

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

Внутривидовое разнообразие твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): унифицированная классификация

О.А. Ляпунова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР),
Санкт-Петербург, Россия
✉ lyapuolga@yandex.ru

Аннотация. В отделе генетических ресурсов пшеницы ВНИИ генетических ресурсов растений (ВИР) разработана и в 1979 г. опубликована система рода *Triticum* L., базирующаяся на учете геномного состава видов и наличии или отсутствии у них ряда главных генов, контролирующих «классификационные» признаки. Она основана на исследованиях F. Körnicke и J. Percival, дополненных Н.И. Вавиловым и К.А. Фляксбергером. Эту систему, известную как “Classification of *Triticum* by Dorofeev et al.”, относят к ряду основных современных классификаций рода. Это первая в мире стандартизированная система, содержащая все известные внутривидовые (инfraspecificкие) таксоны диких и культурных видов пшеницы. Она дает возможность идентификации большого разнообразия форм при работе с родом *Triticum* L. и отдельными его видами, что особенно важно для коллекций, сохраняемых в генетических банках семян. Применение внутривидовой классификации рода *Triticum* L. для идентификации образцов коллекции ВИР, интродуцированных из различных источников или поступивших после полевого размножения для пополнения репродукции образцов, значительно упрощает этот процесс. Однако прямое использование такой объемной классификации связано с рядом трудностей. Поэтому нами предлагается унифицированная внутривидовая классификация твердой пшеницы лишь 16 из 131 разновидности, описанной к настоящему времени, которые обладают наиболее часто встречающимися в коллекциях твердой пшеницы комплексами морфологических признаков колоса и зерновки. Остальные 115 разновидностей, имеющих дополнительные признаки, получают свое название путем добавления к основному названию сокращенного латинского названия того или иного дополнительного признака. Владение таким способом описания морфологических признаков образцов может помочь любому пользователю легко ориентироваться в систематизированном внутривидовом разнообразии коллекций. Цель данной статьи – познакомить читателя с внутривидовой классификацией твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), разработанной в ВИР, и предложить ее упрощенный вариант, построенный на выделении главных и дополнительных морфологических признаков колоса и зерновки.

Ключевые слова: твердая пшеница (*Triticum durum*); внутривидовая классификация; комплексы морфологических признаков; наследование признаков; ботаническая разновидность.

Для цитирования: Ляпунова О.А. Внутривидовое разнообразие твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): унифицированная классификация. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2021;25(3):260-268. DOI 10.18699/VJ21.029

Intraspecific diversity of durum wheat (*Triticum durum* Desf.): a unified classification

О.А. Lyapunova

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia
✉ lyapuolga@yandex.ru

Abstract. The Department of Wheat Genetic Resources of the All-Russian Research Institute of Plant Genetic Resources (VIR) had developed and published in 1979 a classification of the genus *Triticum* L., which is based on the genomic composition of species and the presence or absence of a number of main genes that govern the “classification” traits. The grounds have been laid by F. Körnicke and J. Percival, and supplemented by N.I. Vavilov and K.A. Flaksberger. The classification, which is most often referred to as the “Classification of *Triticum* by Dorofeev et al.”, belongs to a number of the main modern classifications of the genus. This is the world’s first standardized system that contains all known intraspecific (intraspecific) taxa of wild and cultivated wheat species. A detailed classification makes it possible to identify a wide variety of forms in the genus *Triticum* L. and its individual species, which is especially important for collections preserved in genetic seed banks. The use of the intraspecific classification of the genus *Triticum* L. greatly simplifies the identification of the VIR collection accessions introduced from various sources or checking accession identity after regeneration in the field. However, the direct use of such a voluminous classification meets several difficulties. Therefore, we propose a unified intraspecific classification of durum wheat, based on the description of only 16 main botanical varieties out of 131 described so far, which have complexes of morphological traits of the spike and kernel that occur most frequently in durum wheat collections. The remaining 115 botanical varieties, which have additional

traits, get their name by the addition of the abbreviated Latin name of one or another additional trait to the main name. Having mastered this way of describing the morphological traits of accessions, any user can easily navigate oneself in the systematized intraspecific diversity of collections. The purpose of this work is to acquaint the reader with the intraspecific classification of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) developed at VIR and to offer its simplified version, which is based on the identification of the main and additional morphological traits of the spike and kernel. Key words: durum wheat (*Triticum durum*); intraspecific classification; complexes of morphological traits; inheritance of traits; botanical variety.

For citation: Lyapunova O.A. Intraspecific diversity of durum wheat (*Triticum durum* Desf.): a unified classification. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(3):260-268. DOI 10.18699/VJ21.029

Введение

Твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.) характеризуется большим разнообразием разновидностей и форм. Как любое множество, данное разнообразие должно быть систематизировано для лучшего понимания взаимосвязей между составляющими его единицами. Классификация (от лат. *classis* – класс и *facio* – раскладываю) – метод, направленный на организацию системы соподчиненных групп, в которые объединены эти единицы, сходные по определенным существенным свойствам (Субботин, 2001). Продуктом классификации является система. Систематика растений – раздел ботаники, занимающийся классификацией растений. Термин «систематика» (*systematic botany*) был введен в употребление шведским естествоиспытателем К. Линнеем (Carl von Linné) в 1751 г. в работе «Философия ботаники» (Линней, 1989). Термин «таксономия» ввел впервые швейцарский ботаник О.П. Декандоль (Augustin Pyrame de Candolle), создатель естественной системы классификации растений – «Декандолевой системы». Он предложил теорию классификации растений, на основании правил которой таксоны располагаются в системе (de Candolle, 1813). Английский натуралист Ч. Дарвин (Charles Robert Darwin) в своем труде «О происхождении видов...» рассматривал термины «таксономия» и «систематика» как синонимы (Darwin, 1859). Но систематика изучает не только разнообразие организмов, но и причины и пути его возникновения, и включает в себя таксономию и номенклатуру.

История классификации рода *Triticum* L. начинается с К. Линнея (Linnaeus, 1737), которого большинство тритикологов рассматривает как автора рода Пшеница. Классификация Линнея за 300 лет претерпевала многочисленные интерпретации. Они связаны с включением либо с последующим исключением из него тех или иных культурных и дикорастущих видов.

Система рода *Triticum*, разработанная в отделе генетических ресурсов пшеницы Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (Дорофеев и др., 1979), основывается на исследованиях таких тритикологов, как F. Köhnicke (1885) и J. Percival (1921), переработанных и дополненных Н.И. Вавиловым (1935) и К.А. Фляксбергером (Фляксбергер, 1935; Фляксбергер и др., 1939). Она базируется на учете геномного состава видов и наличии или отсутствии ряда главных генов, контролирующих важные в систематическом отношении признаки.

В соответствии с этой системой рода, пшеница твердая (*T. durum* Desf.) рассматривается в ранге вида, который впервые описал французский ботаник R.L. Desfontaines

(1798). Вид включает в себя два подвида: subsp. *durum* и subsp. *horanicum* Vav. Subsp. *horanicum* Vav. – подвид наиболее плотноколосых пшениц с комплексом специфических морфологических признаков; subsp. *durum* – подвид собственно твердых пшениц, внутри которого выделяют шесть групп разновидностей: convar. *durum*, *durocompactum* Flaksb., *aglossicon* Dorof. et A. Filat., *villosum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat., *falcatum* (Jakubz.) Dorof. et A. Filat., *caucasicum* (Dorof.) Dorof. В свою очередь, convar. *durum* имеет в своем составе три подгруппы разновидностей: subconvar. *durum*, *muticum* (Orlov) Dorof. et A. Filat., *duroramosum* Dorof. (табл. 1). На время создания классификации В.Ф. Дорофеева с коллегами (1979) в роде *T. durum* Desf. насчитывалось 120 ботанических разновидностей и 29 форм у 20 разновидностей. В результате последующих исследований было выявлено еще 11 разновидностей и 12 форм (Lyapunova, 2017; Ляпунова, 2019).

Классификацию, которую часто называют системой рода Пшеницы Dorofeev et al., относят к ряду основных современных классификаций рода *Triticum* L. Это была первая стандартизированная система, содержащая все известные внутривидовые (инfraspecificкие) таксоны диких и культурных видов пшеницы. Подобная классификация, построенная на использовании сравнительно-генетического подхода и являющаяся развитием предшествующих, была предложена Н.П. Гончаровым (Гончаров, 2002, 2009; Goncharov, 2005; Гончаров и др., 2007). В отличие от гексаплоидных пшениц, видовая классификация которых может быть построена с использованием всего пяти главных генов (Goncharov, 2011), у тетраплоидных видов только польские пшеницы и исфаханская полба могут отличаться олигогенно (Watanabe et al., 1996; Watanabe, 1999). У всех остальных видов лишь часть таксономически важных признаков имеет несложный генетический контроль. Например, персикоидность у большинства разновидностей *T. carthlicum* Nevski (Haque et al., 2011)¹, фиолетовая окраска зерна *T. aethiopicum* Jakubz. (Lachman et al., 2017), ветвистоклосость у *T. turgidum* L. (Haque et al., 2012). Радикал вида – в понятиях Вавилова. В то же время выделяемые нами разновидности имеют простой контроль признаков, например безлигульности (Барулина, 1937; Watanabe et al., 2004) или безостости (Гончаров и др., 2003).

Такая подробная классификация дает возможность идентификации большого разнообразия при работе с родом *Triticum* L. в целом и/или с отдельными его видами,

¹ Ген недавно был интрогрессирован в гексаплоидную пшеницу и картирован (Добровольская и др., 2020).

Таблица 1. Внутривидовая дифференциация вида *Triticum durum* Desf.

Группы разновидностей (convar.) и подгруппы разновидностей (subconvar.)	Число разновид- ностей (var.)	Географическое распространение
Subsp. durum		
<i>durum</i> – группа разновидностей собственно твердых пшениц, включает три подгруппы:	65	По всему ареалу пшеницы твердой
<i>durum</i> – пшеница собственно твердая	42	По всему ареалу пшеницы твердой
<i>muticum</i> – пшеница твердая безостая	17	Селекционные организации Австралии, Туниса, Турции, Казахстана, России
<i>duroramosum</i> – пшеница твердая ветвистоколосая	6	Предгорные районы Азербайджана и Грузии, Казахстан (редко)
<i>durocompactum</i> – группа разновидностей плотноколосых твердых пшениц	21	Алжир, Тунис, Марокко, Египет, Сирия, Иордания, Малая Азия, Азербайджан
<i>aglossicon</i> – группа разновидностей безлигульных твердых пшениц	10	Кипр
<i>villosum</i> – группа разновидностей грубоколосых палестинских твердых пшениц	8	Прибрежные равнины и предгорья Сирии, Иордании, Ливана
<i>falcatum</i> – группа разновидностей фалькатных твердых пшениц	13	Греция, Сардиния, Сицилия, Мальта, Кипр, Турция, Иран, Афганистан, Китай, Азербайджан, Кыргызстан, Таджикистан
<i>caucasicum</i> – кавказская группа разновидностей твердых пшениц	6	Закавказье (предгорные районы и низменности: 100–600 м над ур. м.)
Subsp. horanicum Vav.		
–	8	Сирия, Иордания, редко в Египте и на островах Средиземного моря, Малая Азия
Всего разновидностей	131	

что особенно важно для больших по объему коллекций, сохраняемых в генетических банках семян.

Использование внутривидовой классификации для идентификации образцов коллекции ВИР, интродуцированных из различных источников и/или поступивших после полевого размножения для пополнения репродукции образцов, значительно упрощает этот процесс. Однако, кроме сотрудников отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР, мало кто использует такой подход при их идентификации в своей практической работе. На то есть несколько причин. Во-первых, монография «Культурная флора СССР» (Дорофеев и др., 1979) и сопутствующий ей «Определитель пшениц» (Дорофеев и др., 1980) не переиздавались уже более 40 лет и являются библиографической редкостью, что затрудняет применение этой системы внутри страны среди селекционеров и других исследователей пшеницы (Чикида, 2020). После развала СССР генетические банки стран СЭВ перестали работать по единой схеме, хотя многие из них продолжают пользоваться системой В.Ф. Дорофеева с коллегами (1979). Во-вторых, до сих пор нет перевода этих работ на английский язык, хотя существовал международный проект по переводу этой монографии (Knüpffer et al., 2003), что делает невозможным знакомство с данной классификацией в зарубежных генетических банках семян. В-третьих, только многолетняя практика идентификации образцов по названию разновидности позволяет быстро и без затруднений провести эту трудоемкую работу. Так, только по

твердой пшенице необходимо помнить названия 131 разновидности и что они обозначают. Одним из способов сократить число трудно запоминаемых наименований может быть унификация как метод стандартизации, направленный на сокращение числа объектов путем комбинирования нескольких характеристик. Она предполагает выбор оптимального числа объектов (в нашем случае – разновидностей) с целесообразным минимумом и приводит к определенному единообразию. Это значительно упрощает использование классификации.

Цель настоящей статьи – познакомить читателя с внутривидовой классификацией твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), разработанной в ВИР, и предложить ее упрощенный аналог, основанный на выделении главных и дополнительных морфологических признаков колоса и зерновки.

Материалы и методы

Разработана унифицированная внутривидовая классификация вида Пшеница твердая, основанная на описании 16 основных разновидностей, обладающих наиболее часто встречающимися комплексами морфологических признаков колоса и зерновки и сохранивших авторское название (табл. 2). Остальные разновидности, имеющие дополнительные признаки, получают свое название путем добавления к основному сокращенного латинского названия того или иного дополнительного признака (табл. 3). Такой способ описания и быстрого запоминания внутривидового

Таблица 2. Основные признаки колоса и зерновки, используемые для описания внутривидового разнообразия твердой пшеницы

Признак	Градации признака	Сокращенное латинское обозначение признака
Цвет колосковой чешуи	Белый или соломенно-желтый (рис. 1)	–
	Красный (рис. 2)	–
	Белый или красный в комбинации с черным (черно-синим)*, который проявляется в разной степени (рис. 3)	<i>nigro-</i>
	Белый или красный в комбинации с серо-дымчатым (сизым), который проявляется в центральной части колосковой чешуи (рис. 4, 5)	<i>glauco-</i>
	Белый или красный в комбинации с черным по краю колосковой чешуи (форма) (рис. 6)	<i>triste-</i>
Опушение колосковой чешуи	Колосковая чешуя неопушенная (голая) (рис. 7)	–
	Колосковая чешуя опушенная (рис. 8)	–
Цвет зерновки** (рис. 9)	Белый	–
	Красный	–
	Фиолетовый	<i>violaceo-</i>
Наличие остей	Нормальные ости (ости длиной от 7 см и более) (рис. 10)	–
	Ости отсутствуют или имеются остевидные заострения менее 2 см (колос безостый) (рис. 11)	<i>mutico-</i>
Цвет остей (см. рис. 10, 11)	Цвета колосковой чешуи	–
	Черные	–

* Синий оттенок обусловлен наличием воскового налета на чешуях колоса.

** К белозерным относят зерновки со светло-желтой, желтой и янтарно-желтой окраской; к краснозерным – со светло-коричневой, коричневой и янтарно-коричневой окраской (Международный классификатор СЭВ..., 1984). Зерновки твердой пшеницы в большинстве случаев стекловидные, поэтому цвет, который идентифицирован как белый, является янтарно-желтым.

Таблица 3. Наиболее часто встречающиеся комплексы признаков колоса и зерновки у твердой пшеницы и их латинское название

Название комплекса признаков	Цвет		
	зерновки	колосковой чешуи	остей
Колосковая чешуя неопушенная			
<i>leucurum</i> (Alef.) Koern.	Белый	Белый	Белый
<i>leucomelan</i> (Alef.) Koern.			Черный
<i>hordeiforme</i> (Host.) Koern.		Красный	Красный
<i>erythromelan</i> Koern.			Черный
<i>affine</i> Koern.	Красный	Белый	Белый
<i>reichenbachii</i> Koern.			Черный
<i>murciense</i> Koern.		Красный	Красный
<i>pseudoalexandrinum</i> Flaksb.			Черный
Колосковая чешуя опушенная			
<i>valenciae</i> Koern.	Белый	Белый	Белый
<i>melanopus</i> (Alef.) Koern.			Черный
<i>italicum</i> (Alef.) Koern.		Красный	Красный
<i>apulicum</i> Koern.			Черный
<i>durum</i>	Красный	Белый	Белый
<i>africanum</i> Koern.			Черный
<i>aegyptiacum</i> Koern.		Красный	Красный
<i>niloticum</i> Koern.			Черный

разнообразия был предложен для мягкой пшеницы (Зуев и др., 2019). Эта работа успешно выдержала два издания и пользуется большим спросом как внутри страны, так и у сотрудников зарубежных генетических банков семян.

Результаты

Основные и дополнительные морфологические признаки твердой пшеницы

Базой внутривидовой системы описания являются разновидности, название которых определяет комплекс морфологических признаков колоса и зерновки. Эти комплексы были выделены по сочетанию таких признаков, как наличие или отсутствие опушения колосковых чешуй, цвет чешуй (белые, красные, серо-дымчатые или черные на белом или красном фоне), наличие или отсутствие остей, цвет остей (совпадающий с цветом колосковой и цветковой чешуй или черный), форме и цвету зерновок (белые, красные или фиолетовые) (см. табл. 2).

Все разновидности обязательно должны включать комплекс основных признаков: наличие/отсутствие опушения колосковой чешуи, окраска колосковой чешуи и зерновки, наличие/отсутствие остей на цветковой чешуе, окраска остей. Выявленный у образца комплекс признаков обозначается соответствующим латинским названием, данным автором (см. табл. 3).

Для описания образца, обладающего одним из таких комплексов признаков, но в комбинации с дополнительно проявляющейся окраской колосковой чешуи, иной длиной остей, их окраской или другими признаками исполь-



Рис. 1. Белый цвет колосковой чешуи.



Рис. 2. Красный цвет колосковой чешуи.

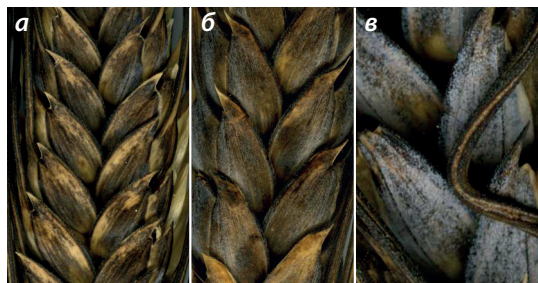


Рис. 3. Белый (а) или красный (б) цвет колосковой чешуи в комбинации с черным или черно-синим (в).

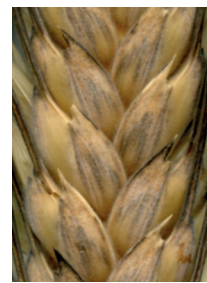


Рис. 4. Белый цвет колосковой чешуи в комбинации с серо-дымчатым (*glauco*-).



Рис. 5. Красный цвет колосковой чешуи в комбинации с серо-дымчатым (*glauco*-).



Рис. 6. Белый (а) или красный (б) цвет колосковой чешуи в комбинации с черным по краю (*triste*-).



Рис. 7. Неопушенная колосковая чешуя.



Рис. 8. Опушенная колосковая чешуя: а – колос белый; б – колос черный.



Рис. 9. Цвет зерновки твердой пшеницы: белый (а), красный (б), фиолетовый (в).



Рис. 10. Остистые твердые пшеницы.



Рис. 11. Безостые твердые пшеницы.

зуют сокращенные латинские названия этих признаков (табл. 4). Для твердой пшеницы их добавляют к названию основного комплекса в случае опушения колосоножки (*piloso*-)

и гладких остей (*levi*-) либо они определяют названия групп или подгрупп разновидностей: плотноколосые (*-compactus*), серповидная форма зерновки (*falcato*-), ветвистый колос (*ramoso*-), безлигульные (*quasi*-), густоопушенные листовая пластинка и влагалище листа и жесткая колосковая чешуя (*villosa*-). В табл. 4 наряду с признаками колоса и зерновки указан также признак «отсутствие лигулы» – единственный признак листа, учтенный при описании разновидностей.

Унифицированная внутривидовая классификация твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.)

Предлагаемая унифицированная внутривидовая классификация является упрощенным аналогом определителя твердой пшеницы (Дорофеев и др., 1980). Все разнообразие представлено в виде таблиц, где для сравнения приведены названия разновидностей по К.А. Фляксбергеру (1935) и В.Ф. Дорофееву с коллегами (1979). Сравнение позволяет установить пользователю соответ-

Таблица 4. Дополнительные признаки колоса и зерновки, используемые для описания внутривидового разнообразия твердой пшеницы

Признак	Градации признака	Сокращенное латинское обозначение признака
Плотность колоса	Колос рыхлый или средней плотности (рис. 12)	–
	Колос плотный ($d \geq 40$) (рис. 13)	-compactus
Форма зерновки	Округлая или удлиненная (см. рис. 9)	–
	Серповидная (удлиненная с поперечной вдавленностью посередине) (рис. 14)	falcato-
Вторичные оси колоса	Наличие вторичных осей с колосками или двойных и тройных колосков на уступах члеников оси колоса (ветвистый колос) (рис. 15)	ramoso-
Колосоножка	Неопушенная	–
	Опушенная (рис. 16)	piloso-
Наличие лигулы (рис. 17)	Есть (лигульные)	–
	Отсутствует (безлигульные)	quasi-
Шероховатость остей (рис. 18)	Сильно шероховатые	–
	Слабо шероховатые	fere-
	Гладкие	levi-
Опушение листовой пластинки и структура колосковой чешуи	Густоопушенные пластинка и влагалище листа, ригидная (жесткая) колосковая чешуя	villosa-

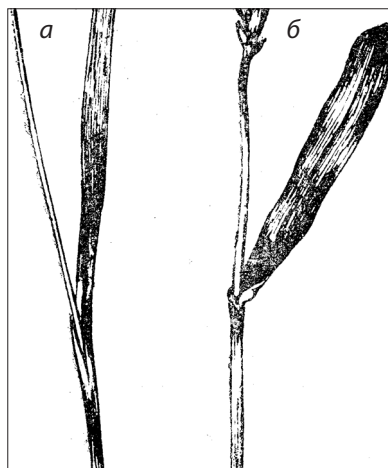
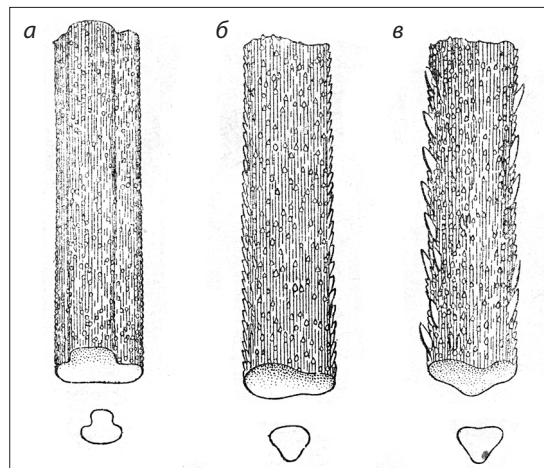
**Рис. 12.** Рыхлый колос твердой пшеницы.**Рис. 13.** Плотный колос твердой пшеницы.**Рис. 14.** Серповидная форма зерновки.**Рис. 15.** Ветвистый колос твердой пшеницы.**Рис. 16.** Соломина под колосом опушенная.**Рис. 17.** Безлигульная (а) и лигульная (б) формы твердой пшеницы (из: Фляксберггер, 1935).**Рис. 18.** Ость гладкая (а), слабо шероховатая (б), сильно шероховатая (в) (из: Фляксберггер, 1935).

Таблица 5. Комплексы признаков, выявленные у безостых образцов твердой пшеницы

Названия комплексов признаков (лат.)	Цвет колосковой чешуи	Цвет остевидных заострений	Название ботанической разновидности	
			по К.А. Фляксберггеру (1935)	по В.Ф. Дорофееву и др. (1979)
Колосковые чешуи неопушенные				
1. Колос белый, зерновки белые				
<i>mutico-leucurum</i>	Белый	Белый	var. <i>candicans</i> Meist.	<i>candicans</i> Meist.
<i>mutico-leucomelan</i>		Черный	–	<i>muticoleucomelan</i> Lyapun.
<i>mutico-nigro-leucomelan</i>	Черный на белом фоне	–	f. <i>quatuor-unum</i> Flaksb.	<i>muticalbiprovinciale</i> Flaksb.
2. Колос красный, зерновки белые				
<i>mutico-hordeiforme</i>	Красный	Красный	var. <i>sub-australe</i> Perciv.	<i>subaustrale</i> Perciv.
<i>mutico-hordeiforme-compactus</i>		–	–	<i>yesilkoense</i> Gökg.
<i>mutico-erythromelan</i>		Черный	–	<i>muticerythromelan</i> Lyapun.
<i>mutico-nigro-erythromelan</i>			var. <i>australe</i> Perciv.	<i>australe</i> Perciv.
3. Колос белый, зерновки красные				
<i>mutico-affine</i>	Белый	Белый	var. <i>schechurdini</i> Meist.	<i>schechurdinii</i> Meist.
<i>mutico-nigro-reichenbachii</i>		–	f. <i>quatuordecim-unum</i> Flaksb.	<i>muticalbobscurum</i> Flaksb.
4. Колос красный, зерновки красные				
<i>mutico-murciense</i>	Красный	Красный	var. <i>Stebuti</i> Flaksb.	<i>stebutii</i> Meist.
<i>mutico-nigro-alexandrinum</i>	Черный на красном фоне	Черный	f. <i>quindecim-unum</i> Flaksb.	<i>muticobscurum</i> Dorof. et A. Filat.
Колосковые чешуи опушенные				
5. Колос белый, зерновки белые				
<i>mutico-valenciae</i>	Белый	–	f. <i>unum-quindecim</i> Flaksb.	<i>muticovalenciae</i> Dorof. et A. Filat.
<i>mutico-melanopus</i>		Черный	–	<i>muticomelanopus</i> (A. Filat. et Schaid.) Lyapun.
<i>mutico-nigro-melanopus</i>	Черный на белом фоне	–	f. <i>quatuor-quinque</i> Flaksb.	<i>muticoboefii</i> Flaksb.
6. Колос красный, зерновки белые				
<i>mutico-italicum</i>	Красный	–	f. <i>duo-quinque</i> Flaksb.	<i>muticitalicum</i> Dorof. et A. Filat.
<i>mutico-apulicum</i>		Черный	–	<i>muticapulicum</i> Lyapun.
<i>mutico-nigro-apulicum</i>	Черный на красном фоне	–	f. <i>sex-quinque</i> Flaksb.	<i>muticocaerulescens</i> Flaksb.
7. Колос белый, зерновки красные				
<i>mutico-nigro-africanum</i>	Черный на белом фоне	–	–	<i>muticonazillienne</i> Gökg.

ствие между описываемой им формой и разновидностью. Разновидности в соотношении с основными признаками представлены в табл. 5 (безостые формы) и в Приложении² (остистые формы).

В этих таблицах приведены разновидности с неопушенными колосковыми чешуями и разным сочетанием цвета колосковой чешуи и зерновки, а затем с опушенными колосковыми чешуями в том же порядке.

Колосковые чешуи неопушенные:

1. Колос белый, зерновки белые.
2. Колос красный, зерновки белые.
3. Колос белый, зерновки красные.
4. Колос красный, зерновки красные.
5. Колос белый, зерновки фиолетовые.
6. Колос красный, зерновки фиолетовые.

Колосковые чешуи опушенные:

7. Колос белый, зерновки белые.
8. Колос красный, зерновки белые.
9. Колос белый, зерновки красные.
10. Колос красный, зерновки красные.

Все указанные выше основные признаки имеют простой генетический контроль (McIntosh et al., 2020).

Закключение

Знакомство с внутривидовой классификацией твердой пшеницы, разработанной в ВИР, содержащей на то время все известные инфраспецифические таксоны, а также их последующее пополнение, позволяют проанализировать внутривидовое разнообразие основного возделываемого тетраплоидного вида *Triticum durum* Desf. Предлагаемый упрощенный аналог этой классификации, построенный на выделении основных и дополнительных морфоло-

² Приложение см. по адресу:
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2021-25/appx7.pdf>

гических признаков колоса и зерновки, может помочь пользователю упростить систематизацию внутривидового разнообразия любой коллекции и легко ориентироваться в нем.

Список литературы / References

- Барулина Е.Н. Сравнительно-генетическое изучение видов *Triticum*. I. Генетика признака *ligula* у разнохромосомных видов пшениц: *T. vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. durum* Desf. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1937;1(5):127-166. [Barulina E.N. Comparative genetic study of *Triticum* species: I. Genetics of the *ligula* trait in different chromosomal wheat species: *T. vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. durum* Desf. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii* = *Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1937;1(5):127-166. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. В: Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общая селекция растений. М.: Сельхозгиз, 1935;17-75. [Vavilov N.I. Botanical and geographical bases of breeding. In: Theoretical Foundations of Plant Breeding. Vol. 1: General Plant Genetics. Moscow: Sel'khozgiz Publ., 1935;17-75. (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. [Goncharov N.P. Comparative Genetics of Wheat and their Related Species. Novosibirsk: Siberian University Press, 2002. (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Определитель разновидностей мягкой и твердой пшеницы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. [Goncharov N.P. Manual Book of Common and Durum Wheat Varieties. Novosibirsk: Publishing House SB RAS, 2009. (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В., Коновалов А.А., Головнина К.А. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monococcum*. Генетика. 2007;43(11):1491-1500. [Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja., Bannikova S.V., Kononov A.A., Golovnina K.A. Comparative genetic analysis of diploid naked wheat *Triticum sinskajae* and the progenitor *T. monococcum* accession. *Russ. J. Genet.* 2007;43(11):1248-1256. DOI 10.1134/S1022795407110075.]
- Гончаров Н.П., Митина Р.Л., Анфилова Н.А. Наследование безостости у тетраплоидных видов пшениц. Генетика. 2003;39(4):565-569. [Goncharov N.P., Mitina R.L., Anfilova N.A. Inheritance of awnlessness in tetraploid wheat species. *Russ. J. Genet.* 2003;39:463-466.]
- Добровольская О.Б., Дресвянникова А.Е., Бадаева Е.Д., Попова К.И., Травниčkova М., Мартинек П. Изучение генетических факторов, определяющих признак «тетраостость» мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(6):568-574. DOI 10.18699/VJ20.650. [Dobrovolskaya O.B., Dresvyannikova A.E., Badaeva E.D., Popova K.I., Trávníčková M., Martinek P. The study of genetic factors that determine the awned glume trait in bread wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):568-574. DOI 10.18699/VJ20.650. (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушева Э.Ф. Определитель пшеницы (Методические указания). Л.: ВИР, 1980. [Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova E.F. Identification Keys to Wheats. Leningrad: VIR, 1980. (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушева Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Пшеница. Л.: Колос, 1979. [Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova E.F., Udachin R.A., Jakubziner M.M. Cultivated Flora of the USSR. Wheat. Leningrad: Kolos Publ., 1979. (in Russian)]
- Зуев Е.В., Амри А., Брыкова А.Н., Пюккенен В.П., Митрофанова О.П. Атлас разнообразия мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по признакам колоса и зерновки. 2-е изд. СПб.: Копи-Р, 2019. [Zuev E.V., Amri A., Brykova A.N., Pyukkenen V.P., Mitrofanova O.P. Atlas of Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genetic Diversity Based on Spike and Kernel Characters. 2nd ed. St. Petersburg: Kopy-R Publ., 2019. (in Russian)]
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. [Linnaeus C. Philosophy of Botany. Moscow: Nauka Publ., 1989. (in Russian)]
- Ляпунова О.А. Типы внутривидовых таксонов *T. durum* Desf., хранящиеся в гербарии ВИР (VIR). Vavilovia. 2019;2(3):23-38. DOI 10.30901/2658-3860-2019-3-23-38. [Lyapunova O.A. Types of *Triticum durum* Desf. intraspecific taxa preserved in the VIR herbarium (VIR). *Vavilovia*. 2019;2(3):23-38. DOI 10.30901/2658-3860-2019-3-23-38. (in Russian)]
- Международный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л.: ВИР, 1984. [The International Comecon List of Descriptors for the Genus *Triticum* L. Leningrad: VIR, 1984. (in Russian)]
- Субботин А.Л. Классификация. Новая философская энциклопедия. М.: Мысль, 2001. [Subbotin A.L. Classification: New Philosophical Encyclopedia. M.: Mysl' Publ., 2001. (in Russian)] Available at: <https://iphlib.ru/library/collection/newphilenc/document/HASH01b0ea7a433b0feb3ff681b0>.
- Фляксбергер К.А. Культурная флора СССР. Хлебные злаки. Т. 1. Пшеница. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935;150-223. [Flaksberger K.A. Cultural Flora of the USSR: Cereals. Vol. 1. Wheat. Moscow-Leningrad: Sel'khozgiz Publ., 1935;150-223. (in Russian)]
- Фляксбергер К.А., Антроповы В.И. и В.Ф., Бахтеев Ф.Х. Определитель настоящих хлебов. Пшеница, рожь, ячмень, овес. М.; Л.: Сельхозгиз, 1939;63-92. [Flaksberger K.A., Antropov V.I., Antropov V.F., Bakhteev F.Kh. Manual Book to True Cereals: Wheat, Rye, Barley, Oat. Moscow-Leningrad: Sel'khozgiz Publ., 1939;63-92. (in Russian)]
- Чикида Н.Н. Вклад академика Владимира Филимоновича Дорофеева в развитие сельскохозяйственной и биологической наук. Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;6(1):18-36. DOI 10.18699/Letters2020-6-04. [Chikida N.N. Contribution of academician Vladimir Filimonovich Dorofeev to the development of agricultural and biological sciences. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;6(1):18-36. DOI 10.18699/Letters2020-6-04. (in Russian)]
- Darwin Ch. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859.
- De Candolle A.P. Théorie Élémentaire de Botanique. Paris, 1813.
- Desfontaines R.L. Flora Atlantica: Sive Historia Plantarum Quae in Atlante, Agro Tunetano et Algeriensi Crescent. Parisiis: L.G. Desgranges, 1798; Vol. 1;114.
- Goncharov N.P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2005;41;52-55.
- Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Syst. Evol.* 2011;295:1-11. DOI 10.1007/s00606-011-0480-9.
- Haque M.A., Martinek P., Kobayashi S., Kita I., Ohwaku K., Watanabe N., Kuboyama T. Microsatellite mapping of genes for semi-dwarfism and branched spike in *Triticum durum* Desf. var. *ramoso-*

- obscurum* Jakubz. "Vetvistokoloskaya". *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012;59:831-837. DOI 10.1007/s10722-011-9722-5.
- Haque M.A., Takayama A., Watanabe N., Kuboyama T. Cytological and genetic mapping of the gene for four-awned phenotype in *Triticum carthlicum* Nevski. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011;58(7):1087-1093. DOI 10.1007/s10722-010-9644-7.
- Knüpfner H., Morrison L.A., Filatenko A.A., Hammer K., Morgounov A., Faberová I. English translation of the 1979 Russian taxonomic monograph of *Triticum* L. by Dorofeev et al.: project progress report. 2003. Available at: https://wheat.pw.usda.gov/ggpages/GrainTax/manuscript_Dorofeev_extended.html
- Körnig F. Der Weizen. In: Körnig F., Werner H. (Eds.). *Hundbuch des Getreidebaus*. Bd. 1. Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885;22-114.
- Lachman J., Martinek P., Kotikova Z., Šulc's M. Genetics and chemistry of pigments in wheat grain – A review. *J. Cereal Sci.* 2017;74: 145-154. DOI 10.1016/j.jcs.2017.02.007.
- Linnaeus C. *Critica Botanica*. Leiden. 1737. Available at: <http://ru.knowledgr.com/09901965/CriticaBotanica>
- Lyapunova O.A. Intraspecific classification of durum wheat: New botanical varieties and forms. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2017;7(7): 757-762. DOI 10.1134/S2079059717070048.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. Available at: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
- Percival J. *The Wheat Plants*. London: Duckworth and Co., 1921.
- Watanabe N. Genetic control of the long glume phenotype in tetraploid wheat by homoeologous chromosomes. *Euphytica*. 1999;106:39-43. DOI 10.1023/A:1003589117853.
- Watanabe N., Nakayama A., Ban T. Cytological and microsatellite mapping of the genes determining liguleless phenotype in durum wheat. *Euphytica*. 2004;140:163-170. DOI 10.1007/s10681-004-2425-7.
- Watanabe N., Yotani Y., Furuta Y. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume in durum wheat. *Euphytica*. 1996; 91:235-239. DOI 10.1007/BF00021076.

ORCID IDO.A. Lyapunova orcid.org/0000-0003-2164-4510

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.10.2020. После доработки 10.12.2020. Принята к публикации 10.12.2020.