

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

Развитие селекции яровой твердой пшеницы в России (странах бывшего СССР), результаты и перспективы

П.Н. Мальчиков^{1,2}✉, М.Г. Мясникова¹

¹ Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова, п. г. т. Безенчук, Самарская область, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
✉ sagrs-mal@mail.ru

Аннотация. В статье представлен исторический обзор введения в культуру, распространения и селекции яровой твердой пшеницы в степных и лесостепных регионах Евразии (страны бывшего СССР – Россия, Украина, Казахстан). Приведены подходы и методология улучшения твердой пшеницы по периодам научной селекции. Рассматриваются особенности реализации программ и расширения масштабов селекции во время организации селекционных станций в начале XX в., после завершения Великой Отечественной войны, во второй половине XX в. и в настоящее время. Представлена характеристика по основным признакам и свойствам созданных в разные периоды сортов. Анализируются достижения классической селекционной методики путем сравнения старых и новых сортов. Дана оценка эффективности и темпов селекции в разных регионах России. Приведены результаты и методы селекции на урожайность, устойчивость к засухе, болезням листьев (*Stagonospora nodorum* Berk., *Septoria tritici* (Roeb. et Desm.), *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Pyrenophora tritici repentis* (Died.) Drechs., *Fusarium* sp., *Puccinia titicina* Eriks., *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks., *Blumeria graminis* (DC.) f. sp. *tritici* Em. Marchal.), патогенам зерна *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) и патогенам, вызывающим потемнение зародыша и эндосперма (*B. sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Alternaria tenuis* (Nees et Fr.), *Alternaria triticina* (Prasada & Prabhu)), вредителям (*Cephus pygmeus* Lens, *Osinosoma frit* L., *Mayetiola destructor* (Say)), по качеству зерна (содержание белка, желтых пигментов, реологические свойства теста, устойчивость к прорастанию) и конечных продуктов. Оцениваются перспективы применения в ближайшем будущем молекулярных маркеров в селекции по ряду признаков.

Ключевые слова: твердая пшеница; Евразийский регион; сорт; история селекции; темпы селекции; устойчивость; патоген; урожайность; качество; белок; клейковина; пигменты; маркеры.

Для цитирования: Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Развитие селекции яровой твердой пшеницы в России (странах бывшего СССР), результаты и перспективы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(6):591-608. DOI 10.18699/VJGB-23-71

Development, results and prospects of the spring durum wheat breeding in Russia (post-Soviet states)

P.N. Malchikov^{1,2}✉, M.G. Myasnikova¹

¹ Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Samara Scientific Research Agriculture Institute named after N.M. Tulajkov, Bezenchuk, Samara region, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
✉ sagrs-mal@mail.ru

Abstract. The article outlines a brief historical background on the introduction to cultivation, distribution and breeding of spring durum wheat in the steppe and forest-steppe regions of Eurasia (the countries of the former USSR: Russia, Ukraine, and Kazakhstan). The approaches and methodology for improving durum wheat during certain scientific selection periods are given. The features of the selection program implementation and the breeding scale expansion during the creation of breeding stations at the beginning of the 20th century, after the end of the Great Patriotic War, in the second half of the 20th century, and at present are considered. A characteristic according to the main features and properties of varieties created in different periods is given. The achievements of the classical breeding method by comparing old and new varieties are analyzed. The efficiency and rate of wheat selection by periods in different regions of Russia is estimated. The results and methods of breeding for yield, resistance to drought, leaf diseases (*Stagonospora nodorum* Berk., *Septoria tritici* (Roeb. et Desm.), *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Pyrenophora tritici repentis* (Died.) Drechs., *Fusarium* sp., *Puccinia titicina* Eriks., *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks., *Blumeria graminis* (DC.) f. sp. *tritici* Em. Marchal), grain pathogens *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) and pathogens causing darkening of the coracule and endosperm (*Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Alternaria tenuis* (Nees et Fr.), *Alternaria triticina* (Prasada & Prabhu)), pests (*Cephus pygmeus* Lens, *Osinosoma frit* L., *Mayetiola destructor* (Say)), grain quality

(protein content, amount of yellow pigments, dough rheology, sprouting resistance) and end products are presented. The prospects for the molecular marker application for a number of traits in breeding in the near future are given.

Key words: durum wheat; Eurasian region; variety; breeding history; breeding rates; crop resistance; pathogen; yield; quality; protein; gluten; pigments; markers.

For citation: Malchikov P.N., Myasnikova M.G. Development, results and prospects of the spring durum wheat breeding in Russia (post-Soviet states). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023; 27(6):591-608. DOI 10.18699/VJGB-23-71

Введение

Твердая пшеница имеет большое значение в производстве и потреблении специфических продуктов питания (макаронные изделия, крупы, хлеб) с длительным периодом хранения, обладающих высокой питательной ценностью, пользующихся спросом почти во всех регионах мира. Основными производителями твердой пшеницы (в млн т) являются: Европейский союз – около 9.0 (в том числе Италия – 4.3; Франция – 1.9; Греция – 1.1; Испания – 1.0), Канада – 5.2; Турция – 3.7; США – 2.3; Казахстан, Сирия, Алжир – по 2.2; Марокко – 1.8; Мексика – 1.5; Тунис – 1.0 (Eurostat, 2019). В России внутреннее потребление зерна твердой пшеницы составляет около 1.0 млн т в год, в том числе 0.2 импортируется, в основном из Казахстана (Groshev, 2019). Значительное сокращение посевных площадей (от 20 млн га в 1990 г. до 0.45 млн га в 1994 г.) и производства зерна твердой пшеницы в России произошло при переходе от плановой экономики к рыночной в 90-е годы XX в. (рис. 1).

Снижение уровня производства твердой пшеницы можно объяснить более высокой конкурентоспособностью культур озимого (озимая мягкая пшеница, озимая рожь) и ярового сева (ячмень, яровая мягкая пшеница) по отношению к твердой пшенице, которая в России представлена главным образом сортами ярового образа жизни. Она выращивается без орошения в условиях резко континентального засушливого климата с годовым количеством осадков от 250 до 450 мм в год. Биотические стрессы включают вредителей (тля, клопы, трипсы, злаковые мухи, хлебный пилильщик) и патогены (гельминтоспориозная и фузариозная пятнистости листьев, септориоз, мучнистая роса, стеблевая и в отдельные годы бурая ржавчина). Эффект вредоносности патогенов в эпифитотийные годы может достигать уровня потерь урожая от сильной засухи (Васильчук, 2001; Рсалиев и др., 2020; Tajibayev et al., 2021). Основные проблемы в селекции яровой твердой пшеницы

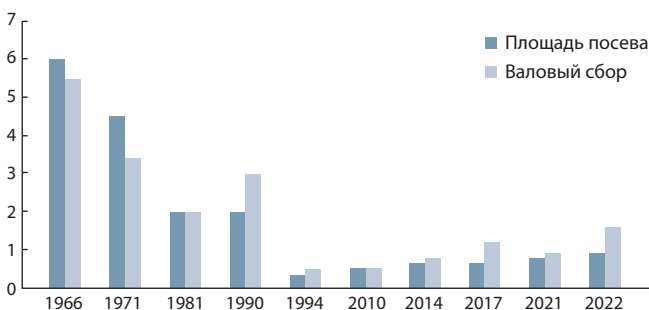


Рис. 1. Динамика посевных площадей (млн га) и валовых сборов зерн (млн т) твердой пшеницы в России, 1966–2022 гг.

в России связаны с поиском и реализацией возможности уменьшения действия этих лимитирующих факторов среды и улучшением качества зерна и конечных продуктов.

Предыстория культуры твердой пшеницы

На территории бывшего СССР тетраплоидная пшеница в виде полбы *T. dicoccum* Schrank ex Schübler возделывалась в районах современных регионов Хмельницкой области Украины и Азербайджана – в IV и II тысячелетии до н. э. соответственно. Появление непосредственно твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) отмечено в IX в. в Сумской области современной Украины (Голик В.С., Голик О.В., 2008). Затем с XVI–XVIII вв. она широко распространяется в степных и лесостепных регионах России – Центрально-Черноземная область, Поволжье, Северный Кавказ, Урал, Западная Сибирь, Украина и Западный Казахстан (Голик В.С., Голик О.В., 2008; Гончаров, 2012). Возделывались здесь местные сорта – популяции (ландрасы): Белотурка, Кубанка, Гарновка, Арнаутка и др.

В течение нескольких веков по мере освоения новых земель площадь возделывания ландрасов возрастала, параллельно формировались региональные биотипы, которые сохраняли первоначальное (в момент интродукции) название (например, Кубанка), но приобретали в процессе длительной репродукции со сменой доминирующих в популяции разновидностей, региональные особенности. Поэтому в коллекции российских генетических ресурсов Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) представлено несколько Кубанок, Белотурок и др., с приставкой к названию региона происхождения.

Научная селекция: развитие сети селекционных учреждений, общая методология и результаты селекции с начала XX в. до настоящего времени

Архивные документы департамента земледелия России (Германцев, Ильина, 2019) содержат доклад от 1848 г. о семеноводстве, где приводятся данные о том, что крестьяне Саратовского Заволжья (Новоузенский уезд) для посева отбирали лучшие колосья, т. е. проводили улучшающий массовый отбор. Стекловидность зерна и высокое содержание белка в нем были основными достоинствами российской твердой пшеницы. В конце XIX в. итальянская и французская макаронная промышленность работала исключительно на русской твердой пшенице (Шехурдин, 1961).

Научные подходы к ведению сельского хозяйства и улучшению растений формировались в опытных учреждениях Российской империи с момента открытия Горьгорецкого института земледелия с опытным полем в 1840 г.,

Рижской опытной станции в 1864 г. и Петровской сельскохозяйственной академии в 1867 г. К 1917 г. в России функционировало около 400 опытных учреждений, в том числе 44 опытные станции. Изучение твердой пшеницы было сосредоточено на опытных станциях в степных регионах Украины, Поволжья, Южного Урала, Сибири и Казахстана. Научная селекция этой культуры началась в 1909 г. на Краснокутской селекционной станции в Саратовском Заволжье – центре производства наиболее качественной и востребованной в то время твердой пшеницы. Затем к селекции приступили на Саратовской (1911 г.) и Безенчукской (1912 г.) опытных станциях, расположенных также в Поволжье. В это же время В.В. Таланов начал селекцию твердой пшеницы на Екатеринославской опытной станции (Украина) и продолжил ее на Западно-Сибирской опытной станции.

Одной из главных задач, поставленных, в частности, перед Краснокутской селекционной станцией, Новоузенским уездным земством, было выведение более урожайных сортов (Германцев, Ильина, 2019). Проблемы качества зерна, выращенного в Поволжье, не существовало, так как любое его количество потреблялось рынками России и Европы (Чехович, 1924). Селекционной работой на Краснокутской станции руководил К.Ю. Чехович, который позднее продолжил ее на Безенчукской опытной станции. Под его руководством были организованы сбор и изучение местных образцов твердой пшеницы из Самарской, Саратовской, Оренбургской, Кубанской и Уральской областей.

Первыми сортами в системе государственного сортоиспытания в 1924 г. (Государственная сортоиспытательная сеть при Наркомземе РСФСР) были: Кубанка 5, Гордеиформе 10, Гордеиформе 432, Гордеиформе 189, Мелянопус 69, Гордеиформе 111, Мелянопус 209, Гордеиформе массового отбора А.И. Носатовского, Арнаутка Кочина, Mindum (отбор из Арнаутки Миннесотской опытной станции США), оригинаторами которых были восемь селекционных учреждений (Таланов, 1926). В период с конца 1920-х до середины 1930-х годов Мелянопус 69, Гордеиформе 189, Гордеиформе 10, Гордеиформе 432, Гордеиформе 27 были допущены к использованию и получили наибольшее распространение в СССР (Таланов, 1926). Сорта Мелянопус 69 и Гордеиформе 189 занимали 2.7 и 0.35 млн га посевов в СССР соответственно. Третьим по распространению был сорт Гордеиформе 10 – 0.25 млн га. Мелянопус 69 и Гордеиформе 189 созданы отбором из местных сортов Новоузенского уезда Самарской губернии и Уральской области соответственно. По свидетельству В.В. Таланова (1926), отбор провел в 1911 г. К.Ю. Чехович. После многолетнего изучения под руководством академика П.Н. Константинова они были рекомендованы для использования в крестьянских хозяйствах.

Морфологическое и ботаническое разнообразие местных сортов твердой пшеницы требовало объяснения. По мнению К.Ю. Чеховича (1924), было необходимо решение ряда вопросов по физиологии, чтобы селекция имела планомерный характер. Наиболее успешно работа велась методами аналитической селекции на исходном материале местных сортов. Несмотря на ее результативность, во всех селекционных учреждениях были сформированы коллекции сортов из разных эколого-географических групп,

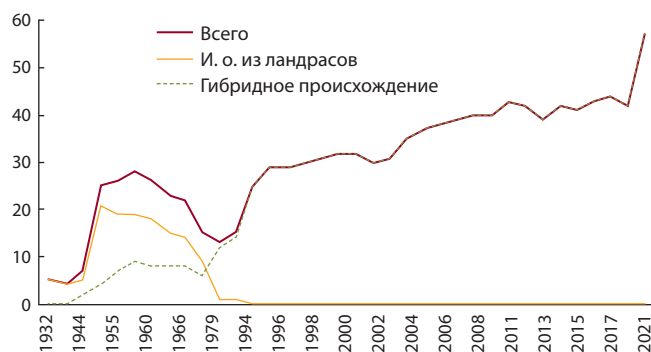


Рис. 2. Динамика количества сортов твердой пшеницы в СССР (1932–1991 гг.) и в России (1992–2021 гг.), в том числе полученных отбором из ландрасов и методом гибридизации.

которые включали во внутривидовые и межвидовые скрещивания. Эффективность селекции увеличилась после пополнения генетических ресурсов экспедициями Н.И. Вавилова, открытия им центров происхождения культурных растений, обоснования системного подхода к поиску и изучению исходного материала. Селекция с применением гибридизации была успешнее при работе с мягкой пшеницей. Сорта гибридного происхождения стали доминировать среди коммерческих сортов мягкой пшеницы в середине 1930-х годов, среди сортов твердой пшеницы – к началу 1970-х годов (рис. 2).

Это объясняется стремлением государственных органов управления и хозяйствующих субъектов получить высокий результат по урожайности и валовому сбору зерна, что успешно достигалось при возделывании мягкой пшеницы и концентрировалось на ней внимание селекционеров. Доминирование в СССР в 1950-е годы теории Т.Д. Лысенко также снизило эффективность селекции, в том числе твердой пшеницы. В военное время (1941–1945 гг.) многие селекционные учреждения оккупированных областей либо прекратили свою деятельность, либо были эвакуированы, при этом часть селекционного материала была утрачена (Голик В.С., Голик О.В., 2008). Учреждения, находившиеся в тылу, из-за нехватки средств и персонала сократили исследования и объемы селекционной работы. Тем не менее в 1954 г. в каталог коммерческих сортов яровой твердой пшеницы СССР было включено 25 сортов (Каталоги..., 1954–1992). Доминировали среди них отборы из ландрасов – 21 сорт. Наибольшее распространение, так же как и в 1930-е годы, имели сорта Краснокутской селекционной станции – Мелянопус 1932, Мелянопус 69, Гордеиформе 189, из них Мелянопус 1932 создан от скрещивания ландрасов, Мелянопус 26 – от скрещивания Мелянопус 69/Мелянопус 1932.

В течение 40 лет сорта Краснокутской селекционной станции удерживали монополию, занимая в отдельные годы 86.0 % посевов твердой пшеницы в СССР (Германцев, Ильина, 2019). Мелянопус 69 почти 30 лет на мировом рынке являлся эталоном качества зерна (Шехурдин, 1961; Соратники Николая Ивановича Вавилова..., 1994). Значительное распространение имели сорта Гордеиформе 432, Гордеиформе 5695 (Институт Юго-Востока, Саратов), Леукурум 33 (Безенчукская ОС).

В Казахстане были районированы сорта местной селекции Акмолинка 5 с высоким качеством и устойчивостью к патогенам, вызывающим черный зародыш (Дорофеев и др., 1987), и Кустанайская 14. На Северном Кавказе реализован устойчивый к шведской мухе сорт Краснодарская 362 (Краснодарская ОС), полученный от скрещивания Гордеиформе 10 с образцом из Алжира, на Украине значительное распространение (0.9 млн га) в 1950–1960-е годы имел сорт Народная – отбор из местного сорта на Харьковской селекционной станции.

В середине 1960-х годов в СССР было районировано 23 сорта твердой пшеницы (Каталоги..., 1954–1992). Из них 15 – это отборы из ландрасов, 8 – отборы из гибридных популяций. Основные площади товарных посевов занимали сорта Мелянопус 1932 и Мелянопус 26 Краснокутской селекционной станции. В 1957 г. был районирован сорт Харьковская 46, созданный Украинским НИИ растениеводства селекции и генетики (УНИИРСИГ) от скрещивания линии 34-5129 (межвидовой гибрид *T. turgidum/T. dicoccum*), предположительно, или с алжирской твердой пшеницей из коллекции ВИР, или с линией Харьковской станции. Обе версии подтвердить не удалось из-за потери во время Великой Отечественной войны (1941–1945 гг.) первичной документации (Голик В.С., Голик О.В., 2008). Сорт отличался продуктивностью, отзывчивостью на благоприятные условия среды, был достаточно устойчив к засухе, выделялся по содержанию белка и клейковины. К 1969 г. в СССР он занял основные площади под твердой пшеницей – 4.9 млн га (Голик В.С., Голик О.В., 2008).

В Среднем Поволжье были районированы сорта Куйбышевской (Безенчукской) ОС – Безенчукская 102 (1962 г.) и Безенчукская 105 (1965 г.). В родословной обоих сортов есть линия Леукурум Б-40, полученная от скрещивания Мелянопус 212 и Гордеиформе 1717 – межвидового гибрида ландрасов мягкой и твердой пшеницы. Наибольшее практическое значение имел сорт Безенчукская 105 (Благонадеждина, 1968), который проявил хорошую комбинационную способность, особенно перспективными оказались скрещивания с Харьковской 46, гибридные популяции на их основе с большой частотой давали трансгрессии по адаптивности в регионе Среднего Поволжья и Урала (сорта Оренбургская 2, Оренбургская 10, Безенчукская 182, Безенчукский янтарь и их потомки).

В 1962 г. районирован сорт Красноярского НИИСХ Ракета, полученный от межвидовой гибридизации Гордеиформе 27*2/Забайкальская полба, который был хорошим компонентом для гибридизации. Он входит в родословную двух коммерческих сортов с высоким содержанием желтых пигментов в зерне – Саратовская золотистая и Светлана (Васильчук, 2001; Мальчиков, Мясникова, 2020).

В следующее десятилетие (1969–1979) количество районированных сортов яровой твердой пшеницы в СССР сократилось до 13 (Каталоги..., 1954–1992). В их числе было всего два сорта негибридного происхождения, один из них – сорт Народная на Украине, другой – Шавпха местная – в Грузии. Сокращение общего количества сортов можно объяснить высоким уровнем продуктивности и конкурентоспособности во всех регионах Харьковской 46. Локальное значение имели сорта: Зерноградская 39, Крас-

нодарская 362 и Мелянопус 7 на Северном Кавказе; Краснокутка 6, Мелянопус 26, Леукурум 43, Саратовская 40, Саратовская 41 – в Поволжье; Народная и Накат – на Украине.

В каталог районированных сортов СССР 1985 г. включено 15 сортов твердой пшеницы, 5 из них – с 1979 г.: Алмаз (Сибирского НИИСХ), Алтайка (Алтайского НИИ земледелия и селекции), Безенчукская 139 (Куйбышевского НИИСХ), Оренбургская 2 (Оренбургского НИИСХ), Харьковская 3 (УНИИРСИГ). В этот же период потерял коммерческое значение сорт Народная, последний, полученный отбором из ландраса. Наиболее популярным был сорт Безенчукская 139, в годы максимального распространения он занимал 1.5 млн га. В Сибири сорт Алмаз, отличавшийся высоким содержанием белка и качеством макарон, высевался на 0.25–0.35 млн га. Засухоустойчивый и продуктивный сорт Оренбургская 2 распространился в Уральском регионе (Долгалев, Тихонов, 2005). Харьковскую 3 возделывали в условиях орошения в Нижнем Поволжье.

В следующем десятилетии (1986–1995) было создано 18 сортов, что составило 62.1 % от общего числа допущенных к использованию в Российской Федерации. Их оригинаторами были 10 учреждений: восемь – из России, по одному – из Украины и Казахстана (Каталоги..., 1954–1992; Государственные реестры..., 1993–2022). Наибольшее распространение по числу регионов допуска имели сорта: Безенчукская 182 (Самарский НИИСХ) – 5, Краснокутка 10 (Краснокутская селекционная станция) – 5, Харьковская 23 (УНИИРСИГ) – 4, Светлана (НИИСХ ЦЧО) – 4, Оренбургская 10 (Оренбургский НИИСХ) – 4, Саратовская золотистая (НИИСХ Юго-Востока) – 3, Воронежская 7 (НИИСХ ЦЧО) – 2, Омский рубин (Сибирский НИИСХ) – 2. К сортам широкого ареала относятся: Безенчукская 182, Оренбургская 10, Краснокутка 10, Харьковская 23, Светлана, Саратовская золотистая. Первые два сорта хорошо адаптированы к условиям в Среднем Поволжье, на Урале и Центральном Черноземье. Краснокутка 10 с высоким накоплением белка и клейковины в зерне отличается высокой засухоустойчивостью в Нижнем Поволжье. Харьковская 23 широко использовалась в Центральном Черноземье и на Урале.

В этот период в НИИСХ Юго-Востока под руководством Н.С. Васильчука (2001) была разработана программа по селекции высококачественных сортов, внедрены и усовершенствованы методики оценки индекса желтизны крупки, макарон, оценки реологических свойств теста с применением миксографа, фаринографа, SDS седиментации и кулинарных свойств макаронных изделий. В этом же учреждении был создан сорт Саратовская золотистая, значительно превосходивший по концентрации желтых пигментов в зерне все предыдущие сорта.

С 1996 по 2006 г. в России были допущены к использованию 18 новых сортов яровой твердой пшеницы (Государственные реестры..., 1993–2022). Эти сорта созданы в: Сибирском НИИСХ – 4, Алтайском НИИСХ – 3, НИИСХ Юго-Востока – 3, Самарском НИИСХ – 2, Башкирском НИИСХ – 1, Северо-Донецкой опытной станции – 1, Краснодарском НИИСХ – 1. Два сорта, Безенчукская степная и Степь 3, были допущены к использованию в

трех регионах. Несмотря на сокращение посевов твердой пшеницы в стране активно использовался в этот период сорт Безенчукская степная, занимавший в отдельные годы 120 тыс. га.

С развитием региональной селекции стала проявляться специализация сортов по эколого-географическим зонам (Розова и др., 2017). Условная граница биотипной специализации в России обозначилась на территории Уральского региона, где в той или иной степени конкурентоспособны сорта, происходящие из всех шести крупных агроэкологических зон (Северный Кавказ, Центральное Черноземье, Нижнее Поволжье, Среднее Поволжье, Урал, Сибирь). Увеличилось количество сортов с высоким содержанием желтых пигментов в зерне и высоким качеством клейковины. В течение 2007–2016 гг. по всем регионам России было допущено к использованию 22 новых сорта, т.е. темпы селекции в среднем составили 2.2 сорта в год, что значительно превосходит все предшествующие периоды селекции твердой пшеницы. В 2016 г. в Государственном реестре (Государственные реестры..., 1993–2022) общее количество сортов яровой твердой пшеницы возросло до 42.

Процесс увеличения количества используемых сортов можно рассматривать как движение по пути создания и диверсификации сортовых систем. Это подтверждается как количеством результативных селекционных учреждений – 11, так и их географией – от Иркутска до Краснодара. Наряду с традиционно высокорослыми были зарегистрированы сорта: короткостебельные – Безенчукская 209 и Рустикано, и среднерослые – Безенчукская 210, Безенчукская золотистая, Лилек, Омская янтарная. По продолжительности вегетационного периода различия между биотипами: скороспелыми (Краснокутка 13, Николаша) и позднеспелыми (Омский изумруд, Омский корунд), по дате колошения при испытании в Среднем Поволжье составили 10–12 дней.

Продолжало увеличиваться количество сортов с высоким (на уровне Саратовской золотистой) содержанием желтых пигментов в зерне. Сорт Безенчукская золотистая превысил этот уровень на 25.0 %, достигая значений 8.5–9.0 ppm (Мальчиков, Мясникова, 2020). Были созданы новые сорта, стабильно формирующие высококачественную клейковину: Безенчукская 209, Безенчукская нива, Безенчукская золотистая, Луч 25, Аннушка, Крассар, Лилек, Николаша. Селекционеры Алтайского НИИСХ создали сорт Солнечная 573, который сочетает два трудно комбинируемых свойства – высокую урожайность в регионах допуска (Западная и Восточная Сибирь) с высоким содержанием белка. В Европейской части страны получено семь сортов (Безенчукская 205, Безенчукская 210, Безенчукская нива, Безенчукская золотистая, Донская элегия, Марина, Мелодия Дона), которые допущены к использованию в Уральском регионе. В Сибири были районированы сорта только местной селекции.

За последние шесть лет (2017–2022) создано 20 новых сортов (Государственные реестры..., 1993–2022), – 3.3 в год, т.е. темпы селекции увеличились по отношению к предыдущему периоду. Среди них преобладали сорта, рекомендованные для использования в одном регионе, – 18 или 90.0 %, что является продолжением тенденции, определившейся на предыдущих этапах, – постепенное

увеличение доли сортов локального значения и региональной диверсификации сортовых систем. Специализацию сортовых систем на этом этапе подтверждает резкое увеличение числа короткостебельных сортов, несущих ген *RhtB1b*. Триада, СИ АТЛАНТ, СИ НИЛО и Тессадур рекомендованы для Центрально-Черноземного региона, Бурбон и Никола – для Уральского региона. Эти сорта устойчивы к полеганию, имеют высокий потенциал продуктивности, реализованный в системе Государственного сортоиспытания, в частности, по сортам Триада и СИ НИЛО получено 8.96 и 8.98 т/га зерна соответственно.

Среднерослый стебель имеют сорта: Безенчукская крепость, Кремень и Меляна. Первый включен в реестр по Средневолжскому и Уральскому регионам, оба последних сорта – только по Уральскому региону. Сорт Безенчукская крепость отличается устойчивостью к мучнистой росе, бурой ржавчине, твердой головне и накапливает в зерне почти такое же количество желтых пигментов, как сорт Безенчукская золотистая. Сорт Таганрог, полученный ООО «Агролига Центр Селекции Растений» на основе базового генотипа Самарского НИИСХ (1469Д-59) методом беккроссирования на сорт из США Kofa (донор высокого качества клейковины) и отбора с применением молекулярных маркеров, устойчив к листовым пятнистостям, мучнистой росе, хлебному пилюльщику, отличается высоким содержанием желтых пигментов и качеством клейковины. Сорт Шукшинка районирован на Урале, в Восточной, Западной Сибири; Оазис – в Западной и Восточной Сибири и Омский коралл – в Западной Сибири.

Сорта Оазис и Омский коралл – среднепоздние, высокорослые, но устойчивые к полеганию, с реализованным потенциалом урожайности зерна 5.7–6.2 т/га. Сорт Шукшинка – среднепоздний, среднерослый, устойчив к полеганию, имеет хорошие и отличные макаронные качества, максимальная урожайность 7.28 т/га. Два сорта, Ясенка и Ярина, были допущены к использованию в Северо-Кавказском регионе, устойчивы к засухе и полеганию, пыльной головне, отличаются крупным выполненным зерном и хорошим качеством макарон, вполне конкурентоспособны в Поволжье и на Урале.

Исходный материал и методы создания генетической изменчивости

В начале научной селекции местные сорта были основным исходным материалом, они состояли из смесей разновидностей и биотипов. Их изучение проводилось в соответствии с внутривидовой классификацией культурных растений Ф.К. Кёрнике (1873), J. Percival (1921), основанной на хорошо различимых признаках колоса и зерна. Впоследствии Н.И. Вавилов (1940) предложил эколого-географический принцип, сочетающий систематизацию разновидностей, по Ф.К. Кёрнике (1873), с разделением всего многообразия на эколого-географические группы. Адекватность такого деления ландрасов и стародавних гексаплоидных сортов пшеницы была подтверждена результатами их кластеризации на основе распределения маркеров SSR и RAPD по эколого-географическим группам (Митрофанова, 2012).

Обособление евразийских сортов твердой пшеницы (Россия, Украина, Казахстан) степного и лесостепного эко-

типов от групп твердой пшеницы из Средиземноморья и Ближнего Востока подтверждается распространением различных групп аллелей глиадинкодирующих локусов среди ландрасов этих регионов (Кудрявцев и др., 2014). Отбор из ландрасов, который применялся во всех селекционных учреждениях, оказался эффективным. В гибридизации сначала преобладали межвидовые скрещивания твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) с мягкой (*T. aestivum* L.) и полбой (*T. dicoccum* Schuebl.), затем внутривидовые с привлечением исходного материала из разных эколого-географических групп и других стран.

Ландрасы Белотурка и Сивоуска входят в родословные 53 и 41 % районированных сортов соответственно, что указывает на эволюционный характер селекции с улучшением генетических систем адаптивности. Большое значение имели дериваты, полученные от скрещивания твердой пшеницы с полбой. Сорт Харьковская 46, созданный в результате межвидовой гибридизации *T. dicoccum*, *T. turgidum* и *T. durum*, вошел в родословную 85 % сортов, включенных в 2004 г. в Госреестр России (Мартьянов и др., 2005). Сорт Ракета, полученный с привлечением образца *T. dicoccum* из Забайкалья через сорта Саратовская золотистая, Светлана, в настоящее время входит в родословную 36.0 % коммерческих сортов России. Образец к-46995 *T. dicoccum* (ВИР), входящий в родословную сорта Памяти Чеховича, участвовал в происхождении семи сортов, включенных в Госреестр за последние восемь лет (Государственные реестры..., 1993–2022). На всех этапах селекции для гибридизации использовали мягкую пшеницу. В настоящее время 32.7 % коммерческих сортов имеют среди предков мягкую пшеницу.

В качестве источника устойчивости к патогенам в гибридизацию привлекался вид *T. timopheevii* Zhuk. В реестре охраняемых на 2022 г. сортов было три сорта, несущих транслокацию на хромосоме 6В от *T. timopheevii*, обеспечивающую устойчивость к мучнистой росе (Мальчиков и др., 2015). В 1970-е годы в Краснодаре с участием *T. timopheevii* был создан коммерческий сорт Мелянопус 7.

С 1930-х годов наряду с межвидовыми и внутривидовыми скрещиваниями для создания гибридных популяций привлекали иностранные сорта. Широко включались в скрещивания сорта: WSMP-13 (США), Leucurum 983 (Италия). Сорт WSMP-13 (США) через селекционную линию Самарского НИИСХ Гордеиформе 740 входит в родословную 12 современных сортов. В НИИСХ Юго-Востока и Федеральном научном центре зерна им. П.П. Лукьяненко используется генофонд из международного центра ICARDA, США и Канады – сорта Аннушка и Крассар получены с привлечением американского сорта Medora, сорт Лилек несет гены американской линии AWII/SbI 4. Омский корунд, Омский коралл выведены от скрещивания с генотипами: к-47117, T 1004 =POD 11/Yazi 1 (СИММУТ). При создании короткостебельных сортов Безенчукская 209 и Триада донорами гена *Rht1b* были сорта Соссогит 71 и Anser 10 (СИММУТ). В настоящее время для гибридизации широко используется сорт Памяти Чеховича, несущий ген редукции высоты растений от сорта Ahninga (СИММУТ). В Федеральном Ростовском АНЦ для индуцирования генетической изменчивости применяются химический мутагенез и гибридизация с иностранными сортами Wells,

Wascana. В результате созданы сорта Новодонская, Вольнодонская, Донская элегия.

Основным методом индукции генетической изменчивости твердой пшеницы в России и странах бывшего СССР является гибридизация внутри вида и между видами. Некоторые ученые отводят гибридизации определяющую роль и оценивают ее вклад в результативность селекционного процесса до 60.0 % (Vedder, 1992). Используемые подходы при подборе родительских компонентов для гибридизации соответствуют трем принципам, предложенным С. Бороевичем (1984), – сорта, признака, гена.

Принципы сорта и признака в отечественной литературе обычно не разделяются. В этом случае сорта, отобранные для гибридизации, характеризуются по всему спектру селекционных признаков (Васильчук, 2001; Евдокимов и др., 2022). При этом выделяется этап пребридинговой селекции, или целенаправленного создания промежуточных форм с целью ступенчатой гибридизации (Шехурдин, 1961; Васильчук, 2001). Эти принципы (сорта, признака) подбора родительских компонентов широко применяются в селекции по количественным признакам, устойчивости к засухе и высоким температурам. Методы, основанные на принципе гена, используются при беккроссировании – переносе генов в конкретный генофон; аккумуляции – объединении в одном генотипе генов, детерминирующих разные признаки; «пирамидировании» – объединении двух и более генов, детерминирующих один признак. Принцип гена применяется в селекции на устойчивость к патогенам, длине и выполненности соломины, активности ферментов, признакам, тесно сцепленным с биохимическими или ДНК-маркерами.

Генетическое разнообразие коммерческих сортов

Процесс увеличения однородности в сортовых популяциях нежелателен, так как повышает вероятность быстрого развития эпифитотий, распространения вредителей и уязвимости используемых сортов к воздействию других экстремальных факторов среды на большой территории (Jacques et al., 2014). Генеалогический анализ сортов, районированных на территории России в 1929–2004 гг. на основе коэффициентов родства, показал увеличение генетического разнообразия. В то же время зафиксирована генетическая эрозия местного материала – количество российских оригинальных предков современных сортов уменьшилось на 20 %. В целом за этот период нижний порог генетического разнообразия во всех региональных селекционных центрах не достиг критического уровня, соответствующего сходству полусибсов (коэффициент родства, r , варьировал от 0.18 до 0.23 по селекционным центрам; для полусибсов $r = 0.25$) (Мартьянов и др., 2005). Однозначных тенденций изменения генетического разнообразия по аллелям глиадинкодирующих локусов в течение четырех исторических (во времени) этапов эволюции сортовой популяции яровой твердой пшеницы не обнаружено (см. таблицу).

Постоянство аллельного состава в локусах *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-B2* установлено для первого (1929–1950) и второго (1951–1980) этапов. У сортов второго этапа значительно возросло число аллелей в локусе *Gli-A2*, что

Индексы генетического разнообразия Нея яровой твердой пшеницы из России и бывшего СССР по четырем глиадинкодирующим локусам в историческом разрезе (по: Кудрявцев и др., 2014)

Локус	Индексы генетического разнообразия по периодам районирования сортов			
	1929–1950	1951–1980	1980–2000	2001–2012
<i>Gli-A1</i>		0.64	0.12	0.09
<i>Gli-B1</i>	0.55	0.58	0.69	0.68
<i>Gli-A2</i>	0.58	0.77	0.63	0.58
<i>Gli-B2</i>	0.82	0.80	0.86	0.74
Среднее	0.68	0.70	0.58	0.52

привело к некоторому увеличению коэффициента генетического разнообразия в целом по четырем локусам от 0.68 до 0.70. На следующих этапах эта тенденция сменилась на противоположную. Значительное сужение разнообразия произошло на третьем (локусы *Gli-A1*, *Gli-A2*) и особенно четвертом этапе – наиболее сильно по локусу *Gli-A1*. Существенное уменьшение коэффициента разнообразия на четвертом этапе произошло также в локусах *Gli-A2* и *Gli-B2*, которое было постоянным в течение всего XX в. Стабильный по составу аллелей *Gli-B1* включает с частотой 0.46 аллель *c*, который содержит электрофоретический компонент γ -45, являющийся маркером генов, детерминирующих формирование высококачественной клейковины.

Очевидно, что интенсивно ведущаяся в настоящее время селекция высококачественных сортов может привести к моноаллельному состоянию локуса и сужению генетического разнообразия создаваемых сортов. Эту негативную тенденцию можно преодолеть путем привлечения разнообразного в генетическом отношении исходного материала, идентификацией новых аллелей и интенсификацией создания сортов в региональных селекционных центрах (Кудрявцев и др., 2014).

Результаты селекции на урожайность

В литературе имеется информация о результатах изучения увеличения урожайности в селекционных учреждениях Поволжья (НИИСХ Юго-Востока, Самарский НИИСХ) и Западной Сибири (Омский АНЦ, ФГБНУ ФАНЦА). В Самарском НИИСХ достаточно точно генетическая составляющая урожайности определяется с момента регулярных испытаний сорта Леукурум 33 в 1930-х годах. Этот сорт, отнесенный ко второму этапу селекции в Среднем Поволжье (Мальчиков, Мясникова, 2015), вплоть до завершения в 1958 г. испытаний сорта первого этапа – Гордеиформе 189, превысил его на 23.6 %. Если принять величину 5.0 % в качестве минимальной разницы по урожайности Гордеиформе 189 и ландрасов, то вклад селекции в увеличение урожайности в Среднем Поволжье при создании сорта Леукурум 33 составляет 28.5 %, или 0.8 % в год.

Селекционный вклад при создании сортов Безенчукская 105 (1965 г.) и Харьковской 46 (1968 г.) увеличился на 5 %, но при этом темпы прироста за счет селекции с 1912 г. уменьшились до 0.6 % в год, в период с 1948 по 1965 г. – до 0.26 %. Основной вклад в увеличение урожай-



Рис. 3. Общий и генетический тренд (отношение показателей пяти лучших селекционных линий к показателям сорта 5-го этапа селекции Безенчукской 182) урожайности твердой пшеницы за последние 15 лет, 2007–2021 гг.

ности сортов 2–3-го этапов селекции был связан с улучшением выживаемости растений к моменту созревания.

На следующих этапах – создание Безенчукской 139 (4-й этап 1980 г.), Безенчукской 182 (5-й этап 1993 г.), генетический тренд урожайности относительно сорта 3-го этапа, Харьковской 46, составил 10.1 %, относительно сорта 4-го этапа, Безенчукская 139, – 15.7 %, при темпах селекции 0.84 и 1.12 % в год соответственно (Мальчиков, Мясникова, 2015).

Наиболее часто генотипическая дисперсия урожайности сортов 3–6-го этапов была связана с изменчивостью признаков продуктивности колоса и морфофизиологических признаков – высоты растений и уборочного индекса ($K_{хоз}$) – 65.5 и 31.1 % случаев соответственно. За последние 15 лет (2007–2021) на фоне общего роста урожайности твердой пшеницы в конкурсном сортоиспытании наблюдается увеличение темпов селекционного улучшения (рис. 3). Увеличение роста урожайности от сорта Безенчукская 182 с 1993 до 2021 г. составило 28.5 %, или 0.95 % в год.

Таким образом, за 110 лет селекции твердой пшеницы в Самарском НИИСХ генетический прогресс урожайности составил 0.80 % в год, или 87.7 % за весь период, в том числе по этапам селекции (сортосмены): 1–2-й этапы – 28.5 %, 3-й – 5 %, 4-й – 10.0 %, 5-й – 15.7 %, 6-й этап – 28.5 %.

В НИИСХ Юго-Востока в XX в. (1929–1999 гг.) от момента создания сорта Гордеиформе 432 (отбор из местной Белотурки) генетический прогресс урожайности составил 54 % (Васильчук, 2001), в XXI в. (2000–2017 гг.) он возрос на 22 % и составил 73.0 %, или 0.79 % в год в целом за весь период селекции (Гапонов и др., 2017). Селекционный прогресс по урожайности был связан в первую очередь с увеличением крупности зерна, числа продуктивных стеблей и уборочного индекса ($K_{хоз}$). Не удалось повысить число колосков в колосе, число зерен в колосе и колоске, за исключением некоторых сортов. Прогнозируется, что кардинальных изменений габитуса растений (снижение высоты растений) не предвидится (Васильчук, 2001; Гапонов и др., 2017).

Первым сортом яровой твердой пшеницы, созданным на Западно-Сибирской станции (Омский АНЦ), был Гордеиформе 10 (Таланов, 1926). Он был районирован в 1929 г. и до 1960 г. оставался основным сортом в регионе. Ему на смену пришел сорт Харьковская 46, который в лесостепной зоне превосходил Гордеиформе 10 на 10 % (Савицкая и др., 1980). В 1979 г. был районирован сорт Алмаз. В Сибири и Казахстане он превысил по урожайности Харьковскую 46 на 0.23 т/га, или на 9.7 %. В течение следующих 20 лет были созданы Омский рубин (1991 г.), Ангел (1997 г.) и Омская янтарная (1999 г.). Тренд урожайности за этот период (от сорта Алмаз до Омской янтарной), по результатам многолетнего изучения в Омском АНЦ (Евдокимов и др., 2021), составил 0.6 т/га, или 22.5 %, т. е. 1.07 % в год.

Сорта последнего периода селекции (2000–2021 гг.) в Омском АНЦ, Омский изумруд и Омский коралл, по урожайности зерна превысили Омскую янтарную на 18.4 и 19.2 %, т. е. темпы селекции составили около 0.9 % в год (Евдокимов и др., 2020). Общий прирост селекционного улучшения урожайности, если вести отчет от сорта Гордеиформе 10, составляет 61 %, или 0.67 % в год. Рост продуктивности сортов в процессе селекции в Омском АНЦ шел по пути улучшения числа продуктивных стеблей на 1 м² и числа зерен в колосе. Масса зерновки изменилась незначительно (Евдокимов и др., 2021).

В Алтайском НИИСХ (ФГБНУ ФАНЦА) селекция яровой твердой пшеницы началась в 1929 г., после организации Барнаульской опытной станции, но планомерная и широкомасштабная работа ведется с 1970 г. За 50 лет было создано 10 коммерческих сортов. Увеличение урожайности от сорта Харьковская 46 – основного стандарта в 1970-е годы – до современных сортов составил 0.39–0.79 т/га, или 14–29 %, темпы селекции на урожайность – 0.38–0.58 % в год (Розова и др., 2017). Общего тренда изменения элементов урожайности не обнаружено, за исключением тенденции увеличения массы зерновки на всех этапах. В то же время большинство сортов всех этапов селекции формировали более крупное зерно, отдельные сорта превосходили Харьковскую 46 по числу зерен в колосе и $K_{хоз}$.

Таким образом, селекция яровой твердой пшеницы на урожайность в основных селекционных центрах России ведется достаточно эффективно, темп увеличения ее в зависимости от селекционного центра составляет 0.58–0.80 % в год.

Селекция сортов, устойчивых к патогенам и вредителям

В начале селекционной работы с яровой твердой пшеницей в СССР (России) большое внимание уделялось созданию сортов, устойчивых к пыльной головне (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.), что объясняется распространением ее в регионах возделывания, повышенной видовой восприимчивостью твердой пшеницы к патогену и ухудшением качества конечных продуктов, произведенных из зараженного зерна. В 1920–1940-е годы устойчивыми на инфекционном фоне были Гордеиформе 10, Мелянопус 69, Ракета, Гордеиформе 27 (Шестакова, Вьюшков, 1975). На их основе были получены высокоустойчивые сорта Безенчукская 121, Безенчукская 139, Светлана, Валентина, Безенчукская 205, Триада и др. В настоящее время среди сортов, включенных в Госреестр России, устойчивые составляют около 40 %, что в сочетании с применением системных протравителей семян эффективно сдерживает развитие этого патогена (Вьюшков, 2004).

Наиболее вредоносными болезнями, паразитирующими на твердой пшенице в Евразии, являются листовые пятнистости: *Stagonospora nodorum* Berk., *Septoria tritici* (Roeb. et Desm.), *Bipolaris sorokiniana* Sacc., *Pyrenophora tritici-repentis*, *Fusarium* sp. (Койшибаев, 2018). Селекция на устойчивость к этим патогенам носит региональный характер. Полной устойчивости или иммунитета у сортов твердой и мягкой пшеницы к пятнистостям листьев нет (Lamari et al., 1989). В исследовании С.Г. Чу с коллегами (2008) только 25 из 132 образцов твердой пшеницы имели высокий уровень или частичную устойчивость к *P. tritici-repentis* и *Stagonospora nodorum* Berk. Высокий уровень частичной устойчивости к *P. tritici-repentis* (Tan spot) и *S. nodorum* Berk. выявлен у синтетической гексаплоидной пшеницы (SHW) и мягкой пшеницы (Xu et al., 2004; Singh P.K. et al., 2006). Устойчивые источники гексаплоидной пшеницы и диких сородичей могут быть потенциально использованы для улучшения твердой пшеницы (Singh P.K. et al., 2006).

В системе КАСИБ идентифицированы следующие образцы твердой пшеницы, высокоустойчивые в полевых условиях к патогенам листовых пятнистостей: 1693d-71, 2021d-1, Гордеиформе 1591-21 (Самарский НИИСХ), Д-2165 (НИИСХ Юго-Востока), Гордеиформе 08-107-5, Гордеиформе 178-05-02, Гордеиформе 05-42-12 (Омский АНЦ) (Рсалиев и др., 2020; Gulyaeva et al., 2020). Значительная часть сортов твердой пшеницы, включенных в Госреестр России по описанию авторов и результатам изучения в Госсорсети, проявляют устойчивость (R), среднюю устойчивость (MR) или среднюю восприимчивость (MS) к этим патогенам. Достаточно эффективный отбор по устойчивости подтвержден низкой частотой встречаемости доминантного аллеля гена восприимчивости к *P. tritici-repentis* *Tsn1*. Среди 43 изученных сортов он идентифицирован только у двух – Сояна и Гордеиформе 08-25-2 (Рсалиев и др., 2020).

Сорта твердой пшеницы из России и Казахстана достаточно устойчивы к бурой ржавчине (*P. triticina* Eriks.), это подтверждает тезис о том, что устойчивость к этому патогену твердой пшеницы выше, чем мягкой (Ordoñez, Kolmer, 2007). Большинство сортов твердой пшеницы,

включенных в Госреестр России, обладает полевой устойчивостью к бурой ржавчине. В годы ее эпифитотий сорта с таким типом устойчивости снижают урожай, массу зерновки и ее выполненность, но значительно меньше восприимчивых. Сорта с полевой устойчивостью целесообразно иметь в степных регионах с сухим климатом, где вредоносность бурой ржавчины невелика (Крупнов, 2016). Для регионов с повышенным уровнем годовых осадков (> 450 мм) целесообразно применение иммунных сортов (тип иммунитета 0-1). Донорами генов устойчивости (иммунитет с типом 0-1) являются сорта Самарского НИИСХ Марина и Леукурум 1750, линии, выделившиеся, по данным полевой оценки в питомнике КАСИБ, на естественном инфекционном фоне в двух экопунктах (Омск, Южный Казахстан), – Каргала 223, Гордеиформе 178-05-2, Гордеиформе 05-42-12 и Триада.

Результаты мультипатогенного теста показали отсутствие в российском и казахстанском селекционном материале генов *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr9*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*. Применение молекулярных маркеров не выявило генов *Lr1*, *Lr3a*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr37* (Gulyaeva et al., 2020). В Испании также не идентифицировали какой-либо известный ген *Lr* в коллекции сортов твердой пшеницы (Martínez et al., 2007). Из всех известных генов устойчивости к бурой ржавчине только *Lr14*, *Lr23*, *Lr61* и *Lr 79* произошли от твердой пшеницы и полбы (McIntosh et al., 2013). В связи с этим неясно, имеет ли твердая пшеница те же гены устойчивости в геномах А и В, которые идентифицированы в мягкой пшенице, или же эти гены совершенно различны (Gulyaeva et al., 2020).

В настоящее время в связи с изменением климата есть опасность распространения и усиления вредоносности стеблевой ржавчины (*P. graminis* f. sp. *tritici*) в степных регионах Урала, Поволжья и Сибири (Gulyaeva et al., 2020; Евдокимов и др., 2022). Анализ периодичности распространения патогена показывает, что твердая и мягкая пшеницы в мире очень уязвимы к вспышкам стеблевой ржавчины. Появление и распространение расы Ug99 и ее высоковирулентного штамма ТТКСК, преодолевающего большинство генов устойчивости, требует особого внимания селекционеров, генетиков и фитопатологов (Singh R.P. et al., 2015).

По данным Госкомиссии по испытанию и охране селекционных достижений, из 63 сортов, включенных в Госреестр России, 14 на естественном инфекционном фоне проявили устойчивость от средней (MR) до высокой (R). К высокоустойчивым отнесены коммерческие сорта: Триада, Лилек, Омская степная, Омский коралл, Омский изумруд. Устойчивыми в средней степени были: Николаша, Никола, Целинница, Таганрог, Безенчукская 210, Безенчукская крепость, Безенчукская юбилейная, Безенчукская 205, Тессадур. Источники устойчивости – внутривидовая изменчивость и интрогрессия генетического материала от других видов, прежде всего *T. dicoccum*, *T. timopheevii*, *T. aestivum*. В частности, линии НТ-7, НТ-10 и НТ-12, высокоустойчивые к стеблевой ржавчине, полученные отбором в поколении F3BC1 Шортандинская 71/Оренбургская 2//*T. timopheevii* к-38555/Шортандинская 71, используются в качестве исходного материала

(Козловская и др., 1990). Устойчивость полученных линий хорошо наследуется и контролируется группами из 3–4 генов с проявлением полного доминирования, неполного доминирования, рецессивного контроля устойчивости (Хлебова, Барышева, 2016).

В Западной Сибири на генетическом материале мягкой пшеницы из СИММУТ на естественном инфекционном фоне в течение 2018–2019 гг. установлена высокая устойчивость к популяции стеблевой ржавчины генов *Sr23*, *Sr31*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr40* и комбинаций генов *Sr6*, *Sr24*, *Sr36* и *IRS-Am*, *Sr21*, *Sr31* (Евдокимов и др., 2022). Следовательно, в популяции стеблевой ржавчины нет соответствующих аллелей вирулентности.

В этих же исследованиях также определена высокая устойчивость сортов Триада, Омский коралл, Odisseo, средняя восприимчивость была отмечена у Омского изумруда и Луч 25. Большинство коммерческих сортов из России и Казахстана очень чувствительны к расе Ug99, что было определено в испытаниях на естественном фоне в Кении (Shamanin et al., 2016). В то же время удалось идентифицировать среди селекционного материала генотипы, устойчивые к Ug99, из них три образца (Гордеиформе 178-05-02, Гордеиформе 05-42-12 и Триада) были устойчивы или умеренно устойчивы в Казахстане и России. Реакция стеблевой ржавчины на этих сортах в Кении и Казахстане была сходной. В Западной Сибири (Омск, Барнаул, 2017–2018 гг.) степень поражения была выше. Ученые GRRC (Global Rust Reference Center) обнаружили, что расы *P. graminis* из Омска имеют необычные паттерны вирулентности по сравнению с Ug99 и расами из других регионов (Hovmøller et al., 2017).

Эпифитотии мучнистой росы (*Blumeria graminis*) в евразийских регионах с жарким климатом, где в основном возделывается яровая твердая пшеница, имеют место быть. Объясняется это коротким инкубационным периодом патогена, который при среднесуточной температуре от 20 до 24 °С колеблется в пределах 2.8–3.5 дня (Фиссюра и др., 1987), что при наличии инфекции обеспечивает ее быстрое распространение. Эпифитотии мучнистой росы негативно влияют на качество зерна, снижаются содержание белка, клейковины, масса и выполненность зерновки (Долгалев, Тихонов, 2005). В связи с этим устойчивые сорта включены в Госреестр России и Казахстана, в том числе по степным регионам с жарким климатом.

Из 61 сорта яровой твердой пшеницы, включенного в Госреестр России, 18 проявляют высокую устойчивость (R, RMR) к мучнистой росе. Анализ родословных этих сортов указывает на различные источники устойчивости, в том числе на основе генетической изменчивости *T. durum*, *T. dicoccum*, *T. timopheevii*. В частности, сорта Безенчукская крепость и Таганрог, устойчивые к мучнистой росе, несут транслокацию от *T. timopheevii* на хромосоме 6В в диапазоне микросателлитных маркеров *Xgwm518* и *Xgwm1076* (Мальчиков и др., 2015). В Самарском НИИСХ получены линии 1438Д-13 (доноры устойчивости – *T. timopheevii*, *T. durum*), 1389ДА-1, 1477Д-4 (доноры устойчивости – *T. durum*, *T. dicoccum*) с иммунитетом к мучнистой росе (Мальчиков и др., 2015).

Зерно, большое «черным зародышем», – основная причина наличия спексов (темных вкраплений) в крупке,

что снижает цветность и в целом питательные качества макаронных изделий (Васильчук, 2001). Черный зародыш появляется вследствие заражения патогенами *B. sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *Alternaria tenuis* (Fr.), *A. tritici-na* (Pers.) зерна в период налива (Conner, 1987).

Предположение о том, что крупнозерные сорта более восприимчивы, не подтвердилось. В процессе селекции получены устойчивые сорта с разной массой зерновки. В условиях Алтайского края к устойчивым отнесены следующие сорта: Салют Алтая, Памяти Янченко, Алтайский янтарь, Солнечная 573, Ангел, Омский изумруд, 1480d-2, Луч 25, Харьковская 46, Донская элегия, Оренбургская 10 (Барышева и др., 2016). В Самарском НИИСХ (Мальчиков и др., 2022) также идентифицированы устойчивые сорта: Харьковская 46, Безенчукская 139, Безенчукская 182, Марина, Таганрог, 1963Д-71, 2021Д-1, Гордеиформе 910, Гордеиформе 08-25-2, Гордеиформе 08-107-5, Меляна. В качестве исходного материала предложены высокоустойчивые генотипы твердой пшеницы из Италии: ISD19, ISD20, ISD22, Achille, Grecalle, Odisseo и Австрии: Duroflaus и Duromax.

Значительный урон урожаю и качеству зерна твердой пшеницы в Евразии наносят вредители. Очаговый характер распространения с редким проявлением признаков эпизоотии в отдельных регионах имеют пиявица, хлебные жуки, трипсы, клоп черепашка. Снижение вредоносности этих вредителей обеспечивается агротехническими методами. Селекция на устойчивость к гессенской, шведской мухам и хлебному пилильщику ведется достаточно эффективно (Вьюшков, 2004).

Устойчивость к гессенской мухе находится под контролем блока доминантных генов H_1-H_{24} и нескольких рецессивных генов (McIntosh et al., 2013). Сортная популяция твердой пшеницы в России имеет достаточную концентрацию этих генов. Генетика устойчивости к шведской мухе менее изучена, но современные сорта твердой пшеницы проявляют относительную устойчивость к вредителю – повреждение редко достигает 11–15 % (Благонадеждина, 1968). Харьковская 46 и Безенчукская 139 оцениваются как генетические доноры устойчивости к шведской мухе (Вьюшков, 2004).

Система контроля селекционного материала в питомниках и статистический анализ сортовой изменчивости позволяют создавать слабо повреждаемые сорта. Устойчивость к хлебному пилильщику обеспечивает выполнение соломины паренхимной тканью. Высокая наследуемость признака и контроль системой доминантных генов во взаимодействии с генами-ингибиторами и антиингибиторами формирования сердцевинки стебля (Мальчиков, Мясникова, 2008) определяют эффективность отбора сортов с полностью или частично выполненной соломиной. Отсутствие негативных эффектов генов, контролирующей выполненность соломины, на продукционный процесс и качество зерна позволяет широко использовать их в селекции для всех регионов (Мальчиков, Мясникова, 2008), в том числе на юге степной зоны (Крючков, 2006). Среди допущенных к использованию сортов твердой пшеницы на 2022 г. четыре имеют полностью выполненную соломину, 36 – в средней степени и 21 сорт – с половой соломиной (Государственные реестры..., 1993–2022).

Селекция на засухоустойчивость

Созданию засухоустойчивых сортов большое значение придавал Н.И. Вавилов (1935). Само свойство засухоустойчивости рассматривалось им как динамичное, зависящее от времени, продолжительности действия стресса и периода онтогенеза растений. По его мнению, засухоустойчивость не является специфическим признаком, постоянно и неизменно присущим тому или иному сорту (Вавилов, 1935). Тем не менее П.Н. Константинов (1923) отметил наиболее значимые признаки, определяющие засухоустойчивость, – развитие корневой системы и скороспелость. Впоследствии П.А. Генкель (1982) выделил следующие факторы засухоустойчивости: 1) устойчивость цитоплазмы к обезвоживанию и перегреву; 2) ритм развития; 3) развитие корневой системы; 4) потенциальная продуктивность.

По мнению В.А. Кумакова (1985), слабая устойчивость цитоплазмы снижает агрономическую засухоустойчивость. Физиологическая (цитоплазматическая, клеточная) устойчивость рассматривается селекционерами как основа для роста корней в почве с низкой влажностью (Кумаков, 1985; Васильчук, 2001). Более сильное, чем у мягкой пшеницы, ингибирование засухой деления клеток в зонах апикальных меристем у твердой пшеницы – основная причина снижения у нее фертильности колосьев и кущения (Кумаков, 1985).

Селекция яровой твердой пшеницы в России и странах СНГ в течение длительного периода (50–112 лет) ведется в степных регионах в условиях значительного давления засухи. За это время прошли циклы естественного и искусственного отборов десятки тысяч гибридных комбинаций и миллионы селекционных линий. Современные сорта в условиях засухи превосходят по урожайности зерна ландрасы – в 2 раза, первые селекционные сорта – в 1.5–1.8 раза (Гапонов и др., 2017).

Засухоустойчивость сортов определяется степенью приспособленности к региональной динамике метеофакторов вегетационного периода. Краснокутская селекционная станция ведет селекцию самых скороспелых сортов в СНГ. Это объясняется высокой вероятностью развития в данной зоне весенне-летней засухи с высокими температурами. Скороспелые сорта, формирующие приемлемый урожай за счет осенне-зимних осадков, являются здесь целесообразным агроэкоотбором. Скороспелость должна сочетаться с мощной корневой системой (Константинов, 1923), что в связи с сокращением общего периода роста представляет собой сложную задачу для селекции. Необходимо учитывать уменьшение размеров корневой системы, вызванное негативным эффектом доминантного аллеля гена *Vrn-A1* (Smirnova, Pshenichnikova, 2021).

Сорта селекции НИИСХ Юго-Востока также в основном относятся к скороспелому биотипу, они, как и краснокутские сорта, обладают высокой полевой засухоустойчивостью и хорошо приспособлены к условиям Нижнего Поволжья. Значительным успехом в селекции засухоустойчивых сортов этих учреждений следует считать сорта Краснокутка 13, Николаша и Саратовская золотистая. Первые два сочетают это свойство со скороспелостью, третий в отдельные годы выделяется высокой жаростойкостью, имеет хорошую сортообразующую способность

в Среднем Поволжье и на Урале (Мальчиков, Мясникова, 2015). Среди сортов Поволжья выделен кластер признаков, тесно и положительно связанный с урожайностью в условиях засухи: число зерен в колосе, азотный уборочный индекс ($K_{\text{хоз}}$) растения, функция роста колоса в цветении, вынос азота и фосфора в период от цветения до созревания, площадь листьев главного побега в кушение (Мальчиков, Мясникова, 2015).

Связь выноса макроэлементов, и в первую очередь фосфора, с урожайностью в засуху можно интерпретировать как следствие более энергичного роста корневой системы и ее активности у засухоустойчивых сортов (Reynolds et al., 2012). В Самарском НИИСХ по результатам многолетних исследований выделены засухоустойчивые сорта, которые широко используются в селекции в качестве исходного материала: Памяти Чеховича, Безенчукская 205, Безенчукская золотистая, Марина, Безенчукская 207, 653д-53, 1368д-18, 2034д-41 (Самарский НИИСХ), к-16441 (Saada – Марокко), Д2017/Карасу//Д2043 (НИИСХ Юго-Востока). В системе КАСИБ из 154 генотипов в течение 2000–2015 гг. выделены 34 засухоустойчивых образца, некоторые из них впоследствии были районированы в засушливых регионах (Евдокимов и др., 2017).

В Ростовском АНЦ успешная селекция на засухоустойчивость ведется с применением химического мутагенеза в сочетании с гибридизацией (Кадушкина и др., 2016). Сорта этого учреждения – Донская элегия, Мелодия Дона и Донелла М – имеют высокую засухоустойчивость в Южном регионе и Поволжье. Высокая засухоустойчивость сортов НЦ Зерна им. П.П. Лукьяненко – Ясенка, Ядрица и Ярина, ФГБНУ ФАНЦА – АТП Прима, АТП Партнер, Шукшинка – проявилась в Среднем Поволжье в системе экологического испытания. В Оренбургском НИИСХ было установлено, что засухоустойчивые сорта твердой пшеницы являются эффективным компонентом ресурсосберегающих технологий, компенсируя их негативные эффекты, связанные в отдельных случаях с переуплотнением почвы и снижением плодородия (Бесалиев, Крючков, 2014).

М.Р. Reynolds с коллегами (2012) в концепции физиологической селекции в качестве основных компонентов сложного свойства «засухоустойчивость» выделили: CTV/CTG – температура листовой поверхности на стадиях вегетативного роста и налива зерна; GC – покров почвы при образовании урожая; ANT – количество дней до цветения; CAR – концентрация каротиноидов в листьях; TE – эффективность транспирации по дискриминации изотопов углерода; WSC – концентрация сахаров в стебле сразу после цветения; HI – индекс урожая.

Параметры CTV/CTG и TE в значительной степени детерминируются глубиной проникновения и активностью корневой системы, диаметром ксилемы и плотностью устьиц. Этот комплекс позволяет извлекать воду из почвы, поддерживать нормальную транспирацию и фотосинтез. На мягкой пшенице были описаны гены $TaMOR$, $TaERs$, первый – фактор транскрипции, активируемый ауксином, влияет на рост и число корней, второй (включает $TaER-1$, $TaER-2$) увеличивает плотность устьиц и их проводимость, уменьшает размер эпидермальных клеток и TE , что положительно влияет на фотосинтез и накопление биомассы растений в условиях засухи.

Изучение генов и факторов транскрипции, ортологичных структурам других видов (арабидопсис, рис, кукуруза), позволит понять механизмы засухо-жаростойкости пшеницы (Kulkarni et al., 2017). В.А. Драгавцев с коллегами (2017) предложили использовать в селекции засухоустойчивых сортов подходы на основе эколого-генетической теории организации количественных признаков. По этим представлениям, засухоустойчивость входит в генетико-физиологическую систему адаптивности и включает 22 компонентных признака. Ускорение селекции на засухоустойчивость предполагает идентификацию физиологических особенностей сортов, созданных в селекционных центрах, расположенных в регионах, отличающихся типами доминирующих засух и динамикой метеофакторов в онтогенезе растений. Знание конкретных физиологических, эпигенетических и биохимических компонентов засухоустойчивости в перспективе позволит не только в процессе рекомбинантной селекции получать трансгрессивные формы, но и маркировать соответствующие QTL для формирования технологии маркер-ассоциированной селекции. Для каждой агроэкологической зоны необходимо определить параметры морфотипов, комплексные основным типам засухи.

Селекция сортов с укороченной соломиной

Селекция короткостебельных сортов яровой твердой пшеницы, проведенная в бывшем СССР в 1970-е годы, не имела успеха (Вьюшков, 2004; Голик В.С., Голик О.В., 2008). Основная причина неудачи – низкая адаптивность доноров короткостебельности, что было отнесено к эффектам морфофизиологической структуры короткостебельности. В связи с этим селекционеры НИИСХ Юго-Востока пришли к выводу о бесперспективности этого направления. Устойчивость к полеганию в засушливых зонах предполагается улучшать путем увеличения прочности стебля (Васильчук, 2001). Однако выгода снижения высоты растений не ограничивается только повышением устойчивости к полеганию, низкорослые сорта отличаются высоким выходом зерна из общей биомассы и потенциалом продуктивности, что подтверждает история селекции пшеницы в XX в. во многих странах.

В России гены низкорослости используются в селекции озимой мягкой и твердой пшеницы. Значительно сложнее их применение в селекции яровой пшеницы, страдающей от засухи сильнее озимой пшеницы. Перспективными оказались создание короткостебельных аналогов российских сортов и изучение генов на материале изогенных линий (Гуркин, 1984; Вьюшков, 2004). По экспрессии на высоту растений в Поволжье изученные гены распределяются в следующем порядке: $Rht\ 14 > RhtB1b > RhtAz > RhtAhn$. Ген $Rht\ 14$ признан неперспективным из-за сильных негативных эффектов на адаптивность. Ген $RhtB1b$ снижал высоту растений на 40 %, массу 1000 зерен – на 9 %; увеличивал озерненность колоса на 17 %, общую кустистость – на 15 %, $K_{\text{хоз}}$ (выход зерна из общей надземной массы) – на 11 %. Гены $RhtAz$ и $RhtAhn$ снижали высоту растений на 17 и 12 % соответственно. Эффекты последних генов на элементы продуктивности были незначительными (Гуркин, 1984; Вьюшков, 2004).

А.А. Альдеров (2001) на Дагестанской опытной станции ВИР интрогрессировал в *T. durum* гены, контролирующие низкорослость, от диплоидного вида *T. sinskajae* (*SIS2*), от гексаплоидного вида *T. aestivum* – Tom Pouce (*Rht 3*) и от *T. dicoccum* – к-25459 (*rhtx 1*, *rhtx 2*). Использование этих генов рекомендовано на Северном Кавказе. В Самарском НИИСХ на основе аналога Харьковской 46 (ген *RhtAhn*) был получен засухоустойчивый сорт Памяти Чеховича, который передал свои свойства, в том числе ген редукции высоты растений, сортам Безенчукская 210, Безенчукская золотистая, 1368Д-18, Безенчукский подарок (Самарский НИИСХ), Шукшинка, АТП Прима (ФГБНУ ФАНЦА), Кремень (ФНЦ БСТ РАН). Ген *RhtB1b* был введен в коммерческие сорта Безенчукская 209 и Триада.

В этот же период были районированы короткостебельные иностранные сорта: Си Нилло, Си Атланта, Тессадур. Аналогичный фенотип имеют сорта Бурбон и Никола, созданные на генетическом материале из Италии. Сорта Безенчукская 209 и Триада имеют достаточный уровень засухоустойчивости и могут быть использованы при интенсивных технологиях возделывания в степных регионах России с засушливым климатом. Таким образом, целенаправленная и многолетняя работа с носителями генов редукции высоты растений позволила создать конкурентоспособные низкорослые/среднерослые сорта и перейти к формированию новых морфофизиологических типов яровой твердой пшеницы в различных регионах России.

Селекция по признакам качества зерна

В конце XIX–начале XX в. качество российской твердой пшеницы на европейском рынке было вне конкуренции (Чехович, 1924). В то время основными критериями качества зерна были: стекловидность, содержание белка, выполненность, масса зерновки и ее цвет. В 1929 г. в Саратове А.И. Марушев (1968) приступил к изучению, помимо этих признаков, хлебопекарных свойств, силы муки (клейковины), прочности, цвета макарон, разваримости, потере сухих веществ при их варке. Эти параметры легли в основу как для оценки сортов в селекционных центрах и в Госкомиссии, так и для формирования ГОСТа по классификации качества твердой пшеницы. В настоящее время классность определяется по стекловидности, натуре зерна, наличию зерен с черным зародышем, количеству и качеству клейковины (по прибору ИДК-1), числу падения.

В конце 1980-х годов Н.С. Васильчук (2001) предложил оценивать качество сортов твердой пшеницы по группам признаков: 1) определяемые на зерне (стекловидность, масса 1000 зерен, натура, цвет, зольность, число падения, содержание белка); 2) определяемые на крупке: число спексов, цвет, содержание желтых пигментов, активность окислительных ферментов; 3) реологические свойства теста – SDS седиментация, параметры, определяемые на миксографе, фаринографе, альвеографе, глютوماتике, глютанографе, электрофорез блоков глиадины и глютенина, ДНК-маркеры); 4) кулинарные свойства макаронных изделий (цвет, прочность сухих и вареных изделий, разваримость, количество сухих веществ в варочной воде).

Наиболее сложными для отбора являются содержание белка и клейковины, отрицательно коррелирующие с

урожаем, массой 1000 зерен и натурой зерна. В процессе длительной селекции эти противоречия обострились. Обнаружение в Израиле дикой крупнозерной полбы *T. dicoccoides* (FA-15-3) с высоким содержанием белка и маркирование соответствующего локуса *QGpc.ndsu-6Bb* на коротком плече хромосомы 6В в районе *Xabg387-6B-Xmwg 79-6B*, где расположены 11 маркеров (Jorra et al., 1997), позволили идентифицировать локусы высокого содержания белка *Gpc* в коллекциях диких видов, местных и селекционных сортов. В России многие сорта твердой пшеницы имеют в родословной Харьковскую 46 и ее сестринскую линию Харьковскую 51, созданные с привлечением для гибридизации образца *T. dicoccum*, либо другие сорта, предками которых являются образцы *T. dicoccum*, *T. timopheevii*, что предполагает определенную вероятность наличия у них эффективных генов *Gpc*.

Изучение 38 сортов твердой пшеницы, созданных в разных эколого-географических зонах в течение трех лет в четырех пунктах (Безенчук, Курган, Барнаул, Актюбинск), позволило определить следующие эволюционные тенденции урожайности и белковистости зерна: 1) увеличение содержания белка в зерне при сохранении интенсивности и адаптивности продукционного процесса на уровне предыдущих этапов селекции (сорт Солнечная 573); 2) значительное и стабильное улучшение урожайных свойств в процессе селекции не сопровождается значимым снижением содержания белка в зерне (сорт Безенчукская крепость); 3) значительное и стабильное улучшение урожайных свойств в процессе селекции сопровождается значимым снижением содержания белка в зерне (сорта Безенчукская нива, Безенчукская 210) (Мясникова и др., 2019).

Значительные усилия селекционеров были направлены, помимо содержания белка и клейковины, на улучшение качества клейковины. А.И. Марушев (1968) установил связь прочности и варочных свойств макарон с хлебопекарными свойствами и силой муки. Сила муки не всегда определяла хлебопекарные качества твердой пшеницы, в то же время она была более тесно связана с прочностью и варочными свойствами макарон. Также была установлена возможность сочетания хороших макаронных и хлебопекарных качеств у твердой пшеницы. В НИИСХ Юго-Востока такими сортами были Гордеиформе 432, Мелянопус 26, Саратовская 34. Впоследствии возможность создания сортов твердой пшеницы с хорошими хлебопекарными свойствами показали В.С. Голик и О.В. Голик (2008). К аналогичному выводу пришли канадские селекционеры, они обосновали целесообразность селекции сортов твердой пшеницы двойного назначения.

Большое значение для селекции сортов твердой пшеницы с высоким качеством клейковины имело открытие R. Damidaux с коллегами (1978) двух компонентов γ -глиадина, обозначенных как γ -42 и γ -45, которые оказались маркерами слабой и сильной клейковины соответственно. В настоящее время известно, что сильная клейковина генотипов γ -45 функционально обеспечивается специфической группой субъединиц глютенина с низкой молекулярной массой (LMW), обозначенных как LMW-2, тесно сцепленная с *Gli-B1^dc* (γ -45) (Pogna et al., 1988). Сначала были идентифицированы генотипы *Gli-B1^dc* (γ -45)/LMW-2

с белым колосом. Впоследствии А.М. Кудрявцев (1994) в сорте Харьковская 3 с красным зерном выделил два биотипа, γ -45 и γ -42. Генотипы твердой пшеницы LMW-2 имеют широкий диапазон прочности клейковины, но они почти всегда по хлебопекарным качествам превосходят генотипы LMW-1 (γ -глиадин 42) (Kosmolak et al., 1980). Доказательств того, что более «сильные» генотипы LMW-2 лучше по качеству макаронных изделий, чем более «слабые» генотипы LMW-1, нет (Marchylo et al., 2001). Тем не менее сильная клейковина при содержании ее в сыром виде 28.0–35.0 % имеет высокие технологические свойства при изготовлении макарон – дает плотное, вязкое тесто, хорошо поддающееся формовке, упругое, немнущееся, нелипкое при экструзии макаронных изделий (Марушев, 1968; Савицкая и др., 1980).

В настоящее время установлено, что качество клейковины твердой пшеницы определяется в основном пятью локусами, два из них, *Glu-A1* и *Glu-B1*, контролируют синтез высокомолекулярных глютенинов (HMW-GS), три, *Glu-A3*, *Glu-B2*, *Glu-B3*, – низкомолекулярных глютенинов (LMW-GS). В локусе *Glu-B1* положительный эффект на качество клейковины (по SDS-тесту) установлен для аллелей: *b* (7+8), *d* (6+8), *z* (7+15), *ch* (7+12), в локусе *Glu-B3* – для аллеля *a* (2+4+15+19), в локусе *Glu-A3* – для аллелей *a* (6), *c* (6+10), *d* (6+11), *e* (11). Сочетание различных аллелей в локусах образует более 40 гаплотипов (Ronchallo et al., 2021). Очевидно, что изучение новых сортовых коллекций позволит идентифицировать новые аллели и определить их влияние на качество клейковины. В России изучен полиморфизм глиадинкодирующих локусов на материале коллекций исторических и современных сортов. У 46.0 % сортов, включенных в Госреестр России на 2014 г., обнаружен блок *Gli-B1^dc* (γ -45)/LMW-2, что предполагает большую эффективность селекции высококачественных сортов.

Если судить по генеалогии допущенных к использованию в России на 2022 г. сортов, можно предположить, что количество сортов с высоким качеством клейковины (возможно, имеющих LMW-2) увеличилось. Отбор по качеству клейковины с конца 1980-х годов ведется по параметрам ИДК (индекс деформации клейковины), SDS седиментации, миксографа, фаринографа. В НИИСХ Юго-Востока усовершенствовали оценку сортов по SDS седиментации (микроседиментация), предложили расширить 8-балльную шкалу миксограммы сначала до 9-балльной (Васильчук, 2001) и затем до 10-балльной шкалы (Гапонов и др., 2020), что было связано с необходимостью отбора высококачественных сортов, которые в местных условиях формируют сверхпрочную клейковину, не укладывающуюся в параметры 8-балльной шкалы. Оценка качества клейковины проводится дополнительно на приборах глотоматик и глотограф (Гапонов и др., 2020). Самарским НИИСХ и ООО «Агролига Центр Селекции Растений» с применением биохимического маркера *Glu-B1*(7+8) и молекулярных маркеров микросателлитной группы *SSR* – *Single Sequence Repeat* (*Barc148*) и *SNP* – *Single Nucleotide Polymorphism* (*BM140362*), сцепленных с генами высокомолекулярных глютенинов на хромосоме 1A, были созданы два сорта, Таганрог и Алазар (Шевченко и др., 2019).

В перспективе предполагается на основе обширных исследований по фенотипированию и генотипированию качества клейковины коллекций и коммерческих сортов твердой пшеницы, адаптированных к условиям среды в различных агроэкологических зонах России, широкое применение по этим признакам технологии маркер-ассоциированной селекции.

Значительный прогресс в селекции достигнут по содержанию желтых пигментов в зерне. Этот признак является количественным и находится под контролем генов с сильными аддитивными эффектами. Соответствующие QTL распределены по всем хромосомам генома твердой пшеницы. Вариация признака на 60 % определяется двумя QTL, расположенными на хромосомах 7AL и 7BL (Elouafi et al., 2001; N'Diaye et al., 2017). Первые селекционные сорта (созданные в 1920–1940-е гг.), Гордеиформе 432, Мелянопус 69, Гордеиформе 189, Гордеиформе 675, Мелянопус 26, накапливают в зерне 3.6–5.0 ppm желтых пигментов. Этот же уровень или несколько выше имели сорта 1960–1980 гг. Харьковская 46, Безенчукская 105, Безенчукская 139. Сорта Светлана (1987 г.) и Саратовская золотистая (1993 г.) накапливали в зерне 6–6.5 и 7–7.5 ppm соответственно, что превосходит уровень первого сорта научной селекции, Гордеиформе 432, на 25–55 %.

Среди сортов, районированных с 2016 г., заметно выделяются Безенчукская золотистая (8.5–9.0 ppm), Безенчукская крепость и Тамара (7.5–8.5 ppm). Концентрация желтых пигментов в зерне этих сортов превышает показатель Гордеиформе 432 на 65–85 %. Все генотипы иностранного происхождения по величине признака при изучении в селекционных центрах России уступали этим сортам. Кроме значительного содержания желтых пигментов в зерне, в среднем по ряду экспериментов в различных средах сорта Безенчукская золотистая, Безенчукская крепость, Безенчукская 210 и Саратовская золотистая отличались оптимальной реакцией адаптивности, стабильности и отзывчивости на среду процессов накопления пигментов. Эти генотипы наиболее целесообразно использовать для формирования популяций и создания рекомбинантных инбредных линий с последующим картированием соответствующих QTL и создания технологии маркер-ассоциированной селекции по этому признаку (Мальчиков, Мясникова, 2020).

Таким образом, большинство современных сортов яровой твердой пшеницы превосходят сорта первых этапов селекции по содержанию желтых пигментов в зерне, реологическим свойствам теста и кулинарным качествам макаронных изделий, прежде всего по цвету и прочности вареных макарон.

Заключение

История выращивания твердой пшеницы на территории России и бывшего СССР охватывает много веков и связана с распространением земледелия в степных районах Кубани, Поволжья, Сибири и Казахстана. В настоящее время в России засевают ежегодно около 0.8 млн га, что значительно меньше, чем в период плановой экономики. Научная селекция твердой пшеницы ведется с 1909 г. Результаты изучения увеличения урожайности в процессе

селекции в зависимости от периода и региона составляют 0.26–1.0 % в год, вполне сравнимы с аналогичными результатами в других странах, имеющих длительную историю селекции твердой пшеницы. Генетическое ядро современных сортов сформировалось на основе местных сортов твердой пшеницы, их гибридизации с *T. aestivum* L. и *T. dicoccum* Shuebl. Положительный эффект имело привлечение исходного материала из других стран, которое увеличилось в последнее время.

Несмотря на большое количество лабораторий, ведущих селекцию твердой пшеницы в России, и разнообразный исходный материал, имеют место снижение разнообразия по аллелям глиадинкодирующих локусов и эрозия оригинальных российских предков у современных сортов. Значительные достижения были в селекции на устойчивость к пыльной головне (в настоящее время 40 % коммерческих сортов устойчивы) и наиболее вредоносным патогенам, вызывающим пятнистости листьев в Евразии (*Stagonospora nodorum* Berk., *Septoria tritici* (Roeb. et Desm.), *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, *P. tritici-repentis*, *Fusarium* sp.). Для регионов с повышенным уровнем годовых осадков наряду с полевой устойчивостью рекомендованы иммунные к бурой ржавчине (*Puccinia triticina*) сорта (тип иммунности 0-1), созданные в России и Казахстане. По данным Госкомиссии по испытанию и охране селекционных достижений, 14 из 63 сортов, включенных в Госреестр России, на естественном инфекционном фоне показали устойчивость к *P. graminis* f. sp. *tritici* от средней до высокой.

Эффективно ведется селекция сортов, устойчивых к *B. graminis* (DC.) f. sp. *tritici* Em. Marchal., – 30 % сортов проявляют высокую устойчивость к этому патогену и патогенам, вызывающим почернение зародыша и эндосперма. Сортная популяция твердой пшеницы в России имеет достаточную концентрацию доминантных (H_1 – H_{24}) и рецессивных генов, определяющих устойчивость к гессенской мухе. Большинство российских сортов твердой пшеницы имеют относительную устойчивость к шведской мухе – повреждение редко достигает 11–15 %.

Селекция на засухоустойчивость носит региональный характер, т.е. засухоустойчивые биотипы формируются в зависимости от количества осадков, величины температуры и их динамики в регионах. Созданы сорта с генами редукции высоты растений – *Rht Ahn* (Безенчукская золотистая, Безенчукская 210, Безенчукский подарок, Шукшинка, АТП Прима) и *Rht1b* (Безенчукская 209 и Триада), адаптированные к степным засушливым зонам.

Улучшение качества зерна, помимо физических свойств, ведется по содержанию белка, желтым пигментам и качеству клейковины. Сложные для одновременной селекции признаки «содержание белка (клейковины)» и «урожайность» в процессе селекции эволюционировали в следующей степени сопряженности: 1) увеличение концентрации белка при сохранении урожайности; 2) снижение концентрации белка при значительном увеличении урожайности; 3) увеличение урожайности при сохранении концентрации белка. Концентрация желтых пигментов в зерне современных сортов превышает показатель первого селекционного сорта Гордеиформе 432 на 65–85 %. Значительное улучшение качества клейковины в процессе селекции произо-

шло по параметрам: ИДК, SDS седиментации, параметрам миксографа, фаринографа, индекса глютена. По результатам электрофореза глиадиновой фракции запасных белков выявлено наличие у 50 % коммерческих сортов низкомолекулярного компонента глютенина второго типа (LMW-2), функционально связанного с формированием высококачественной клейковины.

В ближайшей и среднесрочной перспективе классические селекционные подходы по-прежнему будут играть важную роль в улучшении твердой пшеницы. Достижения в области секвенирования ДНК и других технологий, таких как биоинформатика, статистика и другие научные области, могут помочь селекционерам повысить эффективность и скорость селекционного процесса. Использование новых технологий молекулярной биологии имеет большое значение, но их применение необходимо сочетать с надежными и обширными испытаниями в реальных полевых условиях.

Список литературы / References

- Альдеров А.А. Генетика короткостебельных тетраплоидных пшениц. СПб.: ВИР, 2001.
- [Aldero A.A. Genetics of Short-stem Tetraploid Wheats. St. Petersburg: VIR Publ., 2001. (in Russian)]
- Барышева Н.В., Розова М.А., Зиборов А.И., Хлебцова Л.П., Крайнов А.П. Устойчивость генотипов твердой пшеницы к черному зародышу. *Acta Biologica Sibirica*. 2016;2(4):45-51.
- [Barysheva N.V., Rozova M.A., Ziborov A.I., Khlebtsova L.P., Krainov A.P. Durum wheat resistance to black point. *Acta Biologica Sibirica*. 2016;2(4):45-51. (in Russian)]
- Бесалиев И.Н., Крючков А.Г. К оценке экологической пластичности сортов яровой твердой пшеницы в связи с приемами основной обработки. *Бюлл. Оренб. науч. центра УрО РАН*. 2014;4:3.
- [Besaliev I.N., Kryuchkov A.G. To the assessment of ecological plasticity spring durum wheat cultivars in hosting bases tillage. *Byulleten' Orenburgskogo Nauchnogo Centra UrO RAN = Bulletin of the Orenburg Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2014;4:3. (in Russian)]
- Благонадеждина О.А. Результаты работы по селекции яровой твердой пшеницы в условиях сухого земледелия. В: Сборник НИР Куйбышевской (Безенчукской) с.-х. опытной станции. Куйбышев, 1968;24-30.
- [Blagonadezhkina O.A. The results of spring durum wheat breeding under the conditions of dry farming. In: Collection of Research Works of the Kuybyshev (Bezenchuk) Agricultural Station. Kuybyshev, 1968;24-30. (in Russian)]
- Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984.
- [Borovich S. Principles and Methods of Plant Breeding. Moscow: Kolos Publ., 1984. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. Т. 2. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935;3-214.
- [Vavilov N.I. Scientific Foundations of Wheat Breeding. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1935;3-214. (in Russian)]
- Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов: Новая газета, 2001.
- [Vasil'chuk N.S. Spring Durum Wheat Breeding. Saratov: Novaya Gazeta Publ., 2001. (in Russian)]
- Вьюшков А.А. Селекция яровой пшеницы в Среднем Поволжье. Самара: ООО «СамЛЮКС», 2004.
- [Vyushkov A.A. Spring Wheat Breeding in the Middle Volga Region. Samara: SamLUX Publ., 2004. (in Russian)]
- Гапонов С.Н., Шутарева Г.И., Попова В.М., Цетва Н.М., Паршикова Т.М. Результаты селекции яровой твердой пшеницы для за-

- сушливого Поволжья. *Аграр. вестн. Юго-Востока*. 2017;1(16): 16-17.
- [Gaponov S.N., Shutareva G.I., Popova V.M., Tsetva N.M., Parshikova T.M. Breeding results of spring durum wheat for the arid Volga region. *Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agrarian Reporter of South East*. 2017;1(16):16-17. (in Russian)]
- Гапонов С.Н., Шутарева Г.И., Цетва Н.М., Цетва И.С., Милованов И.В. Усовершенствование метода реологической оценки качества зерна в селекции яровой твердой пшеницы. *Зерновое хозяйство России*. 2020;1(67):49-53. DOI 10.31367/2079-8725-2020-67-1-49-53.
- [Gaponov S.N., Shutareva G.I., Tsetva N.M., Tsetva I.S., Milovanov I.V. Improvement of the method of rheological assessment of grain quality in the spring wheat breeding. *Zernovoye Khozyaystvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2020;1(67):49-53. DOI 10.31367/2079-8725-2020-67-1-49-53. (in Russian)]
- Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982.
- [Genkel P.A. Physiology of Heat and Drought Tolerance in Plants. Moscow: Nauka Publ., 1982. (in Russian)]
- Германцев Л.А., Ильина Т.Ф. Селекция яровой твердой пшеницы на Краснокутской станции 1909–2018 гг. *Аграр. вестн. Юго-Востока*. 2019;1:4-9.
- [Germantsev L.A., Ilyina T.F. Breeding spring durum in Krasnokutskoy Station, 1909–2018. *Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agrarian Reporter of South-East*. 2019;1:4-9. (in Russian)]
- Голик В.С., Голик О.В. Селекция *Triticum durum* Desf. Харьков: Магда ЛТД, 2008.
- [Golik V.S., Golik O.V. The Breeding of *Triticum durum* Desf. Khar'kov: Magda LTD Publ., 2008. (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012.
- [Goncharov N.P. Comparative Genetics of Wheats and their Related Species. Novosibirsk: Acad. Publ. House "Geo", 2012. (in Russian)]
- Государственные реестры селекционных достижений, допущенных к использованию. Сорта растений. Министерство сельского хозяйства России, 1993–2022.
- [State Registers of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Plant Varieties. Ministry of Agriculture of Russia, 1993–2022. (in Russian)]
- Грошев С.В. Твердая пшеница ждет твердого решения. *Крестьянин*. 2020;50:10-11.
- [Groshev S.V. Hard wheat is waiting for a firm decision. *Krest'yatin = The Farmer*. 2020;50:10-11. (in Russian)]
- Гуркин Н.А. Действие гена низкорослости на яровую твердую пшеницу. В: Физиологические и генетические основы селекции. Саратов, 1984;137-143.
- [Gurkin N.A. The effect of the short stature gene on spring durum wheat. In: *Physiological and Genetic Fundamentals of Breeding*. Saratov, 1984;137-143. (in Russian)]
- Долгалев М.П., Тихонов М.П. Адаптивная селекция яровой пшеницы в Оренбургском Приуралье. Оренбург: ИПК ГОУ ОГУ, 2005.
- [Dolgalev M.P., Tikhonov M.P. Adaptive Breeding of Spring Wheat in the Orenburg Cis-Ural Region. Orenburg, 2005. (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А. Пшеницы мира. Л.: Агропромиздат, 1987.
- [Dorofeev V.F., Udachin R.A., Semenova L.V., Novikova M.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezko A.F., Filatenko A.A. *Wheats of the World*. Leningrad: Agropromizdat Publ., 1987. (in Russian)]
- Драгавцев В.А., Михайленко И.М., Проскуряков М.А. Неканонический подход к решению задачи наследственного повышения засухоустойчивости у растений (на примере хлебных злаков). *С.-х. биология*. 2017;52(3):487-500. DOI 10.15389/agrobiology.2017.3.487rus.
- [Dragavtsev V.A., Mikhailenko I.M., Proskuryakov M.A. On how we can non-canonically increase hereditary drought resistance in plants (by an example of cereals). *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2017;52(3):487-500. DOI 10.15389/agrobiology.2017.3.487rus. (in Russian)]
- Евдокимов М.Г., Юсов В.С., Моргунов А.И., Зеленский Ю.И. Засухоустойчивый генотип твердой яровой пшеницы, идентифицированный в многолетних испытаниях питомников казахстанско-сибирской селекции пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(5):515-522. DOI 10.18699/VJ17.23-o.
- [Evdokimov M.G., Yusov V.S., Morgunov A.I., Zelensky Yu.I. Drought tolerance gene pool in developing adaptive varieties of durum wheat identified in study nurseries under the Kazakhstan-Siberian program. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(5):515-522. DOI 10.18699/VJ17.23-o. (in Russian)]
- Евдокимов М.Г., Белан И.А., Юсов В.С., Ковтуненко А.Н., Россева Л.П. Адаптивный потенциал сортов пшеницы (озимой, яровой мягкой, яровой твердой) селекции Омского аграрного научного центра. *Достижения науки и техники АПК*. 2020;34(10):9-15. DOI 10.24411/0235-2451-2020-11001.
- [Evdokimov M.G., Belan I.A., Yusov V.S., Kovtunenkov A.N., Rosseeva L.P. Adaptive potential of wheat varieties (winter, common and durum spring wheat) selected in the Omsk Agricultural Scientific Centre. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology in Agro-Industrial Complex*. 2020;34(10):9-15. DOI 10.24411/0235-2451-2020-11001. (in Russian)]
- Евдокимов М.Г., Юсов В.С., Пахотина И.В. Основные тенденции урожайности и качества зерна твердой пшеницы в условиях южной лесостепи Западной Сибири. *Вестник КрасГАУ*. 2021;169(4):33-41. DOI 10.36718/1819-4036-2021-4-33-41.
- [Evdokimov M.G., Yusov V.S., Pakhotina I.V. The main trends in yield and quality of grain of durum spring wheat in the southern forest steppe of Western Siberia. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of KSAU*. 2021;169(4):33-41. DOI 10.36718/1819-4036-2021-4-33-41. (in Russian)]
- Евдокимов М.Г., Юсов В.С., Кирьякова М.Н., Мешкова Л.В., Пахотина И.В., Глушаков Д.А. Перспективные генетические источники для селекции яровой твердой пшеницы в Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(7):609-621. DOI 10.118699/VJGB-22-75.
- [Evdokimov M.G., Yusov V.S., Kiryakova M.N., Meshkova L.V., Pakhotina I.V., Glushakov D.A. Promising genetic sources for the creation of varieties of durum spring wheat in Western Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):609-621. DOI 10.118699/VJGB-22-75. (in Russian)]
- Кадушкина В.П., Грабовец А.И., Коваленко С.А. Результаты использования химического мутагенеза при селекции яровой твердой пшеницы. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;2:82-84.
- [Kadushkina V.P., Grabovets A.I., Kovalenko S.A. Results of chemical mutagenesis in breeding of spring durum wheat. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology in Agro-industrial Complex*. 2016;2:82-84. (in Russian)]
- Каталоги районированных сортов в СССР и России. М.: Колос, 1954–1992.
- [Catalogs of Released Varieties in the USSR and Russia. Moscow: Kolos Publ., 1954–1992. (in Russian)]
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине. *С.-х. биология*. 1990;1:65-71.
- [Kozlovskaya V.F., Grigoryeva L.P., Shatilova N.V. Using interspecific hybridization for the development of new donors of stem rust resistance in wheat. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1990;1:65-71. (in Russian)]
- Койшибаев М. Болезни пшеницы. ФАО. Анкара, 2018.
- [Koishibaev M. Diseases of Wheat. FAO. Ankara, 2018. (in Russian)]

- Константинов П.Н. К борьбе с засухами в Поволжье. Покровск: Унзере Виртшафт, 1923.
[Konstantinov P.N. To Combat Droughts in the Volga Region. Pskovsk: Unsere Wirtschaft Publ., 1923. (in Russian)]
- Крупнов В.А. Стратегия и технология селекции пшеницы на расоспецифическую устойчивость к листовой ржавчине в Поволжье. *Аграр. вестник Юго-Востока*. 2016;14-15(1-2):22-26.
[Krupnov V.A. Strategy and technology of wheat breeding for race-specific leaf rust resistance in the Volga region. *Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agrarian Reporter of South-East*. 2016;14-15(1-2):22-26. (in Russian)]
- Крючков А.Г. Основные принципы и методология агроэкологического районирования зерновых культур в степи Южного Урала. М.: Колос, 2006.
[Kryuchkov A.G. Basic Principles and Methodology of Agroecological Zoning of Grain Crops in the Steppe of the Southern Urals. Moscow: Kolos Publ., 2006. (in Russian)]
- Кудрявцев А.М. Генетика глинаина яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). *Генетика*. 1994;30(1):77-84.
[Kudryavtsev A.M. Genetics of gliadin in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Genetika = Genetics*. 1994;30(1):77-84. (in Russian)]
- Кудрявцев А.М., Дедова Л.В., Мельник В.А., Шишкина А.А., Упельник В.П., Новосельская-Драгович А.Ю. Генетическое разнообразие современных российских сортов яровой и озимой твердой пшеницы по глиадинкодирующим локусам. *Генетика*. 2014;50(5):554-559. DOI 10.7868/S0016675814050099.
[Kudryavtsev A.M., Dedova L.V., Melnik V.A., Shishkina A.A., Upelnik V.P., Novoselskaya-Dragovich A.Y. Genetic diversity of modern Russian durum wheat cultivars at the gliadin-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2014;50(5):483-488. DOI 10.1134/S1022795414050093.]
- Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Колос, 1985.
[Kumakov V.A. Physiological Grounds of Models of Wheat Varieties. Moscow: Kolos Publ., 1985. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Наследование выполненности соломины у *Triticum durum* Desf. *Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. Спец. выпуск: Развитие научного наследия академika Н.М. Тулайкова*. 2008;133-141.
[Malchikov P.N., Myasnikova M.G. Inheritance of straw solidness in *Triticum durum* Desf. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Centra RAN. Spets. Vypusk: Razvitiye Nauchnogo Naslediya Akademika N.M. Tulaykova = Proceedings of the Samara Scientific Center of the RAS. Special Issue: Development of the Scientific Heritage of Academician N.M. Tulaykov*. 2008;133-141. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Формирование ассоциаций генов, контролируемых общих гомеостаз и элементы продуктивности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(3):323-332. DOI 10.18699/VJ15.042.
[Malchikov P.N., Myasnikova M.G. Formation of gene associations that code for general homeostasis and performance components of durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(3):323-332. DOI 10.18699/VJ15.042. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Содержание желтых пигментов в зерне твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): биосинтез, генетический контроль, маркерная селекция. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(5):501-511. DOI 10.18699/VJ20.642.
[Malchikov P.N., Myasnikova M.G. The content of yellow pigments in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) grains: biosynthesis, genetic control, marker selection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(5):501-511. DOI 10.18699/VJ20.642. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г., Леонова И.Н., Салина Е.А. Интрогрессия устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* DC. f. *tritici*) от *Triticum timopheevii* Zhuk. и *Triticum dicoccum* Shuebl. в геном *Triticum durum* Desf. *Зерновое хозяйство России*. 2015;2:63-67.
[Malchikov P.N., Myasnikova M.G., Leonova I.N., Salina E.A. Introgression of stability to powdery mildew (*Blumeria graminis* DC. f. *tritici*) from *Triticum timopheevii* Zhuk. and *Triticum dicoccum* Shuebl. in genome *Triticum durum* Desf. *Zernovoye Khozyaystvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2015;2:63-67. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Чахеева Т.В., Мясникова М.Г. Исходный материал яровой твердой пшеницы для селекции сортов, устойчивых к патогенам, вызывающим почернение зародыша зерна. *Рос. с.-х. наука*. 2022;5:13-18. DOI 10.31857/S2500262722050039.
[Malchikov P.N., Chakheeva T.V., Myasnikova M.G. Source material of spring durum wheat for breeding varieties resistant to pathogens that cause blackening of the grain germ. *Russian Agricultural Sciences*. 2022;48(6):446-453. DOI 10.3103/S106836742206009X]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский А.В. Анализ генетического разнообразия сортов яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), районированных на территории России в 1929–2004 гг. *Генетика*. 2005;41(10):1358-1368.
[Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhalskiy A.V. Analysis of the genetic diversity of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars released in Russia in 1929–2004. *Russ. J. Genet.* 2005;41(10):1113-1122. DOI 10.1007/s11177-005-0208-4.]
- Марушев А.И. Качество зерна пшениц Поволжья. Саратов, 1968.
[Marushev A.I. Grain Quality in Volga Wheats. Saratov Publ., 1968. (in Russian)]
- Митрофанова О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):10-20.
[Mitrofanova O.P. Wheat genetic resources in Russia: current status and pre-breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):10-20. (in Russian)]
- Мясникова М.Г., Мальчиков П.Н., Шаболкина Е.Н., Сидоренко В.С., Тугарева Ф.В., Розова М.А., Чахеева Т.В., Цыганков В.И. Изменение содержания белка в зерне пшеницы твердой яровой в процессе селекции высокоурожайных сортов. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2019;4(32):112-119. DOI 10.24411/2309-348X-2019-11141.
[Myasnikova M.G., Malchikov P.N., Shabolkina E.N., Sidorenko V.S., Tugareva F.V., Rozova M.A., Chakheeva T.V., Tsyganov V.I. Changes of protein content in spring durum wheat grain during the breeding of high-yield varieties. *Zernobobovyye i Krupyanyye Kul'tury = Legumes and Groat Crops*. 2018;4(32):112-119. DOI 10.24411/2309-348X-2019-11141. (in Russian)]
- Розова М.А., Зиборов А.И., Егизарян Е.Е. Экологические, генетические и эволюционные аспекты варьирования урожайности и ее структурных элементов у сортообразов яровой твердой пшеницы в условиях приобской лесостепи Алтайского края. *Вестн. Алт. гос. агр. ун-та*. 2017;157(11):5-13.
[Rozova M.A., Ziborov A.I., Yegizaryan E.E. Ecologic, genetic and evolutionary aspects of variation of yield and its components in spring durum wheat genotypes under the conditions of the Altai region's the Ob river forest-steppe. *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Altai State Agrarian University*. 2017;157(11):5-13. (in Russian)]
- Рсалиев А.С., Гульязева Е.И., Мальчиков П.Н., Шайдаюк Е.Л., Коваленко Н.М., Яковлева Д.Р., Байгутов М.Ж. Устойчивость перспективных образцов яровой твердой пшеницы к листовым болезням. *Вестник зацеты растений*. 2020;103(2):105-112. DOI 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13334.
[Rsaliyev A.S., Gulyaeva E.I., Malchikov P.N., Shaydayuk E.L., Kovalenko N.M., Yakovleva D.R., Baigutov M.Zh. Resistance of perspective spring durum wheat accessions to foliar diseases. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2020;103(2):105-112. DOI 10.31993/2308-6459-2020-103-2-13334. (in Russian)]
- Савицкая В.А., Синицын С.С., Широков А.И. Твердая пшеница в Сибири. М.: Колос, 1980.

- [Savitskaya V.A., Sinitsyn S.S., Shirokov A.I. Durum Wheat in Siberia. Moscow: Kolos Publ., 1980. (in Russian)]
- Смирнова О.Г., Пшеничникова Т.А. Взаимосвязь между генетическим статусом локуса *Vrn-1* и размерами корневой системы у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(8):805-811. DOI 10.18699/VJ21.093. [Smirnova O.G., Pshenichnikova T.A. The relationship between the genetic status of the *Vrn-1* locus and the size of the root system in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8): 805-811. DOI 10.18699/VJ21.093. (in Russian)]
- Соратники Николая Ивановича Вавилова: Исследователи генетических ресурсов растений. Редкол.: В.А. Драгавцев (отв. ред.) и др. СПб.: ВИР, 1994. [Dragavtsev V.A. (Ed.) Companion of Nikolai Ivanovich Vavilov. Plant Gene Pool Researchers. St. Petersburg: VIR Publ., 1994. (in Russian)]
- Таланов В.В. Сорты яровой пшеницы по данным сети государственного сортоиспытания НКЗ РСФСР за 1924 и 1925 гг. Л., 1926. [Talanov V.V. The Best Varieties of Spring Wheats According to the State Variety Testing Network of the People's Commissariat of Agriculture of the RSFSR in 1924 and 1925. Leningrad, 1926. (in Russian)]
- Фиссюра Н.И., Бессемельцев В.И., Терехов В.И., Афонин С.П. Зависимость инкубационного периода мучнистой росы пшеницы от метеорологических факторов. *С.-х. биология*. 1987;8:50-53. [Fissyura N.I., Bessemeltsev V.I., Terekhov V.I., Afonin S.P. Dependence of the incubation period of wheat powdery mildew on weather factors. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya* = *Agricultural Biology*. 1987;8:50-53. (in Russian)]
- Хлебова Л.П., Барышева Н.В. Генетический контроль устойчивости к стеблевой ржавчине у интрогрессивных линий твердой пшеницы, производимой *Triticum timopheevii* Zhuk. *Биол. вестн. Мелитопол. гос. пед. ун-та им. Богдана Хмельницкого*. 2016; 6(3):121-131. DOI 10.15421/201678. [Khlebova L.P., Barysheva N.V. Genetic control of resistance to stem rust in durum wheat introgressive lines derived from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Biologicheskii Vestnik Melitopol'skogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta im. Bogdana Khmel'niitskogo* = *Biological Bulletin of Bogdan Khmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University*. 2016;6(3):121-131. DOI 10.15421/201678. (in Russian)]
- Чехович К.Ю. Селекционный отдел Безенчукской опытной станции. В: Селекция и семеноводство в СССР. М., 1924;86-96. [Chekhovich K.Yu. The breeding department of the Bezenchuk Experimental Station. In: Breeding and Seed Production in the USSR. Moscow, 1924;86-96. (in Russian)]
- Шевченко С.Н., Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г., Натолы В., Чахеева Т.В. Ускоренное создание с помощью методов геномной селекции высококачественных аналогов, адаптированных к условиям Среднего Поволжья. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(12):38-42. DOI 10.24411/0235-2451-2019-11207. [Shevchenko S.N., Malchikov P.N., Myasnikova M.G., Natoli V., Chakheeva T.V. Accelerated development of high-quality analogues of durum wheat genotypes adapted to the Middle Volga conditions using genomic selection methods. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK* = *Achievements of Science and Technology in Agro-industrial Complex*. 2019;33(12):38-42. DOI 10.24411/0235-2451-2019-11207. (in Russian)]
- Шестакова А.П., Вьюшков А.А. Изучение исходного материала яровой пшеницы по устойчивости к пыльной головне и его селекционное использование. В: Наука и эффективность сельскохозяйственного производства. Куйбышев, 1975;89-99. [Shestakova A.P., Vyushkov A.A. Study of spring wheat source material for resistance to loose smut and its breeding use. In: Science and Efficiency of Agricultural Production. Kuybyshev, 1975;89-99. (in Russian)]
- Шехурдин А.П. Селекция и семеноводство яровой пшеницы на Юго-Востоке. М.: Колос, 1961. [Shekhurdin A.P. Breeding and Seed Production of Spring Wheat in the Southeast Region. Moscow: Kolos Publ., 1961. (in Russian)]
- Chu C.G., Friesen T.L., Faris J.D., Xu S.S. Evaluation of seedling resistance to tan spot and *Stagonospora nodorum* blotch in tetraploid wheat. *Crop Sci*. 2008;48(3):1107-1116. DOI 10.2135/cropsci2007.09.05.16.
- Conner R.L. Influence of irrigation timing on black point incidence in soft white spring wheat. *Can. J. Plant Pathol*. 1987;9(4):301-306. DOI 10.1080/07060668709501861.
- Damidaux R., Autran J.C., Grinac P., Feillet P. Mise en evidence de relation application en selection entre electrophoregramme des gliadines et les proprietes viscoelastiques du gluten du *Triticum durum* Desf. *C. R. Acad. Sci. Series D*. 1978;287:701-704.
- Elouafi I., Nachit M.M., Martin L.M. Identification of a microsatellite on chromosome 7B showing a strong linkage with yellow pigment in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Hereditas*. 2001; 135(2-3):255-261. DOI 10.1111/j.1601-5223.2001.t01-1-00255.x.
- Eurostat. Agriculture and Agri-Food Canada. Area, Yield, and Production of Canadian Principal Field Crops Report. 2019. Available online: <https://agriculture.canada.ca/en/sector/crops/reports-statistics>.
- Gulyaeva E., Yusov V., Rosova M., Malchikov P., Shaydayuk E., Wanyera R., Morgunov A., Yskakova G., Rsaliev A. Evaluation of resistance of spring durum wheat germplasm from Russia and Kazakhstan to fungal foliar pathogens. *Cereal Res. Commun*. 2020;48(1): 71-79. DOI 10.1007/s42976-019-00009-9.
- Hovmøller M.S. GRRC report: Samples of stem rust infected wheat from Russia. 2017. Available online: https://agro.au.dk/fileadmin/Country_report_Russia_-_August2017.pdf.
- Joppa L.R., Du C., Hart G.E., Harland G.A. Mapping gene(s) for grain protein in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) using a population of recombinant inbred chromosome lines. *Crop Sci*. 1997; 37(5):1586-1589. DOI 10.2135/CROPSCI1997.0011183X003700050030X.
- Körnische F.K. Systematische Übersicht der Cerealien und Monocarpischen Leguminosen. Popelsdorf, 1873.
- Kosmolak F.G., Dexter J.E., Matsuo R.R., Lessle D., Marchylo B.A. A relationship between durum wheat quality and gliadin electrophoregrams. *Can. J. Plant Sci*. 1980;60(2):427-432. DOI 10.4141/CJPS80-064.
- Kulkarni M., Soolanayakanahally R., Ogawa S., Uga Y., Selvaraj M.G., Kagale S. Drought response in wheat: Key genes and regulatory mechanisms controlling root system architecture and transpiration efficiency. *Front. Chem*. 2017;5:106. DOI 10.3389/fchem.2017.00106.
- Lamari L., Bernier C.C. Toxin of *Pyrenophora tritici-repentis*: host-specificity, significance in disease, and inheritance of host reaction. *Phytopathology*. 1989;79:740-744. DOI 10.1094/Phyto-79-740.
- Marchylo B.A., Dexter J.E., Clarke F.N., Clarke J.M., Preston K.R. Relationships among bread-making quality, gluten strength, physical dough properties, and pasta cooking quality for some Canadian durum wheat genotypes. *Can. J. Plant Sci*. 2001;81(4):611-620. DOI 10.4141/P00-13.
- Martínez F., Sillero J.C., Rubiales D. Resistance to leaf rust in cultivars of bread wheat and durum wheat grown in Spain. *Plant Breed*. 2007;126(1):13-18. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01287.x.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubkovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium, 8-13 September 2013; Yokohama, Japan. Springer Open, 2013.
- N'Diaye A., Haile J.K., Cory A.T., Clarke F.R., Clarke J.M., Knox R.E., Pozniak C.J. Single marker and haplotype-based association analysis of semolina and pasta colour in elite durum wheat breeding lines using a high-density consensus map. *PLoS One*. 2017;12(1): e0170941. DOI 10.1371/journal.pone.0170941.
- Ordóñez M.E., Kolmer J.A. Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. *Phytopathology*. 2007;97:344-351.

- Percival J. The Wheat Plant. A Monograph. London, 1921.
- Pogna N., Lafiandra D., Feillet P., Autran J.C. Evidence for a direct causal effect of low molecular weight subunits of glutenins on gluten viscoelasticity in durum wheat. *J. Cereal Sci.* 1988;7(3):211-214. DOI 10.1016/S0733-5210(88)80001-8.
- Reynolds M.P., Pask A.J.D., Mullan D.M. (Eds.). *Physiological Breeding I: Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation*. Mexico, D.F.: CIMMYT, 2012.
- Ronchallo P.F., Guzman C., Larsen A.O., Achilli A.L., Dreisigsker S., Molfese E., Astiz V., Echenique V. Allelic variation at gluten loci (*Glu-1*, *Glu-2*, and *Glu-3*) in worldwide durum wheat collection and its effect quality attributes. *Foodes.* 2021;10(11):2845. DOI 10.3390/foods10112845.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Y., Olivera P., Morgounov A.I. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. *Euphytica.* 2016;212(2): 287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.
- Singh P.K., Mergoum M., Ali S., Adhikari T.B., Elias E.M., Hughes G.R. Identification of new sources of resistance to tan spot, *Stagonospora nodorum* blotch, and *Septoria tritici* blotch of wheat. *Crop Sci.* 2006;46(5):2047-2053. DOI 10.2135/cropsci2005.12.0469.
- Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y., Lagudah E.S., Ayliffe M.A., Bhavani S., Rouse M.N., Pretorius Z.A., Szabo L.J., Huerta-Espino J., Basnet B.R., Lan C., Hovmøller M.S. Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: continued threat to food security and prospects of genetic control. *Phytopathology.* 2015;105(7):872-884. DOI 10.1094/PHYTO-01-15-0030-FI.
- Tajibayev D., Yusov V.S., Chudinov V.A., Malchikov P.N., Rozova M.A., Shamanin V.P., Shtpelev S.S., Sharma R., Tsygankov V.I., Morgunov A.I. Genotype by environment interactions for spring durum wheat in Kazakhstan and Russia. *Ecol. Genet. Genom.* 2021; 21:100099. DOI 10.1016/j.egg. 2021.100099.
- Vavilov N.I. *The New Systematics of Cultivated Plants*. Oxford: The Clarendon Press, 1940.
- Vedder C. *Dier Trennung von Kornproteinen mit Hilfe der Elektrophorese als Hilfsmittel bei Elternwahl und Selektion in der Selbstfruchterzuchtung am Beispiel des Winterweizens: Inaugural-Diss.* Bonn, 1992.
- Xu S.S., Friesen T.L., Mujeeb-Kazi A. Seedling resistance to tan spot and *Stagonospora nodorum* blotch in synthetic hexaploid wheats. *Crop Sci.* 2004;44(6):2238-2245. DOI 10.2135/cropsci2004.2238.

ORCID ID

P.N. Malchikov orcid.org/0000-0002-2141-6836
M.G. Myasnikova orcid.org/0000-0002-7224-0308

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-16-00041 (<https://rscf.ru/project/23-16-00041/>).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 20.05.2023. После доработки 09.07.2023. Принята к публикации 11.07.2023.