

УДК 631.527.5:58.036.5:633.1:57.085.23

НАСЛЕДИЕ АКАДЕМИКА Н.В. ЦИЦИНА – СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

© 2012 г. В. П. Упелниек^{1,2}, В. И. Белов¹, Л. П. Иванова¹,
С. П. Долгова¹, А. С. Демидов¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия, e-mail: gbsran@yandex.ru;

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия, e-mail vla-upelniiek@yandex.ru

Поступила в редакцию 30 июня 2012 г. Принята к публикации 17 августа 2012 г.

Приводится обзор состояния, достижений и перспектив использования современной коллекции многолетних и отрастающих пшенично-пырейных гибридов ($2n = 56$) Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Показано превосходство новых форм по биологическим и хозяйственно ценным показателям по сравнению с гибридами, полученными в период исследований академика Н.В. Цицина. Отобраны стабильные генотипы, имеющие хорошие показатели по степени перезимовки за 2–3 года жизни. Выделены перспективные формы по урожайности, высокому содержанию белка в зерне, хорошим хлебопекарным качествам, выходу зеленой массы за три укоса и устойчивости к болезням и вредителям. Представлены данные по биоразнообразию ботанических разновидностей вида *Triticum agropyrotriticum* Cicin, результатам изучения полиморфизма глиадинов и геномной гибридизации *in situ*.

Ключевые слова: отдаленная гибридизация, многолетние и отрастающие пшеницы, промежуточные ПППГ, *Agropyron glaucum*, *A. elongatum*, полиморфизм глиадинов.

Открытые и сформулированные Н.В. Цициным закономерности получения отдаленных гибридов и процесса формообразования при отдаленных скрещиваниях не потеряли своей актуальности и в настоящее время. Несмотря на бурное развитие молекулярно-генетических исследований, включающих различные способы трансформации и получения трансгенных растений, основным методом создания новых форм с заданным генотипом по-прежнему остается традиционная гибридизация. При этом именно отдаленная гибридизация позволяет эффективно исследовать важные для фундаментальной науки механизмы межгеномных взаимодействий, решать разнообразные проблемы, касающиеся эволюционных процессов формообразования, филогенетических взаимоотношений между родственными таксонами и, естественно, получать новые формы отда-

ленных гибридов для селекционной практики. Отдаленная гибридизация – скрещивание растений, принадлежащих к различным видам и родам, открывает широкие возможности для использования полезных свойств дикорастущих видов растений, позволяет передать от них культурным видам экологическую пластичность, устойчивость к неблагоприятным факторам среды, болезням и другие важные признаки и свойства. При этом чем в более далеком филогенетическом родстве находятся родительские формы, тем интереснее результаты скрещиваний (Цицин, 1954). Н.В. Цицин, создавая формы отдаленных гибридов, обладающих вышеуказанными признаками и свойствами, фактически предвидел те проблемы, которые стоят сейчас перед мировыми производителями зерна: стремительный рост народонаселения планеты, изменение климата,

ухудшение экологии как результат антропогенного воздействия на окружающую среду и естественное следствие – ограниченность пищевых ресурсов. Несмотря на то что с 1950-х гг. произошло удвоение урожая основных зерновых культур, более 1/7 части населения продолжает страдать от недоедания (FAO, 2009). В этой связи становится актуальным развитие адаптивной стратегии интенсификации растениеводства, в основе которой лежит использование многовидовых агроландшафтов. Очевидно, что они по сравнению с биотически однотипными обладают большими возможностями противостоять погодно-климатическим аномалиям. Адаптивная стратегия предполагает формирование энергоэкономных агроландшафтов с высоким уровнем экологической надежности, что невозможно без целенаправленного повышения биологического разнообразия соответствующих агроэкосистем и агроландшафтов, в том числе создания многополевых севооборотов и смешанных (на видовом и сортовом уровнях) агрофитоценозов, подбора культур и сортов взаимострахователей, улучшения фитолимата и почвенной биоты (Жученко, 2011).

Между тем современная практика демонстрирует обратное, а именно глобальное обеднение генофондов (генетическая эрозия) основных зерновых культур (Алтухов и др., 2004) и прежде всего пшеницы в связи с широким распространением относительно небольшого числа «суперсортов», вытеснивших менее продуктивные гетерогенные местные сорта и формы, а в широком смысле – сложившееся естественное на планете разнообразие растений. Совершенно очевидно, что какими бы выдающимися свойствами эти сорта ни обладали в данный момент, они имеют, несомненно, узкую генетическую основу и в любой момент могут оказаться генетически уязвимыми со стороны быстро эволюционирующих патогенов и вредителей, а также совершенно неприспособленными к резко меняющимся условиям окружающей среды. Все это указывает на необходимость принятия мер по предотвращению генетической эрозии полезных видов и сохранению диких сородичей культурных злаков, местных высокоадаптивных сортов и образцов из различных регионов мира, являющихся потенциальными донорами ценных признаков, отсутствующих у современных

сортов. Отдаленная гибридизация с присущим ей мощным формообразовательным потенциалом, несомненно, является одним из важных методов в решении проблем по пополнению генофонда культурных видов, которые должны быть использованы в современных адаптивных агроэкосистемах. Селекционеры всегда привлекала перспектива сочетания в одном гено типе различных хозяйственных признаков, в том числе и заимствованных от представителей филогенетически далеких таксонов. При этом набор ценных признаков у конкретного вида обычно ограничен, а некоторых желательных для селекции свойств может не быть вообще. С другой стороны, эти признаки могут быть вполне заурядными для других видов, например диких. Именно поэтому отдаленная гибридизация является фактически единственным методом, позволяющим эффективно осуществлять интрогрессию неисчерпаемого генетического потенциала диких видов в родственные культурные виды.

В Главном ботаническом саду АН СССР под руководством академика Н.В. Цицина были выполнены обширные исследования по разработке теоретических основ и методов отдаленной гибридизации и созданию на их основе новых перспективных форм и сортов. В частности, в результате гибридизации разных видов пшеницы (*Triticum aestivum* L., $2n = 42$, *T. durum* Desf., $2n = 28$) с разными видами пырея (*Agropyron elongatum* (Host) Beauv. (= syn. *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu and R.-C. Wang), $2n = 70$ – восточноевропейский вариант и $2n = 14$ – западноевропейский вариант; *A. glaucum* (Desf. ex DC) Roem. and Schult. (= syn. *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth and D.R. Dewey), $2n = 42$) впервые в мире получено уникальное разнообразие форм многолетних и отрастающих пшениц (ПППГ – промежуточных пшенично-пырейных гибридов), которые значительно отличаются от всех существующих ныне видов пшеницы. Эти формы были описаны Н.В. Цициным (1960) как новый синтетический (рукотворный) вид *Triticum agropyrotriticum* Cicin с двумя подвидами: ssp. *perenne* Cicin – многолетние и ssp. *submittans* Cicin – отрастающие пшеницы. Оба подвида имеют много общего. Их главным отличием является многолетность, подвид ssp. *perenne* может вегетировать в течение 2–3 лет при правильно подоб-

ранной агротехнике. В целом *T. agropyrotriticum* по своим морфологическим и биологическим признакам занимает промежуточное положение между мягкой пшеницей и пыреем, но с большим сходством с пшеницей (рис. 1).

Его геном представлен 56 хромосомами, из которых 42 пшеничных и 14 пырейных (Любимова и др., 1976). Отличительной особенностью вида *T. agropyrotriticum* является то, что после созревания и уборки зерна развиваются побеги возобновления, т. е. происходит отрастание новых побегов (у которых всегда формируется колос), поэтому и возникло название этих пшениц – отрастающие, или зернокарманные. Н.В. Цициным (1978) было описано 16 разновидностей этого вида (*var. luteolum* Cicin, *var. sanguineum* Cicin, *var. aristatum* Cicin, *var. eritrospicatum* Cicin, *var. chloro-granum* Cicin, *var. viride* Cicin, *var. albospicatum* Cicin, *var. albor-granum* Cicin, *var. violaceum* Cicin, *var. lilacinum* Cicin, *var. alboroseum* Cicin, *var. rubrocnicatum* Cicin, *var. anthocyanum* Cicin, *var. rubroviolaceum*



Рис. 1. Колосья. Мягкая пшеница (а), одна из современных форм ПППГ (б) и пырей сизый (в).

Cicin, var. virens (glaucum) Cicin, var. rubroviride Cicin). Несмотря на большое выявленное разнообразие, в тот период для производственных целей оказалось возможным использовать не более 8 разновидностей, из которых только примерно 20 форм могли иметь производственное значение (Цицин и др., 1963; Любимова, 1964). В настоящий момент коллекция вида *T. agropyrotriticum* представлена более чем 250 формами 6 разновидностей: *var. luteolum*, *var. sanguineum*, *var. aristatum*, *var. eritrospicatum*, *var. viride*, *var. anthocyanum*, полученными в результате многократных сложных скрещиваний между первоначальными гибридами с участием многих районированных сортов мягкой и твердой пшеницы (рис. 2).

В основном современные гибриды имеют веретеновидную или цилиндрическую (призматическую), реже булавовидную форму колоса. Наиболее перспективной разновидностью в производственном отношении является *var. luteolum* (колос белый, безостый, неопушенный, зерно красное). Среди форм разновидности наблюдается большое варьирование по длине колоса. Самые длинные рыхлые колосья имеют длину от 20 до 27 см, что фактически соответствует длине колоса дикорастущих пыреев, включая пырей удлиненный. Также широкое распространение в современной коллекции ПППГ получила разновидность *var. sanguineum* (колос красный, безостый, неопушенный с красным зерном). Колосья длиной 10–16 см, рыхлые. Число колосков 20–22 с 4–5 цветками.

На оси колоса колоски некоторых гибридов могут быть расположены неравномерно, особенно редко в нижней ее части, где расстояние между ними достигает 2–3 см, плотность колоса $D = 10,5-12^1$. Колосковые чешуи ланцетно-удлиненной формы, длиной до 9–11 мм и шириной 3–4 мм с хорошо выраженным килем, достигающим до основания колосковой чешуи. Зерновки пшеничного типа, светло-красной окраски, удлиненно-овальной формы. Среднее число зерновок на колос – от 60 до 90, иногда свыше 100 с массой 1000 зерен 27–37 г. Практически все ПППГ по степени многозерности колосьев превосходят предельные значения основных видов пшеницы. По структуре

¹ D = число члеников оси колоса минус один, деленное на длину оси и умноженное на 10 (Фляксбергер, 1935).



Рис. 2. Разнообразие по форме колоса современных форм ПППГ.

колоса ПППГ можно распределить на три типа по степени проявления пшеничных и пырейных признаков, в том числе по показателю плотности колоса, его ширине, форме колосков и колосковых чешуй (Любимова и др., 1976).

Первый тип характеризуется сравнительно широким и плотным колосом, приближающимся по размеру к колосу пшеницы ($D = 15-22$). Колосковые чешуи также почти не отличаются размерами от мягкой пшеницы. Длина колоса в среднем равна 10–14 см. Число зерновок варьирует от 40 до 70. Колоски сравнительно широкие, 8–10 мм, т. е. лицевая сторона колоса шире боковой.

Второй тип занимает промежуточное положение. Колосья длинные, сравнительно плотные ($D = 14-15$), но колоски и колосковые чешуи длинные и узкие.

К третьему типу принадлежат формы, у которых колосья имеют сравнительно хорошо выраженные пырейные признаки, длиной свыше 20 см, рыхлые, с плотностью колоса $D = 10-12$.

Достаточно редко встречаются безостые колосья булавовидного типа, у которых боковая сторона (2,2 см) шире лицевой в два раза (1,0 см). Длина колосьев 6–8 см, среднее число колосков 20–22 с высокой плотностью ($D = 26-27$). Среднее число зерновок 50–60 с массой 1000 зерен 26–30 г.

К остистым ботаническим разновидностям относятся колосья ПППГ, у которых длина остей достигает половины или трети колоса

(Цицин, 1978). У нижних колосков ости развиты слабо. Следует отметить, что ости имеют не только цветочные пленки двух нижних цветков, но и третьих, четвертых и даже пятых цветков в колоске. Длина остей сильно варьирует. У третьего цветка ость в средней и нижней частях колоса по длине равна остям нижних цветков, а в верхней части колоса она короче, чем у третьего цветка. У некоторых форм длина остей третьего и четвертого цветковых наружных пленок достигают 2,5–5 см, приобретая извилистую курчавую форму, при этом в верхней части колоса они расположены почти под прямым углом. Ости белые, грубые, зазубренные. Зерновки пшеничного типа, светло-красные, удлинено-овальной формы и с ярко выраженным хохолком. Число зерен на колос колеблется от 60 до 90, масса 1000 зерен равна 34 г.

К полуостистым формам можно условно отнести разновидность *var. eritrospicatum* (колосья красные, неопушенные, остистые с красными остями и красным зерном), колосья длинные, до 18 см, веретеновидной формы, рыхлые, до 20–22 колосков, равномерно расположенных по оси колоса.

Выделены оригинальные безостые и полуостистые колосья темно-коричневого цвета с ярко-коричневой окраской зерновки, ботаническая разновидность которых пока не определена. Колосья длинные, рыхлые, 9–18 см, с плотностью 11–16 члеников на 10 см оси колоса. Колоски сравнительно широкие, 8–10 мм. Колосковые чешуи ланцетно-удлиненной

формы с хорошо выраженным узким килем. Коричневые прямые ости первых трех цветков в средней и верхней части колоса имеют до 5 см в длину, а в нижней части около 1,5–2 см. Безостые коричневые колосья рыхлые, до 12–17 см длины.

В результате отборов последних лет коллекция пополнена белыми безостыми и полустистыми колосьями с зеленой окраской зерновки разной интенсивности. Таким образом, в ходе изучения морфологических особенностей современных ПППГ выявлен большой полиморфизм по озерненности колоса, а также крупности, форме, выполненности, выравненности и стекловидности зерна. Например, получены формы, у которых длина зерновки к ее ширине составляет 10 мм к 2 мм, тогда как у лучших форм по этому признаку это соотношение составляет 5 мм к 3 мм, т. е. они фактически имеют пшеничный тип зерна.

Одним из важных достижений последних 30 лет является создание стабильно выровненных форм по основным морфологическим и биологическим признакам. Важно, что все современные формы являются строгими самоопылителями. Многие из них более 20 лет выращиваются на одном поле с озимыми мягкими пшеницами, при этом надежно и устойчиво сохраняют свойства многолетности на 2–3 года жизни.

В последние годы в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН начаты работы по использованию молекулярно-генетических маркеров для оценки генетического разнообразия коллекции ПППГ. Впервые исследован полиморфизм глиадинов (рис. 3). Показано, что электрофоретические спектры глиадинов вида *T. agropyrotriticum* типичны для представителей рода *Triticum* по числу электрофоретических компонентов, интенсивности их окрашивания, электрофоретической подвижности, общей конфигурации расположения компонентов в спектре. Установлено, что в спектрах исследуемого вида наряду с блоками компонентов глиадина мягкой пшеницы присутствуют отдельные компоненты или, возможно, сцепленные группы компонентов проламинов пырея (в настоящий момент не установлено сцепленное наследование компонентов проламинов пырея в виде блоков) (рис. 3).

Стрелками показаны электрофоретические компоненты проламинов пырея в спектрах мягкой пшеницы. Схемы демонстрируют известные аллельные варианты блоков компонентов глиадина мягкой пшеницы (Metakovsky, 1991).

Выявлено, что идентифицированные компоненты проламинов пырея в анализируемых спектрах замещали блоки компонентов глиадина мягкой пшеницы, контролируемых глиадинокодирующими локусами 6-й гомеологической группы хромосом, и только в одном из образцов обнаружено замещение по локусам хромосом 1-й гомеологической группы. Среди известных блоков компонентов глиадинов мягкой пшеницы по 1-й гомеологической группе хромосом были идентифицированы: по локусу *Gli-A1* – аллельные варианты: *m, i, b*; по *Gli-B* – *e, b*; по *Gli-D1* – *b, l, a*. Данные аллельные варианты блоков компонентов глиадина являются типичными для представителей вида *T. aestivum*. Полученные результаты наглядно демонстрируют наличие интрогрессии проламинкодирующих генов пырея в геном мягкой пшеницы, а также их неравномерное распределение по хромосомам 1-й и 6-й гомеологических групп. Использование данного подхода позволяет эффективно наблюдать за процессами интрогрессии проламинкодирующих генов пырея и путем специально подобранных скрещиваний в соответствии с поставленными задачами концентрировать либо элиминировать их в геномах ПППГ. Правильно организованная работа в этом направлении позволяет быстро оценивать влияние проламинов пырея на хлебопекарные качества ПППГ. Необходимо отметить, что наличие определенных аллельных вариантов глиадинов, идентифицированных в генотипах некоторых форм ПППГ, позволяет вести направленный отбор по признаку адаптивности, поскольку известно, что эти варианты могут выступать в роли генетических маркеров этого признака (Метаковский и др., 1986; Упельник и др., 2003).

Методом геномной гибридизации *in situ* (GISH) исследован хромосомный состав четырех известных сортов ПППГ (Зернокормовая 169, Истра-1, Останкинская и Отрастающая 38) (Krupin *et al.*, 2011). Была выявлена дифференциация хромосом пырея по распределению GISH-сигнала вдоль хромосомы.

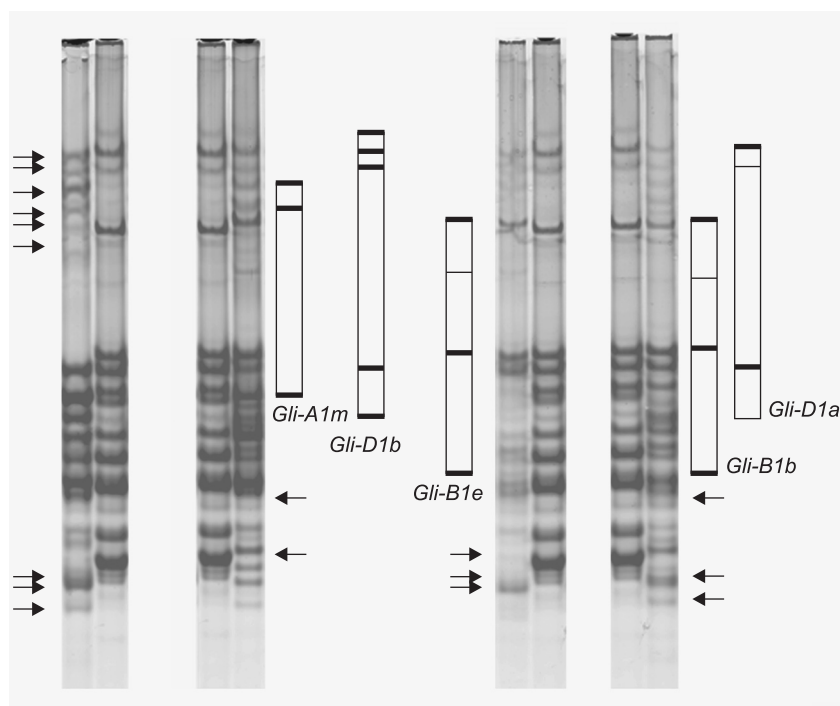


Рис. 3. Электрофоретические спектры глиадинов представителей вида *T. agropyrotriticum* Cicin.

Пырейные хромосомы различались по типу дифференциации, центромерному индексу и абсолютному размеру между изучаемыми сортами ПППГ. Наличие телосомиков и транслокаций в изученных сортах ПППГ, характеризующихся устойчивостью к грибным болезням и хорошими хлебопекарными качествами, свидетельствует о продолжающемся формообразовательном процессе и делает изучаемые сорта перспективным материалом для получения интрогрессий генов пырея, контролирующей определенную заданную исследователями (селекционерами) выраженность хозяйственно полезных признаков и свойств, в геном мягкой пшеницы.

Современные представители коллекции ПППГ – это новые формы, полученные в результате сложных межсортовых и межгибридных скрещиваний с участием большого числа современных сортов озимой мягкой и твердой пшеницы с тремя видами пырея, прошедших многократные отборы. Одним из важных признаков при отборе по-прежнему является многолетность (способность к перезимовыванию в течение 2–3 лет). В ходе мониторинга последних 30 лет было установлено, что все современные ПППГ можно разделить на три

группы: 1) растения № 4015, 1760, 548, M3202 и др., имеющие стабильное хорошее отращивание на следующий после уборки зерна год (во второй год вегетации 30–60 растений на квадратный метр); 2) растения № M12, 4082, ЗП26, не отрастающие на следующий год после уборки зерна, т. е. являющиеся практически однолетними (обычными озимыми по типу развития) пшеницами, но с хорошим отращиванием зеленой массы после уборки зерна или просто отращиванием зеленой массы, которую можно скашивать 3–4 раза в течение вегетационного периода; 3) растения № M209, 2087, 4044, 5542 и многие другие, занимающие промежуточное положение между первыми двумя группами: у них число перезимовавших растений на второй год сильно зависит от характера зимних условий и от длительности стадии яровизации проростков. Последняя группа является самой многочисленной по количеству образцов. В целом перспективные современные формы как многолетних, так и отрастающих пшениц обладают рядом положительных характеристик, которые, несомненно, выделяют их среди многих сортов озимой пшеницы. К успехам селекции этих форм можно отнести высокие хлебопекарные качества, превышающие по показателям

общей хлебопекарной оценки современные сорта озимой мягкой пшеницы. Так, если общая хлебопекарная оценка у сорта Московская 39 составила 3,6 балла (содержание клейковины – 30,8 % второй группы качества, содержание белка в зерне – 12,48 %) в 2010 г. в условиях полей Отдела отдаленной гибридизации (Московская область, Истринский район, пос. Снегири), то у образца ПППГ № 4015 этот показатель составил 4,6 балла – «отлично» (содержание клейковины – 36 % первой группы качества, белка в зерне – 15,73 %). При этом максимальные показатели по содержанию белка в зерне могут достигать 19 %, а содержание клейковины – более 40 %. Для сравнения: одна из лучших форм, М706, селекции периода 1980-х гг. имела балл общей хлебопекарной оценки – 3,1 (содержание клейковины 39,8 %, белка в зерне – 15,39 %). Получены результаты, показывающие, что современные ПППГ могут быть успешно использованы в качестве улучшителей слабых пшениц и тритикале.

Лучшие образцы прошлых лет в первый год вегетации имели урожайность от 15 до 25 ц/га зерна и до 500 ц/га зеленой массы за три укоса. В настоящее время современные перспективные формы ПППГ обеспечивают стабильный уровень урожайности зерна и зеленой массы в среднем за 5 лет изучения (2005–2009 гг.) в пределах 25–50 и 600–800 ц/га соответственно. При этом выход сена в весовых единицах зеленой массы в полтора раза выше, чем у озимой ржи или вико-овсяной смеси. Кроме того, в зерне отдельных форм ПППГ присутствует пигмент лютеин, востребованный фармакологической и кормопромышленной промышленностью (прежде всего в птицеводстве).

К важным биологическим особенностям относится кустистость, которая достигает при благоприятных условиях в среднем до 15 и более побегов на одно растение. В отличие от всех других полиплоидных видов пшеницы процесс созревания у которых протекает снизу вверх, у отрастающей пшеницы он начинается сверху, т. е. с колоса, и распространяется вниз, при этом зерно достигает восковой спелости, а солома продолжает оставаться еще в полужеленом состоянии. Благодаря такой особенности солома в этот период содержит значительное количество питательных веществ и является

ценной в кормовом отношении. ПППГ являются уникальными по морозостойкости генотипами: в узле кущения некоторые из них могут выдерживать до –30 °С, что сопоставимо с морозостойкостью сортов сибирской селекции (Размахнин и др., 2012).

В заключение следует отметить, что возможность выращивания одно- и многолетних продовольственных культур позволяет намного эффективнее подходить к проблеме получения пищевой и кормовой продукции, снизить затраты на их получение, а также улучшить состояние экологии. По мнению некоторых специалистов, будущее производство сельскохозяйственной продукции может стать более стабильным, если основные продовольственные культуры будут многолетними (Glover *et al.*, 2010). Поэтому в США и других странах, таких, как Канада, Австралия, Китай, в настоящий момент активно приступили к исследованиям в области генетики и селекции многолетних пшеницы, сорго, подсолнечника. Участники различных селекционных программ пытаются создать сложные межвидовые и межсортовые гибриды для получения этих культур. Между тем по прогнозам, только через 25–50 лет будет возможно реальное крупномасштабное создание высокоурожайных сортов многолетних зерновых с хорошими производственными показателями. В Главном ботаническом саду РАН уже создан генофонд ценных для фундаментальных исследований форм, а также вполне готовых к производственным испытаниям сортов отрастающей и многолетней пшеницы, по существу, новой сельскохозяйственной культуры, которая должна занять законную нишу в современном сельскохозяйственном производстве.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность научному сотруднику лаборатории генетики растений ИОГен РАН В.А. Мельнику за плодотворную помощь при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропо-

- генных воздействиях. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Жученко А.А. Адаптивная стратегия устойчивого развития сельского хозяйства России в XXI столетии. Теория и практика. М.: Агрорус, 2011. Т. 1. 809 с.; Т. 2. 618 с.
- Любимова В.Ф. Зернокарманные и многолетние пшеницы // Симп. по отдаленной гибридизации растений (София, 11–12 ноября 1964). София: Изд-во Болг. АН, 1964. С. 23–29.
- Любимова В.Ф., Мясникова А.П., Белов В.И. Цитогенетическое исследование форм многолетней пшеницы // Генетика и селекция отдаленных гибридов. М.: Наука, 1976. С. 18–32.
- Метаковский Е.В., Коваль С.Ф., Новосельская А.Ю., Созинов А.А. Изучение адаптивной и селекционной ценности аллелей глиадинкодирующего локуса хромосомы 1D яровой мягкой пшеницы с помощью анализа гибридной популяции и коллекционного набора сортов // Генетика. 1986. Т. 22. № 5. С. 843–850.
- Размахнин Е.П., Размахнина Т.М., Козлов В.Е. и др. Получение высокоморозостойких форм пшенично-пырейных гибридов // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 240–249.
- Упелник В.П., Брежнева Т.А., Дадашев С.Я. и др. Использование аллелей глиадинкодирующих локусов в качестве возможных маркеров адаптивности у сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в процессе прорастания зерна // Генетика. 2003. Т. 39. № 12. С. 1680–1686.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы. М.; Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. Вып. 1. С. 84. (262 с.).
- Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. С. 241–288.
- Цицин Н.В. Новый вид и новые разновидности пшеницы // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 38. С. 38–41.
- Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 287 с.
- Цицин Н.В., Любимова В.Ф., Казакова В.С. Новые многолетние пшеницы и их формирование // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 37–48.
- Glover J.D., Reganold J.P., Bell L.W. et al. Increased food and Ecosystem security via perennial grains // *Science*. 2010. V. 328. P. 1638–1639.
- Krupin P.Y., Divashuk M.G., Belov V.I. et al. Comparative molecular cytogenetic characterization of partial wheat-wheatgrass hybrids // *Genetica*. 2011. V. 47. P. 492–498.
- Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat // *J. Genet. Breed.* 1991. V. 45. P. 325–344.
- Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) / The State of Food insecurity in the World 2009 // Progress Report. FAO. Rome, 2009.

HERITAGE OF ACADEMICIAN N.V. TSITSIN: STATE-OF-THE-ART AND POTENTIAL OF THE COLLECTION OF INTERMEDIATE WHEAT × COUCH-GRASS HYBRIDS

V.P. Upelnik^{1,2}, V.I. Belov¹, I.P. Ivanova¹, S.P. Dolgova¹, A.S. Demidov¹

¹ Tsitsin Main Botanical Garden of RAS, Moscow, Russia, e-mail: gbsran@yandex.ru;

² Vavilov Institute of General Genetics of RAS, Moscow, Russia, e-mail: vla-upelnik@yandex.ru

Summary

The work overviews the state, achievements, and prospects of the collection of perennial and ratooning intermediate wheat × couch-grass hybrids ($2n = 56$) kept in the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden. It demonstrates the superiority of new forms in biological and economically significant parameters over hybrids obtained during the research activity of Academician N.V. Tsitsin. Stable genotypes with good performance in the degree of overwintering for 2–3 years of life were selected. Accessions promising in terms of yield, high protein content in grains, good baking qualities, fresh yield for three mowings, and pest resistance were chosen. Data on the biodiversity of botanical varieties of the *Triticum agropyrotriticum* Cicin species, gliadin polymorphism, and genome in situ hybridization are provided.

Key words: remote crosses, perennial and ratooning wheat, intermediate wheat × couch grass hybrids, *Agropyron glaucum*, *A. elongatum*, gliadin polymorphism.