

БИОЛОГИЯ**BIOLOGY**

УДК 577.21:631.524.86:632.4:633.111

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-5-572-577>

Поступило в редакцию 22.05.2019

Received 22.05.2019

Т. В. Долматович¹, А. А. Булойчик¹, В. А. Лемеш¹, В. Н. Буштевич², академик С. И. Гриб²¹Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь²Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию, Жодино, Республика Беларусь**АЛЛЕЛЬНЫЙ СОСТАВ ГЕНОВ ПУРОИНДОЛИНОВ
У СОРТОВ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

Аннотация. Проведен скрининг 27 сортов мягкой яровой пшеницы, внесенных в Государственный реестр сортов Республики Беларусь на 2019 год на присутствие аллелей генов пуриноидинов *Pina-D1* (*Pina-D1a* и *Pina-D1b*) и *Pinb-D1* (*Pinb-D1a*, *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*) с помощью аллель-специфических маркеров. В результате проведенных исследований показано, что практически все изученные сорта яровой пшеницы являются твердозерными, так как в их генотипе выявлены мутантные аллели: *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*. Исключение составили белорусские сорта пшеницы Мадонна и Сабина, которые оказались носителями аллелей дикого типа *Pina-D1a* и *Pinb-D1a*. В сортах яровой пшеницы Дарья (Беларусь), Ласка (Беларусь), Любава (Беларусь), Славянка (Беларусь, Россия), Triso (Германия), Sorbas (Германия), Korynta (Польша), Verbena (Польша), Venera (Сербия), Septima (Чехия) идентифицирован мутантный аллель *Pinb-D1b*. Носителями аллеля *Pinb-D1c* являются сорта: Ростань (Беларусь), Рассвет (Беларусь), Тома (Беларусь), Василиса (Беларусь), Монета (Беларусь), Награда (Беларусь), Сударыня (Беларусь), Ладья (Беларусь, Россия), Quattro (Германия), Kvintus (Германия), Koksa (Польша), Mandaryna (Польша), Serenada (Польша), Korynta (Польша), Verbena (Польша) и Canuck (Франция). Фрагменты амплификации, характерные для мутантного аллеля *Pinb-D1d* присутствовали у сорта пшеницы Эврика (Беларусь). Сорта мягкой яровой пшеницы с идентифицированными аллелями генов пуриноидинов *Pina-D1* и *Pinb-D1* могут служить исходным материалом при целенаправленном формировании генотипа сорта с заданными значениями твердости и мягкости эндосперма, а также использоваться в качестве положительного контроля при проведении молекулярно-генетических исследований.

Ключевые слова: яровая пшеница, гены пуриноидинов, аллель-специфические маркеры**Для цитирования:** Аллельный состав генов пуриноидинов у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Т. В. Долматович [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2019. – Т. 63, № 5. – С. 572–577. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-5-572-577>**Tatsiana V. Dolmatovich¹, Andrei A. Buloichik¹, Valentina A. Lemesh¹, Victor N. Bushtevich²,
Academician Stanislav I. Grib²**¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus²Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, Zhodino, Republic of Belarus**ALLELIC COMPOSITION OF PURIINDOLINE GENES IN SOFT SPRING WHEAT VARIETIES
(*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

Abstract. Screening of 27 varieties of soft spring wheat, included in the State register of varieties of the Republic of Belarus for 2019 for the presence of alleles of genes of puroindolines *Pina-D1* (*Pina-D1a* and *Pina-D1b*) and *Pinb-D1* (*Pinb-D1a*, *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*) was carried out using allele-specific markers. As a result of the research made, it is shown that almost all studied varieties of spring wheat are solid-grained, since their genotype revealed mutant alleles: *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*. The exception was the Belarusian varieties of wheat Madonna and Sabina that were the carriers of alleles of wild type *Pina-D1a* and *Pinb-D1a*. In the varieties of spring wheat Darja (Belarus), Laska (Belarus), Lubava (Belarus), Slavyanka (Belarus, Russia), Triso (Germany), Sorbas (Germany), Korynta (Poland), Verbena (Poland), Venera (Serbia), Septima (Czech Republic) identified the mutant allele *Pinb-D1b*. The carriers of the allele *Pinb-D1c* are the varieties Rostan (Belarus), Rassvet (Belarus), Toma (Belarus), Vasilisa (Belarus), Moneta (Belarus), Nagrada (Belarus), Sudaryna (Belarus), Ladja (Belarus, Russia), Quattro (Germany), Kvintus (Germany), Koksa (Poland), Mandaryna (Poland), Serenada (Poland), Korynta (Poland), Verbena (Poland) and Canuck (France). Amplification fragments characteristic of the mutant allele *Pinb-D1d* were present in

the wheat variety Eureka (Belarus). Varieties of soft spring wheat with the identified alleles of the puroindoline genes *Pina-D1* and *Pinb-D1* can serve as a starting material for a purposeful formation of the genotype of the variety with specified values of endosperm hardness and softness of the endosperm, and it can also be used as a positive control in molecular genetic studies.

Keywords: spring wheat, puroindoline genes, allele-specific markers

For citation: Dolmatovich T. V., Bulovichik A. A., Lemesh V. A., Bushtevich V. N., Grib S. I. Allelic composition of puroindoline genes in soft spring wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2019, vol. 63, no. 5, pp. 572–577 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-5-572-577>

Введение. Одним из важных показателей мукомольных свойств пшеницы является характеристика текстуры эндосперма. В ряде стран (Канада, Австралия, США) существует разделение пшениц на твердозерные (hard) и мягкозерные (soft). Твердозерность отражает особенности измельчения зерна и связана со структурой и прочностью эндосперма. Эндосперм твердозерных сортов раскалывается на крупные частицы – фрагменты белкового матрикса с плотно встроенными крахмальными гранулами, многие из которых разрушаются по линии раскола, поэтому мука получается крупитчатой. При измельчении мягкозерной пшеницы разрушение эндосперма происходит непосредственно по внутреннему содержимому клеток, поэтому мука заметно тоньше, содержит большое количество свободных частиц белкового матрикса и отдельных крахмальных гранул [1]. Разница в структуре муки определяет ее поведение при замесе теста. Из-за доступности большего количества углеводов в качестве субстрата для дрожжей мука из зерна сортов мягкой пшеницы с твердым эндоспермом предпочтительна для выпечки дрожжевого хлеба и производства макаронных изделий. Мука мягкозерных сортов востребована при изготовлении кондитерских изделий, таких как печенье, крекеры, пирожные, кексы, торты, вафли.

Твердозерность контролируется локусом *Ha* (Hardness), картированным в коротком плече хромосомы 5D [2]. Он содержит в своем составе гены *Pina-D1* и *Pinb-D1*, кодирующие белки-пуриноидины и ген *GSPI* (grain softness protein family), кодирующий белок мягкозерности. Аллельный состав генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* определяет свойства твердозерности или мягкозерности сортов пшеницы. В случае присутствия в обоих генах аллелей дикого типа *Pina-D1a* и *Pinb-D1a* пшеница является мягкозерной, если один из этих генов является мутантным – пшеница относится к твердозерной.

В настоящее время у мягкой пшеницы выявлено 9 мутантных аллелей гена *Pina*, контролирующего синтез белка PINA, и 17 аллелей гена *Pinb*, отвечающего за синтез белка PINB [2]. Первая из идентифицированных спонтанных мутаций, связанных с твердой текстурой эндосперма (аллель *Pinb-D1b*), связана с изменением аминокислотной последовательности в PINB (замена гуанина на аденин в первой позиции триплетного кодона для глицина, что приводит к замещению этого аминокислотного остатка серином в позиции 46) [3]. Вторая (*Pina-D1b*), также контролирующая проявление этого признака, изменяла PINA: мутация оказалась нуль-аллелем, при наличии которого не обнаруживался ни белок, ни его иРНК [4]. Затем были выявлены различные точечные мутации в гене *Pinb-D1*, влияющие на синтез пуриноидинов и текстуру эндосперма [5].

Среди культурных растений, представляющих подсемейство Настоящие злаки (*Pooideae*), пуриноидины отсутствуют у риса, сорго, кукурузы и содержатся в семенах разных видов пшеницы, эгилопса, овса, ячменя, ржи и тритикале [6]. Обнаружены у всех диплоидных видов пшеницы, но не идентифицированы у тетраплоидных (вероятно, вследствие утраты в процессе эволюции). Гексаплоидные пшеницы получили функционально активные аллели, контролирующие эти белки, от *Aegilops tauschii* Coss. – донора генома D.

Цель работы – изучение аллельного состава генов *Pina-D1* и *Pinb-D1* у сортов мягкой яровой пшеницы, районированных на территории Республики Беларусь, с помощью аллель-специфических маркеров.

Материалы и методы исследования. Материалом исследования служили 27 сортов мягкой яровой пшеницы, внесенные в Государственный реестр сортов Республики Беларусь на 2019 г. ДНК выделяли из 10 индивидуальных растений 5–7-дневных проростков пшеницы для каждого сорта согласно методике, описанной J. Plaschke [7]. Изучение аллелей *Pina-D1a* и *Pina-D1b* в сортах яровой пшеницы проводили с помощью STS маркеров: *Pina-STS1* (Pin-F1a/Pina-R1a/Pina-R2a), *Pina-STS2* (Pin-F1a/Pina-R1a/Pina-R2b), *Pina-STS3* (Pin-F1a/Pina-R1b/Pina-R2a), *Pina-STS4* (Pin-F1a/Pina-R1b/Pina-R2b) [8]. Для идентификации аллелей *Pinb-D1a*, *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*

использовали локус-специфические и аллель-специфические SNP маркеры согласно методу, разработанному X-Q. Huang и A. Blure-Babel [8]. Полученные фрагменты амплификации анализировали в 2 %-ном агарозном геле в трис-боратном буфере. Гели документировали с помощью фотографирования после окрашивания этидиум бромидом. В качестве маркера молекулярного веса использовали GeneRuler™ 100bp DNA Ladder (Thermo Scientific).

Результаты и их обсуждение. Изучение аллельного состава гена *Pina-D1* в сортах яровой пшеницы проводили с помощью кодоминантных маркеров: Pina-STS1, Pina-STS2, Pina-STS3, Pina-STS4. В результате реакции амплификации синтезировались фрагменты длиной 922 п. н. (Pina-STS1), 1033 п. н. (Pina-STS2), 922 п. н. (Pina-STS3) и 1033 п. н. (Pina-STS4), указывающие на присутствие у всех изученных сортов пшеницы аллеля *Pina-D1a* (таблица).

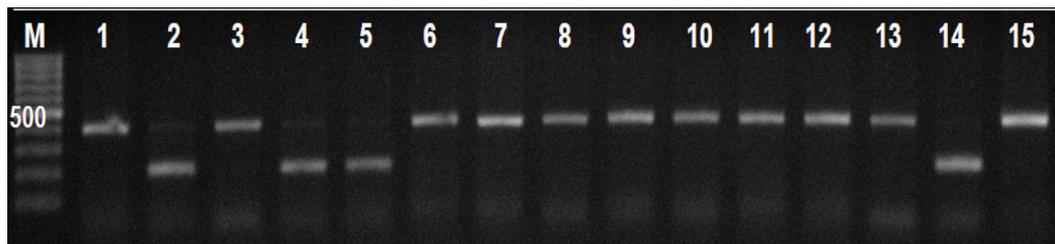
Идентификация аллелей генов пуриноидинов *Pina-D1* и *Pinb-D1* в сортах мягкой яровой пшеницы, внесенных в Государственный реестр сортов Республики Беларусь в 2019 г.

Identification of gene alleles of *Pina-D1* and *Pinb-D1* puroindolines in varieties of spring wheat, registered in the State Register of Varieties of the Republic of Belarus in 2019

Название сорта Variety name	Происхождение Genesis	<i>Pina-D1</i>		<i>Pinb-D1</i>			
		аллель <i>Pina-D1a</i>	аллель <i>Pina-D1b</i>	аллель <i>Pinb-D1a</i>	аллель <i>Pinb-D1b</i>	аллель <i>Pinb-D1c</i>	аллель <i>Pinb-D1d</i>
Ростань	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Quattro	Германия	+	–	–	–	+	–
Дарья	Беларусь	+	–	–	+	–	–
Triso	Германия	+	–	–	+	–	–
Рассвет	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Koksa	Польша	+	–	–	–	+	–
Тома	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Korynta	Польша	+	–	+	+	+	–
Сабина	Беларусь	+	–	+	–	–	–
Василиса	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Venera	Сербия	+	–	–	+	–	–
Ласка	Беларусь	+	–	–	+	–	–
Любава	Беларусь	+	–	–	+	–	–
Verbena	Польша	+	–	+	+	+	–
Сударыня	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Septima	Чехия	+	–	–	+	–	–
Canuck	Франция	+	–	–	–	+	–
Kvintus	Германия	+	–	–	–	+	–
Mandaryna	Польша	+	–	–	–	+	–
Славянка	Беларусь, Россия	+	–	–	+	–	–
Монета	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Sorbas	Германия	+	–	–	+	–	–
Мадонна	Беларусь	+	–	+	–	–	–
Награда	Беларусь	+	–	–	–	+	–
Serenada	Польша	+	–	–	–	+	–
Ладья	Беларусь, Россия	+	–	–	–	+	–
Эврика	Беларусь	+	–	–	–	–	+

Идентификацию аллельных вариантов *Pinb-D1a*, *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d* гена *Pinb-D1* проводили с помощью локус- и аллель-специфических SNP маркеров [8]. Для изучения аллеля *Pinb-D1b* использовали две комбинации праймеров: Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-R1a и Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-F1a. В результате ПЦР с Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-R1a у мягкозерных сортообразцов пшеницы (аллель *Pinb-D1a*) синтезировался фрагмент амплификации длиной 423 п. н., а у твердозерных сортообразцов пшеницы (аллель *Pinb-D1b*) – 226 п. н. (232 п. н. для Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-F1a). Фрагмент амплификации, характерный для мутантного аллеля *Pinb-D1b*, длиной 226 п. н. (232 п. н.) присутствовал у сортов яровой пшеницы: Дарья, Ласка, Любава (Беларусь), Славянка (Беларусь, Россия), Triso, Sorbas (Германия), Korynta, Verbena (Польша), Venera (Сербия), Septima (Чехия) (таблица, рисунок).

Анализ сортов яровой пшеницы на присутствие аллеля *Pinb-D1c* проводили с комбинацией праймеров: Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1c-R1a и Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1c-R1b. В результате ПЦР с Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1c-R1b у мягкозерных сортообразцов пшеницы синтезировался фраг-



Результаты разделения методом электрофореза продуктов амплификации в 2 %-ном агарозном геле с праймерами Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-R1a к аллелю *Pinb-D1b*: М – маркер молекулярного веса (100bp DNA Ladder), сорта яровой пшеницы: 1 – Ростань, 2 – Дарья, 3 – Рассвет, 4 – Septima, 5 – Славянка, 6 – Мадонна, 7 – Василиса, 8 – Canuck, 9 – Kvintus, 10 – Koksa, 11 – Тома, 12 – Сабина, 13 – Награда, 14 – Sorbas, 15 – Эврика

Results of separation by electrophoresis of amplification products in 2 % agarose gel with primers Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1b-R1a to the *Pinb-D1b* allele: M – molecular weight marker (100bp DNA Ladder), spring wheat varieties: 1 – Rostan, 2 – Daria, 3 – Rasvet, 4 – Septima, 5 – Slavyanka, 6 – Madonna, 7 – Vasilisa, 8 – Canuck, 9 – Kvintus, 10 – Koksa, 11 – Toma, 12 – Sabina, 13 – Nagrada, 14 – Sorbas, 15 – Eureka

мент амплификации длиной 269 п. н., у твердозерных сортов пшеницы (аллель *Pinb-D1c*) – 423 п. н. Фрагмент амплификации, характерный для мутантного аллеля *Pinb-D1c*, длиной 423 п. н. (269 п. н.) присутствовал у сортов яровой пшеницы: Ростань, Рассвет, Тома, Василиса, Монета, Награда, Сударыня (Беларусь), Ладья (Беларусь, Россия), Quattro, Kvintus (Германия), Koksa, Mandaryna, Serenada, Korynta, Verbena (Польша) и Canuck (Франция). Сорта Korynta и Verbena (Польша) оказались гетерогенными и представлены смесью мягкозерных и твердозерных растений с аллелями: *Pinb-D1a*, *Pinb-D1b* и *Pinb-D1c*.

Изучение аллеля *Pinb-D1d* проводили с помощью сочетания локус- и аллель-специфических праймеров: Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1d-F1b и Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1d-F1a. В результате ПЦР у мягкозерных сортообразцов пшеницы амплифицировался фрагмент длиной 423 п. н. (236 п. н. с комбинацией праймеров Pinb-F1/Pinb-R1/Pinb-D1d-F1a), а у твердозерных сортообразцов пшеницы, носителей аллеля *Pinb-D1d*, – 237 п. н. (423 п. н.) Фрагменты амплификации, характерные для мутантного аллеля *Pinb-D1d*, присутствовали у сорта пшеницы Эврика (Беларусь).

В результате проведенного ПЦР анализа локусов *Pina-D1* и *Pinb-D1* мягкозерными (одновременно присутствуют аллели *Pina-D1a* и *Pinb-D1a*) оказались сорта пшеницы: Мадонна и Сабина (Беларусь).

Наиболее часто встречающимися генотипами среди изученных нами сортов пшеницы были *Pina-D1a/Pinb-D1b* и *Pina-D1a/Pinb-D1c*. В основном это сорта белорусской, польской и немецкой селекции. Так, из 27 изученных сортов 14 являлись носителями аллеля *Pinb-D1c*, а 8 – аллеля *Pinb-D1b*. Аллель твердозерности *Pina-D1b* не выявлен у исследованных нами сортов пшеницы.

В [9] проанализировано 267 сортов и селекционных линий из Китая, СИММУТ (Международный центр улучшения кукурузы и пшеницы), России и Украины на присутствие аллелей генов пуриноидинов *Pina-D1* и *Pinb-D1*. В результате показано, что наибольший процент мягкозерных сортов с генотипом *Pina-D1a/Pinb-D1a* были китайской селекции. По мнению авторов, высокая частота встречаемости мягкозерной пшеницы китайского происхождения – результат того, что селекция на улучшение хлебопекарных качеств до 1990-х годов не велась. Китайская мягкая пшеница характеризовалась также высокой частотой встречаемости аллеля *Pinb-D1b* и присутствием редких генотипов *Pina-D1l/Pinb-D1a*, *Pina-D1n/Pinb-D1a*, *Pina-D1r/Pinb-D1a*, *Pina-D1s/Pinb-D1a*, *Pina-D1u/Pinb-D1a*, *Pina-D1a/Pinb-D1p*, *Pina-D1a/Pinb-D1q*, *Pina-D1a/Pinb-D1t*, *Pina-null/Pinb-null*, которые не выявлялись в других выборках. В сортах из Украины и России чаще встречались аллели *Pinb-D1b* [9]. Носителями аллеля твердозерности *Pina-D1b* были в основном сорта из СИММУТ. У североевропейских сортов наиболее часто представлен мутантный аллель *Pinb-D1c*, в то время как в других выборках он или не выявляется, или встречается с низкой частотой. По данным [10] при изучении генов пуриноидинов *Pina-D1* и *Pinb-D1* в сортах из Ирана чаще всего присутствует генотип *Pina-D1a/Pinb-D1a* и реже генотипы *Pina-D1b/Pinb-D1a*, *Pina-D1a/Pinb-D1d*, *Pina-D1b/Pinb-D1d*. В сортах пшеницы из Чили наиболее часто встречаются генотипы *Pina-D1a/Pinb-D1a*, *Pina-D1b/Pinb-D1a* и *Pina-D1a/Pinb-D1b*.

В [11] изучен физический показатель твердости зерна сортов и линий озимой мягкой пшеницы и сопоставлен с данными ПЦР-анализа аллельного состава пуриноиндолиновых генов. Установлено, что у мягкозерных сортов-носителей аллелей *Pina-D1a* и *Pinb-D1a* физический показатель твердости зерна находился в пределах 20–39 ед., т. е. был типичным для мягкозерных пшениц. У сортов с генотипом *Pina-D1a/Pinb-D1b* диапазон твердозерности зерна составил 51–85 ед. У сорта Цыганка с генотипом *Pina-D1a/Pinb-D1c* показатель твердозерности был 88,9 ед. Авторами показано, что распределение сортов между группами «твердозерные» и «мягкозерные» действительно определялось полиморфизмом в локусах, кодирующих пуриноиндолины, а широкий диапазон показателя твердозерности внутри групп вызвал предположение о наличии минорных генов, которые совместным действием «растягивают» диапазон изменчивости в пределах групп «мягкозерные» и «твердозерные». Также были выявлены различия по уровню твердозерности между сортами, выведенными в различных селекционных центрах Украины.

По данным [11] при изучении физического показателя твердости зерна у сортов носителей аллелей генов пуриноиндолинов *Pina-D1* и *Pinb-D1*, показано, что генотипы *Pina-null/Pinb-null* характеризовались очень высокой степенью твердости, соизмеримой с показателем зерна тетраплоидной твердой пшеницы. Сорта с генотипом *Pina-D1b/Pinb-D1a* обладали большим показателем твердости эндосперма, чем сорта с генотипом *Pina-D1a/Pinb-D1b*.

Сорта мягкой яровой пшеницы с идентифицированными аллелями генов пуриноиндолинов *Pina-D1* и *Pinb-D1* могут служить исходным материалом при целенаправленном формировании генотипа сорта с заданными значениями твердости и мягкости эндосперма, а также использоваться в качестве положительного контроля при проведении молекулярно-генетических исследований.

Заключение. В результате проведенного скрининга 27 сортов мягкой яровой пшеницы, внесенных в Государственный реестр сортов Республики Беларусь на 2019 г., показано, что большинство изученных сортов яровой мягкой пшеницы, районированных на территории Республики Беларусь, относятся к твердозерным, так как в их генотипе выявлены мутантные аллели: *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c* и *Pinb-D1d*. Исключение составили сорта пшеницы Мадонна и Сабина (Беларусь), которые оказались носителями аллелей дикого типа *Pina-D1a* и *Pinb-D1a*. В сортах яровой пшеницы Дарья, Ласка, Любава (Беларусь), Славянка (Беларусь, Россия), Triso, Sorbas (Германия), Korynta, Verbena (Польша), Venera (Сербия), Septima (Чехия) идентифицирован мутантный аллель *Pinb-D1b*. Носителями аллеля *Pinb-D1c* являются сорта Ростань, Рассвет, Тома, Василиса, Монета, Награда, Сударыня (Беларусь), Ладья (Беларусь, Россия), Quattro, Kvintus (Германия), Koksa, Mandaryna, Serenada, Korynta, Verbena (Польша) и Canuck (Франция). Фрагменты амплификации, характерные для мутантного аллеля *Pinb-D1d*, присутствовали у сорта пшеницы Эврика (Беларусь).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках мероприятия 85 «Разработать биотехнологию селекции мягкой яровой пшеницы и создать высокопродуктивный сорт на основе молекулярного тестирования генов хозяйственно ценных признаков» подпрограммы 1 «Инновационные биотехнологии–2020» ГП «Наукоёмкие технологии и техника» на 2016–2020 годы.

Conflict of interests. The authors declare no conflict of interests.

Acknowledgement. The study was made within the framework of the program 85 “To develop the biotechnology of selection of soft spring wheat and to create a high-productive variety on the basis of the molecular testing of genes of economically valuable attributes” of Subprogram 1 “Innovation biotechnologies–2020” of the State Program “High technologies and engineering” during the period of 2016–2020.

Список использованных источников

1. Беркутова, Н. С. Технологические свойства пшеницы и качество продуктов ее переработки / Н. С. Беркутова, И. А. Швецова. – М., 1984. – 223 с.
2. Catalogue of gene symbols for wheat [Electronic resource]. – Mode of access: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>. – Date of access: 21.04.2019.
3. Giroux, J. A glycine to serine change in puroindoline b is associated with wheat grain hardness and low levels of starch-surface friabilin / J. Giroux, C. F. Morris // *Theor. Appl. Genet.* – 1997. – Vol. 95, N 5–6. – P. 857–864. <https://doi.org/10.1007/s001220050636>
4. Giroux, J. Wheat grain hardness results from highly conserved mutations in the friabilin components puroindoline a and b / J. Giroux, C. F. Morris // *PNAS USA.* – 1998. – Vol. 95, N 11. – P. 6262–6266. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.11.6262>
5. Bhave, M. Molecular genetics of puroindolines and related genes: allelic diversity in wheat and other grasses / M. Bhave, C. F. Morris // *Plant Mol. Biol.* – 2008. – Vol. 66, N 3. – P. 205–219. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9263-7>
6. Puroindolin genes are highly conserved in diploid ancestor wheats and related species but absent in tetraploid *Triticum species* / M. F. Gautier [et al.] // *Plant Sci.* – 2000. – Vol. 153, N 1. – P. 81–91. [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(99\)00258-7](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(99)00258-7)
7. RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye / J. Plaschke [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 1993. – Vol. 85, N 8. – P. 1049–1054. <https://doi.org/10.1007/bf00215046>

8. Huang, X.-Q. Development of simple and co-dominant PCR markers to genotype puroindoline *a* and *b* alleles for grain hardness in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / X.-Q. Huang, A. Brûlé-Babel // *J. Cereal Sci.* – 2011. – Vol. 53, N 3. – P. 277–284. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.01.008>
9. Distribution of puroindoline alleles in bread wheat cultivars of the Yellow and Huai valley of China and discovery of a novel puroindoline *a* allele without PINA protein / F. Chen [et al.] // *Mol. Breeding* – 2012. – Vol. 29, N 2. – P. 371–378. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9553-2>
10. Phenotypic effects of alleles of the common wheat puroindoline genes / S. V. Chebotar [et al.] // *Cytology and Genetics*. – 2012. – Vol. 46, N 4. – P. 202–209. <https://doi.org/10.3103/s0095452712040056>
11. Chen, F. Discovery, distribution and diversity of Puroindoline-D1 genes in bread wheat from five countries (*Triticum aestivum* L.) / F. Chen, H. Li, D. Cui // *BMC Plant Biology*. – 2013. – Vol. 13, N 1. – P. 125–137. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-125>

References

1. Berkutova N. S., Shvecova I. A. *Technological properties of wheat and the quality of its products*. Moscow, 1984. 223 p.
2. Catalogue of gene symbols for wheat. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp> (accessed 21 April 2019).
3. Giroux J., Morris C. F. A glycine to serine change in puroindoline *b* is associated with wheat grain hardness and low levels of starch-surface friabilin. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, vol. 95, no. 5–6, pp. 857–864. <https://doi.org/10.1007/s001220050636>
4. Giroux J., Morris C. F. Wheat grain hardness results from highly conserved mutations in the friabilin components puroindoline *a* and *b*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, vol. 95, no. 11, pp. 6262–6266. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.11.6262>
5. Bhave M., Morris C. F. Molecular genetics of puroindolines and related genes: allelic diversity in wheat and other grasses. *Plant Molecular Biology*, 2008, vol. 66, no. 3, pp. 205–219. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9263-7>
6. Gautier M. F., Cosson P., Guirao A., Alary R., Joudrier P. Puroindolin genes are highly conserved in diploid ancestor wheats and related species but absent in tetraploid *Triticum species*. *Plant Science*, 2000, vol. 153, no. 1, pp. 81–91. [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(99\)00258-7](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(99)00258-7)
7. Plaschke J., Börner A., Xie D. X., Koebner R. M. D., Schlegel R., Gale M. D. RFLP-mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, vol. 85, no. 8, pp. 1049–1054. <https://doi.org/10.1007/bf00215046>
8. Huang X.-Q., Brûlé-Babel A. Development of simple and co-dominant PCR markers to genotype puroindoline *a* and *b* alleles for grain hardness in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Cereal Science*, 2011, vol. 53, no. 3, pp. 277–284. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.01.008>
9. Chen F., Zhang F. Y., Xia X.-C., Dong Z.-D., Cui D.-Q. Distribution of puroindoline alleles in bread wheat cultivars of the Yellow and Huai valley of China and discovery of a novel puroindoline *a* allele without PINA protein. *Molecular Breeding*, 2012, vol. 29, no. 2, pp. 371–378. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9553-2>
10. Chebotar S. V., Kurakina K. O., Khokhlov O. M., Chebotar G. O., Sivolap Yu. M. Phenotypic effects of alleles of the common wheat puroindoline genes. *Cytology and Genetics*, 2012, vol. 46, no. 4, pp. 202–209. <https://doi.org/10.3103/s0095452712040056>
11. Chen F., Li H., Cui D. Discovery, distribution and diversity of Puroindoline-D1 genes in bread wheat from five countries (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 2013, vol. 13, no. 1, pp. 125–137. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-125>

Информация об авторах

Долматович Татьяна Владимировна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: T.Dolmatovich@igc.by.

Булойчик Андрей Александрович – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: A.Buloichik@igc.by.

Лемеш Валентина Александровна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: v.lemesh@igc.by.

Буштевич Виктор Николаевич – канд. с.-х. наук, доцент, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Минская обл., Республика Беларусь). E-mail: triticale@tut.by.

Гриб Станислав Иванович – академик, д-р с.-х. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Минская обл., Республика Беларусь). E-mail: triticale@tut.by.

Information about the authors

Dolmatovich Tatsiana Vladimirovna – Ph. D. (Biology), Leading researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: T.Dolmatovich@igc.by.

Buloichik Andrei Aleksandrovich – Ph. D. (Biology), Leading researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: A.Buloichik@igc.by.

Lemesh Valentina Aleksandrovna – Ph. D. (Biology), Assistant professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: v.lemesh@igc.by.

Bushtevich Vitar Nikolaevich – Ph. D. (Agrarian), Assistant professor, Head of the Laboratory. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiryazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: triticale@tut.by.

Grib Stanislav Ivanovich – Academician, D. Sc. (Agrarian), Professor, Chief researcher. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiryazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: triticale@tut.by.