

СЕЛЕКЦИЯ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В КАНАДЕ (ОБЗОР)

© 2022 П.Н. Мальчиков, М.Г. Мясникова

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова,
п.г.т. Безенчук, Россия

Статья поступила в редакцию 15.09.2023

В обзоре представлены результаты развития производства и селекции твердой пшеницы в Канаде. В историческом контексте показаны наиболее популярные сорта, дана их характеристика по основным хозяйственным признакам. Приведены подходы, применявшиеся в период научной селекции, начиная с 1928 года – года начала селекционного улучшения твердой пшеницы в Канаде. Основными целями селекции после регистрации в 1963 году первого сорта Stewart 63, были: улучшение признаков урожайности, устойчивости к болезням и прорастанию на корню, концентрация и качество белка, показатели помола (выход крупки), цвет зерна, крупки и макаронных изделий. Постепенно, начиная с конца 60-х годов, приоритетными направлениями становятся признаки качества. В 70-е годы широкое распространение получили сорта Wascana и Wakoona, которые наряду с урожайными преимуществами превосходили прешествующие сорта по качеству клейковины – несли 45 компонент Y-глиадина. Следующие 15 лет (1985-2000гг.) доминировал сорт Kyle, схожий по силе клейковины с Wakoona, но с более высоким содержанием желтого пигмента и лучшими агрономическими свойствами. Затем с 1997 по 2004 гг. было зарегистрировано сорта которые были улучшены по содержанию желтых пигментов (AC Avonlea), качеству клейковины (AC Navigator), качеству клейковины и способности накапливать незначительное количество кадмия (Strongfield), содержанию желтых пигментов и очень значительно по качеству клейковины (Commander). В настоящее время признаки качества, накопление кадмия в зерне строго контролируются при регистрации новых сортов. С 2010 по 2018гг. зарегистрировано 22 новых сорта. Ведутся исследования, направленные на внедрение современных методов маркерной и геномной селекции. Разрабатываются высокопроизводительные методы фенотипирования физиологических признаков для их генотипирования и применения при изучении исходного и селекционного материала.

Ключевые слова: пшеница твердая (*Triticum durum* Desf.), сорт, селекция, генетика, тренд, урожайность, качество, клейковина, желтый пигмент.

DOI: 10.37313/2782-6562-2022-1-3-45-56

ВВЕДЕНИЕ

Твердая пшеница (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum* Desf. Husn., по классификации MacKey J. 2005 года и *Triticum durum* Desf. по классификации Дорофеева В.Ф и др. 1979 года, геном AABB - $2n = 4x = 28$), является ценным видом зерновых культур, возделывается во всем мире на площади около 17 миллионов га с мировым производством 38,1 миллиона тонн в 2019 году [1]. Крупнейшие страны производители приведены в таблице 1. К ним относятся страны Европейского Союза, Канада, Турция, США, Алжир, Мексика, Казахстан, Сирия и Индия [1, 2, 3].

В Канаде твердая пшеница выращивается на площади около 2 миллионов гектаров, что составляет около 25% от общих посевов пшеницы в этой стране. Почти вся канадская твердая пшеница производится в западных прериях провинций Саскачеван, Альберта и Манитоба

Мальчиков Пётр Николаевич, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник.

E-mail: samniiich@mail.ru

Мясникова Марина Геннадьевна, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник.

(рис. 1), с относительно небольшим объёмом посевных площадей и производства в Британской Колумбии и восточной Канаде [4].

Производство твердой пшеницы в западной Канаде резко возросло в 1960-х годах, что было вызвано эпифитотией стеблевой ржавчины на мягкой пшенице. Устойчивость сортов твердой пшеницы к этой болезни была определяющим фактором повышения её конкурентоспособности. Внедрение новых сортов закрепило преимущество твердой пшеницы в этом регионе (рис. 2).

Дальнейшее развитие производства и селекции твердой пшеницы в Канаде происходило под сильным влиянием мирового рынка зерна. Требовалось удовлетворить не только растущие потребности в количестве поставляемого на рынок зерна, но и требования к его качеству.

**НАИБОЛЕЕ ЗНАЧИМЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ
В СЕЛЕКЦИИ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ
В КАНАДЕ В XX ВЕКЕ**

Твердая пшеница была завезена в западную Канаду в конце девятнадцатого века, целенаправленная селекция и гибридизация начались

Таблица 1. Страны лидеры производства твёрдой пшеницы в мире (2010-2019 гг.) по [1, 2, 3]
Table 1. The leading countries of durum wheat production in the world (2010-2019) according to [1, 2, 3]

| Страна | Производство зерна миллионов тонн в среднем за 10 лет |
|-----------|---|
| Канада | 5,2 |
| Италия | 4,3 |
| Турция | 3,7 |
| США | 2,3 |
| Казахстан | 2,2 |
| Сирия | 2,2 |
| Алжир | 2,2 |
| Франция | 1,9 |
| Марокко | 1,8 |
| Греция | 1,1 |
| Испания | 1,0 |
| Тунис | 1,0 |

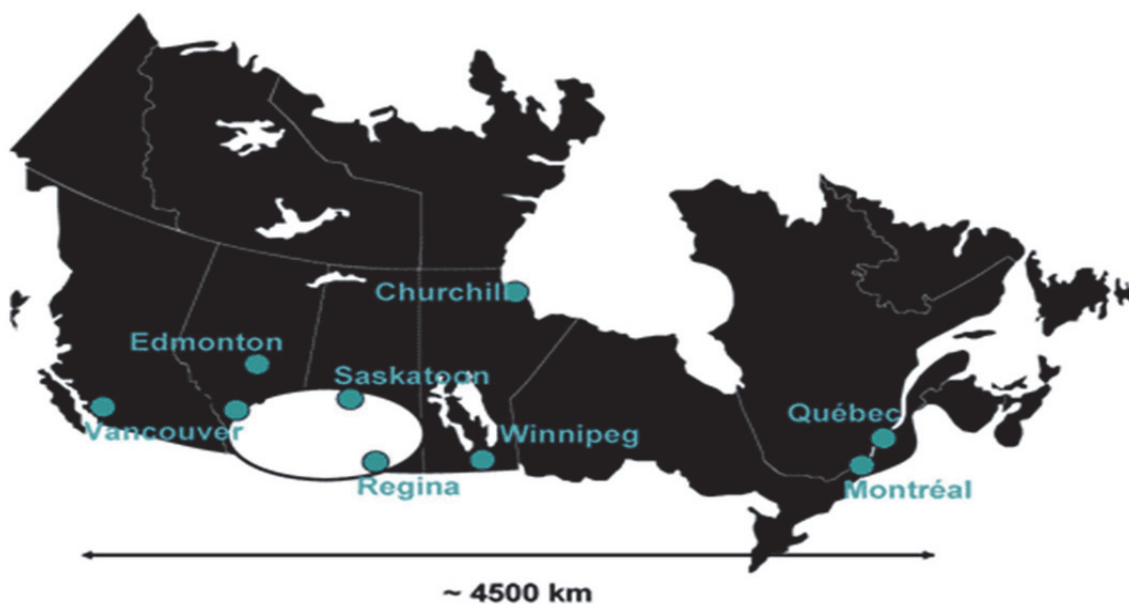


Рис. 1. Южные прерии Канады (обведены кружком) основной регион выращивания твёрдой пшеницы (CWAD), где лето жаркое и сухое (по Dexter, J. E., 2008)

Fig. 1. The southern prairies of Canada (circled) are the main durum wheat growing region (CWAD), where summers are hot and dry (according to Dexter, J. E., 2008).

в 1928 году [6]. Однако первый сорт, выведенный в Канаде, Stewart 63, был выпущен только в 1963 году [5, 6]. Этот сорт по сегодняшним стандартам был низкого качества. Клейковина была слабой, содержание желтого пигмента – низким (в среднем за годы широкого изучения - 4,3

ppm), а текстура макаронных изделий - плохой [5,7]. В тот период производители зерна твёрдой пшеницы Канады получили ясный сигнал от рынка о том, что качество CWAD (канадская западная янтарная пшеница) нуждается в улучшении. Основными требованиями переработ-

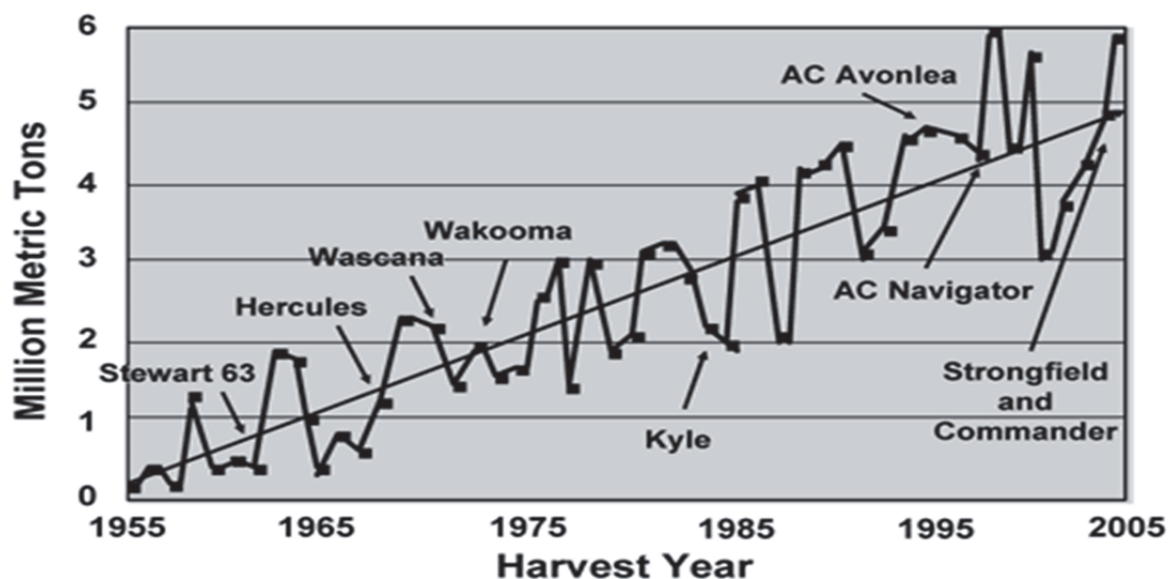


Рис. 2. Производство твердой пшеницы в Канаде с 1955 по 2005 год с указанием даты регистрации важных сортов по [5]

Fig. 2. Durum wheat production in Canada from 1955 to 2005, indicating the date of registration of important varieties by [5]

чиков относились к необходимости повышения содержания желтых пигментов и улучшению качества клейковины при достаточной концентрации белка в зерне. Начиная с 60-х годов XX века сильное влияние на производителей и селекционеров оказывал итальянский рынок, значимый для сбыта канадской твердой пшеницы. Именно итальянские потребители зерна обратили внимание производителей и селекционеров на признаки качества. Они стабильно остаются приоритетными в селекционных программах по улучшению твердой пшеницы. Первые результаты реализации селекционных программ, в которых признаки качества были доминирующими направлениями, появились в конце 60-х начале 70-х годов XX века.

Технология селекции в этот период описана J.M. Clarke et al [8]. Она включала следующие компоненты: улучшение характеристик, связанных с производственными проблемами, такими как урожайность зерна, устойчивость к болезням и устойчивость к прорастанию, а также с качеством конечных продуктов - концентрация и качество белка, показатели помола (выход крупки), цвет зерна, крупки и макаронных изделий. Отбор и тестирование на качество предусматривался начиная с самых ранних поколений и становился более строгим для продвинутых инбредных линий. Отбор в F1 и F2 проводился в тех кроссах, где это уместно, с использованием моноклональных антител для идентификации желательных гамма-глиадинов (γ -45). Зерно, полученное в ходе испытаний урожая в ранних поколениях, начиная с F4, оценивалось по концентрации белка и содержанию пигмента с

помощью отражения в ближнем инфракрасном диапазоне. Качество клейковины определяли с помощью осаждения додецилсульфатом натрия (SDS) и микромиксографа. Перспективные линии, прошедшие испытания на урожайность в нескольких местах, исследовали более длительно при помощи процедур оценки пригодности для производства макаронных изделий. Тесты по качеству на этом этапе включали: выход крупки, содержание золы, цвет зерна, крупки, а также прогноз прочности клейковины по параметрам миксографа и альвеографа. Сорты-кандидаты с качеством, равным или превышающим среднее значение контрольных сортов, предлагались для регистрации после трех лет успешного совместного испытания. От проведения скрещивания до регистрации нового сорта проходило около 10 лет. Эта схема применения методов традиционной селекции применяется в современных селекционных технологиях с включением в них на разных этапах методов маркер-ассоциированной селекции (применение биохимических и молекулярных маркеров) и геномной селекции на основе секвенирования генома и гаплотипной классификации признаков [7].

Первым канадским сортом, который сочетал лучший цвет и более крепкую клейковину, чем Stewart 63, был Hercules, зарегистрированный в 1969 году. Сорты Wascana и Wakooma, были зарегистрированы в 1971 и 1973 годах, соответственно. Они обладали лучшими агрономическими свойствами (урожайность и её стабильность), чем предыдущие сорта CWAD. К концу 70-х годов они занимали более 75% засевавшихся земель в прериях западной Кана-

ды. Улучшенное качество CWAD сделало Канаду предпочтительным поставщиком твердой пшеницы на рынках высокого качества, что привело к ежегодному производству более 2 миллионов тонн зерна в год к концу 70-х годов (рис. 2). Следующий сорт Kyle, схожий по силе клейковины с Wakooma, но с более высоким содержанием желтого пигмента и лучшими агрономическими свойствами, был зарегистрирован в 1984 году [5]. Kyle быстро стал доминирующим сортом - на его долю приходилось в конце 80-х и на протяжении всех 90-х годов более 50% посевных площадей в прериях западной Канады. К середине 1990-х годов среднегодовое производство превысило четыре миллиона тонн (рис. 2). Внедрение высокотемпературной (НТ) сушки (от 60 °С до 80 °С) и сверхвысокотемпературной (УНТ) сушки (от 80 °С до 110 °С) макаронных изделий [9] повлияло на требования к качеству твердой пшеницы в последние годы. При сушке методом НТ и УНТ из сырья среднего качества получаются макароны приемлемого или даже превосходного качества [10]. Сушка НТ и УНТ также может улучшить цвет макаронных изделий, но необходимо при этом свести к минимуму неферментативные реакции потемнения Майяра [11]. В этот же период установлено, что влияние (эффекты) сильной клейковины при НТ и УНТ на кулинарные качества макарон меньше, чем при низкотемпературной (ЛТ) сушке макаронных изделий, где влияние силы клейковины значительно более существенно [12]. Тем не менее, прочность клейковины остается важной характеристикой твердой пшеницы и является признаком, обеспечивающим технологичность изготовления (приготовление теста, экструзия) макаронных изделий. В этот же период для оценки качества клейковины широко используются параметр - индекс клейковины (глутена) [13] и физические характеристики тестируемые по параметрам миксографа и альвеографа [14, 15]. Крупным прорывом в селекции твердой пшеницы стало открытие при разделении электрофорезом двух белков γ -глиадина, обозначенных 42 и 45, которые являются маркерами слабой и сильной клейковины соответственно [16]. Stewart 63 и Wascana являются генотипами γ -глиадина 42. Hercules, Wakooma и все сорта CWAD, зарегистрированные после Wakooma, относятся к генотипам γ -глиадина 45. В настоящее время известно, что фактической причиной сильной клейковины генотипов γ -глиадина 45 является специфическая группа субъединиц глутенина с низкой молекулярной массой (LMW), обозначенных как LMW-2 [17]. Генотипы твердой пшеницы LMW-2 имеют широкий диапазон прочности клейковины, но они всегда более технологичны при производстве макарон, чем генотипы LMW-1 (γ -лиадин 42). Эти различия являются достаточно убедительными [18].

Однако доказательств того, что генотипы, несущие LMW-2 с более прочной клейковиной всегда обеспечивают более высокое качество макаронных изделий, чем генотипы LMW-1 с более слабой клейковиной нет [19]. Современные сорта CWAD демонстрируют сопоставимые кулинарные качества, несмотря на широкий диапазон качества клейковины (табл. 2).

Несмотря на это, чтобы удовлетворить некоторых международных потребителей, в середине 90-х годов было принято решение увеличить прочность клейковины, содержание желтых пигментов и белка в зерне канадских сортов твердой пшеницы. По отношению к качеству клейковины, как это было приведено выше, это связано с более высоким уровнем технологичности сильной клейковины на стадиях замеса теста и экструзии макаронных изделий. В 1997 году был зарегистрирован сорт AC Avonlea, который имеет клейковину, аналогичную Kyle, но улучшен по содержанию белка и имеет повышенную концентрацию желтых пигментов в зерне и макаронах. Этот сорт быстро стал самым популярным сортом на западе Канады благодаря не только качественным показателям, но и превосходным агрономическим признакам. Следующий этап селекции был ориентирован на создание селекционного материала с прочной клейковиной. Все сорта CWAD, зарегистрированные с 1997 года, имеют значительно более сильную клейковину, чем AC Avonlea. Для этого в качестве стандартов при регистрации сортов стали использовать с 1997 года сорта AC Navigator и AC Pathfinder. Эти сорта имели гораздо более сильную клейковину, чем предыдущие, поэтому были идентифицированы как «особо крепкие» CWAD. AC Navigator, кроме формирования сильной клейковины, накапливал значительно большее количество желтого пигмента, чем предыдущие сорта. Более высокое содержание пигмента и более высокий выход крупки способствовали расширению посевов этого сорта, которые значительно превысили одновременно зарегистрированного с ним AC Pathfinder [5]. В связи с этим в 2001 году регистрация AC Navigator была продлена, а регистрация AC Pathfinder была отозвана. AC Navigator продавался исключительно с сохранением идентичности, чтобы использовать свои преимущества до 2005 года, когда ему была предоставлена полная регистрация, позволяющая смешивать его при изготовлении макаронных изделий с другими сортами CWAD. В 2004 году был зарегистрирован сорт AC Commander с исключительно сильной клейковиной и содержанием желтого пигмента, аналогичного AC Navigator (табл.2).

Проблемой безопасности пищевых продуктов, которая повлияла на канадскую программу селекции твердой пшеницы, является уровень содержания тяжелого металла кадмия в зер-

Таблица 2. Некоторые свойства сортов твердой пшеницы, реализованных канадской программой к 2005 году [по 5]
Table 2. Some properties of durum wheat varieties implemented by the Canadian program by 2005 [by 5]

| Свойства | Сорта | | | |
|---|------------|--------------|-------------|-----------|
| Определенные на зерне: | AC Avonlea | AC Navigator | Strongfield | Commander |
| Белок, % | 14,6 | 13,8 | 14,8 | 13,7 |
| Кадмий, % | 0,167 | 0,213 | 0,073 | 0,248 |
| Определенные в семолине: | | | | |
| Желтый пигмент, ppm | 8,3 | 9,5 | 8,8 | 9,8 |
| Индекс клейковины (глютена), % | 34,0 | 74,0 | 71,0 | 94,0 |
| Параметры альвеографа: | | | | |
| P/L | 0,58 | 1,52 | 1,04 | 1,68 |
| W,J*10 ⁴ | 147,0 | 276,0 | 230,0 | 363,0 |
| Прочность спагетти, высушенных при 90 °C | | | | |
| При оптимальном времени варки, гр. | 1185,0 | 1125,0 | 1238,0 | 1138,0 |
| При переварке, гр. | 783,0 | 794,0 | 805,0 | 808,0 |

не. Кодекс Alimentarius предложил максимальный уровень 200 мг / кг в пшенице. Было обнаружено, что большинство линий CWAD имеют высокий уровень кадмия. Экспортные поставки CWAD соответствовали международным ограничениям, но для выполнения требований необходимо было проводить мониторинг всех партий зерна. Поэтому снижение уровня кадмия в твердой пшенице стало основной задачей канадской селекции. Кадмий в твердой пшенице контролируется одним доминантным геном Cdu [20]. Низкий уровень кадмия хорошо наследуется, аллель, контролирующий этот процесс, снижает уровень кадмия примерно на 50% без существенного влияния на продукционные процессы, адаптивность и качество. К 2005 году все перспективные линии в канадской программе селекции твердой пшеницы имели аллель, контролирующий низкое содержание кадмия. Для регистрации сортов твердой пшеницы в настоящее время Накопление этого элемента в зерне сортами твердой пшеницы в настоящее время строго контролируется при их регистра-

ции. Крупным достижением является регистрация в 2004 году сорта Strongfield с низким содержанием кадмия и сильной клейковиной (табл. 2). Strongfield, обладая выдающимися агрономическими показателями, стал к 2007 году ведущим сортом CWAD, поэтому уровень кадмия в экспорте больше не является проблемой [6].

ДОСТИГНУТЫЕ ТЕМПЫ СЕЛЕКЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ УЛУЧШЕНИЯ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В XXI ВЕКЕ

За последнее десятилетие возросло количество новых сортов, введенных в производство, что связано со значительным увеличением финансирования селекционных программ, особенно со стороны фермеров. Это также является следствием правильного определения стратегических целей селекции - генетическое повышение урожайности при минимальных отклонениях от стандартов по концентрации белка в зерне, жесткий контроль при регистрации сортов всех признаков качества зерна, создание сортов с

низким накоплением кадмия в зерне, повышение питательной ценности зерна (накопление железа, цинка, каротиноидных пигментов, снижение концентрации фитиновых соединений), устойчивость к патогенам (все виды ржавчины, пятнистости листьев, фузариоз колоса), устойчивость к вредителям (хлебный пилильщик, пшеничный комарик). Современные достижения по этим направлениям в селекции твердой пшеницы в сравнении с сортом Strongfield представлены в табл. 3. [7].

С 1963 по 2017 год коэффициент генетического прироста урожайности твердой пшеницы в Канаде в среднем составлял 0,63% (приблизительно 21,5 кг га⁻¹) в год (рис. 3) [21].

Близкие к этим цифры, характеризующие темпы генетического улучшения урожайности получены в других странах. Де Вита и др. [22] сообщили о темпах увеличении урожайности твердой пшеницы в процессе селекции в Италии с 1900 по 1990 год в пределах 19,9 кг/га в год⁻¹, что соответствует 0,70%. Ройо и др. [23] показали темпы прироста в историческом наборе итальянских и испанских сортов твердой пшеницы от 0,36 до 0,44% в год. Исследование темпов прироста в Испании за более поздний период (1980-2009) показало аналогичный прирост - 0,44% в год вплоть до 2003 года, с небольшими изменениями после этого [24]. Снижение темпов прироста генетической урожайности, а тем более их сокращение в 2 раза по отношению к достигнутым, опасно для запланированной позиции увеличения производства зерна к 2050 году, необходимое для удовлетворения потребностей растущего населения [21]. Для сохранения скорости селекции и реализации

запланированного уровня продукционных возможностей пшеницы необходимо обоснование наиболее значимых приоритетов в селекции. Ретроспективные исследования факторов, лежащих в основе генетического улучшения урожайности зерна по регионам мира, выявили ключевые признаки. Например, повышенный индекс урожайности (отношение массы зерна к общей биомассе растений) способствовал повышению урожайности сортов твердой пшеницы в Италии [22] и мягкой пшеницы в Бразилии [25]. Во многом это связано с внедрением генов редукции высоты растений (Rht) и появлением полукарликовых сортов, которые в настоящее время выращиваются во многих странах, хотя в районе равнин Северной Америки в меньшей степени, особенно в случае твердой пшеницы. Предполагается, что будущее увеличение индекса урожая маловероятно, поскольку дальнейшее сокращение длины соломины нецелесообразно из-за проблем с механической уборкой урожая и адаптационными свойствами в периоды действия стрессовых факторов. Повышение урожайности должно происходить за счет увеличения общей биомассы в сочетании с устойчивостью к полеганию. Накоплен значительный материал возможных целей селекции на потенциал урожайности и методов отбора для их реализации [26]. Увеличение урожайности с течением времени наряду с отбором по индексу урожайности и целенаправленного снижения высоты, было связано с улучшением физиологических процессов растений, в частности проводимости устьиц, что снижает температуру полога листьев, сокращает период полуденной депрессии фотосинтеза и в целом положитель-

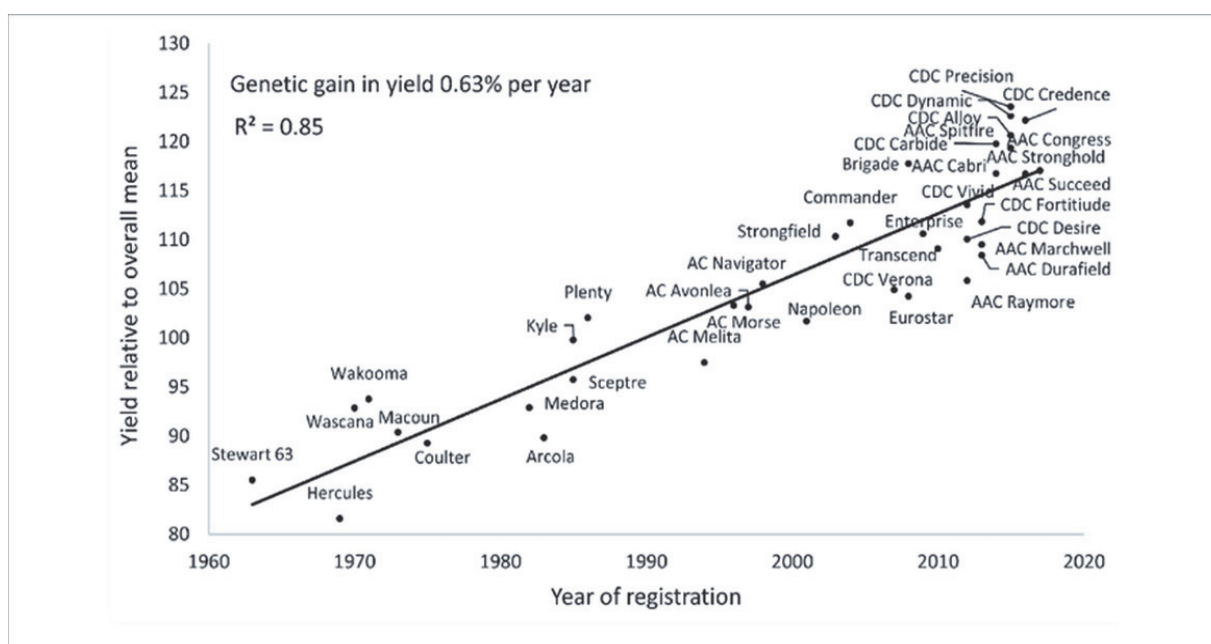


Рис. 3. Генетический прирост урожайности твердой пшеницы с 1963 по 2017 год в Канаде [по 21]
 Fig. 3. Genetic increase in durum wheat yield from 1963 to 2017 in Canada [by 21]

Таблица 3. Сорты CWAD (западная канадская янтарная пшеница дурум), зарегистрированные в Канаде с 2010 года в сравнении с сортом Strongfield – по урожайности в % от уровня стандарта, по белку – отклонение от стандарта, перечислены ключевые полезные признаки и приведен год регистрации по [7]

Table 3. CWAD varieties (Western Canadian amber durum wheat) registered in Canada since 2010 in comparison with the Strongfield variety – by yield in % of the standard level, by protein – deviation from the standard, key useful traits are listed and the year of registration is given according to [7]

| Name | Yield, % Strongfield | Protein dev Strongfield, % | Key traits | Year |
|----------------|----------------------|----------------------------|---|------|
| Transcend2 | 3,1 | -0,3 | improved FHB resistance ³ grade protection | 2010 |
| CDC Desire | 1,0 | -0,2 | high grain pigment | 2012 |
| CDC Vivid | 3,0 | -0,3 | high grain pigment, strong straw | 2012 |
| AAC Current | 1,0 | 0,0 | high test weight | 2012 |
| AAC Raymore | -5,0 | 0,2 | solid stem, resistant to sawfly | 2012 |
| CDC Fortitude | 4,0 | -0,2 | solid stem, resistant to sawfly | 2013 |
| AAC Durafielt | 2,0 | -0,2 | semolina yield | 2013 |
| AAC Narchwelt | -1,0 | -0,1 | midge tolerant | 2013 |
| CDC Carbide VD | 7,0 | -0,2 | midge tolerant | 2014 |
| FFC Carbi | 5,0 | -0,3 | solid stem, resistant to sawfly | 2014 |
| AAC Spitfire | 9,0 | -0,5 | high yellow pigment, strong straw | 2014 |
| CDC Precision | 10,0 | -0,6 | high test weight | 2015 |
| CDC Dynamic | 7,0 | 0,0 | high test weight | 2015 |
| CDC Alloy | 10,0 | -0,4 | high test weight | 2015 |
| AAC Congress | 9,0 | -0,5 | semolina yield | 2015 |
| CDC Credence | 6,0 | -0,7 | improved FHB resistance ³ | 2016 |
| AAC Stronghold | 4,0 | -0,4 | very strong straw, solid stem, resistant to sawfly | 2016 |
| DT5876 | 8,0 | -0,5 | | 2017 |
| AAC Succeed VB | 4,0 | -0,1 | midge tolerant | 2017 |
| DT591 | 6,1 | -0,2 | imidazolinone tolerance | 2018 |
| DT878 | 9,5 | -0,2 | solid stem, resistant to sawfly | 2018 |
| DT881 | 9,9 | -0,3 | strong straw | 2018 |

но влияет на интенсивность фотосинтеза [22, 25, 27] и связанные с ними признаки - содержание хлорофилла в листьях и продолжительность их фотосинтетической активности [25]. Манипулирование факторами, связанными с эффективностью фотосинтеза, может внести значительный вклад в повышение урожайности в будущем, но вероятность успеха и время необходимое для его достижения в русле методов традиционной селекции весьма неопределенны [28]. До настоящего времени физиологические признаки улучшались косвенно посредством отбора по урожайности зерна, поскольку прямое измерение таких признаков было ограничено технологией, доступной для их измерения. В тоже время, полученные результаты исследований, отчетливо показали, что совместный отбор по физиологическим признакам и урожайности может максимально ускорить генетический прогресс. Доступность новых инструментов высокопроизводительного фенотипирования, связанного с наземными или воздушными платформами для измерения физиологических параметров ценоза, стимулирует новый интерес к оценке характеристик полога сельскохозяйственных культур, таких как транспирация, содержание хлорофилла и площадь листьев, в дополнение к полевым и фенологическим оценкам растений [29]. Теперь это можно сделать в масштабах, необходимых для программ практической селекции [30]. Объединение данных масштабного фенотипирования физиологических признаков с геномным отбором, ставшим возможным благодаря технологиям нового поколения секвенирования и генотипирования с применением молекулярных маркеров SNP, может способствовать увеличению скорости генетического прироста по сравнению с традиционными подходами в селекции [31, 32]. Устойчивость к болезням продолжает оставаться основным фактором поддержания или улучшения урожайности твердой пшеницы. Листовая ржавчина, желтая или полосатая ржавчина и стеблевая ржавчина являются глобально важными биотическими факторами, лимитирующими производство пшеницы [33]. Другие болезни листьев особенно вредоносных на твердой пшенице, - коричневая пятнистость (вызываемая *Pyrenophora tritici-repentis*), пятнистость *Stagonospora nodorum* и пятнистость *Septoria tritici*, также значительно ограничивают урожайность. Вредоносность этих патогенов можно значительно уменьшить за счет внедрения генетически устойчивых сортов. Например, Фернандес и др. [34] продемонстрировали, что уменьшение симптомов пятнистости листьев, вызываемых *Pyrenophora tritici-repentis* на 16% увеличило урожай зерна сортов твердой пшеницы на 17%. Фузариоз колоса (ФНВ) является основным заболеванием твердой пшеницы, способным вызвать снижение урожайности

и потерю товарности зараженного зерна. Как генетическая устойчивость, так и управление посевами могут смягчить последствия и способствовать постепенному увеличению потенциальной урожайности [21]. В тоже время своеобразным «фундаментом» к достижению генетического прироста урожайности зерна по-прежнему является наличие соответствующей генетической вариативности в исходном материале. Прошлый успех в значительной степени основан на рекомбинации аллелей, идентифицированных в исходном материале. В настоящее время этот процесс поддерживается возможностями идентификации ценных аллелей в коллекционных наборах достижениями в области геномной селекции [35,36] и высокопроизводительного фенотипирования [37]. Методы MAS и геномной селекции также широко применяются в селекции на увеличение содержания желтого пигмента и улучшения качества клейковины [7].

Ведутся работы по созданию технологии селекции гибридной пшеницы с указанием гибридов с урожайностью на 10% большей, чем у среднего родительского значения - это еще один подход к улучшению твердой пшеницы [38]. Однако внедрение гибридной пшеницы сдерживается отсутствием эффективной системы контроля опыления при производстве гибридных семян.

Таким образом, реальный прогресс требует вливания нового генетического разнообразия в программы селекции. Это может быть сделано путем включения в селекционный процесс ещё не изученных местных сортов (ландрасов) и диких, родственных видов, при этом потребуются стратегии, позволяющие минимизировать влияние нежелательных признаков из-за генетического сцепления. Интрогрессии от диких видов успешно использовались для повышения устойчивости к болезням, хотя обычно это требовало многих циклов возвратных скрещиваний и отбора. Новые геномные технологии могут повысить эффективность интрогрессии и сократить время до выхода сорта [39], особенно в сочетании с подходами к ускорению процессов репродукции гибридных поколений [40]. Также с целью ускорения создания новых сортов ведутся довольно масштабные работы по редактированию генома. Это многообещающая технология, которая позволит точно генерировать новые аллельные варианты для использования в селекции. Было продемонстрировано, что применение наиболее эффективной технологии редактирования CRISPR/Cas9 (расположенные регулярными кластерами короткие палиндромные повторы нуклеотидов с регулярным разрывами в виде спейсеров) позволило увеличить размер зерна твердой и мягкой пшеницы [41]. Система CRISPR/Cas9 требует точного определения желательного аллеля для его изменения или

нокаутирования, что, в свою очередь, требует точной последовательности аннотации генома – процесса идентификации функциональных элементов генома за вычетом нуклеотидных кластеров, выделяемых при секвенировании генома, с неизвестной функцией. Предполагается, что аннотация геномов образцов дикой (*Triticum dicoccoides*) и сортов твердой пшеницы поможет в этом процессе [42,43]. Однако рутинное применение редактирования генов требует обширных исследований, чтобы связать аннотацию генов с фенотипической функцией [44]. Развитие тесного международного сотрудничества в течение последнего десятилетия, – «Инициатива по пшенице 2» и связанные с ней проекты, такие как проект генома пшеницы, значительно расширили понимание структуры генома пшеницы. Это знание прокладывает путь для будущих исследований, которые свяжут гены с фенотипической функцией и позволят более точно определить кластерную организацию генома. В частности, Маккаферри и др. [43] недавно продемонстрировали связь признака «концентрация кадмия в зерне» с признаками продуктивности и концентрацией макроэлементов. Предполагается, что процесс понимания мультигенных (количественных) признаков, таких как урожайность зерна, будет усложняться, но в конечном счете будет носить более точный характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Agriculture and Agri-Food Canada. Canada: Outlook for Principal Field Crops. 19 July 2019. Available online: <http://www.agr.gc.ca/eng/industry-markets-and-trade/canadian-agri-food-sector-intelligence/crops/reports-and-statistics-data-for-canadian-principal-field-crops/?id=1378743094676> (accessed on 26 September 2019).
2. EUROSTAT. Available online: <https://ec.europa.eu/eurostat/data/database> (accessed on 27 September 2019).
3. United States Department of Agriculture. Wheat Data. Available online: <http://www.ers.usda.gov/data-products/wheat-data.aspx> (accessed on 26 September 2019).
4. McCallum B.D., and DePauw R.M. A review of wheat cultivars grown in the Canadian prairies // *Can. J. Plant Sci.* 2008. 88. P.649–677. doi: 10.4141/CJPS 07159.
5. Dexter J.E. Presented at Bosphorus ICC (International Cereal Congress) International conference in Istanbul. Turkey. April 24–27. 2008.
6. Clarke J.M., Clarke F.R. and Pozniak C.J. Forty-six years of genetic improvement in Canadian durum wheat cultivars // *Can. J. Plant Sci.* 2010. 90. P. 791–801. doi: 10.4141/cjps10091.
7. N'Diaye A., Haile J.K., Nilsen K.T., Walkowiak S., Ruan Y., Singh A.K., Clarke F.R., Clarke J.M and Pozniak C.J. Haplotype Loci Under Selection in Canadian Durum Wheat Germplasm Over 60 Years of Breeding: Association With Grain Yield, Quality Traits, Protein Loss, and Plant Height // *Front. Plant Sci.* 2018. 9:1589. doi: 10.3389/fpls.2018.01589.
8. Clarke M., Marchylo B.A., Kovacs M.I.P., Noll J.S., McCaig T.N., Howes N.K. Breeding durum wheat for pasta quality in Canada // *Euphytica.* 1998. T.100. P.163–170. DOI: 10.1023/A:1018313603344.
9. Pollini C.M. 1996 - THT technology in the modern industrial pasta drying process. In: *Pasta and Noodle Technology*, JE Kruger, RR Matsuo and JW. Dick, eds // American Association of Cereal Chemists. St. Paul MN.1996. P.59-74.
10. Malcolmson L.J, Matsuo R.R and Balshaw R. Textural optimization of spaghetti using response surface methodology: Effects of drying temperature and durum protein level // *Cereal Chemistry.* 1993. 70:417-423.
11. Dexter J.E, Tkachuk R and Matsuo R.R. Amino acid composition of spaghetti: Effect of drying conditions on total and available lysine // *Journal of Food Science.* 1984. 49:225-228.
12. D'Egidio M.G, Mariani B.M and Novaro P. Chemical and technological variables and their relationships: A predictive equation for pasta cooking quality // *Cereal Chemistry.*1990. 67:275-281.
13. Cubadda R, Carcea M and Pasqui L. Suitability of the gluten index test for assessing gluten strength in durum wheat and semolina // *Cereal Foods World.* 1992. 37:866-869.
14. Dick J.W and Youngs V.L. 1988 - Evaluation of durum wheat, semolina, and pasta in the United States. In: *Durum Wheat: Chemistry and Technology*; G. Fabriani and C. Lintas, eds // American Association of Cereal Chemists, St. Paul M.N. P. 237-248;
15. D'Egidio M.G, Mariani B.M and Novaro P. Chemical and technological variables and their relationships: A predictive equation for pasta cooking quality // *Cereal Chemistry.* 1990. 67:275-281.
16. Damidaux R., Autran J.C., Grignac P and Feillet P. Mise en évidence de relations applicable en sélection entre électrophorégramme des gliadines et les propriétés viscoélastiques du gluten du *Triticum durum* Desf. // *C.R. Acad. Sc. Paris, Série D.* 1978. 287:701-704.
17. Pogna N., Lafiandra D., Feillet P and Autran J.C. Evidence for a direct causal effect of low molecular weight subunits of glutenins on gluten viscoelasticity in durum wheats // *Journal of Cereal Science.* 1988. 7:211-214.
18. Kosmolak F.G., Dexter J.E., Matsuo R.R., Leisle D and Marchylo B.A. A relationship between durum wheat quality and gliadin electrophoregrams // *Canadian Journal of Plant Science.* 1980. 60:427-432.
19. Marchylo B.A., Dexter J.E., Clarke F.N., Clarke J.M and Preston K.R. Relationships among bread-making quality, gluten strength, physical dough properties, and pasta cooking quality for some Canadian durum wheat genotypes // *Canadian Journal of Plant Science.* 2001. 81: 611-620.
20. Clarke J.M., Leisle D., DePauw R.M and Thiessen L.L. Inheritance of cadmium concentration in five durum

- wheat crosses // Plant Science. 1997. 37:1722-1726.
21. Beres B.L., Rahmani E., Clarke J.M., Grassini P., Pozniak C.J., Geddes C.M., Porker K.D., May W.E and Ransom J.K. A Systematic Review of Durum Wheat: Enhancing Production Systems by Exploring Genotype, Environment, and Management (G × E × M) Synergies // Front. Plant Sci. 2020. 11:568657. doi: 10.3389/fpls.2020.568657.
 22. De Vita P., Nicosia O. L. D., Nigro F., Platani C., Riefolo C., Di Fonzo N. et al. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century // Eur. J. Agron. 2007. 26, 39–53. doi: 10.1016/j.eja.2006.08.009.
 23. Royo C., Álvaro F., Martos V., Ramdani A., Isidro J., Villegas D. et al. Genetic changes in durum wheat yield components and associated traits in Italian and Spanish varieties during the 20th century. Euphytica. 2007. 155. 259–270. doi: 10.1007/s10681-006-9327-9 2007.
 24. Chairi F., Vergara-Diaz O., Vatter T., Aparicio N., Nieto-Taladriz M. T., Kefauver S. C. et al. Post-green revolution genetic advance in durum wheat: the case of Spain. Field Crops Res. 2018. 228. 158–169. doi: 10.1016/j.fcr.2018. 09.003.
 25. Beche E., Benin G., Da Silva C. L., Munaro L. B. and Marchese J. A. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century. Eur. J. Agron. 2014. 61. 49–59. doi: 10.1016/j.eja.2014.08.005.
 26. Fischer R. and Rebetzke G. Indirect selection for potential yield in early generation, spaced plantings of wheat and other small-grain cereals: a review. Crop Pasture Sci. 2018. 69, 439–459. doi: 10.1071/cp17409.
 27. Fischer R. A., Rees D., Sayre K. D., Lu Z. M., Condon A. G. and Larque Saavedra A. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. Crop Sci. 1998. 38, 1467–1475. doi: 10.2135/cropsci1998.0011183x003800060011x;
 28. Martin A. J. P., Reynolds M., Salvucci M. E., Raines C., Andralojc P. J., Zhu X.G., et al. (2011). Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. J. Exp. Bot. 2011. 62. 453–467. doi: 10.1093/jxb/erq304.
 29. White J. W., Andrade-Sanchez P., Gore M. A., Bronson K. F., Coffelt T. A., Conley M. M., et al. Field-based phenomics for plant genetics research. Field Crops Res. 2012.133, 101–112. doi: 10.1016/j.fcr.2012.04.003.
 30. Araus J. L and Cairns J. E. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. Trends Plant Sci. 2014. 19, 52–61. doi: 10.1016/j.tplants.2013. 09.008.
 31. Rutkoski J., Poland J., Mondal S., Autrique E., Pérez L. G., Crossa J. et al. Canopy temperature and vegetation indices from high-throughput phenotyping improve accuracy of pedigree and genomic selection for grain yield in wheat. G36. 2016. 2799–2808. doi: 10.1534/g3.116.032888;
 32. Crain, J., Mondal, S., Rutkoski, J., Singh, R. P., and Poland, J. Combining high-throughput phenotyping and genomic information to increase prediction and selection accuracy in wheat breeding. Plant Genome. 2018. 11. 1–14. doi: 10.3835/plantgenome2017.05.0043.
 33. Eversmeyer M. G. and Kramer C. L. Epidemiology of wheat leaf and stem rust in the central Great Plains of the USA. Annu. Rev. Phytopathol. 2000. 38. 491–513. doi: 10.1146/annurev.phyto.38.1.491.
 34. Fernandez M. R., Clarke F. R., Knox R. E., Clarke J. M. and Singh A. K. Quantification of effects of leaf spotting diseases on grain yield and market quality of durum wheat using near-isogenic lines. Can. J. Plant Pathol. 2010. 32, 177–187. doi: 10.1080/07060661003740025).
 35. Haile J.K., N'Diaye A., Clarke F., Clarke J., Knox R., Rutkoski J., et al. Genomic selection for grain yield and quality traits in durum wheat. Mol. Breed. 2018. 38:75.
 36. Montesinos-López O. A., Montesinos-López A., Tuberosa R., Maccaferri M., Sciara G., Ammar K., et al. Multi-trait, multi-environment genomic prediction of durum wheat with genomic best linear unbiased predictor and deep learning methods. Front. Plant Sci. 2019. 10:1311. doi: 10.3389/fpls.2019.01311.
 37. Condorelli G. E., Maccaferri M., Newcomb M., Andrade-Sanchez P., White J. W., French A.N., et al. Comparative aerial and ground based high throughput phenotyping for the genetic dissection of NDVI as a proxy for drought adaptive traits in durum wheat. Front. Plant Sci. 2018. 9:893. doi: 10.3389/fpls.2018.00893.
 38. Gowda M., Kling C., Würschum T., Liu W., Maurer H. P., Hahn V., et al. Hybrid breeding in durum wheat: Heterosis and combining ability. Crop Sci. 2010. 50, 2224–2230. doi: 10.2135/cropsci2009.10.0637).
 39. Dempewolf H., Baute G., Anderson J., Kilian B., Smith C. and Guarino L. Past and future use of wild relatives in crop breeding. Crop Sci. 2017. 57. 1070–1082. doi: 10.2135/cropsci2016.10.0885.
 40. Alahmad S., El Hassouni K., Bassi F. M., Dinglasan E., Youssef C., Quarry G., et al. A major root architecture QTL responding to water limitation in durum wheat. Front. Plant Sci. 2019. 10:436. doi: 10.3389/fpls.2019.00436.
 41. Zhang Y., Liang Z., Zong Y., Wang Y., Liu J., Chen K., et al. Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA. Nat. Commun. 2016. 7:12617.
 42. Ayni R., Nave M., Barad O., Baruch K., Twardziok S. O., Gundlach H., et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. Science. 2017. 357, 93–97.
 43. Maccaferri M., Harris N. S., Twardziok S. O., Pasam R. K., Gundlach H., Spannagl M., et al. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets. Nat. Genet. 2019. 51, 885–895.
 44. Barabaschi D., Tondelli A., Desiderio F., Volante A., Vaccino P., Valè, G., et al. Next generation breeding. Plant Sci. 2016. 242. P. 3–13.

DURUM WHEAT BREEDING IN CANADA (REVIEW)

© 2022 P.N. Malchikov, M.G. Myasnikova

Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Samara Scientific Research Agriculture Institute named after N.M. Tulaykov, Bezenchuk, Russia

The review presents the results of the development of durum wheat production and breeding in Canada. In the historical context, the most popular varieties are shown, their characteristics according to the main economic characteristics are given. The approaches used during the period of scientific breeding, since 1928 – the year of the beginning of the breeding improvement of durum wheat in Canada, are given. The main objectives of breeding after the registration of the first Stewart 63 variety in 1963 were: improvement of yield characteristics, resistance to diseases and germination at the root, concentration and quality of protein, grinding indicators (yield of semolina), color of grain, semolina and pasta. Gradually, starting from the end of the 60s, the priority direction are the traits of quality. In the 70s, the Wascana and Wakooma varieties became widespread, which, along with the yield advantages, surpassed the existing varieties in terms of gluten quality - they carried the 45 component of Y-gliadin. For the next 15 years (1985-2000), the Kyle variety dominated, similar in gluten strength to Wakooma, but with a higher content of yellow pigment and better agronomic properties. Then, from 1997 to 2004, varieties were registered that were improved in the content of yellow pigments (AC Avonlea), the quality of gluten (AC Navigator), the quality of gluten and the ability to accumulate a small amount of cadmium (Strongfield), the content of yellow pigments and very significantly in the quality of gluten (Commander). Currently, the quality traits, the accumulation of cadmium in grain are strictly controlled when registering new varieties. From 2010 to 2018, 22 new varieties were registered. Research is underway aimed at introducing modern methods of marker and genomic selection. High-performance methods of phenotyping physiological traits are being developed for their genotyping and application in the study of source and breeding material.

Keywords: durum wheat (*Triticum durum* Desf.), variety, breeding, genetics, trend, yield, quality, gluten, yellow pigment.

DOI: 10.37313/2782-6562-2022-1-3-45-56

REFERENCE

1. Agriculture and Agri-Food Canada. Canada: Outlook for Principal Field Crops. 19 July 2019. Available online: <http://www.agr.gc.ca/eng/industry-markets-and-trade/canadian-agri-food-sector-intelligence/crops-reports-and-statistics-data-for-canadian-principal-field-crops/?id=1378743094676> (accessed on 26 September 2019).
2. EUROSTAT. Available online: <https://ec.europa.eu/eurostat/data/database> (accessed on 27 September 2019).
3. United States Department of Agriculture. Wheat Data. Available online: <http://www.ers.usda.gov/data-products/wheat-data.aspx> (accessed on 26 September 2019).
4. McCallum B. D., and DePauw R. M. A review of wheat cultivars grown in the Canadian prairies // *Can. J. Plant Sci.* 2008. 88. P.649–677. doi: 10.4141/CJPS 07159.
5. Dexter J. E. Presented at Bosphorus ICC (International Cereal Congress) International conference in Istanbul. Turkey. April 24–27. 2008.
6. Clarke J.M., Clarke F.R. and Pozniak C.J. Forty-six years of genetic improvement in Canadian durum wheat cultivars // *Can. J. Plant Sci.* 2010. 90. P. 791–801. doi: 10.4141/cjps10091.
7. N'Diaye A., Haile J.K., Nilsen K.T., Walkowiak S., Ruan Y., Singh A.K., Clarke F.R., Clarke J.M and Pozniak C.J. Haplotype Loci Under Selection in Canadian Durum Wheat Germplasm Over 60 Years of Breeding: Association With Grain Yield, Quality Traits, Protein Loss, and Plant Height // *Front. Plant Sci.* 2018. 9:1589. doi: 10.3389/fpls.2018.01589.
8. Clarke M., Marchylo B.A., Kovacs M.I.P., Noll J.S., McCaig T.N., Howes N.K. Breeding durum wheat for pasta quality in Canada // *Euphytica.* 1998. T.100. P.163–170. DOI: 10.1023/A:1018313603344.
9. Pollini C.M. 1996 - THT technology in the modern industrial pasta drying process. In: *Pasta and Noodle Technology*, JE Kruger, RR Matsuo and JW. Dick, eds // American Association of Cereal Chemists. St. Paul MN.1996. P.59-74.
10. Malcolmson L.J, Matsuo R.R and Balshaw R. Textural optimization of spaghetti using response surface methodology: Effects of drying temperature and durum protein level // *Cereal Chemistry.* 1993. 70:417-423.
11. Dexter J.E, Tkachuk R and Matsuo R.R. Amino acid composition of spaghetti: Effect of drying conditions on total and available lysine // *Journal of Food Science.* 1984. 49:225-228.
12. D'Egidio M.G, Mariani B.M and Novaro P. Chemical and technological variables and their relationships: A predictive equation for pasta cooking quality // *Cereal Chemistry.*1990. 67:275-281.
13. Cubadda R, Carcea M and Pasqui L. Suitability of the gluten index test for assessing gluten strength in durum wheat and semolina // *Cereal Foods World.* 1992. 37:866-869.
14. Dick J.W and Youngs V.L. 1988 - Evaluation of durum wheat, semolina, and pasta in the United States. In: *Durum Wheat: Chemistry and Technology*; G. Fabriani and C. Lintas, eds // American Association of Cereal Chemists, St. Paul M.N. P. 237-248;
15. D'Egidio M.G, Mariani B.M and Novaro P. Chemical and technological variables and their relationships: A predictive equation for pasta cooking quality // *Cereal Chemistry.* 1990. 67:275-281.
16. Damidaux R., Autran J.C., Grignac P and Feillet P. Mise en évidence de relations applicable en sélection entre électrophorégramme des gliadines et les propriétés viscoélastiques du gluten du *Triticum durum* Desf. // *C.R. Acad. Sc. Paris, Série D.* 1978. 287:701-704.
17. Pogna N., Lafiandra D., Feillet P and Autran J.C. Evidence for a direct causal effect of low molecular weight subunits of glutenins on gluten viscoelasticity in durum wheats // *Journal of Cereal Science.* 1988. 7:211-214.
18. Kosmolak F.G., Dexter J.E., Matsuo R.R., Leisle D and

- Marchylo B.A.* A relationship between durum wheat quality and gliadin electrophoregrams // Canadian Journal of Plant Science. 1980. 60:427-432.
19. *Marchylo B.A., Dexter J.E., Clarke F.N., Clarke J.M and Preston K.R.* Relationships among bread-making quality, gluten strength, physical dough properties, and pasta cooking quality for some Canadian durum wheat genotypes // Canadian Journal of Plant Science. 2001. 81: 611-620.
 20. *Clarke J.M., Leisle D., DePauw R.M and Thiessen L.L.* Inheritance of cadmium concentration in five durum wheat crosses // Plant Science. 1997. 37:1722-1726.
 21. *Beres B.L, Rahmani E., Clarke J.M., Grassini P., Pozniak C.J., Geddes C.M., Porker K.D., May W.E and Ransom J.K.* A Systematic Review of Durum Wheat: Enhancing Production Systems by Exploring Genotype, Environment, and Management (G × E × M) Synergies // Front. Plant Sci. 2020. 11:568657. doi: 10.3389/fpls.2020.568657.
 22. *De Vita P., Nicosia O. L. D., Nigro F., Platani C., Riefolo C., Di Fonzo N. et al.* Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century // Eur. J. Agron. 2007. 26, 39–53. doi: 10.1016/j.eja.2006.08.009.
 23. *Royo C., Álvaro F., Martos V., Ramdani A., Isidro J., Villegas D. et al.* Genetic changes in durum wheat yield components and associated traits in Italian and Spanish varieties during the 20th century. Euphytica. 2007. 155. 259–270. doi: 10.1007/s10681-006-9327-9 2007.
 24. *Chairi F., Vergara-Diaz O., Vatter T., Aparicio N., Nieto-Taladriz M. T., Kefauver S. C. et al.* Post-green revolution genetic advance in durum wheat: the case of Spain. Field Crops Res. 2018. 228. 158–169. doi: 10.1016/j.fcr.2018.09.003.
 25. *Beche E., Benin G., Da Silva C. L., Munaro L B. and Marchese J. A.* Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century. Eur. J. Agron. 2014. 61. 49–59. doi: 10.1016/j.eja.2014.08.005.
 26. *Fischer R. and Rebetzke G.* Indirect selection for potential yield in early generation, spaced plantings of wheat and other small-grain cereals: a review. Crop Pasture Sci. 2018. 69, 439–459. doi: 10.1071/cp17409.
 27. *Fischer R. A., Rees D., Sayre K. D., Lu Z. M., Condon A. G. and Larque Saavedra A.* Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. Crop Sci. 1998. 38, 1467–1475. doi: 10.2135/cropsci1998.0011183x003800060011x;
 28. *Martin A. J. P., Reynolds M., Salvucci M. E., Raines C., Andralojc P. J., Zhu X.G., et al.* (2011). Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. J. Exp. Bot. 2011. 62. 453–467. doi: 10.1093/jxb/erq304.
 29. *White J. W., Andrade-Sanchez P., Gore M. A., Bronson K. F., Coffelt T. A., Conley M. M., et al.* Field-based phenomics for plant genetics research. Field Crops Res. 2012. 133, 101–112. doi: 10.1016/j.fcr.2012.04.003.
 30. *Araus J. L and Cairns J. E.* Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. Trends Plant Sci. 2014. 19, 52–61. doi: 10.1016/j.tplants.2013.09.008.
 31. *Rutkoski J., Poland J., Mondal S., Autrique E., Pérez L. G., Crossa J. et al.* Canopy temperature and vegetation indices from high-throughput phenotyping improve accuracy of pedigree and genomic selection for grain yield in wheat. G3. 2016. 2799–2808. doi: 10.1534/g3.116.032888;
 32. *Crain, J., Mondal, S., Rutkoski, J., Singh, R. P., and Poland, J.* Combining high-throughput phenotyping and genomic information to increase prediction and selection accuracy in wheat breeding. Plant Genome. 2018. 11. 1–14. doi: 10.3835/plantgenome2017.05.0043.
 33. *Eversmeyer M. G. and Kramer C. L.* Epidemiology of wheat leaf and stem rust in the central Great Plains of the USA. Annu. Rev. Phytopathol. 2000. 38. 491–513. doi: 10.1146/annurev.phyto.38.1.491.
 34. *Fernandez M. R., Clarke F. R., Knox R. E., Clarke J. M. and Singh A. K.* Quantification of effects of leaf spotting diseases on grain yield and market quality of durum wheat using near-isogenic lines. Can. J. Plant Pathol. 2010. 32, 177–187. doi: 10.1080/07060661003740025).
 35. *Haile J.K., N'Diaye A., Clarke F., Clarke J., Knox R., Rutkoski J., et al.* Genomic selection for grain yield and quality traits in durum wheat. Mol. Breed. 2018. 38:75.
 36. *Montesinos-López O. A., Montesinos-López A., Tuberosa R., Maccaferri M., Sciara G., Ammar K., et al.* Multi-trait, multi-environment genomic prediction of durum wheat with genomic best linear unbiased predictor and deep learning methods. Front. Plant Sci. 2019. 10:1311. doi: 10.3389/fpls.2019.01311.
 37. *Condorelli G. E., Maccaferri M., Newcomb M., Andrade-Sanchez P., White J. W., French A.N., et al.* Comparative aerial and ground based high throughput phenotyping for the genetic dissection of NDVI as a proxy for drought adaptive traits in durum wheat. Front. Plant Sci. 2018. 9:893. doi: 10.3389/fpls.2018.00893.
 38. *Gowda M., Kling C., Würschum T., Liu W., Maurer H. P., Hahn V., et al.* Hybrid breeding in durum wheat: Heterosis and combining ability. Crop Sci. 2010. 50, 2224–2230. doi: 10.2135/cropsci2009.10.0637).
 39. *Dempewolf H., Baute G., Anderson J., Kilian B., Smith C. and Guarino L.* Past and future use of wild relatives in crop breeding. Crop Sci. 2017. 57. 1070–1082. doi: 10.2135/cropsci2016.10.0885.
 40. *Alahmad S., El Hassouni K., Bassi F. M., Dinglasan E., Youssef C., Quarry G., et al.* A major root architecture QTL responding to water limitation in durum wheat. Front. Plant Sci. 2019. 10:436. doi: 10.3389/fpls.2019.00436.
 41. *Zhang Y., Liang Z., Zong Y., Wang Y., Liu J., Chen K., et al.* Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA. Nat. Commun. 2016. 7:12617.
 42. *Avni R., Nave M., Barad O., Baruch K., Twardziok S. O., Gundlach H., et al.* Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. Science. 2017. 357, 93–97.
 43. *Maccaferri M., Harris N. S., Twardziok S. O., Pasam R. K., Gundlach H., Spannagl M., et al.* Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets. Nat. Genet. 2019. 51, 885–895.
 44. *Barabaschi D., Tondelli A., Desiderio F., Volante A., Vaccino P., Valè, G., et al.* Next generation breeding. Plant Sci. 2016. 242. P. 3–13.

Petr Malchikov, Doctor of Agricultural Sciences, Chief Research Fellow. E-mail: samnich@mail.ru
Marina Myasnikova, Candidate of Agricultural Sciences, Leading Research Fellow