

Обзорная статья
УДК 581.134.4:633.11
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-221-232



Генетическое разнообразие мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по аллельному составу HMW-GS (обзор)

М. В. Чебатарева^{1,2}

¹ Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, Барнаул, Россия

² Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

Автор, ответственный за переписку: Мария Васильевна Чебатарева, masha.vorotintseva@yandex.ru

Актуальность. В зависимости от сорта, почвенно-климатических и агротехнических условий возделывания, качественный состав зерна пшеницы различается. Аллельный состав глютенинов сортов мягкой пшеницы – важный параметр при анализе и управлении генетической структурой. В связи с этим возникает интерес к изучению генетического разнообразия аллелей высокомолекулярных субъединиц глютенина (HMW-GS) у сортов мягкой пшеницы из Европы, Азии, Африки и Америки.

Материалы и методы. Общее разнообразие аллелей в глютениновых локусах *Glu-1* оценивалось согласно расчету индекса Нея (H). На основе этого показателя и использования кластерного анализа осуществлялось распределение сортов пшеницы разного эколого-географического происхождения в относительно однородные группы.

Результаты. У сортов пшеницы из Польши, Германии, Франции, Испании, Португалии, Турции, Ирана, Пакистана, Индии, Китая и Алжира (I группа) индекс Нея в среднем составил 0,59, а у сортов из США, Мексики, Аргентины, России, Казахстана, Эфиопии, Чехии, Венгрии, Болгарии, Афганистана и Северной Кореи – 0,42 (II группа). Выделенные группы сортов пшеницы отличались по частоте встречаемости субъединиц глютенина по каждому локусу *Glu-1*: I группа – N, 7+9, 2+12; II группа – 2*, 7+9, 5+10.

Заключение. Сорта пшеницы из II группы в среднем имели низкий уровень изменчивости аллельных генов в соответствующих локусах. Это говорит о высоком качестве зерна у этих сортов и наибольшей вероятности их генетического обеднения в сравнении с сортами из I группы, где большая часть сортов описана комбинацией низкокачественных субъединиц глютенина.

Ключевые слова: генетическая эрозия, белок, глютенины, индекс Нея, качество зерна, частота аллелей

Благодарности: работа выполнена по теме «Использование молекулярно-генетических и биотехнологических методов исследований в селекции растений» (0534-2021-0003).

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Чебатарева М.В. Генетическое разнообразие мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по аллельному составу HMW-GS (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(3):221-232. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-221-232

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-221-232

Genetic diversity of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in the allelic composition of HMW-GS (a review)

Maria V. Chebatoreva^{1,2}¹ Federal Altai Scientific Center of Agro-Biotechnologies, Barnaul, Russia² Altai State University, Barnaul, Russia**Corresponding author:** Maria V. Chebatoreva, masha.vorotintseva@yandex.ru

Background. The qualitative composition of wheat grain varies depending on the cultivar, soil and climate conditions, and agricultural practices. The allelic composition of glutenins in bread wheat cultivars is an important parameter for the analysis and management of their genetic structure. In this respect, there is an interest in studying the genetic diversity of alleles of high-molecular-weight glutenin subunits (HMW-GS) in bread wheat cultivars from Europe, Asia, Africa, and America.

Materials and methods. The total diversity of alleles in *Glu-1* glutenin loci was evaluated according to the calculation of the Nei index (H). Using this indicator and the cluster analysis, wheat cultivars of various ecogeographic origin were distributed into relatively homogeneous groups.

Results. Wheat cultivars from Poland, Germany, France, Spain, Portugal, Turkey, Iran, Pakistan, India, China, and Algeria (Group I) had the average Nei index of 0.59, and those from the U.S., Mexico, Argentina, Russia, Kazakhstan, Ethiopia, Czech Republic, Hungary, Bulgaria, Afghanistan, and North Korea (Group II) had 0.42. These groups of wheat cultivars differed in the frequency of occurrence of glutenin subunits at each *Glu-1* locus: N, 7+9, 2+12 in Group I, and 2*, 7+9, 5+10 in Group II.

Conclusion. Wheat cultivars from Group II had on average a low level of variability of allelic genes in the respective loci, manifesting high grain quality of these cultivars and the highest probability of their genetic depletion compared to the cultivars from Group I, where most of the cultivars are described by a combination of low-quality glutenin subunits.

Keywords: genetic erosion, protein, gluten, Nei index, grain quality, frequency of alleles

Acknowledgements: this work was carried out on the topic “The use of molecular-genetic and biotechnological research methods in plant breeding” (0534-2021-0003).

The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Chebatoreva M.V. Genetic diversity of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in the allelic composition of HMW-GS (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(3):221-232. DOI:10.30901/2227-8834-2023-3-221-232

Введение

Пшеница занимает особое место в питании человека среди других зерновых культур. Способность пшеницы синтезировать в зерне клейковинные белки имеет большое значение для выпечки белого хлеба (Fetyukhin, Baranov, 2019).

Хлебопекарные свойства зерна пшеницы напрямую зависят от реологических свойств клейковины. Основную массу белков клейковины составляют глиадин и глютеин; первый делает ее растяжимой и эластичной, а второй – прочной (Rybalka, 2011). Состояние клейковины определяется главным образом составом субъединиц высокомолекулярных глютеинов (HMW-GS) – запасных белков эндосперма пшеницы. Гены, ответственные за биосинтез HMW-GS, кодируются локусами *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1*, локализованными на длинных плечах хромосом 1A, 1B и 1D соответственно (Gianibelli et al., 2001). Благодаря масштабному изучению генетических закономерностей накопления глютеинов в культуре пшеницы, общеизвестен ряд белковых маркеров, вносящих большой вклад в качество зерна (Shewry et al., 1992).

Вслед за улучшением качественных показателей зерна, характеризующих его технологические свойства, возникла проблема снижения уровня аллельного полиморфизма генов у мягкой пшеницы в сравнении с ее предковыми видами (Plotnikova, 2014). Сохранение генетического разнообразия вида *Triticum aestivum* L. является одной из ключевых проблем XXI века (Pisarev, 1964).

До начала XX века большая часть сортов пшеницы характеризовалась генетической гетерогенностью и неоднородностью, что обеспечивало их устойчивость к биотическим и абиотическим факторам (Jaradat, 2017). Основным техническим достижением «зеленой революции» стало производство новых сортов пшеницы. Прямой отбор высокоурожайных фенотипов с наилучшими показателями качества зерна отодвинул выращивание стародавних сортов пшеницы на задний план, сократил генетическое разнообразие аллелей глютеина, снизил полиморфизм локусов *Glu-1*. Согласно статистическим данным, около 80% аллельной изменчивости в генах, кодирующих глютеины, уже утрачено у сортов твердой пшеницы (Janni et al., 2018). Для описания последствий этой деятельности человека в начале 1970-х годов был предложен термин «генетическая эрозия» (Day, 1973).

Опасность генетической эрозии заключается в том, что при резком изменении климата есть вероятность того, что ни один из современных сортов пшеницы не приспособится к новым условиям (Govindaraj et al., 2015). Распределение аллелей локусов *Glu-1* значительно зависит от условий выращивания (влажности и теплообеспеченности) в регионе происхождения. Установлено, что засухоустойчивость у яровой пшеницы связана с аллелем *Glu-D1a*, тогда как аллель *Glu-D1d* характерен для пшеницы, адаптированной к влажным условиям. Хорошо известно, что пшеница с наличием высококачественной субъединицы глютеина 5+10 более предпочтительна при отборе на признак качества зерна, чем пшеница с субъединицей 2+12. Однако аллель *Glu-D1a* не всегда связан с пониженным хлебопекарным качеством муки, что, вероятно, объясняется присутствием у таких сортов еще плохо изученных высококачественных субъединиц глютеина (Utebayev et al., 2021). Следовательно, в селекции пшеницы необходимо учитывать тот факт, что отбор сортов только по какой-то одной «наилучшей» субъединице глютеина может оказывать

влияние на проявление тех признаков, по которым отбор не ведется.

Повысить уровень полиморфизма хозяйственно ценных признаков у мягкой пшеницы в сравнении с дикими видами возможно с помощью отдаленной гибридизации (Obukhova et al., 2010). Известно, что при создании мягкой пшеницы природа использовала генетический потенциал родов *Triticum* L. и *Aegilops* L., не заботясь о подборе качественных исходных форм. Следствием «эффекта родоначальника» явилось «не включение» значительного полиморфизма видов-сородичей в геном возделываемых полиплоидных видов пшеницы (Avdeev, 2018). Генетическое изучение этих видов позволит совершить целенаправленный ресинтез мягкой пшеницы с целью улучшения ее «генетического содержания» за счет ранее не задействованных геномов из рода *Aegilops* (Goncharov et al., 2008). Кроме того, в настоящее время источниками полезных признаков для пшеницы являются не только род *Aegilops*, но и виды родов *Agropyron*, *Secale*, *Elymus* и др. (Goncharov N.P., Goncharov P.L., 2009; Pototskaya, Shamanin, 2015). Таким образом, дикие родичи пшеницы представляют собой ценные ресурсы для поиска генетических вариаций, обладающих не только повышенной адаптивностью, но и качественными аллелями глютеинов. Это помогло бы расширить генофонд современных сортов, добавив недостаточно эксплуатируемое разнообразие в программы селекции пшеницы (López-Fernández et al., 2021).

Целью нашей работы является изучение генетической изменчивости сортов мягкой пшеницы из Европы, Азии, Африки и Америки (на примере динамики частот аллелей локусов HMW-GS).

Материалы и методы

Материалом исследования являлись ранее изученные по HMW-GS коллекции местных и современных сортов мягкой пшеницы из Европы (Болгария – 89, Венгрия – 107, Испания – 189, Португалия – 52, Германия – 18, Чехия – 15, Россия – 31, Польша – 28, Франция – 200 сортов), Азии (Индия – 240, Китай – 240, Казахстан – 122, Северная Корея – 292, Турция – 35, Пакистан – 32, Иран – 95, Афганистан – 410 сортов), Африки (Алжир – 71, Лесото – 30, Эфиопия – 30 сортов) и Америки (Аргентина – 119, США – 111, Мексика – 142 сорта), результаты которых представлены в 21 источнике литературы и взяты для оценки генетического разнообразия сортов по запасным белкам.

Генетическое разнообразие генов пшеницы по трем локусам *Glu-1* (*Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1*) определяли при помощи индекса Нея (H) согласно формуле $H = 1 - \sum p_i^2$, где H – индекс генетического разнообразия Нея (на локус) и p_i – частота аллеля в том или ином локусе (Nei, 1973). Заимствование значений p_i из различных источников литературы позволило рассчитать показатель H.

С целью группировки сортов пшеницы различного происхождения в относительно однородные группы использовался кластерный анализ. Мерой дистанции служили Евклидовы расстояния, способом кластеризации явился метод Ward в программе STATISTICA.

Результаты

Генетическое разнообразие генотипов по запасным белкам пшеницы. На основе средних показателей индекса H, рассчитанных для каждого локуса *Glu-1* и представленных в таблице 1, проведен кластерный анализ пшеницы из 23 стран мира по этим значениям.

Таблица 1. Показатели индекса Нея у генотипов мягкой пшеницы из разных стран мира по трем локусам *Glu-1*
Table 1. Values of the Nei index in bread wheat genotypes from different countries according to three *Glu-1* loci

Страна	Средние значения Н			Источник
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
Турция	0,44	0,68	0,44	Nehe et al., 2019
Китай	0,51	0,65	0,45	Gao et al., 2020
Франция	0,47	0,76	0,59	Branlard et al., 2003
Индия	0,54	0,73	0,44	Ram et al., 2015
Польша	0,53	0,78	0,5	Filip, 2018
Алжир	0,55	0,66	0,55	Bellil et al., 2014
Лесото	0,62	0,64	0,52	Morojele, Labuschagne, 2010
Иран	0,62	0,67	0,53	Shahnejat-Bushehri et al., 2006
Пакистан	0,63	0,66	0,42	Terasawa et al., 2008
Португалия	0,66	0,72	0,51	Ribeiro et al., 2011
Испания	0,64	0,73	0,49	López-Fernández et al., 2021
Германия	0,39	0,64	0,9	Hložáková et al., 2021
Болгария	0,65	0,53	0,44	Atanasova et al., 2012
Венгрия	0,47	0,44	0,39	Baracskaei et al., 2011
Россия	0,35	0,29	0,42	Utebayev et al., 2021
Чехия	0,23	0,56	0,12	Hložáková et al., 2021
Афганистан	0,41	0,23	0,27	Terasawa et al., 2008
Казахстан	0,5	0,27	0,53	Utebayev et al., 2019
Северная Корея	0,29	0,48	0,52	Lee et al., 2018
Эфиопия	0,4	0,63	0,34	Dessalegn et al., 2011
Аргентина	0,48	0,73	0,11	Lerner et al., 2009
Мексика	0,51	0,71	0,28	Liang et al., 2010
США	0,38	0,66	0,33	Shan et al., 2007

Результатом применения кластерного анализа стало выделение в два кластера (группы) сортов мягкой пшеницы соответствующего эколого-географического происхождения. В кластер I, как видно из рисунка 1, вошли генотипы пшеницы из Турции, Китая, Франции, Индии, Польши, Алжира, Лесото, Пакистана, Португалии, Испании и Германии. Соответственно, II кластер включал сорта пшеницы из Мексики, Аргентины, США, Эфиопии, Чехии, Казахстана, Афганистана, России, Северной Кореи, Венгрии и Болгарии.

Обе группы сортов пшеницы более наглядно продемонстрированы на рисунке 2 в двух цветовых гаммах. Из данного рисунка видно, что I группа сортов пшеницы, в отличие от II группы, распространена в странах, расположенных ближе друг к другу.

Сорта пшеницы, входящие в I группу ($H = 0,59$), в среднем несут более высокую степень изменчивости аллелей глютенинов по сравнению со II группой ($H = 0,42$). В I группу входят генотипы мягкой пшеницы с наибольшей частотой встречаемости субъединиц глютенина

по локусам *Glu-1*; особенно это хорошо видно на графиках рисунка 3. По локусу *Glu-A1* субъединицы 1 (30%), 2* (33%) и N (37%) отличаются высокой частотой встречаемости среди сортов с относительно равномерным распределением их внутри данной группы. Локусы *Glu-B1* и *Glu-D1* несут бимодальное распределение аллелей, то есть с большей вероятностью можно встретить субъединицы 7+8 (28%), 7+9 (34%) и 5+10 (40%), 2+12 (46%).

Низкая изменчивость аллельных генов, входящих во II группу сортов пшеницы, отмечена по всем трем локусам *Glu-1*. Биотипы этих сортов характеризуются унимодальным распределением аллелей с большей долей встречаемости сортов с субъединицами 2* (51%) локуса *Glu-A1*, 7+9 (45%) локуса *Glu-B1* и 5+10 (62%) локуса *Glu-D1*. Таким образом, в I группе пшениц вероятность встречаемости «хороших» и «плохих» субъединиц находится в равной доле в сравнении со II группой, где больший процент частоты приходится только на высококачественные субъединицы глютенина.

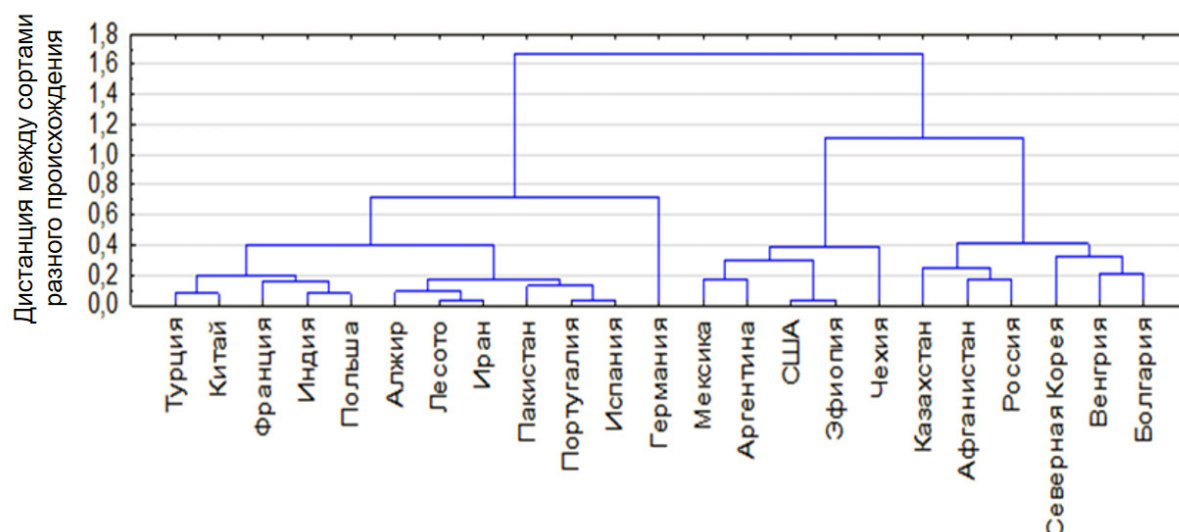


Рис. 1. Кластеризация сортов мягкой пшеницы из разных стран мира по значениям индекса генетического разнообразия Нея, оценивающего изменчивость глютенинов

Fig. 1. Clustering of bread wheat cultivars from different countries according to the values of the Nei gene diversity index which assesses the variability of glutenins

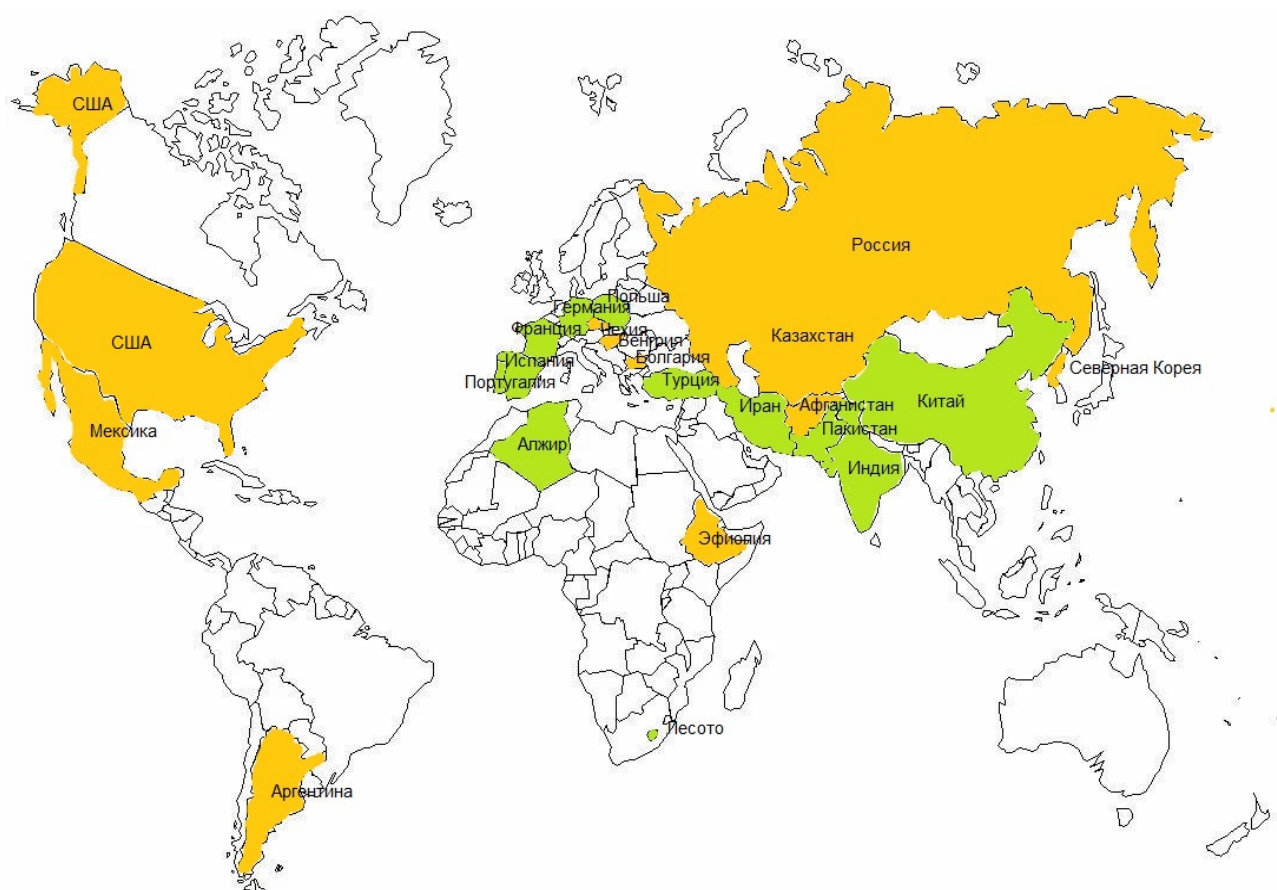


Рис. 2. Распространенность пшеницы с разными индексами Нея
(I группа – зеленый цвет; II группа – желтый цвет)

Fig. 2. Distribution of wheat with different Nei indices
(Group I – green; Group II – yellow)

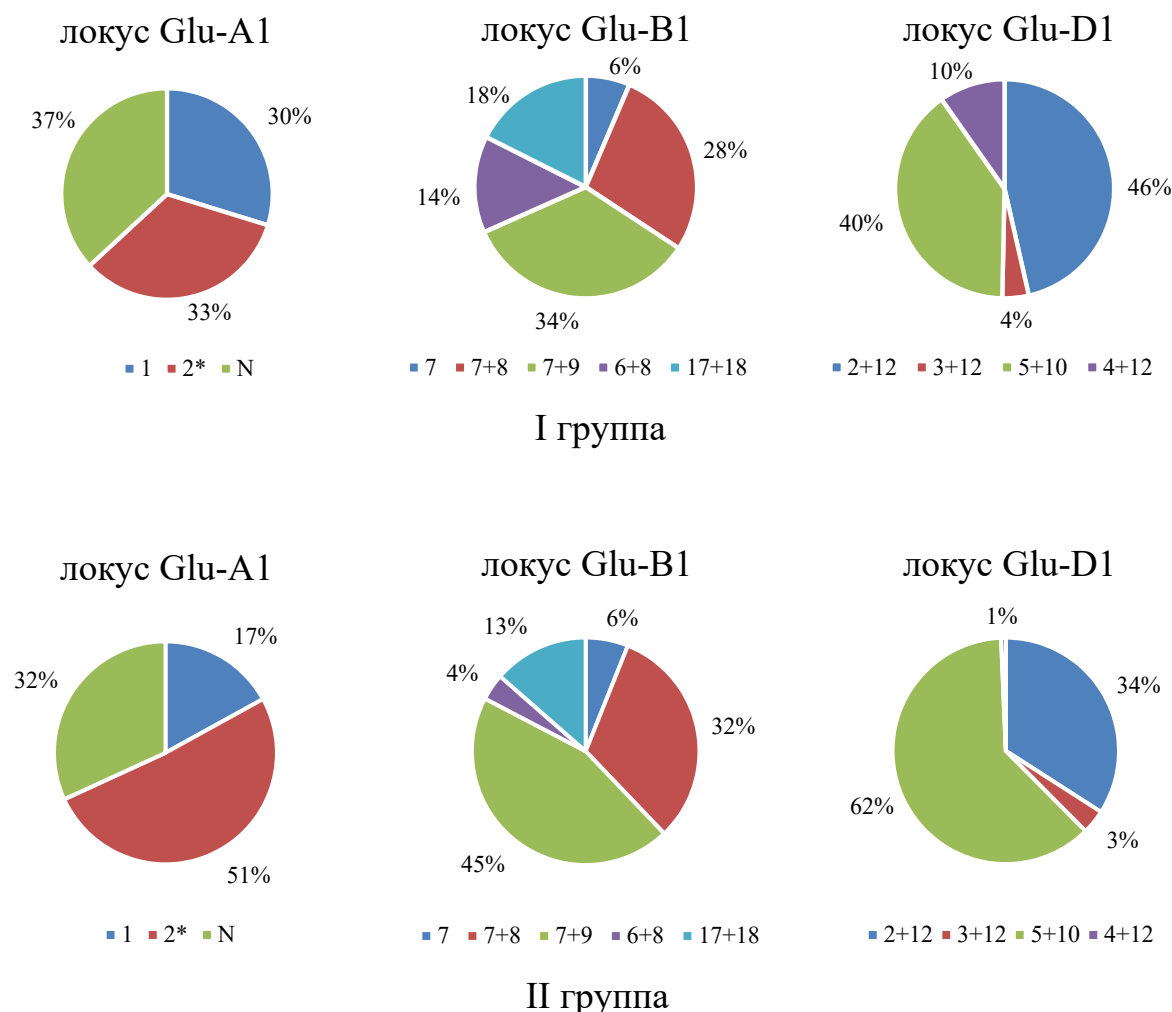


Рис. 3. Частота встречаемости широко распространенных субъединиц глютеина по локусам *Glu-1*
Fig. 3. Frequency of occurrence of widespread glutenin subunits at *Glu-1* loci

В обеих группах пшениц наблюдается высокий полиморфизм локуса *Glu-B1* в сравнении с остальными локусами: I группа – *Glu-B1* ($H = 0,69$) > *Glu-A1* ($H = 0,55$) > *Glu-D1* ($H = 0,53$); II группа – *Glu-B1* ($H = 0,50$) > *Glu-A1* ($H = 0,42$) > *Glu-D1* ($H = 0,34$).

Количественный состав глютеинов. Обе группы сортов пшеницы не особо отличались по количеству редких и широко распространенных аллелей в локусах *Glu-1* (табл. 2). Больше всего редких субъединиц содержали сорта испанской пшеницы (17) из I группы и сорта корейской пшеницы (8) из II группы. Полный набор хорошо известных субъединиц глютеина идентифицирован в сортах из Португалии (I группа) и Северной Кореи (II группа). Более широкий диапазон всех аллельных вариантов установлен в сортах из Испании и Северной Кореи со средними значениями равными 7 и 5 соответственно.

Качественный состав глютеинов. Исходя из средних значений частот встречаемости субъединиц по всем трем локусам *Glu-1*, в I группе сортов пшеницы велика доля встречаемости генотипов с аллелями N (39,6%), 7+9 (32,7%), 2+12 (48,5%), во II группе сортов пшеницы – с аллелями 2* (54,5%), 7+9 (46,8%), 5+10 (60,4%) (см. табл. 2).

Поскольку наибольшее влияние на хлебопекарные качества зерна пшеницы оказывает состав HMW-GS, в работе была использована балльная оценка хлебопекарных качеств, определяемых аллелями *Glu-1*. Чем выше балл имеет тот или иной аллель, тем существеннее влияние этого аллеля на хлебопекарные качества (табл. 3). Поэтому, согласно шкале Рауне, максимальная сумма баллов и, соответственно, лучшее хлебопекарное качество отмечено во II группе 2*, 7+9, 5+10 = 36+26+46 = 96) в сравнении с I группой (N, 7+9, 2+12 = 16+26+26 = 56) (Payne et al., 1987).

Генетическое сходство сортов из разных стран, как правило, зависит от набора сортов-доноров, используемых в селекционных программах. Вероятно, именно этой причиной в последние десятилетия обусловлено сокращение генетической дистанции между современными сортами пшеницы различного происхождения (Novoselskaya-Dravovich et al., 2010). Возможность связать аллельный состав HMW-GS с географическим происхождением сортов твердой пшеницы описана Janni с коллегами (Janni et al., 2018), что и легло в основу нашей статьи. Исходя из расчета индекса Нея (Н), можно предположить, что путем более широкого использования однотипного набора сортов-доноров при скрещиваниях в странах США, Мексики, Аргентины, России, Казахстана, Эфиопии, Чехии, Венгрии, Болгарии, Афганистана и Северной Ко-

Таблица 2. Краткая характеристика количественного состава HMW-GS и их частот (%) у мягкой пшеницы
Table 2. Brief description of the quantitative composition of HMW-GS and their frequencies (%) in bread wheat

Страна	Количество аллелей						Частота встречаемости HMW-GS, %														Источник	
	редких			хорошо изученных			Среднее число	Локус <i>Glu-A1</i>				Локус <i>Glu-B1</i>						Локус <i>Glu-D1</i>				
								1	2*	N	7	7+8	7+9	6+8	17+18	2+12	3+12	5+10	4+12			
I группа																						
Турция	-	-	-	-	2	3	2	5	3	33,0	67,0	-	-	18,0	45,0	-	30,0	33,0	-	67,0	-	Nehe et al., 2019
Китай	-	3	1	4	3	5	3	11	4	39,2	2,9	57,9	1,7	31,3	48,8	2,5	0,8	66,3	-	32,9	0,4	Gao et al., 2020
Франция	-	3	2	5	2	5	3	10	4	15,0	15,5	69,5	20,5	30,5	19,0	24,5	4,0	53,0	5,0	34,5	-	Branlard et al., 2003
Индия	-	1	-	1	3	4	2	9	3	22,1	61,7	16,2	2,9	28,3	26,3	-	35,0	67,5	-	32,5	-	Ram et al., 2015
Польша	-	2	-	2	3	4	2	9	4	46,4	3,6	50,0	7,1	10,7	39,3	10,7	-	53,6	-	46,4	-	Filip, 2018
Алжир	-	2	2	4	3	4	3	10	4	38,0	54,9	7,0	2,8	14,1	40,8	-	39,0	38,0	2,8	54,9	-	Bellil et al., 2014
Лесото	-	1	1	2	3	4	2	9	3	36,6	16,6	46,6	6,6	13,3	53,3	-	23,3	33,3	-	60,0	-	Morojele, Labuschagne, 2010
Иран	-	4	3	7	3	5	3	11	5	15,8	37,7	46,4	8,8	51,8	12,2	0,8	18,4	61,4	0,8	30,7	-	Shahnejat-Bushehri et al., 2006
Пакистан	-	3	1	4	3	3	2	8	3	25,0	50,0	25,0	-	50,0	9,4	-	3,1	75,0	-	-	9,4	Terasawa et al., 2008
Португалия	-	2	-	2	3	5	4	12	5	36,5	30,8	32,7	1,9	40,4	26,9	5,8	19,2	17,3	7,7	67,3	7,7	Ribeiro et al., 2011
Испания	2	11	4	17	3	3	3	9	7	16,4	53,4	11,6	3,2	-	-	5,8	1,6	67,2	-	4,2	23,3	López-Fernández et al., 2021
Германия	-	-	-	-	2	4	2	8	4	27,8	-	72,9	-	5,6	38,9	44,4	11,1	16,7	-	27,8	-	Hložáková et al., 2021
Среднее значение	2	3	2	5	3	4	3	9	4	29,3	35,8	39,6	6,2	26,7	32,7	13,5	16,9	48,5	4,1	41,7	10,2	

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Страна	Количество аллелей						Частота встречаемости HMW-GS, %										Источник							
	редких			хорошо изученных			Среднее число	Локус <i>Glu-A1</i>						Локус <i>Glu-B1</i>				Локус <i>Glu-D1</i>						
								A1	B1	D1	Сумма	A1	B1	D1	Сумма	7		7+8	7+9	6+8	17+18	2+12	3+12	5+10
	1	2*	N																					
II группа																								
Болгария	-	-	-	-	3	3	3	2	2	8	4	24,6	41,5	33,8	-	17,7	65,4	10,4	-	27,7	-	69,2	-	Atanasova et al., 2012.
Венгрия	-	4	-	4	3	2	2	2	2	7	4	23,9	68,4	7,7	-	-	72,1	1,8	-	26,7	-	73,3	-	Baracskaei et al., 2011
Россия	-	-	-	-	-	2	3	2	2	7	4	-	77,4	22,6	12,3	4,2	83,2	-	-	30,6	-	69,4	-	Utebayev et al., 2021
Чехия	-	-	-	-	2	3	2	2	2	7	4	13,3	-	86,7	-	46,7	46,7	6,7	-	6,7	-	93,3	-	Hložáková et al., 2021
Афганистан	-	2	4	6	3	4	2	2	2	9	4	8,5	16,8	74,6	-	87,3	3,2	2,4	1,2	84,9	-	2,7	-	Terasawa et al., 2008
Казахстан	-	3	1	4	3	3	3	3	3	9	4	0,4	56,1	43,4	3,8	6,0	84,9	-	-	50,6	-	46,9	1,0	Utebayev et al., 2019
Северная Корея	1	4	3	8	3	3	5	4	4	12	5	5,3	10,3	83,3	0,3	69,0	3,7	0,7	1,0	59,7	1,0	1,7	0,3	Lee et al., 2018
Эфиопия	-	1	1	2	3	3	5	3	3	11	4	21,0	71,0	8,0	6,0	38,0	27,0	4,0	21,0	46,0	2,0	50,0	-	Dessalegn et al., 2011
Аргентина	-	2	-	2	3	4	2	2	2	9	4	33,6	63,9	2,5	-	16,0	41,2	1,7	15,1	5,9	-	94,1	-	Lerner et al., 2009
Мексика	-	1	-	1	3	4	2	2	2	9	3	28,9	63,4	7,7	9,2	14,0	39,4	-	32,4	16,3	-	83,1	-	Liang et al., 2010
США	-	-	1	1	3	2	3	3	3	8	3	21,2	76,1	2,7	-	33,3	47,7	-	-	11,3	7,2	80,6	-	Shan et al., 2007
Среднее значение	1	2	2	4	3	3	2	2	2	9	4	18,1	54,5	33,9	6,3	33,2	46,8	4,0	14,1	33,3	3,4	60,4	0,7	

Таблица 3. Хлебопекарная оценка пшеницы по HMW-GS
Table 3. Breadmaking evaluation of wheat according to HMW-GS

Локус	Балл			
	1	2	3	4
<i>Glu-A1</i>	N (c)	–	1 (a), 2*(b)	–
<i>Glu-B1</i>	7 (a), 6+8 (d),	7+9 (c)	17+18 (i), 7+8 (b)	–
<i>Glu-D1</i>	4+12 (c)	2+12 (a), 3+12 (b)	–	5+10 (d)

реи отмечено более низкое генетическое разнообразие глютеинов у сортов ($H = 0,42$) в сравнении с пшеницей из другой группы стран ($H = 0,59$). В связи с этим более высокое генетическое разнообразие сортов пшеницы по HMW-GS снижает риски возникновения эрозии в таких странах, как Польша, Германия, Франция, Испания, Португалия, Турция, Иран, Пакистан, Индия, Китай, Алжир и Лесото.

Нами показана связь между генетическим разнообразием генотипов по запасным белкам пшеницы, глютеинам и качеством зерна: чем выше качество, тем ниже генетическое разнообразие сортов (Novoselskaya-Dragovich et al., 2010). Установлено, что сорта мягкой пшеницы, отличающиеся более высокой степенью гетерозиготности, имеют более высокий процент встречаемости в популяциях как «плохих», так и «хороших» субъединиц глютеина, тогда как пшеница, характеризующаяся большей степенью гомозиготности, состоит преимущественно из генотипов с наилучшим по качественному признаку составом аллелей – 2*, 7+9, 5+10.

На сегодняшний день во многих странах мира существует проблема снижения генетического разнообразия у коммерческих сортов пшеницы в сравнении со стародавними сортами. Особенно остро проблема стоит в тех странах, где отбор сортов пшеницы ведется в основном по хорошо изученным высококачественным субъединицам глютеина (Terasawa et al., 2008; Ribeiro et al., 2011; Bellil et al., 2014). В Китае, например, у сортов пшеницы с низким качеством зерна отмечено более высокое разнообразие генов в сравнении со стародавними сортами (Zhang et al., 2002). Использование иностранных сортов пшеницы в скрещиваниях является одним из путей решения возникшей проблемы, что в значительной степени могло бы повлиять на индекс генетической дисперсии. Однако, как показывает практика, за счет широкого использования зарубежного материала в отечественных селекционных программах было «выброшено» около 60 местных сортов, среди которых были и российские (Dobrotvorskaya et al., 2004).

Данная работа является не единственной, где наибольшая изменчивость глютеинов у пшеницы отмечена в локусе *Glu-B1* в сравнении с локусами *Glu-A1* и *Glu-D1* (Atanasova et al., 2012). Низкая степень изменчивости для локуса *Glu-D1* в пшеничной культуре, как правило, обусловлена подавляющим присутствием в генотипах высококачественных субъединиц 5+10, тогда как промежуточная изменчивость для *Glu-A1* связана с сохранением в сортах двух аллелей, кодирующих субъединицы 1 и 2*. Вариативность аллелей в локусе *Glu-B1* выше, поскольку несколько аллелей этого локуса связаны с высоким качеством зерна за счет субъединиц 7+8, 7+8*, 7+9, 17+18 (Lerner et al., 2009). По всем хромосомам отмечены стандартно высококачественные и низкокачественные субъединицы глютеина: по 1А хромосоме – субъединицы 1,

2*, N; по 1В хромосоме – субъединицы 7, 7+8, 7+9, 6+8, 17+18; по 1D хромосоме – субъединицы 2+12, 3+12, 5+10, 4+12. Достаточно редкие в генофонде пшеницы – субъединицы 20, 13+16, 13+19, 32+33, 14+15, 7*+9, 7*+8, 7ое+8, 22, 8, 18, 18* локуса *Glu-B1* и субъединицы 10, 11, 2+11, 2+10, 2+12*, 2.2+12, 12, N, 5+12, 2+10/, 2***+12/, 3+10, 1.5+10.5 локуса *Glu-D1*.

Большой полиморфизм аллелей HMW-GS отмечен в локусах дикой пшеницы, меньший – в широко культивируемой. Это обусловлено наличием в генотипах пшеницы специфических молчащих генов, локализованных в длинном плече хромосом 1А. Было показано, что гены локуса *Glu-A^m1* пшеницы вида *T. monosocum* L. экспрессируют субъединицы как х-, так и у-типа, тогда как у мягкой пшеницы изменчивость локуса *Glu-A1* ниже: активны только гены х-типа (Obrecht et al., 2003). Согласно некоторым исследованиям, больший негативный эффект на качество клейковины оказывает аллель с наличием только одной субъединицы х-типа, в сравнении с сочетанием такой субъединицы с какой-либо другой субъединицей у-типа. Примером выступает субъединица 7 локуса *Glu-B1* и субъединицы 7+8, 7+9. Отрицательное влияние на хлебопекарное качество отмечено, соответственно, и в генотипах с субъединицами 20 и 22 того же локуса (Filip, 2018).

Исследования показывают, что высокая вариация частот аллелей присутствует преимущественно у диплоидной пшеницы (*T. urartu* Thum. ex Gandiljan, *T. monosocum*) (Li et al., 2009). По сравнению с мягкой пшеницей *Aegilops tauschii* Coss. характеризуется значительно большим разнообразием HMW-GS в *Glu-D1*-локусах (Chen et al., 2012). Высокая степень родства хромосом мягкой пшеницы с *Ae. tauschii* позволяет получать от синтетического гексаплоида новые аллельные вариации глютеиновых генов (например, субъединица 5+12), присутствующих в чужеродных локусах *Glu-D¹1* (Hsam et al., 2001; Rasheed et al., 2012; Laikova et al., 2013). Таким образом, хлебопекарное качество *Triticum aestivum* может быть улучшено за счет включения новых аллелей глютеина от диких родичей. В целом, влияние редких субъединиц на качество пшеницы в полной мере остается неизученным (Nakamura, 1999). Имеются только некоторые сведения положительного (субъединица 13+16, 5+12) и отрицательного (субъединицы 2.2+12 и 20) влияния редких аллелей глютеинов на качество зерна пшеницы (Hsam et al., 2001; Takata et al., 2003; Ram, 2003). Неопровержимым остается тот факт, что сорта пшеницы с наличием аллелей HMW-GS – *Glu-A1-2**, *Glu-B1(17+18)* и *Glu-D1(5+10)* – служат лучшими маркерами в селекционных программах, целью которых является улучшение качества зерна пшеницы (Aktaş, Baloch, 2017).

Таким образом, проведение мониторинга аллелей в локусах глютеинов имеет большое значение в управ-

лении генетической структурой для определения аллельного состава, свойственного местным сортам пшеницы, адаптированным к условиям окружающей среды, и возможности их использования в дальнейшей селекционной работе для этой зоны.

Заключение

На основе анализа соответствующих нашей тематике источников литературы были сделаны следующие выводы:

1. Больше разнообразие сортов пшеницы по HMW-GS было отмечено в Польше, Германии, Франции, Испании, Португалии, Турции, Иране, Пакистане, Индии, Китае, Алжире и Лесото (I группа) в сравнении с сортами из России, Казахстана, Эфиопии, Чехии, Венгрии, Болгарии, Афганистана, Северной Кореи, США, Мексики, Аргентины (II группа) при индексе Нея, равно соответственно 0,59 и 0,42.

2. В I группе сортов пшеницы высока доля встречаемости и высококачественных, и низкокачественных субъединиц глютеина – 1 (30%), 2* (33%), N (37%), 7+8 (28%), 7+9 (34%), 5+10 (40%), 2+12 (46%), тогда как во II группе сортов отмечен больший процент встречаемости высококачественных субъединиц – 2* (51%), 7+9 (45%), 5+10 (62%).

3. Согласно балльной оценке хлебопекарного качества пшеницы, максимальная сумма баллов отмечена во II группе (2*, 7+9, 5+10 = 36+26+46 = 96) в сравнении с I группой (N, 7+9, 2+12 = 16+26+26 = 56).

4. По количеству редко встречаемых HMW-GS различия в выделенных группах сортов пшеницы не установлены.

5. В обеих группах изменчивость аллельных генов в локусах *Glu-B1* выше, чем в локусах *Glu-A1* и *Glu-D1*: I группа – *Glu-B1* ($H = 0,69$) > *Glu-A1* ($H = 0,55$) > *Glu-D1* ($H = 0,53$); II группа – *Glu-B1* ($H = 0,50$) > *Glu-A1* ($H = 0,42$) > *Glu-D1* ($H = 0,34$).

References / Литература

- Aktaş H., Baloch F.S. Allelic variations of glutenin subunits and their association with quality traits in bread wheat genotypes. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2017;41(2):127-134. DOI: 10.3906/tar-1701-22
- Atanasova D., Tsenov N., Todorov I. A brief review of a nearly half a century wheat quality breeding in Bulgaria. In: M. Çalışkan (ed.). *Genetic Diversity in Plants. Book 3. Chapter 21*. Rijeka: IntechOpen; 2012. p.413-432. DOI: 10.5772/34574
- Avdeev V.I. To the problem of the *Triticum* L. wheat varieties origin. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2018;2(70):53-56. [in Russian] [Авдеев В.И. К проблеме происхождения видов пшеницы (*Triticum* L.). *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2018;2(70):53-56].
- Baracskaï I., Balázs G., Liu L., Ma W., Oszvald M., Newberry M. et al. A retrospective analysis of HMW and LMW glutenin alleles of cultivars bred in Martonvásár. *Cereal Research Communications*. 2011;39(2):225-236. DOI: 10.1556/crc.39.2011.2.6
- Belil I., Hamdi O., Khelifi D. Allelic variation in Glu-1 and Glu-3 loci of bread wheat (*Triticum aestivum* ssp. *Aestivum* L. em. Thell.) germplasm cultivated in Algeria. *Cereal Research Communications*. 2014;42(4):648-657. DOI: 10.1556/crc.2014.0004
- 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.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003;50(7):669-679. DOI: 10.1023/A:1025077005401
- Chen W.J., Fan X., Zhang B., Liu B., Yan Z., Zhang L.Q. et al. Novel and ancient HMW glutenin genes from *Aegilops tauschii* and their phylogenetic positions. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2012;59(8):1649-1657. DOI: 10.1007/s10722-011-9788-0
- Day P.R. Genetic variability of crops. *Annual Review of Phytopathology*. 1973;11(1):293-312. DOI: 10.1146/annurev.py.11.090173.001453
- Dessalegn T., Van Deventer C.S., Labuschagne M.T., Martens H. Allelic variation of HMW glutenin subunits of Ethiopian bread wheat cultivars and their quality. *African Crop Science Journal*. 2011;19(2):55-63. DOI: 10.4314/acsj.v19i2.69855
- Dobrotvorskaya T.V., Martynov S.P., Pukhalskiy V.A. Trends in genetic diversity change of spring bread wheat cultivars released in Russia in 1929–2003. *Russian Journal of Genetics*. 2004;40(11):1245-1257. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000048667.39464.54
- Fetyukhin I.V., Baranov A.A. Integrated protection of winter wheat from weeds. *Grain Economy of Russia*. 2019;1(61):6-9. [in Russian] [Фетюхин И.В. Баранов А.А. Интегрированная защита озимой пшеницы от сорняков. *Зерновое хозяйство России*. 2019;1(61):6-9]. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-61-1-6-9
- Filip E. Composition of high molecular weight glutenin subunits in Polish common wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Food Quality*. 2018;2018:2473420. DOI: 10.1155/2018/2473420
- Gao S., Sun G., Liu W., Sun D., Peng Y., Ren X. High-molecular-weight glutenin subunit compositions in current Chinese commercial wheat cultivars and the implication on Chinese wheat breeding for quality. *Cereal Chemistry*. 2020;97(4):762-771. DOI: 10.1002/cche.10290
- Gianibelli M.C., Larroque O., MacRitchie F., Wrigley C.W. Biochemical, genetic, and molecular characterization of wheat endosperm proteins. *Cereal Chemistry*. 2001;78(6):635-646. DOI: 10.1094/CCHEM.2001.78.6.635
- Goncharov N.P., Goncharov P.L. Methodical bases of plant breeding. V.K. Shumny (ed.). 2nd ed. Novosibirsk: Geo; 2009. [in Russian] [Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений / под ред. В.К. Шумного. 2-е изд. Новосибирск: Гео; 2009].
- Goncharov N.P., Kondratenko E.Ya., Kononov A.A. Expansion of the genetic diversity in cultivated wheat species is the basis of future breeding achievements (Rasshireniye geneticheskogo raznoobraziya vozdeleyayemykh vidov pshenitsy – osnova uspekhev selektsii budushchego). *Plant Genetic Resources*. 2008;(6):15-19. [in Russian] [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Коновалов А.А. Расширение генетического разнообразия возделываемых видов пшеницы – основа успехов селекции будущего. *Генетичні ресурси рослин*. 2008;(6):15-19].
- Govindaraj M., Vetriventhan M., Srinivasan M. Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: an overview of its analytical perspectives. *Genetics Research International*. 2015;2015:431487. DOI: 10.1155/2015/431487
- Hložáková T.K., Gregová E., Galová Z. Genetic diversity of glu-1 in European wheat genetic resources and varieties. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*. 2021;04(02):23-25.

- Hsam S.L.K., Kieffer R., Zeller F.J. Significance of *Aegilops tauschii* glutenin genes on breadmaking properties of wheat. *Cereal Chemistry*. 2001;78(5):521-525. DOI: 10.1094/cchem.2001.78.5.521
- Janni M., Cadonici S., Bonas U., Grasso A., Dahab A.A.D., Visioli G. et al. Gene-ecology of durum wheat HMW glutenin reflects their diffusion from the center of origin. *Scientific Reports*. 2018;8(1):16929. DOI: 10.1038/s41598-018-35251-4
- Jaradat A.A. Wheat landraces: a mini review. *Emirates Journal of Food and Agriculture*. 2017;25(1):20-29. DOI: 10.9755/ejfa.v25i1.15376
- Laikova L.I., Belan I.A., Badaeva E.D., Rosseeva L.P., Shepelev S.S., Shumny V.K. et al. Development and study of spring bread wheat variety Pamyati Maystrenko with introgression of genetic material from synthetic hexaploid *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. *Russian Journal of Genetics*. 2013;49(1):103-112. [in Russian] (Лайкова Л.И., Белан И.А., Бадаева Е.Д., Россеев Л.П., Шепелев С.С., Шумный В.К. и др. Создание и изучение сорта яровой мягкой пшеницы "Памяти Майстренко" с интрогрессией генетического материала от синтетического гексаплоида *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. *Генетика*. 2013;49(1):103-112). DOI: 10.7868/S0016675813010062
- Lee S., Choi Y.M., Lee M.C., Hyun D.Y., Oh S., Jung Y. Geographical comparison of genetic diversity in Asian landrace wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm based on high-molecular-weight glutenin subunits. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2018;65(6):1591-1602. DOI: 10.1007/s10722-018-0633-6
- Lerner S.E., Kolman M.A., Rogers W.J. Quality and endosperm storage protein variation in Argentinean grown bread wheat. I. Allelic diversity and discrimination between cultivars. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(3):337-345. DOI: 10.1016/j.jcs.2008.04.003
- Li Y., Huang C., Sui X., Fan Q., Li G., Chu X. Genetic variation of wheat glutenin subunits between landraces and varieties and their contributions to wheat quality improvement in China. *Euphytica*. 2009;169(2):159-168. DOI: 10.1007/s10681-009-9905-8
- Liang D., Tang J., Peña R.J., Singh R., He X., Shen X. et al. Characterization of CIMMYT bread wheats for high-and low-molecular weight glutenin subunits and other quality-related genes with SDS-PAGE, RP-HPLC and molecular markers. *Euphytica*. 2010;172(2):235-250. DOI: 10.1007/s10681-009-0054-x
- López-Fernández M., Pascual L., Faci I., Fernández M., Ruiz M., Benavente E. et al. Exploring the end-use quality potential of a collection of Spanish bread wheat landraces. *Plants*. 2021;10(4):620. DOI: 10.3390/plants10040620
- Morojele M.E., Labuschagne M.T. Characterization of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars grown in Lesotho by storage proteins. *Cereal Research Communications*. 2010;38(4):560-568. DOI: 10.1556/CRC.38.2010.4.13
- Nakamura H., Inazu A., Hirano H. Allelic variation in high-molecular-weight glutenin subunit loci of Glu-1 in Japanese common wheats. *Euphytica*. 1999;106(2):131-138. DOI: 10.1023/A:1003516620466
- Nehe A., Akin B., Sanal T., Evlice A.K., Ünsal R., Dinçer N. et al. Genotype × environment interaction and genetic gain for grain yield and grain quality traits in Turkish spring wheat released between 1964 and 2010. *PLoS One*. 2019;14(7):e0219432. DOI: 10.1371/journal.pone.0219432
- Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1973;70(12):3321-3323. DOI: 10.1073/pnas.70.12.3321
- Novoselskaya-Dragovich A.Y., Fisenko A.V., Yankovsky N.K., Kudryavtsev A.M., Yang Q., Lu Z. et al. 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. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2010;58(4):533-543. DOI: 10.1007/s10722-010-9596-y
- Obreht D., Davidovic M., Vapa Lj. *Glu-1* and *Glu-3* allelic variability of genus *Triticum* – genetic resources in wheat breeding. *Annals of Faculty of Engineering Hunedoara – International Journal of Engineering*. 2003;1(1):191-196. Available from: <https://annals.fih.upt.ro/pdf-full/2003/ANNALS-2003-1-36.pdf> [accessed Apr. 06, 2023].
- Obukhova L.V., Laikova L.I., Shumny V.K. Analysis of storage proteins (prolamines, puroindolines and waxy) in common wheat lines *Triticum aestivum* L. × (*Triticum timopheevii* Zhuk. × *Triticum tauschii*) with complex resistance to fungal infections. *Russian Journal of Genetics*. 2010;46(6):672-676. DOI: 10.1134/S1022795410060062
- Payne P.I., Seekings J.A., Worland A.J., Jarvis M.G., Holt L.M. Allelic variation of glutenin subunits and gliadins and its effect on breadmaking quality in wheat: Analysis of F5 progeny from Chinese Spring × Chinese Spring (Hope 1A). *Journal of Cereal Science*. 1987;6(2):103-118. DOI: 10.1016/S0733-5210(87)80047-4
- Pisarev V.E. Comparative genetics of wheats and their related species. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1964;36(1):5-23. [in Russian] (Писарев В.Е. Происхождение мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1964;36(1):5-23).
- Plotnikova L.Y. Development of biodiversity of wheat cultivated varieties is the step on the road to the sustainable development of rural Western Siberia. In: *Siberian village: history, modern state, and prospects of development. Part III (Sibirskaya derevnya: istoriya, sovremennoe sostoyaniye, perspektivy razvitiya. Chast III)*. Omsk: Omsk State Agrarian University; 2014. p.423-426. [in Russian] (Плотникова Л.Я. Повышение биоразнообразия сортов пшеницы – шаг к решению проблемы устойчивого развития сельских территорий Западной Сибири. В кн.: *Сибирская деревня: история, современное состояние, перспективы развития. Часть III*. Омск: Омский государственный аграрный университет; 2014. С.423-426).
- Pototskaya I.V., Shamanin V.P. Selection estimation of "synthetic populations" of spring bread wheat in the southern forest conditions of Western Siberia. *Modern Problems of Science and Education*. 2015;(1-1):1683. [in Russian] (Потоцкая И.В., Шаманин В.П. Селекционная оценка «популяций-синтетиков» яровой мягкой пшеницы в условиях южной лесостепи Западной Сибири. *Современные проблемы науки и образования*. 2015;(1-1):1683).
- Ram S. High molecular weight glutenin subunit composition of Indian wheats and their relationships with dough strength. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2003;12(2):151-155. DOI: 10.1007/bf03263177
- Ram S., Sharma S., Sharma I. Allelic diversity of HMW and LMW glutenins in Indian wheats and their relationship with sedimentation volume and mixograph parameters. *Cereal Research Communications*. 2015;43(3):492-503. DOI: 10.1556/0806.43.2015.001
- Rasheed A., Mahmood T., Kazi A.G., Ghafoor A., Mujeeb-Kazi A. Allelic variation and composition of HMW-GS in advanced lines derived from d-genome synthetic hexaploid/bread

- wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2012;15(1):1-7. DOI: 10.1007/s12892-011-0088-1
- Ribeiro M., Carvalho C., Carnide V., Guedes-Pinto H., Igrejas G. Towards allelic diversity in the storage proteins of old and currently growing tetraploid and hexaploid wheats in Portugal. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2011;58(7):1051-1073. DOI: 10.1007/s10722-010-9642-9
- Rybalka O.I. Quality of wheat and its improvement. Kiev: Logos; 2011. [in Ukrainian] (Рибалка О.І. Якість пшениці та її поліпшення. Київ: Логос; 2011).
- Shahnejat-Bushehri A.A., Gomarian M., Yazdi-Samadi B. The high molecular weight glutenin subunit composition in old and modern bread wheats cultivated in Iran. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2006;57(10):1109-1114. DOI: 10.1071/AR06015
- Shan X., Clayshulte S.R., Haley S.D., Byrne P.F. Variation for glutenin and waxy alleles in the US hard winter wheat germplasm. *Journal of Cereal Science*. 2007;45(2):199-208. DOI: 10.1016/j.jcs.2006.09.007
- Shewry P.R., Halford N.G., Tatham A.S. High molecular weight subunits of wheat glutenin. *Journal of Cereal Science*. 1992;15(2):105-120. DOI: 10.1016/S0733-5210(09)80062-3
- Takata K., Nishio Z., Funatsuki W., Kuwabara T., Yamauchi H. Difference in combination between *Glu-B1* and *Glu-D1* alleles in bread-making quality using near-isogenic lines. *Food Science and Technology Research*. 2003;9(1):67-72. DOI: 10.3136/fstr.9.67
- Terasawa Y., Takata K., Kawahara T., Ban T., Sasakuma T. et al. Genetic variation of wheat landraces in Afghanistan. In: R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah, P. Langridge, M. Mackay, L. McIntyre, P. Sharp (eds). *The 11th International Wheat Genetics Symposium Proceedings*. Sydney: Sydney University Press; 2008. p.1-3. Available from: <https://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/handle/2123/3240/P052.pdf?sequence=1&isAllowed=y> [accessed Apr. 05, 2023].
- 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 Physiologiae Plantarum*. 2019;41(5):71. DOI: 10.1007/s11738-019-2862-5
- Utebayev M.U., Bome N.A., Zemtsova E.C., Kradetskaya O.O., Chilimova I.V. Diversity high-molecular-weight glutenin subunits and evaluation of genetic similarities in spring bread wheats from different breeding centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):99-109. [in Russian] (Утебаев М.У., Боме Н.А., Земцова Е.С., Крадецкая О.О., Чилимова И.В. Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):99-109). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109
- Zhang X., Pang B.S., You G.X., Wang L.F., Jia J.Z., Dong Y.C. Allelic variation and genetic diversity at Glu-1 loci in Chinese wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasms. *Agricultural Sciences in China*. 2002;1(10):1074-1082.

Информация об авторе

Мария Васильевна Чебатарева, аспирант, младший научный сотрудник, Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, 656910, Россия, Барнаул, Научный городок, 35, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, masha.vorotintseva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8799-0681>

Information about the author

Maria V. Chebatareva, Postgraduate Student, Associate Researcher, Federal Altai Scientific Center of Agro-Biotechnologies, 35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, masha.vorotintseva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8799-0681>

Статья поступила в редакцию 30.01.2023; одобрена после рецензирования 17.05.2023; принята к публикации 04.09.2023. The article was submitted on 30.01.2023; approved after reviewing on 17.05.2023; accepted for publication on 04.09.2023.