

Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютенина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109



УДК 633.111.1

Поступление/Received: 12.06.2020

Принято/Accepted: 01.03.2021

М. У. УТЕБАЕВ^{1, 2*}, Н. А. БОМЕ¹, Е. С. ЗЕМЦОВА¹,
О. О. КРАДЕЦКАЯ², И. В. ЧИЛИМОВА²

¹ Тюменский государственный университет,
625043 Россия, г. Тюмень, ул. Володарского, 6
* phytochem@yandex.ru

² Научно-производственный центр зернового хозяйства
им. А.И. Бараева,
021601 Казахстан, Акмолинская обл., п. Шортанды-1,
ул. Бараева, 15

Diversity of high-molecular-weight glutenin subunits and evaluation of genetic similarities in spring bread wheats from different breeding centers

M. U. UTEBAYEV^{1, 2*}, N. A. BOME¹, E. C. ZEMTSOVA¹,
O. O. KRADETSKAYA², I. V. CHILIMOVA²

¹ University of Tyumen,
6 Volodarskogo St., Tyumen 625003, Russia
* phytochem@yandex.ru

² A.I. Barayev Science and Production Center
of Grain Farming,
15 Barayev St., Shortandy-1, Akmola Region 021601,
Kazakhstan

Актуальность. Исследования полиморфизма глютенина помогут выделить наиболее ценные генотипы для дальнейших скрещиваний и получения новых перспективных селекционных линий пшеницы с повышенными показателями качества. Цель исследования – идентифицировать субъединицы глютенина и определить аллельные состояния локусов *Glu-1* в образцах яровой мягкой пшеницы.

Материалы и методы. Объектом исследования являлись 54 российских и 76 казахстанских сортов и линий яровой мягкой пшеницы из различных селекционных учреждений. Электрофорез глютенинов проводили в системе концентрирующего и разделяющего полиакриламидного геля по методике Лэммли. Идентификация субъединиц глютенина – по каталогу Payne и Lawrence.

Результаты и обсуждение. На основе изучения коллекции пшеницы, по локусу *Glu-A1* идентифицировано два аллеля: **b** и **c**, с различными частотами встречаемости. Установлено, что встречаемость аллеля *Glu-A1b* выше *Glu-A1c* во всех образцах пшеницы. Идентифицировано шесть аллелей: **a**, **b**, **c**, **d**, **f** и **g** локуса *Glu-B1*. Наибольшая встречаемость зафиксирована для аллеля **c** (7+9). Локус *Glu-D1* представлен двумя идентифицированными аллелями: **a** и **d**, с разными частотами встречаемости. В пшенице из представленных селекционных учреждений чаще присутствовали комбинации субъединиц глютенина: 2*, 7+9, 5+10 (9 баллов); 2*, 7+9, 2+12 (7 баллов) и Null, 7, 5+10 (6 баллов). На основе статистических расчетов достоверно отличалась челябинская пшеница от тюменской (локусы *Glu-A1* и *Glu-B1*) и от восточно-казахстанской (локусы *Glu-A1* и *Glu-D1*).

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., SDS-электрофорез, качество зерна, локусы *Glu-1*, селекция.

Background. Glutenin is a storage protein in wheat seeds, important for the quality of bread prepared from wheat. Studying glutenin polymorphism can help to identify valuable genotypes and promising new breeding lines for further crossings. The aim of this study was to identify subunits of glutenin and determine alleles at the *Glu-1* loci in the spring bread wheat germplasm collection.

Materials and methods. A panel of 54 Russian and 76 Kazakh bread wheat germplasm accessions from various breeding centers was selected. Gliadin electrophoresis was carried out in a concentrating and separating polyacrylamide gel system following the Laemmli method. Glutenin subunits were identified according to the catalogue produced by Payne and Lawrence.

Results and discussion. At the *Glu-A1* locus, two alleles, **b** and **c**, were identified, with different frequencies of occurrence among studied wheat accessions. The *Glu-A1b* allele occurred more frequently than *Glu-A1c* in the studied germplasm from all breeding centers. Meanwhile, six alleles, **a**, **b**, **c**, **d**, **f** and **g**, were found at the *Glu-B1* locus. The most frequently occurring *Glu-B1c* allele encoded two subunits (7+9). The third homologous gene, *Glu-D1*, had only two identified alleles, **a** and **d**, with various frequencies among the studied wheat accessions. Wheat germplasm of various origin had specific combinations of glutenin subunits, providing different scores of grain quality. For example, the combination of glutenin subunits, 2*, 7+9 and 5+10, provided the highest score (= 9) of grain quality. A single change in the *Glu-1* subunit composition, 2*, 7+9 and 2+12, caused a reduction in grain quality (= 7 score); and the combination of Null, 7 and 5+10 was accompanied by the lowest (= 6) grain quality. The analysis showed that two loci, *Glu-A1* and *Glu-B1*, induced significant differences between wheat accessions originated from Tyumen and Chelyabinsk, while the accessions from Chelyabinsk and East Kazakhstan differed significantly at the *Glu-A1* and *Glu-D1* loci.

Key words: *Triticum aestivum* L., SDS electrophoresis, grain quality, *Glu-1* loci, breeding.

Введение

Значительную долю пищевого рациона большинства людей занимают мучные и хлебобулочные изделия, полученные при переработке зерна пшеницы. Качество

зерна пшеницы во многом зависит от количества и качества клейковины – гидратированного белкового геля. Клейковина, в свою очередь, состоит из двух групп белков: глиадинов и глютенинов, различающихся по растворимости в спирте и щелочных растворах. Глиадины пред-

ставляют собой мономерные белки, которые по физико-химическим свойствам можно разделить на α -, β -, γ - и ω -глиадины (Patey, Waldron, 1976). Глютенины – это высокоагрегированные белки с огромной молекулярной массой, ассоциированные и соединенные между собой межмолекулярными дисульфидными мостиками. Известно, что глютенины пшеницы в зависимости от молекулярной массы делятся на две группы субъединиц: высокомолекулярные и низкомолекулярные. Генетический контроль биосинтеза высокомолекулярных субъединиц глютеина (ВМСГ) осуществляется локусами *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1*, локализованными на длинных плечах хромосом 1AL, 1BL и 1DL (Payne, 1987). При этом локусы *Glu-B1* и *Glu-D1* кодируют два типа ВМСГ: x - и y -тип, отличающиеся по электрофоретической подвижности, тогда как локус *Glu-A1*, контролирует синтез ВМСГ только x -типа (Rogers et al., 1991).

Установлено, что ВМСГ имеют большое значение в формировании хлебопекарных свойств зерна пшеницы (Branlard, Dardevet, 1985; Chen et al., 2019). Так, например, компоненты 1Dx5 и 1Dy10 положительно влияют на упругость и вязкость (Payne et al., 1987; Hernández-Estrada et al., 2017), а 1Bx7 и 1By9 – на прочность теста (Chen et al., 2019). Тогда как наличие пары ВМСГ 2+12 локуса *Glu-D1* снижает качество теста и соответственно хлеба (Branlard, Dardevet, 1985). Субъединица 1Bx7, кодируемая локусом *Glu-B1*, широко распространена у многих сортов пшеницы (Lookhart et al., 1993; Morgunov et al., 1990) и часто ассоциирована с аллельными компонентами 1By8 или 1By9, что раньше не давало возможности определить влияние отдельного компонента 1Bx7 на качество зерна. Тем не менее было показано, что компонент 1Bx7 оказывает положительное влияние на упругость и растяжимость теста (Butow et al., 2003).

Стоит отметить, что не всегда наличие «плохих» ВМСГ снижает хлебопекарное качество пшеницы. Так, например, состав ВМСГ у сорта 'Саратовская 29': 2*, 7+9, 2+12, при этом данный сорт является одним из лучших по качеству зерна и хлебопекарной оценке (Obukhova, Shumny, 2016). К тому же большинство сортов пшеницы омской, саратовской (Morgunov et al., 1990) и шортландинской (Utebayev et al., 2019) селекции содержат преимущественно ВМСГ 1Dx2+1Dy12, не теряя при этом хлебопекарного качества. Интересно, что первоначально в сортах пшеницы шортландинской селекции частота встречаемости пары субъединиц 1Dx5+1Dy10 составляла более 60% (Morgunov et al., 1990), затем произошел сдвиг в сторону отбора генотипов с субъединицами 1Dx2+1Dy12. С другой стороны, установлено, что пара субъединиц 1Dx2+1Dy12 чаще встречается в яровых формах пшеницы и сопряжена с устойчивостью к засухе и жаре (Dobrotvorskaia, Martynov, 2011), что вполне согласуется с климатическими условиями Омска, Саратова и Шортланды.

Для идентификации сортов, сохранения их чистоты используют различные методы: полевую апробацию, лабораторный анализ и грунт-контроль. Лабораторные анализы, основанные на ДНК-диагностике, представляют собой современные методы изучения растений (Shavrukov, 2016; Zaitseva et al., 2017; Ravel et al., 2020). Тем не менее применение метода SDS-электрофореза для изучения глютеина пшеницы не потеряло своей актуальности (Khalid, Nameed, 2019; Goel et al., 2018). Спектры глютеина пшеницы из различных стран мира указывают на особенности распространения, разнообразие комбинаций и частот аллелей локусов *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* (Payne et al., 1987; Gianibelli et al., 2002; Khalid, Nameed,

2019; Goel et al., 2018). Результаты изучения полиморфизма глютеинов помогут выделить наиболее ценные генотипы для дальнейших скрещиваний и получения новых селекционных линий пшеницы с улучшенными показателями качества зерна.

Цель исследования – идентифицировать ВМСГ и определить аллельные состояния локусов *Glu-1* в образцах яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись образцы яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции: 31 сорт пшеницы тюменской селекции: ГАУ Северного Зауралья (ГАУСЗ) и НИИСХ Северного Зауралья (НИИСХСЗ), 23 сорта Челябинского НИИСХ (ЧелНИИСХ), 14 сортов Актюбинской сельскохозяйственной опытной станции (АСХОС), 40 образцов пшеницы Карагандинской СХОС им. Ф. Ф. Христенко (КарСХОС) и 22 образца пшеницы Восточно-Казахстанского НИИСХ (ВКНИИСХ).

Электрофорез белков

Электрофорез глютеинов проводили в системе концентрирующего и разделяющего полиакриламидного геля по методике Лэммли (Laemmli, 1970).

Глютеин экстрагировали из разрезанной скальпелем на несколько частей отдельной зерновки путем добавления 250 мкл экстрагирующего буфера (Galili, Feldman, 1983) с последующим инкубированием в течение 2 ч в стеклянной пробирке $V = 7,0$ мл, при комнатной температуре, с периодическим перемешиванием. Затем поместили в кипящую водяную баню на 2 мин. После охлаждения, 7 мкл белкового экстракта фракционировали в 10-процентном полиакриламидном геле SDS-электрофорезом, в трис-глициновом буфере $pH = 8,3$. Для электрофореза использовали вертикальную камеру Nijū Kalug (Эстония), позволяющую получать пластины геля размером $120 \times 70 \times 1$ мм. Электрофорез проводили при 200 V в течение 1,5 ч. Фиксацию и окрашивание осуществляли в 10-процентной трихлоруксусной кислоте с добавлением 0,05-процентного спиртового раствора Кумасси R-250 (Sigma-Aldrich, США). Идентификацию субъединиц глютеина проводили по каталогу ВМСГ (Payne, Lawgense, 1983). В качестве стандарта использовался сорт пшеницы 'Chinese Spring'. Каждой субъединице или паре субъединиц глютеина присваивался балл качества (табл. 1).

Статистический анализ

Расчет внутривидового разнообразия ($\mu \pm S_{\mu}$), критерия идентичности (I) проводили по формулам Л. А. Животовского (Zhivotovsky, 1979, 1991). Степень генетического разнообразия (H) рассчитывали по формуле, описанной М. Nei (1973):

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

где p_i – частота аллелей.

Результаты исследования

Идентифицированные ВМСГ, аллели локусов *Glu-1* и оценка влияния аллелей на качество хлеба в сортах яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции представлены в таблице 2.

Таблица 1. Оценки субъединиц глютеина по степени их влияния на хлебопекарные характеристики (по O. M. Lukow et al., 1989)**Table 1.** Estimates of glutenin subunits according to the degree of their effect on bread-making characteristics (from O. M. Lukow et al., 1989)

Оценка / Score	Глютеинкодирующий локус (компоненты/аллель) / Glutenin-coding loci (components / allele)		
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D</i>
4	-		5+10/ <i>d</i>
3	1/ <i>a</i>	17+18/ <i>i</i>	-
3	2*/ <i>b</i>	7+8/ <i>b</i>	-
3	-	13+16/ <i>f</i>	-
2	-	7+9/ <i>c</i>	2+12/ <i>a</i>
2	-	-	3+12/ <i>b</i>
1	Null/ <i>c</i>	7/ <i>a</i>	4+12/ <i>c</i>
1	-	6+8/ <i>d</i>	-
1	-	20/ <i>e</i>	-

Таблица 2. Идентифицированные ВМСГ и аллели локусов *Glu-1* яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции**Table 2.** The identified HMW-GS and alleles at the *Glu-1* loci in spring bread wheat of Russian and Kazakhstan origin

Глютеинкодирующие локусы <i>Glu-1</i> / Glutenin-coding <i>Glu-1</i> loci						Оценка / Score	Сорта и селекционные линии / Cultivars and breeding lines
<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>			
ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele		
НИИСХ Северного Зауралья и ГАУ Северного Зауралья							
<i>Мономорфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	9	Авиада, Латона, Лютесценс 585, Речка, СКЭНТ-1, Сурэнта-7, Сурэнта-3, Сурэнта-6, Тюменец 2, Тюменская 25, Тюменская 27, Тюменская 29, Тюменская 31, Тюменская 32, Тюменская 33
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	7	Ильинская, Лютесценс 70, Сурэнта-5, Тюменская 30, Тюменская Юбилейная
2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	8	Аделина, СКЭНТ-3
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	6	Икар
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	5	Златозара, Линия ТГУ-1, Туринская
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	7	Серебряна
Null	<i>c</i>	7+8	<i>b</i>	2+12	<i>a</i>	8	Рикс
<i>Полиморфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9/7	<i>c+a</i>	5+10	<i>d</i>	8,5	Тюменочка
2*/Null	<i>b/c</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	8	Сурэнта-4
2*/Null	<i>b/c</i>	7+8/7+9/7	<i>b+c+a</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7	Тюменская 80

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Глютеинкодирующие локусы <i>Glu-1</i> / Glutenin-coding <i>Glu-1</i> loci						Оценка / Score	Сорта и селекционные линии / Cultivars and breeding lines
<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>			
ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele		
Челябинский НИИСХ							
<i>Мономорфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	9	Челяба 75, Челябинская ранняя,
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	7	Ильменская, Кукушка 12-6, Эритроспермум 24741
2*	<i>b</i>	7+8	<i>b</i>	5+10	<i>d</i>	10	Челяба степная
2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	8	Дуэт, Мильтурум 12013
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	5	Чембаркульская
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	7	Силач
Null	<i>c</i>	7+8	<i>b</i>	5+10	<i>d</i>	8	Квинта, Уральская 52
Null	<i>c</i>	6+8	<i>d</i>	2+12	<i>a</i>	4	Челяба
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	6	Уральская кукушка, Челябинская 2, Кукушка 14-6, Весна
<i>Полиморфные</i>							
2*/Null	<i>a+c</i>	7+8	<i>b</i>	5+10	<i>d</i>	9	Лютеценс 23490
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	6	Уралочка
Null	<i>c</i>	7/7+8	<i>a+b</i>	5+10	<i>d</i>	7	Эритроспермум 23390
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	5	Кукушка
2*/Null	<i>a+c</i>	7/7+8/7+9	<i>a+b+c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7	Челябинская 17
Актюбинский СХОС							
<i>Мономорфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	9	Степная 253, 381 МС, 424 МС
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	7	Актобе 33
2*	<i>b</i>	6+8	<i>d</i>	2+12	<i>a</i>	7	Актобе 39
2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	8	Актобе 32
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	5	Актобе 10
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	7	Актобе 130
<i>Полиморфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	8	Степная 1
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7	Актюбинка
2*	<i>b</i>	13+19	<i>g</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	?*	Степная 245
2*	<i>b</i>	13+16	<i>f</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	9	Актобе 42
2*/Null	<i>a+c</i>	7+8/7+9	<i>b+c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7,5	Актобе 14, Актобе 34

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Глютеинкодирующие локусы <i>Glu-1/</i> Glutenin-coding <i>Glu-1</i> loci						Оценка / Score	Сорта и селекционные линии / Cultivars and breeding lines
<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>			
ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele		
Карагандинский СХОС им. Ф. Ф. Христенко							
<i>Мономорфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	9	Лютеценс 932, Лютеценс 1052, Карагандинская 93, Лютеценс 1021, Лютеценс 1022, Лютеценс 1153, Лютеценс 1614, Лютеценс 1545, Лютеценс 2028
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	7	Карагандинская 2, Лютеценс 944, Карагандинская 21, Лютеценс 1194, Лютеценс 1221, Лютеценс 1235, Лютеценс 1166, Лютеценс 1272, Лютеценс 1519, Лютеценс 1764
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	6	Карагандинская 70, Лютеценс 720, Лютеценс 1136, Лютеценс 1226,
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	6	Лютеценс 1228, Лютеценс 1558, Лютеценс 1569, Сары-Арка, Лютеценс 1669, Карагандинская 30, Карагандинская 31, Лютеценс 2102
<i>Полиморфные</i>							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	8	Лютеценс 1245
2*	<i>b</i>	7+9/7	<i>c+a</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7,5	Лютеценс 1229
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7	Лютеценс 1098, Лютеценс 1192, Лютеценс 1212, Лютеценс 1242, Лютеценс 1541
2*/Null	<i>a+c</i>	7+8/7+9	<i>b+c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7,5	Лютеценс 270
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9/7	<i>c+a</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	6,5	Лютеценс 1220

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Глютеинкодирующие локусы <i>Glu-1</i> / Glutenin-coding <i>Glu-1</i> loci						Оценка / Score	Сорта и селекционные линии / Cultivars and breeding lines
A1		B1		D1			
ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele	ВМСГ / HMW-GS	Аллель / Allele		
Восточно-Казахстанский НИИСХ							
Мономорфные							
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	9	Лязат
2*	<i>b</i>	7+9	<i>c</i>	2+12	<i>a</i>	7	ГВК-2077-11, ГВК-2097/14, ГВК-3632, ГВК-2036-15, ГВК-2033/7, ГВК-2055-1, ГВК-3488, ГВК-1369-2, ГВК-1596/5, ГВК-1672/8, ГВК-1678/12, ГВК-1719/1, ГВК-1857-9, ГВК-1860-8, Лада
Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5+10	<i>d</i>	6	Зыряновка
Null	<i>c</i>	7+9	<i>c</i>	5+10	<i>d</i>	7	Заульбинка
Null	<i>c</i>	13+16	<i>f</i>	5+10	<i>d</i>	8	ГВК - 2127
Полиморфные							
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9	<i>c</i>	2+12/5+10	<i>a+d</i>	7	ГВК-1337/10, ГВК-1596/6
2*/Null	<i>a+c</i>	7+9/7	<i>c+a</i>	5+10	<i>d</i>	7,5	ГВК-2161

* – Оценка неизвестна по причине отсутствия данных о влиянии пары ВМСГ 1Вх13 и 1Ву19 на хлебопекарное качество

* – An unknown score due to the absence of data concerning the effect of the HMW-GS pair 1Вх13 and 1Ву19 on bread-making quality

ВМСГ тюменской пшеницы.

По результатам электрофоретического анализа сортов пшеницы тюменской селекции выявлено 2 аллеля в локусах *Glu-A1* (*b*, *c*) и *Glu-D1* (*a*, *d*) и 3 аллеля в локусе *Glu-B1* (*a*, *b* и *c*), что свидетельствует о дифференциации сортов по качеству клейковины.

Установлена доля мономорфных сортов (~90,3%), для которых характерны 7 типов комбинаций ВМСГ, где наиболее часто встречается: 2*, 7+9, 5+10 (у 15 из 31 сорта ~48,4%).

Доля полиморфных образцов пшеницы составила 21,6% (3 из 31 сорта). Полиморфные сорта представляли собой смесь зерновок, электрофореграммы которых различались по аллелям одного или нескольких глютеинкодирующих локусов.

Полиморфизм локуса *Glu-A1* выражен в виде комбинаций компонентов: 2*/Null в 2 сортах: ‘Сурэнта 4’ и ‘Тюменская 80’. Мономорфными по компонентам 2* и Null оказались 23 и 6 сортов (74,1 и 19,3% соответственно). На основе статистических расчетов частота аллелей *b* (2*) и *c* (Null) локуса *Glu-A1* составляла 77,4 и 22,6% соответственно (табл. 3).

Полиморфизм локуса *Glu-B1* представлен двумя типами комбинаций компонентов глютеина в сортах: ‘Тюменочка’ – 7/7+9 (аллели *a+c*) и ‘Тюменская 80’ – 7/7+9/7+8 (аллели *a+c+b*). Аллель *c*, кодирующий синтез пары компонентов 7+9, встречался в большинстве случаев и имел максимальную частоту распространения 83,2% (см. табл. 2). Полиморфизм локуса *Glu-D1* обнаружен в одном

образце – ‘Тюменская 80’ по аллелям *d+a* (компоненты 5+10/2+12). В целом встречаемость аллелей *Glu-D1a* (субъединицы 2+12) и *Glu-D1d* (субъединица 5+10) составила 30,6 и 69,4% соответственно (см. табл. 3).

На основе шкалы влияния субъединиц глютеина на хлебопекарное качество были выставлены оценки. Оказалось, что 16 из 31 сорта (~51,6%) оцениваются в 9 баллов. При оценке влияния ВМСГ на хлебопекарное качество в полиморфном сорте балл выставлялся для каждой субъединицы и делился на количество идентифицированных субъединиц этого локуса. Так, например, в сорте ‘Тюменочка’, идентифицированы субъединицы: 2* (3 балла), 7+9/7 ((2+1)/2 = 1,5 балла), 5+10 (4 балла). Общий балл влияния субъединиц глютеина на хлебопекарное качество в сорте ‘Тюменочка’ составляет: 3+1,5+4 = 8,5 баллов.

ВМСГ челябинской пшеницы.

По результатам анализа 23 сортов яровой мягкой пшеницы челябинской селекции (см. табл. 2) видно, что сорта имеют примерно такой же состав глютеинов, как и тюменская пшеница, за исключением сорта ‘Челяба’, у которого присутствует пара субъединиц 6+8, контролируемых аллелем *Glu-B1d*. Доля сортов пшеницы челябинской селекции, полиморфных по глютеинам, оказалась практически равной тюменским – 21,7% (5 из 23 сортов). Выявлено 9 типов ассоциаций ВМСГ для мономорфных сортов, среди которых наиболее часто встречались 2 типа: 2*, 7+9, 2+12 (4 сорта) и Null, 7, 5+10 (4 сорта). Максимальные 10 баллов получил только один сорт – ‘Челяба

Таблица 3. Частота (%) ВМСГ и аллелей локусов *Glu-1* в образцах пшеницы, созданных в различных селекционных учреждениях

Table 3. Occurrence frequency (%) of HMW-GS and alleles at the *Glu-1* loci in wheats from different breeding centers

Локус Loci	Аллель Alleles	ВМСГ HMW-GS	1	2	3	4	5
<i>Glu-A1</i>	<i>b</i>	2*	77,4	45,7	75,0	61,2	79,5
	<i>c</i>	Null	22,6	54,3	25,0	38,8	20,5
<i>Glu-B1</i>	<i>a</i>	7	12,3	31,7	7,1	10,0	6,8
	<i>b</i>	7+8	4,2	20,9	7,1	1,3	
	<i>c</i>	7+9	83,2	40,4	64,3	88,8	88,6
	<i>d</i>	6+8		6,5	7,1		
	<i>f</i>	13+16			7,1		4,5
<i>Glu-D1</i>	<i>a</i>	2+12	30,6	34,8	42,9	36,3	72,7
	<i>d</i>	5+10	69,4	65,2	57,1	63,8	27,3

Примечание: 1 – НИИСХСЗ и ГАУСЗ; 2 – ЧелНИИСХ; 3 – АСХОС; 4 – КарСХОС; 5 – ВКНИИСХ

Note: 1 – Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Urals and the State Agrarian University of the Northern Trans-Urals; 2 – Chelyabinsk Research Institute of Agriculture; 3 – Aktobe Agricultural Experiment Station; 4 – Karaganda Agricultural Experiment Station; 5 – East Kazakhstan Research Institute of Agriculture

степная', в котором удачно сочетались субъединицы глютенина, оцениваемые высокими баллами. Идентифицировано по 2 аллеля для локусов *Glu-A1* (**b**, **c**), *Glu-D1* (**a**, **d**) и 4 аллеля локуса *Glu-B1* (**a**, **b**, **c** и **d**). Встречаемость аллелей локуса *Glu-A1* примерно на одинаковом уровне, но с преобладанием аллеля **c** (Null) – 54,3% (см. табл. 3). Разнообразие аллелей локуса *Glu-B1* в челябинской пшенице оказалась чуть выше ввиду присутствия аллеля **d**. Также отметим, что в челябинской пшенице соотношение частот характерных аллелей между собой более равномерное, чем в тюменской пшенице. Полиморфизм локуса *Glu-D1* обнаружен в двух сортах: 'Кукушка' и 'Челябинская 17' (см. табл. 2). Частота встречаемости аллеля *Glu-D1d* оказалась, как и в тюменской пшенице, выше, чем частота *Glu-D1a*, и составила 65,2% (см. табл. 3).

ВМСГ актюбинской пшеницы.

Как и в предыдущих группах сортов, в локусах *Glu-A1* и *Glu-D1* идентифицировано по два аллеля – **b**, **c** и **a**, **d** соответственно. Интерес представляет локус *Glu-B1*, для которого обнаружены довольно редкие аллели: **f** и **g**, контролирующие синтез пар глютеинов: 13+16 и 13+19 соответственно (см. табл. 3). В локусе *Glu-D1*, как в тюменских и челябинских сортах, преобладает аллель **d** с частотой 57,14%. Полиморфизм в образцах составил 42,8%. Максимальную оценку по шкале влияния на хлебопекарные качества получили сорт 'Степная 253' и две линии: 381 МС и 424 МС за счет такого же состава ВМСГ (2*, 7+9, 5+10), что и сорта пшеницы из Тюмени и Челябинска.

ВМСГ карагандинской пшеницы.

По результатам электрофореза карагандинской пшеницы 9 из 40 образцов (22,5%) оказались полиморфными по глютеинам. Наиболее часто встречающаяся комбинация для полиморфных образцов имеет вид: Null/2*,

7+9, 2+12/5+10 (у 5 из 40 образцов). Для мономорфных образцов пшеницы характерными оказались три комбинации ВМСГ: 2*, 7+9, 5+10 – 22,5%; 2*, 7+9, 2+12 – 25% и Null, 7, 5+10 – 30%.

В локусе *Glu-A1* идентифицированы два аллеля: **b** и **c** с частотой 61,2 и 38,8% соответственно (см. табл. 3). Полиморфизм локуса *Glu-A1* зафиксирован для 7 из 40 образцов – 17,5%. В локусе *Glu-B1* идентифицированы три аллеля с частотами: **a** (10,0%), **b** (1,3%), **c** (88,8%). Эти же аллели идентифицированы в карагандинской и тюменской пшенице. Комбинации ВМСГ, контролируемые локусом *Glu-B1*, чаще представлены в виде: 7+9/7 и 7+9/7+8. Аллельный состав локуса *Glu-D1* такой же, как и в предыдущих группах. Идентифицировано всего два аллеля: **a** с частотой 36,3% и **d** – 63,8% (см. табл. 3). При оценке вклада ВМСГ в хлебопекарное качество оказалось, что наиболее распространенная комбинация, выявленная у 30% образцов, оценивалась всего в 6 баллов (см. табл. 2), тогда как максимальные 9 баллов зафиксированы только для 9 образцов (22,5%).

ВМСГ восточно-казахстанской пшеницы.

В таблице 2 представлены результаты идентификации субъединиц глютенина восточно-казахстанской пшеницы. Полиморфизм отмечен у трех образцов пшеницы, что составило 13,6%. Состав ВМСГ для преобладающей части (68,1%) образцов пшеницы имеет вид: 2*, 7+9, 2+12, оцениваемый в 7 баллов. Высокая оценка в 9 баллов зафиксирована для сорта 'Лязат' (2*, 7+9, 5+10). В локусах *Glu-A1* и *Glu-D1* идентифицировано по два аллеля: **b**, **c** и **a**, **d** соответственно (см. табл. 3). При этом отметим, что частота встречаемости аллеля *Glu-D1a* (ВМСГ 2+12) оказалась выше, чем в пшенице других регионов, что, по всей вероятности, связано особенностями селекционного процесса. В локусе *Glu-B1* идентифицировано три аллеля со следующими частотами встречаемости: **a** (6,8%),

c (88,6%) и *f* (4,5%), которые контролируют синтез субъединиц: 1Вх7, 1Вх7+1Ву9 и 1Вх13+1Ву16 (см. табл. 3). Интерес представляет аллель *Glu-B1f* (13+16), который был идентифицирован только в двух образцах пшеницы: 'Актобе 42' (АСХОС) и ГВК-2127 (ВКНИИСХ). Данный аллель оценивается довольно высоким баллом по шкале Пейна по сравнению с распространенным *Glu-B1c*, поэтому необходимо обратить внимание на данные образцы при селекции на хлебопекарное качество.

Статистический анализ.

На основе частот встречаемости рассчитаны следующие биометрические показатели: критерий идентичности (*I*), внутрипопуляционное (μ) и генетическое (*H*) разнообразие (табл. 4, 5).

Как видно, показатель μ для локусов глютенина *A1* и *D1* практически на одинаковом уровне для всех селекционных центров (см. табл. 4). В локусе *Glu-B1* наблюдаются некоторые различия: например, высокий показа-

Таблица 4. Биометрические показатели глютенинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы из различных селекционных учреждений

Table 4. Biometric indicators of glutenin-coding loci in spring bread wheat from different breeding centers

Селекционный центр / Breeding center	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>) / Glutenin-coding loci (<i>Glu-1</i>)			Среднее / Mean
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
Внутрипопуляционное разнообразие ($\mu \pm S_{\mu}$) / Intra-population diversity ($\mu \pm S_{\mu}$)				
НИИСХСЗ и ГАУСЗ	1,84 ± 0,09	2,15 ± 0,24	1,92 ± 0,07	1,97 ± 0,13
ЧелНИИСХ	1,99 ± 0,29	3,65 ± 0,23	1,95 ± 0,06	2,53 ± 0,19
АСХОС	1,87 ± 0,13	4,57 ± 0,68	1,99 ± 0,03	2,81 ± 0,28
КарСХОС	1,97 ± 0,03	1,87 ± 0,23	1,96 ± 0,04	1,93 ± 0,10
ВКНИИСХ	1,81 ± 0,12	2,00 ± 0,30	1,89 ± 0,09	1,90 ± 0,17
Генетическое разнообразие (<i>H</i>) / Genetic diversity (<i>H</i>)				
НИИСХСЗ и ГАУСЗ	0,35	0,29	0,43	0,36
ЧелНИИСХ	0,50	0,69	0,45	0,55
АСХОС	0,38	0,56	0,49	0,48
КарСХОС	0,47	0,20	0,46	0,38
ВКНИИСХ	0,33	0,21	0,40	0,31

Таблица 5. Критерий идентичности (*I*) групп яровой мягкой пшеницы по частоте аллелей локусов *Glu-1*

Table 5. The criterion of identity (*I*) in allele frequency at the *Glu-1* loci for spring bread wheat groups

Сравниваемые группы пшеницы / Wheat groups compared	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>) / Glutenin-coding loci (<i>Glu-1</i>)		
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>
Тюмень – Челябинск	6,34 (3,84)	12,01 (7,81)	0,00 (3,84)
Тюмень – Актюбинск	0,77 (3,84)	5,12 (11,1)	0,77 (3,84)
Тюмень – Караганда	2,79 (3,84)	1,39 (5,99)	0,00 (3,84)
Тюмень – ВКО	1,03 (3,84)	2,88 (9,49)	9,26 (3,84)
Челябинск – Актюбинск	3,48 (3,84)	7,93 (11,1)	0,00 (3,84)
Челябинск – Караганда	1,17 (3,84)	17,99 (9,49)	0,00 (3,84)
Челябинск – ВКО	5,39 (3,84)	15,31 (9,49)	7,19 (3,84)
Актюбинск – Караганда	0,83 (3,84)	6,34 (11,1)	0,00 (3,84)
Актюбинск – ВКО	0,00 (3,84)	4,54 (11,1)	3,42 (3,84)
Караганда – ВКО	2,27 (3,84)	1,76 (7,81)	7,94 (3,84)

Примечание: В скобках – табличное значение χ^2 для 5-процентного уровня значимости. ВКО – Восточно-Казахстанская область
Note: The values of χ^2 for the 5% level of significance are parenthesized in the table. "ВКО" means East Kazakhstan Region

тель внутривидового разнообразия ($4,57 \pm 0,68$) зафиксирован для АСХОС за счет наличия довольно редких аллелей **f** и **g**, тогда как минимальное значение наблюдалось у пшеницы КСХОС. Генетическое разнообразие (*H*) варьирует от 0,20 до 0,69. Для локуса *Glu-A1* показатель *H* примерно на одинаковом уровне для сортов из НИИСХСЗ и ГАУСЗ, АСХОС, ВКНИИСХ, и соотношение между аллелями *Glu-A1b* и *Glu-A1c* близко к 7 : 3 (см. табл. 3). Низкие значения генетического разнообразия локуса *Glu-B1* зафиксированы для тюменской, карагандинской и восточно-казахстанской пшеницы, что связано с малым числом идентифицированных аллелей. Тогда как значение *H* локуса *Glu-D1* практически одинаково для пшеницы из различных регионов.

Для оценки различий между группами сортов и линий пшеницы различного происхождения был использован критерий идентичности (*I*). Если полученная величина *I* превышает табличное значение χ^2 с определенным уровнем значимости, то различия между группами считаются достоверными. Исходя из результатов статистического анализа (см. табл. 5) видно, что достоверные различия отмечены для нескольких групп пшеницы. При этом отличие, рассчитанное для одного локуса, не всегда распространяется на остальные. Так, сорта пшеницы тюменского происхождения достоверно отличаются от челябинских только по аллелям локусов *Glu-A1* и *Glu-B1*, тогда как по аллелям локуса *Glu-D1* различий нет. Также по двум аллельным вариантам локусов: *Glu-B1* и *Glu-D1* отличаются челябинские сорта от сортов пшеницы восточно-казахстанской селекции.

Аллельными вариантами одного локуса пшеница восточно-казахстанской селекции отличается от карагандинской и тюменской. Отметим, что разнообразие глутенинкодирующих локусов в исследованных образцах пшеницы невысокое. Так, например, идентифицированные аллели локусов *Glu-A1* и *Glu-D1* были общими для всех групп, отличия выявили по частоте встречаемости аллелей и, соответственно, их соотношению. Некоторое разнообразие наблюдалось лишь в локусе *Glu-B1*.

Обсуждение результатов

Полученные результаты могут стать основой стратегии отбора генотипов пшеницы с определенным сочетанием аллелей глутенина. Данное исследование позволило идентифицировать аллели локусов *Glu-1*, которые распространены в сортах пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях. В проведенном исследовании характеристики каждого глутенинкодирующего локуса изученных образцов пшеницы будут обсуждаться отдельно.

Локус *Glu-A1*.

На основе изучения коллекции из 54 российских и 76 казахстанских образцов пшеницы в локусе *Glu-A1* идентифицировано два аллеля: **b** и **c**, с различной встречаемостью. Поэтому можно предположить, что для исследуемых регионов характерными аллелями являются **b** и **c**. Тем не менее аллель **b** (ВМСГ 1Ах2*) предпочтительнее, чем нуль-аллель **c**, ввиду того, что аллель **b** вносит больший положительный вклад в хлебопекарное качество, чем аллель **c**. Установлено, что замена аллеля **c** у сорта 'Chinese Spring' на аллель **b** от сорта 'Cheyenne' в результате скрещиваний и отбора рекомбинатов приводит к улучшению качества хлеба (Mansur et al., 1990). В целом, исходя из анализа частот встречаемости, ал-

лель **b** преобладает практически во всех изученных регионах, за исключением челябинского. При этом оказалось, что аллель **b** может быть связан с устойчивостью к засухе (Dobrotvorskaya, Martynov, 2011).

Локус *Glu-B1*.

Среди шести идентифицированных аллелей наибольшая частота встречаемости по всем изученным регионам зафиксирована для аллеля **c** (1Вх7+1Ву9). Отметим, что данный аллель широко распространен и встречается во многих сортах пшеницы (Payne et al., 1987; Morgunov et al., 1990; Gianibelli et al., 2002; Khalid, Nameed, 2019; Chen et al., 2019; Utebayev et al. 2019). При изучении корреляции аллелей глутенинов яровой мягкой пшеницы с условиями произрастания была выявлена связь *Glu-B1c* с засухоустойчивостью. Однако, как оказалось, данный аллель часто встречается и в озимых формах мягкой пшеницы, произрастающих во влажных и прохладных условиях (Dobrotvorskaya, Martynov, 2011). Вторым по частоте распространения (13,5%) оказался аллель **a** (В1х7). При достаточно низкой оценке по шкале Пейна, данный аллель встречается в карагандинской пшенице, что, вероятно, связано с особенностями селекционного отбора для условий Центрального Казахстана. К тому же установлено, что отсутствие субъединицы 1Вх7 может негативно сказаться на качестве теста (Chen et al., 2019). В начале 2000 годов (Butow et al., 2003) было установлено, что под контролем локуса *Glu-B1* может синтезироваться аллельная субъединица 1Вх7^{OE}, которая не отличается по подвижности от «классической» 1Вх7, но имеет более интенсивную окраску на геле за счет сверхэкспрессии, а также положительно влияет на качество теста (Li et al., 2020). Возможно, что идентифицированная нами субъединица 1Вх7 – это аллельная 1Вх7^{OE}. Поэтому имеет смысл провести более глубокий анализ пшеницы с помощью молекулярных маркеров. Менее распространенным оказался аллель **b** (общая частота 5,8%), контролирующей синтез пары компонентов 1Вх7+1Ву8. Предпочтительность аллеля **b** по сравнению с аллелем **c** была доказана экспериментально. Так, замена аллеля **b** (1Вх7+1Ву8) на аллель **c** (1Вх7+1Ву9) улучшала качество хлеба (Mansur et al., 1990), тогда как первоначальные данные указывали на негативное влияние аллеля **b** (Branlard, Dardevet, 1985). Такие противоречия в результатах, вероятно, связаны с влиянием не только высокомолекулярных субъединиц глутенина, но и низкомолекулярного глутенина и глиадина. Стоит обратить внимание на аллель **f** (общая частота 1,5%), контролирующей синтез субъединиц 1Вх13+1Ву16, обнаруженный только в двух образцах – ГВК-2127 (ВКНИИЗХ) и 'Актобе 42' (АСХОС). Интерес связан с высокой оценкой по шкале качества, и возможно, что данные образцы пшеницы могут быть использованы в селекции на качество зерна.

Локус *Glu-D1*.

Локус *Glu-D1* представлен двумя идентифицированными аллелями: **a** и **d**, которые встречаются в российской и казахстанской пшенице. Результаты изучения мировой коллекции мягкой пшеницы также указывают на их широкое распространение, а соответственно и на распространение контролируемых ими компонентов 1Dх2+1Dу12 и 1Dх5+1Dу10 (Ayala et al., 2016). При объединении частот встречаемости аллелей по данному локусу установлено, что среди изученных 130 образцов пшеницы наибольшее распространение получил аллель **d** с частотой 58,5%. Данное наблюдение вполне со-

гласуется с направлением селекции пшеницы на повышение качества зерна. Тем не менее довольно высокая встречаемость ВМСГ 1Dx2+1Dy12 свидетельствует о том, что данные субъединицы также играют значительную роль в формировании хлебопекарных качеств. Например, есть предположение о возможной связи аллеля *a* (ВМСГ 1Dx2+1Dy12) с засухоустойчивостью (Dobrotvorskaya, Martynov, 2011), тогда как аллель *d* характерен для пшеницы, адаптированной к влажным условиям. Стоит отметить, что большинство сортов пшеницы, обладающих высоким качеством зерна, Северного Казахстана (Utebayev et al., 2019), Индии (Goel et al., 2018), Турции (Temizgul et al., 2016), Саратова и Омска (Rabinovich et al., 1998) по локусу *Glu-D1* чаще содержат аллель *a*. Получается, что аллель *Glu-D1a* не всегда связан с пониженным качеством. Такое несоответствие, возможно, обусловлено тем, что относительно недавно были идентифицированы гены, контролирующие синтез субъединиц 1Dy12.7 (Peng et al., 2015), 1Dy12** (Du et al., 2019), которые не отличаются по подвижности в SDS-PAGE от стандартной 1Dy12, но сопряжены с повышенным качеством, как и 1Dy10.

Заключение

Таким образом, российская и казахстанская пшеница имеют невысокую генетическую изменчивость по глютеинкодирующим локусам. В пшенице из различных регионов чаще присутствовали комбинации субъединиц глютеина: 2*, 7+9, 5+10 (9 баллов) – Тюмень и Актобинск; 2*, 7+9, 2+12 (7 баллов) – Челябинск и ВКО; Null, 7, 5+10 (6 баллов) – Караганда. По глютеинкодирующему локусу *B1* в образцах ГVK-2127 (ВКНИИЗХ) и 'Актобе 42' (АСХОС) идентифицирован редкий для условий Северного Казахстана аллель *Glu-B1f*, контролирующий синтез субъединиц 1Vx13+1Vy16, оцениваемый высоким баллом по шкале Пейна. Соответственно, данные образцы пшеницы могут представлять интерес для селекции на качество зерна.

Сорта челябинской пшеницы достоверно отличались от восточно-казахстанской (локусы *Glu-A1* и *Glu-D1*) и тюменской (локусы *Glu-A1* и *Glu-B1*), что подтверждается данными статистического анализа.

Работа выполнена при финансовой поддержке Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан по проекту № BR 05236351 «Управление экологическими рисками при производстве зерна на основе различной степени интенсификации земледелия в целях предотвращения неблагоприятных эффектов для здоровья населения и окружающей среды».

This study was accomplished with the financial support from the Ministry of Education and Science, Republic of Kazakhstan, for Project No. BR 05236351 "Environmental risk management in grain production on the basis of different degree of intensification in agriculture for the purpose of preventing negative effects on public health and the environment".

References / Литература

Ayala M., Guzmán C., Peña R.J., Alvarez J.B. Diversity of phenotypic (plant and grain morphological) and genotypic (glutenin alleles in *Glu-1* and *Glu-3* loci) traits of

wheat landraces (*Triticum aestivum* L.) from Andalusia (Southern Spain). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2016;63(3):465-475. DOI: 10.1007/s10722-015-0264-0

Branlard G., Dardevet M. Diversity of grain proteins and bread wheat quality. II. Correlation between molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *Journal of Cereal Science*. 1985;3(4):345-354. DOI: 10.1016/S0733-5210(85)80007-2

Butow B.J., Ma W., Gale K.R., Cornish G.B., Rampling L., Larroque O. et al. Molecular discrimination of *Bx7* alleles demonstrates that a highly expressed high-molecular-weight glutenin allele has a major impact on wheat flour dough strength. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107(8):1524-1532. DOI: 10.1007/s00122-003-1396-8

Chen Q., Zhang W., Gao Y., Yang C., Gao X., Peng H. et al. High molecular weight glutenin subunits *1Bx7* and *1By9* encoded by *Glu-B1* locus affect wheat dough properties and sponge cake quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2019;67(42):11796-11804. DOI: 10.1021/acs.jafc.9b05030

Dobrotvorskaya T.V., Martynov S.P. Analysis of diversity of Russian and Ukrainian bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars for high-molecular-weight glutenin subunits. *Russian Journal of Genetics*. 2011;47(7):799-812. DOI: 10.1134/S1022795411070052

Du X., Hu J., Ma X., He J., Hou W., Guo J. et al. Molecular characterization and marker development for high molecular weight glutenin subunit *1Dy12*** from Yunnan hulled wheat. *Molecular Breeding*. 2019;39(1):4. DOI: 10.1007/s11032-018-0910-2

Galili G., Feldman M. Genetic control of endosperm proteins in wheat: 2. Variation in high molecular weight glutenin and gliadin subunits of *Triticum aestivum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1983;66(1):77-86. DOI: 10.1007/BF00281853

Gianibelli M.C., Echaide M., Larroque O.R., Carrillo J.M., Dubcovsky J. Biochemical and molecular characterization of *Glu-1* loci in Argentinean wheat cultivars. *Euphytica*. 2002;128(1):61-73. DOI: 10.1023/A:1020643702867

Goel S., Yadav M., Singh K., Jaat R.S., Singh N.K. Exploring diverse wheat germplasm for novel alleles in HMW-GS for bread quality improvement. *Journal of Food Science and Technology*. 2018;55(8):3257-3262. DOI: 10.1007/s13197-018-3259-y

Hernández-Estrada Z.J., Rayas-Duarte P., Cárdenas J.D.D.F. Creep recovery of wet gluten and high-molecular-weight glutenin subunit composition: Relationship with viscoelasticity of dough and breadmaking quality of hard red winter wheat. *Cereal Chemistry*. 2017;94(2):223-229. DOI: 10.1094/CCHEM-03-16-0049-R

Khalid A., Hameed A. Characterization of Pakistani wheat germplasm for high and low molecular weight glutenin subunits using SDS-PAGE. *Cereal Research Communications*. 2019;47(2):345-355. DOI: 10.1556/0806.47.2019.13

Laemmli U.K. Cleavage of Structural Proteins during the Assembly of the Head of Bacteriophage T4. *Nature*. 1970;227(5259):680-685. DOI: 10.1038/227680a0

Li S., Liu Y., Tong J., Yu L., Ding M., Zhang Z. et al. The overexpression of high-molecular-weight glutenin subunit *Bx7* improves the dough rheological properties by altering secondary and micro-structures of wheat gluten. *Food Research International*. 2020;130:108914. DOI: 10.1016/j.foodres.2019.108914

Lookhart G.L., Hagman K., Kasarda D.D. High-molecular-weight glutenin subunits of the most commonly grown wheat cultivars in the U.S. in 1984. *Plant Breeding*. 1993;110(1):48-62. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00568.x

- Lukow O.M., Payne P.I., Tkachuk R. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1989;46(4):451-460. DOI: 10.1002/jsfa.2740460407
- Mansur L.M., Qualset C.O., Kasarda D.D. Effects of 'Cheyenne' chromosomes on milling and baking quality in 'Chinese Spring' wheat in relation to glutenin and gliadin storage proteins. *Crop Science*. 1990;30(3):593-602. DOI: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030026x
- Morgunov A.I., Rogers W.J., Sayers E.J., Metakovsky E.V. The high-molecular-weight glutenin subunit composition of Soviet wheat varieties. *Euphytica*. 1990;51:41-52. DOI: 10.1007/BF00022891
- 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
- Obukhova L.V., Shumny V.K. The inheritance of endosperm storage proteins by the line of the Saratovskaya 29 cultivar of common wheat from its parental forms. *Russian Journal of Genetics*. 2016;52(1):49-55. DOI: 10.1134/S1022795416010117
- Patey A.L., Waldron N.M. Gliadin proteins from Maris Widgeon wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1976;27(9):838-842. DOI: 10.1002/jsfa.2740270908
- Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annual Review of Plant Physiology*. 1987;38(1):141-153. DOI: 10.1146/annurev.pp.38.060187.001041
- Payne P.I., Lawrence G.J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*. 1983;11:29-35.
- Payne P.I., Nightingale M.A., Krattiger A.F., Holt L.M. The relationship between HMW glutenin subunit composition and bread-making quality of British-grown wheat varieties. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1987;40(1):51-65. DOI: 10.1002/jsfa.2740400108
- Peng Y., Yu K., Zhang Y., Islam S., Sun D., Ma W. Two novel y-type high molecular weight glutenin genes in Chinese wheat landraces of the Yangtze-River region. *PLoS One*. 2015;10(11):e0142348. DOI: 10.1371/journal.pone.0142348
- 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.
- Ravel C., Faye A., Ben-Sadoun S., Ranoux M., Dardevet M., Dupuits C. et al. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(3):751-770. DOI: 10.1007/s00122-019-03505-y
- Rogers W.J., Payne P.I., Seekings J.A., Sayers E.J. Effect on breadmaking quality of x-type and y-type high molecular weight subunits of glutenin. *Journal of Cereal Science*. 1991;14(3):209-221. DOI: 10.1016/S0733-5210(09)80040-4
- Shavrukov Y. Comparison of SNP and CAPS markers application in genetic research in wheat and barley. *BMC Plant Biology*. 2016;16 Suppl 1:11. DOI: 10.1186/s12870-015-0689-9
- Temizgul R., Akbulut M., Lafiandra D. Genetic diversity of high-molecular-weight glutenin subunit compositions in bread wheat landraces originated from Turkey. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2016;16(01):28-38. DOI: 10.1017/s1479262116000356
- 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
- Zaitseva O.I., Burakova A.A., Babkenov A.T., Babkenova S.A., Utebayev M.U., Lemesh V.A. Allelic variation of high-molecular-weight glutenin genes in bread wheat. *Cytology and Genetics*. 2017;51(6):432-440. DOI: 10.3103/S0095452717060123
- Zhivotovsky L.A. Population biometry (Populyatsionnaya biometriya). Moscow: Nauka; 1991. [in Russian] (Животовский Л.А. Популяционная биометрия. Москва: Наука; 1991).
- Zhivotovsky L.A. Population similarity measure for polymorphic characters (Pokazatel skhodstva populatsiy po polimorfnyim priznakam). *Journal of General Biology*. 1979;40(4):587-602. [in Russian] (Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. *Журнал общей биологии*. 1979;40(4):587-602).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

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

Utebayev M.U., Bome N.A., Zemtsova E.C., Kradetskaya O.O., Chilimova I.V. Diversity of high-molecular-weight glutenin subunits and evaluation of genetic similarities in spring bread wheats from different breeding centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):99-109. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109

ORCID

Utebayev M.U. <https://orcid.org/0000-0003-0729-0592>
Bome N.A. <https://orcid.org/0000-0002-5467-6538>

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank 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/10.30901/2227-8834-2021-1-99-109>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Zemtsova E.C. <https://orcid.org/0000-0003-3303-6416>
Kradetskaya O.O. <https://orcid.org/0000-0003-4904-2837>
Chilimova I.V. <https://orcid.org/0000-0002-8016-646X>