

ГЕНОФОНД ПЫРЕЯ СИЗОГО КАК ИСТОЧНИК РАСШИРЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПШЕНИЦЫ

Е.П. Размахнин

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: eprazmakh@yandex.ru

Сделан обзор литературы по пырею сизому – многолетнему злаку, имеющему важное значение для улучшения пшеницы и увеличения ее биоразнообразия. Приведены результаты многолетней работы по созданию инбредных и андрогенных линий пырея сизого и их изучению. Приводится информация о создании генетической коллекции растений пырея сизого с ценными для генетики и селекции пшеницы признаками.

Ключевые слова: генофонд, пырей сизый, интрогрессия, мягкая пшеница.

Пырей сизый *Agropyron glaucum* (рис. 1) впервые был описан в 1805 г. как *Triticum intermedium* Host, затем, в 1812 г., – как *Agropyron intermedium* и в 1817 г. – как *A. glaucum* (Desf. ex DC) Roem. et Schult (Цвелев, 1973). Наиболее часто в России и за рубежом используется обозначение *A. glaucum* (syn. *A. intermedium*).

Исследования Н.В. Цицина (1978), проведенные на большой коллекции пырея, собранной в европейской части России, выявили огромный полиморфизм у всех видов, в том числе и у пырея сизого. Автором установлено, что

большинство форм этого вида – рыхлокустовые без корневищ, но были найдены и корневищные формы; высота растений колеблется от 100 до 150 см, длина колоса от 8 до 24 см. Колосья различаются по величине, плотности, ломкости, окраске. Цвет растений колеблется от интенсивно голубовато-зеленого (сизого) до темно-зеленого. Некоторые формы имеют прочные твердые стебли при достаточно большом числе широких листьев, другие имеют тонкие стебли и узкие листья. Одни растения формируют плотный прямостоячий куст, у



а

б

Рис. 1. Растения пырея сизого *A. glaucum*.

а – яровое; б – озимое.

других стебли в пределах куста находятся на некотором расстоянии друг от друга, образуя рыхлый куст. Встречаются растения с опушенными и неопушенными цветочными чешуями и изредка остистые формы.

Д. Девей (Dewey, 1978) при изучении популяции пырея сизого, собранного в Иране, отмечает аналогичную широкую вариабельность признаков. Дополнительно автор указывает на то, что по вегетативной массе некоторые растения иранской популяции были в 10 и более раз продуктивнее других.

Дифференцированное изучение растений пырея сизого, проведенное А. Рагулиным (1958), показало их биологическую неоднородность по способности к гибридизации с пшеницей. Опыление пыльцой с одного растения пырея дало в два раза больше семян, чем с другого. Зависимость результатов скрещиваний от генотипа пырея продемонстрирована И. Кикоть и Е. Волковой (1937), В. Чекуровым и А. Орловой (1982).

Различия по биологическим свойствам подтверждаются изменчивостью по другим признакам. Так, содержание белка в зерне колеблется от 7 до 25–27 %, клейковины – от 5 до 70 % и выше (Цицин, 1963). Фертильность цветков при перекрестном опылении варьирует от 0 до 100 %, при искусственном самоопылении семена у одних растений не завязываются, а у других образуются до 44 семян на колос (Dewey, 1978). П. Ковалева (1941) и позже Н. Цицин (1954) выявили различия по типу развития (яровость–озимость) и длительности жизненного цикла.

Н.И. Вавилов (1935) писал, что род *Agropyron* охватывает в своей эволюции континенты Азии, Европы и Северной Америки, и, представленный многими видами и формами, требует планомерного и всестороннего изучения. Однако уровень изученности пырея сизого и в настоящее время не сравним с изученностью других сельскохозяйственных культур, например, пшеницы, для улучшения которой он часто используется как один из родительских компонентов.

Недостаточная изученность родительских форм может привести к ошибкам, которые скажутся на всей последующей работе. Примечателен в этой связи опыт первых работ по созданию пшенично-пырейных гибридов Н. Цициным (1954). Им было обнаружено

расщепление пшенично-пырейных гибридов (ППГ) на яровые и озимые формы, которое значительно затрудняло работу. Более того, иногда делались неверные выводы о зимостойкости, так как в параллельном испытании озимые формы ППГ перезимовывали хуже, чем рожь. Впоследствии было выяснено, что это определялось не степенью устойчивости озимых форм ППГ, а наличием среди них форм с яровым циклом развития. При скрещивании яровых растений пырея с озимой пшеницей, по мнению автора, получаются не озимые формы ППГ, а яровые, которые в последующем оказываются незимостойкими.

Таким образом, судя по данным литературы, вид *A. glaucum* генетически изучен далеко не полностью, несмотря на исключительную роль этого дикорастущего злака в улучшении генотипа пшеницы и на то, что он имеет определенное значение как кормовая культура.

Значение пырея сизого в селекции пшеницы

Идея использования представителей рода *Agropyron* для улучшения генотипа культурных злаков, в частности пшеницы, принадлежит в России Н.В. Цицину, который в конце 1920-х гг. начал работы по поиску диких форм, способных к скрещиванию с такими важными сельскохозяйственными культурами, как рожь, пшеница, ячмень. В 1930 г. его работы увенчались успехом: было получено первое гибридное зерно от скрещивания сорта пшеницы Лютеценс 30 с растениями пырея сизого. В 1934 г. получены первые константные пшенично-пырейные гибриды (Цицин, 1954). Кроме *A. glaucum* были найдены еще три вида пырея – *A. elongatum*, *A. trichophorum*, *A. junceum*, – легко скрещивающиеся с пшеницей, но наиболее широкое распространение в качестве доноров полезных признаков получили *A. glaucum* ($2n = 6x = 42$) и *A. elongatum* ($2n = 10x = 70$, $2n = 2x = 14$).

Под руководством академика Н.В. Цицина в нашей стране созданы и внедрены ряд неполегающих, устойчивых к поражению болезнями, неосыпающихся сортов яровой (Цицин, 1971; Иванова, Болсунковская, 1972) и озимой (Горюнов, 1958; Цицин, 1981) пшениц с участием пырея.

О масштабах подобных работ в настоящее время можно судить по перечню стран, в которых селекционеры широко вовлекают пырей в скрещивания с пшеницей и в последующую селекционную проработку. Это Россия (Цицин, 1981), США (Scharma, Gill, 1983), Канада (Graham, Kibirige-Sebunya, 1983), Аргентина (Horovitz, 1969), Австралия (Hallowan, 1974), Египет (El-Ghavas, Khalil, 1973), Франция (Caudegon, 1979), Румыния (Diaconi, 1969), Болгария (Kunovski, Paniatov, 1971), Венгрия (Szalay, 1971), Германия (Wienhues, 1971; Hsam, Zeller, 1982), Швеция (Fatin, 1983), Индия (Malik *et al.*, 1979), Китай (Li, Sun, 1980) и др.

Ряд авторов отмечают следующие признаки пырея, которые желательны передать культурным злакам: зимостойкость (Цицин, 1954), соле- и засухоустойчивость (Dewey, 1960; Shannon *et al.*, 1985; Mc Guire, Dvorak, 1981; Николаенко, 1982); повышенное содержание белка и клейковины в зерне (Цицин, 1954; Горбань, Шулындин, 1970; Плешков и др., 1975); устойчивость к заболеваниям (Лапченко и др., 1975; Синеговец, Лапченко, 1975; Плахотник, 1981); меньшую требовательность к плодородию почв по сравнению с пшеницей; многоцветковость и многоколосковость (Цицин, 1978). Для районов достаточного увлажнения и районов орошаемого земледелия особое значение имеет создание высокопродуктивных неполегающих сортов. При разрешении этой задачи метод отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем является одним из путей селекции.

В Индии 30 % посевов пшеницы возделываются при орошении. В связи с этим ведутся работы по выведению короткостебельных сортов, устойчивых к полеганию, способных эффективно использовать поливную воду и высокие дозы минеральных удобрений (Удачин, 1972). Однако в селекции таких сортов имеются определенные трудности. Так, у них 80 % корней расположено в поверхностном слое почвы на глубине от 0 до 20 см и только 2–3 % достигают глубины 60 см. В связи с этим поливы необходимо проводить не реже чем через каждые две недели, при этом влага и минеральные вещества глубоких слоев почвы используются неэффективно. Возникла задача углубления узла кущения с одновременным удлинением эпикотила. Предпринимались по-

пытки улучшить селекционный материал методом гибридизации пшеницы с пыреем. Малик и др. (Malik *et al.*, 1979) показали возможность отбора растений средней высоты с удлинненными эпикотилами в потомстве от скрещивания обыкновенной пшеницы с линией, несущей транслокацию от хромосом пырея.

В связи с отсутствием сортовой устойчивости к болезням у мягкой пшеницы внимание селекционеров и фитопатологов привлекла возможность передачи этой устойчивости от родов, близких к *Triticum*. Так, представители рода *Agropyron* были использованы для передачи устойчивости к болезням: бурой и желтой ржавчинам, мучнистой росе (Синеговец, Лапченко, 1975), стеблевой ржавчине (Sharma, Gill, 1983), твердой головне (Larter, Elliot, 1956), к вирусу полосатой мозаики (Raj, 1969; Lay *et al.*, 1971).

Возделываемые сорта озимой пшеницы не отвечают возрастающим требованиям, предъявляемым к ним в настоящее время сельскохозяйственным производством. В России существует проблема повышения зимостойкости и холодостойкости озимой пшеницы. Слабая зимостойкость распространенных ныне сортов нередко приводит к полной гибели посевов в отдельных районах. Считается, что в пределах рода *Triticum* нет таких видов и форм, которые обладали бы нужными генами зимостойкости.

В процессе эволюции, которая проходила в Передней Азии, пшеница не приобрела генов холодостойкости, как это имело место у ржи (Брежнев, Шмараев, 1972). Амплитуда изменчивости по зимостойкости у пшеницы очень ограничена. По мнению ряда авторов источником таких генов могут явиться дикорастущие сородичи пшеницы (Лапченко и др., 1975). Для передачи генов зимостойкости пшенице одним из лучших компонентов скрещивания является пырей сизый (Федотова и др., 1975; Федотова, Усова, 1982; Сайфулин и др., 1985; Цакашвили, Сандухадзе, 1985). Об этом свидетельствуют полученные практические результаты. Первые пшенично-пырейные гибриды озимого типа, созданные в России, получены с привлечением в гибридизацию пырея сизого. Они способствовали продвижению озимой пшеницы в более северные районы европейской части России, где ранее она не возделывалась из-за слабой зимостойкости. С внедрением в производство пер-

вых пшенично-пырейных гибридов – ППГ 566, ППГ 186, ППГ 1 – посевные площади озимого клина в Московской области в 1955 г. возросли в 4,8 раза по сравнению с 1950 г. и в 100 раз по сравнению с 1914 г. (Горюнов, 1958).

Результаты испытания ППГ озимого типа показали их перспективность в отдельных районах Сибири (Елькина, Донская, 1968; Иванов, Шепелев, 1985).

В условиях Швеции А. Фатин (Fatin, 1983) при сравнительном изучении ряда наиболее распространенных сортов озимой пшеницы и озимых ППГ обнаружил, что гибрид от скрещивания пшеницы к-46008 на *A. glaucum* превысил по урожайности сорт-стандарт *Hildur*. Растения гибрида более устойчивы к листовой ржавчине, имеют повышенное содержание белка в зерне и лучшие хлебопекарные качества по сравнению со стандартом.

Оригинальный подход к использованию пырея сизого в селекционно-генетических программах разработали Шейфер с соавт. (Schaeffer *et al.*, 1970; Schulz-Schaeffer, 1972; Yung, Schulz-Schaeffer, 1979). Они применили отдаленную гибридизацию для создания мужскостерильных линий *A. intermedium*. С этой целью ими была осуществлена программа скрещиваний *T. durum* × *A. intermedium* с последующим беккроссированием F₁ на *A. intermedium*. В результате получены аллоплазматические гибриды, имеющие хромосомный набор пырея и цитоплазму твердой пшеницы. Выделены гибридные растения со 100 %-й стерильностью пыльцы и нормальной фертильностью женских яйцеклеток. Выделение мужскостерильных линий создает базу для получения гетерозисных гибридных сортов пырея сизого для использования на корм.

Гибридизация пшеницы с видами пырея, из которых наиболее часто используется пырей сизый, позволяет решить ряд практических задач. В то же время, являясь аллогексаплоидами и размножаясь посредством перекрестного опыления, растения пырея сизого характеризуются большим внутривидовым полиморфизмом. Поэтому очень важно провести отбор среди многих генотипов по хозяйственно важным признакам с дальнейшим созданием линейного материала (линий). Как считал Н.И. Вавилов, успех в селекции растений в большой степени

зависит от наличия, качества и глубины изучения исходного материала (Вавилов, 1935).

В условиях Сибири сформировался специфический генофонд растений, отличающихся рядом ценных свойств: уникальной зимостойкостью, скороспелостью, устойчивостью к засухе в первой половине вегетации и переносимостью воздушного переувлажнения при недостатке тепла в конце вегетации, устойчивостью к поздним весенним и ранним осенним заморозкам и низким положительным температурам (холодостойкостью), быстрой восстанавливаемостью метаболических процессов после перенесенных заморозков и засухи, повышенной устойчивостью к фузариозно-гельминтоспорозным болезням (Гончаров, 1999). Формирование коллекции генофонда пырея сизого и ее планомерное и целенаправленное изучение были начаты в Институте цитологии и генетики СО АН СССР в 1971 г. Семена пырея были собраны В.М. Чекуровым и В.М. Шепелевым в Восточном Казахстане с дикорастущей популяции на возвышенном и малоснежном месте, т. е. в условиях, предполагающих наличие у них высокой зимостойкости. 90 растениям, выращенным из этих семян, была предоставлена возможность свободно переопыляться, и семенные потомства от данной популяции составили базовый питомник из 1 тыс. растений (I₀), по 5–15 от каждой из родительских форм. Затем все растения подвергали принудительному самоопылению. К 1983 г. на экспериментальном участке ИЦиГ СО АН СССР была создана коллекция из более чем 2 тыс. растений различной степени инбридинга (I₀–I₃).

Описание исходного материала по морфологическим признакам

В составе как неинбридированного, так и инбридированного коллекционного материала было обнаружено большое разнообразие по морфологическим признакам. Выявлено различие между растениями по массе 1000 зерен и их окраске, высоте, ширине листьев. Цвет листьев варьировал от светло-зеленого до сизого, длина колосьев – от 10 до 25 см, число цветков в колосе – от 50 до 200, в колоске – от 3 до 9, число колосков – от 11 до 33. Основную массу составляли растения без опушения цветочных чешуй, но встречались единичные экземпляры

с их опушением. Содержание белка в зерне колебалось от 13,9 до 36,5 % (Орлова, 1988).

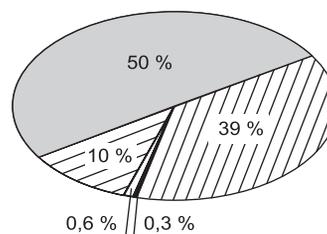
В дальнейшей работе методом принудительного самоопыления были получены частично гомозиготные растения пырея сизого до 5-го поколения инбридинга включительно. Лучшие из этих растений были использованы в скрещиваниях с сортами озимой пшеницы. После беккроссирования пшеницей получены многочисленные гибридные формы, различающиеся по морозостойкости, устойчивости к болезням и другим признакам. В результате проведенного отбора из некоторых форм получены сорта озимой пшеницы (Чекуров, Козлов, 2003). Данный подход оказался наиболее результативным из нескольких способов получения исходного материала для селекции озимой пшеницы, но потребовал больших затрат сил и времени.

Для ускорения селекционного процесса в ИЦиГ СО РАН была разработана и усовершенствована технология получения гомозиготных линий пырея сизого в культуре пыльников (получение гаплоидов через андрогенез *in vitro*) (Размахнин, 2003; Razmakhnin, Chekurov, 2003). Было установлено, что из многочисленной коллекции пырея сизого (проанализировано около 2 тыс. растений) лишь незначительная часть (менее 1 %) обладает способностью к гаплопродукции зеленых андрогенных растений. Около 50 % растений продуцировали нежизнеспособные альбиносные гаплоиды (рис. 2). Электронно-микроскопический анализ показал, что в развивающихся в культуре пыльников эмбриоидах большинства генотипов пырея сизого характерно наличие неустойчивых хлоропластов с аномальной однослойной мембраной. В процессе культивирования такие хлоропласты постепенно разрушаются. Это и является причиной развития нежизнеспособных альбиносных гаплоидов. Эмбриоиды с устойчивыми хлоропластами с нормальной двухслойной мембраной обнаружены у немногочисленных генотипов пырея сизого. Именно из этих эмбриоидов были получены зеленые гаплоидные растения-регенеранты хорошего качества (Galieva *et al.*, 1993). При отдаленной гибридизации наличие устойчивых хлоропластов в пыльце отцовского родителя имеет огромное значение, обусловленное тем, что при объединении разнородных геномов для их

нормальной работы требуются хлоропласты обоих родителей. Это было подтверждено в эксперименте по скрещиванию генотипов пырея сизого, различающихся по способности к гаплопродукции зеленых растений с образцами озимой пшеницы (Размахнин, 2003). Показано, что генотипы пырея, способные продуцировать зеленые гаплоиды хорошего качества, обладают лучшими гибридационными свойствами, оцененными по завязываемости и среднему весу гибридных семян.

С помощью усовершенствованной гаплоидной технологии в течение ряда лет были получены многочисленные зеленые гаплоиды пырея сизого, которые из пробирок высаживали в вазоны с почвой. При этом часть гаплоидов была подвергнута тесту на морозостойкость. В качестве стандартов брали растения морозостойких сортов озимой пшеницы.

Результаты показали, что гаплоиды *A. glaucum* проявляют широкий полиморфизм по морозостойкости, но большинство гаплоидов были очень высокоморозостойки и по времени промораживания до потери тургора в клетках листьев в 30–70 раз превосходили самые морозостойкие сорта озимой пшеницы (Размахнин, Чекуров, 2004, 2006) (рис. 3). После яровизации гаплоидные растения ранней весной высаживали в поле. В первые два года гаплоиды, как обычно для многолетних растений, постепен-



- – генотипы, дающие только альбиносы;
- ▨ – генотипы, дающие альбиносы и единичные зеленые гаплоиды;
- ▧ – неандрогенные генотипы;
- ▤ – генотипы, дающие около 50 % зеленых гаплоидов и 50 % альбиносов;
- – генотипы, дающие 100 % зеленых регенерантов.

Рис. 2. Распределение генотипов по способности к гаплопродукции в популяции пырея сизого *A. glaucum*.

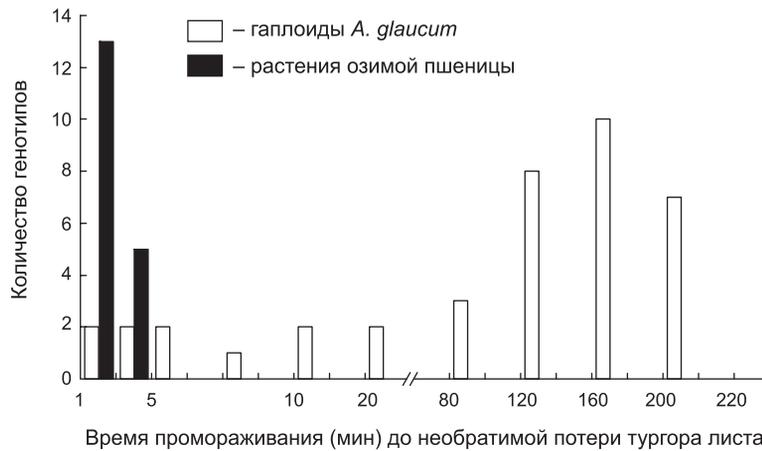


Рис. 3. Морозостойкость гаплоидов *A. glaucum* и растений озимой пшеницы.

но увеличивали массу корневой системы и продуктивную кустистость. При этом высота растений, размеры листа, колоса, пыльников были значительно уменьшены по сравнению с родительскими диплоидными растениями. Все колосья были стерильными. Через 3 года часть растений значительно увеличили свой габитус и приобрели признаки родительских диплоидных растений.

Цитологический анализ показал наличие у данных растений диплоидного набора хромосом ($2n = 42$). Таким образом, было показано спонтанное удвоение хромосомного набора у гаплоидов *A. glaucum* в полевых условиях, без обработки колхицином.

За период времени с 1987 по 2008 гг. была создана генетическая коллекция (более 500 растений) гаплоидов, удвоенных гаплоидов и донорных растений пырея сизого. Растения из коллекции были охарактеризованы по важным для селекции признакам, таким, как вегетативная мощьность, морозостойкость, масса 1000 зерен, самофертильность, способность к гаплопродукции зеленых растений хорошего качества в культуре пыльников, способность к гибридизации с пшеницей.

Таким образом, в результате многолетней работы в ИЦиГ СО РАН создан уникальный генофонд пырея сизого. Актуальность его сохранения, расширения и дальнейшего изучения не подвергается сомнению и связана с необходимостью целенаправленного подбора исходного материала для селекционных программ по улучшению пшеницы и расширению

ее биоразнообразия, созданию кормовых сортов пырея и исследовательских работ по изучению закономерностей гаплопродукции в культуре пыльников и выяснению механизмов андрогенеза *in vitro* у злаков.

Литература

- Брежнев Д.Д., Шмараев Г.Е. Селекция растений в США. М.: Колос, 1972. 296 с.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозиздат, 1935. 246 с.
- Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции пшеницы // Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.; Л., 1935. С. 3–224.
- Гончаров П.Л. Вступительное слово на Вавиловских чтениях в связи со 110-летием со дня рождения // Генофонд сельскохозяйственных культур для селекции устойчивых сортов. Новосибирск, 1999. С. 3–6.
- Горбань Г.С., Шулындин А.Ф. Изучение 40–60-хромосомных пшенично-пырейных гибридов // Селекция и семеноводство: Республ. межвед. тематич. науч. сб. 1970. Вып. 16. С. 108–116.
- Горюнов Д.В. Озимые пшенично-пырейные гибриды в производстве // Отдаленная гибридизация в семействе злаков. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 232–282.
- Елькина Е.Л., Донская Л.А. Итоги двухлетнего изучения особенностей отдаленных гибридов озимой пшеницы в условиях Новосибирска // Всесоюз. совещание по отдаленной гибридизации растений и животных (Москва, 27 февраля – 2 марта, 1968): Тез. докл. М., 1968. С. 109–111.
- Иванов Ю.И., Шепелев В.М. Озимый трехродовой гибрид № 125 // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы: Тез. докл. Все-

- союз. совещания (Тбилиси, 16–20 июня, 1985). Тбилиси, 1985. С. 71.
- Иванова Н.Е., Болсунковская О.В. Яровая пшеница Грекум 114 // Селекция и семеноводство. 1972. № 3. С. 43–44.
- Кикоть И.И., Волкова Е.Ф. Стерильность и фертильность пшенично-пырейных гибридов // Проблема пшенично-пырейных гибридов. М.: Сельхозгиз, 1937. С. 38–60.
- Ковалева П.Г. Из работ по гибридизации пырея с пшеницей // Вестник гибридизации. 1941. № 2. С. 99–100.
- Лапченко Г.Д., Корнейчук С.Н., Соломатин Д.А., Скворцов С.Н. Селекция пшенично-пырейных гибридов на устойчивость к стеблевой ржавчине // Селекция и семеноводство. 1975. № 2. С. 36–39.
- Николаенко В.П. Влияние засоления на рост и развитие пырея удлиненного и овсяницы тростниковидной // Агрехимия. 1982. № 11. С. 96–102.
- Орлова А.М. Исследование генетической структуры восточно-казахстанской популяции пырея сизого *Agropyron glaucum* (Desf.) методом инбридинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 16 с.
- Плахотник В.В. Устойчивость разных видов пырея к стеблевой ржавчине // Вопросы селекции и семеноводства зерновых культур и многолетних трав. Целиноград, 1981. С. 112–119.
- Плешков Б.П., Лапченко Г.Д., Новиков Н.Н. Биохимическая характеристика белков зерна пшенично-пырейных гибридов // Изв. Тимирязевск. с.-х. академии. 1975. Вып. 5. С. 97–103.
- Рагулин А.А. Вопросы скрещиваемости пшеницы с пыреем // Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 181–196.
- Размахнин Е.П. Закономерности гаплопродукции в культуре пыльников пырея сизого *Agropyron glaucum* (Desf.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2003. 16 с.
- Размахнин Е.П., Чекуров В.М. Создание исходного материала пырея сизого с высоким андрогенным потенциалом, скрещиваемостью с пшеницей и морозостойкостью // Повышение эффективности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений: Докл. и сообщения IX генетико-селекционной школы. Новосибирск, 11–16 ноября 2004.
- Размахнин Е.П., Чекуров В.М. Пути повышения морозостойкости пшеницы // Фактори експериментальної еволюції організмів. Київ: КВІЦ, 2006. С. 154–159.
- Сайфулин Р.Г., Воронина С.А., Крупнов В.А. Пырей промежуточный как донор устойчивости к болезням и белковитости зерна мягкой пшеницы // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы. Тез. докл. Всесоюз. совещания (Тбилиси, 16–20 июня, 1985). Тбилиси, 1985. С. 64–65.
- Синеговец М.Е., Лапченко Г.Д. Локализация устойчивости к мучнистой росе пшеницы (*Erysiphe graminis* f. *tritici*) в хромосомах пырея (*Agropyron intermedium*) // Цитология и генетика. 1975. Т. 9. № 5. С. 439–442.
- Удачин Р.А. Селекция пшеницы в Индии // Селекция и семеноводство. 1972. № 3. С. 68–69.
- Федотова В.Д., Усова Т.К. Влияние хромосом X генома пырея *Agropyron glaucum* на проявление некоторых особенностей зимостойкости у пшенично-пырейных гибридов // Тез. докл. IV съезда ВОГиС им. Н.И. Вавилова (Кишинев, 1–5 февраля, 1982). Кишинев: Штиинца, 1982. Т. 3. С. 226–227.
- Федотова В.Д., Усова Т.К., Хвостова В.В. Роль отдельных хромосом генома X пырея в наследовании физиологических основ зимостойкости // Генетика. 1975. Т. 11. № 10. С. 5–9.
- Цакашвили Л.М., Сандухадзе Б.И. Промежуточные ППГ ($2n = 56$) как исходный материал для селекции на иммунитет // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы: Тез. докл. Всесоюз. совещания (Тбилиси, 16–20 июня, 1985). Тбилиси, 1985. С. 67.
- Цвелев Н.Н. Обзор видов трибы Triticeae Dum. семейства злаковых (Poaceae) во флоре СССР // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 19–59.
- Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. 432 с.
- Цицин Н.В. О формо- и видообразовании // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–24.
- Цицин Н.В. Успехи селекции по отдаленной гибридизации растений // Селекция и семеноводство. 1971. № 4. С. 16–21.
- Цицин Н.В. Многолетняя пшеница. М.: Наука, 1978. 288 с.
- Цицин Н.В. Озимые пшенично-пырейные гибриды // Теория и практика отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1981. 160 с.
- Чекуров В.М., Орлова А.М. Выделение гомозиготных линий пырея сизого для скрещивания с мягкой пшеницей // С.-х. биология. 1982. Т. 17. № 1. С. 55–61.
- Чекуров В.М., Козлов В.Е. Низкий метаболизм и высокая морозостойкость – важные компоненты выживаемости озимой пшеницы в Сибири // Матер. 1-й Центрально-Азиатской конф. по пшенице. Алматы, 2003. С. 222.

- Cauderon Y. Use of *Agropyron* species for wheat improvement // Broadening the genetic base of crops: Proc. Conf. Wageningen. Netherlands. 3–7 July, 1978 / Eds A.M. Harten, A.C. Zeven. Wageningen. Netherlands: Pudoc, 1979. P. 175–186.
- Dewey D.R. Salt tolerance of 25 strains of *Agropyron* // Agron. J. 1960. V. 52. P. 631–635.
- Dewey D.R. Intermediate Wheatgrasses of Iran // Crop Sci. 1978. V. 18. № 1. P. 48.
- Diaconi P. Caryological aspects of the F₁ hybrid *Triticum aestivum* × *Agropyron intermedium* // Analele Institutului de Cercetari pentru Cereale si Plante Technice-Fundulea. 1969. № 35. P. 189–200.
- El-Ghavas M.I., Khalil H.A. The production and evaluation of a *Triticum*–*Agropyron* hybrid // Egyptian J. Bot. 1973. V. 16. № 1/3. P. 483–499.
- Fatin A.M.B. Analysis of the breeding potential of wheat–*Agropyron* and wheat–*Elymus* derivatives 1. Agronomic and quality characteristics // Hereditas. 1983. V. 98. № 2. P. 287–295.
- Galieva E.R., Razmakhnin E.P., Khristolubova N.B., Chekurov V.M. Ultrastructural organization of chloroplasts of green and albinous regenerant plants of wheatgrass // Proc. 1st Intern. Conf. Actual Problems of Agricultural Intensification. 22–25 June, 1993. Shorthandy. P. 79.
- Graham J.S., Kibirige-Sebunya I.M. Preferential abortion of gametes in wheat induced by an *Agropyron* chromosome // Can. J. Genet. Cytol. 1983. V. 25. № 1. P. 1–6.
- Halloran G.M. *Ophiobolus graminis* resistance in the genera *Agropyron* and *Secale* and its possible significance to wheat breeding // Euphytica. 1974. V. 23. № 2. P. 225–235.
- Horovitz N. Breeding of hybrids between *Triticum* and *Agropyron* species // Boletin Genetico. Instituto de Fitotecnica. Castelvay, 1969. № 6. P. 11–19.
- Hsam S.L., Zeller F.J. Relationship of *Agropyron intermedium* chromosomes determined by chromosome pairing and alcohol dehydrogenase isozymes in common wheat background // Theor. Appl. Genet. 1982. V. 63. № 3. P. 213–227.
- Kunovski Zh., Paniatov J. Reaction of some Bulgarian and foreign wheat varieties and two *Agropyron* species to two strains of bunt // Genetica i Seleksiya (Bulgaria). 1971. № 4 (6). P. 391–395.
- Larter E.N., Elliot F.C. An evaluation of different ionizing radiations for possible use in the genetic transfer of bunt resistance from *Agropyron* to wheat // Canad. J. Bot. 1956. V. 34. № 5. P. 817–823.
- Lay C.L., Wells D.C., Gardner W.S. Immunity from wheat streak mosaic virus in irradiated agrotriticum progenies // Crop Sci. 1971. V. 11. № 3. P. 431–432.
- Li J.L., Sun S.C. Study of the genetics of the intermediate forms derived from wheat × *Agropyron glaucum* crosses // Acta Genet. Sin. 1980. V. 7. № 2. P. 157–164.
- Malik H.S., Bhadoria S.S., Mishra R.K. Effect of single translocation involving wheat and *Agropyron* chromosomes (T) on fertility, coleoptile length and plant height of wheat // Indian Res. J. 1979. V. 10. № 3. P. 197–200.
- Mc Guire P.E., Dvorak J. High salt-tolerance potential in wheatgrasses // Crop Sci. 1981. V. 21. № 5. P. 497–500.
- Raj A.S. Meiotic studies of wheat streak mosaic resistance in *Agrotriticum* hybrids // Heredity. 1969. V. 60. № 1. P. 27–33.
- Razmakhnin E.P., Chekurov V.M. Development of haploid biotechnology for wheatgrass *Agropyron glaucum* (Desf.) // Abstr. 1st Central-Asian Wheat Conference. Almaty, June 10–13, 2003. P. 524.
- Schaeffer J.R., Baewa R., Kim J.H. Asinapsis and different types of chromosome pairing in *Triticum* × *Agropyron* derivatives // Agronomy Abstracts. 1970. P. 19.
- Schulz-Schaeffer J.R. An approach toward the development of hybrid intermediate wheatgrass *Agropyron intermedium* (Host) Beauv. // Z. Pflanzenzüchtg. 1972. Bd. 67. S. 202–220.
- Shannon P.R.M., Nicholson A.E., Dunwell J.M., Davies D.R. Effect of anther orientation on microspore callus production in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Plant Cell, Tissue, Organ Cult. 1985. V. 4. № 3. P. 271–280.
- Sharma H.C., Gill B.S. New hybrids between *Agropyron* and wheat. 2. Production, morphology and cytogenetic analysis of F₁ hybrids and backcross derivatives // Theor. Appl. Genet. 1983. V. 66. № 2. P. 111–121.
- Szalay D. The use of wheat–*Agropyron* hybrids in wheat breeding // Buzataracbura hibridek felhasnalosa a buzanemestesben. Agratudmanyi Kzlemenyek, 1971. V. 30. № 1/2. P. 169–178.
- Wienhues A. Substitution von Weizenchromosomen aus verschiedenen homeologen Gruppen durch ein Fremdchromosomen aus *Agropyron intermedium* // Z. Pflanzenzüchtg. 1971. Bd. 65. № 4. S. 307–321.
- Young B.A., Schulz-Schaeffer J. Meiotic studies of 3 generations of backcrosses to the amphydiploid hybrid *Triticum durum* Desf. × *Agropyron intermedium* (Host) Beauv. // Wheat Inf. Serv. 1979. V. 3. № 39. P. 5–9.

**THE GENE POOL OF *AGROPYRON GLAUCUM* AS A SOURCE
FOR INCREASING COMMON WHEAT BIODIVERSITY**

E.P. Razmakhnin

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: eprazmakh@yandex.ru

The review of the literature on wheat grass *Agropyron glaucum*, a perennial cereal valuable for wheat improvement and increasing its biodiversity has been made. Results of long-term research conducted at the Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Science on production of the inbred and androgenic lines of *A. glaucum* and their subsequent study are reported. The information on creation of a genetic collection of *A. glaucum* plants with genetically useful traits is also provided.