

БИОЛОГИЯ
BIOLOGY

УДК 575.73:633.11

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-6-712-718>

Поступило в редакцию 22.10.2018

Received 22.10.2018

О. А. Орловская, С. И. Вакула, академик Л. В. Хотылева, академик А. В. Кильчевский*Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь***КАЧЕСТВО ЗЕРНА У ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ *T. AESTIVUM*
С ИНТРОГРЕССИЕЙ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА
T. DICOCCOIDES И *T. DICOCCUM***

Аннотация. Дикорастущие и культурные сородичи *T. aestivum*, которые являются источниками многих хозяйственно ценных генов, часто привлекаются для расширения генофонда пшеницы. Оценено влияние генетического материала тетраплоидных видов рода *Triticum* (*T. dicoccum* и *T. dicoccoides*) на качество зерна интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы. У линий с генетическим материалом *T. dicoccum* и *T. dicoccoides* в сравнении с родительскими формами проведена идентификация состава высокомолекулярных субъединиц глютеина, связанных с хлебопекарными свойствами зерна, с одновременной оценкой качества зерна по показателям: стекловидность, содержание белка, массовая доля и качество клейковины. Выделены линии с аллелями локусов *Glu-1* от тетраплоидных сородичей пшеницы *T. dicoccoides* и *T. dicoccum*. Установлено, что интрогрессия чужеродного генетического материала в геном мягкой пшеницы оказала положительный эффект на такие признаки качества зерна, как стекловидность, содержание белка и клейковины. Линии с аллелями локусов *Glu-A1* от *T. dicoccoides* и *Glu-B1* от *T. dicoccum* были на уровне исходного сорта пшеницы или превосходили его по качеству клейковины. В результате проведенных исследований выделены новые линии яровой мягкой пшеницы с высоким качеством зерна, которые могут использоваться для селекции данной культуры.

Ключевые слова: мягкая пшеница, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, высокомолекулярные субъединицы глютеина, SDS-электрофорез, качество зерна

Для цитирования: Качество зерна у линий мягкой пшеницы *T. aestivum* с интрогрессией генетического материала *T. dicoccoides* и *T. dicoccum* / О. А. Орловская [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2018. – Т. 62, № 6. – С. 712–718. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-6-712-718>

Olga A. Orlovskaya, Svetlana I. Vakula, Academician Lubov V. Khotyleva, Academician Alexander V. Kilchevsky*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus***GRAIN QUALITY IN BREAD WHEAT LINES *T. AESTIVUM* WITH INTROGRESSION
OF GENETIC MATERIAL *T. DICOCCOIDES* AND *T. DICOCCUM***

Abstract. Related wild and cultural wheat species are regularly involved for expanding *T. aestivum* genetic diversity because they contain many valuable genes. We evaluated the effect of the genetic material of tetraploid species of the genus *Triticum* (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*) on the grain quality of introgression lines of spring bread wheat. The composition of the high molecular weight glutenin subunits which play an essential role in the formation of wheat baking properties was identified in the introgression lines of bread wheat and their parental forms. The traits of grain quality (hardness, protein and gluten content, gluten quality) were also evaluated. The lines with *Glu-1* loci alleles from wheat relatives *T. dicoccoides* and *T. dicoccum* were selected. It was found that the introgression of alien genetic material into the common wheat genome had a positive effect on the parameters of grain quality such as hardness, protein and gluten content. The lines with *Glu-A1* loci alleles from *T. dicoccoides* and *Glu-B1* from *T. dicoccum* were at the level of a parent wheat variety or of a higher gluten quality. As a result of the research, the new lines of bread soft wheat with high grain quality were found and can be used in the crop breeding.

Keywords: common wheat, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, high molecular weight glutenin subunits, SDS-PAGE, quality of grain

For citation: Orlovskaya O. A., Vakula S. I., Khotyleva L. V., Kilchevsky A. V. Grain quality in bread wheat lines *T. aestivum* with introgression of genetic material *T. dicoccoides* and *T. dicoccum*. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2018, vol. 62, no. 6, pp. 712–718 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2018-62-6-712-718>

Введение. Пшеница является одной из наиболее важных сельскохозяйственных культур и играет ключевую роль в обеспечении продовольствием населения во всем мире. В последнее время все чаще для расширения генофонда пшеницы привлекаются дикорастущие и культурные

сородичи *T. aestivum*, которые являются источниками многих хозяйственно ценных генов. В частности, интерес представляет возможность улучшения пшеницы по биологической ценности и хлебопекарным свойствам зерна, так как значительная часть зерна данной культуры идет на производство хлебобулочных изделий. Так, изучение технологических свойств зерна у линий мягкой пшеницы с интрогрессией от *Aegilops speltoides* Tausch. показало, что замещение 7D/7S существенно улучшает реологические показатели теста [1]. В работах российских ученых установлено, что в отличие от ржаной *IRS*-транслокации, *Lr*-транслокации от пырея, эгилопса, дикой и культурной полбы, как правило, не оказывают нежелательного эффекта на качество клейковины [2].

Известно, что запасные белки глютенины, состоящие из высоко- и низкомолекулярных субъединиц, существенно влияют на качество хлеба. Генетическое разнообразие вариантов запасных белков зерна у сородичей мягкой пшеницы несравненно богаче, чем у существующих сортов *T. aestivum* L. [3]. Большинство высокомолекулярных глютеинов, которые удалось обнаружить у отдаленных сородичей по размеру меньше, чем у самой пшеницы, и теоретически они могут оказывать не только положительное, но и отрицательное влияние на хлебопекарные качества [4; 5]. Однако изучению хлебопекарных свойств сородичей пшеницы посвящено пока немного работ.

Цель данного исследования состояла в оценке влияния генетического материала *T. dicocum* и *T. dicoccoides* на качество зерна интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы.

Материалы и методы исследования. В работе использовали 9 интрогрессивных линий (F_9 , $2n = 42$), полученных нами от скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы (Рассвет, Саратовская 29, Фестивальная) с тетраплоидными видами рода *Triticum* (*T. dicoccoides*, *T. dicocum*). Проведена идентификация состава высокомолекулярных субъединиц глютеина (ВМСГ) интрогрессивных линий в сравнении с родительскими формами. Выделение глютеинов пшеницы осуществляли по методике N. K. Singh и соавт. [6]. Разделение глютеинов проводили в SDS-PAGE [7] в вертикальной электрофоретической камере Maxigel (Biometra-Biomedizinische) и идентифицировали по номенклатурной системе Рауне [8].

Для оценки качества зерна использовали следующие показатели: стекловидность (ГОСТ 10987–76), содержание белка (ГОСТ 10846–91), массовая доля и качество клейковины (ГОСТ 13586.1–68). Данные анализы проводили в Центральной республиканской лаборатории по определению качества новых сортов растений ГУ «Государственная инспекция по испытанию и охране сортов растений» (г. Минск, Беларусь).

Результаты и их обсуждение. Качество зерна – это комплексный признак, который зависит от показателей, определяющих мукомольные, хлебопекарные и технологические характеристики зерна. Для оценки мукомольных свойств зерна пшеницы большое значение имеет такой показатель, как стекловидность. Стекловидный эндосперм обладает большей механической прочностью и крупнообразующей способностью, чем мучнистый и позволяет получать муку высокого качества. Родительские формы по стекловидности можно отнести к сильным пшеницам (стекловидность которых должна быть не менее 60 %). Можно отметить, что стекловидность сородичей пшеницы была на уровне 74–86 %, что несколько ниже, чем у сортов *T. aestivum* (95–97 %). У интрогрессивных линий данный показатель был на высоком уровне (76–98 %), хотя, как правило, не превышал исходный сорт пшеницы (табл. 1).

Хлебопекарные свойства мягкой пшеницы в значительной степени определяются ее белковой структурой и коррелирующим с этим показателем количеством клейковины. Содержание общего белка у сильных пшениц должно быть не менее 14,5 %, а клейковины – не менее 28 %. У изученных образцов *T. dicocum* и *T. dicoccoides* содержание белка было выше, чем у сортов (табл. 1). Наибольшие значения по данному показателю среди отдаленных гибридов выявлены для линии 10 *T. dicocum* K45926 × Рассвет (27,6 %) и линии 13-3 *T. dicoccoides* × Фестивальная (26,75 %). Большая часть интрогрессивных линий превосходила родительские сорта мягкой пшеницы или характеризовалась близкими значениями по содержанию белка в зерне. Полученные результаты подтверждаются данными литературы, согласно которым многие сородичи *T. aestivum* характеризуются более высоким количеством белка в зерне по сравнению с сортами [9]. Особый

Т а б л и ц а 1. Показатели качества зерна у интрогрессивных линий и родительских сортов пшеницы

Table 1. Grain quality parameters of introgression lines of bread wheat and their parental forms

| Генотип Genotype | Линия Line | Стекловидность, % Vitreousness, % | Содержание белка, % Content protein, % | Количество клейковины Amount of gluten content | | Качество клейковины, класс Quality of gluten content, class |
|--|---------------|--------------------------------------|--|---|----------------|---|
| | | | | массовая доля, % mass fraction, % | класс class | |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 × Рассвет | 10 | 94 ± 2,0 | 27,60 ± 0,07 | 48,43 ± 0,09 | высший | II |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 × Фестивальная | 1-3 | 76 ± 0,5 | 19,25 ± 0,07 | 41,48 ± 0,08 | высший | III |
| | 2-7 | 83 ± 2,0 | 19,39 ± 0,13 | 40,76 ± 0,04 | высший | II |
| <i>T. dicoccoides</i> × Фестивальная | 13-3 | 94 ± 1,5 | 26,75 ± 0,09 | 45,2 ± 0 | высший | III |
| | 15-7-1 | 95 ± 0,5 | 20,34 ± 0,05 | 41,04 ± 0 | высший | II |
| | 15-7-2 | 98 ± 1,0 | 17,73 ± 0,11 | 37,16 ± 0,04 | высший | II |
| | 16-5 | 92 ± 0 | 21,48 ± 0,01 | 42,4 ± 0 | высший | II |
| Рассвет × <i>T. dicoccoides</i> K5199 | 29 | 94 ± 0,5 | 20,69 ± 0,02 | 42,74 ± 0,06 | высший | I |
| Саратовская 29 × <i>T. dicoccoides</i> | 8 | 97 ± 0 | 18,62 ± 0,29 | 38,68 ± 0 | высший | II |
| Рассвет | | 96 ± 0,5 | 20,16 ± 0,02 | 38,94 ± 0,14 | высший | II |
| Саратовская 29 | | 97 ± 0 | 18,22 ± 0,07 | 35,4 ± 0,2 | высший | II |
| Фестивальная | | 95 ± 1,5 | 21,63 ± 0,08 | 46,83 ± 1,39 | высший | III |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 | | 74 ± 1,0 | 26,21 ± 0,03 | – | – | – |
| <i>T. dicoccoides</i> | | 85 ± 1,0 | 24,49 ± 0,23 | – | – | – |
| <i>T. dicoccoides</i> K5199 | | 83 ± 1,0 | 23,53 ± 0,25 | – | – | – |

Примечание: «–» – параметр не определяли.

Note: «–» – parameter was not defined.

интерес представляют высокобелковые образцы *T. dicoccoides*, имеющие функциональный аллель гена *Gpc-B1* (хромосома 6BS), которые накапливают больше белка в результате ремобилизации питательных веществ из вегетативных органов растения в зерно в процессе его налива [10].

Для исследованных нами интрогрессивных линий пшеницы с высоким содержанием белка отмечено и высокое содержание клейковины, что согласуется с данными других авторов [11]. Содержание клейковины изученных генотипов превышает 36 %, что соответствует высшему классу продовольственного зерна. Наибольшее превышение над родительским сортом по этому признаку отмечено для линии 10 *T. dicoccum* K45926 × Рассвет – 9,6 %.

Для характеристики хлебопекарных свойств зерна большое значение имеет не только общее содержание белка и клейковины, но и качество клейковины, определяемое ее физико-химическими показателями (растяжимость, упругость, эластичность, вязкость). Одним из методов, позволяющих быстро и точно определять хлебопекарные достоинства пшеницы, является метод определения качества клейковины по величине деформации ее шарика под действием нагрузки сжатия с использованием прибора ИДК. Прибор фиксирует упругие свойства клейковины, по результатам которых производится классификация ее на группы качества. Для производства хлебопекарной муки подходят сорта мягкой пшеницы, содержащие 25–28 % сырой клейковины и II группы качества по прибору ИДК. Проведенный анализ показал, что сорта мягкой пшеницы Рассвет и Саратовская 29 имели клейковину II группы качества. Сорт Фестивальная относится к слабой пшенице (III группа качества). В чистом виде мука этого сорта не может использоваться в хлебопечении, а нуждается в улучшении. Из 9 изученных по данному признаку интрогрессивных линий 5 превосходили родительский сорт пшеницы. Особенно стоит выделить линию 29 Рассвет × *T. dicoccoides* K5199 с клейковиной I группы качества, характерной для сильных пшениц, добавление муки которых к слабым в количестве 20–30 % обеспечивает получение хлеба высокого качества. Три линии комбинации *T. dicoccoides* × Фестивальная и линия 2-7 *T. dicoccum* K45926 × Фестивальная относятся ко II группе качества, в то время как родительский сорт Фестивальная – только к III группе.

Известно, что качество клейковины определяется составом ее белков – глиаина и глютеина. Глютеин состоит из высокомолекулярных субъединиц (ВМС) и низкомолекулярных (НМС). Несмотря на то что ВМС глютеина составляют только 12 % от общего содержания белка в зерне, они играют ключевую роль в формировании хлебопекарных качеств пшеницы и кодируются локусами *Glu-1*, расположенными в длинных плечах хромосом 1A, 1B и 1D [12]. Каждый из этих локусов состоит из двух тесно сцепленных генов, один из которых обозначен как ген *x*-типа, другой – *y*-типа. Нами проведена идентификация состава высокомолекулярных субъединиц глютеина у интрогрессивных линий в сравнении с родительскими формами для выявления генотипов с аллелями локусов *Glu-1* от *T. dicoccoides*, *T. dicoccum* (табл. 2).

Т а б л и ц а 2. Аллельные варианты локусов *Glu-1* у интрогрессивных линий пшеницы и их родительских форм
T a b l e 2. *Glu-1* loci alleles of introgression lines of bread wheat and their parental forms

| Генотип Genotype | Линия Line | Аллель локуса <i>Glu-A1</i> <i>Glu-A1</i> loci alleles | Аллель локуса <i>Glu-B1</i> <i>Glu-B1</i> loci alleles | Аллель локуса <i>Glu-D1</i> <i>Glu-D1</i> loci alleles |
|--|---------------|---|---|---|
| <i>Интрогрессивные линии пшеницы</i> | | | | |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 × Рассвет | 10 | <i>Glu-A1c</i> | <i>Glu-B1b</i> | – |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 × Фестивальная | 1-3 | <i>Glu-A1a</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-Dd</i> |
| | 2-7 | <i>Glu-A1a</i> | <i>Glu-B1b</i> | <i>Glu-Dd</i> |
| <i>T. dicoccoides</i> × Фестивальная | 13-3 | <i>Glu-A1Td</i> | <i>Glu-B1c</i> | – |
| | 15-7-1 | <i>Glu-A1a</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-D1d</i> |
| | 15-7-1 | <i>Glu-A1a</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-D1d</i> |
| | 16-5 | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1b</i> | <i>Glu-D1a</i> |
| Рассвет × <i>T. dicoccoides</i> K5199 | 29 | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-D1d</i> |
| Саратовская 29 × <i>T. dicoccoides</i> | 8 | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1b</i> | <i>Glu-D1a</i> |
| <i>Родительские формы</i> | | | | |
| Рассвет | | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-D1d</i> |
| Саратовская 29 | | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1b</i> | <i>Glu-D1a</i> |
| Фестивальная | | <i>Glu-A1b</i> | <i>Glu-B1c</i> | <i>Glu-D1d</i> |
| <i>T. dicoccum</i> K45926 | | <i>Glu-A1c</i> | <i>Glu-B1b</i> | – |
| <i>T. dicoccoides</i> | | <i>Glu-A1Td</i> | <i>Glu-B1Td</i> | – |
| <i>T. dicoccoides</i> K5199 | | <i>Glu-A1Td</i> | <i>Glu-B1Td</i> | – |

Пр и м е ч а н и я: « – » – отсутствие аллеля в локусе; *Td* – аллели *T. dicoccoides*.
N o t e s: « – » – no allele at the locus; *Td* – alleles of *T. dicoccoides*.

Полба *T. dicoccum* ($2n = 28$, AABB) обладает высокими вкусовыми и диетическими качествами, а клейковина и отдельные глиадиновые фракции запасных белков полбы содержат значительно меньше аллергенных веществ, вызывающих такое заболевание, как целиакия [13]. Образец *T. dicoccum* K45926 имеет в составе ВМГ субъединицы null, 7 + 8. Необходимо отметить, что пара субъединиц белков 7 + 8, кодируемых аллелем *Glu-B1b*, является одной из высококоранжируемых по вкладу в хлебопекарное качество пшеницы и оценивается в 3 балла по номенклатуре Рауне [8]. Линии 10 *T. dicoccum* K45926 × Рассвет и 2-7 *T. dicoccum* K45926 × Фестивальная унаследовали данную пару субъединиц от полбы. Благодаря аллелю *Glu-B1b* удалось повысить качество клейковины линии 2-7. Линии 2-7 и 1-3 комбинации *T. dicoccum* K45926 × Фестивальная отличаются только по составу локуса *Glu-B1*: *Glu-B1b* и *Glu-B1c* соответственно, при этом по качеству клейковины линия 2-7 превосходит линию 1-3 и исходный сорт пшеницы (табл. 1).

Полба дикорастущая *T. dicoccoides* ($2n = 28$, AABB) наряду с нетребовательностью к условиям произрастания характеризуется высоким содержанием белка в зерне (до 24,5 %), высоким уровнем полиморфизма для локусов *Glu-A1* и *Glu-B1*, что представляет ценность для улучшения селекционных признаков пшеницы. Исследование полиморфизма высокомолекулярных глютеинов 237 образцов *T. dicoccoides* зарубежными учеными показало, что в локусе *Glu-A1* большинства образцов (93,24 %) в активном состоянии находится только ген *1Ax*, кодирующий субъединицу *x*-типа. Однако у 16 (6,75 %) образцов обнаружены высокомолекулярные субъединицы

глютеина как x -, так и y -типа, что отличает их от культурных пшениц, у которых *1Au*-ген не экспрессируется. Высокий уровень полиморфизма обнаружен для локуса *Glu-B1* *T. dicoccoides*, содержащего как аллели, встречающиеся у различных сортов мягкой пшеницы, так и новые аллели, не характерные для *T. aestivum* [14].

Проанализированные нами образцы *T. dicoccoides* имели 4 высокомолекулярные субъединицы глютеина с Mr 115, 98, 88, 81 kDa, три из которых не характерны для мягкой пшеницы. Особый интерес представляет выявленная субъединица 1Au, которая отсутствует у культурных пшениц. Линия 13-3 *T. dicoccoides* × Фестивальная унаследовала от *T. dicoccoides* аллели по локусу *Glu-A1*. Для локуса *Glu-B1* характерны аллели исходного сорта пшеницы. Однако присутствие 1Ax и 1Au субъединиц от *T. dicoccoides* у линии 13-3 не улучшило качество клейковины, оно осталось на уровне родительского сорта Фестивальная (табл. 1). В спектре линий 15-7-1, 15-7-2, 16-5 продуктов *T. dicoccoides* не обнаружено. Для данных линий выявлены аллели, не характерные для родительского сорта пшеницы – *Glu-A1a* (линии 15-7-1, 15-7-2) и *Glu-B1b* (линия 16-5), что позволило повысить их качество клейковины по сравнению с родительским сортом (табл. 1). Линия 29 комбинации Рассвет × *T. dicoccoides* K5199 сохранила состав ВМСГ исходного сорта пшеницы, но характеризовалась более высоким качеством клейковины (I группа качества), чем сорт Рассвет (II группа качества), что можно объяснить влиянием на данный признак не только генов *Glu-1*. Известно, что в контроле вязко-эластичных свойств клейковины участвуют также гены *Glu-3*, определяющие компонентный состав низкомолекулярных глютеинов, и гены *Gli*, кодирующие спирторастворимые белки глиадины [15].

Закключение. Анализ состава высокомолекулярных субъединиц глютеина у интрогрессивных линий мягкой пшеницы и их родительских форм позволил выделить линии с аллелями локусов *Glu-1* от тетраплоидных сородичей пшеницы *T. dicoccoides* и *T. dicoccum*. Оценка важнейших критериев качества зерна пшеницы показала, что интрогрессия чужеродного генетического материала в геном мягкой пшеницы оказала положительный эффект на такие признаки, как стекловидность, содержание белка и клейковины. Установлено, что линии с аллелями локусов *Glu-A1* от *T. dicoccoides* и *Glu-B1* от *T. dicoccum* были на уровне исходного сорта пшеницы или превосходили его по качеству клейковины. В результате проведенных исследований выделены новые линии яровой мягкой пшеницы с высоким качеством зерна, которые могут использоваться для селекции данной культуры.

Список использованных источников

1. Технологические свойства зерна и муки у линий мягкой пшеницы с интрогрессией от *Aegilops speltoides* Tausch / Т. А. Пшеничникова [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – Т. 42, № 5. – С. 86–89.
2. Effects of an Lr26 translocation on grain productivity and grain protein content in spring bread wheat / S. N. Sibikeev [et al.] // Ann. Wheat Newsletter. USA. – 2009. – Vol. 55. – P. 176.
3. Characterization of HMW glutenin subunits in *Thinopyrum intermedium*, *Th. bessarabicum*, *Lophopyrum elongatum*, *Aegilops markgrafii*, and their addition lines in wheat / Z. X. Niu [et al.] // Crop Sci. – 2011. – Vol. 51, N 2. – P. 667–677. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.04.0235>
4. Analysis of dough rheological property and gluten quality characteristics in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf.) / D. Zhang [et al.] // Genet. Resour. Crop Evol. – 2016. – Vol. 63, N 4. – P. 675–683. <https://doi.org/10.1007/s10722-015-0275-x>
5. Характеристика колекційних зразків спельти (*Triticum spelta* L.) за елементами структури продуктивності та хлібопекарською якістю / В. В. Моргун [и др.] // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 2. – С. 112–119.
6. Singh, N. K. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin / N. K. Singh, K. W. Shepherd, G. B. Cornish // J. Cereal Sci. – 1991. – Vol. 14, N 3. – P. 203–208. [https://doi.org/10.1016/s0733-5210\(09\)80039-8](https://doi.org/10.1016/s0733-5210(09)80039-8)
7. Laemmli, U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 / U. K. Laemmli // Nature. – 1970. – Vol. 227, N 5259. – P. 680–685. <https://doi.org/10.1038/227680a0>
8. Payne, P. I. 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 / P. I. Payne, G. J. Lawrence // Cereal Res. Com. – 1983. – Vol. 11, N 1. – P. 29–35.
9. Levy, A. A. Increase in grain protein percentage in high-yielding common wheat breeding lines by genes from wild tetraploid wheat / A. A. Levy, M. Feldman // Euphytica. – 1987. – Vol. 36, N 2. – P. 353–359. <https://doi.org/10.1007/bf00041478>
10. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid Langdon durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene *Gpc-B1* / M. A. Kade [et al.] // Plant Breeding. – 2005. – Vol. 124, N 4. – P. 343–349. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01110.x>

11. Картирование локусов количественных признаков (QTL), ассоциированных с показателями качества зерна мягкой пшеницы, выращенного в различных условиях среды / Т. А. Пшеничникова [и др.] // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 1. – С. 90–101.
12. One hundred years of grain omics: identifying the glutes that feed the world / M. Ribeiro [et al.] // Proteome Res. – 2013. – Vol. 12, N 11. – P. 4702–4716. <https://doi.org/10.1021/pr400663t>
13. Environmental factors of celiac disease: cytotoxicity of hulled wheat species *T. monococcum*, *T. turgidum* L. ssp. *dicoccum* and *T. aestivum* ssp. *spelta* / O. Vincentini [et al.] // J. Gastroenterol. Hepatol. – 2007. – Vol. 22, N 11. – P. 1816–1822. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1746.2006.04680.x>
14. Margiotta, B. Polymorphism of high Mr glutenin subunits in wild emmer *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides*: chromatographic, electrophoretic separation and PCR analysis of their encoding genes / B. Margiotta, G. Colaprico, M. Urbano // Genet. Resour. Crop Evol. – 2014. – Vol. 61, N 2. – P. 331–343. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0037-6>
15. Wheat seed storage proteins: advances in molecular genetics, diversity and breeding applications / A. Rasheed [et al.] // J. Cereal Sci. – 2014. – Vol. 60, N 1. – P. 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2014.01.020>

References

1. Pshenichnikova T. A., Ermakova M. F., Chistyakova A. K., Shchukina L. V., Lapochkina I. O. Technological properties of grain and flour in soft wheat lines with introgression from *Aegilops speltoides* Tausch. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*, 2007, vol. 42, no. 5, pp. 86–89 (in Russian).
2. Sibikeev S. N., Krupnova O. V., Voronina S. A., Krupnov V. A., Druzhin A. E. Effects of an Lr26 translocation on grain productivity and grain protein content in spring bread wheat. *Annual Wheat Newsletter. USA*, 2009, vol. 55, pp. 176.
3. Niu Z. X., Klindworth R., Wang R. R.-C., Jauhar P. P., Larkin P. J., Xu S. S. Characterization of HMW glutenin subunits in *Thinopyrum intermedium*, *Th. bessarabicum*, *Lophopyrum elongatum*, *Aegilops markgrafii*, and their addition lines in wheat. *Crop Science*, 2011, vol. 51, no. 2, pp. 667–677. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.04.0235>
4. Zhang D., Yuan Y., Su Y., Li S. Analysis of dough rheological property and gluten quality characteristics in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2016, vol. 63, no. 4, pp. 675–683. <https://doi.org/10.1007/s10722-015-0275-x>
5. Morgun V. V., Sichkar S. M., Pochinok V. M., Ninieva A. K., Chugunkova T. V. Characterization of spelt collection samples (*Triticum spelta* L.) by elements of plant productivity structure and baking quality. *Fiziologiya rasteniy i genetika = Plant Physiology and Genetics*, 2016, vol. 48, no 2, pp. 112–119 (in Ukrainian).
6. Singh N. K., Shepherd K. W., Cornish G. B. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *Journal of Cereal Science*, 1991, vol. 14, no. 3, pp. 203–208. [https://doi.org/10.1016/s0733-5210\(09\)80039-8](https://doi.org/10.1016/s0733-5210(09)80039-8)
7. Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 1970, vol. 227, no. 5259, pp. 680–685. <https://doi.org/10.1038/227680a0>
8. 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 Communication*, 1983, vol. 11, no. 1, pp. 29–35.
9. Levy A. A., Feldman M. Increase in grain protein percentage in high-yielding common wheat breeding lines by genes from wild tetraploid wheat. *Euphytica*, 1987, vol. 36, no. 2, pp. 353–359. <https://doi.org/10.1007/bf00041478>
10. Kade M. A., Barneix J., Olmos S., Dubcovsky J. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid Langdon durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene *Gpc-B1*. *Plant Breeding*, 2005, vol. 124, no. 4, pp. 343–349. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01110.x>
11. Pshenichnikova T. A., Ermakova M. F., Chistyakova A. K., Shchukina L. V., Berezovskaya E. V., Lochwasser U., Röder M., Börner A. Mapping of the quantitative trait loci (QTL) associated with grain quality characteristics of the bread wheat grown under different environmental conditions. *Russian Journal of Genetics*, 2008, vol. 44, no. 1, pp. 74–84. <https://doi.org/10.1134/s1022795408010109>
12. Ribeiro M., Nunes-Miranda J. D., Branlard G., Carrillo J. M., Rodriguez-Quijano M., Igrejas G. One hundred years of grain omics: identifying the glutes that feed the world. *Journal of Proteome Research*, 2013, vol. 12, no. 11, pp. 4702–4716. <https://doi.org/10.1021/pr400663t>
13. Vincentini O., Maialetti F., Gazza L., Silano M., Dessì M., De Vincenzi M., Pogna N. E. Environmental factors of celiac disease: cytotoxicity of hulled wheat species *T. monococcum*, *T. turgidum* L. ssp. *dicoccum* and *T. aestivum* ssp. *spelta*. *Journal of Gastroenterology and Hepatology*, 2007, vol. 22, no. 11, pp. 1816–1822. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1746.2006.04680.x>
14. Margiotta B., Colaprico G., Urbano M. Polymorphism of high Mr glutenin subunits in wild emmer *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides*: chromatographic, electrophoretic separation and PCR analysis of their encoding genes. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2014, vol. 61, no. 2, pp. 331–343. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0037-6>
15. Rasheed A., Xia X., Yan Yu., Appels R., Mahmood T., He Z. Wheat seed storage proteins: advances in molecular genetics, diversity and breeding applications. *Journal of Cereal Science*, 2014, vol. 60, no. 1, pp. 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2014.01.020>

Информация об авторах

Орловская Ольга Александровна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Orlovskaya@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>.

Вакула Светлана Ивановна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: s.vacula@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>.

Хотылева Любовь Владимировна – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: L.Khotyleva@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>.

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, главный ученый секретарь. Национальная академия наук Беларуси (пр. Независимости, 66, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>.

Information about the authors

Orlovskaya Olga Alexandrovna – Ph. D. (Biology), Leading researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Academicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: O.Orlovskaya@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>.

Vakula Svetlana Ivanovna – Ph. D. (Biology). Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Academicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: s.vacula@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>.

Khotyleva Lubov Vladimirovna – Academician, D. Sc. (Biology), Professor. Chief researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Academicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: L.Khotyleva@igc.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>.

Kilchevsky Alexander Vladimirovich – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Chief scientific secretary. National Academy of Sciences of Belarus (66, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>.