только морфологические признаки легли в основу системы рода F. Komike [43]. Причем для описания всего известного ему биоразнообразия рода он ввел дробление до разновидностей, исправно служащее тритикологам уже более 100 лет. Несмотря на постоянную критику «несостоятельности» и искусственности последней, она до настоящего времени является лучшей основой для всех последующих классификаций. С середины 60-х годов XX в. намечилось некое противопоставление классификаций, построенных на сравнительно-морфологических основах, и отсюда — стремление их построения на генетических основах [19], а в последнее время — и с привлечением данных молекулярно-генетических исследований [7]. В то же время сейчас существует реальная возможность использовать сравнительно-генетический подход для решения многих вопросов систематики рода *Triticum*. В основу выделения тех или иных видов пшениц нами положена субординация признаков [5, 38], основанная на изучении сравнительной ценности различных признаков, когда один или немногие признаки принимают доминирующее значение при выделении видов («системообразующие признаки») и при обязательном генетическом контроле. Это связано со спецификой выделения видов у пшениц, в основу которого положен уровень плоидности [3]. Только экспериментальное сравнительно-генетическое изучение позволит выявить «видообразующие» системные гены и оценить корректность выделения видов, оставив в стороне проблему правомочности - неправомочности выделения в качестве видов «искусственных конструкций», а не только реально встречающиеся в природе «естественных» видов. Исследование плейотропного эффекта «видообразующих» (таксономически значимых) генов важно не только для филогенетических построений, но и для генетики растений вообще. Такие гены не позволяют получать в потомстве «помеси», т.е. каждое отдельно взятое растение характеризуется одновременно по ряду коррелирующих признаков, и можно с легкостью по таксономически значимым признакам определить его видовую принадлежность — будь оно из экспериментального посева или из археологических раскопок. «Специфика» данных генов обусловила появление работ, в которых обсуждается вопрос о том, что такие гены являются регуляторными [37]. Оказалось, что гены, контролирующие таксономически значимые признаки, расположены у гексаплоидных видов пшениц или в D-геноме, или в хромосоме 5A. Причем первые в силу отсутствия D-генома у ди- и тетраплоидных пшениц, а последние в силу отсутствия гомологии между участком с «видообразующими» генами хромосомы 5A гекса- и тетраплоидных пшениц оказались уникальными для филогенетических построений только у гексаплоидных видов. У ди- и тетраплоидных видов пшениц до сих пор таких «видообразующих» генов не выявлено, и систематики пользуются «радикалом» вида в понятиях Н.И. Вавилова [49], т.е. комплексом признаков с не изученным до сих пор генетическим контролем. Вероятно, слабая генетическая изученность этих видов пшениц и обусловила основную «слабость» генетичес-

кой” системы рода *Triticum* J. MacKey [19, 46]. Его идея создания “генетической” классификации и стимулировала значительное число исследований, в том числе и данную работу, тем не менее сама система рода, им созданная, оказалась нежизнеспособной, хотя и породила пару очень «вредных» для сохранения биоразнообразия пшениц в чистоте и репрезентативности ревизий [47, 48]. Хочется надеяться, что ревизия системы рода *Triticum* выполнена нами в рамках существующих традиционных классификаций рода, лишена их недостатков, ведь хорошо известно, что «чем информативнее данная система классификации, тем полезнее она в научном и практическом отношениях» [34, с.38].

Таким образом, идея использовать генетику для развития систематики возделываемых растений [26] и концепцию линнеевского вида как системы Н.И Вавилова [3], несмотря на всю неоднозначность последней, сыграла положительную роль в классификации возделываемых видов растений, в том числе и основного хлебного злака Старого Света — пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берлянд-Кожевников В.М., Дорофеев В.Ф. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1976. Т. 58. № 2. С. 3-18. — 2. Букасов С.М. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1971. Т.46, вып. 1, С.3-44. — 3. Вавилов Н.И. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т.26, вып.3. С. 109-134. — 4. Вавилов Н.И. // Тр. Всес. конф. по планированию генетико-селекционных исследований (Л., 25-29 июня 1932 г.). Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С.17-46. — 5. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск. Сиб. унив. изд-во, 2002. — 6. Гончаров Н.П. // Инф. вестник ВОГиС, 2007. С.445-461. — 7. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В. и др. // Генетика, 2007. Т.43. №11. — 8. Дарвин Ч. // Ч. Дарвин. Собр. соч.: В 12 т. Т. III. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 1-678. — 9. Дорофеев В.Ф. // Доклады ВАСХНИЛ, 1985. №9. С.3-5. — 10. Дорофеев В.Ф. // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 5-14. — 11. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1981. Вып. 106. С. 40-45. — 12. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Пшеница / Культурная флора СССР. Т.1. Ред. В.Ф. Дорофеев, О.Н. Коровина. Л.: Колос, 1979. — 13. Ежова Т.А., СклярOVA О.А. // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 461-470. — 14. Жуковский П.М. // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 10. С. 1530-1539. — 15. Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.-Л.: ОГИЗ-ГИЗ с.-х. и колх. кооп. л-ры, 1931. — 16. Конарев В.Г. Н.И. Вавилов и проблемы вида в прикладной ботанике, генетике и селекции // М.: Агропромиздат, 1991. — 17. Куприянов А.Н. // Эволюционная биология: Мат. конф. «Проблема вида и видообразование» / Под ред. В. Н. Стегния. Томск, ТГУ, 2001. Т. 1. С. 179-189. — 18. Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с. — 19. МакКей Дж. // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 170-185. — 20. Медников Б.М. // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 133-147. — 21. Международный кодекс ботанической номенклатуры (сент-луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом. СПб.: Изд-во СПб ГХФА, 2001. — 22. Мигушова Э.Ф. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1976. Т. 58. Вып. 2. С. 155-158. — 23. Назаренко А.А. // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 2. С. 180-186. — 24. Регель Р.Э. // Труды 3-го съезда деятелей по с.-х. опытному делу. 1905. Т. 1. С. 83-86. — 25. Регель Р.Э. // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912. Т. 5. № 11. С. 425-623. — 26. Регель Р. // Труды по прикл. ботан., 1917. Т. 10, № 1. С. 157-181. — 27. Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. — 28. Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л.: ВИР, 1961. — 29. Синская Е.Н. // Тр. по прикл. ботанике,

генетике и селекции, 1968. Т. 39. Вып. 2. С. 3-38. — 30. *Синская Е.Н.*, 1969. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия). Л.: Колос. — 31. *Тихомирова М.М.* Генетический анализ: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. — 32. *Фляксбергер К. А.* // Труды Бюро по прикл. бот. 1908. Т.1. № 3-4. С. 95-137. — 33. *Фляксбергер К. А.* // Культурная флора СССР. т. 1. Хлебные злаки — пшеница / Ред. Е. В. Вульф. М.-Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19-434. — 34. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. — 35. *Bowden W.M.* // *Canad. J. Bot.* 1959. Vol. 37. P. 657-684. — 36. *Chennaveeraiah M.S.* // *Acta Horti Gotoburgen.* 1960. Vol. 23. P. 85-178. — 37. *Fans J.D., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S.* // *Genetics*, 2003. Vol.164. P.311-321. — 38. *Goncharov N.P.* // *Czech J. Genet. and Plant. Breed.*, 2005. V.41. Special issue. P.52-55. — 39. *Goncharov N.P., Bannikova S.V., Kawahara T.* // *Genet. Res. and Plant Evol.* 2007. V.54, №7. P.1507-1514. — 40. *Hawkes J.* // *Ann. Rep. Scottish Plant Breed. Stan.*, 1963. — 41. *Helbaek H.* Domestication of food plants in the old world // *Science*, 1959. Vol.130. № 3372. P.365-372. — 42. International code of botanical nomenclature for cultivated plants. Trehane P. et al. (Eds.). Wimbome: Quarterjack Publ., 1994. — 43. *Komike F.* // *Kornike F., Werner H.* *Hundbuch des Getreidebaus.* Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885. Bd. 1. S. 22-114. — 44. *Linnaeus C.* *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas.* Т. 1. *Holmiae: Impensis Laurentii Salvii*, 1753. 560 s. — 45. *Love A.* *Conspectus of the Triticeae* // *Feddes Repert.* 1984. Vol. 95. № 7/8. P. 425-521. — 46. *MacKey J.* // *Proceed. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp.* (1963) / *Hereditas.* 1966. Suppl. 2. P. 237-275. — 47. *Morris R., Sears E. R.* // *Wheat and wheat improvement.* Madison: Amer. Soc. Agron., 1967. P. 19-87. — 48. *Slageren M.W. van.* *Wild wheats: a monograph of Aegilops L. and Amblyopyrum (Jaub. et Spach) Eig (Poaceae).* Wageningen Agricultural University, Wageningen & ICARDA, Aleppo, Syria, 1994. — 49. *Vavilov N.I.* // *The new systematics.* Oxford, 1940. P.549-566. — 50. *Waines J.G., Barnhart D.* // *Wheat Genetic Resources: Meeting diverse needs* / J.P. Srivastava, A. B. Damania (Eds.). ICARDA, 1990. P. 103-110.

*Н.П. Гончаров, доктор биологич. наук, профессор,
Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск*