

DOI 10.18699/vjgb-24-31

Оценка генетического разнообразия глиадинкодирующих локусов у образцов яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), созданных в различных селекционных центрах Казахстана и России

М.У. Утебаев , С.М. Дашкевич , О.О. Крадецкая , И.В. Чилимова , Н.А. Боме ¹ Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева, пос. Шортанды-1, Акмолинская область, Казахстан² Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия phytochem@yandex.ru


Аннотация. Изучение генетических ресурсов с использованием полиморфизма проламинов сортообразцов пшеницы из стран с различными климатическими условиями позволяет выявить и проследить предпочтительность отбора аллелей глиадинкодирующих локусов, характерных для конкретных условий. Цель исследования – определить «глиадиновый профиль» коллекции яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) из селекционных центров России и Казахстана на основе изучения генетического разнообразия аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов. Проведен расчет внутривидового ($\mu \pm S_{\mu}$) и генетического (H) разнообразия, доли редких аллелей ($h \pm S_h$), критерия идентичности (I) и генетического сходства (r) яровой мягкой пшеницы из восьми селекционных центров России и Казахстана. Установлено, что наибольшим внутривидовым разнообразием аллелей глиадина отличались образцы яровой мягкой пшеницы, созданные в Костанайской (Карабалыкская СХОС, Казахстан) и Челябинской (Челябинский НИИСХ, Россия) областях. Доля редких аллелей (h) по локусам *Gli-B1* и *Gli-D1* оказалась максимальной у сортов пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область, Россия), что объясняется высокой частотой встречаемости аллелей *Gli-B1e* (86 %) и *Gli-D1a* (89.9 %). Статистически доказано, что изученные образцы яровой мягкой пшеницы из разных областей Казахстана и России отличаются друг от друга по глиадинкодирующим локусам на основе критерия идентичности (I). Наибольшее значение $I = 619.0$ установлено при сравнении образцов пшеницы, происходящих из Костанайской и Саратовской областей, а минимальное $I = 114.4$ отмечено для сортов пшеницы из Тюменской и Челябинской областей. Выявлены аллели глиадина, которые были идентифицированы только образцах, созданных в определенных регионах. Сочетание аллелей *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-Da* идентифицировано у большинства образцов пшеницы Казахстана и России. Аллели *Gli-A1f*, *Gli-A1i*, *Gli-A1m*, *Gli-A1o*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-D1f*, *Gli-A2q*, *Gli-B2o* и *Gli-D2a* оказались характерными и с различной частотой встречались в сортах пшеницы восьми областей России и Казахстана. Наибольший внутрисортный полиморфизм (51.1 %) наблюдался у сортов пшеницы селекции СибНИИСХ (Омская область, Россия), а наименьший (16.6 %) – у образцов Павлодарской СХОС (Павлодарская область, Казахстан). На основе частот встречаемости аллелей составлен «глиадиновый профиль» пшеницы из разных областей и селекционных учреждений России и Казахстана, который может быть использован для подбора родительских пар в селекционном процессе, контроле сортов при репродукции, а также для установления сортовой чистоты.

Ключевые слова: глиадинкодирующие локусы; генетическое разнообразие; генетическое сходство; мягкая пшеница; электрофорез.

Для цитирования: Утебаев М.У., Дашкевич С.М., Крадецкая О.О., Чилимова И.В., Боме Н.А. Оценка генетического разнообразия глиадинкодирующих локусов у образцов яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), созданных в различных селекционных центрах Казахстана и России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(3):263-275. DOI 10.18699/vjgb-24-31

Финансирование. Работа выполнена при поддержке бюджетной программы Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан: BR10764908 «Разработать систему земледелия возделывания сельскохозяйственных культур (зерновых, зернобобовых, масличных и технических культур) с применением элементов технологии возделывания, дифференцированного питания, средств защиты растений и техники для рентабельного производства на основе сравнительного исследования различных технологий возделывания для регионов Казахстана».

Assessment of the genetic diversity of the alleles of gliadin-coding loci in common wheat (*Triticum aestivum* L.) collections in Kazakhstan and Russia

M.U. Utebayev , S.M. Dashkevich , O.O. Kradetskaya , I.V. Chilimova , N.A. Bome ¹ A.I. Barayev Research and Production Centre of Grain Farming, Shortandy-1, Akmola Region, Kazakhstan² University of Tyumen, Tyumen, Russia phytochem@yandex.ru

© Утебаев М.У., Дашкевич С.М., Крадецкая О.О., Чилимова И.В., Боме Н.А., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Abstract. The study of genetic resources using prolamin polymorphism in wheat cultivars from countries with different climatic conditions makes it possible to identify and trace the preference for the selection of the alleles of gliadin-coding loci characteristic of specific conditions. The aim of the study was to determine the "gliadin profile" of the collection of common wheat (*Triticum aestivum* L.) from breeding centers in Russia and Kazakhstan by studying the genetic diversity of allelic variants of gliadin-coding loci. Intrapopulation ($\mu \pm S_p$) and genetic (H) diversity, the proportion of rare alleles ($h \pm S_h$), identity criterion (I) and genetic similarity (r) of common wheat from eight breeding centers in Russia and Kazakhstan have been calculated. It has been ascertained that the samples of common wheat bred in Kostanay region (Karabalyk Agricultural Experimental Station, Kazakhstan) and Chelyabinsk region (Chelyabinsk Research Institute of Agriculture, Russia) had the highest intrapopulation diversity of gliadin alleles. The proportion of rare alleles (h) at *Gli-B1* and *Gli-D1* loci was the highest in the wheat cultivars bred by the Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region (Saratov region, Russia), which is explained by a high frequency of occurrence of *Gli-B1e* (86 %) and *Gli-D1a* (89.9 %) alleles. Based on identity criterion (I), the studied samples of common wheat from different regions of Kazakhstan and Russia have differences in gliadin-coding loci. The highest value of $I = 619.0$ was found when comparing wheat samples originated from Kostanay and Saratov regions, and the lowest $I = 114.4$, for wheat cultivars from Tyumen and Chelyabinsk regions. Some region-specific gliadin alleles in wheat samples have been identified. A combination of *Gli-A1f*, *Gli-B1e* and *Gli-Da* alleles has been identified in the majority of wheat samples from Kazakhstan and Russia. Alleles (*Gli-A1f*, *Gli-A1i*, *Gli-A1m*, *Gli-A1o*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-D1f*, *Gli-A2q*, *Gli-B2o*, and *Gli-D2a*) turned out to be characteristic and were found with varying frequency in wheat cultivars in eight regions of Russia and Kazakhstan. The highest intravarietal polymorphism (51.1 %) was observed in wheat cultivars bred in Omsk region (Russia) and the lowest (16.6 %), in Pavlodar region (Kazakhstan). On the basis of the allele frequencies, a "gliadin profile" of wheat from various regions and breeding institutions of Russia and Kazakhstan was compiled, which can be used for the selection of parent pairs in the breeding process, the control of cultivars during reproduction, as well as for assessing varietal purity.

Key words: gliadin-coding loci; genetic diversity; genetic similarity; common wheat; electrophoresis.

For citation: Utebayev M.U., Dashkevich S.M., Kradetskaya O.O., Chilimova I.V., Bome N.A. Assessment of the genetic diversity of the alleles of gliadin-coding loci in common wheat (*Triticum aestivum* L.) collections in Kazakhstan and Russia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(3):263-275. DOI 10.18699/vjgb-24-31

Введение

На протяжении десятилетий трудами ученых установлено, что применение электрофореза запасного белка пшеницы – глиаина, является одним из методов, позволяющих различать сорта между собой (Autran et al., 1979; Watry et al., 2020). Различия по спектрам глиаина связаны с аллельным разнообразием генов, локализованных в основных локусах: *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*. Аллели локуса контролируют синтез нескольких компонентов глиаина, которые сцепленно наследуются и образуют блок. При этом блоки глиаинов могут отличаться между собой по количеству, интенсивности, электрофоретической подвижности и молекулярной массе компонентов (Sozinov, Popereya, 1980).

На основе изучения мировой коллекции пшеницы аллельные блоки глиаина идентифицированы и собраны в каталоги для мягкой (Metakovsky et al., 2018) и твердой пшеницы (Melnikova et al., 2012). Установлено, что сорта, созданные в разных селекционных центрах, могут быть сходны между собой по некоторым аллелям глиаиндирующих локусов (Novoselskaya-Dragovich et al., 2011; Melnikova et al., 2012), несмотря на то что специального отбора по аллелям не проводилось. Причина этого состоит, вероятно, в сцеплении данных аллелей с генами или группами генов, влияющих на селекционно значимые признаки пшеницы (Хуниас et al., 2006), а также в привлечении в селекционный процесс одного и того же генотипа («сорт-шедевр»), ценного по многим биологическим и хозяйственным признакам, например Саратовская 29, Безостая 1, Мироновская 808 и т. д. Поэтому часто встречающиеся аллели глиаина в образцах, созданных для конкретных климатических условий, можно использовать в идентификации сортов и в качестве маркеров ценных

признаков в селекционном процессе, таких как качество зерна, устойчивость к абиотическим факторам (Созинов, 1985).

Данные, полученные на основе полиморфизма запасных белков, могут не уступать по информативности ДНК-маркерам. Дополнительным преимуществом таких маркеров для селекции растений являются недорогое оборудование и простота выполнения анализов. Анализ состава проламинов до сегодняшнего дня используется при идентификации сортов сельскохозяйственных культур, например люцерны (Какаеи, Ahmadian, 2021), проса (Ma et al., 2022) и риса (Kaur et al., 2023), в изучении генетического контроля синтеза запасных белков овса (Lyubimova et al., 2020). Метод электрофореза запасных белков рекомендован для применения при идентификации сортового материала в правилах UPOV для ячменя (Barley, UPOV Code(s)..., 2018) и пшеницы (Wheat, UPOV Code(s)..., 2022). Для идентификации и регистрации образцов пшеницы, созданных в Российской Федерации, опубликовано методическое руководство по проведению электрофореза запасных белков (Лабораторный анализ..., 2013). Применение метода электрофореза для идентификации сортов пшеницы прописано в государственном стандарте Республики Казахстан (СТ РК, 2018) и Республики Мали (MN-01-03, 2001).

Результаты исследований белкового полиморфизма пшеницы могут стать основой стратегии отбора генотипов с определенным сочетанием аллелей глиаина. Одновременно с этим изучение генетических ресурсов с учетом полиморфизма проламинов пшеницы из стран с различными климатическими условиями позволит выявить и проследить предпочтительность отбора и установить «глиаиновый профиль» сорта, характерный для конкретных

условий. В предыдущих работах были идентифицированы преобладающие, или «лидирующие», аллели проламинов пшеницы, характерные для Северного Казахстана и России (Utebayev et al., 2016, 2019a, 2022; Утебаев и др., 2021). Однако важным является определение глиадинового спектра яровой мягкой пшеницы, свойственного конкретному селекционному учреждению Казахстана и России. Такая информация отражает направление селекции, интенсивность вовлечения в скрещивания генотипов пшеницы из других селекционных учреждений и вероятность проявления «генетической эрозии».

В этой связи цель нашего исследования – определить характерный «глиадиновый профиль» образцов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), созданных в различных селекционных центрах России и Казахстана, на основе изучения и статистического расчета генетического разнообразия аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов.

Материалы и методы

Объектом изучения служили 347 (177 российских и 170 казахстанских) сортов и селекционных линий яровой мягкой пшеницы (Приложение 1)¹, глиадиновые спектры которых описаны и опубликованы ранее (Dobrotvorskaya et al., 2009; Novoselskaya-Dragovich et al., 2013; Utebayev et al., 2016, 2019a, 2022).

К сожалению, провести временную периодизацию по годам создания для всех сортов и селекционных линий не представлялось возможным, поэтому в расчетах исходили из принципа принадлежности того или иного образца к селекционному учреждению (области). Анализировались генетические формулы глиадины образцов мягкой пшеницы, созданных в десяти селекционных учреждениях России и Казахстана (см. Приложение 1). Дополнительно выполнен электрофорез глиадины нового сорта Целинная нива (Акмолинская область), формула которого вошла в общее количество проанализированных образцов пшеницы. Глиадиновые спектры пшеницы получены по методике, предложенной Е.В. Метаковским (Metakovsky, Novoselskaya, 1991), идентификация глиадинов проведена по каталогу аллелей глиадинкодирующих локусов (Metakovsky, 1991).

Обозначение локусов глиадины выполнено в соответствии с каталогом генов пшеницы: *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2* и *Gli-D2* (McIntosh et al., 2003). Аллели локусов обозначали буквами латинского алфавита в следующей последовательности: например, генетическая формула глиадины сорта Chinese Spring – *Gli-A1a*, *Gli-B1a*, *Gli-D1a*, *Gli-A2a*, *Gli-B2a*, *Gli-D2a* – имеет сокращенную запись **a, a, a, a, a, a**, тогда как генетическая формула сорта Мироновская 808 – *Gli-A1f*, *Gli-B1b*, *Gli-D1g*, *Gli-A2n*, *Gli-B2m*, *Gli-D2e* – в сокращенной форме выглядит как **f, b, g, n, m, e**.

Статистический анализ. Внутрипопуляционное разнообразие (μ), демонстрирующее частоту различных генотипов, рассчитывали согласно Л.А. Животовскому (1991):

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \dots + \sqrt{p_n})^2,$$

где p – частота аллелей, рассчитанная по формуле $p = n/N$, в которой N – объем выборки, n – количество аллелей одного локуса в сорте (селекционной линии). При равных частотах всех аллелей локуса $\mu = n$, при неравномерном распределении частот $\mu < n$, а при мономорфизме $\mu = 1$. Стандартная ошибка μ рассчитывалась по формуле $S_\mu = \sqrt{\mu(n - \mu)/N}$, где n – количество аллелей одного локуса.

Долю редких аллелей (h) определяли по формуле

$$h_\mu = 1 - (\mu/n).$$

Для расчета стандартной ошибки доли редких аллелей применяли формулу

$$S_h = \sqrt{h(1 - h)/N}.$$

При попарном сравнении группы образцов пшеницы различного происхождения использовался такой параметр, как показатель сходства (r) (Животовский, 1979):

$$r = \sum \sqrt{pq},$$

где p – частота аллеля в первой популяции; q – частота аллеля во второй популяции. Статистическая ошибка показателя r выражалась формулой

$$S_r = 0.5 \sqrt{\frac{q_0 - r^2}{N_1} + \frac{p_0 - r^2}{N_2}}.$$

В случае, когда в сравниваемых группах все идентифицированные аллели общие, ошибка рассчитывалась по формуле

$$S_r = 0.5 \sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2}} (1 - r).$$

На основе показателя сходства (r) вычисляли критерий идентичности (I):

$$I = \frac{8N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - r).$$

При I , превышающем табличное значение χ^2 с 95 % уровнем значимости, считали, что сортопопуляции имеют достоверную разницу.

Степень генетического разнообразия (H) рассчитана по М. Nei (Nei, 1973):

$$H = 1 - \sum p_i^2.$$

Результаты и обсуждение

Сорта и селекционные линии, взятые для изучения, представлены в Приложении 1. Известно, что не все селекционные линии доходят до сорта, а сорт – до районирования, тем не менее в настоящем исследовании представлены образцы пшеницы (сорта и селекционные линии), которые по тем или иным признакам имели или имеют ценность для селекции, независимо от года создания или районирования. С учетом этого нами предпринята попытка показать аллельное разнообразие глиадинкодирующих локусов, встречающееся в том или ином селекционном центре России и Казахстана.

Локусы *Gli-1*

Казахстан. Для локуса *A1* в пшенице из Павлодарской и Карагандинской областей было идентифицировано по 9 аллелей, из Акмолинской и Костанайской – 12 и

¹ Приложения 1–4 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2024-28/appx11.pdf>

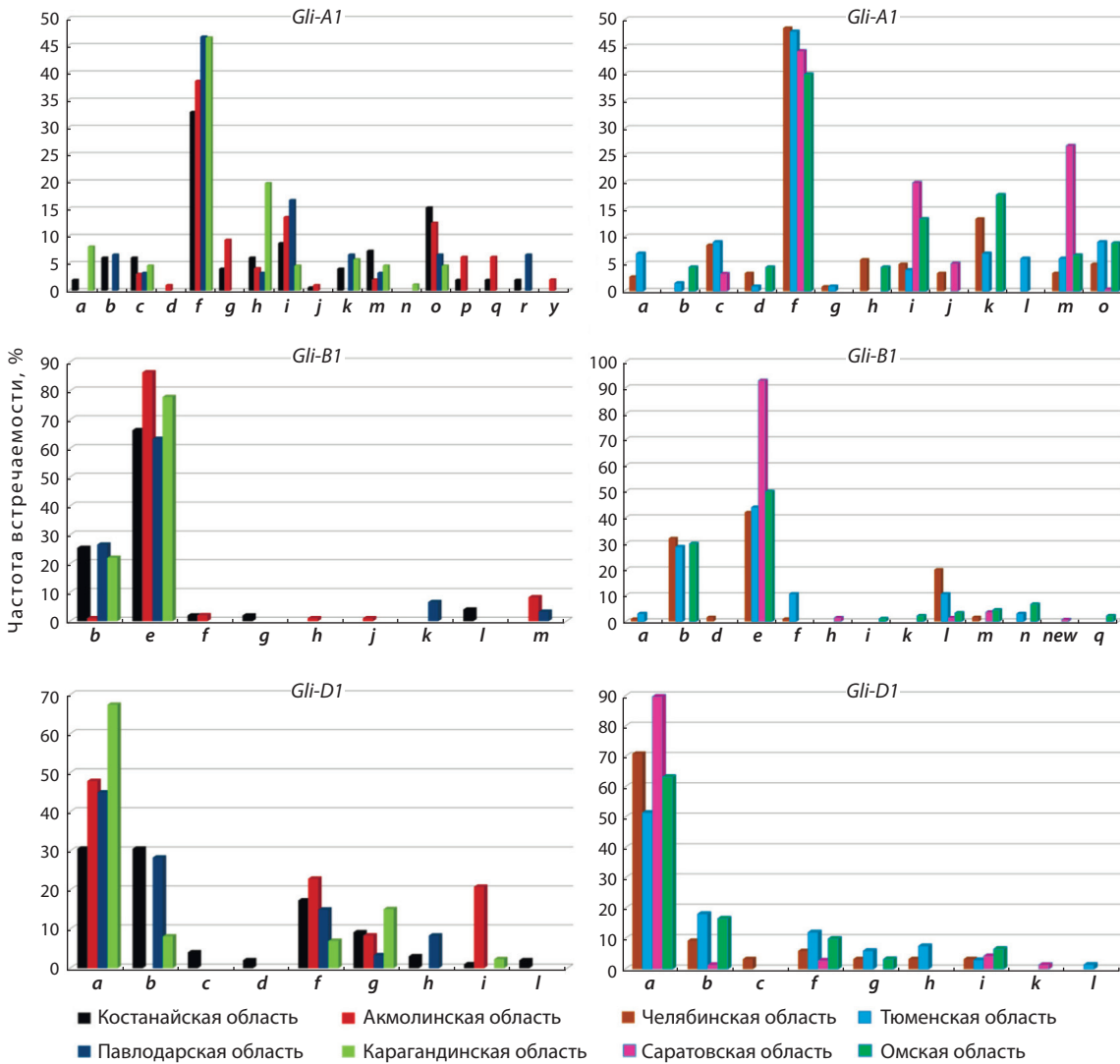


Рис. 1. Частота встречаемости аллелей локусов *Gli-1* яровой мягкой пшеницы по областям Казахстана и России.

14 аллелей соответственно (рис. 1, табл. 1). По локусу *B1* в пшенице карагандинского происхождения идентифицировано 2 аллеля, павлодарского – 4, костанайского и акмолинского – 5 и 6 аллелей соответственно.

По локусу *D1* наибольшее разнообразие зафиксировано у пшеницы из Костанайской области – 9 аллелей, минимальное, 2 аллеля – у пшеницы из Карагандинской области. В образцах из Акмолинской и Павлодарской областей идентифицировано 6 и 4 аллеля соответственно. Анализ формул глиадина показал, что аллели, обнаруженные в пшенице одной области, отсутствуют в другой. Так, *Gli-A1d* и *Gli-A1y* идентифицированы только в пшенице Акмолинской, а *Gli-A1n* – в образце из Карагандинской области.

При этом в образцах пшеницы из Акмолинской, Костанайской, Павлодарской и Карагандинской областей по локусу *Gli-A1* распространение получили аллели *Gli-A1f*, *Gli-A1i* и *Gli-A1o*. Общим во всех областях оказался аллель *Gli-A1f*, встречаемость которого в Акмолинской области составила 38.5 %, в Костанайской – 32.9 %, в Павлодарской – 46.7 %, а в Карагандинской – 46.51 % (см. рис. 1).

Вторым по распространенности в пшенице костанайской селекции был аллель *Gli-A1o* (15.3 %), а в павлодарской – *Gli-A1i* (16.67 %). Отметим, что аллели *Gli-A1o* и *Gli-A1i* встречаются в пшенице из Акмолинской области с частотой 12.50 и 13.54 % соответственно.

Стоит добавить, что аллель *Gli-A1h*, идентифицированный в образцах пшеницы из Карагандинской области с частотой 19.8 %, не имел широкого распространения в других областях Казахстана. С другой стороны, блоки компонентов глиадина, контролируемые аллелями *Gli-A1h* и *Gli-A1i*, достаточно схожи по количеству и электрофоретической подвижности компонентов, отличаясь лишь подвижностью одного компонента в γ -зоне (Metakovsky, 1991).

Поскольку каждый локус глиадина характеризуется множественным аллелизмом, то нередко является полиморфизм сорта, линии. То есть полиморфные образцы представляют собой смесь зерновок, различающихся аллелями одного или нескольких глиадинкодирующих локусов. Полиморфизм по локусам *Gli-1* составил: для образцов из Карагандинской области – 27.9 % (12 из

Таблица 1. Число аллелей и полиморфизм локусов *Gli* в сортах яровой мягкой пшеницы, созданных в различных селекционных центрах России и Казахстана

Селекционный центр (область)	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A2</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>	Общее кол-во, ед.	
	Количество аллелей, ед. (полиморфизм, %)						аллелей	сорто-образцов
Российские селекционные центры (N = 177)								
НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область)	6 (23.2)	5 (2.9)	5 (5.8)	10 (14.5)	13 (21.7)	9 (14.5)	48	69
СиБНИИСХ и ОмГАУ (Омская область)	8 (22.2)	8 (13.3)	5 (6.7)	9 (13.3)	12 (15.5)	9 (8.9)	51	45
Челябинский НИИСХ (Челябинская область)	11 (26.6)	7 (30.0)	7 (13.3)	12 (33.3)	15 (30.0)	17 (33.3)	69	30
НИИСХ Северного Зауралья и ГАУ Северного Зауралья (Тюменская область)	11 (12.1)	6 (9.1)	7 (6.1)	11 (30.3)	14 (18.2)	12 (18.2)	61	33
Казахстанские селекционные центры (N = 170)								
НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева (Акмолинская область)	12 (10.4)	6 (6.2)	6 (8.3)	10 (8.3)	14 (2.1)	13 (4.2)	61	48
Карабалыкская СХОС (Костанайская область)	14 (6.1)	5 (10.2)	9 (8.2)	15 (6.1)	15 (4.1)	15 (4.1)	73	49
Павлодарская СХОС (Павлодарская область)	9 (-)	4 (6.6)	4 (6.6)	9 (6.6)	13 (6.6)	9 (10.0)	48	30
Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко (Карагандинская область)	9 (18.6)	2 (6.9)	2 (9.3)	10 (11.6)	12 (9.3)	8 (4.6)	43	43

43 образцов), Костанайской области – 20.4 % (10 из 49 образцов), для пшеницы из Акмолинской и Павлодарской областей – 18.7 % (9 из 48 образцов) и 13.3 % (4 из 30 образцов) соответственно. Необходимо отметить, что значения, приведенные в табл. 1, характеризуют полиморфизм отдельно взятого локуса. В этой связи наибольшим полиморфизмом по локусам *A1* и *D1* выделяются образцы из Карагандинской области – 18.6 и 9.3 % соответственно. Заметим, что полиморфизм по локусу *B1* чаще представлен комбинацией *e+b*, тогда как по локусу *A1* – аллелем *f* в различных сочетаниях. Наименьшее аллельное разнообразие локуса *Gli-B1* отмечено у образцов пшеницы из Карагандинской и Павлодарской областей – 2 и 4 аллеля соответственно. Во всех областях наибольшая частота встречаемости зафиксирована для аллеля *Gli-B1e* (см. рис. 1).

Интерес представляет *Gli-B1l*, обнаруженный только в образцах Лютеценс 71 и Линия 19ЧС (Карабалыкская СХОС, Костанайская область), поскольку данный аллель является маркером пшенично-ржаной транслокации. Гены, входящие в состав этой транслокации, контролируют устойчивость растения к ряду грибных заболеваний, таких как различные виды ржавчины (бурая, стеблевая, желтая), мучнистая роса (Козуб и др., 2012). Однако присутствие транслокации, как оказалось, снижает технологические характеристики зерна, что в конечном счете отражается на хлебопекарном качестве пшеницы (Созинов, 1985). В то же время отрицательное влияние пшенично-ржаной транслокации может быть нейтрализовано наличием «хороших» субъединиц глютеина, таких как *1Dx5+1Dy10*, *1Bx7+1By9* и *1Bx7+1By8* (Sharma et al., 2018). Отметим, что в составе высокомолекулярных субъединиц глютеина сорта Лютеценс 71 содержатся компоненты *1Dx5+1Dy10* и *1Bx7+1By9* (Utebayev et al., 2019b).

Аллель *Gli-B1b* широко распространен среди изученных образцов, за исключением пшеницы из Акмолинской области. Низкая частота встречаемости данного аллеля,

вероятно, связана с тем, что большинство сортов НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева создано на основе сортов НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область), для которых характерен аллель *Gli-B1e* (Novoselskaya-Dragovich et al., 2003).

Наибольший полиморфизм по локусу *Gli-D1* отмечен для пшеницы из Карагандинской области (9.3 %), что выразилось комбинацией *Gli-D1g+a*.

Аллели *Gli-D1a*, *Gli-D1f* и *Gli-D1g* распространены в пшенице всех четырех областей Казахстана (см. рис. 1). При этом *Gli-D1a* имел максимальную частоту встречаемости. Следует отметить, что аллели *Gli-D1a*, *Gli-D1f* контролируют блоки глиадинов, которые весьма близки по количеству и электрофоретической подвижности компонентов, за исключением наиболее подвижного компонента, расположенного в γ -зоне. Согласно (Чеботарь и др., 2012), чем меньше различаются блоки глиадинов по компонентному составу, тем они ближе друг к другу по нуклеотидному составу. Тогда можно предположить, что и влияние таких блоков на качественные характеристики может быть схожим.

Россия. В пшенице из Челябинской и Тюменской областей идентифицировано по 11 аллелей локуса *A1*, из Саратовской и Омской – 6 и 8 аллелей соответственно. Наибольшее количество аллелей локуса *B1* отмечено у пшеницы из Омской области – 8, наименьшее (5 аллелей) – у саратовской пшеницы (см. рис. 1). По локусу *D1* у пшеницы из Челябинской и Тюменской областей выявлено по 7 аллелей, тогда как в пшенице из Саратовской и Омской областей – по 5 аллелей.

Анализ формул глиаина показал, что по каждому локусу имелись аллели, характерные для образцов только одной области. Например, аллели *Gli-B1h*, *Gli-B1new* и *Gli-D1k* встречались только в пшенице саратовской селекции (Dobrotvorskaya et al., 2009), *Gli-B1i*, *Gli-B1k* *Gli-B1q* – в омских образцах (Novoselskaya-Dragovich et al., 2013), *Gli-A1l* и *Gli-D1l* – в тюменских, а *Gli-B1d* – в образцах Челябинской области (см. рис. 1).

Наибольший полиморфизм локусов *Gli-1* отмечен у пшеницы челябинского происхождения – 33.3 % (10 из 30 образцов), затем у омской – 31.1 % (14 из 45), саратовской – 26.1 % (18 из 69), а наименьший – у тюменской, 18.2 % (6 из 33). Такие образцы, как Кукушка 12-6, Мильтурум 12013, Россиянка, Челябинка 17, Селивановский русак и Омская 9, оказались полиморфны по всем трем локусам *Gli-1*, при этом наибольшее количество аллелей на один локус выявлено у сорта Челябинская 17 (см. Приложение 1).

По локусу *A1* зафиксирована высокая частота встречаемости аллеля *Gli-A1f*: в пшенице из Тюменской области – 47.8 %, в пшенице из Челябинской – 48.5 %, Саратовской – 44.3 %, Омской – 40.0 % (см. рис. 1). Отметим, что этот аллель распространен среди пшеницы австралийской (Metakovsky et al., 1990), иранской (Salavati et al., 2008), украинской (Kozub et al., 2009) селекции, а также в сортах из Западной и Восточной Сибири (Nikolaev et al., 2009) и, возможно, связан с некоторыми хозяйственно ценными признаками пшеницы.

«Общими» являлись также аллели *Gli-A1i*, *Gli-A1m* и *Gli-A1o* (см. рис. 1). Как оказалось, аллели *Gli-A1m* и *Gli-A1o* составляют «глиадиновый профиль» пшеницы из Канады, Мексики, стран Скандинавии, Испании и Китая (Metakovsky et al., 2018).

По локусу *B1* в пшенице четырех областей «лидировал» с разной встречаемостью аллель *Gli-B1e* (см. рис. 1). Добавим, что *Gli-B1e* имеет широкий ареал распространения среди сортов пшеницы казахстанской и российской селекции (Novoselskaya-Dravovich et al., 2003; Nikolaev et al., 2009; Utebayev et al., 2019a). Также по локусу *B1* идентифицировано наибольшее количество аллелей, встречающихся в определенной области: *Gli-B1d* – в Челябинской, *Gli-B1h*, *Gli-B1new* – в Саратовской, *Gli-B1i*, *Gli-B1k*, *Gli-B1q* – в Омской области. При анализе родословных установлено, что пшеница из НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область), для которой аллель *Gli-B1e* является характерным, активно вовлекалась в скрещивания при создании сортов пшеницы тюменской и челябинской селекции (GRIS, 2017). В свою очередь большинство сортов НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область) так или иначе ведут свое происхождение от двух сортов-популяций: Полтавка (генетическая формула *Gli-A1o+f+c+j*, *Gli-B1e+m*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q*, *Gli-B2o+s*, *Gli-D2e+a*) и Селивановский русак (*Gli-A1f+i+j***, *Gli-B1e+new*, *Gli-D1a+i*, *Gli-A2j+q+s*, *Gli-B2o+q*, *Gli-D2e+s*) (Novoselskaya-Dravovich et al., 2003). Исторически сложилось, что в основе большинства казахстанских сортов лежат сорта из Саратовской и Омской областей, поэтому вполне ожидаемо некоторое сходство глиадинового профиля пшеницы двух стран. Тем не менее методами ДНК-диагностики доказано филогенетическое отличие казахстанских сортов от российских (Shavrukov et al., 2014). Нередко встречался аллель *Gli-B1b*: с частотой 32.0 % в пшенице из Челябинской области, 28.8 % – из Тюменской, 30.0 % – из Омской. Поскольку *Gli-B1b* распространен от стран Скандинавии до Австралии (Metakovsky et al., 2018), то, вероятно, он ценен для селекции.

По локусу *Gli-D1* наибольшая встречаемость установлена для аллеля *Gli-D1a* (см. рис. 1). Помимо этого, об-

щими для четырех рассматриваемых областей России являются аллели *Gli-D1b*, *Gli-D1f* и *Gli-D1i*. Следует обратить внимание на аллель *Gli-D1b*, характерный для пшеницы Франции, Мексики, Португалии, Болгарии, Сербии (Metakovsky et al., 2018), Ирана (Salavati et al., 2008) и Англии (Чернаков, Метаковский, 1994). К тому же на основе изучения протеолиза проламинов пшеницы предлагается использовать *Gli-D1b* вместе с *Gli-D1a* в качестве маркеров адаптивности у яровой мягкой пшеницы (Upelnik et al., 2003).

Локусы *Gli-2*

Казахстан. При анализе генетических формул глиадина по локусу *Gli-A2* идентифицировано по 10 аллелей в пшенице из Акмолинской и Карагандинской областей. В пшенице костанайской и павлодарской селекции определено 15 и 9 аллелей соответственно. Локус *B2* представлен 12 аллелями в пшенице карагандинской селекции, 13 – в павлодарской, 14 – в акмолинской, 15 аллелями – в костанайской. По локусу *D2* выявлено 8 аллелей в пшенице из Карагандинской, 9 – из Павлодарской, 13 – из Акмолинской, 15 аллелей – из Костанайской областей (см. табл. 1, рис. 2).

Пшеница карагандинской селекции вновь «лидирует» по полиморфизму отдельно взятого локуса, так как значения *A2* и *B2* являются наивысшими – 11.6 и 9.3 % соответственно (см. табл. 1). С различной частотой в четырех областях Казахстана отмечены «общие» аллели: *Gli-A2b*, *Gli-A2l*, *Gli-A2q*, *Gli-B2a*, *Gli-B2f*, *Gli-B2l*, *Gli-B2m*, *Gli-B2t*, *Gli-D2a* и *Gli-D2q*.

Полиморфизм пшеницы по локусам *Gli-2* составил: для Карагандинской области – 11.6 % (5 из 43 образцов), Акмолинской – 10.4 % (5 из 48 образцов), Павлодарской и Костанайской – 10.0 % (3 из 30 образцов) и 8.2 % (4 из 49 образцов) соответственно. Такие образцы, как Карабалыкская 9 (Костанайская область), Лютесценс 65, Лютесценс 261 (Павлодарская область), Лютесценс 1220, Лютесценс 1242 (Карагандинская область), оказались полиморфными по трем локусам *Gli-2*.

Анализ генетических формул глиадина показал, что аллели *Gli-A2v* (2.3 %), *Gli-B2k* (2.3 %), *Gli-B2new* (2.3 %), *Gli-B2p* (4.6 %), *Gli-D2o* (2.3 %), *Gli-D2r* (10.5 %) встречались только в сортообразцах пшеницы карагандинской, а *Gli-A2h* (5.0 %) – в образцах павлодарской селекции. По 6 аллелей идентифицировано в образцах из Костанайской (*Gli-A2a*, *Gli-A2w*, *Gli-B2i*, *Gli-B2j*, *Gli-D2f*, *Gli-B2j*) и Акмолинской областей (*Gli-B2h*, *Gli-B2q*, *Gli-B2s*, *Gli-D2d*, *Gli-B2g*). При этом аллель *Gli-B2s* с частотой 16.67 % является вторым по распространенности после *Gli-B2d* среди пшеницы акмолинской селекции.

Отметим, что аллель *Gli-A2l*, встречающийся среди казахстанских образцов пшеницы, в особенности из Карагандинской области, оказался распространенным среди английских (Чернаков, Метаковский, 1994) и иранских (Salavati et al., 2008) образцов пшеницы. Аллель *Gli-A2f*, занимающий второе место по распространенности среди пшеницы костанайского происхождения (15.31 %), часто встречался в Мексике и Португалии (Metakovsky et al., 2018). Интерес представляет аллель *Gli-A2q*, имеющий высокую частоту встречаемости в Акмолинской и Пав-

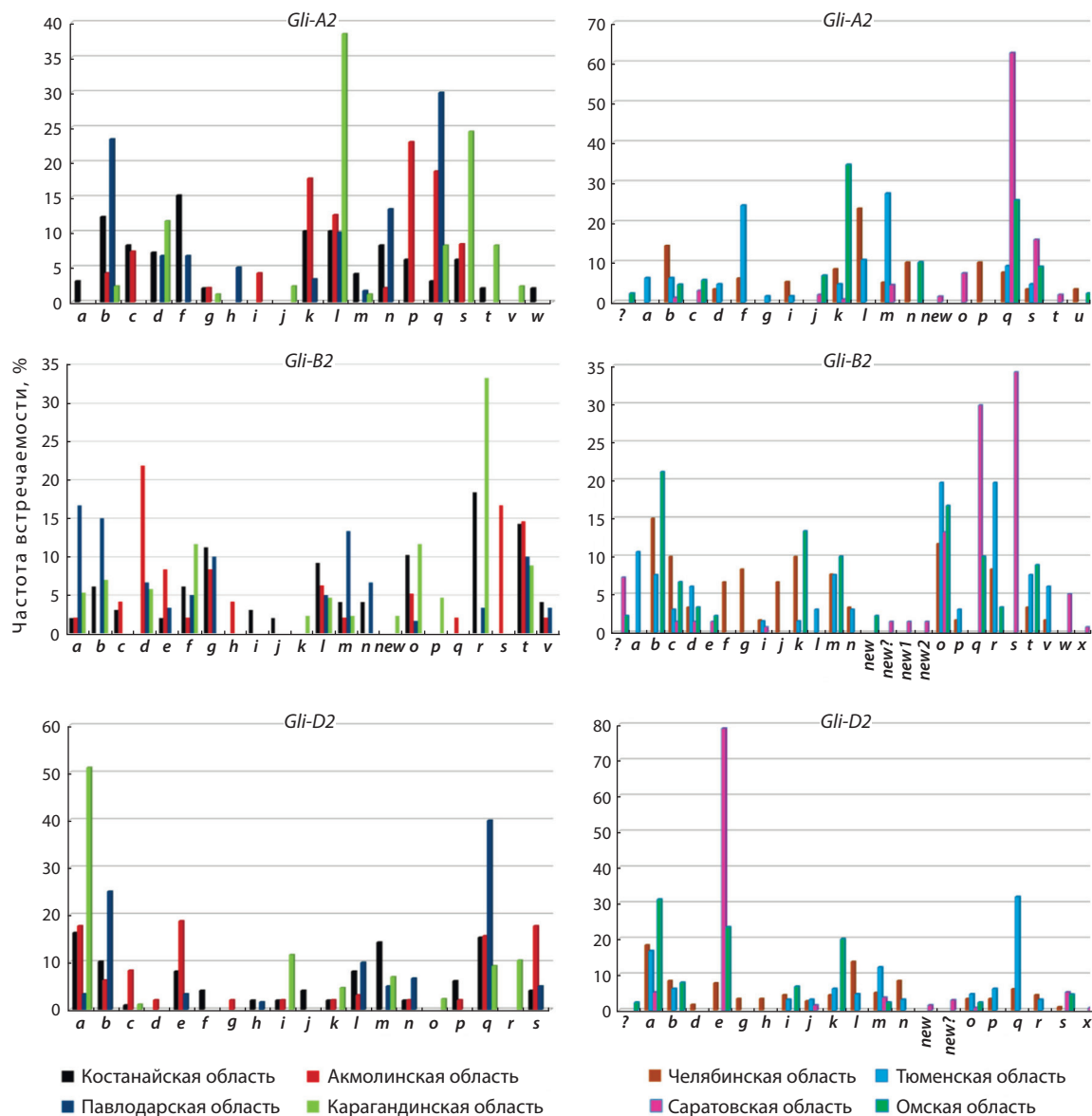


Рис. 2. Частота встречаемости аллелей локусов *Gli-2* яровой мягкой пшеницы по областям Казахстана и России.

лодарской областях – 18.7 и 30.0 % соответственно. Оказалось, что с ним связаны качественные характеристики зерна, свойственные сильным сортам пшеницы (Dobrotvorskaya et al., 2009). С другой стороны, установлено, что генотипы пшеницы с аллелем *Gli-A2q* имеют длинный стебель и низкую продуктивность (Хрунов и др., 2011).

Аллель *Gli-B2s* с частотой 16.7 %, идентифицированный только среди сортов Акмолинской области, составляет «профиль» пшеницы саратовской селекции (Novoselskaya-Dragovich et al., 2003).

Аллель *Gli-D2a*, выявленный в образцах пшеницы из четырех областей Казахстана, широко распространен в сортах мягкой пшеницы Англии (Чернаков, Метакровский, 1994), Италии (Metakovsky et al., 1994), Франции (Metakovsky, Branlard, 1998), Испании (Metakovsky et al., 2000). Вероятно, это обусловлено его связью с адаптивными признаками, поскольку климат европейских стран в сравнении с Казахстаном отличается по количеству

осадков, солнечной активности, а также по характеру почвенного покрова (Kunpanbayev et al., 2022). Аллель *Gli-D2q*, встречающийся в пшенице из Павлодарской области, широко распространен в Австралии (Metakovsky et al., 1990), что, возможно, тоже связано с хозяйственно ценными признаками.

Россия. По локусу *Gli-A2* идентифицировано 12 аллелей в пшенице из Челябинской, 11 – из Тюменской, 10 и 9 аллелей – из Саратовской и Омской областей соответственно. По локусу *B2* генетическое разнообразие представлено 12 аллелями в пшенице из Омской области, 13 – Саратовской, 14 – Тюменской и 15 аллелями – Челябинской. По локусу *D2* в пшенице из Челябинской и Тюменской областей идентифицировано 17 и 12 аллелей соответственно, тогда как в пшенице саратовской и омской селекции – по 9 аллелей (см. табл. 1, рис. 2).

Аллели *Gli-A2b*, *Gli-A2k*, *Gli-A2q*, *Gli-A2s*, *Gli-B2c*, *Gli-B2d*, *Gli-B2o*, *Gli-D2a*, *Gli-D2m* и *Gli-D2o* оказались

«общими» с различной частотой встречаемости для образцов пшеницы из анализируемых областей. Полиморфизм по всем локусам *Gli-2* зафиксирован для пшеницы челябинского происхождения на уровне 36.6 % (11 из 30 образцов), саратовского – 34.8 % (24 из 69 образцов), омского – 31.1 % (14 из 45 образцов), тюменского – 30.3 % (10 из 33 образцов).

Высокий полиморфизм отдельно взятых локусов отмечен для пшеницы челябинского происхождения: *Gli-A2* (33.3 %), *Gli-B2* (30.0 %) и *Gli-D2* (33.3 %). Наименьший полиморфизм у пшеницы омской селекции: *Gli-A2* (13.3 %), *Gli-B2* (15.5 %) и *Gli-D2* (8.9 %) (см. табл. 1).

Такие образцы, как Кукушка 12-6, Мильтурум 12013, Россиянка, Уральская кукушка, Челябинка 2, Челябинская 17, Эритроспермум 24841 (Челябинская область), Тюменская 30, Сурента 4, Сурента 6, Речка, Лютесценс 70, Тюменская юбилейная (Тюменская область), Лютесценс 55-11, Саратовская 50, Селивановский русак (Саратовская область), Памяти Азиева (Омская область), являются полиморфными по трем локусам *Gli-2*.

Исходя из формул глиадина установлены аллели, не встречающиеся в других областях. Например, только в пшенице Челябинского НИИСХ обнаружено 8 аллелей: *Gli-A2p*, *Gli-A2u*, *Gli-B2f*, *Gli-B2g*, *Gli-B2j*, *Gli-D2d*, *Gli-D2g*, *Gli-D2h*; из Тюменской области – 4 аллеля: *Gli-A2a*, *Gli-A2g*, *Gli-B2a*, *Gli-B2l*. В пшенице из Саратовской области идентифицировано 11 «специфичных» для данного региона аллелей: *Gli-A2o*, *Gli-A2t*, *Gli-B2s*, *Gli-B2w*, *Gli-B2x* и несколько новых аллелей на каждый локус (Dobrotvorskaya et al., 2009). В пшенице омской селекции выявлено 4 аллеля: *Gli-A2u* и по одному новому аллелю локусов *A2*, *B2* и *D2* (Novoselskaya-Dravovich et al., 2013) (см. Приложение 1).

Высокая частота встречаемости аллеля *Gli-A2q* (62.5 %) отмечена для пшеницы НИИСХ Юго-Востока (Саратовская область), тогда как в пшенице Омской области наибольшая частота аллеля отмечена для *Gli-A2k* (34.4 %), а для Челябинской и Тюменской – *Gli-A2l* (23.5 %) и *Gli-A2m* (27.3 %) соответственно. Установлено, что аллель *Gli-A2l* распространен среди пшеницы Англии (Чернаков, Метаковский, 1994) и Ирана (Salavati et al., 2008), а аллель *Gli-A2m* – в Канаде и Франции (Metakovsky et al., 2018).

Аллель *Gli-B2o* оказался «общим» для четырех областей России. Данный аллель встречается также в пшенице иранского (Salavati et al., 2008) и итальянского (Metakovsky et al., 1994) происхождения, в некоторых сортах саратовской селекции (Dobrotvorskaya et al., 2009) и в озимых формах пшеницы (Novoselskaya-Dravovich et al., 2015). В целом стоит добавить, что по локусу *B2* у пшеницы саратовской селекции наибольшее число неизвестных аллелей (Dobrotvorskaya et al., 2009).

В тюменских сортах высокая частота встречаемости зафиксирована для аллелей *Gli-D2q* (31.8 %), *Gli-D2a* (16.6 %). В пшенице Челябинского НИИСХ преобладают аллели *Gli-D2a* (18.3 %) и *Gli-D2l* (13.7 %) (см. рис. 2). Вероятно, аллель *Gli-D2a* связан с ценными признаками, так как широко распространен среди итальянских сортов пшеницы (Metakovsky et al., 2018), а среди омских сортов его встречаемость достигает 31.1 % (Novoselskaya-Dravovich et al., 2013).

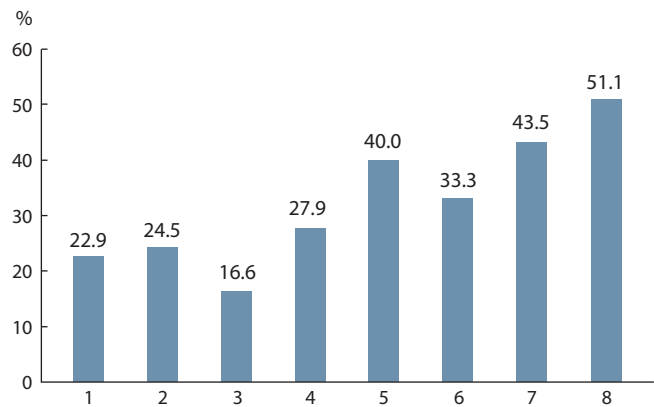


Рис. 3. Полиморфизм образцов яровой мягкой пшеницы из различных областей Казахстана и России.

1 – Акмолинская область (НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева); 2 – Костанайская (Карабалыкская СХОС); 3 – Павлодарская (Павлодарская СХОС); 4 – Карагандинская (Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко); 5 – Челябинская (Челябинский НИИСХ); 6 – Тюменская (НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ); 7 – Саратовская (НИИСХ Юго-Востока); 8 – Омская область (СибНИИСХ и ОмГАУ).

Таким образом, по восьми областям России и Казахстана получили распространение аллели *Gli-A1f*, *Gli-A1i*, *Gli-A1m*, *Gli-A1o*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-D1f*, *Gli-A2q*, *Gli-B2o* и *Gli-D2a* (Приложение 2). При анализе общего полиморфизма гетерогенными по всем шести глиадинокодирующим локусам оказались четыре образца пшеницы Челябинского НИИСХ (Кукушка 12-6, Мильтурум 12013, Россиянка, Челябинская 17) и один сорт из НИИСХ Юго-Востока (Селивановский русак). Полиморфизм по пяти локусам глиадина *A1*, *B1*, *A2*, *B2* и *D2* отмечен для образцов: Карабалыкская 9 (Карабалыкская СХОС), Лютесценс 1242 (Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко), Сурента 4 (НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ), Челябинка 2 (Челябинский НИИСХ). Гетерогенность локусов *B1*, *D1*, *A2*, *B2* и *D2* зафиксирована для сортов Тюменская 30 и Тюменская юбилейная (НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ); образец Лютесценс 55-11 (НИИСХ Юго-Востока) полиморфен по локусам *A1*, *D1*, *A2*, *B2* и *D2*, а Омская 9 (Сибирский НИИСХ и ОмГАУ) – по *A1*, *B1*, *D1*, *A2* и *B2* (см. Приложение 1). Общий полиморфизм образцов пшеницы в зависимости от происхождения представлен на рис. 3.

Как видно, наибольший полиморфизм наблюдался у пшеницы омского происхождения. Считается, что наличие биотипов внутри сорта является дополнительным средством для получения стабильного урожая и повышения его устойчивости к различным стресс-факторам окружающей среды (Metakovsky et al., 2020).

Обобщая полученные результаты по частотам аллелей глиадина, мы составили «глиадиновый профиль» пшеницы российской и казахстанской селекции (табл. 2). Для восьми областей получено одинаковое сочетание аллелей локусов *Gli-1* (*Gli-A1f*, *Gli-B1e* и *Gli-D1a*), тогда как по локусам *Gli-2* имеются отличия. Наибольшая встречаемость комбинации *Gli-A1f*, *Gli-B1e* и *Gli-D1a* отмечена в образцах саратовской (33 из 69 образцов) и карагандинской (16 из 43) пшеницы – 47.8 и 37.2 % соответственно, наименьшая – в костанайской пшенице – 6.1 % (3 из 49). Максимальное сочетание аллелей *Gli-A1f*, *Gli-B1e* у пше-

Таблица 2. Общий «глиадиновый профиль» яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях России и Казахстана

Область (селекционный центр)	Локусы					
	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A2</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>
Акмолинская (НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>a+e</i>
Костанайская (Карабалыкская СХОС)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a+b</i>	<i>f</i>	<i>r</i>	<i>a+q</i>
Павлодарская (Павлодарская СХОС)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>a+b</i>	<i>q</i>
Карагандинская (Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
Тюменская (НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>m+f</i>	<i>o+r</i>	<i>q</i>
Челябинская (Челябинский НИИСХ)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>
Саратовская (НИИСХ Юго-Востока)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>s</i>	<i>e</i>
Омская (СибНИИСХ и ОмГАУ)	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>a</i>

ницы Акмолинской (9 из 48 образцов) и Костанайской (9 из 49) областей – 18.8 и 18.4 % соответственно, минимальное – у образцов из Саратовской области – 1.4 % (1 из 69), а из Тюменской – отсутствует.

Ассоциация *Gli-B1e* и *Gli-D1a* чаще встречалась в пшенице Саратовской (27 из 69 образцов) и Акмолинской (13 из 48) областей – 39.1 и 27.1 % соответственно, а в пшенице Тюменской области – всего 9.1 % (3 из 33). Сведения о связях аллелей глиаина с показателями качества зерна несколько противоречивы. Например, наличие аллеля *Gli-A1m*, как оказалось, вызывает снижение уровня седиментации муки. Позднее выяснилось, что он в большинстве случаев связан с *Glu-A3e* – самым «плохим» аллелем. С другой стороны, *Gli-A1m* присутствует во многих высококачественных сортах канадской селекции (Metakovsky et al., 2019).

Аллели *Gli-A2b* и *Gli-B2c* статистически связаны с энергией деформации теста (*W*), определяемой на альвеографе (Metakovsky et al., 1997). Хотя предполагалось, что аллели, кодируемые локусами *Gli-2*, негативно влияют на качество зерна (Masci et al., 2002), тем не менее предложено использовать *Gli-A2s* и *Gli-B2o* в качестве маркеров повышенного содержания протеина, клейковины и натуре зерна (Хрунов и др., 2011). Позднее на основе молекулярно-генетических методов получены результаты, свидетельствующие о наличии генов, локализованных в локусах *Gli-2*, положительно влияющих на реологические свойства теста (Noma et al., 2019).

Аллель *Gli-B1e* составляет «глиадиновый профиль» многих качественных сортов пшеницы российской и казахстанской селекции (Novoselskaya-Dravovich et al., 2013; Utebayev et al., 2019a, 2022). Вероятно, это объясняется тем, что он кодирует синтез так называемого ω-глиаина d4, который связан с повышенным качеством зерна (Branlard et al., 2003).

Следует отметить, что не все аллели глиаина, которые «позиционируются» как маркеры качественного зерна, повышают качественные характеристики. Значительную корректирующую роль при формировании зерна играют погодно-климатические условия. Поэтому до настоящего времени нет информации об «универсальных» аллелях, наличие которых влияло бы на получение качественно зерна пшеницы. Такие противоречия, касающиеся свя-

зей аллелей глиаина с характеристиками зерна, требуют углубленного изучения данного явления. Тем не менее использование полиморфизма глиаина для идентификации и установления сортовой чистоты не теряет своей актуальности за счет простоты исполнения и постоянства глиадинового спектра.

Статистический анализ

На основе статистических расчетов внутривидовое (μ) и генетическое разнообразие (H) по локусам *A1*, *D1* и *A2* оказались максимальными для образцов пшеницы из Костанайской области; по локусам *B2* и *D2* – для образцов из Челябинского НИИСХ, а по *B1* – для сортов из Тюменской области. Минимальные значения μ и H отмечены для пшеницы из Акмолинской области по *Gli-B1* – 2.78 ± 0.43 и 0.24 соответственно (Приложение 3).

Оказалось, что показатель H не всегда удовлетворительно может описать генетическое разнообразие популяции, так как «недоучитывает» редкие аллели (аллели с низкой частотой встречаемости в популяции, сорте). Точнее оценить степень разнообразия позволяет дополнительный параметр μ за счет учета количества редких аллелей и их частоты. Например, в наборе сортов тюменского происхождения по локусам *Gli-A1* и *Gli-A2* идентифицировано по 11 аллелей. При этом внутривидовое разнообразие μ локуса *Gli-A1* составило 8.00 ± 0.85 , тогда как для *Gli-A2* – 9.12 ± 0.72 . Данное различие объясняется тем, что по *Gli-A1* «лидировал» один аллель с частотой 0.47, а по локусу *Gli-A2* преобладали два аллеля с частотами 0.24 и 0.27. Применяемый показатель информирует о том, насколько изменчива популяция в зависимости от частоты аллелей.

Критерий доля редких аллелей (h) характеризует распределение частот, которое при неравномерности всегда больше нуля ($h > 0$), по сравнению с μ , оценивающим степень разнообразия популяции. Исходя из этого по локусам *Gli-B1* и *Gli-D1* генетическое и внутривидовое разнообразие оказалось наименьшим для образцов пшеницы из Саратовской области (см. Приложение 3). Столь низкое значение объясняется преобладанием аллеля *Gli-B1e* над другими аллелями (92.8 % встречаемости). Соответственно, показатель h будет максимальным – 0.56 ± 0.06 . Такая же ситуация наблюдается при анализе частот аллелей по

Таблица 3. Средние значения доли редких аллелей ($h \pm S_h$), генетического (H) и внутривидового ($\mu \pm S_\mu$) разнообразия по локусам *Gli-1* и *Gli-2*

Область (селекционный центр)	H	$\mu \pm S_\mu$	$h \pm S_h$
Акмолинская (НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева)	0.72	7.78 ± 0.55	0.22 ± 0.05
Костанайская (Карабалыкская СХОС)	0.80	10.15 ± 0.62	0.19 ± 0.05
Павлодарская (Павлодарская СХОС)	0.73	6.82 ± 0.54	0.18 ± 0.06
Карагандинская (Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко)	0.68	5.97 ± 0.48	0.21 ± 0.06
Тюменская (НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ)	0.78	8.34 ± 0.70	0.20 ± 0.06
Челябинская (Челябинский НИИСХ)	0.77	9.40 ± 0.76	0.22 ± 0.07
Саратовская (НИИСХ Юго-Востока)	0.46	4.61 ± 0.47	0.44 ± 0.06
Омская (СибНИИСХ и ОмГАУ)	0.74	6.83 ± 0.49	0.20 ± 0.06

локусу *Gli-D1*. При высокой встречаемости аллеля *Gli-D1a* (89.9 %) падает значение параметров μ (2.46 ± 0.30) и H (0.19) и, соответственно, растет значение h . В среднем наибольшим внутривидовым разнообразием аллелей выделились образцы, созданные в Костанайской (10.15 ± 0.62) и Челябинской (9.40 ± 0.76) областях (табл. 3). Надо отметить, что внутривидовое разнообразие и доля редких аллелей в образцах пшеницы из Челябинской области заметно возросли по сравнению с результатами, которые были опубликованы ранее: $\mu = 6.15 \pm 0.33$ и $h = 0.12 \pm 0.05$ (Чернаков, Метакровский, 1994). Обратим внимание на то, что значения H пшеницы тюменской селекции выше (0.78), чем челябинской (0.77), но при этом показатель внутривидового разнообразия (μ) у пшеницы Челябинской области больше.

Если учитывать погрешности μ обеих областей, то разница их значений лежит в пределах статистической ошибки, и внутривидовое разнообразие примерно на одном уровне. Однако средние значения были получены на основе расчетов разнообразия каждого локуса, поэтому необходимо учитывать аллельное разнообразие сортов (популяций) внутри локуса. Выяснилось, что при одинаковом количестве (семь) идентифицированных аллелей локуса *D1* в пшенице Челябинского НИИСХ преобладал аллель *Gli-D1a* с частотой 71 %, а остальные имели частоты не более 10 %. В тюменских сортах тоже «лидировал» аллель *Gli-D1a*, но уже с меньшей частотой – 51.5 %; вместе с ним встречались аллели *Gli-D1b* и *Gli-D1f* с частотами 18.2 и 12.1 % соответственно. Другими словами, разнообразие тюменских сортов пшеницы по локусу *D1* выше, чем челябинских, что в конечном итоге отразилось на средних значениях генетического и внутривидового разнообразия.

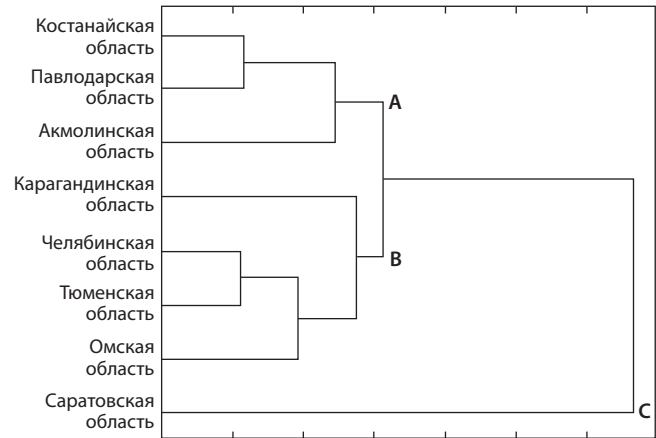


Рис. 4. Кластеризация по частоте встречаемости (%) аллелей локусов *Gli-1* и *Gli-2* яровой мягкой пшеницы в зависимости от области происхождения.

Сравнительный анализ генетического разнообразия глиадинокодирующих локусов яровой мягкой пшеницы селекционных центров Казахстана и России

Для определения схожести и различий между образцами пшеницы из разных селекционных центров (областей) России и Казахстана по аллелям глиадина проведен кластерный анализ, в результате которого образовались три группы – А, В и С (рис. 4). Группу А составили образцы из североказахстанских областей, при этом пшеница костанайской и павлодарской селекции оказалась достаточно близка. Это объясняется тем что с различной частотой и по каждому локусу имелись «общие» аллели; например, из 14 аллелей, идентифицированных по локусу *A1*, 9 аллелей оказались «общими», а в сумме по шести локусам из 77 аллелей общими были 45 аллелей, т. е. 58.4 %. В пшенице из Акмолинской области общими для костанайской и павлодарской были только 35.6 % аллелей, что и отразилось на дендрограмме. Схожая ситуация наблюдалась с образцами кластера В. Обособленность саратовских образцов пшеницы связана с тем, что только 10.1 % аллелей глиадина являлись общими для пшеницы из других областей Казахстана и России.

Для дальнейшего установления достоверной степени различий между группами яровой мягкой пшеницы по частоте встречаемости аллелей глиадинокодирующих локусов использован критерий идентичности (I). Суть его заключается в том, что если полученная величина превышает табличное значение χ^2 при заданном уровне значимости, то между группами существует достоверное различие (Животовский, 1979).

В Приложении 4 приведены значения генетического сходства (r) – критерия попарного сходства исследованных групп, и критерия идентичности (I) для каждого локуса отдельно. Генетическое сходство r не превышает 1, но может быть равно 1 лишь в том случае, если сравниваемые группы идентичны по количеству и частоте аллелей. При усреднении полученных значения критерия идентичности I превышали табличное значение χ^2 для всех попарных сравнений. Соответственно, изученные группы сортообразцов яровой мягкой пшеницы из разных

Таблица 4. Средние значения показателей генетического сходства (r) и критерия идентичности (I) образцов яровой мягкой пшеницы по локусам *Gli-1* и *Gli-2* по областям происхождения

Область	Акмолинская	Костанайская	Павлодарская	Карагандинская	Тюменская	Челябинская	Саратовская	Омская
Акмолинская	0	0.62±0.05 287.1 (106.4)	0.72±0.06 248.2 (92.8)	0.67±0.05 355.7 (95.1)	0.65±0.06 328.5 (104.1)	0.72±0.06 243.6 (104.1)	0.69±0.06 414.4 (103.0)	0.71±0.06 325.1 (99.6)
Костанайская		0	0.85±0.04 135.5 (97.4)	0.75±0.04 271.2 (104.1)	0.86±0.04 135.7 (104.1)	0.86±0.05 128.0 (107.5)	0.55±0.05 619.0 (116.5)	0.74±0.05 296.4 (110.9)
Павлодарская			0	0.69±0.06 260.1 (84.8)	0.80±0.06 152.2 (92.8)	0.79±0.06 147.6 (96.2)	0.55±0.06 455.0 (96.2)	0.72±0.05 244.9 (88.3)
Карагандинская				0	0.79±0.05 191.2 (88.3)	0.77±0.06 195.1 (98.5)	0.55±0.05 568.0 (95.1)	0.71±0.05 304.3 (87.1)
Тюменская					0	0.85±0.05 114.4 (97.4)	0.53±0.05 507.2 (104.1)	0.71±0.05 265.0 (98.5)
Челябинская						0	0.57±0.06 430.0 (110.9)	0.78±0.05 187.2 (103.0)
Саратовская							0	0.69±0.05 407.5 (90.5)
Омская								0

Примечание. Верхняя строка в ячейке – показатель генетического сходства (r), нижняя – критерий идентичности (I). В скобках указано χ^2 для 5 % уровня значимости. Если $I > \chi^2$, различия достоверны.

областей и селекционных центров Казахстана и России достоверно отличаются друг от друга по глиадинкодирующим локусам (табл. 4).

Но при анализе значений I по отдельным локусам выяснилось, что даже при наличии аллелей, характерных для определенной области, не всегда достигалась достоверная разница между группами (см. Приложение 4). Например, при сравнении пшеницы тюменского и омского происхождения по локусу *DI* разница была несущественной: $I = 7.6$ (12.6), так как пять из семи идентифицированных аллелей встречались в обеих группах, причем с довольно высокой частотой. Отметим, что в большинстве случаев несущественная разница отмечалась по локусам *Gli-1*, тогда как по локусам *Gli-2* различия статистически достоверны.

Вероятно, это объясняется тем, что селекция пшеницы традиционно направлена на повышение урожайности, качества зерна и устойчивости к различным стресс-факторам, а аллели локусов *Gli-A1*, *Gli-B1* и *Gli-D1* сопряжены с хлебопекарным качеством (Nieto-Taladriz et al., 1994; Li et al., 2009; Demichelis et al., 2019) и устойчивостью к листовой, стеблевой ржавчине (Czarnecki, Lukow, 1992; Cox et al., 1994) и мучнистой росе (Hsam et al., 2015).

Заключение

В результате изучения, описания и статистического расчета генетического разнообразия аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы установлено достоверное различие генотипов из разных областей Казахстана и России. Выявленная генетическая дифференциация на основе белкового полиморфизма, вероятно, носит адаптивный характер. Идентифицированы аллели глиадина, которые характерны для конкретной области. Определен «глиадиновый профиль» пшеницы казахстанского и российского происхождения, который

показывает предпочтительность генотипов пшеницы по аллелям глиадина в результате селекционного отбора. Данная информация может быть использована для подбора родительских пар в селекционном процессе, контроля сортов при репродукции, а также для мониторинга сортовой чистоты.

Список литературы / References

- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. *Журн. общ. биологии*. 1979;40(4):587-602 [Zhitovovsky L.A. Population similarity measure for polymorphic characters. *Zhurnal Obshchey Biologii = Journal of General Biology*. 1979;40(4):587-602 (in Russian)]
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М., 1991 [Zhitovovsky L.A. Population Biometry. Moscow, 1991 (in Russian)]
- Козуб Н.А., Созинов И.А., Собко Т.А., Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Невцетаев В.П. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *С.-х. биология*. 2012;47(3):68-74. DOI 10.15389/agrobiology.2012.3.68rus [Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., Dedkova O.S., Badaeva E.D., Netsvetaev V.P. Rye translocations in the varieties of winter common wheat. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2012;47(3):68-74. DOI 10.15389/agrobiology.2012.3.68eng]
- Лабораторный анализ белков семян пшеницы. Технологическая инструкция. М., 2013 [Laboratory Analysis of Wheat Seed Proteins. Technological instruction. Moscow, 2013 (in Russian)]
- Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., 1985 [Sozinov A.A. Protein Polymorphism and its Significance in Genetics and Breeding. Moscow, 1985 (in Russian)]
- СТ РК 3323-2018. Семена пшеницы. Идентификация сортов методом электрофореза. Астана, 2018 [ST RK 3323-2018. Seeds of Wheat. Identification of varieties by electrophoresis. Astana, 2018 (in Russian)]
- Утебаев М.У., Боме Н.А., Земцова Е.С., Крадецкая О.О., Чилимова И.В. Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютенина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшени-

- цы, созданной в разных селекционных учреждениях. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):99-109. DOI 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109
- [Utebayev M.U., Bome N.A., Zemtsova E.S., Kradetskaya O.O., Chilimova I.V. Diversity of high-molecular-weight glutenin subunits and evaluation of genetic similarities in spring bread wheats from different breeding centers. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):99-109. DOI 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109 (in Russian)]
- Хрунов А.А., Фисенко А.В., Белецкий С.Л., Драгович А.Ю. Изучение взаимосвязи состава глиадинов и хозяйственно ценных признаков мягкой пшеницы. *Изв. Тимирязев. с.-х. академии*. 2011;2:11-19
- [Khrunov A.A., Fisenko A.V., Beletsky S.L., Dragovich A.Yu. Study of the relationship between the composition of gliadins and economically valuable traits of common wheat. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skohozyajstvennoj Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2011;2:11-19 (in Russian)]
- Чеботарь С.В., Благодарова Е.М., Куракина Е.А., Семенюк И.В., Полищук А.М., Козуб Н.А., Созинов И.А., Хохлов А.Н., Рыбалка А.И., Сиволоп Ю.М. Генетический полиморфизм локусов, определяющих хлебопекарное качество украинских сортов пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):87-98
- [Chebotar S.V., Blagodarova E.M., Kurakina E.A., Semeniyuk I.V., Polishchuk A.M., Kozub N.A., Sozinov I.A., Khokhlov A.N., Ribalka A.I., Sivolap Yu.M. Genetic polymorphism of loci determining bread making quality in Ukrainian wheat varieties. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):87-98 (in Russian)]
- Чернаков В.М., Метаковский Е.В. Разнообразие аллельных вариантов глиадинокодирующих локусов и оценка генетического сходства сортов мягкой пшеницы, созданных в разных селекционных центрах. *Генетика*. 1994;30(4):509-517
- [Chernakov V.M., Metakovsky E.V. Diversity of gliadin-coding locus allelic variants and evaluation of genetic similarity of common wheat varieties from different breeding centers. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1994;30(4):509-517 (in Russian)]
- Autran J.C., Bushuk W., Wrigley C.W., Zillman R.R. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. IV. Comparison of international methods. *Cereal Foods World*. 1979;24(9):471-475
- Barley. UPOV Code(s): HORDE_VUL, *Hordeum vulgare* L. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. Geneva: International Union for the Protection of New Varieties of Plants, 2018. Available at: <https://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg019.pdf>
- Branlard G., Dardevet M., Amiour N., Igrejas G. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genet. Resour. Crop Evol.* 2003;50:669-679. DOI 10.1023/A:1025077005401
- Cox T.S., Raupp W.J., Gill B.S. Leaf rust-resistance genes *Lr41*, *Lr42*, and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Sci.* 1994;34(2):339-343. DOI 10.2135/cropsci1994.0011183X003400020005x
- Czarnecki E.M., Lukow O.M. Linkage of stem rust resistance gene *Sr33* and the gliadin (*Gli-D1*) locus on chromosome 1DS. *Genome*. 1992;35(4):565-568. DOI 10.1139/g92-084
- Demichelis M., Vanzetti L.S., Crescente J.M., Nisi M.M., Pflüger L., Bainotti C.T., Helguera M. Significant effects in bread-making quality associated with the gene cluster *Glu-D3/Gli-D1* from the bread wheat cultivar Prointa Guazú. *Cereal Res. Commun.* 2019;47(1):111-122. DOI 10.1556/0806.46.2018.055
- Dobrotvorskaya T.V., Dragovich A.Yu., Martynov S.P., Pukhal'skii V.A. Genealogical and statistical analyses of the inheritance of gliadin-coding alleles in a model set of common wheat *Triticum aestivum* L. cultivars. *Russ. J. Genet.* 2009;45(6):685-695. DOI 10.1134/S1022795409060088
- GRIS – Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale. 2017. Available at: <http://www.wheatpedigree.net/>
- Hsam N.O., Kowalczyk K., Zeller F.J., Hsam S.L. Characterization of powdery mildew resistance and linkage studies involving the *Pm3* locus on chromosome 1A of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Appl. Genet.* 2015;56(1):37-44. DOI 10.1007/s13353-014-0236-7
- Kakaei M., Ahmadian S. Genetic diversity study of some Iranian alfalfa genotypes based on seed storage proteins patterns. *Iran. J. Sci. Technol. Trans. A Sci.* 2021;45(4):1223-1228. DOI 10.1007/s40995-021-01142-z
- Kaur R., Kaur R., Sharma N., Kumari N., Khanna R., Singh G. Protein profiling in a set of wild rice species and rice cultivars: a stepping stone to protein quality improvement. *Cereal Res. Commun.* 2023;51:163-177. DOI 10.1007/s42976-022-00273-2
- Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., Kolyuchii V.T., Kuptsov S.V., Sozinov A.A. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytol. Genet.* 2009;43(1):55-62. DOI 10.3103/S0095452709010101
- Kunanbayev K., Churkina G., Filonov V., Utebayev M., Rukavitsina I. Influence of cultivation technology on the productivity of spring wheat and the humus state of Southern carbonate soils of Northern Kazakhstan. *J. Ecol. Eng.* 2022;23(3):49-58. DOI 10.12911/22998993/145459
- Li Y., Song Y., Zhou R., Branlard G., Jia J. Detection of QTLs for breadmaking quality in wheat using a recombinant inbred line population. *Plant Breed.* 2009;128(3):235-243. DOI 10.1111/j.1439-0523.2008.01578.x
- Lyubimova A.V., Tobolova G.V., Eremin D.I., Loskutov I.G. Dynamics of genetic diversity of oat varieties in the Tyumen region at avenin-coding loci. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(2):123-130. DOI 10.18699/VJ20.607
- Ma G., Li Q., Li S., Liu Z., Cui Y., Zhang J., Liu D. Genetic diversity and classification of chinese elite foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.] revealed by acid-PAGE prolamin. *Agric. Sci.* 2022;13(3):404-428. DOI 10.4236/as.2022.133028
- Masci S., Rovelli L., Kasarda D.D., Vensel W.H., Lafandra D. Characterisation and chromosomal localisation of C-type low-molecular-weight glutenin subunits in the bread wheat cultivar Chinese Spring. *Theor. Appl. Genet.* 2002;104(2-3):422-428. DOI 10.1007/s001220100761
- McIntosh R.A., Devos K.M., Dubkovsky J., Morris C.F., Rogers W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Supplement. 2003. Available at: <https://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003upd.html>
- Melnikova N.V., Kudryavtseva A.V., Kudryavtsev A.M. Catalogue of alleles of gliadin-coding loci in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Biochimie*. 2012;94(2):551-557. DOI 10.1016/j.biochi.2011.09.004
- Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat. *J. Genet. Breed.* 1991;45(4):325-344
- Metakovsky E.V., Branlard G. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. *Theor. Appl. Genet.* 1998;96:209-218. DOI 10.1007/s001220050729
- Metakovsky E.V., Novoselskaya A.Yu. Gliadin allele identification in common wheat. I. Methodological aspects of the analysis of gliadin pattern by one-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis. *J. Genet. Breed.* 1991;45(4):317-324
- Metakovsky E.V., Wrigley C.W., Bekes F., Gupta R.B. Gluten polypeptides as useful genetic markers of dough quality in Australian wheats. *Aust. J. Agric. Res.* 1990;41(2):289-306. DOI 10.1071/AR9900289
- Metakovsky E.V., Pogva N.E., Blancardi A.M., Redaelli R. Gliadin allele composition of common wheat cultivars grown in Italy. *J. Gen. Breed.* 1994;48(1):55-66
- Metakovsky E.V., Annicchiarico P., Boggini G.E., Pogva N.E. Relationship between gliadin alleles and dough strength in Italian bread wheat cultivars. *J. Cereal Sci.* 1997;25(3):229-236. DOI 10.1006/jcers.1996.0088

- Metakovsky E.V., Gómez M., Vázquez J.F., Carrillo J.M. High genetic diversity of Spanish common wheats as judged from gliadin alleles. *Plant Breed.* 2000;119(1):37-42. DOI 10.1046/j.1439-0523.2000.00450.x
- Metakovsky E., Melnik V., Rodriguez-Quijano M., Upelniek V., Carrillo J.M. A catalog of gliadin alleles: polymorphism of 20th-century common wheat germplasm. *Crop J.* 2018;6(6):628-641. DOI 10.1016/j.cj.2018.02.003
- Metakovsky E., Melnik V.A., Pascual L., Wrigley C.W. Gliadin genotypes worldwide for spring wheats (*Triticum aestivum* L.) I. Genetic diversity and grain-quality gliadin alleles during the 20th century. *J. Cereal Sci.* 2019;87:172-177. DOI 10.1016/j.jcs.2019.03.008
- Metakovsky E., Melnik V., Pascual L., Wrigley C.W. Over 40 % of 450 registered wheat cultivars (*Triticum aestivum*) worldwide are composed of multiple biotypes. *J. Cereal Sci.* 2020;96:103088. DOI 10.1016/j.jcs.2020.103088
- MN-01-03/001:2000 – Blé – Identification des varieties par électrophorèse. In: Les projets de normes, adoptés par le Conseil National de Normalisation et de Contrôle de Qualité lors de la session du 20 décembre 2000, sont homologués comme normes maliennes. Bamako, 2001
- Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1973;70(12):3321-3323. DOI 10.1073/pnas.70.12.3321
- Nieto-Taladriz M.T., Perretant M.R., Rousset M. Effect of gliadins and HMW and LMW subunits of glutenin on dough properties in the F₆ recombinant inbred lines from a bread wheat cross. *Theor. Appl. Genet.* 1994;88(1):81-88. DOI 10.1007/BF00222398
- Nikolaev A.A., Pukhal'sky V.A., Upelniek V.P. Genetic diversity of local spring bread wheats (*Triticum aestivum* L.) of West and East Siberia in gliadin genes. *Russ. J. Genet.* 2009;45(2):189-197. DOI 10.1134/S1022795409020094
- Noma S., Hayakawa K., Abe C., Suzuki S., Kawaura K. Contribution of α -gliadin alleles to the extensibility of flour dough in Japanese wheat cultivars. *J. Cereal Sci.* 2019;86:15-21. DOI 10.1016/j.jcs.2018.12.017
- Novoselskaya-Dragovich A.Y., Krupnov V.A., Saifulin R.A., Pukhal'skiy V.A. Dynamics of genetic variation at gliadin-coding loci in Saratov cultivars of common wheat *Triticum aestivum* L. over eight decades of scientific breeding. *Russ. J. Genet.* 2003;39(10):1130-1137. DOI 10.1023/A:1026170709964
- Novoselskaya-Dragovich A.Y., Fisenko A.V., Yankovsky N.K., Kudryavtsev A.M., Yang Q., Lu Z., Wang D. Genetic diversity of storage protein genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from China and its comparison with genetic diversity of cultivars from other countries. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011;58(4):533-543. DOI 10.1007/s10722-010-9596-y
- Novoselskaya-Dragovich A.Y., Fisenko A.V., Puhalskii V.A. Genetic differentiation of common wheat cultivars using multiple alleles of gliadin coding loci. *Russ. J. Genet.* 2013;49(5):487-496. DOI 10.1134/S1022795413020087
- Novoselskaya-Dragovich A.Yu., Bepalova L.A., Shishkina A.A., Melnik V.A., Upelniek V.P., Fisenko A.V., Dedova L.V., Kudryavtsev A.M. Genetic diversity of common wheat varieties at the gliadin-coding loci. *Russ. J. Genet.* 2015;51(3):323-333. DOI 10.1134/S1022795415030102
- Salavati A., Sameri H., Boushehri A.A.S., Yazdi-Samadi B. Evaluation of genetic diversity in Iranian landrace wheat *Triticum aestivum* L. by using gliadin alleles. *Asian J. Plant Sci.* 2008;7(5):440-446. DOI 10.3923/ajps.2008.440.446
- Sharma A., Sheikh I., Kumar R., Vyas P., Dhaliwal H.S. Evaluation of end use quality and root traits in wheat cultivars associated with IRS.1BL translocation. *Euphytica.* 2018;214(4):62. DOI 10.1007/s10681-018-2144-0
- Shavrukov Y., Suchecki R., Eliby S., Abugalieva A., Kenebayev S., Langridge P. Application of next-generation sequencing technology to study genetic diversity and identify unique SNP markers in bread wheat from Kazakhstan. *BMC Plant Biol.* 2014;14:258. DOI 10.1186/s12870-014-0258-7
- Sozinov A.A., Poperelya F.A. Genetic classification of prolamins and its use for plant breeding. *Ann. Technol. Agric.* 1980;29(2):229-245
- Upelniek V.P., Brezhneva T.A., Dadashev S.Y., Novozhilova O.A., Molkanova O.I., Semikhov V.F. On the use of alleles of gliadin-coding loci as possible adaptability markers in the spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars during seed germination. *Russ. J. Genet.* 2003;39(12):1680-1686. DOI 10.1023/B:RUGE.0000009158.41760.67
- Utebayev M., Dashkevich S., Babkenov A., Shtefan G., Fahrudanova I., Bayahmetova S., Sharipova B., Kaskarbayev Zh., Shavrukov Y. Application of gliadin polymorphism for pedigree analysis in common wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *Acta Physiol. Plant.* 2016;38:204. DOI 10.1007/s11738-016-2209-4
- Utebayev M., Dashkevich S., Bome N., Bulatova K., Shavrukov Y. Genetic diversity of gliadin-coding alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *PeerJ.* 2019a;7:e7082. DOI 10.7717/peerj.7082
- Utebayev M., Dashkevich S., Kunanbayev K., Bome N., Sharipova B., Shavrukov Y. Genetic polymorphism of glutenin subunits with high molecular weight and their role in grain and dough qualities of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *Acta Physiol. Plant.* 2019b;41(5):71. DOI 10.1007/s11738-019-2862-5
- Utebayev M.U., Dolinny Y.Y., Dashkevich S.M., Bome N.A. Allelic composition of gliadin-coding loci as a 'portrait' in spring soft wheat selections of Russian and Kazakh origins. *SABRAO J. Breed. Genet.* 2022;54(4):755-766. DOI 10.54910/sabrao2022.54.4.7
- Watry H., Zerkle A., Laudencia-Chinguanco D. Modified acid-PAGE method for rapid screening and phenotyping of wheat gliadin mutant lines. *MethodsX.* 2020;7:100858. DOI 10.1016/j.mex.2020.100858
- Wheat. UPOV Code(s): TRITI_AES, *Triticum aestivum* L. emend. Fiori et Paol. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. Geneva: International Union for the Protection of New Varieties of Plants, 2022. Available at: <https://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg003.pdf>
- Xynias I.N., Kozub N.O., Sozinov I.A. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars. *Plant Breed.* 2006;125(4):408-410. DOI 10.1111/j.1439-0523.2006.01242.x

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.08.2023. После доработки 22.01.2024. Принята к публикации 29.01.2024.