


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

Генетический полиморфизм локусов высокомолекулярных субъединиц глютеина у сортообразцов мягкой пшеницы Предуральской степной зоны

А.А. Галимова^{1, 2} , А.Р. Кулуев¹, К.Р. Исмагилов³, Б.Р. Кулуев^{1, 2}

¹ Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

³ Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия


 aiz.galimova@yandex.ru

Аннотация. Высокомолекулярные глютеины играют важную роль в обеспечении хлебопекарных качеств зерна мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Однако селекция мягкой пшеницы по данному признаку весьма трудоемка, поэтому большой интерес представляет генотипирование сортообразцов по аллельному составу генов высокомолекулярных глютеинов. Цель исследования состояла в определении состава субъединиц высокомолекулярных глютеинов на основе выявления аллельного состава генов *Glu-1*, а также в выявлении частоты встречаемости аллелей генов *Glu-1* в сортообразцах мягкой пшеницы, находящихся в селекционной работе в Предуральской степной зоне (ПСЗ). Проанализированы 26 озимых и 22 яровых сортообразца мягкой пшеницы, находящихся в селекционной работе в ПСЗ, и 27 озимых и 20 яровых сортообразцов из коллекции ВИР. Анализ генотипов показал наличие 13 различных аллельных сочетаний генов *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* в сортообразцах ПСЗ и 19 сочетаний – в сортообразцах ВИР. Самым распространенным для яровых сортов и линий ПСЗ оказалось сочетание аллелей *b b/al/c d* ($Ax2^* Vx7+Vy8/8^*/9 Dx5+Dy10$), для озимых – *a c d* ($Ax1 Vx7+Vy9 Dx5+Dy10$). Среди яровых сортообразцов коллекции ВИР с равной частотой встречались генотипы *b c a* ($Ax2^* Vx7+Vy9 Dx2+Dy12$) и *b c d* ($Ax2^* Vx7+Vy9 Dx5+Dy10$); в группе озимых сортов ВИР преобладал генотип *a b/al d* ($Ax1 Vx7+Vy8/8^* Dx5+Dy10$). Наиболее предпочтительное в целях хлебопечения сочетание аллелей выявлено у ярового сорта Екатерина и озимых сортов Тарасовская 97, Волжская С3, а также у линий к-58164, Л43510, Л43709, Л-67, Л-83, которые рекомендуются для дальнейших селекционных программ по улучшению и сохранению хлебопекарных качеств в условиях Предуральской степной зоны.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*; генотипирование; хлебопекарные качества; высокомолекулярные глютеины; гены *Glu-1*.

Для цитирования: Галимова А.А., Кулуев А.Р., Исмагилов К.Р., Кулуев Б.Р. Генетический полиморфизм локусов высокомолекулярных субъединиц глютеина у сортообразцов мягкой пшеницы Предуральской степной зоны. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2023;27(4):297-305. DOI 10.18699/VJGB-23-36


Genetic polymorphism of high-molecular-weight glutenin subunit loci in bread wheat varieties in the Pre-Ural steppe zone

А.А. Galimova^{1, 2} , А.Р. Kuluev¹, К.Р. Ismagilov³, Б.Р. Kuluev^{1, 2}

¹ Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

² Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

³ Bashkir Research Institute of Agriculture of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

 aiz.galimova@yandex.ru

Abstract. High-molecular-weight glutenins play an important role in providing high baking qualities of bread wheat grain. However, breeding bread wheat for this trait is very laborious and, therefore, the genotyping of variety samples according to the allelic composition of high-molecular-weight glutenin genes is of great interest. The aim of the study was to determine the composition of high-molecular-weight glutenin subunits based on the identification of the allelic composition of the *Glu-1* genes, as well as to identify the frequency of the *Glu-1* alleles in bread wheat cultivars that are in breeding work under the conditions of the Pre-Ural steppe zone (PSZ). We analyzed 26 winter and 22 spring bread wheat varieties from the PSZ and 27 winter and 20 spring varieties from the VIR collection. Genotyping at the *Glu-A1* locus showed that the *Ax1* subunits are most common in winter varieties, while the predominance of the *Ax2** subunits was typical of spring varieties and lines. In the *Glu-B1* locus, the predominance of alleles associated with the production of the *Bx7* and *By9* subunits was revealed for both winter and spring varieties. In the case of the *Glu-D1* gene, for all the wheat groups studied, the composition of the *Dx5+Dy10* subunits was the most common: in 92.3 % of winter and 68.2 % of spring PSZ accessions and in 80 % of winter and 55 % of spring VIR accessions. The analysis of genotypes

showed the presence of 13 different allelic combinations of the *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* genes in the PSZ varieties, and 19 combinations in the VIR varieties. The *b b/al/c d* allelic combination ($Ax2^* Bx7+By8/8^*/9 Dx5+Dy10$) turned out to be the most common for the PSZ spring varieties and lines, while for the PSZ winter accessions it was *a c d* ($Ax1 Bx7+By9 Dx5+Dy10$); the *b c a* and *b c d* genotypes ($Ax2^* Bx7+By9 Dx2+Dy12$ and $Ax2^* Bx7+By9 Dx5+Dy10$, respectively) occur with equal frequency among the VIR spring accessions; in the group of VIR winter varieties, the combination of the *a b/al d* alleles ($Ax1 Bx7+By8/8^* Dx5+Dy10$) prevails. The most preferred combination of alleles for baking qualities was found in the spring variety 'Ekaterina' and winter varieties 'Tarasovskaya 97'; 'Volzhskaya S3', as well as in lines k-58164, L43510, L43709, L-67, L-83, which are recommended for further breeding programs to improve and preserve baking qualities in the conditions of the Pre-Ural steppe zone.

Key words: *Triticum aestivum*; genotyping; baking qualities; high molecular weight glutenins; *Glu-1* genes.

For citation: Galimova A.A., Kuluev A.R., Ismagilov K.R., Kuluev B.R. Genetic polymorphism of high-molecular-weight glutenin subunit loci in bread wheat varieties in the Pre-Ural steppe zone. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(4):297-305. DOI 10.18699/VJGB-23-36

Введение

Клейковинный комплекс зерна мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) играет важную роль в определении ее хлебопекарных качеств (Gomez et al., 2011). В образовании клейковины зерна участвуют разные группы белков (Wieser et al., 2006; Koehle, Wieser, 2013). Наиболее значимыми среди них являются высокомолекулярные глютеины, поскольку межмолекулярные дисульфидные связи, которые устойчивы к воздействиям высоких температур, возникают именно между ними. Так, количество и состав высокомолекулярных субъединиц глютеина (ВМСГ) важны при формировании структуры мякиша хлебобулочного изделия, которая образуется в ходе выпекания, и представляются значимыми факторами, определяющими хлебопекарные качества зерна пшеницы (Dhaka, Khatkar, 2015).

Каждый из локусов высокомолекулярных глютеинов *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* содержит по два паралогичных гена, кодирующих белки "х"- и "у"-типа. Эти белки различаются молекулярными массами и последовательностями консервативных N-концевых доменов (Payne et al., 1982; Shewry et al., 2003). Несмотря на наличие шести генов *Glu-1* (кодирующих ВМСГ $Ax1$, $Bx1$, $Dx1$, $Ay1$, $By1$ и $Dy1$), у разных сортов мягкой пшеницы количество экспрессируемых генов ВМСГ варьирует от трех до пяти, так как гены субъединиц $Ax1$ и $By1$ могут не экспрессироваться, а экспрессия субъединицы $Ay1$ всегда заблокирована (Luo et al., 2018). Для генов глютеинов характерны аллели, ассоциированные с высокими и низкими показателями продуктивности, качества зерна, адаптивного потенциала (Конарев и др., 2000). Выявлено, что на хорошее качество выпечки, в частности на эластичность и прочность теста, объем хлеба значительное влияние оказывают субъединицы, кодируемые субгеномом D (Yang et al., 2014). Следующим по значимости является субгеном В (Zhang L.J. et al., 2015).

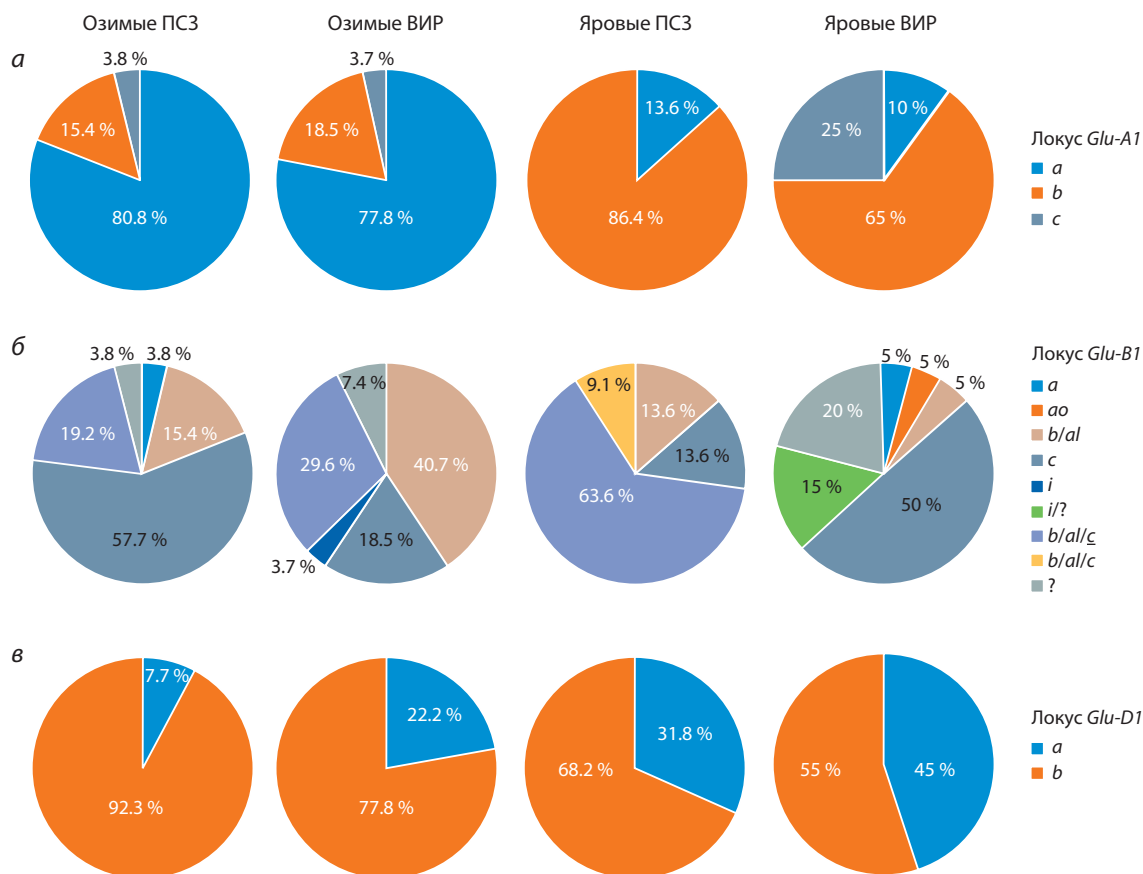
Различные сочетания аллелей генов *Glu-1* субгеномов АВD определяют разнообразие комбинаций ВМСГ, что оказывает влияние на качество пшеничного теста и конечных продуктов. Так, аллель *Glu-A1a* (кодирует субъединицу $Ax1$) ассоциируется с высоким индексом глютеина и длительным временем развития теста (Tabiki et al., 2006). Аллель *Glu-A1b* ($Ax2^*$), как правило, ассоциируется с хорошей прочностью теста (Vazquez et al., 2012). В свою очередь аллель *Glu-A1c* (null) оказывает отрицательное воздействие на качество теста (Anjum et al.,

2007). Для локуса *Glu-B1* характерно наличие множества аллелей, среди которых *Glu-B1f* ($Bx13+By16$) и *Glu-B1i* ($Bx17+By18$) оказывают положительное влияние на реологические свойства теста и хлебопекарные качества (Guo et al., 2019). Среди аллелей локуса *Glu-B1* обнаружен уникальный аллель *Glu-B1al*, ассоциированный со сверхэкспрессией субъединицы $Bx7$ ($Bx7^{OE}$) и повышенной прочностью теста (Zhao et al., 2020). Для локуса субгенома D известно, что высоким реологическим свойствам и качеству теста способствует аллель *Glu-D1d* ($Dx5+Dy10$) (Wang G. et al., 1993). Если рассматривать влияние различных ВМСГ на реологические свойства теста, то они имеют следующий ранговый порядок вклада в прочность теста: $Dx5+Dy10 > Dx2+Dy12 > Dx3+Dy12 > Dx4+Dy12$ (Payne, Lawrence, 1983; Zhang Y. et al., 2018); в локусах *Glu-B1* и *Glu-A1*: $Bx17+By18 > Bx13+By16 > Bx7+By9 > Bx7+By8 > Bx6+By8$ и $Ax2^* > Ax1 > Null$ соответственно (Patil et al., 2015).

Согласно оценкам ФГБУ «Центр оценки качества зерна» за 2019 г., в Республике Башкортостан 46.2 % зерна мягкой пшеницы относилось к четвертому классу, а 20.5 % вообще не являлось продовольственным (<http://fczerna.ru/>). Таким образом, одна из проблем при выращивании мягкой пшеницы в Республике Башкортостан – низкое качество зерна, которое зависит от генотипа, однако не исключено также негативное влияние почвенно-климатических условий нашего региона. Исходя из значимости ВМСГ в формировании высоких хлебопекарных качеств зерна пшеницы, знание состава ВМСГ и их характеристика являются важными и актуальными задачами для селекции, направленной в том числе на улучшение и сохранение хлебопекарных качеств пшеницы. Такие исследования ранее не проводились в условиях Предуральской степной зоны. Поэтому целью нашей работы стало определение аллельного состояния локусов *Glu-1*, выявление состава ВМСГ на основе ПЦР и проведение анализа частоты встречаемости разных генотипов у сортообразцов мягкой пшеницы из коллекций Башкирского научно-исследовательского института сельского хозяйства УФИЦ РАН и ВИР.

Материалы и методы

Объектами исследования были 48 сортов и линий мягкой пшеницы, находящихся в селекционных программах и районированных к почвенно-климатическим условиям Предуральской степной зоны (ПСЗ), у которых хлебо-



Распределение аллелей генов *Glu-1* в сортообразцах, районированных к условиям Предуральской степной зоны, и из коллекции ВИР. Аллели субгеномов ABD и частота их встречаемости: *a* – субгеном А; *b* – субгеном В; *v* – субгеном D.

пекарные качества не изучались, а также 47 случайных сортообразцов из коллекции ВИР с известными хлебопекарными качествами (Приложение 1)¹.

Выделение геномной ДНК из высушенных листьев осуществляли стандартным методом с использованием ЦТАБ (Doyle J.J., Doyle J.L., 1987). Генотипирование образцов выполняли посредством ПЦР-анализа, визуализацию результатов проводили в 1.6 % агарозных и 8 % полиакриламидных гелях с маркерами длин фрагментов ДНК 50 bp и 100 bp («Евроген», Россия). Для выявления аллельных состояний генов *Glu-1* использовали пары праймеров UMN19F/19R (Liu et al., 2008), a/b (Lafiandra et al., 1997) и VxF/VxR (Ma et al., 2003), а также ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 и ZSBy9aF2/ZSBy9aR2 (Lei et al., 2006) для субгеномов А и В соответственно. В оценке сортов и линий по локусу *Glu-B1* для детекции аллелей субъединиц х-типа использовали пару праймеров VxF/VxR, для субъединиц у-типа – пары праймеров ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 и ZSBy9aF2/ZSBy9aR2. Аллельное состояние гена *Glu-D1* определяли дуплексной ПЦР с помощью пар праймеров UMN25F/25R и UMN26F/26R (Liu et al., 2008). Последовательности праймеров и размеры ПЦР-продуктов приведены в Приложении 2. Примеры полученных нами электрофореграмм разных аллелей субгеномов ABD приведены в Приложении 3.

¹ Приложения 1–3 см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2023-27/appx12.pdf>

Результаты

Генотипирование по локусу *Glu-A1*

ПЦР-анализ озимых сортообразцов ПСЗ выявил наличие аллеля *a*, ассоциированного с субъединицей Ax1, у 21 (80.8 %) из 26 сортов, аллеля *b* (Ax2*) – у четырех (15.4 %), аллеля *c* (Ax-null) – у одного (3.8 %) озимого сорта. В группе яровых сортов и линий ПСЗ у трех (13.6 %) из 22 сортообразцов обнаружен аллель *a*, у 19 (86.4 %) – аллель *b* (см. Приложение 3, а); сортообразцы с аллелем *c* в данной группе не обнаружены.

Для выборки сортообразцов из коллекции ВИР получены следующие результаты: аллель *a* выявлен у 21 (77.8 %) озимых и двух (10 %) яровых сортов; аллель *b* – у пяти (18.5 %) озимых и 13 (65 %) яровых сортов; аллель *c* – у одного (3.7 %) озимого и пяти (25 %) яровых сортов и линий (см. таблицу и рисунок, а).

Генотипирование по локусу *Glu-B1*

ПЦР-анализ 26 озимых сортообразцов ПСЗ показал наличие субъединицы Vx7 у 25 (96 %) сортообразцов (см. рисунок, б). В случае яровых сортов и линий ПСЗ выявлено, что все исследуемые сортообразцы несут субъединицу Vx7. При анализе озимых сортов ВИР установлено, что все образцы несут аллель, ассоциированный с наработкой субъединиц Vx7, кроме сортов Заря, Колхозница и Авеста. У сортов Заря и Колхозница в ходе ПЦР образу-

Результаты анализа аллельного состава генов *Glu-1* и состав ВМСГ

№ п/п	Сорт/линия	ВМСГ			Аллель гена <i>Glu-1</i>		
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
Озимые ПСЗ							
1	Алабасская	1	7+null	5+10	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>d</i>
2	Башкирская 10	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
3	Безенчукская 380	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
4	Волжская качеств.	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
5	Лютесценс 25520	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
6	Лютесценс 47488	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
7	Лютесценс 60865	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
8	Лютесценс 65532	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
9	Лютесценс 65737	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
10	Лютесценс 65752	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
11	Лютесценс 67750	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
12	Лютесценс 68347	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
13	Лютесценс 68551	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
14	Эритроспермум 37067	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
15	Эритроспермум 69577	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
16	Эритроспермум 70757	null	7+8/8*	5+10	<i>c</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
17	Агидель	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
18	Агидель Н	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
19	Агидель 2	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
20	Анастасия	1	?+ null/20	5+10	<i>a</i>	?	<i>d</i>
21	Аэлита	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
22	Калач 60	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
23	Лана	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
24	Московская 39	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
25	Новоершовская	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
26	Уфимка	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Яровые ПСЗ							
1	Башкирская 28	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
2	Екатерина	2*	7+8/8*	5+10	<i>b</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
3	Зауральская жемчужина	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
4	Л43466	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
5	Л43510	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
6	Л43705	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
7	Л43706	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
8	Л43709	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
9	Омская 35	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
10	Тулайковская 108	2*	7+9	2+12	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
11	Экада 109	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
12	Экада 113	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
13	Архат	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
14	Л-21	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
15	Л-63	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
16	Л-67	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
17	Л-83	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
18	Омская 36	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
19	Салават Юлаев	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
20	Ватан	1	7+8/8*/9	2+12	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
21	Экада 70	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
22	Саратовская 55	2*	7+8/8*/9	2+12	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>

Окончание таблицы

№ п/п	Сорт/линия	VMCG			Аллель гена <i>Glu-1</i>		
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
Озимые ВИР							
1	Заря	1	?+9	2+12	<i>a</i>	?	<i>a</i>
2	Стрелинская	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
3	Колхозница	1	?	2+12	<i>a</i>	?	<i>a</i>
4	Горьковчанка	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
5	Безостая 1	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
6	Мироновская 808	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
7	Волна	1	7+8/8*/9	2+12	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
8	Лютесценс 61	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
9	Эритроспермум 60	2*	7+8/8*/9	5+10	<i>b</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
10	Лидия	1	7+8/8*/9	2+12	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>a</i>
11	Тарасовская 87	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
12	Зерноградка 9	1	7+8/8*/9	5+10	<i>a</i>	<i>b/al/c</i>	<i>d</i>
13	Тарасовская 97	2*	7+8/8*	5+10	<i>b</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
14	Престиж	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
15	Тарасовская остистая	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
16	Горянка	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
17	Августа	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
18	Авеста	1	17+18	2+12	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
19	Агра	1	7+8/8*	2+12	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>a</i>
20	Альбина	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
21	Донэко	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
22	Доминанта	null	7+9	5+10	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
23	Волжская СЗ	2*	7+8/8*	5+10	<i>b</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
24	Жемчужина Поволжья	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
25	Донна	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
26	Дмитрий	1	7+8/8*	5+10	<i>a</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
27	Левобережная 3	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Яровые ВИР							
1	Tin-Ci-En 18	null	7+16	2+12	<i>c</i>	<i>ao</i>	<i>a</i>
2	Calanda	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
3	Bola Picota	1	7+null	5+10	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>d</i>
4	58006/382215	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
5	58013/382239	1	7+9	5+10	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
6	Leningradka Krupnozernaya	null	?	2+12	<i>c</i>	?	<i>a</i>
7	C-75094	2*	17+18/15	5+10	<i>b</i>	<i>i/?</i>	<i>d</i>
8	58164/462069	2*	7+8/8*	5+10	<i>b</i>	<i>b/al</i>	<i>d</i>
9	Niab 545	2*	17+18/15	5+10	<i>b</i>	<i>i/?</i>	<i>d</i>
10	Bithoor	2*	17+18/15	5+10	<i>b</i>	<i>i/?</i>	<i>d</i>
11	Sheridan	null	?+8/8*/18/15	2+12	<i>c</i>	?	<i>a</i>
12	MS 4351	2*	7+9	2+12	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
13	MSK 1002	null	7+9	2+12	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
14	Egisar 29	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
15	Nabat	2*	7+9	5+10	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
16	Ranger	2*	?+8/8*/18/15	2+12	<i>b</i>	?	<i>a</i>
17	Shortana	2*	7+9	2+12	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
18	Lutescens 275	2*	7+9	2+12	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
19	55870/356485	2*	7+9	2+12	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
20	56471/69970	null	?+8/8*/18/15	5+10	<i>c</i>	?	<i>d</i>

Примечание. VMCG – высокомолекулярные субъединицы глютеина. Полужирным шрифтом и подчеркиванием отмечены субъединицы, экспрессия которых является преобладающей; вопросительным знаком – аллели и субъединицы, которые не удалось точно идентифицировать.

ются продукты реакции, длины которых не соответствуют размерам ПЦР-продуктов, характерным локусам, ассоциированным с субъединицами Vx6, Vx7/7* и Vx17; для сорта Авеста выявлена наработка ампликона субъединицы Vx17 (см. Приложение 3, в). В ходе генетического анализа сортов и линий яровых форм из ВИР для 13 сортообразцов из 20 (65 %) установлено наследование аллеля, кодирующего субъединицу Vx7, у 3 сортообразцов (15 %) – субъединицы Vx17, для 4 сортообразцов с использованием пары праймеров VxF/VxR определить субъединицы х-типа не удалось (Leningradka Krupnozernaya, Sheridan, Ranger, 56471/69970).

С использованием пар праймеров ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 и ZSBy9aF2/ZSBy9aR2 установлено наличие в исследуемых выборках моно- и полиморфных сортов и линий. Доля мономорфных сортообразцов составила 80.8 и 70.4 % у озимых и 27.3 и 100 % у яровых форм в выборках образцов ПСЗ и ВИР соответственно. Полиморфные сорта и линии – это те образцы, при генотипировании которых в электрофореграммах различались аллели нескольких глутенин-кодирующих локусов.

Полиморфизм локуса *Glu-B1* представлен комбинацией субъединиц глутенина Vx7+Vu8/8*/Vx7+Vu9. Данная комбинация встречается в двух формах: одинаковый уровень экспрессии генов субъединиц Vu-типа (7+8/8*/9) и преобладание экспрессии генов субъединицы Vu9 (7+8/8*/9). Так, в ходе генетического анализа с использованием праймеров ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 аллель субъединицы Vu9 в мономорфной форме определен у 15 (57.7 %) из 26 сортообразцов озимых форм и у 3 (13.6 %) из 22 сортообразцов яровых форм выборки ПСЗ. Полиморфная форма в виде комбинаций Vu (7+8/8*/9) и Vu (7+8/8*/9) обнаружена у 19.2 и 0 % озимых и 63.6 и 9.1 % яровых образцов соответственно. Вторая пара праймеров ZSBy9aF2/ZSBy9aR2 позволила идентифицировать аллель Vu8/Vu8* у 4 озимых и 3 яровых сортообразцов ПСЗ. Аллель субъединицы Vnull/20 в выборке озимых форм сортов и линий ПСЗ обнаружен у сорта Анастасия, в выборке яровых ПСЗ не найден. Для сорта Алабаская выявлено носительство аллеля *a*, для которого характерен набор субъединиц Vx7+Vnull.

Анализ с помощью пары праймеров ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 сортов и линий ВИР показал носительство мономорфного аллеля субъединицы Vu9 (см. Приложение 3, з) для 6 (22.2 %) из 27 озимых и 10 (50 %) из 20 яровых сортообразцов. Полиморфизм в выборке сортообразцов ВИР встречается в форме Vu (7+8/8*/9) только у озимых сортов (29.6 %). С помощью праймеров ZSBy9aF2/ZSBy9aR2 установлено, что 11 из 27 озимых сортов и линий несут аллель субъединицы Vx8/8*, для сорта Колхозница субъединица у-типа не найдена. В ходе амплификации яровых сортов и линий праймерами ZSBy9aF2/ZSBy9aR2 выявлено, что у 17 из 20 сортообразцов образуются два продукта реакции, у трех оставшихся сортообразцов – ноль, один и три продукта реакции. По результатам ПЦР двух пар праймеров, ZSBy9aF1/ZSBy9aR3 и ZSBy9aF2/ZSBy9aR2, 10 (50 %) из 20 яровых сортообразцов несут аллель, ассоциированный с наработкой субъединицы Vu9, 7 (35 %) сортообразцов – аллель субъединицы 8/8*/18/15, 1 сортообразец (сорт

Vola Picota) – аллель субъединицы null/20, 1 сортообразец (Tin-Ci-En 18) – аллель субъединицы Vu16 (см. таблицу и рисунок, б).

Генотипирование по локусу *Glu-D1*

Идентификацию аллельного состава гена *Glu-D1* проводили с помощью двух пар праймеров для одновременного определения аллелей генов, кодирующих субъединицы Dx5 и Dy10 (5+10) и Dx2 и Dy12 (2+12). При использовании данных праймеров для образцов с субъединицами 5+10 наблюдали наличие ампликонов размерами 397 и 281 п. о. (аллель *d*), с субъединицами 2+12 – ампликонов длиной 415 и 299 п. о. (аллель *a*) (см. Приложение 3, б). Так, в выборке сортообразцов ПСЗ аллель *d* выявлен у 24 (92.31 %) озимых и у 15 (68.18 %) яровых сортообразцов; в выборке сортов и линий из коллекции ВИР данный аллель обнаружен у 24 (88.9 %) озимых и 11 (55 %) яровых форм мягкой пшеницы (см. таблицу и рисунок, в).

Сочетание аллелей генов *Glu-1* (ABD)

Для озимых форм пшениц ПСЗ было характерно наличие восьми разных сочетаний аллелей генов *Glu-1* (ABD), для яровых – девяти. В случае озимых форм преобладающим оказалось сочетание аллелей *a c d* – оно выявлено у 13 (50 %) из 26 сортообразцов всей выборки ПСЗ, тогда как в случае яровых – сочетание *b b/al/c d* (36.4 %). Также значительное число яровых сортов имело генотип с сочетанием аллелей *b b/al/c a* (22.7 %).

Установлено наличие 10 разных сочетаний аллелей в выборке озимых форм из 27 сортов и 11 сочетаний аллелей в выборке яровых форм из 20 сортообразцов ВИР. У озимых сортов преобладало сочетание аллелей *a b/al d* (29.6 %; 8 сортов из 27), у яровых сортообразцов наиболее часто встречались сочетания аллелей *b c d* и *b c a* (по 20 % каждого сочетания; 4 сортообразца из 20). Кроме того, у 15 % сортообразцов (3 сортообразца из 20) наблюдалось сочетание аллелей *b i/? d*.

Обсуждение

К настоящему времени показано существование корреляций между присутствием определенных аллелей генов *Glu-1* и показателями хлебопекарного качества зерна мягкой пшеницы. Для локусов генов ВМСГ характерен высокий полиморфизм (Patil et al., 2015), что, возможно, является одной из причин генетической изменчивости сортов пшениц по реологическим и технологическим свойствам теста. При классической селекции данные качества трудно контролировать. Поэтому генотипирование аллелей ВМСГ считается важной задачей, направленной на эффективный отбор родительских форм с высокими хлебопекарными качествами, а полученные результаты могут быть применены в маркер-ориентированной и геномной селекции мягкой пшеницы. Однако прежде необходимо провести работы по оценке генетического разнообразия сортов мягкой пшеницы по аллельному составу генов высокомолекулярных глутенинов в отдельных регионах, чему и посвящено наше исследование.

Субъединицы Ax1 и Ax2* оказывают положительное влияние на качество теста, субъединица null – отрицательное (Anjum et al., 2007). Нами выявлено, что у озимых

сортообразцов по субгеному *A* преобладающим является аллель *a* (*Ax1*), тогда как у яровых – аллель *b* (*Ax2**) (см. рисунок, *a*). Эта закономерность характерна для обеих исследуемых групп (ПСЗ и ВИР).

Для всех изученных сортообразцов, общее число которых составило 95, определены восемь разных аллелей *Glu-B1* (см. рисунок, *b*). При этом для семи сортообразцов выявить точный аллель не удалось, поскольку в ходе ПЦР либо образовывались продукты реакции, размеры которых не соответствовали ожидаемым, либо продукт реакции отсутствовал. Данные образцы требуют дальнейших исследований, в том числе путем секвенирования, на предмет возможного носительства новых аллелей. Среди восьми идентифицированных аллелей наибольшая частота встречаемости определена для аллеля *c* (*Vx7+Vy9*) (34.7 % от общего числа образцов ПСЗ и ВИР), что соотносится с результатами других работ, в которых говорится о широком распространении этого аллеля (Payne, Lawrence, 1983; Gianibelli et al., 2001).

При анализе выборки сортов и линий мягкой пшеницы ПСЗ наиболее распространенными оказались аллели *c* и *b/al/c*. Так, 57.7 % озимых сортообразцов ПСЗ являются носителями аллеля *c* (*Vx7+Vy9*), 63.6 % яровых сортов и линий ПСЗ – аллеля *b/al/c* (*Vx7+Vy8/8*/9*). Однако при анализе выборки сортов и линий из коллекции ВИР обнаружилось, что в большинстве аллель *c* несут яровые сортообразцы (50 %), а озимые сорта с частотой 40.7 % являются носителями аллеля *b/al* (*Vx7+Vy8/8**). Таким образом, озимые сорта ПСЗ чаще были мономорфны, в отличие от яровых сортообразцов, для которых обнаружена наработка продуктов ПЦР, характерных как для аллеля *b/al* (*Vx7+Vy8/8**), так и для аллеля *c* (*Vx7+Vy9*). При этом необходимо отметить, что наработка ампликонов, связанных с аллелем *c*, происходит значительно чаще по сравнению с ампликонами аллеля *b/al* (сортообразцы имеют генотип *b/al/c* (*Vx7+Vy8/8*/9*)). Распространение аллелей *b/al* (*Vx7+Vy8/8**) и *c* не удивительно, так как данные аллели ассоциируются с хорошими хлебопекарными качествами (Payne, Lawrence, 1983).

В рассматриваемых выборках стоит обратить внимание на озимый сорт Авеста из коллекции ВИР, поскольку данный сорт, вероятно, является носителем аллеля *Glu-B1i* (*Vx17+Vy18*), ассоциированного с высокой оценкой качества, и может быть отобран для селекционных программ, направленных на улучшение сортов по качеству зерна. Помимо сорта Авеста, необходимо проведение дополнительных исследований у яровых сортообразцов ВИР – С-75094, Niab 545, Vithoor, с целью установления точного аллеля, а именно аллеля субъединицы *y*-типа. При подтверждении носительства аллеля *Glu-B1i* (*Vx17+Vy18*) эти сорта тоже могут быть использованы в селекционных программах. При планировании гибридных работ следует иметь в виду, что сорта Алабасская и Bola Picota несут аллель *a* (*Vx7*) субгенома *B*, который ассоциируется с достаточно низкой оценкой качества зерна. Сорт Bola Picota, по данным ВИР, действительно обладает низкими хлебопекарными качествами (см. Приложение 1). Итак, анализ локуса *Glu-Bx* показал, что преобладающим как для озимых, так и для яровых форм мягкой пшеницы является носительство аллеля, ассоциированного с на-

работкой субъединиц *Vx7*. Генетический анализ локуса *Glu-Bu* выявил наибольшее распространение аллеля, ассоциированного с наработкой субъединицы *Vu9*, у пшениц обеих форм яровизации.

В ходе генетического анализа гена *Glu-D1* установлено, что все сорта ПСЗ и ВИР несут один из двух аллелей – *a* или *d*. Результаты исследований образцов ВИР также указывают на широкое распространение данных аллелей и кодирующихся ими субъединиц глютеина *Dx2+Dy12* и *Dx5+Dy10* (Ayala et al., 2016). Кроме того, для всех рассматриваемых групп пшениц наиболее часто встречается состав субъединиц *Dx5+Dy10* (аллель *d*) (частота встречаемости в общей выборке сортообразцов ПСЗ – 83.3 %, в общей выборке образцов ВИР – 72.3 %). При этом частота встречаемости данного аллеля у озимых сортов выше, чем у яровых (см. рисунок, *e*). Известно, что аллель *d* (*Dx5+Dy10*) локуса *Glu-D1* имеет выраженное положительное влияние на качество муки (Payne, Lawrence, 1983), что согласуется с селекционным отбором, направленным на повышение хлебопекарных качеств зерна. Второй идентифицированный нами аллель субгенома *D* – аллель *a* (*Dx2+Dy12*) – теоретически может оказывать негативное влияние на получение качественного формового хлеба, но рекомендуется для сортов, которые используются для изготовления подового хлеба и лапши. Однако следует упомянуть, что данный аллель не всегда связан с плохим качеством зерна. Несколько лет назад обнаружены гены, обуславливающие синтез субъединиц *Dy12.7* (Peng et al., 2015) и *Dy12*** (Du et al., 2019), которые имеют близкие молекулярные массы со стандартным *Dy12*, но ассоциированы с повышенным качеством зерна.

Помимо влияния единичных аллелей на качество конечной продукции, на качество теста и хлеба влияет суммарный эффект аллелей всех трех субгеномов (Payne et al., 1981; Wang Z.J. et al., 2018; Zhao et al., 2020). В выборке проанализированных образцов пшеницы выявлено 24 аллельные комбинации по локусу *Glu-1*, среди которых наиболее предпочтительной в целях хлебопечения является сочетание аллелей *b b/al d* (*Ax2* Vx7+Vy8/8* Dx5+Dy10*) (Pirozi et al., 2008). Подобная комбинация аллелей обнаружена у ярового сорта Екатерина. В соответствии с данными, приведенными в Госреестре селекционных достижений, этот сорт обладает хорошими хлебопекарными качествами. Среди сортообразцов ВИР сочетанием аллелей *b b/al d* (*Ax2* Vx7+Vy8/8* Dx5+Dy10*) обладают озимые сорта Тарасовская 97, Волжская С3 и линия яровой пшеницы к-58164. Сорта Тарасовская 97 и Волжская С3, согласно Государственному реестру селекционных достижений, имеют хорошие хлебопекарные качества. Таким образом, озимые сорта Тарасовская 97, Волжская С3 и яровой сорт Екатерина могут быть приняты во внимание при отборе родительских пар для селекции мягкой пшеницы с целью повышения хлебопекарных качеств.

Наиболее распространенными в общей выборке озимых сортов и линий оказались сочетания аллелей *a c d* (*Ax1 Vx7+Vy9 Dx5+Dy10*) (50 % – ПСЗ, 14.8 % – ВИР) и *a b/al d* (*Ax Vx7+Vy8/8* Dx5+Dy10*) (11.5 % – ПСЗ, 29.6 % – ВИР). Сообщалось, что данные сочетания субъединиц оцениваются 9 и 10 баллами качества по шкале Пейна. Из частоты встречаемости аллелей *a c d* (*Ax1*

Vx7+Vy9 Dx5+Dy10) (9 баллов по шкале Пейна) и *a b/al d* (Ax1 Vx7+Vy8/8* Dx5+Dy10) (10 баллов) в выборке озимых сортообразцов ПСЗ и коллекции ВИР видно, что в регионах с климатическими условиями ПСЗ селекционный отбор шел в сторону закрепления аллеля *c* субгенома В по сравнению с выборкой образцов ВИР, в которой собраны сорта и линии из разных регионов и стран (см. рисунок, б). Однако в исследуемой выборке яровых сортообразцов наблюдается обратная картина: классическая селекция в ПСЗ идет в сторону приобретения аллеля *b* (Vx7+Vy8) субгенома В (см. рисунок, б). Так, по частоте встречаемости генотипов *b b/al/c a* (Ax2* Vx7+Vy8/8*/9 Dx2+Dy12) (22.7 % – ПСЗ, 0 % – ВИР), *b b/al/c d* (Ax2* Vx7+Vy8/8*/9 Dx5+Dy10) (36.4 % – ПСЗ, 0 % – ВИР), *b c d* (Ax2* Vx7+Vy9 Dx5+Dy10) (13.6 % – ПСЗ, 20 % – ВИР) и *b c a* (Ax2* Vx7+Vy9 Dx2+Dy12) (0 % – ПСЗ, 20 % – ВИР) видно, что в группе сортообразцов ПСЗ появилась гетероморфность локуса *Glu-B1*.

Наименьшие баллы качества ВМСГ по шкале Пейна имеют генотипы *b c a* (Ax2* Vx7+Vy9 Dx2+Dy12) (Glu-1 балл = 7). Такое сочетание аллелей идентифицировано у ярового сорта Тулайковская 108, но, согласно Госреестру селекционных достижений, этот сорт относится к сильной пшенице с хорошими хлебопекарными качествами. Однако, по нашим данным, в условиях Республики Башкортостан сорт Тулайковская 108 характеризуется лишь удовлетворительными хлебопекарными качествами. Вероятно, эти противоречивые данные связаны в том числе с климатическими условиями регионов, и лимитирующим фактором при неблагоприятных внешних условиях может стать генотип сорта. В группе сортообразцов из коллекции ВИР генотип *b c a* обнаружен у 20 % яровых сортообразцов. Кроме генотипа *b c a*, невысокие баллы качества по шкале Пейна имеют сочетания аллелей *b b/al/c a* (Ax2* Vx7+Vy8/8*/9 Dx2+Dy12) (Glu-1 балл = 7 или 5) и *c c a* (Ax-null Vx7+Vy9 Dx2+Dy12) (Glu-1 балл = 5). Последнее сочетание аллелей отмечено у одной линии яровой мягкой пшеницы ВИР – MSK 1002. Генотип *b b/al/c a* (Ax2* Vx7+Vy8/8*/9 Dx2+Dy12), несмотря на невысокий балл качества Glu-1, распространен в группе яровых сортообразцов ПСЗ (22.7 %), также этот генотип имеют две озимые линии ПСЗ – Лютеценс 65752 и Лютеценс 67750.

Заключение

Исследован полиморфизм сортообразцов мягкой пшеницы, районированных к условиям ПСЗ, по генам высокомолекулярных глютенинов *Glu-1* посредством ПЦР-анализа. Среди 26 изученных озимых сортообразцов ПСЗ большинство имели генотипы с аллелями *a c d* (Ax1 Vx7+Vy9 Dx5+Dy10). Для 22 яровых сортообразцов ПСЗ выявлено преобладание сочетания аллелей *b b/al/c d* (Ax2* Vx7+Vy8/8*/9 Dx5+Dy10). Среди 24 идентифицированных сочетаний наиболее предпочтительным в целях хлебопечения является сочетание аллелей генов *Glu-1 b b/al d* (Ax2* Vx7+Vy8/8* Dx5+Dy10). Этот генотип выявлен у ярового сорта Екатерина и озимых сортов Тарасовская 97, Волжская С3 и линии яровой пшеницы к-58164. Из яровых перспективных линий ПСЗ предположительно наибольший балл качества по Пейну могут

иметь линии Л43510, Л43709, Л-67, Л-83, которые рекомендуются для дальнейших селекционных программ по улучшению и сохранению хлебопекарных качеств в условиях Предуральской степной зоны.

Список литературы / References

- Конарев А.В., Конарев В.Г., Губарева Н.К., Пенева Т.И. Белки семян как маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений, селекции и семеноводства. *Цитология и генетика*. 2000;34(2):91-104.
- [Konarev A.V., Konarev V.G., Gubareva N.K., Peneva T.I. Seed proteins as markers in resolving the problems of genetic plant resources, selection and seed production. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 2000;34(2):91-104. (in Russian)]
- Anjum F.M., Khan M.R., Din A., Saeed M., Pasha I., Arshad M.U. Wheat gluten: high molecular weight glutenin subunits – structure, genetics, and relation to dough elasticity. *J. Food Sci.* 2007;72(3): R56-R63. DOI 10.1111/j.1750-3841.2007.00292.x.
- Ayala M., Guzman C., Pena R.J., Alvarez J.B. Diversity of phenotypic (plant and grain morphological) and genotypic (glutenin alleles in *Glu-1* and *Glu-3* loci) traits of wheat landraces (*Triticum aestivum* L.) from Andalusia (Southern Spain). *Genet. Resour. Crop Evol.* 2016;63(3):465-475. DOI 10.1007/s10722-015-0264-0.
- Dhaka V., Khatkar B.S. Effects of gliadin/glutenin and HMW-GS/LMW-GS ratio on dough rheological properties and bread-making potential of wheat varieties. *J. Food Qual.* 2015;38(2):71-82. DOI 10.1111/jfq.12122.
- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 1987;19(1):11-15.
- Du X., Hu J., Ma X., He J., Hou W., Guo J., Bo C., Wang H., Li A., Kong L. Molecular characterization and marker development for high molecular weight glutenin subunit 1Dy12** from Yunnan hulled wheat. *Mol. Breed.* 2019;39(1):4. DOI 10.1007/s11032-018-0910-2.
- Gianibelli M.C., Larroque O.R., Macritchie F., Wrigley C.W. Biochemical, genetic, and molecular characterization of wheat glutenin and its component subunits. *Cereal Chem.* 2001;78(6):635-646. DOI 10.1094/CCHEM.2001.78.6.635.
- Gomez A., Ferrero C., Calvelo A., Anon M.C., Puppo M.C. Effect of mixing time on structural and rheological properties of wheat flour dough for breadmaking. *Int. J. Food Prop.* 2011;14(3):583-598. DOI 10.1080/10942910903295939.
- Guo H., Wu J., Lu Y., Yan Y. High-molecular-weight glutenin 1Bx17 and 1By18 subunits encoded by *Glu-B1i* enhance rheological properties and bread-making quality of wheat dough. *J. Food Qual.* 2019;2019:1958747. DOI 10.1155/2019/1958747.
- Koehler P., Wieser H. Chemistry of cereal grains. In: Gobbetti M., Ganzle M. (Eds.) *Handbook on Sourdough Biotechnology*. MA, Boston: Springer, 2013;11-45. DOI 10.1007/978-1-4614-5425-0_2.
- Lafiandra D., Tucci G.F., Pavoni A., Turchetta T., Margiotta B. PCR analysis of x- and y-type genes present at the complex *Glu-A1* locus in durum and bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1997;94(2):235-240. DOI 10.1007/s001220050405.
- Lei Z.S., Gale K.R., He Z.H., Gianibelli C., Larroque O., Xia X.C., Butow B.J., Ma W. Y-type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the *Glu-B1* locus in hexaploid wheat. *J. Cereal Sci.* 2006;43(1):94-101. DOI 10.1016/j.jcs.2005.08.003.
- Liu S., Chao S., Anderson J.A. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2008;118(1): 177-183. DOI 10.1007/s00122-008-0886-0.
- Luo G., Song S., Zhao L., Shen L., Song Y., Wang X., Yu K., Liu Z., Li Y., Yang W., Li X., Zhan K., Zhang A., Liu D. Mechanisms, origin and heredity of *Glu-1Ay* silencing in wheat evolution and domestication. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(7):1561-1575. DOI 10.1007/s00122-018-3098-2.

- Ma W., Zhang W., Gale K. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat. *Euphytica*. 2003;134:51-60. DOI 10.1023/A:1026191918704.
- Patil V.R., Talati J.G., Singh C., Parekh V.B., Jadeja G.C. Genetic variation in glutenin protein composition of aestivum and durum wheat cultivars and its relationship with dough quality. *Int. J. Food Properties*. 2015;18(9-12):2393-2408. DOI 10.1080/10942912.2014.980948.
- Payne P.I., Corfield K.G., Holt L.M., Blackman J.A. Correlations between the inheritance of certain high-molecular weight subunits of glutenin and bread-making quality in progenies of six crosses of bread wheat. *J. Sci. Food Agric*. 1981;32(1):51-60. DOI 10.1002/jsfa.2740320109.
- Payne P.I., Holt L.M., Worland A.J., Law C.N. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin: Part 3. Telocentric mapping of the subunit genes on the long arms of the homoeologous group 1 chromosomes. *Theor. Appl. Genet*. 1982; 63(2):129-138. DOI 10.1007/BF00303695.
- Payne P.I., Lawrence G.J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res. Commun*. 1983;11(1):29-35.
- Peng Y., Yu K., Zhang Y., Islam S., Sun D., Ma W. Two novel y-type high molecular weight glutenin genes in Chinese wheat landraces of the Yangtze-River region. *PLoS One*. 2015;10(11):e0142348. DOI 10.1371/journal.pone.0142348.
- Pirozi M.R., Margiotta B., Lafiandra D., MacRitchie F. Composition of polymeric proteins and bread-making quality of wheat lines with allelic HMW-GS differing in number of cysteines. *J. Cereal Sci*. 2008;48(1):117-122. DOI 10.1016/j.jcs.2007.08.011.
- Shewry P.R., Halford N.G., Tatham A.S., Popineau Y., Lafiandra D., Belton P.S. The high molecular weight subunits of wheat glutenin and their role in determining wheat processing properties. *Adv. Food Nutr. Res*. 2003;45(3):219-302. DOI 10.1016/s1043-4526(03)45006-7.
- Tabiki T., Ikeguchi S., Ikeda T.M. Effects of high-molecular-weight and low-molecular-weight glutenin subunit alleles on common wheat flour quality. *Breed. Sci*. 2006;56(2):131-136. DOI 10.1270/jsbbs.56.131.
- Vazquez D., Berger A.G., Cuniberti M., Bainotti C., Miranda M.Z., Scheeren P.L., Jobet C., Zuniga J., Cabrera G., Verges R., Pena R.J. Influence of cultivar and environment on quality of Latin American wheats. *J. Cereal Sci*. 2012;56(2):196-203. DOI 10.1016/j.jcs.2012.03.004.
- Wang G., Snape J., Hu H., Rogers W. The high-molecular-weight glutenin subunit compositions of Chinese bread wheat varieties and their relationship with bread-making quality. *Euphytica*. 1993;68:205-212. DOI 10.1007/BF00029874.
- Wang Z.J., Wang X., Zhang Y., Zhang B., Florides Ch.G., Gao Z., Zhang X., Wei Y. Comparison of quality properties between high-molecular-weight glutenin subunits 5+10 and 2+12 near-isogenic lines under three common wheat genetic backgrounds. *Cereal Chem*. 2018;95(4):575-583. DOI 10.1002/cche.10061.
- Wieser H., Bushuk W., MacRitchie F. The polymeric glutenins. In: Wrigley C.W., Bekes F., Bushuk W. (Eds.) Gliadin and Glutenin. The Unique Balance of Wheat Quality. USA, Minnesota, St. Paul: Am. Assoc. of Cereal Chemists, 2006;213-240. DOI 10.1094/9781891127519.010.
- Yang Y.H., Li S.M., Zhang K.P., Dong Z., Li Y., An X., Chen J., Chen Q., Jiao Z., Liu X., Qin H., Wang D. Efficient isolation of ion beam-induced mutants for homoeologous loci in common wheat and comparison of the contributions of *Glu-1* loci to gluten functionality. *Theor. Appl. Genet*. 2014;127(2):359-372. DOI 10.1007/s00122-013-2224-4.
- Zhang L.J., Chen Q.F., Su M.J., Yan B., Zhang X., Jiao Zh. High-molecular-weight glutenin subunit-deficient mutants induced by ion beam and the effects of *Glu-1* loci deletion on wheat quality properties. *J. Food Sci. Agric*. 2015;96(4):1289-1296. DOI 10.1002/jsfa.7221.
- Zhang Y., Hu M., Liu Q., Sun L., Chen X., Lv L., Liu Y., Jia X., Li H. Deletion of high-molecular-weight glutenin subunits in wheat significantly reduced dough strength and bread-baking quality. *BMC Plant Biol*. 2018;18(1):319. DOI 10.1186/s12870-018-1530-z.
- Zhao H., Gao C., Song W., Zhang Y.B., Gao D., Zhang X.M., Zhao L.J., Yang X.F., Liu D.J., Song Q., Zhang C.L., Xin W., Xiao Z.M. Quality differences between NILs of wheat variety Longmai 20 possessing HMW-GS 7^{OE}+8* and 17+18. *Cereal Res. Commun*. 2020;48: 493-498. DOI 10.1007/s42976-020-00052-x.

ORCID ID

A.A. Galimova orcid.org/0000-0002-7068-3359
A.R. Kuluev orcid.org/0000-0002-8563-1244
K.R. Ismagilov orcid.org/0000-0002-0212-116X
B.R. Kuluev orcid.org/0000-0002-1564-164X

Благодарности. Исследования А.А. Галимовой и Б.Р. Кулуева поддержаны грантом Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1066 от 28 сентября 2021 г.), работы А.Р. Кулуева и К.Р. Исмагилова выполнены в рамках государственных заданий № 122030200143-8 и FMRS-2022-0130.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 25.10.2022. После доработки 23.01.2023. Принята к публикации 24.01.2023.