

Степень влияния глютенинов на качество зерна как одного из сложных полигенных признаков рода *Triticum* (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-168-185



УДК 581.134.4:633.11

Поступление/Received: 16.07.2020

Принято/Accepted: 01.03.2021

М. В. ВОРОТЫНЦЕВА

Федеральный Алтайский научный центр
агробиотехнологий,
656910, Россия, г. Барнаул, Научный городок, 35
✉ masha.vorotintseva@yandex.ru

The effect of glutenins on grain quality
as one of the complex polygenic traits
in the genus *Triticum* (a review)

M. V. VOROTYNTSEVA

Federal Altai Scientific Center
of Agro-BioTechnologies,
35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia
✉ masha.vorotintseva@yandex.ru

Оценка селекционного материала на основе белковых маркеров дает возможность достаточно быстро и качественно проводить отбор и контролировать передачу желаемых признаков от родительских форм потомкам. Вместе с тем для селекции необходимо выявление новых и стабильных белковых маркеров для определения качества зерна пшеницы. Широко изученными белками пшеницы являются запасные белки глютенины. Полная характеристика отдельных фракций и компонентов белков отражена во многих научных исследованиях, поэтому изучение генетических закономерностей накопления белков в зерне различных сортов пшеницы и использование при идентификации генотипов в качестве маркеров компонентов высокомолекулярных (HMW-GS) и низкомолекулярных (LMW-GS) субъединиц глютенина является весьма актуальной проблемой. В данной статье проведен полный анализ научных статей о структуре и молекулярном строении глютенинов, а также сделан сравнительный анализ 22 статей о степени влияния данных белков на качественные показатели зерна: седиментационный объем (мл), содержание белка в зерне/муке (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.), содержание белка в зерне, время смешивания (мин), устойчивость к замесу (мин; мм), объем буханки хлеба (см³; мл), сила теста (10⁻⁴ J), отношение упругости к растяжимости. Итогом статьи явилось выделение лучших по показателям качества аллелей глютенина, которыми стали *Glu-A1a*, *Glu-B1(h, f, b)*, *Glu-D1d*, *Glu-A3d*, *Glu-B3d*.

Ключевые слова: пшеница, глютенин, белковые маркеры, качественные показатели зерна.

Evaluation of plant breeding material, based on protein markers, gives an opportunity to perform rapid and reliable selection and control the transfer of desired traits from parents to their progeny. A search for new and stable protein markers is needed to identify genotypes with high grain quality. Such storage proteins in wheat as glutenins have been studied profoundly enough. Full characterization of individual protein fractions and components can be found in many scientific publications, while studying genetic patterns of protein accumulation in the grain of different wheat cultivars and using high-molecular-weight (HMW) and low-molecular-weight (LMW) glutenin subunits (GS) for genotype identification remain high in the research agenda. This is a comprehensive review of scientific publications about the structure and molecular organization of glutenins and a comparative analysis of 22 research papers about the degree of their effect on grain quality indicators: SDS-sedimentation volume (ml), grain/flour protein content (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.), mixing time (min), mixing tolerance (min; mm), bread loaf volume (cm³; ml), dough strength (10⁻⁴ J), and P/L ratio. As a result of reviewing, the best alleles (subunits) of glutenin were identified, namely: *Glu-A1a*, *Glu-B1(h, f, b)*, *Glu-D1d*, *Glu-A3d*, and *Glu-B3d*.

Key words: wheat, glutenin, protein markers, grain quality indicators.

Введение

Пшеница является основной зерновой культурой во всем мире, что связано с объемами производства и сложившейся прочной традицией употребления ценных по питательности продуктов ее переработки в пищу (Nechaev et al., 1995). Однако в последнее десятилетие тенденция увеличения потенциальной продуктивности сортов сменилась на повышение качества товарного зерна пшеницы, что стало одной из актуальных проблем современности (Podgorny et al., 2016).

Род *Triticum* L. представлен достаточно большим разнообразием видов – более 20, из которых практическое значение получили мягкая, или обыкновенная пшеница (*T. aestivum* L.), дающая муку высоких хлебопекарных качеств, и твердая, или «макаронная» пшеница (*T. durum*

Desf.) с высоким содержанием белка, используемая для изготовления высококачественных макарон, для производства кускуса (Северная Африка) и булгура (Турция) (Chuprina, 2019).

Различия в целевом использовании зерна обоих видов пшениц определяются особенностями их химического состава. Изобилие крахмала, содержащегося в зернах мягкой пшеницы, оказывает огромную роль в процессе брожения теста и на свойства бездрожжевого теста (Huang, Lai, 2010). В отличие от зерна мягкой пшеницы, богатого крахмалом, зерно твердой отличается, прежде всего, высоким содержанием белков, клейковины и минимальным – крахмала. В стекловидном зерне крахмальные гранулы и белковые вещества уложены очень плотно, поэтому такое зерно при помолу раскалывается на крупные частицы и почти не дает муку, образуя при этом крупку

(семолину), ценную при изготовлении высококачественных макарон (Duktova, 2007). Уникальность зерен твердой пшеницы заключается и в большей концентрации каротинов, и в наличии сложных углеводов, которые, в отличие от простых (содержащихся в белом хлебе, картофеле), «медленны» в усвоении, поэтому и не вызывают увеличения массы тела (Wheat..., 2015).

Питательная и биологическая ценность пшеницы в большей степени определяется индивидуальным комплексом запасных белков, содержащихся в зерне *T. aestivum* либо *T. durum*, а также различными условиями ее произрастания. Создание высококачественных сортов пшеницы для каждого селекционера является сложной задачей. Их оценка и получение улучшенных линий дорогостоящи, трудоемки из-за низкой наследуемости и сложных биологических основ. Поиск генотипов с хорошим качеством клейковины (глутена) облегчается путем объединения методов молекулярного маркирования с методами традиционной селекции при одновременном учете результатов анализа технологических свойств зерна. Маркерами в этом случае выступают отдельные компоненты запасных белков зерновки, которым свойственна четкая генетическая детерминация и независимость фенотипического проявления от внешних условий (Semenov et al., 2018).

Известно, что качество зерна определяется тремя основными генетическими системами (локусами количественных признаков – QTL), ответственными за биосинтез конкретных клейковинных и других белков зерна (Branlard et al., 2001). Это гены *Glu*, контролирующие компонентный состав глютеинов, гены *Gli*, отвечающие за синтез глиадинов, и локус *Ha*, отвечающий за консистенцию эндосперма (Poregelya, 1996). Среди них важное место по эффективности занимают локусы *Glu-1* и *Glu-3*, ответственные за биосинтез соответственно высокомолекулярных (HMW-GS) и низкомолекулярных (LMW-GS) глютеинов (Krupnov, Krupnova, 2012). Разнообразие компонентного состава LMW-GS велико, схоже с глиадиновыми белками и находится еще в процессе изучения (Andersen, Lübberstedt, 2003). Слабая изученность LMW-GS, в сравнении с широко известным составом аллелей HMW-GS, объясняется сложностью разделения компонентов глютеина и глиадина при фракционировании методом электрофореза в полиакриламидном геле (Liu et al., 2005; Park et al., 2011). Разработка функциональных маркеров для идентификации различных генов, кодирующих LMW-GS, и их использования в программе селекции пшеницы по улучшению качества зерна на сегодняшний день является одним из новейших направлений (Zhao et al., 2004). Среди HMW-GS уже известен ряд белковых маркеров, вносящих большой вклад в качество зерна (Shewgry et al., 1992).

Показано, что хлебопекарное качество мягких сортов пшеницы в основном зависит от генов локуса *Glu-1*, а качество макаронных изделий из сортов твердой пшеницы – от *Glu-3* (Vázquez et al., 1996; Anjum et al., 2007). Имеются и другие сведения, согласно которым еще не четко установлено влияние HMW-GS на свойства приготовления макаронных изделий в связи с ограниченной генетической изменчивостью генов *Glu-1*, присутствующих в современных сортах твердой пшеницы (Du Cros, 1987). Ранее было обнаружено, что и LMW-GS влияют на качество хлебопечения, но с противоречивыми результатами (Payne et al., 1987; Liu et al., 2009). Однако за последние 10 лет, ввиду большего содержания в зерне LMW-GS (около 60%), значительно возрос интерес к белкам этого

типа, что стало одной из актуальных тем международных исследований (Branlard et al., 2001). Показано, что положительный эффект от HMW-GS со временем из поколения в поколение может угасать. Определение вклада в качество хлебопечения LMW-GS позволило бы избежать возможной отрицательной зависимости между урожайностью и процентным содержанием белка в зерне (Rosa Filho, 1997).

Таким образом, исследования по изучению генетических закономерностей накопления как HMW-GS, так и LMW-GS в зерне и использования их в качестве белковых маркеров по улучшению качественных характеристик зерна носят масштабный характер, затрагивая страны со всего мира, включая Китай (Li L. et al., 2005; Li Y. 2009, 2010; Zhang X. et al., 2018), Корею (Ahn et al., 2014), Испанию (Chacón et al., 2020), Бразилию (Vancini et al., 2019), Нидерланды (Moonen et al., 1983), США (Rosa Filho, 1997), Великобританию (Payne et al., 1981), Индию (Sharma et al., 2012; Mohan, Gupta, 2015), Турцию (Kaya, Akcura, 2014), Мексику (Magallanes-López et al., 2017) и Россию (Vyushkov et al., 2012).

Для решения этой проблемы могут быть использованы также источники на основе новых генетических систем, в частности дальние сородичи рода *Triticum*, у которых аллельное разнообразие локусов *Glu-1* несравненно богаче, чем у существующих культурных сортов, что дает возможность использовать их для расширения и улучшения генофонда «слабых» по качеству видов (An et al., 2005).

Таким образом, изучение аллельного полиморфизма генов HMW- и LMW-GS пшеницы, отвечающих за качественные показатели муки, является важной задачей. Это позволит провести исследования по оценке их роли и степени влияния на показатели качества зерна и обогатить аллельное разнообразие у деградирующих видов (Vafin et al., 2015).

Настоящий обзор посвящен анализу данных о влиянии состава глютеинов на качественные показатели зерна: SDSs – седиментационный объем (мл), PC – содержание белка в зерне/муке (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.), GPC – содержание белка в зерне, Mixtim – время смешивания (мин), Mixtol – устойчивость к замесу (мин; мм), LV – объем буханки хлеба (см³; мл), W – сила теста (10⁻⁴ J) и P/L – отношение упругости к растяжимости, и выявлению (определению) перспективных субъединиц.

Структура глютеинов

Структура HMW-GS.

Глютеин является запасным белком пшеницы и состоит из большого количества связанных между собой полипептидных цепей (субъединиц). В его состав входят две группы субъединиц, различающихся по подвижности в полиакриламидном геле и молекулярной массе: HMW-GS (80-130 кДа) и LMW-GS (30-50 кДа) (Gianibelli et al., 2001).

Структуру HMW-GS кодируют полиморфные гены *Glu*, локусы которых (*Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*) расположены в длинных плечах первой гомеологичной группы хромосом 1AL, 1BL и 1DL (Payne et al. 1984) (рис. 1).

Уникальность большинства белков глютеина с высокой молекулярной массой заключается в образовании так называемых «парных» субъединиц, различающихся по размеру (Rabinovich et al., 1998). Каждый локус *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* несет два тесно сцепленных гена, экспрессирующих субъединицы α - и ω -типов с молекулярными

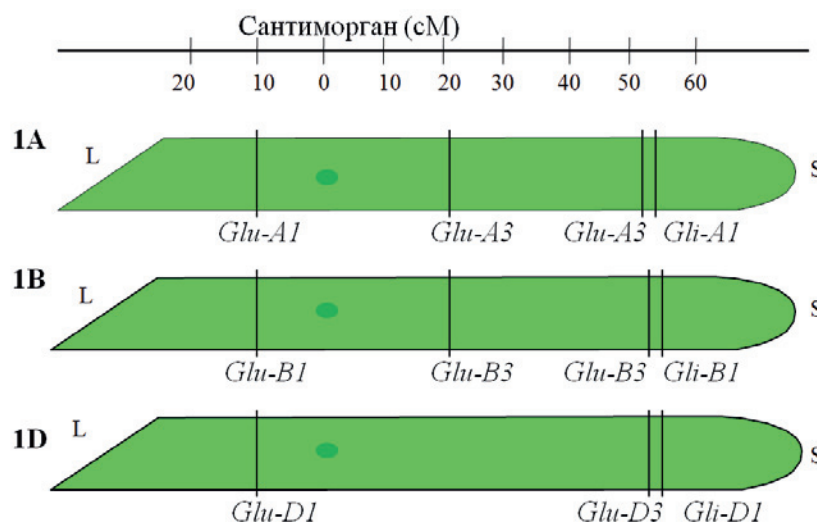


Рис. 1. Хромосомная локализация генов основных групп запасных белков семян вида *Triticum aestivum* L. (по P. R. Shewry et al., 1992)

Fig. 1. Chromosomal location of genes for major wheat protein groups of *Triticum aestivum* L. (from P. R. Shewry et al., 1992)

массами равными соответственно 83-88 и 67-74 кДа (Caballero et al., 2008a). Оба типа HMW-GS имеют сходную структуру: центральный повторяющийся домен, содержащий повторы из 6, 9, 15 аминокислот, и терминальные домены, состоящие преимущественно из остатков цистеина. HMW-GS α -типа имеют одну внутримолекулярную дисульфидную связь внутри N-конца, а γ -типа – две такие связи, что уменьшает количество остатков цистеинов, доступных для образования межмолекулярных связей. Субъединица D α 5, определяющая хорошее (высокое) качество, заметно отличается от аллельного варианта D α 2 (низкого качества) наличием дополнительного остатка цистеина на стыке N-концевого и повторяющегося доменов. Было высказано предположение, что этот

дополнительный цистеин связан с различным качеством продуктов, кодируемых этими аллелями, и образовыванием более длинных или более разветвленных полимеров (Greene et al., 1989) (рис. 2).

Однако не всегда получается объяснить влияние отдельных субъединиц на качественные характеристики зерна с биохимической точки зрения. Обнаружено положительное влияние на показатели хлебопечения и 2* аллельных вариантов 3+10 и 2* (Moonen et al., 1983), что объясняется наличием в структуре субъединицы 3 двух цистеиновых остатков, а в субъединице 10 – шести. Аналогичная конфигурация белка описана и у аллельного варианта 2+11, уступающего по технологическим свойствам аллельному варианту 3+10.

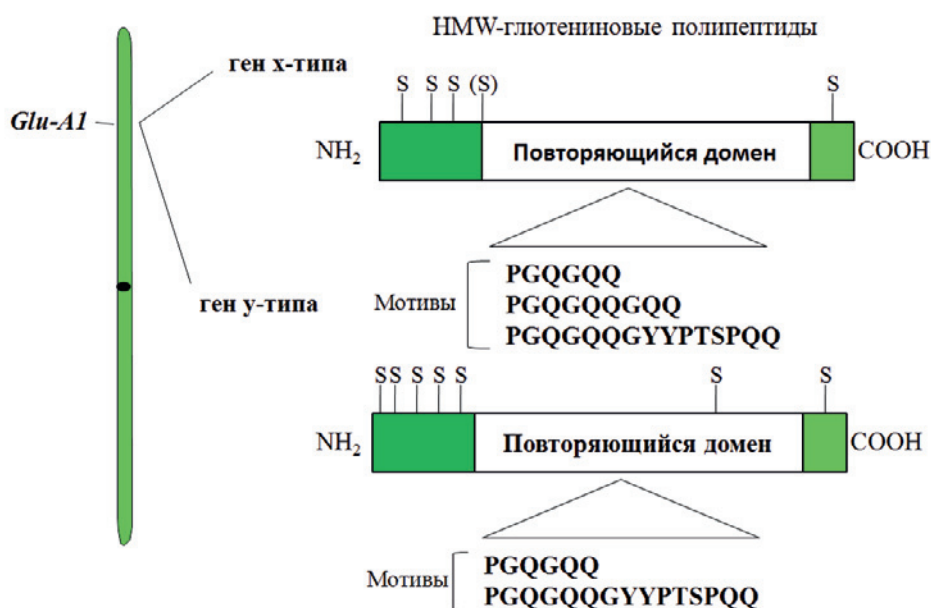


Рис. 2. Хромосомная локализация HMW-GS и структура кодируемых полипептидов вида *Triticum aestivum* L. (по F. C. Greene et al., 1988)

Fig. 2. Chromosomal location of the HMW-GS genes and the structure of the encoded polypeptides in *Triticum aestivum* L. (from F. C. Greene et al., 1988)

Об индивидуальном влиянии генов *x*- и *у*-типов HMW-GS на качество зерна нет единого мнения. В одних исследованиях (Horvat et al., 2002) показано, что субъединицы *у*-типа у озимых сортов пшеницы важнее для улучшения хлебопекарных качеств, чем субъединицы *x*-типа; в других (Porineau et al., 2001) – сверхэкспрессия 1Dx5-субъединиц за счет модификации структуры глютена в трансгенных линиях пшеницы значительно увеличивала «силу муки».

Различия в качественном эффекте найдены и между субъединицами *x*-типа. Пониженные показатели упругости, растяжимости и величины седиментации выявлены у линий пшеницы, экспрессирующих 1Dx5-субъединицу, в сравнении с образцами, несущими 1Ax1-субъединицу (Barro et al., 2003). Установлено, что экспрессия сразу нескольких субъединиц – 1Ax1, 1Dx5 и 1Du10 – увеличивает подъемную силу муки, при этом субъединица 1Du10 оказывает более сильный эффект, чем субъединицы 1Ax1 и 1Dx5 (León et al., 2009).

Типичная модель HMW-GS представлена большим центральным повторяющимся доменом (480–680 остатков аминокислот), окруженным уникальным N- (81–104 аминокислоты) и C-концами (42 аминокислоты). N-концевая область несет 3–5 остатков цистеина, а C-концевая область – 1 цистеиновый остаток (Miles et al., 1991), которые и обеспечивают образование межмолекулярных S-S связей с другими белковыми компонентами, формируя глютеновый матрикс (Li W. et al., 2004). Согласно описанию Miles et al. (1991), пространственное расположение такой полипептидной цепи в N- и C-концевых аминокислотных звеньях представлено α -спиралью, а в повторяющейся области – β -витками, образованными по подобию спирали эластина (рис. 3).

в меньшей степени (Shmalko, 2011), что и отличает субъединицы, кодируемые генами *Glu-A1x2** и *Glu-D1x5*, от продуктов других генов глютенина (Porineau et al., 2001). Общеизвестно, что HMW-GS отличаются меньшим содержанием цистеина в сравнении с LMW-GS, что позволяет повысить значимость последних в образовании крупных белковых полимеров (Luo et al., 2005). В работе Maruyama-Funatsuki et al. (2004) также подтверждается, что обогащение твердых сортов пшеницы в большей степени LMW-GS значительно повышает прочность теста.

Структура LMW-GS.

Локусы LMW-GS (*Glu-A3*, *Glu-B3*, *Glu-D3*) расположены в коротких плечах хромосом 1AS, 1BS, 1DS рядом с глиадиновыми локусами *Gli-1* (Payne et al. 1984) (см. рис. 1). В локусах *Glu-3* находятся мультигенные семейства, включающие 30–40 генов (Sabelli, Shewry, 1991).

LMW-GS разделяют на основе их структурных различий и молекулярной массы. Согласно номенклатуре, предложенной Lew et al. (1992), Cloutier et al. (2001), LMW-GS классифицировали на основе первого аминокислотного остатка в N-концевых последовательностях на LMW-s (остаток SHIPGL-), LMW-m (остаток METSH(R/C)I-) и LMW-i (остаток ISQQQ-) (Masci et al., 2000). Carrillo et al. (1990) показали иную систематизацию глютеинов – на LMW-1 и LMW-2. Основное различие между этими двумя белками заключалось в 13 аминокислотах, содержащихся в повторяющихся доменах (D'Ovidio et al., 1999). По молекулярной массе LMW-GS разделяют на две группы – субъединицы В (40000–50000) и С (30000–40000) (Singh, Shepherd, 1988). Наибольшее внимание обращено на характеристику субъединиц В и D, тогда как С-субъединицы, хотя и представлены по большому коли-

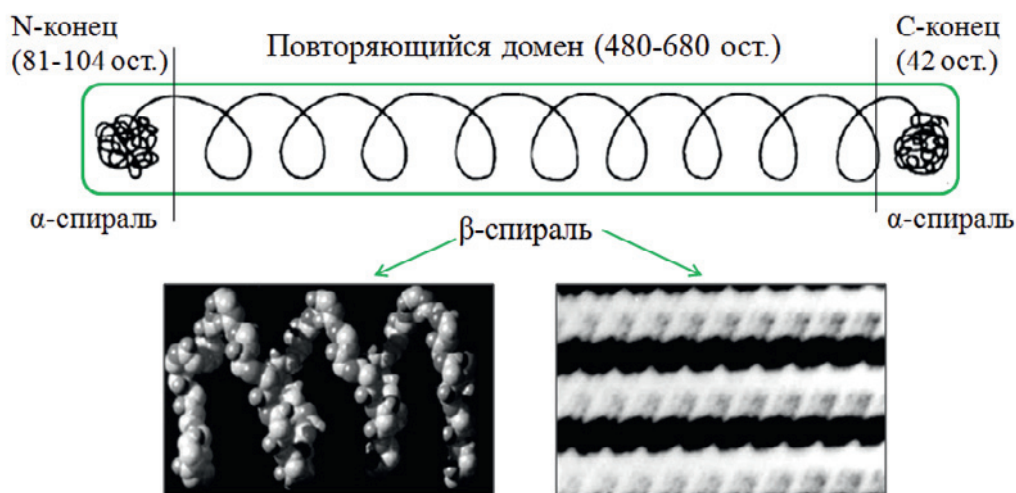


Рис. 3. Структурная модель HMW-GS (по P. R. Shewry et al., 1992)

Fig. 3. A structural HMW-GS model (from P. R. Shewry et al., 1992)

Поскольку в описанной модели поведение HMW-GS отличалось от белков соединительной ткани при взаимодействии с водой, позже она сменилась моделью «пелтель и цепей» (Field et al., 1987).

Роль дисульфидных мостиков в структуре HMW-GS была определена быстро (Kasarda et al., 1976). Стало известно, что большее количество дисульфидных связей между остатками цистеина делает глютен крепким, подверженным растворимости в разных растворителях

честву белковых компонентов, так тщательно охарактеризованы не были, ввиду возникновения сложностей их разделения с глиадинами. Показано, что аминокислотная последовательность белков С-типа на 95% совпадает с последовательностью глиадинов (Masci et al., 2002).

Структура молекул LMW-GS схожа с глиадинами *у*-типа. N-концевая половина полипептида состоит из повторяющихся последовательностей (богатых пролином, бедных цистеинами), а C-концевая часть – из уникаль-

ных последовательностей (бедных пролином, богатых цистеином). Существует также короткая уникальная N-концевая область (от 12 до 14 остатков), которая может содержать остаток цистеина. Предполагается, что LMW-GS содержат восемь остатков цистеина, которые участвуют в формировании внутри- и межмолекулярных дисульфидных связей в глютене (An et al., 2006). Позже с некоторыми аллелями LMW-GS (*Glu-A3 a, b* или *c*, *Glu-B3 b, c, d* или *e* и *Glu-D3 a, b* или *e*) была обнаружена корреляционная зависимость глиадиновых маркеров (GliA1.1, GliB1.1 и GliD1.1) (Zhang et al., 2003).

Генетический контроль глютеинов

HMW- и LMW-GS кодируются сложными локусами *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* и *Glu-A3*, *Glu-B3*, *Glu-D3* соответственно. Аллельная вариабельность в этих локусах играет важную роль в определении качества муки (He et al., 2002).

Выявлен более высокий уровень полиморфизма генов в локусах *Glu-B1* и *Glu-D1* в сравнении с аллельной изменчивостью локуса *Glu-A1*.

Локус *Glu-B1* представлен следующим разнообразием аллелей: *Glu-B1a*(7), *Glu-B1b*(7+8), *Glu-B1c*(7+9), *Glu-B1d*(6+8), *Glu-B1e*(20), *Glu-B1f*(13+16), *Glu-B1g*(13+19), *Glu-B1h*(14+15), *Glu-B1i*(17+18) (Wang et al., 2006), *Glu-B1j*(21), *Glu-B1k*(22) (Nakamura, 2000), *Glu-B1ak*(7*+8*)¹, *Glu-B1c*(7*+9), *Glu-B1u*(7*+8) (Fomina et al., 2014), *Glu-B1al*(7^{0E}+8) (Cho et al., 2017), *Glu-B1?*(6+16), *Glu-B1?*(23+22)², *Glu-B1?*(7+22) (Li Y. et al., 2009), *Glu-B1?*(13+18), *Glu-B1?*(13+22), *Glu-B1?*(20+8), *Glu-B1?*(6*+16) (Moragues et al., 2006), *Glu-B1?*(15+16), *Glu-B1e*(20+20) (Magallanes-López et al., 2017).

Локус *Glu-D1* включает следующие аллели: *Glu-D1a*(2+12), *Glu-D1b*(3+12), *Glu-D1c*(4+12), *Glu-D1d*(5+10), *Glu-D1e*(2+10), *Glu-D1f*(2.2+12) (Nakamura, 2000).

В более полном объеме представлена информация полиморфизма генов локусов *Glu-A3* – *a*(6), *b*(5), *d*(6+11), *e*(11), *h*(null), *q*(5+10), *?*(8*), *?*(5+8*) и, соответственно, *Glu-B3* – *a*(2+4+15+19), *b*(8+9+13+16), *e*(2+4+15+16+18), *f*(2+4+15+17), *h*(1+3+14+18), *i*(5+7+8+14+18), *?*(13*+15+19), *?*(13+19) (Chacón et al., 2020).

Количество HMW-GS у разных видов пшеницы отличается: *T. aestivum* имеет от 3 до 5 субъединиц, *T. turgidum* L. subsp. *durum* (Desf.) Husn. – от 1 до 3 субъединиц (Payne et al., 1987). От доли запасных белков с высокой молекулярной массой зависит общее количество белка в зерне. Установлено, что сорта пшеницы с четырьмя HMW-GS содержат около 8% белка, а сорта с пятью субъединицами – около 10%. Также показано, что повышенное количество белка в генотипах ассоциируется с наличием субъединиц низкого качества (Seilmeier et al., 1991), что и объясняет наличие слабой клейковины и высокого содержания белка в китайских сортах мягкой пшеницы (He et al., 2002).

Стало известно, что чем больше синтезируется HMW-GS в зерне, тем лучше хлебопекарные качества полученной из него муки. Показано, что *T. kiharae* Dorof. & Migush. экспрессирует 7 HMW-GS, а исходные сорта мягкой пшеницы – по 4, что позволяет предположить перспективность использования *T. kiharae* для улучшения хлебопекарных свойств (Salmanowicz, Langner, 2007). Так, выде-

¹ «*», «>», «<» – для субъединиц характерна одинаковая электрофоретическая подвижность / subunits are characterized by similar electrophoretic mobility

² ? – данные по аллелям, ответственным за экспрессию указанных субъединиц, в статьях отсутствуют / published sources contain no data about the alleles responsible for the expression of the specified subunits

ленные линии пшеницы с аллелями локусов *Glu-1* от *T. kiharae*, нехарактерными для *T. aestivum*, отличались высоким содержанием белка, клейковины и стекловидностью зерна (Orlovskaya et al., 2018). В свою очередь улучшить качественные показатели спелты и тритикале удалось от скрещивания с мягкой пшеницей, содержащей аллель *d* локуса *Glu-D1* (Kremenevskaya et al., 2013; Sichkar et al., 2017).

Таким образом, HMW-GS состоят из малого количества компонентов и являются широко изученными, тогда как LMW-GS включают в себя большое количество полипептидов, а их структурная организация и свойства по отношению к качеству зерна пока не исследованы в той же степени, что и у HMW-GS.

Влияние глютеинов на качественные показатели зерна

Немаловажным остается вопрос установления взаимосвязи HMW- и LMW-GS с качественными характеристиками зерна. В настоящее время существует проблема изучения аллельного состава HMW- и LMW-GS и их влияния на качество хлебобулочных изделий, макарон (Liu et al., 2005; Vancini et al., 2019), а также открытым для исследователей остается вопрос о том, какие именно компоненты LMW-GS обеспечивают улучшенное хлебопекарное качество зерна и каково их взаимодействие с HMW-GS (Maruyama-Funatsuki et al., 2004).

За последние годы сделаны научные работы, описывающие вклад, вносимый в качество зерна различными типами LMW-GS. Считается, что сорт мягкой пшеницы 'Yesora Rojo' содержит наиболее распространенные глютеины типа LMW-s, имеющие выраженную связь как с хорошим качеством хлебопечения, так и с качеством макаронных изделий в твердых сортах, именуемых «типом LMW-2» (Masci et al., 2000). В повышении эластичных свойств теста могут участвовать и глютеины типа LMW-i, в частности недавно открытая субъединица с девятью остатками цистеина и молекулярной массой равной 42 кДа (Zhao et al., 2004).

Определено влияние на питательную ценность зерна и редко встречающихся HMW-GS (Johansson, Svensson, 1995; Zlatska, 2010): генотипы пшеницы, являющиеся носителями аллеля *Glu-B1al*(Bx7^{0E}+By8*), отличаются высокими показателями «силы муки» и объема хлеба, а сорта с аллелем *Glu-A1?*(21*) характеризуются лучшей величиной объема седиментации.

Компонентный состав зерен вида *Triticum* разнообразен (липиды, углеводы), поэтому утверждать, что HMW-GS являются единственными детерминантами качества хлебопечения, не совсем верно. Так, некоторые сорта пшеницы (например, сорт 'Hereward') имеют отличное качество, хотя несут HMW-GS плохого качества – 3+12 и 7+9 (Metakovsky et al., 1990).

Согласно литературным источникам, представленным в таблицах 2 и 3, качественные показатели зерна определяют, опираясь на использование следующих методик: седиментационный тест Рефа et al. (1990) и Axford et al. (1979); ААСС-метод – для определения SDS-седиментации; NIR-анализ – для определения содержания белка; ААСС-метод 54-40 А – для определения времени смешивания, устойчивости к замесу; методики Смак (1972), Меппелинк (1981) – для определения объема буханки хлеба, ААСС-метод 10-09 – для определения силы теста, отношения упругости к растяжимости.

Среди многих методов, в том числе и перечисленных, SDS-седиментация является наиболее распространенным косвенным методом отбора на ранних этапах селекции ценного по качеству зерна. С его помощью определяется наиболее желательный состав глютенина для изготовления макаронных изделий (Dick, Quick 1983). На основе SDS-седиментации разработана балльная оценка хлебопекарных качеств, определяемых аллелями *Glu-1*, согласно которой каждой субъединице или «парной» комбинации субъединиц присваивается балл качества (табл. 1). Суммируя эти баллы, можно оценить вклад, вносимый фракцией HMW-глютенинов в качество хлеба (Payne et al., 1987).

13+16, 14+15 (локус *Glu-B1*) и 5+10 (локус *Glu-D1*) в сравнении с остальными субъединицами вносят больший вклад в количество осажденного белка.

РС (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.). По РС выделены генотипы пшеницы со следующим аллельным составом: *Glu-A1a*, *Glu-B1h* и *Glu-B1i*, *Glu-D1a* и *Glu-D1d*. Неоднозначные результаты исследований, нуждающиеся в дальнейшем изучении, уточнении и доработке накопленного материала, прослеживаются по двум последним локусам.

GPC. Малое количество общедоступной информации, найденное при анализе GPC у изученных генотипов, не позволяет прийти к более обоснованным выводам и выделить лучшую маркерную субъединицу для данного по-

Таблица 1. Показатели качества для единичных и «парных» HMW-GS

Table 1. Quality scores assigned to individual or “paired” HMW-GS

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

Однако данная оценка говорит лишь о потенциальных качествах сорта, поскольку качество и количество глютена во многом зависит также и от условий окружающей среды, агротехники, степени повреждения зерна клопом-черепашкой и от ряда других факторов (Semenov et al., 2018).

Современная оценка влияния HMW- и LMW-GS на качество зерна

За последние годы накопилось достаточно сведений, позволяющих в полной мере оценить степень влияния HMW- и LMW-GS на качественные показатели зерна и выделить лучшие аллели кодирующих локусов. Среди локусов *Glu-1* большее влияние на хлебопекарное качество зерна вносит аллельная вариация генов, находящихся в локусах *Glu-A1* и *Glu-D1*, а среди локусов *Glu-3* – гены локуса *Glu-B3*, являющиеся важными улучшителями качества макаронных изделий (D'Ovidio et al., 1997; Horvat et al., 2002; Ram, 2003).

В данной работе проанализирован материал по уже известным аллелям локусов *Glu-1* и *Glu-3*. В таблицах 2 и 3 показана сила влияния этих аллелей (субъединиц) на следующий комплекс качественных показателей зерна: SDSs – седиментационный объем (мл), РС – содержание белка в зерне/муке (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.), GPC – содержание белка в зерне, Mixtim – время смешивания (мин), Mixtol – устойчивость к замесу (мин; мм), LV – объем буханки хлеба (см³; мл), W – сила теста (10⁻⁴ J) и P/L – отношение упругости к растяжимости.

SDSs (мл). Исходя из результатов исследований, представленных в таблице 2, распределение HMW-GS по силе влияния на SDSs по большей части литературных источников (65%) подчиняется определенным закономерностям: субъединицы 1, контролируемые локусом,

казателя. Однако, по уже имеющимся сведениям, возможная корреляция прослеживается между аллелем *Glu-A1c* и GPC.

Mixtim (мин) и Mixtol (мин; мм). В результате сравнительного изучения семи научных статей по двум качественным показателям (Mixtim и Mixtol) выделены субъединица 1, кодируемая локусом *Glu-A1*, субъединица 7+8 (локус *Glu-B1*) и субъединица 5+10 (локус *Glu-D1*). Дальнейшая идентификация этих аллелей в генотипах позволит ускорить селекционный процесс по поиску лучших высококачественных сортов или линий пшеницы.

LV (см³; мл). Из пяти проанализированных статей выделены только три статьи, описывающие полученные сходных результатов исследований, в которых однозначно прослеживается превосходство субъединицы 5+10 (локус *Glu-D1*) в сравнении с субъединицами 2+12 и 2.2+12 по данному признаку. В большем накоплении сведений с целью выделения лучших субъединиц с высоким показателем LV нуждаются локусы *Glu-A1* и *Glu-B1*.

W (10⁻⁴ J). Лучшими маркерными аллелями показателя W явились *Glu-A1a* и *Glu-D1d*: их сила влияния на качественный признак значительна и подтверждена исследованиями.

P/L. Некоторые сведения для дальнейшего изучения влияния запасных белков на P/L известны, однако разнородность найденного материала пока не позволяет сделать каких-либо определенных выводов.

Анализ литературных данных, представленных в таблице 3, позволяет выделить из каждого локуса *Glu-3* аллель либо группу аллелей, оказывающих значительный эффект на качественные показатели зерна: *Glu-A3d*, *Glu-B3b* и *Glu-B3d* – на SDSs; *Glu-A3e* и *Glu-B3d* – на РС; *Glu-A3d* и *Glu-B3b* – на Mixtim; *Glu-A3d* и *Glu-B3d* – на Mixtol; *Glu-A3d* – на LV; *Glu-A3d* и *Glu-B3b* – на W.

Таблица 2. Сила влияния НМW-GS, кодируемых локусом *Glu-1* на качество зерна пшеницы
 Table 2. Effect sizes for the influence of НМW-GS encoded by the *Glu-1* locus on wheat grain quality

Лocus		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>			
SDSs (мг/т)				
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^b	14+15 ^a > 7+8 ^b > 7+9 ^b	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^a	7 ^b > 17+18 ^a > 7+9 ^b > 13+16 ^a > 7+8 ^b	29	<i>T. aestivum</i> L.	(Figueroa et al., 2009)
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^b	13+16 ^a > 13 [*] +16 ^a > 13+18 ^a > 6+18 ^b > 20 ^b > 6 ^b	26	<i>T. spelta</i> L.	(Caballero et al., 2008b)
VII ^b > I ^a > III ^b > N ^a	II ^b > 7+8 ^b > XVII ^b > 6+8 ^c > XV ^c > V ^d	29	<i>T. dicosson</i> (Schrank) Schuebl.	
-	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^b	14+15 ^a > 7+8 ^b > 7+9 ^b	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
1 ^a > N ^b > 2 ^{*b}	14+15 ^a > 7+8 ^b > 7+9 ^c	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^c	-	272	<i>T. aestivum</i> L.	(Vancini et al., 2019)
2 ^{*a} > N ^b	3+10 ^a > 2+11 ^b	60	<i>T. aestivum</i> L.	(Moonen et al., 1983)
1 ^a > N ^b > 2 ^{*b}	13+16 ^a > 7+8 ^b > 7+9 ^b > 14+15 ^b	104	<i>T. aestivum</i> L.	(Li Y. et al., 2010).
1 ^a > 2 ^{*b} > N ^b	13+16 ^a > 7+9 ^b > 7+8 ^b > 17+18 ^c	36	<i>T. aestivum</i> L.	(Rosa Filho, 1997)
2 ^{*a} > 1 ^a > N ^b	7+8 ^a > 17+18 ^b > 7+9 ^b	40	<i>T. aestivum</i> L.	(Payne et al., 1981)
-	-	-	<i>T. aestivum</i> L.	
-	13+16 ^a , 6+8 ^a > 20 ^b	172	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn., <i>T. aestivum</i> L.	(Ram, 2003)
1 ^a > 2 ^{*a}	7 ^b > 7+8 ^a > 7+9 ^b = 17+18 ^b	20	<i>T. aestivum</i> L.	(Kaya, Akcura, 2014)
-	7+9 ^a > 6+8 ^b = 13+16 ^b > 7 ^c > 7+8 ^d > 20+20 ^e	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
-	-	422	<i>T. aestivum</i> L.	(Mohan, Gupta, 2015)
V ^a > I ^b > N ^b > 2 ^{*b}	7+8 ^a > 6+8 ^b > 13+16 ^c > 20+20 ^d > 32+33 ^e	158	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Chacón et al., 2020)

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Лocus		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>			
-	14+15 ^a >7+8 ^a , 20 ^a	289	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Brites, Carrillo, 2001)
2 ^a >N ^a >1 ^a	6+8 ^a >6 ^a +8 ^a >7+8 ^a >7+22 ^a >23+22 ^a >7+9 ^a >8 ^a >6+16 ^a >7 ^a >14+15 ^a	615	<i>T. aestivum</i> L.	(Li Y. et al., 2009)
2 ^a >1 ^b >N ^c	7+9 ^a >13+16 ^a >7+8 ^b	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
1 ^a >2 ^b	17+18 ^a >7+9 ^b	239	<i>T. aestivum</i> L.	(Vyushkov et al., 2012)
PC (%; 14 % m.b.; 12,5 % m.b.)				
1 ^a >2 ^b =N ^b	14+15 ^a >7+8 ^b =7+9 ^b	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)
1 ^a >2 ^b	7 ^a =7+9 ^a >17+18 ^b =7+8 ^b	20	<i>T. aestivum</i> L.	(Kaya, Akcura, 2014)
1 ^a >N ^a =2 ^b	13+16 ^a >7+9 ^b >7+8 ^c	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
1 ^a >N ^a >2 ^a	20 ^a >17+18 ^b =7+8 ^b =7+9 ^b	140	<i>T. aestivum</i> L.	(Sharma et al., 2012)
-	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
N ^a >2 ^a >1 ^a	17+18 ^b >7+8 ^b >13+16 ^a >7 ^a >7+9 ^a	29	<i>T. aestivum</i> L.	(Figueroa et al., 2009)
1 ^a >2 ^b =N ^b	14+15 ^a >7+8 ^b =7+9 ^b	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
1 ^a >2 ^a =N ^a	14+15 ^a >7+8 ^b =7+9 ^a	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)
1 ^a >N ^a >2 ^a >V ^a	20+20 ^a >13+16 ^b =6+8 ^b >32+33 ^b >7+8 ^c	158	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Chacón et al., 2020)
1 ^a >2 ^b	17+18 ^a >7+9 ^a	239	<i>T. aestivum</i> L.	(Vyushkov et al., 2012)
GPC				
N ^a >2 ^a >1 ^c	-	272	<i>T. aestivum</i> L.	(Vancini et al., 2019)
N ^a >1 ^a >2 ^a	13+16 ^a >7+8 ^b =14+15 ^b >7+9 ^b	104	<i>T. aestivum</i> L.	(Li Y. et al., 2010).

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Лokus		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>			
Mixtim (мин)				
-	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
1 ^a >2 ^b >N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^c	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)
N ^a >2 ^a >1 ^a	7 ^a >13+16 ^a >17+18 ^a >7+9 ^a >7+8 ^a	29	<i>T. aestivum</i> L.	(Figueroa et al., 2009)
-	7 ^a >7+9 ^b =13+16 ^b >6+8 ^b >7+8 ^b >20+20 ^c	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
2 ^a >1 ^b >N ^c	7+9 ^a >13+16 ^a >7+8 ^a	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
-	-	96	DH	(Ahn et al., 2014)
1 ^a >2 ^b >N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^c	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
V ^a >N ^b >1 ^b >2 ^b	7+8 ^a >13+16 ^a >6+8 ^a >32+33 ^a >20+20 ^a	158	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Chacón et al., 2020)
1 ^a =2 ^a >N ^a	20 ^a =7+8 ^a >17+18 ^a >7+9 ^a	140	<i>T. aestivum</i> L.	(Sharma et al., 2012)
1 ^a >2 ^b >N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^b	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)
Mixtol (мин; мм)				
-	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
1 ^a >2 ^b =N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^c	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)
1 ^a >2 ^a >N ^a	7+9 ^a >7+8 ^a >13+16 ^a	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
-	-	96	DH	(Ahn et al., 2014)
1 ^a >2 ^b =N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^c	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
1 ^a >2 ^b =N ^b	7+8 ^a >14+15 ^b >7+9 ^c	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Лocus		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>			
LV (cm²; мл)				
2 ^a , 1 ^a >N ^b , 2 ^b >1 ^c	-	60	<i>T. aestivum</i> L.	(Moonen et al., 1983)
2 ^a >1 ^a >N ^b	7+8 ^a >7+9 ^a >13+16 ^a	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
-	-	96	DH	(Ahn et al., 2014)
-	13+16 ^a >7+9 ^b >6+8 ^b >7 ^c >7+8 ^c >20+20 ^c	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
1 ^a >2 ^b	17+18 ^b >7+9 ^a	239	<i>T. aestivum</i> L.	(Vyushkov et al., 2012)
W (10⁻⁴ J)				
N ^a >1 ^a >2 ^a	17+18 ^a >7 ^a >7+9 ^b >13+16 ^b >7+8 ^c	29	<i>T. aestivum</i> L.	(Figueroa et al., 2009)
-	7 ^a >13+16 ^a >7+9 ^b >6+8 ^c >7+8 ^d >20+20 ^f	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
1 ^a >2 ^a >N ^b	7+9 ^a >7+8 ^a >13+16 ^b >17+18 ^b	36	<i>T. aestivum</i> L.	(Rosa Filho, 1997)
1 ^a >2 ^a >N ^b	7+8 ^a >17+18 ^b >7+9 ^b	40	<i>T. aestivum</i> L.	(Vancini et al., 2019)
1 ^a >2 ^b >N ^c	-	272	<i>T. aestivum</i> L.	(Vancini et al., 2019)
P/L				
1 ^a >N ^a >2 ^a	13+16 ^a >17+18 ^a >7+9 ^a >7 ^a >7+8 ^a	29	<i>T. aestivum</i> L.	(Figueroa et al., 2009)
2 ^a >N ^b >1 ^a	2+12 ^b >5+10 ^b	272	<i>T. aestivum</i> L.	(Vancini et al., 2019)
-	7 ^b >7+8 ^b >7+9 ^c >13+16 ^c >6+8 ^c >20+20 ^e	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)

Примечание: «n» – количество генотипов; «DH» – удвоенные гаплоидные линии, полученные от скрещивания *T. turgidum* subsp. *durum* × *T. aestivum*; «x» – средние значения, сопровождаемые разными буквами, достоверно отличаются в пределах каждой аллельной вариационной группы

Note: “n” is the number of genotypes; “DH” are doubled haploid lines from the cross *T. turgidum* subsp. *durum* × *T. aestivum*; “x” are mean values with different indexes that significantly differ within each allelic group

Таблица 3. Сила влияния аллелей LMW-GS локуса *Glu-1* на качество зерна пшеницы
 Table 3. Effect sizes for the influence of LMW-GS alleles at the *Glu-1* locus on wheat grain quality

Глу-А3	Локус		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
	Глу-В3	Глу-Д3			
SDSs (мл)					
$d^a > a^b > c^c > e^d$	$d^a > b^b > f^b > j^c$	-	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
$b^a > a^b > d^a$	$b^a > h^a > d^b > f^b > j^b$	-	104	<i>T. aestivum</i> L.	(Li Y. et al., 2010)
$b^a > a^b > d^a > e^a > c^a$	$d^a > c^b > g^b > b^b > f^b > j^c > a^c$	-	615	<i>T. aestivum</i> L.	(Li Y. et al., 2009)
$d^a > a^b > c^b > e^c$	$d^a > f^b > b^b > j^c$	-	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)
$d^a > c^b > e^b > b^b$	$b^a > h^b > f^c > d^d > 1B.1R^e > g^f$	$c^a > a^a > b^b$	36	<i>T. aestivum</i> L.	(Rosa Filho, 1997)
$d^a > c^b > e^b > b^b$	$b^a > d^b > h^c > f^d > 1B.1R^e > g^f$	-	40	<i>T. aestivum</i> L.	
$d^a > e^a > c^a$	$b^a > h^a > d^a > i^a$	$b^a > c^a > a^a$	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
$a^a > d^a > h^a > b^b$	$a^a > c^a > b^b > f^b$	-	46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
$d^a > a^a > c^a > e^a$	$d^a > b^b > f^b > j^c$	-	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)
$b^a > d^b > a^c > e^d = f^d$	$g^a > b^b = h^b > e^c = f^c > j^d$	$a^a = b^b > c^b > d^c$	20	<i>T. aestivum</i> L.	(Kaya, Akcura, 2014)
-	$h^a > d^b$	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
$5 + 8^a > a^b > N^c > 8^c > q^d > b^d > e > d$	$?(13^* + 15 + 19)^a > 13 + 19^b > a^b > e^b > i^b > 13^* + 15 + 19^c > f^c > h^c > b^c$	-	158	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Chacón et al., 2020)
PC (%; 14% m.b.; 12,5% m.b.)					
$e^a > d^b > a^c > c^c$	$d^a = b^a > f^a = j^a$	-	250	<i>T. aestivum</i> L.	(He et al., 2004)
$d^a > b^a = c^a = e^a / f^a$	$j^a > b^a = h^a = i^a > g^a$	$i^a > a^a > b^a = g^a$	140	<i>T. aestivum</i> L.	(Sharma et al., 2012)
$e^a > c^a > d^a$	$b^a > h^a = i^a > d^b$	$a^a > b^b > c^c$	26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
$e^a > d^b > a^c > c^c$	$d^a > b^a > f^b = j^b$	-	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Li L. et al., 2005)
$b^a > e^b = d^b > a^c > c^c > f^d$	$f^a = g^a > b^b > e^c = h^c = j^c$	$a^a = b^b > c^b = d^b$	20	<i>T. aestivum</i> L.	(Kaya, Akcura, 2014)
-	$h^a > d^a$	-	54	DH	(Kang et al., 2012)
$b^a > d^b > a^c > h^c > q^c = 8^* > 5 + 8^* > e^d$	$i^a > h^a > e^b > a^b > 13 + 19^b > b^b > f^b > 13^* + 15 + 19^c$	-	158	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Chacón et al., 2020)
$e^a > d^b > a^c > c^c$	$d^a > b^a > f^b = j^b$	-	251	<i>T. aestivum</i> L.	(Liu et al., 2005)

Таблица 3. Продолжение
Table 3. Continued

Лocus		n	Источник
Glu-A3	Glu-B3		
GPC			
$a^a > b^b > d^d$	$b^b > f^f = j^j > d^d = h^c$	104	(Li Y. et al., 2010)
Mіxtim (мин)			
$b^b > a^a > c^c > e^e$	$d^d > b^b = f^f > j^j$	251	(Liu et al., 2005)
$a^a > h^h > d^d > b^b$	$a^a > c^c > b^b > f^f$	46	(Magallanes-López et al., 2017)
$d^d > c^c > e^e$	$h^h > d^d > b^b > j^j$	26	(Park et al., 2011)
$d^d > a^a > c^c > e^e$	$d^d > f^f > b^b > j^j$	250	(He et al., 2004)
$d^d > e^e / f^f > b^b > c^c$	$g^g > b^b > j^j = i^i = h^c$	140	(Sharma et al., 2012)
$b^b > d^d = a^a$	$d^d = b^b = f^f = h^h > j^j$	104	(Li Y. et al., 2010)
$d^d > a^a > c^c > e^e$	$d^d > b^b = f^f > j^j$	251	(Li L. et al., 2005)
-	$d^d > h^a$	54	(Kang et al., 2012)
$d^d > c^c$	$d^d > h^b$	96	(Ahn et al., 2014)
$5 + 8^{*a} > 8^{*a} > a^a > b^b > N^b > q^q > e^e > d^d$	$a^a > e^e > 13^* + 15 + 19^a > b^b > h^h > i^i > f^f > j^j$	158	(Chacón et al., 2020)
Mіxtol (мин; мм)			
$d^d > a^a > c^c > e^e$	$d^d > f^f > b^b > j^j$	250	(He et al., 2004)
$b^b > a^a > d^d$	$b^b > h^h > a^a > d^d > j^j > f^f$	104	(Li Y. et al., 2010)
$d^d > a^a > c^c > e^e$	$d^d > f^f > b^b > j^j$	251	(Li L. et al., 2005)
-	$d^d > h^a$	54	(Kang et al., 2012)
$d^d > a^a > c^c > e^e$	$d^d > f^f > b^b > j^j$	251	(Liu et al., 2005)
$c^c = d^d$	$d^d > h^b$	96	(Ahn et al., 2014)
$d^d > c^c > e^e$	$h^h > d^d > i^i > b^b$	26	(Park et al., 2011)

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

Лocus		n	Вид пшеницы (<i>Triticum</i> L.)	Источник
<i>Glu-A3</i>	<i>Glu-B3</i> <i>Glu-D3</i>			
LV (cm³; мл)				
$d^b > c^d$		96	DH	(Ahn et al., 2014)
$d^b > d^b > h^b > b^d$		46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
$e^b > c^d > d^a$		26	<i>T. aestivum</i> L.	(Park et al., 2011)
W (10⁻⁴ J)				
$d^b > d^b > h^b > b^c$		46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)
$d^b > c^b > e^c > b^d$		36	<i>T. aestivum</i> L.	(Rosa Filho, 1997)
$d^b > b^b > c^b > e^b$		40	<i>T. aestivum</i> L.	
P/L				
$d^b > d^b > h^b > b^c$		46	<i>T. turgidum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	(Magallanes-López et al., 2017)

Примечание: то же, что в таблице 2
Note: same as in table 2

В итоге, согласно 22 проанализированным литературным источникам, среди локусов *Glu-1* и *Glu-3* выделена комбинация аллельных генов глютеина, вносящая значительный вклад в качество хлебобучных [*Glu-A1a*, *Glu-B1(b, f, h)*, *Glu-D1d*] и макаронных изделий (*Glu-A3d* и *Glu-B3d*).

Заключение

Исходя из итоговых результатов научных статей выделен окончательный вариант аллельных генов – *Glu-A1a*, *Glu-B1(b, f, h)*, *Glu-D1d*, *Glu-A3d*, *Glu-B3d*, являющихся лучшими белковыми маркерами в идентификации генотипов пшеницы с высокими хлебопекарными и макаронными свойствами. Однако имеются и те субъединицы (Bx7^{0E}+Vu8*, 21*), генетический потенциал которых еще не до конца изучен.

Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий № 0534-2019-0013 «Использование молекулярно-генетических методов исследований в селекции растений».

The research was implemented within the framework of the State Task for the Federal Altai Scientific Centre of Agro-Bio-Technologies, No. 0534-2019-001 “The use of molecular genetic research methods in plant breeding”.

References / Литература

- Ahn J.H., Kang C.S., Jeung J.U., Baik B.K., Peña R.J., Park C.S. Effect of allelic variations at the *Glu-D1*, *Glu-A3*, *Glu-B3* and *Pinb-D1* loci on flour characteristics and bread loaf volume. *International Food Research Journal*. 2014;21(3):1141-1149.
- An X., Li Q., Yan Y., Xiao Y., Xsam S.L.K., Zeller F.J. Genetic diversity of European spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em. Thell.) revealed by glutenin subunit variations at the *Glu-1* and *Gli-3* loci. *Euphytica*. 2005;146(3):193-201. DOI: 10.1007/s10681-005-9002-6
- An X., Zhang Q., Yan Y., Li Q., Zhang Y., Wang A. et al. Cloning and molecular characterization of three novel LMW-i glutenin subunit genes from cultivated einkorn (*Triticum monococcum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2006;113(3):383-395. DOI: 10.1007/s00122-006-0299-x
- Andersen J.R., Lübberstedt T. Functional markers in plants. *Trends in Plant Science*. 2003;8(11):554-560. DOI: 10.1016/j.tplants.2003.09.010
- Anjum F.M., Khan M.R., Din A., Saeed M., Pasha I., Arshad M.U. Wheat gluten: high molecular weight glutenin subunits – structure, genetics, and relation to dough elasticity. *Journal of Food Science*. 2007;72(3):56-63. DOI: 10.1111/j.1750-3841.2007.00292.x
- Axford D.W.E.; McDermott E.E.; Redman D.G. Small-scale tests of bread-making quality. *Milling Feed and Fertilizer*. 1978;161:18-20.
- Barro F., Barceló P., Lazzeri P.A., Shewry P.R., Ballesteros J., Martin A. Functional properties of flours from field grown transgenic wheat lines expressing the HMW glutenin subunit *1Ax1* and *1Dx5* genes. *Molecular Breeding*. 2003;12(3):223-229. DOI: 10.1023/A:1026367214120
- Branlard G., Dardevet R., Saccomano F., Lagoutte F., Gourdon J. Genetics diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica*. 2001;119(1-2):59-67. DOI: 10.1023/A:1017586220359
- Brites C., Carrillo J.M. Influence of high molecular weight (HMW) and low molecular weight (LMW) glutenin subunits controlled by *Glu-1* and *Glu-3* loci on durum wheat quality. *Cereal Chemistry*. 2001;78(1):59-63. DOI: 10.1094/CCHEM.2001.78.1.59
- Caballero L., Martin L.M., Alvarez J.B. Relationships between the HMW- and LMW-glutenin subunits and SDS-sedimentation volume in Spanish hulled wheat lines. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2008a;44(3):114-117. DOI: 10.17221/8/2008-CJGPB
- Caballero L., Martin L.M., Alvarez J.B. Variation of high molecular weight glutenin subunits in two neglected tetraploid wheat subspecies. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2008b;44(4):140-146. DOI: 10.17221/61/2008-CJGPB
- Carrillo J.M., Rousset M., Qualset C.O., Kasarda D.D. Use of recombinant inbred lines of wheat for study of association of high-molecular-weight glutenin subunit alleles to quantitative traits: 1. Grain yield and quality prediction tests. *Theoretical and Applied Genetics*. 1990;79(3):321-330. DOI: 10.1007/BF01186074
- Chacón E.A., Vázquez F.J., Giraldo P., Carrillo J.M., Benavente E., Rodriguez-Quijano M. Allelic variation for prolamins in Spanish durum wheat landraces and its relationship with quality traits. *Agronomy*. 2020;10(1):136. DOI: 10.3390/agronomy10010136
- Cho S.W., Roy S.K., Chun J.B., Cho K., Park C.S. Overexpression of the Bx7 high molecular weight glutenin subunit on the *Glu-B1* locus in a Korean wheat landrace. *Plant Biotechnology Reports*. 2017;11(2):97-105. DOI: 10.1007/s11816-017-0434-y
- Chuprina Yu.Yu. Characterization of spring wheat germplasm accessions in the environments of the eastern Ukrainian forest-steppe (Kharakteristika kolektsionnykh obraztsov pshenitsy yarovoy v usloviyakh vostochnoy lesostepi Ukrainy). In: *Young Researchers of Agro-Industrial and Forestry Sectors – for the Regions (Molodye issledovateli agropromyshlennogo i lesnogo kompleksov – regionam)*. Proceedings of the V International Youth-Oriented Scientific and Practical Conference, April 23, 2019. Vologda; 2019. p.161-166. [in Russian] (Чуприна Ю.Ю. Характеристика коллекционных образцов пшеницы яровой в условиях восточной лесостепи Украины. В кн.: *Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам. Материалы V Международной молодежной научно-практической конференции, 23 апреля 2019 г.* Вологда; 2019. С.161-166).
- Cloutier S., Rampitsch C., Penner G.A., Lukow O.M. Cloning and expression of a LMW-i glutenin gene. *Journal of Cereal Science*. 2001;33(2):143-154. DOI: 10.1006/jcrs.2000.0359
- D’Ovidio R., Marchitelli C., Cardelli L.E., Porceddu E., Hart G.E. Sequence similarity between allelic *Glu-B3* genes related to quality properties of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999;98(3-4):455-461. DOI: 10.1007/s001220051091
- Dick J.W., Quick J.S. A modified screening test for rapid estimation of gluten strength in early-generation durum wheat breeding lines. *Cereal Chemistry*. 1983;60(4):315-318.
- Du Cros D.L. Glutenin proteins and gluten strength in durum wheat. *Journal of Cereal Science*. 1987;5(1):3-12. DOI: 10.1016/S0733-5210(87)80003-6

- Duktova N.A. Development and evaluation for economically important traits of new spring durum wheat cultivars (*T. durum* Desf.) of various genetic origin (Sozdaniye i otsenka po khozyaystvenno-biologicheskim priznakam novykh obraztsov yarovoy tverдой pshenitsy (*T. durum* Desf.) razlichnogo geneticheskogo proiskhozhdeniya) [dissertation]. Gorki: Belarussian State Agricultural Academy; 2007. [in Russian] (Дуктова Н.А. Создание и оценка по хозяйственно-биологическим признакам новых образцов яровой твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) различного генетического происхождения: дис. ... канд. с.-х. наук. Горки: Белорусская ГСХА; 2007).
- Field J.M., Tatham A.S., Shewry P.R. The structure of a high-Mr subunit of durum-wheat (*Triticum durum*) gluten. *Biochemical Journal*. 1987;247(1):215-221. DOI: 10.1042/bj2470215
- Figueroa J.D.C., Maucher T., Reule W., Peña R.J. Influence of high molecular weight glutenins on viscoelastic properties of intact wheat kernel and relation to functional properties of wheat dough. *Cereal Chemistry*. 2009;86(2):139-144. DOI: 10.1094/CCHEM-86-2-0139
- Fomina E.A., Kulinkovich S.N., Malyshev S.V., Urbanovich O.Y. Identification of HMW glutenin polymorphism in variety samples from collection and breeding nurseries of winter wheat. *Zemledeliye i selektsiya v Belarusi = Crop Husbandry and Plant Breeding in Belarus*. 2014;50:326-335. [in Russian] (Фомина Е.А., Куликович С.Н., Малышев С.В., Урбанович О.Ю. Идентификация полиморфизма НМВ глютеинов у сортообразцов из коллекционных и селекционных питомников озимой пшеницы. *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2014;50:326-335).
- 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
- Gilbert S.M., Wellner N., Belton P.S., Greenfield J.A., Sili-gardi G., Shewry P.R. et al. Expression and characterisation of a highly repetitive peptide derived from a wheat seed storage protein. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Protein Structure and Molecular Enzymology*. 2000;1479(1-2):135-146. DOI: 10.1016/S0167-4838(00)00059-5
- Greene F.C., Anderson O.D., Yip R.E., Halford N.G., Romero J.M.M., Shewry P.R. Analysis of possible quality-related sequence variations in the 1D glutenin high molecular weight subunit genes of wheat. In: *Proceedings of the Seventh International Wheat Genetics Symposium, held at Cambridge, UK, 13–19 July 1988*. Cambridge; 1988. p.735-740.
- He Z.H., Lin Z.J., Wang L.J., Xiao Z.M., Wan F.S., Zhuang Q.S. Classification on Chinese wheat regions based on quality. *Scientia Agricultura Sinica*. 2002;35(4):359-364. [in Chinese]
- He Z.H., Liu L., Peña R.J. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of 1BL/1RS translocation, and their effect on dough properties of Chinese bread wheats. In: D. Lafandra, S. Masci, R. D'Ovidio (eds). *The Gluten Proteins. The Proceedings of the 8th Gluten Workshop held on 8–10 September 2003 in Viterbo, Italy*. Cambridge: The Royal Society of Chemistry; 2004. p.97-100.
- Horvat C.A., Jurković Z., Sudar R., Pavlinić D., Simić G. The relative amount of HMW glutenin subunits of OS wheat cultivars in relation to bread-making quality. *Cereal Research Communications*. 2002;30:415-422. DOI: 10.1007/BF03543438
- Huang Y.C., Lai H.M. Noodle quality affected by different cereal starches. *Journal of Food Engineering*. 2010;97(2):135-143. DOI: 10.1016/j.jfoodeng.2009.10.002
- Johansson E., Svensson G. Contribution of the high molecular weight glutenin subunit 21* to breadmaking quality of Swedish wheats. *Cereal Chemistry*. 1995;72(3):287-290.
- Kang C.S., Jeung J.U., Baik B.K., Park C.S. Effects of allelic variations in *Wx-1*, *Glu-D1*, *Glu-B3*, and *Pinb-D1* loci on flour characteristics and white salted noodle-making quality of wheat flour. *Cereal Chemistry*. 2012;89(6):296-306. DOI: 10.1094/cchem-03-12-0034-r
- Kasarda D.D. Glutenin structure in relation to wheat quality. *Wheat is Unique*. 1989;277:302.
- Kasarda D.D., Bernardin J.E., Nimmo C.C. Wheat proteins. *Advances in Cereal Science and Technology*. 1976;1:158-236.
- Kaya Y., Akcura M. Effects of genotype and environment on grain yield and quality traits in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Food Science and Technology*. 2014;34(2):386-393. DOI: 10.1590/fst.2014.0041
- Kolpakova V.V., Molchanova E.N., Vasil'ev A.V., Chumikina L.V. Physicochemical properties of proteins from wheat grown under high contrast climatic conditions. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2007;43(3):347-355. DOI: 10.1134/S0003683807030180
- Kremenevskaya E.M., Grib S.I., Bushtevich V.N. Development of spring forms of hexaploid triticale with introgression of *Glu-D1* wheat locus. *Zemledeliye i selektsiya v Belarusi = Crop Husbandry and Plant Breeding in Belarus*. 2013;49:299-311. [in Russian] (Кременевская Е.М., Гриб С.И., Буштевич В.Н. Создание яровых форм гексаплоидных тритикале с интрогрессией пшеничного локуса *Glu-D1*. *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2013;49:299-311).
- Krupnov V.A., Krupnova O.V. Genetic architecture of grain protein content in wheat. *Russian Journal of Genetics*. 2012;48(2):129-138. DOI: 10.1134/S1022795412010139
- León E., Marín S., Giménez M.J., Piston F., Rodríguez-Quijano M., Shewry P.R. et al. Mixing properties and dough functionality of transgenic lines of a commercial wheat cultivar expressing the 1Ax1, 1D6x5 and 1Dy10 HMW glutenin subunit genes. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(1):148-156. DOI: 10.1016/j.jcs.2008.08.002
- Lew E.J.L., Kuzmicky D.D., Kasarda D.D. Characterization of low-molecular-weight glutenin subunits by reverse-phase high-performance liquid chromatography, sodium dodecyl sulphate-polyacrylamide gel electrophoresis, and N-terminal amino acid sequencing. *Cereal Chemistry*. 1992;69(5):508-515.
- Li L., Jun Y., Yan Z., Zhonghu H., Peña-Bautista R.J., Li-Ping Z. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci and presence of 1B/1R translocation, and their effects on processing quality in cultivars and advanced lines from autumn-sown wheat regions in China. *Scientia Agricultura Sinica*. 2005;38(10):1944-1950. [in Chinese]
- Li W., Zhang P., Fellers J.P., Friebe B., Gill B.S. Sequence composition, organization, and evolution of the core *Triticaceae* genome. *The Plant Journal*. 2004;40(4):500-511. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02228.x
- 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

- Li Y., Zhou R., Branlard G., Jia J. Development of introgression lines with 18 alleles of glutenin subunits and evaluation of the effects of various alleles on quality related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Cereal Science*. 2010;51(1):127-133. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.10.008
- Liu L., He Z., Yan J., Zhang Y., Xia X., Peña R.J. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of the 1B.1R translocation, and their effects on mixographic properties in Chinese bread wheats. *Euphytica*. 2005;142(3):197-204. DOI: 10.1007/s10681-005-1682-4
- Luo Z., Chen F., Feng D., Xia G. LMW-GS genes in *Agropyron elongatum* and their potential value in wheat breeding. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005;111(2):272-280. DOI: 10.1007/s00122-005-2021-9
- Magallanes-López A.M., Ammar K., Morales-Dorantes A., González-Santoyo H., Crossa J., Guzmán C. Grain quality traits of commercial durum wheat varieties and their relationships with drought stress and glutenins composition. *Journal of Cereal Science*. 2017;75:1-9. DOI: 10.1016/j.jcs.2017.03.005
- Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M.; The International Wheat Genome Sequencing Consortium et al. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*. 2014;345(6194):1250092. DOI: 10.1126/science.1250092
- Maruyama-Funatsuki W., Takata K., Nishio Z., Tabiki T., Yahata E., Kato A. et al. Identification of low-molecular weight glutenin subunits of wheat associated with bread-making quality. *Plant Breeding*. 2004;123(4):355-360. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2004.00978.x
- Masci S., D'Ovidio R., Lafiandra D., Kasarda D.D. A 1B-coded low-molecular-weight glutenin subunit associated with quality in durum wheats shows strong similarity to a subunit present in some bread wheat cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*. 2000;100(3):396-400. DOI: 10.1007/s001220050052
- Masci S., Rovelli L., Kasarda D.D., Vensel W.H., Lafiandra D. Characterisation and chromosomal localisation of C-type low-molecular-weight glutenin subunits in the bread wheat cultivar Chinese Spring. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104(2-3):422-428. DOI: 10.1007/s001220100761
- Meppelink E.K. Einsatzmöglichkeit des Microbackversuches in der Weizenzüchtung. *Getreide, Mehl und Brot*. 1981;35:107-109. [in German]
- Metakovsky E.V., Wrigley C.W., Bekes F., Gupta R.B. Gluten polypeptides as useful genetic markers of dough quality in Australian wheats. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1990;41(2):289-306. DOI: 10.1071/AR9900289
- Mikulovich T.P. (ed.). Plant protein (Rastitelny belok). Moscow: Agropromizdat; 1991. [in Russian] (Растительный белок / под ред. Т.П. Микулович. Москва: Агропромиздат; 1991).
- Miles M.J., Carr H.J., McMaster T., l'Anson K.J., Belton P.S., Morris V.J. et al. Scanning tunneling microscopy of a wheat seed storage protein reveals details of an unusual supersecondary structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1991;88(1):68-71. DOI: 10.1073/pnas.88.1.68
- Mohan D., Gupta R.K. Gluten characteristics imparting bread quality in wheats differing for high molecular weight glutenin subunits at *Glu D1* locus. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2015;21(3):447-451. DOI: 10.1007/s12298-015-0298-y
- Moonen J.H.E., Scheepstra A., Graveland A.; Centraal Instituut voor Voedingsonderzoek TNO. The positive effects of the high molecular weight subunits 3+10 and 2* of glutenin on the bread-making quality of wheat cultivars. *Euphytica*. 1983;32(3):735-742. DOI: 10.1007/bf00042153
- Moragues M., Zarco-Hernández J., Moralejo M.A., Royo C. Genetic diversity of glutenin protein subunits composition in durum wheat landraces [*Triticum turgidum* ssp. *turgidum* convar. *durum* (Desf.) MacKey] from the Mediterranean basin. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2006;53(5):993-1002. DOI: 10.1007/s10722-004-7367-3
- Nakamura H. Genetic diversity of high-molecular-weight glutenin subunit compositions in landraces of hexaploid wheat from Japan. *Euphytica*. 2000;120(2):227-234. DOI: 10.1023/A:1017514423061
- Nechaev A.P., Dubtsova G.N., Kolpakova V.V. Wheat proteins. Production technology and application (state, problems, ways of development) (Belki pshenitsy. Tekhnologiya polucheniya i primeneniya [sostoyaniye, problema, puti razvitiya]). *Food Technology*. 1995;1-2(224-225):28-30. [in Russian] (Нечаев А.П., Дубцова Г.Н., Колпакова В.В. Белки пшеницы. Технология получения и применения (состояние, проблемы, пути развития). Известия высших учебных заведений. Пищевая технология. 1995;1-2(224-225):28-30).
- Orlovskaya O.A., Vakula S.I., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Grain quality in soft wheat lines with genetic material of *Triticum kiharae* (Kachestvo zerna u liniy myagkoy pshenitsy s geneticheskim materialom *Triticum kiharae*). *Faktory eksperimentalnoy evolyutsii organizmiv = Factors of Experimental Evolution of Organisms*. 2018;(23):108-113. [in Russian] (Орловская О.А., Вакула С.И., Хотылева Л.В., Кильчевский А.В. Качество зерна у линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Triticum kiharae*. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2018;(23):108-113).
- Park C.S., Kang C.S., Jeung J.U., Woo S.H. Influence of allelic variations in glutenin on the quality of pan bread and white salted noodles made from Korean wheat cultivars. *Euphytica*. 2011;180(2):235-250. DOI: 10.1007/s10681-011-0385-2
- Payne P.I., Corfield K.G., Holt L.M., Blackman J.A. Correlations between the inheritance of certain high-molecular weight subunits of glutenin and bread-making quality in progenies of six crosses of bread wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1981;32(1):51-60. DOI: 10.1002/jsfa.2740320109
- Payne P.I., Holt L.M., Jackson E.A., Law C.N. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*. 1984;304:359-371. DOI: 10.1098/rstb.1984.0031
- 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
- Peña R.J., Amaya A., Rajaram S., Mujeeb-Kazi A. Variation in quality characteristics associated with some spring 1B.1R translocation wheats. *Journal of Cereal Science*. 1990;12:105-112. DOI: 10.1016/S0733-5210(09)80092-1
- Podgorny S.V., Samofalov A.P., Skripka O.V. Genetic sources of high content and quality of protein for soft winter wheat breeding. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2016;6(148):51-55. [in Russian] (Подгорный С.В., Самофалов А.П., Скрипка О.В. Генетические источники высокого содержания и качества белка для селекции озимых)

- мой мягкой пшеницы. *Аграрный вестник Урала*. 2016;6(148):51-55.
- Poperelya F.O. Three main genetic systems for grain quality in winter bread wheat (Tri osnovni genetichni sistemi yakosti zerna ozimoy myakoy pshenitsi). In: *Implementing the potential of cultivars and hybrids from the Breeding and Genetics Institute in the environments of Ukraine. Collection of scientific papers of the BGI (Realizatsiya potentsiynikh mozhlivostey sortiv ta gibridiv Selektivno-genetichnogo institutu v umovakh Ukraini. Zb. nauk. prats SGI)*. Odesa; 1996. p.117-132. [in Ukrainian] (Попереля Ф.О. Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці. В кн. *Реалізація потенційних можливостей сортів та гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України. Зб. наук. праць СГІ*. Одеса; 1996. С. 117-132).
- Porineau Y., Deshayes G., Lefebvre J., Fido R., Tatham A.S., Shewry P.R. Prolamin aggregation, gluten viscoelasticity, and mixing properties of transgenic wheat lines expressing 1Ax and 1Dx high molecular weight glutenin subunit transgenes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2001;49(1):395-401. DOI: 10.1021/jf001015j
- Rabinovich S.V., Panchenko I.A., Parchomenko R.G., Bondarenko V.N. High-molecular weight glutenin subunit composition of spring bread wheats grown in the Ukraine and the Russian Federation between 1995-97 and its connection with pedigrees. *Annual Wheat Newsletter*. 1998;44:236-251.
- 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
- 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.
- Rosa Filho O. Effect of the six glutenin loci on selected bread quality traits in wheat [dissertation]. Corvallis: Oregon State University; 1997.
- Sabelli P.A., Shewry P.R. Characterization and organization of gene families at the *Gli-1* loci of bread and durum wheats by restriction fragment analysis. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991;83(2):209-216. DOI: 10.1007/BF00226253
- Salmanowicz B.P., Langner M. Identification and characterization of high-molecular-weight glutenin genes in Polish triticale cultivars by PCR-based DNA markers. *Journal of Applied Genetics*. 2007;48(4):347-357. DOI: 10.1007/BF03195231
- Seilmeier W., Belitz H.D., Wieser H. Separation and quantitative determination of high molecular weight subunits of glutenin from different wheat varieties and genetic variants of the variety Sicco. *Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und Forschung*. 1991;192:124-129. DOI: 10.1007/BF01202625
- Semenov O.G., Divashur M.G., Shangeshpavko H.G., Plushikov V.G., Hupacaria T.I., Vvedensky V.V. et al. Specificity of combinations of qualitative and quantitative characteristics of glucovine in genotypes of alloctoplasmatic spruce wheat with allele of wild type *Wx-B1a*. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2018;13(1):14-25. [in Russian] (Семенов О.Г., Дивашук М.Г., Шангешапувако Х.Г., Плющиков В.Г., Хупацария Т.И., Введенский В.В. и др. Специфика сочетаний качественных и количественных характеристик клейковины у генотипов аллоцитоплазматической яровой пшеницы с аллелем *Wx-B1a*. *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агротомия и животноводство*. 2018;13(1):14-25).
- Sharma S., Ram S., Gupta R. Relationship of high and low molecular weight glutenins with chemical and rheological properties of wheat flour. *Journal of Wheat Research*. 2012;4(1):74-78.
- 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
- Shmalko N.A. Comparative analysis of protein-proteinase complex of breadwheat and amaranth flours. *Food Processing: Techniques and Technology*. 2011;2(21):84-88. [in Russian] (Шмалько Н.А. Сравнительный анализ белково-протеиназного комплекса хлебопекарной пшеничной и амарантовой муки. *Техника и технология пищевых производств*. 2011;2(21):84-88).
- Sichkar S.N., Velykozhon L.G., Dubrovna O.V. Molecular genetic analysis and baking properties of hybrids *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika = Molecular and Applied Genetics*. 2017;22:96-103. [in Russian] (Сичкар С.Н., Великожон Л.Г., Дубровная О.В. Молекулярно-генетический анализ и хлебопекарные качества гибридов *Triticum spelta* L. × *Triticum aestivum* L. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2017;22:96-103).
- Singh N.K., Shepherd K.W. Linkage mapping of genes controlling endosperm storage proteins in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1988;75(4):628-641. DOI: 10.1007/BF00289132
- Smak C. New approach to determine the brownness of bread crust. Correlation between crust colour and protein content. *Cereal Chemistry*. 1972;49:554-560.
- Tanksley S.D. Mapping polygenes. *Annual review of genetics*. 1993;27(1):205-233. DOI: 10.1146/annurev.ge.27.120193.001225
- Vafin R.R., Abdulina I.R., Rzhanova I.V., Garaeva A.L., Tyulkin S.V., Askhadullin D.F. et al. Molecular approaches for identification of *Triticum aestivum* L genotypes by allelic variants of *Waxy*-genes and HMW glutenin subunits. *Modern Problems of Science and Education*. 2015;(2):556-556. [in Russian] (Вафин Р.Р., Абдулина И.Р., Ржанова И.В., Гараева А.Л., Тюлькин С.В., Асхадуллин Д.Ф. и др. Молекулярные подходы к идентификации генотипов *Triticum aestivum* L. по аллельным вариантам *Waxy*-генов и HMW субъединиц глютеинов. *Современные проблемы науки и образования*. 2015;(2):556-556).
- Vancini C., Torres G.A.M., de Miranda M.Z., Consoli L., Bonow S., Grando M.F. Impact of high-molecular-weight glutenin alleles on wheat technological quality. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2019;54:e00639. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00639
- Vázquez J.F., Ruiz M., Nieto-Taladriz M.T., Albuquerque M.M. Effects on gluten strength of low M_r glutenin subunits coded by alleles at *Glu-A3* and *Glu-B3* loci in durum wheat. *Journal of Cereal Science*. 1996;24(2):125-130. DOI: 10.1006/jcrs.1996.0045
- Vyushkov A.A., Malchikov P.N., Syukov V.V., Shevchenko S.N. Breeding and genetic improvement of spring wheat (Selektivno-geneticheskoye uluchsheniye yarovoy pshenitsy). Samara: Samara Scientific Center of the RAS; 2012 [in Russian] (Вьюшков А.А., Мальчиков П.Н., Сюков В.В., Шевченко С.Н. Селекционно-генетическое улучшение яровой пшеницы. Самара: Самарский научный центр РАН; 2012).

- Wang H.Y., Wei Y.M., Yan Z.H., Zheng Y.L. Genetic variation of gliadin and HMW glutenins subunits in durum wheat. *Journal of Agricultural Biotechnology*. 2006;14:721-727.
- Wheat, durum wheat, bread wheat (Pshenitsa, pshenitsa tverdaya, pshenitsa myagkaya). Analytical information web portal for homestead farming enterprises (Informatsionno-analiticheskiy portal dlya krestyanskikh fermerskikh hozyajstv). 2012. [in Russian] (Пшеница, пшеница твердая, пшеница мягкая. Информационно-аналитический портал для крестьянских фермерских хозяйств). 2012. URL: <http://fermer.zol.ru/a/15665/?module=a¶m1=15665> [дата обращения: 15.04.2015].
- Zhang W., Gianibelli M.C., Ma W., Rampling L., Gale K.R. Identification of SNPs and development of allele-specific PCR markers for gamma-gliadin alleles in *Triticum aestivum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107(1):130-138. DOI: 10.1007/s00122-003-1223-2
- Zhang X., Zhang B.Q., Wu H.Y., Lu C.B., Lü G.F., Liu D.T. et al. Effect of high-molecular-weight glutenin subunit deletion on soft wheat quality properties and sugar-snap cookie quality estimated through near-isogenic lines. *Journal of Integrative Agriculture*. 2018;17(5):1066-1073. DOI: 10.1016/S2095-3119(17)61729-5
- Zhao H., Wang R., Guo A., Hu S., Sun G. Development of primers specific for LMW-GS genes located on chromosome 1D and molecular characterization of a gene from *Glu-D3* complex locus in bread wheat. *Hereditas*. 2004;141(3):193-198. DOI: 10.1111/j.1601-5223.2004.01852.x
- Zlatska A.V. Identification of the *Glu-B1a1* allele of high-molecular weight glutenins and its impact on characteristics related to bread-making quality in wheats permitted for realization in Ukraine. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rastenyi = Crop Physiology and Biochemistry*. 2010;42(4):315-321. [in Ukrainian] (Злацька А.В. Ідентифікація алеля *Glu-B1a1* високомолекулярних глютенінів та його вплив на ознаки хлібопекарської якості у пшениць, придатних до поширення в Україні. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2010;42(4):315-321).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Воротынцева М.В. Степень влияния глютенинов на качество зерна как одного из сложных полигенных признаков рода *Triticum* (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(1):168-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-168-185

The effect of glutenins on grain quality as one of the complex polygenic traits in the genus *Triticum* (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):168-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-168-185

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-1-168-185>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Vorotyntseva M.V. <https://orcid.org/0000-0001-8799-0681>