

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Использование пырея среднего (*Thinopyrum intermedium*) в селекции

И.В. Потоцкая¹✉, В.П. Шаманин¹, А.Н. Айдаров¹, А.И. Моргунов²

¹ Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия

² Продовольственная и сельскохозяйственная организация, Рияд, Саудовская Аравия

✉ iv.pototskaya@omgau.org

Аннотация. Пырей средний (*Th. intermedium*) традиционно применялся в селекции пшеницы для получения пшенично-пырейных гибридов и сортов с интрогрессиями новых генов хозяйственно ценных признаков. Однако в 1980-х гг. в США из множества многолетних видов растений пырей был выбран для доместикации с целью создания сортов двойного направления использования – на зерно (альтернатива многолетней пшенице) и сено. В результате были выведены сорта пырея Kernza (The Land Institute, Канзас) и MN-Clearwater (Миннесотский университет, Миннесота). В Омском ГАУ из популяции *Th. intermedium*, полученной из The Land Institute, массовым отбором наиболее зимостойких биотипов с последующим их объединением создан сорт Сова. Средняя урожайность зерна сорта Сова составляет 9.2 ц/га, зеленой массы – 210.0 ц/га, сена – 71.0 ц/га. Пырей средний – культура с большим производственным потенциалом, полезными экологическими свойствами и ценным зерном для функционального питания. Во многих публикациях показаны преимущества возделывания сорта Kernza по сравнению с однолетними культурами: сокращение стока нитратов в грунтовые воды, увеличение секвестрации почвенного углерода, снижение энергетических и экономических затрат. Однако в России селекционные программы, направленные на доместикацию многолетних культур, весьма ограничены. В настоящем обзоре рассматриваются основные задачи, стоящие перед селекцией и направленные на повышение урожайности зерна и эффективности возделывания пырея среднего в качестве многолетней зерновой и кормовой культуры. Для их решения используются как традиционные, так и современные биотехнологические и молекулярно-цитогенетические подходы. Важнейшей задачей считается передача целевых генов *Th. intermedium* в современные сорта пшеницы и сокращение дозы хроматина, несущего гены нежелательных признаков дикорастущего сороридича. Получена первая консенсусная генетическая карта пырея среднего, содержащая 10 029 маркеров и представляющая интерес для поиска ценных генов и их интродукции в геном пшеницы. Представлены результаты исследований по оценке питательных и технологических свойств зерна пырея и полученных из него продуктов питания в сравнении с пшеницей.

Ключевые слова: многолетняя культура; пшеница; доместикация; отбор; гены; экология.

Для цитирования: Потоцкая И.В., Шаманин В.П., Айдаров А.Н., Моргунов А.И. Использование пырея среднего (*Thinopyrum intermedium*) в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(5):413-421. DOI 10.18699/VJGB-22-51

The use of wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) in breeding

I.V. Pototskaya¹✉, V.P. Shamanin¹, A.N. Aydarov¹, A.I. Morgounov²

¹ Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russia

² Food and Agriculture Organization, Riyadh, Saudi Arabia

✉ iv.pototskaya@omgau.org

Abstract. Wheatgrass (*Th. intermedium*) has been traditionally used in wheat breeding for obtaining wheat-wheatgrass hybrids and varieties with introgressions of new genes for economically valuable traits. However, in the 1980s in the United States wheatgrass was selected from among perennial plant species as having promise for domestication and the development of dual-purpose varieties for grain (as an alternative to perennial wheat) and hay. The result of this work was the creation of the wheatgrass varieties Kernza (The Land Institute, Kansas) and MN-Clearwater (University of Minnesota, Minnesota). In Omsk State Agrarian University, the variety Sova was developed by mass selection of the most winter-hardy biotypes with their subsequent combination from the population of wheatgrass obtained from The Land Institute. The average grain yield of the variety Sova is 9.2 dt/ha, green mass is 210.0 dt/ha, and hay is 71.0 dt/ha. Wheatgrass is a crop with a large production potential, beneficial environmental properties, and valuable grain for functional food. Many publications show the advantages of growing the Kernza variety compared to annual crops in reducing groundwater nitrate contamination, increasing soil carbon sequestration, and reducing energy and economic costs. However, breeding programs for domestication of perennial crops are very limited in Russia. This paper presents an overview of main tasks faced by breeders, aimed at enhancing the yield and cultivating wheatgrass efficiency as a perennial grain and fodder crop. To address them, both traditional and mo-

dern biotechnological and molecular cytogenetic approaches are used. The most important task is to transfer target genes of *Th. intermedium* to modern wheat varieties and decrease the level of chromatin carrying undesirable genes of the wild relative. The first consensus map of wheatgrass containing 10,029 markers was obtained, which is important for searching for genes and their introgressions to the wheat genome. The results of research on the nutritional and technological properties of wheatgrass grain for the development of food products as well as the differences in the quality of wheatgrass grain and wheat grain are presented.

Key words: perennial crop; wheat; domestication; selection; genes; ecology.

For citation: Pototskaya I.V., Shamanin V.P., Aydarov A.N., Morgounov A.I. The use of wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) in breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(5):413-421. DOI 10.18699/VJGB-22-51

Введение

Одной из актуальных проблем, влияющих на продовольственную безопасность, считается изменение климата, поскольку в засушливых агроландшафтах стран Африки, Азии и Южной Америки урожайность сельскохозяйственных культур, в частности кукурузы, пшеницы и сахарной свеклы, резко снижается (IPCC..., 2019).

Традиционная система сельского хозяйства, основанная на возделывании однолетних культур, подразумевает применение пестицидов и отвальную обработку почвы, что существенно снижает ее плодородие, приводит к эрозии пахотных земель, вымыванию питательных веществ и эмиссии углерода (Stavridou et al., 2016; Vico, Brunzell, 2018). Около 70 % общих выбросов парниковых газов (CO₂, CH₄, N₂O и др.) приходится на внесение и производство азотных удобрений, 10–15 % – на агротехнические приемы по обработке почвы, остальное – на использование пестицидов и регуляторов роста (Berry et al., 2010).

По последним данным, более трех четвертей площади посева сельскохозяйственных культур в мире занимают однолетние культуры, поэтому важным элементом регенеративного земледелия является рациональная структура посевных площадей и повышение биоразнообразия возделываемых культур (de Oliveira et al., 2019). В ближайшие десятилетия расширение посевных площадей под многолетними культурами, в дополнение к однолетним, создаст возможности для перехода сельского хозяйства на более устойчивую траекторию развития, снизит производственные затраты и улучшит состояние агроценозов (Amaducci et al., 2016).

Многолетние культуры имеют более продолжительный вегетационный период, благодаря чему почва дольше покрыта растительностью, обеспечивают накопление углерода в почве и сокращение выбросов парниковых газов (Chimento, Amaducci, 2015; Schipanski et al., 2016). Они обладают повышенной устойчивостью ко многим негативным биотическим и абиотическим факторам среды, формируют мощную корневую систему, улучшающую водопотребление растений, снижают потери питательных веществ в почве (Zeri et al., 2013; Abraha et al., 2016). Примеры успешной доместикации многолетних культур – пырей средний *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey и масличная культура *Silphium integrifolium* Michx. Отдаленная гибридизация однолетних культур с многолетними дикорастущими сородичами проводится во многих научных учреждениях и университетах в мире по созданию таких многолетних культур, как пшеница, сорго, рис, ячмень (Crews et al., 2018).

Биологические и генетические особенности пырея среднего

Аллогексаплоидный вид *Th. intermedium* ($2n = 6x = 42$) (= syn. *Agropyron glaucum* (Desf. ex DC.) Roem. & Schult.) = *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) является многолетним дикорастущим видом, характеризующимся большим разнообразием морфологических признаков и высокой адаптивностью к биотическим и абиотическим стрессам (Размахнин, 2008). Данный вид входит в третичный генетический пул, отличается от всех других видов рода *Thinopyrum* A. Löve высокой скрещиваемостью с мягкой пшеницей (завязываемость гибридных зерен в среднем составляет 24 %) (Gill et al., 2006; Cui et al., 2018). Однако передача мягкой пшенице ценных генов от пырея среднего затруднена, что объясняется ограниченной рекомбинацией хромосом этих видов у отдаленных гибридов. Для переноса генов из гомеологичных хромосом дикорастущего сородича в геном пшеницы используют четыре основных метода: спонтанные транслокации, воздействие радиацией, культура ткани и индуцированные гомеологичные рекомбинации. Последний метод применяют при условии, что целевой ген удален от прицентромерного района, где рекомбинация отсутствует или затруднена (Zhang P. et al., 2017).

Геномный состав *Th. intermedium* (JJ^SSt) исследовали на протяжении десятилетий. Результаты геномной гибридизации *in situ* (GISH) с использованием меченой ДНК разных диплоидных видов в качестве проб показали, что геном J родственен геному диплоидных видов *Th. bessarabicum* и *Th. elongatum*, а геном J^S – это модифицированная форма генома *Th. elongatum/Th. bessarabicum*. St – основной геном многолетних трав, имеющий большое сходство с геномом рода *Pseudoroegneria*, представители которого служили, вероятно, материнской формой *Th. intermedium* (Chen et al., 1998; Chen, 2005; Mahelka et al., 2011; Крупин и др., 2019).

В 1930-х гг. ученые возлагали большие надежды на отдаленную гибридизацию. В это время Н.В. Цициным в Советском Союзе, а также другими учеными в США и Канаде были начаты работы по созданию многолетней пшеницы путем скрещивания мягкой пшеницы с пыреем средним (Suneson et al., 1963; Цицин, 1978). В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (Москва) под руководством академика Н.В. Цицина сформирована уникальная коллекция, включающая октоплоидные формы пшенично-пырейных гибридов (ППГ), полученных с использованием разных видов пырея, а также сорта Истра 1, Зернокормовая 169, Останкинская, Отрастаю-

щая 38 (Упелниек и др., 2012). На основе пшенично-пырейных гибридов ППГ 599 и ППГ 186 впервые были выведены сорта озимой мягкой пшеницы, характеризовавшиеся средним уровнем зимостойкости, а в 1970-х гг. в НИИСХ ЦРНЗ создан сорт Заря, возделываемый на площади свыше 500 тыс. га (Сандухадзе и др., 2021). Современные сорта и линии Самарского НИИСХ Мульти 6R, Лебёдушка, Белянка несут замещенную хромосому 6D(6Ag¹); а сорта Саратовского НИИСХ Тулайковская 5, 10, 100 – замещенную хромосому 6D(6Ag²) от *Th. intermedium* с высокоэффективными генами устойчивости к бурой, стеблевой, желтой ржавчине и мучнистой росе (Сибикеев и др., 2005; Salina et al., 2015). В Западной Сибири получены наборы перспективных ППГ на основе *Th. intermedium* и *Ag. elongatum* для включения их в гибридизацию с сортами озимой и яровой мягкой пшеницы с целью повышения морозостойкости, устойчивости к ржавчинным болезням и качества зерна (Плотникова и др., 2011; Размахнин и др., 2012). В Китае с начала 1950-х гг. ведется планомерная работа по повышению устойчивости пшеницы к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды с использованием *Th. intermedium*, в результате которой ППГ с такими характеристиками, как высокая морозостойкость, устойчивость к болезням, улучшенные кормовые достоинства и быстрое послеуборочное отрастание, привлечены в селекцию многолетней кормовой пшеницы (Cui et al., 2018).

Применяются биотехнологические и молекулярно-цитогенетические подходы для передачи целевого гена в современные сорта пшеницы и сокращения дозы хроматина, несущего гены нежелательных признаков дикорастущего сородича (Крупин и др., 2019). В геном мягкой пшеницы от пырея среднего перенесены гены устойчивости к бурой, стеблевой, желтой ржавчине и мучнистой росе (*Lr38*, *Sr44*, *Yr50*, *Pm40* и *Pm43*), вирусам желтой карликовости ячменя (*Bdv2*, *Bdv3*) и полосатой мозаики пшеницы (*Wsm1*) (Мартынов и др., 2016; Сибикеев и др., 2018; Ryan et al., 2018).

Разработаны молекулярные маркеры для анализа генома *Th. intermedium*, что позволяет целенаправленно переносить гены пырея в геном мягкой пшеницы (Крупин и др., 2011; Li et al., 2016; Сибикеев и др., 2017). В частности, получены молекулярные маркеры, позволяющие выявлять гены пырейного происхождения в геноме пшеницы: CAPS-маркер к гену *Vp-1* используется в селекции на повышение устойчивости к предуборочному прорастанию зерна (Дивашук и др., 2011; Kocheshkova et al., 2017); CAPS-маркер P22F/PRA/PvuII к гену *DREB1* – в селекции на засухоустойчивость пшеницы (Почтовый и др., 2013); молекулярные и цитогенетические маркеры, специфичные для пырейной хромосомы 1St#2, – в селекции для повышения количества белка и клейковины в зерне пшеницы (Li et al., 2013, 2016); маркер WXTN к гену *Wx* – для изменения состава и технологических свойств крахмала (Klimushina et al., 2020); маркеры PLUG, SCAR и *Thi*-GBS – для выявления хромосом J-, J^S- и St-субгеномов пырея (Hu et al., 2012; Tang et al., 2020; Qiao et al., 2021).

Наряду с молекулярными маркерами эффективно используют цитогенетические маркеры для идентификации хромосом и их сегментов от *Th. intermedium*, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками (Yu et al.,

2019; Nikitina et al., 2020). Олигонуклеотиды (*GAA*)₁₀, *pSt122*, *pSc119.2-1*, *Oligo-B11*, *Oligo-pThp3.93*, *pAs1-1*, *pAs1-3*, *AFA-4* флуоресцентной (FISH) и геномной гибридизации (GISH) применяют для визуализации хромосом *Th. intermedium* в пшенично-пырейных гибридах и интрогрессивных линиях (Li et al., 2016; Xi et al., 2019; Wang et al., 2021). Разработаны три цитогенетических маркера тандемных повторов, специфичных для отдельных хромосом пырея у интрогрессивных линий, устойчивых к фосфорodefицитному стрессу (Zhang X. et al., 2021). Наличие надежных маркеров для хромосом пырея расширяет экспериментальные возможности для использования этой культуры в селекции пшеницы.

В 2016 г. получена первая консенсусная генетическая карта пырея среднего, содержащая 10 029 маркеров. В каждой из 21 группы сцепления картировано от 237 до 683 маркеров со средним расстоянием 0.5 cM между маркерами (Kantarski et al., 2017). Данная карта представляет интерес для поиска генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки, и их интродукции в геном пшеницы. В картирующей популяции M26×M35 выявлено 111 QTL, ассоциированных с 17 признаками, в том числе несколько высокозначимых QTL, отвечающих за завязываемость семян, высоту растений, массу зерновки, легкость обмолота и другие хозяйственно ценные признаки. Методом ассоциативного картирования идентифицированы 33 QTL, контролирующих размер и массу зерновки. Отбор форм по массе зерновки позволил повысить частоту благоприятных аллелей в популяции пырея среднего более чем на 46 % (Larson et al., 2019).

Селекционные программы по domestикации пырея

Доместикация нового вида является рискованным и непредсказуемым процессом, поскольку при отборе на целевые признаки нельзя быть уверенным в том, как изменятся другие признаки, желательные или нежелательные для селекции. В 1980-х гг. в исследовательском центре Rodale (Кутцтаун, США) пырей средний был выбран из почти ста многолетних видов растений для domestикации и производства зерна. У этого злака относительно крупные для многолетней культуры семена, умеренная ломкость колоса и хороший обмолот зерна, а также высокая биомасса и отличное качество зеленого корма (Wagoner, 1990; Vecker et al., 1992). Выполнены два цикла отборов по агрономическим признакам и размеру зерновки, выделены перспективные биотипы (клоны) пырея, переданные для дальнейшего изучения в The Land Institute (г. Салина, Канзас, США) (DeHaan et al., 2005; Cox et al., 2010).

Проведение циклов отбора в The Land Institute началось с разработки индексов на основе признаков «масса зерна растения», «масса зерна колоса», «процент голозерных семян», «масса 1000 зерен» и «поражение болезнями». С учетом индексов в каждом цикле отбора из 50–70 биотипов, обладавших наиболее благоприятным сочетанием признаков, формировали популяцию для переселения. Уже после двух циклов отбора удалось повысить урожайность зерна с единицы площади на 77 %, а массу одной зерновки – на 23 % (DeHaan et al., 2018). Исследователи The Land Institute и Миннесотского университета (Мин-

несота, США) при доместикации *Th. intermedium* активно использовали результаты по секвенированию генома (*Thinopyrummedium* v2.1 DOE-JGI, https://phytozome-next.jgi.doe.gov/info/Tintermedium_v2_1), чтобы заменить трудоемкий отбор по фенотипу методами GWAS и биоинформатики (Vajgain et al., 2019; Crain et al., 2020, 2021).

В результате многолетней работы в The Land Institute создан сорт пырея Kernza (назван в честь жителей штата Канзас), используемый для получения как зерна, так и зеленой массы и сена (сенажа). На второй год возделывания сорта отмечено снижение на 86 % стока нитратов в грунтовые воды, увеличение на 13 % секвестрации почвенного углерода по сравнению с однолетними культурами (Glover et al., 2010; Culman et al., 2013; DeHaan, Van Tassel, 2014; Pugliese et al., 2019). Kernza практически не поражается болезнями и вредителями, посевы требуют меньше агротехнических операций, таких как внесение азотных удобрений, обработка почвы, предпосевное протравливание семян и использование гербицидов для борьбы с сорняками; тем самым снижаются энергетические и экономические затраты (DeHaan et al., 2005; Pugliese et al., 2019).

При продуцировании Kernza в 2012–2016 гг. в штате Канзас внесение азотных удобрений сократилось со 110 кг/га (2012 г.) до 80 кг/га (2016 г.), что положительно сказалось на сокращении эмиссии углерода за этот период – с 513 до 121 г/м². За годы исследований посевы Kernza представляли собой резервуары по накоплению атмосферного углерода – чистый экосистемный обмен (net ecosystem exchange, NEE), который составил 590.4 г С · м⁻² · год⁻¹, что на 50 % превысило выделение CO₂ при дыхании растений (de Oliveira et al., 2018).

В результате пятилетнего возделывания сорта пырея Kernza отмечено его положительное влияние на структуру почвы и урожайность последующих культур в севообороте: усиление микробиологической активности и повышение разнообразия микробиоты почвы в отличие от микробиоты почвы под посевами кукурузы, возделываемой на силос (Jungers et al., 2019). В сравнении с посевами однолетних культур, таких как кукуруза и пшеница, посевы Kernza имели также более высокие коэффициент водопотребления (water-use efficiency, WUE) и интенсивность транспирации (evapotranspiration, ET) – около 97 % в течение всего периода вегетации, благодаря мощной корневой системе и поглощению влаги из более глубоких слоев почвы, что является важным механизмом адаптации в условиях водного дефицита (Suyker, Verma, 2009; Abraha et al., 2015; Sutherlin et al., 2019).

В 2011 г. была начата совместная селекционная программа по улучшению сорта Kernza между The Land Institute и Миннесотским университетом, которая способствовала зарождению коммерческого интереса к этому многолетнему злаку. В Миннесотском университете создан синтетический сорт-популяция преимущественно зернового направления MN-Clearwater (экспериментальный номер MN 1504), который может возделываться на зеленый корм и фураж. Из 2560 клонов популяции Kernza, полученных из The Land Institute, было отобрано семь родительских форм по комплексу признаков: число дней до колошения, высота растения, масса колоса, процентное

содержание зерен при обмолоте, масса зерновки, урожайность зеленой массы для создания синтетической популяции MN-Clearwater. Урожайность зерна MN-Clearwater в среднем за 2017–2018 гг. в пяти пунктах штата Миннесота составила 696 кг/га, а масса 1000 зерен – 6 г. Это короткостебельный сорт (113 см) с хорошим обмолотом (63 %) и невысокой ломкостью стебля – растения практически не полегли в годы исследований (Vajgain et al., 2020). Программы по доместикации и улучшению таких признаков пырея среднего, как крупность зерна, легкость обмолота, снижение ломкости колоса, уменьшение высоты растений, повышение устойчивости к полеганию и болезням, реализуются также в Университете Манитобы (Канада), Университете штата Юта (США) и Университете сельскохозяйственных наук (Уппсала, Швеция) (Cattani, Asselin, 2017).

Внесение оптимальных доз азотных удобрений и соответствующая агротехника повышают урожайность пырея. Так, при посеве осенью у популяции пырея среднего зернового типа (TLI-C2) урожайность зерна была максимальной (961 кг/га) в первый год, при внесении азотных удобрений и постепенно снижалась в последующие годы продуцирования (Jungers et al., 2017). Опыт американских фермеров свидетельствует, что пырей можно возделывать без пересева в течение 4–6 лет, получая чистую прибыль за счет сокращения затрат на производство. Площадь посева, занятая под Kernza в США в 2014 г., составляла примерно 87 га и в 2016 г. увеличилась до 170 га. Для дальнейшего роста посевных площадей, занятых под этой культурой, необходима точная информация об оптимальных способах посева, оценке питательной ценности фуража, о способах поддержания урожайности зерна в течение нескольких лет и борьбы с сорняками (Lanker et al., 2020).

Использование зерна пырея среднего для повышения пищевой и биологической ценности хлеба и хлебобулочных изделий

Важным аспектом популяризации пырея среднего в Америке и странах Европы стало использование зерна Kernza для производства продуктов питания (Zhang X. et al., 2017). Хлебобулочные изделия, крекеры, хлопья, снеки, полученные из зерна пырея, имеют сладковатый ореховый вкус. Компании General Mills и Patagonia Provisions производят продукты из зерна пырея под торговой маркой Kernza®, которая принадлежит The Land Institute. В настоящее время данные компании расширяют рынки сбыта продукции. В штате Миннеаполис открыта сеть кафе Birch Wood, где подают тортिलли и блины, испеченные из муки пырея Kernza (Springmann et al., 2018).

Изучены технологические характеристики зерна пырея, полученные результаты использованы для разработки продуктов питания. По качеству зерно пырея среднего не уступает зерну пшеницы, но в то же время имеются существенные различия (Becker et al., 1991).

Пырей средний характеризуется высоким содержанием белка и клетчатки в цельнозерновой муке – 20 и 16.4 % соответственно, тогда как в цельнозерновой муке пшеницы эти показатели равны 13 и 11 % (Rahardjo et al., 2018). Белок имеет больше незаменимых аминокислот по сравнению с пшеницей, в частности в 1.4 раза больше цистеина

и метионина (Becker et al., 1991). По результатам трехлетнего изучения сорта Сова многолетнего крупнозерного пырея (*Th. intermedium*) в условиях южной лесостепи Западной Сибири содержание белка в зерне варьировало от 18.5 до 20.5 %, причем на третий год продуцирования сорта количество белка увеличилось на 2 %. Вероятно, это связано с возрастом суммарной численности агрономически важных групп микроорганизмов в ризосфере сорта Сова, с увеличением мощности корневой системы и погодными условиями (Шаманин и др., 2021).

Белок клейковины пырея в сравнении с пшеницей содержит меньше высокомолекулярных субъединиц глютенина (ВМСГ), которые сходны по структуре с ВМСГ пшеницы, но имеют меньшую массу – 45–90 кДа по сравнению с 67–120 кДа у пшеницы (Zhang X. et al., 2014). Дефицит ВМСГ с молекулярной массой > 60 кДа в зерне пырея обуславливает слабую газодерживающую способность и эластичность теста, что в свою очередь приводит к низкому хлебопекарному качеству (Marti et al., 2016).

Благодаря малому размеру зерновок пырея в них содержится значительно меньше крахмала (46.7 %) в сравнении с пшеницей (72 %), а также больше белков альбуминов и глобулинов в алейроновом слое. Однако в процессе доместикации масса зерновки была увеличена на 23 % (DeNaan et al., 2018), что привело к увеличению доли эндосперма в зерновке и, соответственно, крахмала. Состав компонентов крахмала, влияющий на его пищевые и технологические свойства, можно регулировать с помощью комбинаций аллелей генов *Wx Th. intermedium*, влияющих на содержание амилозы в крахмале (Klimushina et al., 2020). В сравнении с крахмалом пшеницы крахмал пырея имеет высокую долю длинных амилозных цепей, более низкую температуру желатинизации, что снижает вязкость, ретроградность крахмала и делает его пригодным для производства хлебобулочных изделий с более низким гликемическим индексом (Zhong et al., 2019). *Th. intermedium* может использоваться также в смеси с сильной пшеницей для производства хлебобулочной продукции с низким содержанием клейковины (Marti et al., 2015; Rahardjo et al., 2018).

Смешивание муки из зерна пырея и твердой пшеницы в соотношении 50:50 способствует хорошему балансу между функциональными характеристиками и пищевыми качествами хлебобулочных изделий; в частности, печенье получается по качеству такое же, как из обычной пшеничной муки. Кроме того, повышенное содержание клетчатки и антиоксидантов в хлебобулочных изделиях из муки пырея делает их особенно полезными для здоровья человека (Marti et al., 2016).

Сорт крупнозерного пырея среднего Сова – альтернатива многолетней пшенице

Омский ГАУ инициировал работу по возделыванию многолетних образцов пшеницы, полученных из международной коллекции CIMMYT, и популяций пырея, созданных в The Land Institute. Город Омск стал одним из пунктов при мультилокационном испытании гермоплазмы многолетних культур, результаты которого представлены в работе R.C. Hayes с коллегами (Hayes et al., 2018). Создан сорт Сова массовым отбором перезимовавших биотипов из по-



Рис. 1. Сорт Сова 2-го года продуцирования. АО «Нива», Павлоградский район Омской области, 2020 г.



Рис. 2. Зерновки яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Памяти Азиева (а) и пырея среднего *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey сорта Сова (б), опытное поле Омского ГАУ.

пуляции *Th. intermedium*, полученной из The Land Institute. Проводили несколько циклов отбора по признакам зимостойкости и продуктивности колоса. Оценивали компоненты продуктивности у 100 колосьев по следующим признакам: масса и длина колоса, число колосков и зерен в колосе, число зерен в колоске, масса зерна с колоса. Из выделенных биотипов для их целенаправленного перепылления была сформирована синтетическая популяция, адаптированная к условиям южной лесостепи Западной Сибири. В 2020 г. сорт крупнозерного пырея Сова включен в Госреестр селекционных достижений и рекомендован для возделывания по всем регионам России (рис. 1 и 2).

Сорт Сова может возделываться как культура двойного направления – на зерно и кормовые цели. Средняя урожайность зерна составляет 9.2 ц/га, зеленой массы – 210.0 ц/га, сена – 71.0 ц/га (Шаманин и др., 2021). В Омском ГАУ получают оригинальные семена сорта Сова с последующим производством категории элиты в трех базовых семеноводческих хозяйствах: КФХ «Тритикум», АО «Нива» и КФХ «Говин». В 2020 г. выращено около 5 т семян сорта Сова для реализации фермерским хозяйствам Омской области. Средняя урожайность зерна в южной лесостепной и степной зонах Омской области составила 0.4–0.6 т/га.

Несмотря на определенный прогресс, достигнутый при реализации отдельных селекционных программ, существует немало задач, которые требуют дальнейшего селекционного решения, для повышения эффективности возделывания пырея в качестве многолетней зерновой

культуры. Прежде всего, необходимо увеличить урожайность зерна пырея, которая значительно ниже, чем у яровой пшеницы. Более низкая урожайность у пырея, возможно, объясняется тем, что часть энергии растения расходуют на развитие корневой системы и многолетние перезимовки. Дальнейший рост урожайности пырея может быть достигнут многократным отбором, направленным на увеличение массы 1000 зерен за счет целенаправленного снижения длины стебля и озерненности колоса, о чем свидетельствуют результаты исследований, в которых отмечена отрицательная взаимосвязь массы 1000 зерен с длиной стебля ($r = -0.3, p = 0.05$) и числом зерен в колосе ($r = -0.5, p = 0.01$) (Шаманин и др., 2021). Использование геномных технологий и молекулярного маркирования для отбора генотипов с ценными признаками в значительной мере будет способствовать повышению эффективности селекции на увеличение урожайности зерна этой многолетней культуры.

Эффективные приемы семеноводства и агротехника возделывания пырея в конкретных агроклиматических зонах также являются резервом повышения урожайности культуры. Для производства хлеба и кондитерских изделий из зерна пырея, обладающих функциональными свойствами, необходимы разработка технологий для пищевой промышленности и маркетинг востребованности населением данной продукции, который позволит сформировать устойчивый спрос этой культуры на рынке.

Заключение

Приведенный обзор мировых исследований свидетельствует, что пырей средний – культура с большим производственным потенциалом, полезными экологическими свойствами и ценным зерном для функционального питания. Возделывание *Th. intermedium* и других многолетних культур – сорго, риса, ячменя, силфи, луговых и пастбищных трав – в сельском хозяйстве сулит не только экологическую, но и социальную, экономическую выгоду, особенно в связи с вызовами, обусловленными потеплением климата, необходимостью снижения парникового эффекта, в том числе от сельскохозяйственного производства. Зерно данного вида пырея можно использовать для производства хлебобулочных и кондитерских изделий с улучшенной питательной ценностью, а все растение – на зеленую массу, сено, сенаж. Пырей средний обладает повышенной устойчивостью ко многим негативным биотическим и абиотическим факторам среды, формирует мощную корневую систему, улучшающую водопотребление растений, снижает потери питательных веществ в почве и эмиссию углерода. Создание сортов пырея среднего Kernza (The Land Institute, США) и Сова (Омский ГАУ, Россия) свидетельствует о перспективности селекционного улучшения культуры. Учитывая, что урожайность зерна *Th. intermedium* значительно ниже, чем у возделываемых однолетних зерновых культур, необходимы новые селекционные программы, направленные на повышение массы 1000 зерен и технологичности возделывания в конкретных агроклиматических зонах. Для популяризации новой культуры на рынке требуются активный маркетинг и разработка технологий переработки зерна пырея для производства продуктов функционального питания.

Список литературы / References

- Дивашук М.Г., Крупин П.Ю., Фесенко И.А., Белов В.И., Разумова О.В., Коротаева А.А., Карлов Г.И. О возможности применения генов-гомологов генов *Vp-1 (Viviparous-1)* пырея в улучшении мягкой пшеницы. *С.-х. биология*. 2011;46(5):40-44.
[Divashuk M.G., Kroupin P.Yu., Fesenko I.A., Belov V.I., Razumova O.V., Korotaeva A.A., Karlov G.I. About possible use of *Agropyron Vp-1 (Viviparous-1)* genes-homolog for improvement of soft wheat. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2011;46(5):40-44. (in Russian)]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы. *С.-х. биология*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus.
[Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng.]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Фесенко И.А., Карлов Г.И. Адаптация микросателлитных SSR-маркеров пшеницы для анализа геномов пырея среднего, пырея удлиненного и пшенично-пырейных гибридов. *Изв. Тимирязев. с.-х. академии*. 2011;3:49-57.
[Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Fesenko I.A., Karlov G.I. Adaptation of microsatellite SSR-markers of wheat for the genome analysis of wheatgrass, intermediate wheatgrass, and wheat-wheatgrass hybrids. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skhozjajstvennoj Akademii = Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2011;3:49-57. (in Russian)]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Крупнов В.А. Генетический анализ использования двух видов пырея (*Agropyron*) в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на устойчивость к болезням. *Генетика*. 2016;52(2):179-188. DOI 10.7868/S0016675816020077.
[Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Krupnov V.A. Genealogical analysis of the use of two wheatgrass (*Agropyron*) species in common wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding for disease resistance. *Russ. J. Genet.* 2016;52(2):154-163. DOI 10.1134/S1022795416020071.]
- Плотникова Л.Я., Серюков Г.М., Шварц Ю.К. Цитофизиологические механизмы устойчивости к бурой ржавчине у пшенично-пырейных гибридов, созданных на основе *Agropyron elongatum*. *Микология и фитопатология*. 2011;45(5):443-454.
[Plotnikova L.Ya., Seryukov G.M., Shvarts Yu.K. Cytophysiological resistance mechanisms to leaf rust in wheat-Agropyron hybrids created on the base of *Agropyron elongatum*. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2011;45(5):443-454. (in Russian)]
- Почтовый А.А., Карлов Г.И., Дивашук М.Г. Создание молекулярных маркеров на гены *DREB* пырейного происхождения, обеспечивающих повышение засухоустойчивости в геномах злаков. *Вестн. Башкир. ун-та*. 2013;18(3):745-747.
[Pochtovy A.A., Karlov G.I., Divashuk M.G. Creation of molecular markers of *DREB* genes of wheatgrass origin, improving drought tolerance in cereal genomes. *Vestnik Bashkirskogo Universiteta = Bulletin of the Bashkir University*. 2013;18(3):745-747. (in Russian)]
- Размахнин Е.П. Генофонд пырея сизого как источник расширения биоразнообразия пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2008;12(4):701-709.
[Razmakhnin E.P. The gene pool of *Agropyron glaucum* as a source for increasing common wheat biodiversity. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders*. 2008;12(4):701-709. (in Russian)]
- Размахнин Е.П., Размахнина Т.М., Козлов В.Е., Гордеева Е.И., Гончаров Н.П., Галицын Ю.Г., Вепрев С.Г., Чекуров В.М. Получение высокоморозостойких форм пшенично-пырейных гибридов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):240-249.

- [Razmakhnin E.P., Razmakhnina T.M., Kozlov V.E., Gordeeva E.I., Goncharov N.P., Galitsyn Y.G., Veprev S.G., Chekurov V.M. Raise of high frost-resistant Agropyron-Triticum hybrids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):240-249. (in Russian)]
- Сандухадзе Б.И., Мамедов Р.З., Крахмалёва М.С., Бугрова В.В. Научная селекция озимой мягкой пшеницы в Нечерноземной зоне России: история, методы и результаты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(4):367-373. DOI 10.18699/VJ21.53-о.
- [Sandukhadze B.I., Mamedov R.Z., Krakhmalyova M.S., Bugrova V.V. Scientific breeding of winter bread wheat in the Non-Chernozem zone of Russia: the history, methods and results. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(4):367-373. DOI 10.18699/VJ21.53-о.]
- Сибикеев С.Н., Бадаева Е.Д., Гульяева Е.И., Друзин А.Е., Шишкина А.А., Драгович А.Ю., Крупин П.Ю., Карлов Г.И., Кхуат Т.М., Дивашук М.Г. Сравнительный анализ 6Ag¹ и 6Ag² хромосом *Agropyron intermedium* (Host) Beauv у сортов и линий мягкой пшеницы с пшенично-пырейными замещениями. *Генетика*. 2017;53(3):298-309. DOI 10.7868/S0016675817030110.
- [Sibikeev S.N., Badaeva E.D., Gulyaeva E.I., Druzhin A.E., Shishkina A.A., Dragovich A.Yu., Kroupin P.Yu., Karlov G.I., Khuat T.M., Divashuk M.G. Comparative analysis of *Agropyron intermedium* (Host) Beauv 6Ag¹ and 6Ag² chromosomes in bread wheat cultivars and lines with wheat-wheatgrass substitutions. *Russ. J. Genet.* 2017;53(3):314-324. DOI 10.1134/S1022795417030115.]
- Сибикеев С.Н., Друзин А.Е., Власовец Л.Т., Калинин Т.В., Голубева Т.Д. Стратегия использования интрогрессивных генов устойчивости к листовой ржавчине в селекции яровой мягкой пшеницы. *Аграр. вестн. Юго-Востока*. 2018;2(19):15-16.
- [Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Vlasovets L.T., Kalintseva T.V., Golubeva T.D. The strategy of using introgression genes for resistance to leaf rust in the spring bread wheat breeding. *Agrarnyj Vestnik Jugo-Vostoka = Agrarian Reporter of South-East*. 2018;2(19):15-16. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Крупнов В.А., Воронина С.А., Бадаева Е.Д. Идентификация чужеродной хромосомы у линии мягкой пшеницы Мульти 6R. *Генетика*. 2005;41(8):1084-1088.
- [Sibikeev S.N., Krupnov V.A., Voronina S.A., Badaeva E.D. Identification of an alien chromosome in the bread wheat line Multi 6R. *Russ. J. Genet.* 2005;41(8):885-889. DOI 10.1007/s11177-005-0176-8.]
- Упельник В.П., Белов В.И., Иванова Л.П., Долгова С.П., Демидов А.С. Наследие академика Н.В. Цицина – современное состояние и перспективы использования коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(3):667-674.
- [Upelnik V.P., Belov V.I., Ivanova L.P., Dolgova S.P., Demidov A.S. Heritage of Academician N.V. Tsitsin: state-of-the-art and potential of the collection of intermediate wheat × couch grass hybrids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):667-674. (in Russian)]
- Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М., 1978.
- [Tsitsin N.V. Perennial Wheat. Moscow, 1978. (in Russian)]
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Айдаров А.Н., Шепелев С.С., Чурсин А.С., Потоцкая И.В., Хамова О.Ф., Дехан Л.Р. Крупнозерный сорт пырея сизого (*Thinopyrum intermedium*) Сова как альтернатива многолетней пшенице. *С.-х. биология*. 2021;56(3):450-464. DOI 10.15389/agrobiology.2021.3.450rus.
- [Shamanin V.P., Morgounov A.I., Aydarov A.N., Shepelev S.S., Chursin A.S., Pototskaya I.V., Khamova O.F., Dehaan L.R. Large-grained wheatgrass variety Sova (*Thinopyrum intermedium*) as an alternative to perennial wheat. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2021;56(3):450-464. DOI 10.15389/agrobiology.2021.3.450rus. (in Russian)]
- Abraha M., Chen J., Chu H., Zenone T., John R., Su Y.J., Hamilton S.K., Robertson G.P. Evapotranspiration of annual and perennial biofuel crops in a variable climate. *Glob. Change Biol. Bioenergy*. 2015;7(6):1344-1356. DOI 10.1111/GCBB.12239.
- Abraha M., Gelfand I., Hamilton S.K., Shao C., Su Y.J., Robertson G.P., Chen J. Ecosystem water-use efficiency of annual corn and perennial grasslands: contributions from land-use history and species composition. *Ecosystems*. 2016;19(6):1001-1012. DOI 10.1007/s10021-016-9981-2.
- Amaducci S., Facciotto G., Bergante S., Perego A., Serra P., Ferrarini A., Chimento C. Biomass production and energy balance of herbaceous and woody crops on marginal soils in the Po valley. *Glob. Change Biol. Bioenergy*. 2016;9(1):31-45. DOI 10.1111/gcbb.12341.
- Bajgain P., Zhang X., Anderson J.A. Genome-wide association study of yield component traits in Intermediate Wheatgrass and implications in genomic selection and breeding. *G3: Genes Genomes Genetics (Bethesda)*. 2019;9(8):2429-2439. DOI 10.1534/g3.119.400073.
- Bajgain P., Zhang X., Jungers J.M., DeHaan L.R., Heim B., Sheaffer C.C., Wyse D.L., Anderson J.A. MN-Clearwater, the first food-grade intermediate wheatgrass (*Kernza* perennial grain) cultivar. *J. Plant Regist.* 2020;14(3):288-297. DOI 10.1002/plr.2.20042.
- Becker R., Meyer D., Wagoner P., Saunders R.M. Alternative crops for sustainable agricultural systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 1992; 40(1-4):265-274. DOI 10.1016/0167-8809(92)90097-U.
- Becker R., Wagoner P., Hanners G.D., Saunders R.M. Compositional, nutritional and functional-evaluation of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *J. Food Process. Preserv.* 1991;15(1): 63-77. DOI 10.1111/j.1745-4549.1991.tb00154.x.
- Berry P.M., Kindred D.R., Olesen J.E., Jorgensen L.N., Paveley N.D. Quantifying the effect of interactions between disease control, nitrogen supply and land use change on the greenhouse gas emissions associated with wheat production. *Plant Pathol.* 2010;59(4):753-763. DOI 10.1111/j.1365-3059.2010.02276.x.
- Cattani D.J., Asselin S.R. Extending the growing season: forage seed production and perennial grains. *Can. J. Plant Sci.* 2017;98(2):235-246. DOI 10.1139/cjps-2017-0212.
- Chen Q. Detection of alien chromatin introgression from *Thinopyrum* into wheat using S genomic DNA as a probe – a landmark approach for *Thinopyrum* genome research. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109(1-3):350-359. DOI 10.1159/000082419.
- Chen Q., Conner R.L., Laroche A., Thomas J.B. Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum* using genomic in situ hybridization. *Genome*. 1998;41(4):580-586. DOI 10.1139/G98-055.
- Chimento C., Amaducci S. Characterization of fine root system and potential contribution to soil organic carbon of six perennial bioenergy crops. *Biomass Bioenergy*. 2015;83(12):116-122. DOI 10.1016/j.biombioe.2015.09.008.
- Cox T.S., Van Tassel D.L., Cox C.M., Dehaan L.R. Progress in breeding perennial grains. *Crop Pasture Sci.* 2010;61(7):513-521. DOI 10.1071/CP09201.
- Crain J., Bajgain P., Anderson J., Zhang X., DeHaan L., Poland J. Enhancing crop domestication through genomic selection, a case study of intermediate wheatgrass. *Front. Plant Sci.* 2020;11(3):319. DOI 10.3389/fpls.2020.00319.
- Crain J., Haghhighattalab A., DeHaan L., Poland J. Development of whole-genome prediction models to increase the rate of genetic gain in intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) breeding. *Plant Genome*. 2021;14(4):e20089. DOI 10.1002/tpg2.20089.
- Crews T.E., Carton W., Olsson L. Is the future of agriculture perennial? Imperatives and opportunities to reinvent agriculture by shifting from annual monocultures to perennial polycultures. *Glob. Sustain.* 2018;1(e11):1-18. DOI 10.1017/sus.2018.11.
- Cui L., Ren Y., Murray T.D., Yan W., Guo Q., Niu Y., Sun Y., Li H. Development of perennial wheat through hybridization between wheat and wheatgrasses: a review. *Engineering*. 2018;4(4):507-513. DOI 10.1016/j.eng.2018.07.003.
- Culman S.W., Snapp S.S., Ollenburger M., Basso B., DeHaan L.R. Soil and water quality rapidly responds to the perennial grain *Kernza* wheatgrass. *Agron. J.* 2013;105(3):735-744. DOI 10.2134/agronj2012.0273.

- DeHaan L.R., Christians M., Crain J., Poland J. Development and evolution of an Intermediate wheatgrass domestication program. *Sustainability*. 2018;10(5):1499. DOI 10.3390/SU10051499.
- DeHaan L.R., Van Tassel D.L. Useful insights from evolutionary biology for developing perennial grain crops. *Am. J. Bot.* 2014;101(10):1801-1819. DOI 10.3732/ajb.1400084.
- DeHaan L.R., Van Tassel D.L., Cox T.S. Perennial grain crops: a synthesis of ecology and plant breeding. *Renew. Agric. Food Syst.* 2005;20(1):5-14. DOI 10.1079/RAF200496.
- de Oliveira G., Brunzell N.A., Crewsb T.E., DeHaan L.R., Vicoc G. Carbon and water relations in perennial Kernza (*Thinopyrum intermedium*): an overview. *Plant Sci.* 2019;295(6):110279. DOI 10.1016/j.plantsci.2019.110279.
- de Oliveira G., Brunzell N.A., Sutherlin C.E., Crews T.E., DeHaan L.R. Energy, water and carbon exchange over a perennial Kernza wheatgrass crop. *Agric. For. Meteorol.* 2018;249(2):120-137. DOI 10.1016/J.AGRFORMET.2017.11.022.
- Gill B.S., Friebe B., Raupp W.J., Wilson D.L., Cox T.S., Sears R.G., Brown-Guedira G.L., Fritz A.K. Wheat Genetics Resource Center: the first 25 years. *Adv. Agron.* 2006;85(12):73-136. DOI 10.1016/S0065-2113(05)89002-9.
- Glover J.D., Reganold J.P., Bell L.W., Borevitz J., Brummer E.C., Buckler E.S., Cox C.M., Cox T.S., Crews T.E., Culman S.W., DeHaan L.R., Eriksson D., Gill B.S., Holland J., Hu F., Hulke B.S., Ibrahim A.M.H., Jackson W., Jones S.S., Murray S.C., Paterson A.H., Ploschuk E., Sacks E.J., Snapp S., Tao D., Van Tassel D.L., Wade L.J., Wyse D.L., Xuet Y. Agriculture. Increased food and ecosystem security via perennial grains. *Science*. 2010;328(5986):1638-1639. DOI 10.1126/science.1188761.
- Hayes R.C., Wang S., Newell M.T., Turner K., Larsen J. The performance of early-generation perennial winter cereals at 21 sites across four continents. *Sustainability*. 2018;10(4):1124. DOI 10.3390/su10041124.
- Hu L., Li G., Zhan H., Liu C., Yang Z. New St-chromosome-specific molecular markers for identifying wheat – *Thinopyrum intermedium* derivative lines. *J. Genet.* 2012;91(2):e69-e74.
- IPCC, 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems [P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, P. Zhai, R. Slade, S. Connors, R. van Diemen, M. Ferrat, E. Haughey, S. Luz, S. Neogi, M. Pathak, J. Petzold, J. Portugal Pereira, P. Vyas, E. Huntley, K. Kissick, M. Belkacemi, J. Malley (Eds.)].
- Jungers J.M., DeHaan L.R., Betts K.J., Sheaffer C.C., Wyse D.L. Intermediate wheatgrass grain and forage yield responses to nitrogen fertilization. *Agron. J.* 2017;109(2):462-472. DOI 10.2134/agnonj2016.07.0438.
- Jungers J.M., DeHaan L.R., Mulla D.J., Sheaffer C.C., Wyse D.L. Reduced nitrate leaching in a perennial grain crop compared to maize in the Upper Midwest, USA. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2019;272(2):63-73. DOI 10.1016/j.agee.2018.11.007.
- Kantarski T., Larson S., Zhang X., DeHaan L., Borevitz J., Anderson J., Poland J. Development of the first consensus genetic map of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) using genotyping-by-sequencing. *Theor. Appl. Genet.* 2017;130(1):137-150. DOI 10.1007/s00122-016-2799-7.
- Klimushina M.V., Kroupin P.Yu., Bazhenov M.S., Karlov G.I., Divashuk M.G. Waxy gene-orthologs in wheat *Thinopyrum* amphidiploids. *Agronomy*. 2020;10(7):963. DOI 10.3390/agronomy10070963.
- Kocheshkova A.A., Kroupin P.Y., Bazhenov M.S., Karlov G.I., Pochtovy A.A., Upelnik V.P., Belov V.I., Divashuk M.G. Pre-harvest sprouting resistance and haplotype variation of *ThVp-1* gene in the collection of wheat-wheatgrass hybrid. *PLoS One*. 2017;12(11):e0188049. DOI 10.1371/journal.pone.0188049.
- Lanker M., Bell M., Picasso V.D. Farmer perspectives and experiences introducing the novel perennial grain Kernza intermediate wheatgrass in the US Midwest. *Renew. Agric. Food Syst.* 2020;35(6):653-662. DOI 10.1017/S1742170519000310.
- Larson S., DeHaan L., Poland J., Zhang X., Dorn K., Kantarski T., Anderson J., Schmutz J., Grimwood J., Jenkins J., Shu S., Crain J., Robbins M., Jensen K. Genome mapping of quantitative trait loci (QTL) controlling domestication traits of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *Theor. Appl. Genet.* 2019;132(6):2325-2351. DOI 10.1007/s00122-019-03357-6.
- Li G.R., Liu C., Li C.H., Zhao J.M., Zhou L., Dai G., Yang E.N., Yang Z.J. Introgression of a novel *Thinopyrum intermedium* St-chromosome-specific HMW-GS gene into wheat. *Mol. Breed.* 2013;31(2):843-853. DOI 10.1007/s11032-013-9838-8.
- Li G., Wang H., Lang T., Li J., La S., Yang E., Yang Z. New molecular markers and cytogenetic probes enable chromosome identification of wheat-*Thinopyrum intermedium* introgression lines for improving protein and gluten contents. *Planta*. 2016;244(6):865-876. DOI 10.1007/s00425-016-2554-y.
- Mahelka V., Kopecky D., Pastova L. On the genome constitution and evolution of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*: Poaceae, Triticeae). *BMC Evol. Biol.* 2011;11(1):127. DOI 10.1186/1471-2148-11-127.
- Marti A., Bock J.E., Pagani M.A., Ismail B., Seetharaman K. Structural characterization of proteins in wheat flour doughs enriched with intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) flour. *Food Chem.* 2016;194(3):994-1002. DOI 10.1016/j.foodchem.2015.08.082.
- Marti A., Qiu X., Schoenfuss T.C., Seetharaman K. Characteristics of perennial wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) and refined wheat flour blends: impact on rheological properties. *Cereal. Chem.* 2015;92(5):434-440. DOI 10.1094/CCHEM-01-15-0017-R.
- Nikitina E., Kuznetsova V., Kroupin P., Karlov G.I., Divashuk M.G. Development of specific *Thinopyrum* cytogenetic markers for wheat-wheatgrass hybrids using sequencing and qPCR data. *Int. J. Mol. Sci.* 2020;21(12):4495. DOI 10.3390/ijms21124495.
- Pugliese J.Y., Culman S.W., Sprunger C.D. Harvesting forage of the perennial grain crop Kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant Soil*. 2019;437(2):241-254. DOI 10.1007/s11104-019-03974-6.
- Qiao L., Liu S., Li J., Li S., Yu Z., Liu C., Li X., Liu J., Ren Y., Zhang P., Zhang X., Yang Z., Chang Z. Development of sequence-tagged site marker set for identification of J, J^S, and St sub-genomes of *Thinopyrum intermedium* in wheat background. *Front. Plant Sci.* 2021;12(6):685216. DOI 10.3389/fpls.2021.685216.
- Rahardjo C.P., Gajadeera C.S., Simsek S., Annor G., Schoenfuss T.C., Marti A., Ismail B.P. Chemical characterization, functionality, and baking quality of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *J. Cereal Sci.* 2018;83(9):266-274. DOI 10.1016/j.jcs.2018.09.002.
- Ryan M.R., Crews T., Culman S., DeHaan L.R., Jungers J.M., Bakker M. Managing for multifunctionality in perennial grain crops. *Bioscience*. 2018;68(4):294-304. DOI 10.1093/BIOSCI/BIY014.
- Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Kroupin P.Yu., Stasyuk A., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Starikova E.V., Khuat T.M.L., Syukov V.V., Karlov G.I. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica*. 2015;201(3):91-101. DOI 10.1007/s10681_014_1344_5.
- Schipanski M.E., MacDonald G.K., Rosenzweig S., Chappell M.J., Bennett E.M., Kerr R.B., Blesh J., Crews T., Drinkwater L., Lundgren J.G. Realizing resilient food systems. *Bioscience*. 2016;66(7):600-610. DOI 10.1093/biosci/biw052.
- Springmann M., Clark M., Mason-D'Croz D., Wiebe K., Bodirsky B.L., Lassaletta L., de Vries W., Vermeulen S.J., Herrero M., Carlson K.M., Jonell M., Troell M., DeClerck F., Gordon L.J., Zurayk R., Scarborough P., Rayner M., Loken B., Fanzo J., Godfray H.C.J., Tilman D., Rockström J., Willett W. Options for keeping the food system within environmental limits. *Nature*. 2018;562(10):519-525. DOI 10.1038/s41586-018-0591-0.

- Stavridou E., Hastings A., Webster R.J., Robson P.R. The impact of soil salinity on the yield, composition and physiology of the bioenergy grass *Miscanthus × giganteus*. *Glob. Chang. Biol. Bioenergy*. 2016;9(2):92-104. DOI 10.1111/gcbb.12351.
- Suneson C., El Sharkawy A., Hall W.E. Progress in 25 years of perennial wheat breeding. *Crop Sci*. 1963;3(5):437-439. DOI 10.2135/cropsci1963.0011183X000300050021x.
- Sutherlin C.E., Brunzell N.A., de Oliveira G., Crews T.E., DeHaan L.R., Vico G. Contrasting physiological and environmental controls of evapotranspiration over Kernza perennial crop, annual crops, and C₄ and mixed C₃/C₄ grasslands. *Sustainability*. 2019;11(6):1640. DOI 10.3390/su11061640.
- Suyker A.E., Verma S.B. Evapotranspiration of irrigated and rainfed maize-soybean cropping systems. *Agric. For. Meteorol.* 2009; 149(3-4):443-452. DOI 10.1016/j.agrformet.2008.09.010.
- Tang C., Han R., Zhao J., Qiao L., Zhang S., Qiao L., Ge C., Zheng J., Zheng X., Liu C. Identification, characterization, and evaluation of novel stripe rust-resistant wheat-*Thinopyrum intermedium* chromosome translocation lines. *Plant Dis*. 2020;104(1):875-881. DOI 10.1094/PDIS-01-19-0001-RE.
- Vico G., Brunzell N.A. Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Adv. Water Resour.* 2018; 112(2):189-202. DOI 10.1016/j.advwatres.2017.12.014.
- Wagoner P. Perennial grain development: past efforts and potential for the future. *Crit. Rev. Plant Sci.* 1990;9(5):381-408. DOI 10.1080/07352689009382298.
- Wang H., Cheng S., Shi Y., Zhang S., Yan W., Song W., Yang X., Song Q., Jang B., Qi X., Li X., Friebe B., Zhang Y. Molecular cytogenetic characterization and fusarium head blight resistance of five wheat-*Thinopyrum intermedium* partial amphiploids. *Mol. Cytogenet.* 2021;14(3):15. DOI 10.1186/s13039-021-00536-3.
- Xi W., Tang Z., Tang S., Yang Z., Luo J., Fu S. New ND-FISH-positive oligo probes for identifying *Thinopyrum* chromosomes in wheat backgrounds. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20(8):2031. DOI 10.3390/ijms20082031.
- Yu Z., Wang H., Xu Y., Li Y., Lang T., Yang Z., Li G. Characterization of chromosomal rearrangement in new wheat-*Thinopyrum intermedium* addition lines carrying *Thinopyrum*-specific grain hardness genes. *Agronomy*. 2019;9(1):18. DOI 10.3390/agronomy9010018.
- Zeri M., Hussain M.Z., Anderson-Teixeira K.J., DeLucia E., Bernacchi C.J. Water use efficiency of perennial and annual bioenergy crops in central Illinois. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2013;118(3):581-589. DOI 10.1002/jgrg.20052.
- Zhang P., Dundas I.S., Xu S.S., Friebe B., McIntosh R.A., Raupp W.J. Chromosome engineering techniques for targeted introgression of rust resistance from wild wheat relatives. *Methods Mol. Biol.* 2017; 1659:163-172. DOI 10.1007/978-1-4939-7249-4_14.
- Zhang X., Cui C., Bao Y., Wang H., Li X. Molecular cytogenetic characterization of a novel wheat-*Thinopyrum intermedium* introgression line tolerant to phosphorus deficiency. *Crop J.* 2021;9(4):816-822. DOI 10.1016/j.cj.2020.08.014.
- Zhang X., DeHaan L.R., Higgins L., Markowski T.W., Wyse D.L., Anderson J.A. New insights into high-molecular-weight glutenin subunits and subgenomes of the perennial crop *Thinopyrum intermedium* (Triticeae). *J. Cereal Sci.* 2014;59(2):203-210. DOI 10.1016/j.jcs.2014.01.008.
- Zhang X., Larson S.R., Gao L., DeHaan L.R., Fraser M., Sallam A., Kantarski T., Frels K., Poland J., Wyse D., Anderson J.A. Uncovering the genetic architecture of seed weight and size in *Intermediate wheatgrass* through linkage and association mapping. *Plant Genome*. 2017;10(3):1-15. DOI 10.3835/plantgenome2017.03.0022.
- Zhong Y., Mogoginta J., Gayin J., Annor G.A. Structural characterization of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) starch. *Cereal Chem.* 2019;96(5):927-936. DOI 10.1002/cche.10196.

ORCID ID

I.V. Pototskaya orcid.org/0000-0003-3574-2875
V.P. Shamanin orcid.org/0000-0003-4767-9957
A.N. Aydarov orcid.org/0000-0003-1031-3417
A.I. Morgounov orcid.org/0000-0001-7082-5655

Благодарности. Работа выполнена в рамках гранта Министерства науки и высшего образования РФ (соглашение № 075-15-2021-534 от 28.05.2021).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 25.08.2021. После доработки 21.05.2022. Принята к публикации 24.05.2022.