

# ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья  
УДК 575.73:633.11  
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-152-160



## Состав высокомолекулярных субъединиц глютеина и качество клейковины у линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом

О. А. Орловская<sup>1</sup>, С. И. Вакула<sup>2</sup>, Л. В. Хотылева<sup>1</sup>, А. В. Кильчевский<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

<sup>2</sup> Белорусский государственный технологический университет, Минск, Беларусь

Автор, ответственный за переписку: Ольга Александровна Орловская, O.Orlovskaya@igc.by

**Актуальность.** Высокомолекулярные субъединицы глютеина (ВМСГ) вносят наибольший вклад в формирование хлебопекарных свойств мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). У сородичей пшеницы полиморфизм запасных белков глютеинов значительно больше, чем у культивируемых сортов. Цель работы – идентификация состава высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценка качества клейковины у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала.

**Материалы и методы.** Исследовали родительские сорта яровой мягкой пшеницы, образцы тетраплоидных и гексаплоидных видов рода *Triticum* L., а также 19 интрогрессивных линий, полученных с их участием. Разделение глютеинов проводили посредством электрофореза в полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия и идентифицировали ВМСГ по номенклатурной системе P. I. Raunе. Качество клейковины определяли в соответствии с ГОСТ 13586.1-68 (вегетационные периоды 2017–2019, 2021–2022 гг.). Статистическую обработку выполняли в программных пакетах Statistica 10.0 и MS Excel.

**Результаты и заключение.** У изученных образцов *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., *T. spelta* L. и *T. kiharae* Dorof. et Migusch. выявлены нехарактерные для сортов *T. aestivum* ВМСГ, которые представляют интерес для расширения генофонда пшеницы. У 10 из 19 интрогрессивных линий обнаружены ВМСГ родственных видов. В среднем за пятилетний период наблюдений по качеству клейковины сородичи пшеницы значимо превосходят сорта мягкой пшеницы, а интрогрессивные линии существенно не отличаются от родительских генотипов. Линии с высокими реологическими свойствами клейковины, как правило, имеют в составе глютеинов высокомолекулярные субъединицы родственных видов.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum* L., сородичи пшеницы, интрогрессивные линии мягкой пшеницы, SDS-PAGE, локусы *Glu-1*, качество зерна

**Благодарности:** работа выполнена в рамках проекта 2.1.2 Государственной программы научных исследований «Биотехнологии-2» (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Для цитирования:** Орловская О.А., Вакула С.И., Хотылева Л.В., Кильчевский А.В. Состав высокомолекулярных субъединиц глютеина и качество клейковины у линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):152-160. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-152-160

## GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-152-160

### Composition of high-molecular-weight glutenin subunits and gluten quality in wheat lines with alien genetic material

Olga A. Orlovskaya<sup>1</sup>, Svetlana I. Vakula<sup>2</sup>, Lubov V. Khotyleva<sup>1</sup>, Alexander V. Kilchevsky<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

<sup>2</sup> Belarusian State Technological University, Minsk, Belarus

**Corresponding author:** Olga A. Orlovskaya, O.Orlovskaya@igc.by

**Background.** High-molecular-weight glutenin subunits (HMW-GSs) make the greatest contribution to the formation of baking properties in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Glutenin polymorphism of bread wheat relatives is significantly richer than in cultivated varieties. The objective of this work was to identify the HMW-GS composition and assess the gluten quality of bread wheat lines with introgressions of alien genetic material.

**Materials and methods.** We studied the parental varieties of spring bread wheat, accessions of the tetraploid and hexaploid *Triticum* L. species, and 19 introgressive lines produced with their participation. Glutenins were separated using sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis and HMW-GSs were identified using the Payne nomenclature system. Gluten quality was determined in accordance with GOST 13586.1-68 (the 2017–2019 and 2021–2022 growing seasons). Data processing was performed using the Statistica 10.0 and MS Excel software packages.

**Results and conclusion.** HMW-GSs uncharacteristic of *T. aestivum* cultivars were identified in the studied accessions of *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., *T. spelta* L., and *T. kiharae* Dorof. et Migusch. These HMW-GSs are of interest for enriching the wheat gene pool. HMW-GSs of related species were found in 10 out of 19 introgressive lines. A five-year observation period revealed that wheat relatives on average significantly exceeded common wheat cultivars in gluten quality, and introgressive lines did not differ significantly from the parental genotypes. Lines with high rheological properties of gluten had, as a rule, HMW-GSs of related species in their composition.

**Keywords:** *Triticum aestivum* L., wheat relatives, introgressive bread wheat lines, SDS–PAGE, *Glu-1* loci, grain quality

**Acknowledgements:** the work was performed within the framework of Project 2.1.2 of the State Program of Scientific Research “Biotechnologies-2” (Institute of Genetics and Cytology of the NAS of Belarus). The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

**For citation:** Orlovskaya O.A., Vakula S.I., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Composition of high-molecular-weight glutenin subunits and gluten quality in wheat lines with alien genetic material. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(1):152-160. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-152-160

## Введение

Одним из приоритетных направлений селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) является повышение хлебопекарных свойств зерна. Известно, что существенное влияние на качество хлеба оказывают высокомолекулярные субъединицы запасных белков глютеинов (ВМСГ), которые кодируются локусами *Glu-1* (*Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*), расположенными на длинных плечах хромосом первой гомеологической группы (Ribeiro et al., 2013). У сортов в локусах *Glu-B1* и *Glu-D1* экспрессируются, как правило, два гена (х- и у-типа), а в *Glu-A1* – только ген, кодирующий субъединицу 1Ах (Yu et al., 2019). *Glu-A1* является наименее полиморфным среди локусов *Glu-1*, и только три аллеля данного локуса – *Glu-A1c*, *Glu-A1a*, *Glu-A1b* – часто встречаются у сортов пшеницы. Больше всего аллелей выявлено в локусе *Glu-B1*; среди них наиболее распространенными являются *Glu-B1a*, *Glu-B1b*, *Glu-B1c*, *Glu-B1d*, *Glu-B1e*, *Glu-B1f*, *Glu-B1h*, *Glu-B1i*. Р. I. Payne предложена классификация, согласно которой для субъединицы или сочетания субъединиц высокомолекулярных глютеинов установлен балл качества (от 1 до 4) (Payne et al., 1987). Считается, что аллельный состав локуса *Glu-D1* играет основную роль в формировании упругости теста, при этом комбинация субъединиц 1Dx5+1Dy10 оказывает более положительный эффект (4 балла), чем 1Dx2+1Dy12 (2 балла) (Hernández-Estrada et al., 2017). У сородичей пшеницы полиморфизм глютеина значительно больше, чем у культивируемых сортов (Xu et al., 2009; Niu et al., 2011). В литературе есть данные о наличии новых аллелей ВМСГ у *T. dicoccum* Schrank ex Schuebl. (Pflüger et al., 2001), *T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf. (Jin et al., 2012; Margiotta et al., 2014), *T. timopheevii* Zhuk. (Obukhova et al., 2009), *T. spelta* L. (An et al., 2005) и некоторых других видов рода *Triticum* L. (Wang et al., 2013; Zhou et al., 2016). Например, субъединица 1Ау, которая отсутствует у мягкой пшеницы, часто встречается у диплоидных видов *T. monosocum* L., *T. urartu* Thum. ex Gandil. (Li et al., 2016), а также у некоторых образцов тетраплоидных видов *T. timopheevii*, *T. dicoccoides* (Xu et al., 2009; Hu et al., 2012). Однако вклад новых аллелей ВМСГ родственных видов в качество зерна мягкой пшеницы изучен недостаточно (Zhang et al., 2016; Roy et al., 2021).

С целью обогащения и улучшения генофонда мягкой пшеницы в скрещивания с сортами *T. aestivum* мы привлекли образцы видов рода *Triticum* (*T. dicoccoides*, *T. dicocum*, *T. durum* Desf., *T. spelta*, *T. kiharae* Dorof. et Migusch.). Установлена хромосомная локализация чужеродного генетического материала у интрогрессивных линий пшеницы по данным С-бэндинга и результатам генотипирования с помощью маркеров SSR (Orlovskaya et al., 2016; Orlovskaya et al., 2020a). Цель данного исследования состояла в идентификации состава высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценке качества клейковины у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала.

## Материалы и методы

Изучали 19 интрогрессивных линий, полученных нами от скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы ('Рассвет', 'Саратовская 29', 'Фестивальная', 'Белорусская 80') с образцами тетраплоидных *T. dicoccoides*, *T. dicoccoides* к-5199, *T. dicocum* к-45926, *T. durum* и гексаплоидных *T. spelta* к-1731, *T. kiharae* видов рода *Triticum*. Об-

разцы видов пшеницы получены из коллекции ВИР (в тех случаях, когда информация о родословных линиях не сохранилась, номера по каталогу ВИР не указаны). Ранее проведенные нами исследования выявили у данных образцов сородичей пшеницы новые аллели в локусах *Glu-1* (Orlovskaya et al., 2019; Orlovskaya et al., 2020b), в связи с чем их целесообразно использовать для обогащения генофонда мягкой пшеницы. Растения выращивали на экспериментальных полях Института генетики и цитологии НАН Беларуси в 2017–2019, 2021–2022 гг. (г. Минск) на дерново-подзолистой супесчаной почве. Данные о среднесуточных температурах и количестве выпавших осадков ([https://rp5.by/Weather\\_in\\_the\\_world](https://rp5.by/Weather_in_the_world)) использованы для расчета суммы активных температур (САТ) и гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК) (Mamontova, Khromov, 1974). Для оценки качества клейковины использовали показатель ИДК (индекс деформации клейковины), который определяли по ГОСТ 13586.1-68 (ГОСТ 13586.1-68..., 2009) в Центральной республиканской лаборатории по определению качества новых сортов растений Государственной инспекции по испытанию и охране сортов растений (г. Минск, Беларусь). Согласно значениям ИДК выделяют сильную клейковину (45–77 усл. ед., I группа качества), удовлетворительно слабую (78–102 усл. ед., II группа качества) и неудовлетворительно слабую (более 102 усл. ед., III группа качества).

Проведена идентификация состава ВМСГ интрогрессивных линий в сравнении с родительскими формами. Выделение глютеинов пшеницы осуществляли по методике N. K. Singh et al. (1991). Разделение глютеинов проводили посредством электрофореза в полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия (SDS-PAGE) (Laemmli, 1970) в вертикальной электрофоретической камере Maxigel (Biometra-Biomedizinische) и идентифицировали по номенклатурной системе Р. I. Payne (Payne, Lawrence, 1983). В качестве стандарта выступал сорт мягкой пшеницы 'Новосибирская 67', имеющий следующий состав субъединиц: 1Ах1, 1Вх7+1Ву8, Dх2+Dу12.

Статистическую обработку данных проводили в программных пакетах Statistica 10.0 и MS Excel. Оценка различий качества клейковины (показатель ИДК) между группами (сорта, образцы видов *Triticum*, интрогрессивные линии) проводили с помощью дисперсионного анализа и критерия Тьюки.

## Результаты

Анализ состава высокомолекулярных субъединиц глютеина показал, что все изученные сорта мягкой пшеницы имеют субъединицы 1 или 2\* (кодируются аллелями *Glu-A1a* и *Glu-A1b* соответственно), благоприятно влияющие на хлебопекарные качества (оцениваются в максимальные для данного локуса 3 балла) (табл. 1).

У сорта 'Саратовская 29' обнаружен аллель *Glu-B1b*, который вносит больший положительный вклад в качество хлеба (3 балла), чем *Glu-B1c* (2 бала), идентифицированный у остальных сортов. В локусе *Glu-D1* у родительских сортов выявлен аллель *Glu-D1d*, кроме сорта 'Саратовская 29' (*Glu-D1a*).

Для большинства изученных сородичей пшеницы не удалось точно оценить хлебопекарный потенциал, так как в данных генотипах выявлены новые аллели высокомолекулярных субъединиц глютеина, для которых не установлен балл качества по шкале Р. I. Payne (Payne et al., 1987). Так, у образцов *T. dicoccoides* из 4 ВМСГ не встреча-

**Таблица 1.** Аллельный состав локусов *Glu-1* и показатель качества клейковины (среднее за 5 лет) у родительских форм интрогрессивных линий пшеницы**Table 1.** Allelic composition of *Glu-1* loci and the gluten quality parameter (average over 5 years) in the parental forms of introgressive wheat lines

Генотип	ИДК, усл. ед.	Глютеин-кодирующие локусы <i>Glu-1</i> (ВМСГ/аллель)			Балл качества
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
<i>Triticum durum</i>	Не определен	null / c	7+8 / b	–	4
<i>T. dicoccum</i> к-45926	75,6 ± 1,8	null / c	7+8 / b	–	4
<i>T. dicoccoides</i>	79,5 ± 1,2	<i>Td</i>	Vx7+ByTd	–	Не определен
<i>T. dicoccoides</i> к-5199	79,4 ± 1,4	<i>Td</i>	Vx7+ByTd	–	Не определен
<i>T. spelta</i> к-1731	82,4 ± 1,9	1 / a	6.1+22.1 / be	2+12 / a	Не определен
<i>T. kiharae</i>	77,7 ± 1,3	<i>Kh</i>	<i>Kh</i>	<i>Kh</i>	Не определен
‘Рассвет’	82,1 ± 1,2	2 / b	7+9 / c	5+10 / d	9
‘Саратовская 29’	83,8 ± 1,3	2 / b	7+8 / b	2+12 / a	8
‘Фестивальная’	83,0 ± 1,1	2 / b	7+9 / c	5+10 / d	9
Белорусская 80’	81,3 ± 1,9	1 / a	7+9 / c	5+10 / d	9

Примечание: «–» – отсутствие аллеля в локусе; *Td* – аллели *Triticum dicoccoides*; *Kh* – аллели *T. kiharae*

Note: “–” – absence of the allele in the locus; *Td* – *Triticum dicoccoides* alleles; *Kh* – *T. kiharae* alleles

ются у мягкой пшеницы 3 субъединицы (1AxTd, 1AyTd и ByTd), у образца *T. spelta* к-1731 – 2 субъединицы (1Vx6.1 и 1Vy22.1) из 5, а у *T. kiharae* все обнаруженные нами ВМСГ нехарактерны для культивируемых сортов (см. табл. 1).

Дисперсионный анализ и тест множественных сравнений Тьюки показал, что сородичи пшеницы (78,9 усл. ед.) значимо превосходят сорта мягкой пшеницы (82,6 усл. ед.) по качеству клейковины (среднее за 5 лет). В среднем за весь период наблюдений в группе интрогрессивных линий ИДК составил 81,8 усл. ед., что ближе к значениям сортов. При этом в 2017 и 2018 г. выявлено по 7 интрогрессивных линий, которые достоверно превышают исходный сорт по данному показателю, в 2019 г. таких генотипов было 10, а в 2021 и 2022 г. – по 6. В среднем за весь период наблюдений наилучшие реологические свойства клейковины среди интрогрессивных линий отмечены для линий 20-1 (78,5 усл. ед. ИДК), 2-7 (79,5 усл. ед. ИДК), 13-3 (79,8 усл. ед. ИДК), 1-3 (80,1 усл. ед. ИДК), 7 (80,6 усл. ед. ИДК), 226-7 (80,8 усл. ед. ИДК), 34-1 (81,1 усл. ед. ИДК), 25-2 (81,5 усл. ед. ИДК) (табл. 2).

Данные линии по качеству клейковины превосходят родительские сорта пшеницы, а в отдельные годы их ИДК составлял менее 77 усл. ед., что соответствует сильной клейковине. Следует отметить, что интрогрессивные линии, превышающие родительские сорта по качеству клейковины, как правило, имеют в своем составе ВМСГ родственных видов (см. табл. 2). Например, линия 13-3 *T. dicoccoides* × ‘Фестивальная’ унаследовала субъединицы 1Ax и 1Ay от дикой полбы, линия 2-7 *T. dicoccum* к-45926 × ‘Фестивальная’ – 1Vx и 1Vy от культурной полбы. От *T. kiharae* выявлены субъединицы 1Ax, 1Ay, 1Dx, 1Du (линия 34-1 *T. kiharae* × “Фестивальная”) и 1Gu, 1Dx и 1Du (линия 25-2 *T. kiharae* × ‘Саратовская 29’).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверный вклад в формирование качества клейковины

пшеницы не только генотипа, но также условий года выращивания и их взаимодействия (табл. 3).

Анализ погодных условий с мая по август в период проведения исследований показал, что наиболее существенные различия по температурному режиму и количеству осадков наблюдались в мае и июле. Так, наиболее засушливым май был в 2017 г. (выпало всего 43% осадков от нормы), в то время как в 2018 и 2019 г. количество осадков существенно от нормы не отличалось, а в 2021 и 2022 г. наблюдались обильные осадки. Наиболее неблагоприятный температурный режим мая отмечен в 2021 и 2022 г. – среднемесячная температура была ниже нормы (на 1,9 и 2,6°C соответственно). Июль 2021 г. характеризовался значительным недостатком влаги, в то время как в остальные годы в данном месяце увлажнение было выше оптимальных значений. Гидротермический коэффициент (ГТК, показатель естественного обеспечения территории влагой) в июле 2021 г. составил всего 0,6, что характеризует данный период как очень засушливый. ГТК июля 2017, 2018, 2019 и 2022 г. был на уровне 2,8; 2,8; 2,4 и 1,6 соответственно. Подавляющее большинство генотипов имели самое высокое качество клейковины в 2017 и 2019 г., а самое низкое – в 2021 и 2022 г. (рисунок).

## Обсуждение

У родительских сортов во всех трех локусах *Glu-1* выявлены аллели, которые распространены у многих культивируемых сортов *T. aestivum* (см. табл. 1). Согласно литературным данным, для сорта ‘Саратовская 29’ характерен аллель *Glu-B1c*, однако в нашем исследовании у сорта ‘Саратовская 29’ обнаружен аллель *Glu-B1b*. Внутрисортной полиморфизм данного генотипа показан в работах других авторов (Obukhova et al., 2009). Локус *Glu-D1* подавляющего большинства изученных нами сортов представлен благоприятным аллелем *Glu-D1d*. Суще-

**Таблица 2.** Аллельный состав локусов *Glu-1* и показатель качества клейковины (среднее за 5 лет) у интрогрессивных линий пшеницы**Table 2.** Allelic composition of *Glu-1* loci and the gluten quality parameter (average over 5 years) in introgressive wheat lines

Генотип	Линия	ИДК, усл. ед.	Глютеин-кодирующие локусы <i>Glu-1</i> (ВМСГ/аллель)			Балл качества
			<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
<i>Triticum dicoccum</i> к-45926 × 'Фестивальная'	1-3	80,1 ± 1,8	1 / a	7+9 / c	5+10 / d	9
"	2-7	79,5 ± 1,5	1 / a	7+8 / b	5+10 / d	10
<i>T. dicoccoides</i> × 'Фестивальная'	11-1	83,8 ± 1,3	<i>Td</i>	Vx7+VyTd	-	
"	13-3	79,8 ± 1,3	<i>Td</i>	7+9 / c	-	Не определен
"	15-7-1	83,6 ± 1,6	1 / a	7+9 / c	5+10 / d	9
"	15-7-2	83,9 ± 1,7	1 / a	7+9 / c	5+10 / d	9
"	16-5	81,9 ± 1,7	2 / b	7+8 / b	2+12 / a	7
'Рассвет' × <i>T. dicoccoides</i> к-5199	29	81,2 ± 1,8	2 / b	7+9 / c	5+10 / d	9
'Саратовская 29' × <i>T. dicoccoides</i>	8	82,5 ± 1,7	2 / b	7+8 / b	2+12 / a	7
<i>T. durum</i> × 'Белорусская 80'	221-1	83,3 ± 1,3	null / c	7+9 / c	5+10 / d	7
"	226-7	80,8 ± 1,5	1 / a	7+8 / b	5+10 / d	10
<i>T. spelta</i> к-1731 × 'Саратовская 29'	7	80,6 ± 0,5	1 / a	6.1+22.1/be	2+12 / a	Не определен
<i>T. spelta</i> к-1731 × 'Рассвет'	1-8	81,1 ± 1,1	2 / b	13+16 / f	5+10 / d	10
<i>T. kiharae</i> × 'Саратовская 29'	19	82,6 ± 2,0	2 / b	7+9 / c	Dx5+DyKh	Не определен
"	20-1	78,5 ± 1,2	2 / b	7+8 / b	5+10 / d	10
"	25-2	81,5 ± 1,1	1 / a	Vx7+GyKh	<i>Kh</i>	Не определен
<i>T. kiharae</i> × 'Фестивальная'	28	84,6 ± 2,1	2 / b	7+8 / b	5+10 / d	10
"	34-1	81,1 ± 1,3	<i>Kh</i>	7+9 / c	<i>Kh</i>	Не определен
"	34-2	84,1 ± 1,8	<i>Kh</i>	7+9 / c	<i>Kh</i>	Не определен

Примечание: «-» – отсутствие аллеля в локусе; *Td* – аллели *Triticum dicoccoides*; *Kh* – аллели *T. kiharae*

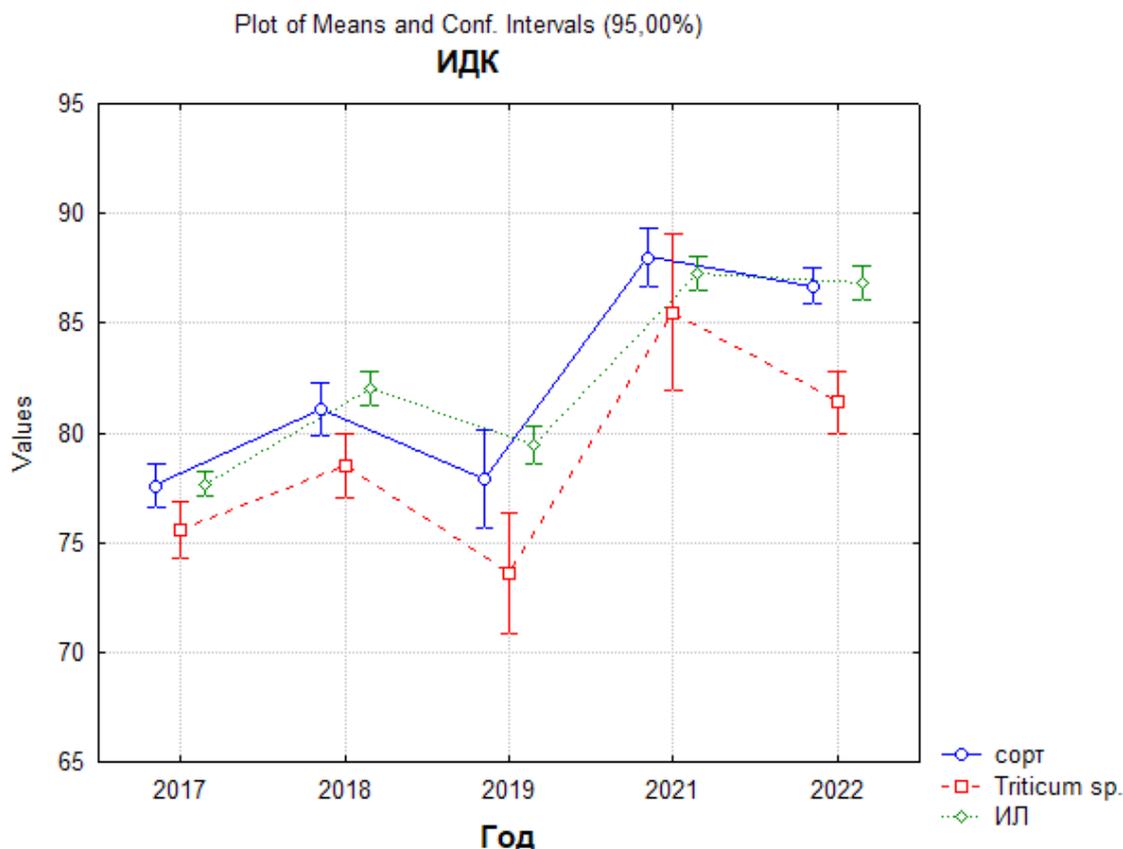
Note: "-" – absence of the allele in the locus; *Td* – *Triticum dicoccoides* alleles; *Kh* – *T. kiharae* alleles

**Таблица 3.** Двухфакторный дисперсионный анализ признака «качество клейковины» интрогрессивных линий пшеницы и родительских форм в условиях пяти полевых сезонов**Table 3.** Two-way analysis of variance for the gluten quality character in introgressive wheat lines and their parental forms under the conditions of five field seasons

Фактор	df	SS	MS	F
Генотип	27	1225	45*	62
Условия среды	4	4322	1080*	1465
Генотип × условия среды	108	1407	13*	18
Ошибка	139	103	1	

Примечание: df – число степеней свободы; SS – суммы квадратов; MS – средние квадраты; F – критерий Фишера; \* – достоверно при P < 0,01

Note: df – number of degrees of freedom; SS – sum of squares; MS – mean squares; F – Fisher's test; \* – statistically significant at P < 0.01



**Рисунок.** Диаграммы размаха показателя ИДК трех групп генотипов пшеницы (сорта, образцы видов *Triticum*, интрогрессивные линии) в пятилетний период исследования (ИЛ – интрогрессивные линии; о – среднее; I – размах)

**Figure.** Box plot showing variation ranges of the gluten deformation index in three groups of wheat genotypes (cultivars, accessions of *Triticum* species, and introgression lines) (ИЛ – introgression lines; о – mean; I – range)

ствуует предположение, что улучшение хлебопекарных свойств обусловлено присутствием дополнительных цистеиновых остатков в повторяющемся домене субъединицы Dx5 (Gale, 2004). Таким образом, согласно классификации Р. I. Payne, сорта 'Рассвет', 'Фестивальная', 'Белорусская 80' обладают высоким (итоговая оценка 9 баллов), а сорт 'Саратовская 29' – средним (итоговая оценка 8 баллов) потенциалом по хлебопекарным качествам зерна. Прогнозная оценка по данной шкале в целом согласуется с показателями ИДК: 'Саратовская 29' имела самый высокий ИДК среди изученных сортов (см. табл. 1), а в соответствии с ГОСТ 13586.1-68 более высокий ИДК означает пониженное качество клейковины.

Согласно литературным данным, обнаруженные нами у *T. dicoccum* к-45926 субъединицы null/7+8 встречаются с большой частотой среди образцов культурной полбы. Так, при изучении 91 генотипа различного происхождения данная комбинация ВМСГ идентифицирована у 35,1% образцов (Xu et al., 2009).

Большой интерес для расширения генофонда пшеницы представляют образцы дикой полбы, несущие новые аллели в локусах *Glu-1*. Ранее нами определены нуклеотидные последовательности генов *1AxTd* и *1ByTd* (коды доступа в базе данных GenBank MN475136 и MG897125 соответственно), которые были транслированы в гипотетическую последовательность аминокислот (Orlovskaya et al., 2020b). Изучение первичной и вторичной структуры белка данных ВМСГ позволило прогнозировать высокий вклад в хлебопекарные свойства субъеди-

ницы *1AxTd* и средний вклад – субъединицы *1ByTd* (Orlovskaya et al., 2020b). Особое значение придается новым субъединицам *1Ax+1Ay*, так как у пшениц самый низкий полиморфизм отмечен в локусе *Glu-A1*. Ген, кодирующий субъединицу *1Ay*, обнаружен только у образцов диплоидных и тетраплоидных пшениц, но не экспрессируется у сортов *T. aestivum* (Hu et al., 2012). Субъединицы у-типа содержат больше цистеиновых остатков, чем субъединицы х-типа, что увеличивает их значимость для улучшения качества муки из-за возможности формировать больше внутри- и межмолекулярных дисульфидных связей (Peng et al., 2015). Есть сведения о положительном эффекте субъединицы *1Ay* на такие хлебопекарные качества, как водопоглощительная способность муки, растяжимость теста и объем хлеба (Roy et al., 2021). Исследованные нами генотипы дикой полбы имеют преимущество над изученными сортами по качеству клейковины (см. табл. 1). В литературе также встречаются данные о высоких хлебопекарных качествах *T. dicoccoides*. Например, при изучении D. Zhang с соавторами 27 генотипов дикой полбы выявлены значительные отличия между ними по ряду реологических свойств теста, и несмотря на отсутствие D-генома отдельные образцы обладают высоким качеством клейковины (Zhang et al., 2016).

В одной из своих работ мы провели молекулярный анализ субъединиц *1Vx6.1* и *1Vy22.1*, обнаруженных у образца *T. spelta* к-1731 (Orlovskaya et al., 2019). Известно, что эти субъединицы высокомолекулярных глютеинов часто встречаются у европейской спельты (An et al.,

2005). Сравнение аминокислотной последовательности и вторичной структуры белка ВМСГ 1Вх6.1 и 1Ву22.1 с субъединицами 1Вх и 1Ву с высоким вкладом в качество не выявили предпосылок для формирования высоких хлебопекарных свойств субъединицами спельты (Orlovskaya et al., 2019). Качество клейковины изученного образца спельты уступало остальным образцам сородичей пшеницы, но было на уровне родительских сортов (см. табл. 1). В работе других ученых также установлены невысокие хлебопекарные качества зерна спельты (Morgun et al., 2016). При этом зерно этого вида пшеницы имеет ценные питательные свойства (высокое содержание белка, незаменимых аминокислот, витаминов, микроэлементов), в связи с чем используется для производства круп и кондитерских изделий.

Согласно показателю ИДК *T. kiharae* характеризуется высоким качеством клейковины. Установлено, что данный генотип экспрессирует больше высокомолекулярных субъединиц глютенина по сравнению с изученными сортами мягкой пшеницы; кроме того, все субъединицы *T. kiharae* отличаются от субъединиц сортов *T. aestivum* по подвижности в SDS-PAGE. Представляют интерес выявленные новые 1Dx и 1Du субъединицы, так как аллельный состав локуса *Glu-D1* у современных сортов мягкой пшеницы очень ограничен (Gao et al., 2020). Считается, что аллели локуса *Glu-D1* оказывают наибольший вклад в формирование хлебопекарных свойств, в связи с чем предпринимаются попытки найти новые источники для увеличения разнообразия аллелей в локусе *Glu-D1*. Так, китайскими учеными у ландрас идентифицированы новые аллели данного локуса, контролирующие синтез субъединиц 1Du12.6 и 1Du12.7, которые имеют схожую вторичную структуру с субъединицей 1Du10 и являются ценными источниками для улучшения качества клейковины пшеницы (Peng et al., 2015). Более 80 комбинаций аллелей в локусе *Glu-D1* обнаружено у образцов *Aegilops tauschii* Coss. (Rasheed et al., 2012).

Результаты электрофоретического анализа показали наличие ВМСГ родственных видов у 10 из 19 интрогрессивных линий (см. табл. 2), при этом большинство из них превышает родительский сорт по качеству клейковины (линии 13-3, 2-7, 226-7, 7, 34-1, 25-2). Необходимо отметить, что состав высокомолекулярных субъединиц глютенина не объясняет всех различий в оценке качества зерна. Например, линия 11-1 *Triticum dicoccoides* × 'Фестивальная' имеет спектр ВМСГ такой же, как у *T. dicoccoides*, но ИДК данного генотипа (83,5 усл. ед.) выше, чем у дикой полбы (80,5 усл. ед.). Линии 34-1 и 34-2 *T. kiharae* × 'Фестивальная' обладают идентичным составом ВМСГ, но ИДК линии 34-1 (81,88 усл. ед.) ниже, чем у родительского сорта (83,37 усл. ед.), а ИДК линии 34-2 (85,0 усл. ед.) – выше. Данный факт обусловлен тем, что на хлебопекарные свойства зерна пшеницы, наряду с высокомолекулярными субъединицами, также оказывают влияние и низкомолекулярные субъединицы глютенина (Rasheed et al., 2014). Кроме того, качество клейковины зависит не только от генотипа, но и от условий окружающей среды. Например, в годы с оптимальной обеспеченностью влагой и теплом в летние месяцы (2017 и 2019 г.) все сородичи пшеницы, за исключением спельты, формировали клейковину I группы качества, в то время как в годы с неравномерным выпадением осадков в течение вегетационного периода (2021 и 2022 г.) – клейковину только II группы качества. О роли среды в формировании качества муки говорится в работах многих ученых (Zhang et al., 2016; Vancini et al., 2019). Встречаются также дан-

ные о разном влиянии аллелей *Glu-1* на качество клейковины в зависимости от условий среды. Так, согласно классификации P.I. Payne, *Glu-A1a* и *Glu-A1b* оказывают схожий эффект (3 балла). Однако на основе изучения 272 генотипов пшеницы в условиях Бразилии установлено, что аллель *Glu-A1a* вносит больший положительный вклад в хлебопекарное качество, чем *Glu-A1b* (Vancini et al., 2019). При оценке качества хлеба у 180 линий в США, напротив, предпочтительней был аллель *Glu-A1b* (Zheng et al., 2010). Таким образом, при селекции пшеницы необходимо учитывать не только роль генотипа на формирование качества зерна, но и влияние среды.

### Заключение

У изученных образцов *T. dicoccoides*, *T. spelta* и *T. kiharae* выявлены нехарактерные для сортов *T. aestivum* ВМСГ. Особый интерес представляют новые субъединицы 1Ax+1Ay, имеющиеся у дикой полбы и синтетической пшеницы *T. kiharae*, так как у современных сортов в локусе *Glu-A1* отмечен очень низкий полиморфизм, а ген, кодирующий субъединицу 1Ay, не экспрессируется вовсе. У 10 из 19 интрогрессивных линий обнаружены ВМСГ родственных видов.

Оценка различий показателя ИДК (среднее за 5 лет) между группами (сорта, образцы видов рода *Triticum* и интрогрессивные линии) показала, что сородичи пшеницы (78,9 усл. ед.) значимо превосходят сорта мягкой пшеницы (82,6 усл. ед.) по качеству клейковины. Самыми высокими реологическими свойствами клейковины характеризовались образцы *T. dicoccum* к-45926 и *T. kiharae*. В среднем за весь период наблюдений в группе интрогрессивных линий ИДК составил 81,8 усл. ед., что ближе к значениям сортов. Наилучшие реологические свойства клейковины среди интрогрессивных линий отмечены для линий 20-1 и 25-2 (*T. kiharae* × 'Саратовская 29'), 2-7 и 1-3 (*T. dicoccum* к-45926 × 'Фестивальная'), 13-3 (*T. dicoccoides* × 'Фестивальная'), 7 (*T. spelta* к-1731 × 'Саратовская 29'), 226-7 (*T. durum* × 'Белорусская 80'), 34-1 (*T. kiharae* × 'Фестивальная'). Следует отметить, что данные интрогрессивные линии превышают родительские сорта по качеству клейковины и, как правило, имеют в своем составе ВМСГ родственных видов.

Установлено статистически значимое влияние генотипа, условий года и их взаимодействия на изменчивость качества клейковины ( $P < 0,01$ ). Подавляющее большинство изученных генотипов пшеницы имели лучшие упруго-вязкие свойства клейковины в годы с оптимальной обеспеченностью влагой и теплом в летние месяцы (2017 и 2019 г.), а самые низкие – в годы с неравномерным выпадением осадков в течение вегетационного периода (2021 и 2022 г.).

Полученные данные показали перспективность использования сородичей пшеницы для улучшения хлебопекарного потенциала сортов *T. aestivum*.

### References / Литература

- An X., Li Q., Yan Y., Xiao Y., Xsam S.L.K., Zeller F.J. Genetic diversity of European spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em. Thell.) revealed by glutenin subunit variations at the *Glu-1* and *Gli-3* loci. *Euphytica*. 2005;146(3):193-201. DOI: 10.1007/s10681-005-9002-6
- Gale K.R. Diagnostic DNA markers for quality traits in wheat. *Journal of Cereal Science*. 2004;41(2):181-192. DOI: 10.1016/j.jcs.2004.09.002

- Gao S., Sun G., Liu W., Sun D., Peng Y., Ren X. High-molecular-weight glutenin subunit compositions in current Chinese commercial wheat cultivars and the implication on Chinese wheat breeding for quality. *Cereal Chemistry*. 2020;97(4):762-771. DOI: 10.1002/cche.10290
- GOST 13586.1-68. Interstate standard. Grain. Methods for determination of quantity and quality of gluten in wheat. Moscow: Standartinform; 2009. [in Russian] (ГОСТ 13586.1-68. Межгосударственный стандарт. Зерно. Методы определения количества и качества клейковины в пшенице. Москва: Стандартинформ; 2009). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200024345> [дата обращения: 06.09.2023].
- 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/CHEM-03-16-0049-R
- Hu X.G., Wu B.H., Bi Z.G., Liu D.C., Zhang L.Q., Yan Z.H. et al. Allelic variation and distribution of HMW glutenin subunit 1Ay in *Triticum* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2012;59(4):491-497. DOI: 10.1007/s10722-011-9698-1
- Jin M., Xie Z.Z., Ge P., Li J., Jiang S.S., Subburaj S. et al. Identification and molecular characterization of HMW glutenin subunit 1By16\* in wild emmer. *Journal of Applied Genetics*. 2012;53(3):249-258. DOI: 10.1007/s13353-012-0101-5
- 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 H.Y., Li Z.L., Zeng X.X., Zhao L.B., Chen G., Kou C.L. et al. Molecular characterization of different *Triticum monococcum* ssp. *monococcum* *Glu-A1<sup>m</sup>*x alleles. *Cereal Research Communications*. 2016;44(3):444-452. DOI: 10.1556/0806.44.2016.006
- Mamontova L.I., Khromov S.P. Meteorological dictionary (Meteorologicheskii slovar). Leningrad: Gidrometeoizdat; 1974. [in Russian] (Мамонтова Л.И., Хромов С.П. Метеорологический словарь. Ленинград: Гидрометеоиздат; 1974).
- Margiotta B., Colaprico G., Urbano M. Polymorphism of high Mr glutenin subunits in wild emmer *Triticum turgidum* subsp. *dicocoides*: chromatographic, electrophoretic separations and PCR analysis of their encoding genes. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2014;61(2):331-343. DOI: 10.1007/s10722-013-0037-6
- Morgun V.V., Sichkar S.M., Pochinok V.M., Ninieva A.K., Chungunkova T.V. Characterization of spelt collection samples (*Triticum spelta* L.) by elements of plant productivity structure and baking quality. *Plant Physiology and Genetics*. 2016;48(2):112-119. DOI: 10.15407/frg2016.02.112
- Niu Z.X., Klindworth D.L., Wang R.C., Jauhar P.P., Larkin P., Xu S.S. Characterization of HMW glutenin subunits in *Thinopyrum intermedium*, *Th. bessarabicum*, *Lophopyrum elongatum*, *Aegilop smarkgrafii*, and their addition lines in wheat. *Crop Science*. 2011;51(2):667-677. DOI: 10.2135/cropsci2010.04.0235
- Obukhova L.V., Budashkina E.B., Shumny V.K. A search for high-molecular-weight subunits of glutenin from *Triticum timopheevi* Zhuk. in the lines of common wheat (*Triticum aestivum* L. × *Triticum timopheevi* Zhuk.). *Russian Journal of Genetics*. 2009;45(9):1139-1142. DOI: 10.1134/S1022795409090166
- Orlovskaya O., Dubovets N., Solovey L., Leonova I. Molecular cytological analysis of alien introgressions in common wheat lines derived from the cross of *Triticum aestivum* with *T. kiharae*. *BMC Plant Biology*. 2020a;20 (Suppl 1):201. DOI: 10.1186/s12870-020-02407-2
- Orlovskaya O.A., Leonova I.N., Adonina I.G., Salina E.A., Khotyleva L.V., Shumny V.K. Molecular cytogenetic analysis of triticale and wheat lines with introgressions of the genetic material of *Triticeae* tribe species. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2016;6(5):527-536. DOI: 10.1134/S2079059716050087
- Orlovskaya O.A., Yatsevich K., Vakula S., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Characterization of high molecular weight glutenin subunits in wild emmer wheat (*Triticum dicocoides*). *Cytology and Genetics*. 2020b;54(3):199-205. DOI: 10.3103/S009545272003010X
- Orlovskaya O.A., Yatsevich K.K., Vakula S.I., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Molecular characterization of high-molecular weight glutenin subunits 1Bx6.1 and 1By22.1 from *Triticum spelta* K1731 accession. *Factors in Experimental Evolution of Organisms*. 2019;25:147-153. [in Russian] (Орловская О.А., Яцевич К.К., Вакула С.И., Хотылева Л.В., Кильчевский А.В. Молекулярная характеристика высокомолекулярных субъединиц глютеина 1Bx6.1 и 1By22.1 образца *Triticum spelta* K1731. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2019;25:147-153). DOI: 10.7124/FEE0.v25.1156
- 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
- Pflüger L.A., Martin L.M., Alvarez J.B. Variation in the HMW and LMW glutenin subunits from Spanish accessions of emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicocum* Schrank). *Theoretical and Applied Genetics*. 2001;102(5):767-772. DOI: 10.1007/s001220051708
- Rasheed A., Safdar T., Gul-Kazi A., Mahmood T., Akram Z., Mujeeb-Kazi A. Characterization of HMW-GS and evaluation of their diversity in morphologically elite synthetic hexaploid wheats. *Breeding Science*. 2012;62(4):365-370. DOI: 10.1270/jsbbs.62.365
- Rasheed A., Xia X., Yan Y., Appels R., Mahmood T., He Z. Wheat seed storage proteins: Advances in molecular genetics, diversity and breeding applications. *Journal of Cereal Science*. 2014;60(1):11-24. DOI: 10.1016/j.jcs.2014.01.020
- Reliable prognosis rp5.by: [website]. Available from: [https://rp5.by/Weather\\_in\\_the\\_world](https://rp5.by/Weather_in_the_world) [accessed Aug. 17, 2023].
- Ribeiro M., Nunes-Miranda J.D., Branlard G., Carillo J.M., Rodriguez-Quijano M., Igrejas G. One hundred years of grain omics: identifying the gluteins that feed the world. *Journal of Proteome Research*. 2013;12(11):4702-4716. DOI: 10.1021/pr400663t
- Roy N., Islam S., Al-habbar Z., Yu Z., Liu H., Lafiandra D. et al. Contribution to breadmaking performance of two different HMW glutenin 1Ay alleles expressed in hexaploid wheat. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2021;69(1):36-44. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c03880
- Singh N.K., Shepherd K.W., Cornish G.B. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *Jour-*

- nal of Cereal Science*. 1991;14(3):203-208. DOI: 10.1016/S0733-5210(09)80039-8
- Vancini C., Torres G.A.M., de Miranda M.Z., Consoli L., Bonow S., Grando M.F. Impact of high-molecular-weight glutenin alleles on wheat technological quality. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2019;54:e00639. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00639
- Wang S., Yu Z., Cao M., Shen X., Li N., Li X. et al. Molecular mechanisms of HMW glutenin subunits from 1S(1) genome of *Aegilops longissima* positively affecting wheat bread-making quality. *PLoS One*. 2013;8(4):e58947. DOI: 10.1371/journal.pone.0058947
- Xu L.L., Li W., Wei Y.M., Zheng Y.L. Genetic diversity of HMW glutenin subunits in diploid, tetraploid and hexaploid *Triticum* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2009;56:377-391. DOI: 10.1007/s10722-008-9373-3
- Yu Z., Peng Y., Islam M.S., She M., Lafiandra D. et al. Molecular characterization and phylogenetic analysis of active y-type high molecular weight glutenin subunit genes at *Glu-A1* locus in wheat. *Journal of Cereal Science*. 2019;86:9-14. DOI: 10.1016/j.jcs.2019.01.003
- Zhang D., Yuan Y., Su Y., Li S. Analysis of dough rheological property and gluten quality characteristics in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* (Korn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2016;63(4):675-683. DOI: 10.1007/S10722-015-0275-x
- Zheng S., Byrne P.F., Haley S.D., Shan X., Reid S.D. Glutenin allelic variation and 1AL.1RS effects on dough mixing properties of wheat grown in irrigated and rainfed environments. *Euphytica*. 2010;176(3):357-369. DOI: 10.1007/s10681-010-0215-y
- Zhou J.P., Cheng Y., Zang L.L., Yang E.N., Liu C., Zheng X.L. et al. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* 1 M<sup>b</sup> (1B) substitution line with good quality-associated HMW glutenin subunit. *Cereal Research Communications*. 2016;44(2):198-205. DOI: 10.1556/0806.43.2015.048

### Информация об авторах

**Ольга Александровна Орловская**, кандидат биологических наук, заместитель заведующего лабораторией, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, O.Orlovskaya@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>

**Светлана Ивановна Вакула**, кандидат биологических наук, старший преподаватель, Белорусский государственный технологический университет, 220006 Беларусь, Минск, ул. Свердлова, 13а, svettera@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>

**Любовь Владимировна Хотылева**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, lvkhotyleva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>

**Александр Владимирович Кильчевский**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, Kilchev@presidium.bas-net.by, <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>

### Information about the authors

**Olga A. Orlovskaya**, Cand. Sci. (Biology), Deputy Head of a Laboratory, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, O.Orlovskaya@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>

**Svetlana I. Vakula**, Cand. Sci. (Biology), Senior Lecturer, Belarusian State Technological University, 13a Sverdlova St., Minsk 220006, Belarus, svettera@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>

**Lubov V. Khotyleva**, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, lvkhotyleva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>

**Alexander V. Kilchevsky**, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, Kilchev@presidium.bas-net.by, <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>

**Вклад авторов:** Орловская О. А. – 50%; Вакула С. И. – 30%; Хотылева Л. В. – 10%; Кильчевский А. В. – 10%.

**Contribution of the authors:** Orlovskaya O. A. – 50%; Vakula S. I. – 30%; Khotyleva L. V. – 10%; Kilchevsky A. V. – 10%.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 03.11.2023; одобрена после рецензирования 15.01.2024; принята к публикации 04.03.2024. The article was submitted on 03.11.2023; approved after reviewing on 15.01.2024; accepted for publication on 04.03.2024.