
ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО

**Популяционно-генетический анализ локусов
высокомолекулярных глютеинов у образцов яровой мягкой пшеницы
различного эколого-географического происхождения**

**Иван Викторович Груздев^{1,2✉}, Евгений Александрович Москалев^{1,2},
Екатерина Сергеевна Полховская^{1,2}, Илья Владимирович Киров^{1,2}**

¹Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной
биотехнологии, Москва, Россия

²Московский физико-технический институт, Долгопрудный, Московская
область, Россия

✉ Автор, ответственный за переписку: gruzdev82mtz@mail.ru

Аннотация

Приведены результаты идентификации высокомолекулярных субъединиц глютеина и определения аллельного состояния локусов *Glu-1* у 105 образцов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения. В ходе работы идентифицировано 3 аллеля локуса *Glu-A1*, 7 аллелей локуса *Glu-B1* и 2 аллеля локуса *Glu-D1*. Среди идентифицированных аллелей отмечены аллели, оказывающие положительное влияние на показатели технологических свойств зерна и муки мягкой пшеницы. На основе спектра высокомолекулярных глютеинов показано, что 72 образца из числа изученных обладают высоким потенциалом хлебопекарных качеств. Определено распределение частот аллелей локусов *Glu-1* у групп образцов яровой мягкой пшеницы, происходящих из разных географических регионов. Отмечена высокая частота встречаемости аллелей *Glu-A1b* (0,65), *Glu-B1c* (0,68) и *Glu-D1d* (0,64). Отмечено, что в случае аллелей *Glu-A1b* и *Glu-D1d* их высокая частота встречаемости обусловлена, вероятнее всего, их положительным влиянием на хлебопекарные качества. В свою очередь, высказано предположение того, что высокая частота встречаемости аллеля *Glu-B1c* может объясняться его позитивным влиянием на продуктивность или способностью противостоять неблагоприятным факторам среды, поскольку он не обеспечивает высокий потенциал технологических свойств. В результате популяционно-генетического анализа установлено невысокое значение генетического разнообразия по изученным локусам ($H = 0,45-0,48$). Вместе с тем установлен и невысокий показатель внутрипопуляционного разнообразия (μ) по отдельным гомеологичным локусам: в среднем $2,49 \pm 0,05$ аллеля на локус *Glu-A1*; $3,71 \pm 0,14$ аллеля на локус *Glu-B1*; $1,96 \pm 0,01$ аллеля на локус *Glu-D1*. Показано высокое генетическое сходство географических групп изученных образцов яровой мягкой пшеницы по характеру распределения частот аллелей локуса *Glu-D1*. Отмечено, что сходство по локусам *Glu-A1* и *Glu-B1* также является значительным, хотя и выражено в меньшей степени. Обозначена тенденция снижения генетического разнообразия в результате селекционного процесса.

Ключевые слова

яровая мягкая пшеница, популяционная генетика, запасные белки, высокомолекулярные глютеины, электрофорез

Благодарности

Исследования проведены при поддержке Российского научного фонда в рамках гранта № 25–26–00167.

Для цитирования

Груздев И.В., Москалев Е.А., Полховская Е.С., Киров И.В. Популяционно-генетический анализ локусов высокомолекулярных глютеинов у образцов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2026. № 3. С. 47–68.

GENETICS, BIOTECHNOLOGY, BREEDING AND SEED PRODUCTION

Population-genetic analysis of high molecular weight glutenin loci in spring common wheat accessions of various ecological and geographical origin

Ivan V. Gruzdev^{1,2}✉, Evgeniy A. Moskaev^{1,2},
Ekaterina S. Polkhovskaya^{1,2}, Ilya V. Kirov^{1,2}

¹All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia

²Moscow Institute of Physics and Technology, Dolgoprudny, Moscow Region, Russia

✉Corresponding author: gruzdev82mtz@mail.ru

Abstract

The results of high-molecular-weight glutenin subunit identification and allelic state determination of the *Glu-1* loci in 105 spring common wheat accessions of various ecological and geographical origin are presented. A total of three alleles of the *Glu-A1* locus, seven alleles of the *Glu-B1* locus, and two alleles at the *Glu-D1* locus were identified. Among the identified alleles, there are alleles that have a positive effect on the wheat grain and flour technological properties. Based on the high molecular weight glutenin profiles, 72 of the accessions studied were found to possess high baking quality potential. The allele frequency distribution of the *Glu-1* loci among spring common wheat accessions originating from different geographic regions was determined. High frequencies of the *Glu-A1b* (0.65), *Glu-B1c* (0.68), and *Glu-D1d* (0.64) alleles were observed. It is suggested that the high frequency of the *Glu-A1b* and *Glu-D1d* alleles is most likely attributable to their positive effect on baking quality. In turn, it is hypothesized that the high frequency of the *Glu-B1c* allele may be explained by its positive effect on yield or tolerance to adverse environmental factors, since this allele does not confer high potential technological properties. Population genetic analysis revealed relatively low genetic diversity at the loci studied ($H = 0.45–0.48$). At the same time, low intrapopulation diversity (μ) values were also recorded for individual homeologous loci: on average, 2.49 ± 0.05 alleles per *Glu-A1* locus, 3.71 ± 0.14 alleles per *Glu-B1* locus, and 1.96 ± 0.01 alleles per *Glu-D1* locus. High genetic similarity among the geographic groups of spring common wheat accessions was shown with respect to the allele frequency distribution of the *Glu-D1* locus. Similarity at the *Glu-A1* and *Glu-B1* loci was also substantial, although less pronounced. A trend toward reduced genetic diversity as a result of the breeding process was noted.

Keywords

spring common wheat, population genetics, storage proteins, high molecular weight glutenins, electrophoresis

Acknowledgments

The research was carried out with the support of the Russian Science Foundation, grant No. 25–26–00167.

For citation

Gruzdev I.V., Moskalev E.A., Polkhovskaya E.S., Kirov I.V. Population-genetic analysis of high molecular weight glutenin loci in spring common wheat accessions of various ecological and geographical origin. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2026;(3):47–68.

Введение Introduction

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является ключевой культурой в мировом сельском хозяйстве. Главным направлением использования зерна мягкой пшеницы является выпечка хлеба. Качество хлеба в значительной мере определяется целым комплексом запасных белков зерна, важнейшими из которых являются высокомолекулярные субъединицы глютеина (High Molecular Weight Glutenin Subunits, HMW-GS) [1]. Высокомолекулярные глютеины являются весьма полиморфным семейством запасных белков пшеницы. Известно, что они кодируются 3 локусами (*Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1*), расположенными на длинных плечах хромосом первой гомеологичной группы мягкой пшеницы, сочетающей субгеномы А, В и D. Каждый локус включает в себя два ортологичных локуса, кодирующих субъединицы х-типа, обладающих, как правило, большим молекулярным весом, и субъединицы у-типа с меньшим молекулярным весом [2].

Наиболее ценными для хлебопечения являются аллели *Glu-A1a* (субъединица 1Ax1), *Glu-A1b* (субъединица 1Ax2*), *Glu-B1b* (субъединицы 1Bx7+1By8), *Glu-B1f* (субъединицы 1Bx13+1By16), *Glu-B1i* (субъединицы 1Bx17+1By18) и особенно *Glu-D1d* (субъединицы 1Dx5+1Dy10) [3–5]. Между тем в России наиболее распространены являются сорта, несущие аллели *Glu-B1c* (субъединицы 1Bx7+1By9) и *Glu-D1a* (субъединицы 1Dx2+1Dy12), не связанные, по данным литературы, с высокими хлебопекарными качествами. Тем не менее эти сорта обладают хорошим качеством хлеба. К таким сортам, например, относится эталон хлебопекарных качеств – Саратовская 29 [6]. Это обстоятельство может быть объяснено недавним обнаружением аллелей, контролирующих синтез субъединиц: 1Dy12.7 и 1Dy12**, обладающих одинаковой электрофоретической подвижностью с 1Dy12, но в то же время определяющей хлебопекарные качества на уровне сортов, несущих субъединицу 1Dy10 [7, 8].

Однако несмотря на широкое аллельное разнообразие локусов, кодирующих HMW-GS [9–11], как в России [12, 13], так и в мире [14, 15] возделываются сорта, несущие ограниченный набор аллелей, как правило, положительно влияющих на хлебопекарные качества. Между тем проблема неуклонного снижения генетического разнообразия возделываемых сортов пшеницы была озвучена еще два десятилетия назад [16]. В связи с этим важно понимать не только номенклатуру, но и распределение частот аллелей глютеин-кодирующих локусов в разных регионах возделывания пшеницы, чтобы вместе с повышением уровня количественных и качественных характеристик новых сортов сохранялось генетическое разнообразие, являющееся залогом высокой адаптивности и пластичности.

Цель исследований: идентификация и изучение характера распределения аллелей локусов, кодирующих высокомолекулярные субъединицы глютеина у образцов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения.

Методика исследований

Research method

Растительный материал. Идентификацию аллелей локусов, кодирующих высокомолекулярные субъединицы глютеина, проводили у 105 образцов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения (табл. 1). 20 образцов были получены под указанными в таблице 1 номерами из Международного центра улучшения кукурузы и пшеницы (International Maize and Wheat Improvement Center; CIMMYT, Мексика) и имели сложное гибридное происхождение. Также были изучены 53 образца из селекционных учреждений, представляющих различные регионы России, 3 сорта из Белоруссии, 7 сортов из Казахстана, 7 сортов европейской селекции (4 сорта из Польши и по одному сорту из Австрии, Германии и Франции), 14 канадских сортов и 1 сорт из США.

Методика исследований. Высокомолекулярные субъединицы глютеина экстрагировали из измельченных зерновок в соответствии с методикой, описанной Singh с соавт. [17]. HMW-GS фракционировали путем электрофореза в полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия (SDS-PAGE) (концентрирующий – $T = 5\%$; $C = 2,67\%$; разделяющий – $T = 12,8\%$; $C = 0,99\%$ [9]) в пластинках геля размером ($20 \times 18,3 \times 0,1$ см) в течение 19,5 ч при силе тока 20 мА в камере для вертикального электрофореза PROTEAN® II xi производства компании Bio-Rad (США). После электрофореза гели окрашивали Coomassie Brilliant Blue R-250 для последующей визуализации при помощи системы гель-документирования Chemi-Doc Touch (Bio-Rad, США). Субъединицы идентифицировали в соответствии с их молекулярной массой и относительной подвижностью в сравнении HMW-GS сортов яровой мягкой пшеницы Chinese Spring, имеющего композицию высокомолекулярных глютеинов 1AxN/1Bx7+1By8/1Dx2+1Dy12, и Лада, имеющего композицию 1Ax1/1Bx7+1By9/1Dx5+1Dy10 [18]. Номенклатура HMW-GS приведена в соответствии с Payne и Lawrence [19]. Glu-score рассчитывали на основе системы, предложенной Payne [20].

Статистическая обработка данных. Расчет внутрипопуляционного разнообразия, или иначе среднего числа аллелей на locus ($\mu \pm S_{\mu}$), показателя сходства популяций (r) и критерия идентичности (I) производили по Л.А. Животовскому [21–23]. Степень генетического разнообразия (H) определяли по Nei [24].

Вычисления производили в программе MS Excel.

Результаты и их обсуждение

Results and discussion

В рамках настоящих исследований с использованием метода SDS-PAGE (рис. 1) проведена идентификация HMW-GS у 105 образцов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения. Результаты идентификации аллелей высокомолекулярных глютеинов изученных образцов яровой мягкой пшеницы, их происхождение и потенциал хлебопекарных качеств приведены в таблице 1.

В ходе исследований у изученных образцов яровой мягкой пшеницы был идентифицирован весь перечень наиболее ценных для хлебопечения аллелей: *Glu-Ala* (субъединица 1Ax1), *Glu-Alb* (1Ax2*), *Glu-B1b* (1Bx7+1By8), *Glu-B1f* (1Bx13+1By16), *Glu-B1i* (1Bx17+1By18) и *Glu-D1d* (1Dx5+1Dy10) [3]. В частности, аллели *Glu-Ala* и *Glu-Alb* идентифицированы у 37 и 73 изученных образцов пшеницы соответственно. Аллель *Glu-D1d* зафиксирован у 73 образцов. Однако лишь небольшое количество образцов несет ценные аллели локуса *Glu-B1*: аллель *Glu-B1b* несут 28 образцов,

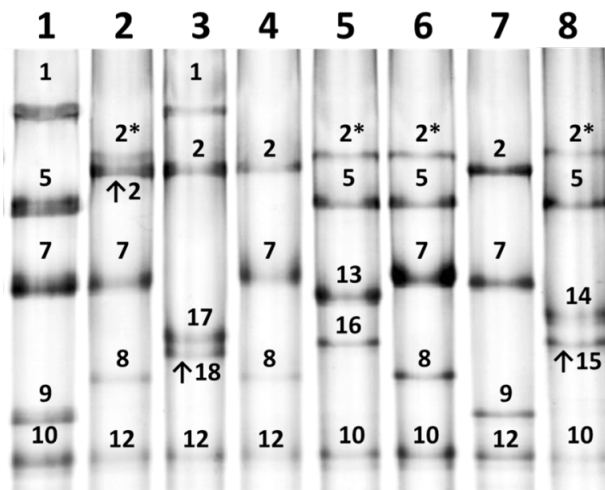


Рис. 1. SDS–PAGE высокомолекулярных субъединиц глютеинов образцов яровой мягкой пшеницы: 1. Лада (st. 1); 2. Агата; 3. Мексиканский образец № 70; 4. Chinese Spring (st. 2); 5. Мексиканский образец № 67; 6. Bluesky; 7. Степная 2; 8. Арабелла

Figure 1. SDS–PAGE of high molecular weight gluten subunits of spring common wheat accessions: 1. Lada (st. 1); 2. Aghata; 3. Mexican sample No. 70; 4. Chinese Spring (st. 2); 5. Mexican sample No. 67; 6. Bluesky; 7. Stepnaya 2; 8. Arabella

аллель *Glu-B1f* – 2 образца, *Glu-B1i* – 3 образца. Вместе с тем в генофонде изученных образцов яровой мягкой пшеницы идентифицированы и менее ценные аллели локусов *Glu-1*. Так, 6 образцов несут аллель *Glu-A1c* (нуль-аллель), 44 образца несут *Glu-D1a* (1Dx2+1Dy12). Кроме того, у части растений Мексиканского образца № 151 и сорта Полюшко идентифицирован аллель *Glu-Ba* (1Bx7), а у двух образцов – аллель *Glu-B1d* (1Bx6+1By8). Несмотря на то обстоятельство, что аллель *Glu-B1c* (1Bx7+1By9), по данным литературы, не является ценным, он обнаружен у наибольшего числа образцов, а именно у 76. Еще у трех образцов идентифицирован аллель *Glu-B1h* (1Bx14+1By15).

Общеизвестно, что пшеница является преимущественно самоопыляемым растением. Соответственно, как правило, все растения сорта пшеницы имеют один генотип и являются гомозиготами. Тем не менее 24 образца (22,9%) из числа изученных представлены двумя или более биотипами с преобладанием одного из них. Следует также отметить, что среди изученных растений встречались отдельные гетерозиготы. В частности, гетерозиготами только по локусам *Glu-A1*, *Glu-B1* или *Glu-D1* являлись отдельные растения сортов Ласка, BW90 и Дарья соответственно. Гетерозиготами сразу по двум локусам (*Glu-A1* и *Glu-B1*) были единичные растения сортов Павлоградка и СКЭНТ-3, а по локусам *Glu-A1* и *Glu-D1* – растения Мексиканского образца № 79. Вместе с тем характер генотипов растений гетерогенных образцов мягкой пшеницы позволяет сделать вывод о том, что подобные аномалии являются следствием отбора в ранних поколениях или редкого возможного перекрестного опыления, а не засорением.

На основе системы, предложенной Payne [20], был рассчитан также Glu-score – показатель, характеризующий с определенной долей условности потенциал хлебопекарных качеств на основе композиции высокомолекулярных глютеинов. Высшим Glu-score (10 баллов) обладают 15 образцов из числа изученных. Еще 41 образец имеют Glu-score в пределах от 9,0 до 9,9. У 16 образцов отмечен Glu-score

Таблица 1

**Образцы яровой мягкой пшеницы, их происхождение,
аллельный состав локусов высокомолекулярных глютеинов и Glu-score**

Table 1

**Origin of spring common wheat accessions, allelic composition
of high molecular weight glutenin loci and Glu-score**

№ п/п	Образец	Происхождение	Аллели локусов			Glu- score
			<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
st. 1	Лада	Россия, Немчиновка	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	10
st. 2	Chinese Spring	Китай	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	6
1	Мексиканский образец № 23	CIMMYT	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
2	Мексиканский образец № 35	CIMMYT	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
3	Мексиканский образец № 59	CIMMYT	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
4	Мексиканский образец № 65	CIMMYT	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5
5	Мексиканский образец № 66	CIMMYT	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
6	Мексиканский образец № 67	CIMMYT	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	10
7	Мексиканский образец № 70	CIMMYT	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>a</i>	8
8	Мексиканский образец № 79	CIMMYT	<i>b, a/b</i>	<i>b, i</i>	<i>a, a/d</i>	8,7
9	Мексиканский образец № 147	CIMMYT	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
10	Мексиканский образец № 150	CIMMYT	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
11	Мексиканский образец № 151	CIMMYT	<i>a, b</i>	<i>f, a</i>	<i>d</i>	9,3
12	Мексиканский образец № 152	CIMMYT	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
13	Мексиканский образец № 153	CIMMYT	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>	8
14	Мексиканский образец № 178	CIMMYT	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
15	Мексиканский образец № 187	CIMMYT	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	8
16	Мексиканский образец № 215	CIMMYT	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
17	Мексиканский образец № 217	CIMMYT	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9

№ п/п	Образец	Происхождение	Аллели локусов			Glu- score
			Glu- A1	Glu- B1	Glu- D1	
18	Мексиканский образец № 220	СИММУТ	a	c	a	7
19	Мексиканский образец № 221	СИММУТ	b, a	c	d, a	8,3
20	Мексиканский образец № 223	СИММУТ	b	c	a	7
21	Алтайская 99	Россия, Алтай	b	c	a	7
22	Алтайская 100	Россия, Алтай	b	c	d, a	9,3
23	Алтайская 110	Россия, Алтай	a	c	a	7
24	Алтайская 530	Россия, Алтай	c, b	c	a, d	7
25	Алтайская жница	Россия, Алтай	b	c	d	9
26	Тобольская	Россия, Алтай	b	b	d	10
27	ДальГАУ	Россия, Амурская обл.	a	c	d	9
28	Салават Юлаев	Россия, Башкортостан	b	b	d	10
29	Воронежская 16	Россия, Воронеж	b	c	d	9
30	Ирень	Россия, Екатеринбург	b	b	a, d	8,7
31	Надира	Россия, Казань	c, b	c	d	7,7
32	Дарница	Россия, Кемерово	b	c	d	9
33	Свеча	Россия, Киров	b	b, c	a	7,7
34	Мальцевская 110	Россия, Курган	c	c	d	7
35	Радуга	Россия, Курган	b	c	d, a	8,3
36	Гранова	Россия, Курск	a	c	a	7
37	Агата	Россия, Немчиновка	b	b	a	8
38	Злата	Россия, Немчиновка	b	b	d	10
39	Бэль	Россия, Новосибирск	b	c	d	9

№ п/п	Образец	Происхождение	Аллели локусов			Glu- score
			Glu- A1	Glu- B1	Glu- D1	
40	Новосибирская 29	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
41	Обская 2	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
42	Памяти Вавенкова	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
43	Полюшко	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>c, a</i>	<i>a</i>	6,7
44	Сибирская 12	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
45	Удача	Россия, Новосибирск	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d, a</i>	9,3
46	Геракл	Россия, Омск, Курган	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
47	Катюша	Россия, Омск	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
48	Омская 35	Россия, Омск, Курган	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
49	Павлоградка	Россия, Омск	<i>b, a/b</i>	<i>c, c/b</i>	<i>d</i>	9,2
50	Памяти Азиева	Россия, Омск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
51	Светланка	Россия, Омск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
52	Сibaковская юбилейная	Россия, Омск, Челябинск	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
53	Памяти Коновалова	Россия, Москва (РГАУ–МСХА) и Орел	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
54	Учитель	Россия, Оренбург	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
55	Золушка	Россия	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	8
56	Иволга фиолетовая	Россия	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
57	Линия 57	Россия	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
58	Кинельская Отрада	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
59	Маргарита	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
60	Тулайковская 5	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
61	Тулайковская 108	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9

№ п/п	Образец	Происхождение	Аллели локусов			Glu- score
			Glu- A1	Glu- B1	Glu- D1	
62	Тулайковская золотистая	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
63	Симбирцит	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d, a</i>	8,3
64	Экада 45	Россия, Самара	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
65	Экада 70	Россия, Средняя Волга	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
66	Экада 109	Россия, Средняя Волга	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
67	Экада 113	Россия, Самара	<i>b</i>	<i>b, c</i>	<i>a</i>	7,7
68	Саратовская 50	Россия, Саратов	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
69	Саратовская 74	Россия, Саратов	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
70	Фаворит	Россия, Саратов	<i>b, a</i>	<i>c</i>	<i>a, d</i>	7,7
71	Дебют	Россия, Татарстан	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
72	Авиада	Россия, Тюмень	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
73	Тюменская 29	Россия, Тюмень	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
74	Дарья	Белоруссия	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d, a/d</i>	8,7
75	Ласка	Белоруссия	<i>a, a/b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
76	Сударыня	Белоруссия	<i>a, b</i>	<i>c</i>	<i>d, a</i>	8,3
77	Актобе 39	Казахстан	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	6
78	СКЭНТ-3	Казахстан и Россия	<i>b, a/b</i>	<i>c, c/d</i>	<i>d</i>	8,8
79	Степная 2	Казахстан	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5
80	Степная 51	Казахстан	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d, a</i>	8,3
81	Степная 53	Казахстан	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
82	Степная 62	Казахстан	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
83	Степная 60	Казахстан	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
84	Гранни	Австрия	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7

№ п/п	Образец	Происхождение	Аллели локусов			Glu- score
			<i>Glu- A1</i>	<i>Glu- B1</i>	<i>Glu- D1</i>	
85	Тризо	Германия	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
86	Бомбона	Польша	<i>b</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	–
87	Арабелла	Польша	<i>a</i>	<i>c, h</i>	<i>d</i>	–
88	Мандарина	Польша	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
89	Кокса	Польша	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
90	Канюк	Франция	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	–
91	AC Barrie	Канада	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
92	Biggar	Канада	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	8
93	Bluesky	Канада	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
94	BW90	Канада	<i>b</i>	<i>b, b/c</i>	<i>d</i>	9,8
95	Glenlea	Канада	<i>b, a</i>	<i>b, c</i>	<i>d</i>	9,7
96	AC Karma	Канада	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7
97	Katepwa	Канада	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
98	Laura	Канада	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
99	Laval 19	Канада	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
100	Leader	Канада	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	10
101	CDC Merlin	Канада	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
102	Oslo	Канада	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	8
103	AC Taber	Канада	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9
104	Wildcat	Канада	<i>b</i>	<i>b, c</i>	<i>d</i>	9,7
105	Prodax	США, Миннесота	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9

Примечание. В случае идентификации нескольких аллелей превалярующий указан первым. Через дробь указаны гетерозиготы.

в интервале от 8,0 до 8,9. Также у 26 образцов Glu-score составил 7–7,9 балла. Мексиканский образец № 65 и Степная 2 характеризуются минимальным Glu-score, отмеченным в ходе данного исследования (5 баллов). Еще у трех образцов не удалось рассчитать Glu-score, поскольку аллель *Glu-B1h* (1Bx14+1By15) не отражен в системе Рауне, однако по отдельным данным он положительно влияет на такой параметр, как растяжимость теста [25]. Таким образом, в ходе исследований изучен материал, характеризующийся широким разнообразием потенциала хлебопекарных качеств, оцененных по Glu-score. Особенно следует отметить, что около $\frac{3}{4}$ образцов (72 образца) обладают потенциалом хороших и отличных хлебопекарных качеств (Glu-score 8 и более).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что современные возделываемые сорта яровой мягкой пшеницы несут не более дюжины аллелей локусов *Glu-1*. Однако уже десятилетие назад было известно свыше 100 аллелей локусов HMW-GS (21 для *Glu-A1*, 69 для *Glu-B1* и 29 для *Glu-D1*) [26]. К тому же в ходе изучения местных сортов, мутантных форм и линий с интрогессиями из диких видов постоянно увеличивается охарактеризованное аллельное разнообразие локусов HMW-GS [7, 27–30], а современные методы исследований выводят изучение генов высокомолекулярных глютеинов на новый уровень [31, 32].

Вместе с тем для устойчивого развития селекции и сельского хозяйства в целом одной идентификации аллельного состояния генов у отдельных сортов недостаточно. Необходимо отслеживать также показатели генетического разнообразия культур в регионах возделывания для повышения устойчивости агроценозов к неблагоприятным факторам.

Для определения параметров генетического разнообразия изученных нами образцов яровой мягкой пшеницы по локусам высокомолекулярных глютеинов эти образцы были подразделены по географическому принципу на 4 группы: образцы CIMMYT, сорта селекционных учреждений Евразийского экономического союза (ЕАЭС, Россия, Белоруссия и Казахстан), сорта из Европы и сорта из Канады и США. Распределение у изученных образцов аллелей локусов *Glu-1* представлено в таблице 2.

Как следует из данных таблицы 2, аллели локусов *Glu-1* распределены неравномерно у образцов из разных географических групп, однако нельзя не отметить высокую долю аллеля *Glu-B1c* у всех групп и абсолютное доминирование аллеля *d* локуса *Glu-D1*.

Между тем подобное распределение находит возможное объяснение в связи с тем, как влияют аллели глютеин-кодирующих локусов на хлебопекарные качества. Ожидаемо аллель *Glu-A1c* (нуль-аллель) обнаружен только у небольшого числа образцов CIMMYT и ЕАЭС. Аллели локуса *Glu-A1 a* и *b*, связанные с высокими хлебопекарными качествами, идентифицированы во всех группах, причем у европейских сортов преобладает аллель *Glu-A1a*, а в остальных группах – аллель *Glu-A1b*.

Следует отметить, что среди изученных сортов во всех группах идентифицирован аллель *Glu-B1c*, не связанный с высокими хлебопекарными качествами, причем частота его встречаемости довольно высока. По всей видимости, наличие этого аллеля оказывает положительное влияние на продуктивность или способность противостоять биотическим или абиотическим стрессам.

Аллель *Glu-B1b* идентифицирован у всех групп образцов, кроме европейских. В свою очередь, у европейских сортов идентифицирован аллель *Glu-B1h*, отсутствующий у других групп. Наибольшее разнообразие по локусу *Glu-B1* наблюдается у образцов CIMMYT. У них дополнительно идентифицированы аллели *Glu-B1a*, *Glu-B1f*

Таблица 2

Частоты встречаемости аллелей локусов *Glu-1* у изученных образцов яровой мягкой пшеницы различного происхождения

Table 2

Allele frequencies of *Glu-1* loci in the studied spring common wheat accessions of various origins

Локус	Аллель	СИММЫТ	ЕАЭС	Европа	Канада и США	Общая
<i>Glu-A1</i>	a (1Ax1)	0,31	0,21	0,86	0,42	0,30
	b (1Ax2*)	0,59	0,74	0,14	0,58	0,65
	c (null)	0,10	0,05	–	–	0,05
<i>Glu-B1</i>	a (1Bx7)	0,02	0,01	–	–	0,01
	b (1Bx7+1By8)	0,28	0,18	–	0,54	0,24
	c (1Bx7+1By9)	0,50	0,79	0,67	0,45	0,68
	d (1Bx6+1By8)		0,02			0,01
	f (1Bx13+1By16)	0,08	–	–	–	0,02
	h (1Bx14+1By15)	–	–	0,33	–	0,02
	i (1Bx17+1By18)	0,12	–	–	–	0,02
<i>Glu-D1</i>	a (1Dx2+1Dy12)	0,36	0,40	0,29	0,20	0,36
	d (1Dx5+1Dy10)	0,64	0,60	0,71	0,80	0,64

Примечание. Полуужирным шрифтом выделены аллели, ассоциирующиеся с повышенными хлебопекарными качествами.

и *Glu-B1i*, причем два последних положительно влияют на качество сортов пшеницы, необходимое для хлебопечения.

Несмотря на имеющееся в генофонде мягкой пшеницы существенное разнообразие локуса *Glu-D1* [26], у изученных сортов идентифицированы только аллели *d* и *a*. Преобладание аллеля *d* объясняется тем, что, во-первых, он благоприятно влияет на хлебопекарные качества, во-вторых, коэффициент детерминации аллелей субгенома D в хлебопекарных качествах пшеницы, по данным Payne [20], составляет 23,6%. Для сравнения: у субгенома B этот коэффициент составляет 7,7%, а у субгенома A – 28,4%, что подтверждается высокими частотами ценных для хлебопечения аллелей *Glu-A1a* и *Glu-A1b*.

На основе частот встречаемости аллелей локусов, кодирующих HMW-GS (табл. 2), рассчитаны следующие показатели: генетическое разнообразие (*H*) [24] (табл. 3); внутрипопуляционное разнообразие (μ) [22, 23] (табл. 4); показатель сходства (*r*) и критерий идентичности (*I*) [21] (табл. 5, 6).

Генетическое разнообразие (*H*) внутри групп значительно варьируется у изученных образцов по локусам *Glu-A1* и *Glu-B1*, и в меньшей степени – по *Glu-D1* (табл. 3). Так, данный показатель в группе СИММЫТ по локусам *Glu-A1* и *Glu-B1* был

**Генетическое разнообразие по Nei (*H*) изученных образцов
яровой мягкой пшеницы**

Table 3

Nei's gene diversity (*H*) of the studied spring common wheat accessions

Группа образцов	Глютенинкодирующие локусы			Среднее
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
СИММУТ	0,54	0,65	0,46	0,55
ЕАЭС	0,41	0,34	0,48	0,41
Европа	0,25	0,44	0,41	0,37
Канада и США	0,49	0,50	0,32	0,44
ОБЩЕЕ	0,48	0,47	0,45	0,47

наибольшим и составлял 0,54 и 0,65 соответственно. Наименьшие показатели генетического разнообразия отмечены: у Европейских сортов по локусу *Glu-A1*–0,25; у сортов ЕАЭС по локусу *Glu-B1*–0,34; у сортов из Канады и США по локусу *Glu-D1*–0,32. По локусу *Glu-D1* различия оказались наименьшими, так как во всех группах были идентифицированы лишь два аллельных варианта, а именно *d* и *a*. Несмотря на варьирование показателя генетического разнообразия Нея, его значения, рассчитанные для всех изученных образцов, по отдельным локусам примерно одинаковы (0,45–0,48) и находятся на невысоком уровне, что свидетельствует, во-первых, о небольшом количестве идентифицированных аллелей, во-вторых, о превалировании одного из аллелей в каждом локусе.

Показатель внутрипопуляционного разнообразия (μ) для локуса *Glu-D1* (табл. 4) находится практически на одном уровне для всех групп изученных образцов. При этом по локусу *Glu-B1* значительно отличается группа СИММУТ, имеющая по данному показателю высокое значение ($3,99 \pm 0,18$). По локусу *Glu-A1* наблюдалось некоторое отличие групп, особенно группы СИММУТ с высоким показателем ($2,69 \pm 0,08$), и Европейской группы с низким показателем ($1,70 \pm 0,11$). Поскольку показатель внутрипопуляционного разнообразия (μ) характеризует среднее число аллелей, приходящихся на один локус, то можно с уверенностью утверждать, что селекционная работа над пшеницей привела к закреплению в возделываемых сортах в основном ценных аллелей, но также и привела к снижению разнообразия по локусам *Glu-1*.

Для оценки различий между группами изученных образцов яровой мягкой пшеницы различного происхождения был рассчитан коэффициент сходства (r) (табл. 5) и на его основе – критерий идентичности (I) (табл. 6).

Значения показателя r для всех географических групп были довольно высокими, что свидетельствует о сходстве изученных образцов яровой мягкой пшеницы как по аллельному составу локусов высокомолекулярных глютеинов, так и по частоте этих аллелей.

При попарном сравнении отдельных локусов следует подчеркнуть, что наибольшие межпопуляционные различия наблюдаются по локусу *Glu-B1*. Так, минимальным

Таблица 4

**Внутрипопуляционное разнообразие ($\mu \pm S\mu$) изученных образцов
яровой мягкой пшеницы**

Table 4

Intrapopulation diversity ($\mu \pm S\mu$) of the studied spring common wheat accessions

Группа образцов	Глютенинкодирующие локусы		
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
СИММУТ	2,69 $\pm$ 0,08	3,99 $\pm$ 0,18	1,96 $\pm$ 0,03
ЕАЭС	2,39 $\pm$ 0,06	2,33 $\pm$ 0,10	1,98 $\pm$ 0,01
Европа	1,70 $\pm$ 0,11	1,94 $\pm$ 0,05	1,90 $\pm$ 0,06
Канада и США	1,99 $\pm$ 0,16	1,99 $\pm$ 0,31	1,80 $\pm$ 0,06
Общее	2,49 $\pm$ 0,05	3,71 $\pm$ 0,14	1,96 $\pm$ 0,01

Таблица 5

**Показатели сходства (r) групп изученных образцов яровой мягкой пшеницы
различного происхождения по локусам *Glu-1***

Table 5

**Similarity indices (r) of the studied spring common wheat accession groups
of various origins by *Glu-1* loci**

Сравниваемые группы изученных образцов		Глютенинкодирующие локусы		
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
СИММУТ	ЕАЭС	0,99 $\pm$ 0,01	0,87 $\pm$ 0,02	1,00 $\pm$ 0,00
	Европа	0,81 $\pm$ 0,05	0,58 $\pm$ 0,05	0,99 $\pm$ 0,01
	Канада и США	0,95 $\pm$ 0,02	0,87 $\pm$ 0,03	0,98 $\pm$ 0,01
ЕАЭС	Европа	0,74 $\pm$ 0,03	0,72 $\pm$ 0,03	0,99 $\pm$ 0,01
	Канада и США	0,95 $\pm$ 0,02	0,92 $\pm$ 0,02	0,98 $\pm$ 0,01
Европа	Канада и США	0,89 $\pm$ 0,04	0,55 $\pm$ 0,05	0,99 $\pm$ 0,01

было сходство между европейскими образцами, сортами из Канады (0,55 $\pm$ 0,05) и образцами СИММУТ (0,58 $\pm$ 0,05). По всей видимости, такое отличие европейских образцов связано с наличием у некоторых из них аллеля *Glu-B1h*, не идентифицированного в других группах.

В меньшей степени различия наблюдались по локусу *Glu-A1* и практически не наблюдаются по локусу *Glu-D1*. Вероятно, это связано с небольшим числом идентифицированных аллелей этих локусов.

Критерий идентичности Животовского (*I*) групп изученных образцов яровой мягкой пшеницы различного происхождения по локусам *Glu-1*

Table 6

Zhivotovsky (*I*) identity criterion for studied spring common wheat accession groups of various origins at *Glu-1* loci

Сравниваемые группы изученных образцов		Глютенинкодирующие локусы		
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
СИММУТ	ЕАЭС	9,16 (5,99)	57,29 (11,07)	0,66 (3,84)
	Европа	42,36 (5,99)	53,34 (11,07)	0,75 (3,84)
	Канада и США	12,14 (5,99)	31,19 (9,49)	6,51 (3,84)
ЕАЭС	Европа	72,22 (5,99)	41,64 (9,49)	2,18 (3,84)
	Канада и США	21,33 (5,99)	45,07 (7,81)	14,08 (3,84)
Европа	Канада и США	25,46 (3,84)	52,57 (5,99)	1,15 (3,84)

Примечание. В скобках приведено табличное значение χ^2 для 5-процентного уровня значимости.

В полной мере оценить сходство различных групп образцов по локусам HMW-GS позволяет критерий идентичности (*I*) (табл. 6). Его расчет оказался необходимым, поскольку некоторые значения показателя *r* (табл. 5), особенно по локусу *Glu-D1*, значимо не отличаются от единицы.

Величина *I* распределена примерно как величина критерия χ^2 -Пирсона со степенями свободы на одну меньше, чем общее число аллелей в сравниваемых группах. Если значение *I*-критерия меньше значения критерия χ^2 с заданным уровнем значимости, то генотипический состав сравниваемых групп является идентичным; в противном случае между группами имеются достоверные различия [21].

Таким образом, исходя из данных таблицы 6, можно заключить, что по локусу *Glu-D1* группы исследуемых образцов являются сходными, а пары СИММУТ-ЕАЭС, СИММУТ-Европа, ЕАЭС-Европа и Европа-Канада/США достоверно идентичны. Подобные результаты связаны вероятнее всего с тем фактом, что аллель *Glu-D1d* является существенной детерминантой повышенных технологических качеств зерна пшеницы, поэтому его частота в пуле коммерческих сортов высока. Помимо этого, высокую идентичность имеют пары СИММУТ-ЕАЭС и СИММУТ-Канада/США по локусу *Glu-A1*, хотя и рассчитанное значение критерия *I* в этих парах не превышает критическое.

Невысокое генетическое разнообразие и высокое сходство групп изученных образцов по происхождению могут свидетельствовать как об использовании родственного генетического материала при гибридизации, так и об общности подходов к подбору родительских пар. Между тем необходимость создания новых высокопродуктивных сортов неизбежно приведет к увеличению частот ценных аллелей, а повышение доступности методов маркер-опосредованной селекции ускорит этот

процесс. Таким образом, необходимо искать новые источники повышения продуктивности и качества мягкой пшеницы. Современные генетические и биоинформатические подходы позволяют, даже не прибегая к отдаленной гибридизации, обнаруживать в генофонде пшеницы гены, некоторые аллели которых положительно влияют на технологические качества. Так, наиболее важным открытием с точки зрения хлебопекарных свойств зерна пшеницы явилось установление функции гена *wbm* (wheat bread making), обнаруженного при помощи транскриптомного анализа сортов с диаметрально противоположными хлебопекарными качествами в процессе созревания зерновки [33]. Кроме того, недавние исследования транскриптома развивающейся зерновки продемонстрировали экспрессию тысяч ранее не аннотированных генов [34]. Описание функций этих генов и поиск их ценных аллелей наверняка позволят в будущем добиться высоких результатов в селекции на хлебопекарные качества даже при условии невысокого генетического разнообразия по локусам запасных белков.

Выводы

Conclusions

В ходе исследований методом SDS-PAGE у изученных образцов яровой мягкой пшеницы идентифицировано 3 аллеля локуса *Glu-A1*, 7 аллелей локуса *Glu-B1* и 2 аллеля локуса *Glu-D1*. В числе идентифицированных аллелей выделен полный перечень аллелей, детерминирующих высокие хлебопекарные качества. На основе аллельного состояния локусов *Glu-1* дана оценка потенциала хлебопекарных качеств изученных образцов. Отмечено, что подавляющее большинство изученных образцов (72 образца) обладает Glu-score 8 и выше, что свидетельствует об их высоком хлебопекарном потенциале.

Средний уровень генетического разнообразия по Nei (*H*) составил 0,47, что говорит о невысоком генетическом разнообразии по локусам, кодирующим HMW-GS у изученных образцов. Наибольшим внутрипопуляционным разнообразием характеризуется локус *Glu-B1* (в среднем $3,71 \pm 0,14$ аллеля на локус), наименьшим – *Glu-D1* (в среднем $1,96 \pm 0,01$). Наибольшее сходство по трем изученным локусам отмечено между группами изученных образцов по географическому происхождению: CIMMYT-EAЭС, CIMMYT-Канада/США, а также EAЭС-Канада/США. По характеру распределения частот идентифицированных аллелей локуса *Glu-D1* указанные выше пары групп образцов достоверно на 5%-ном уровне значимости являются идентичными.

Список источников

1. Shewry P.R., Lafandra D. Wheat glutenin polymers 1. Structure, assembly and properties. *Journal of Cereal Science*. 2022;106:103486. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2022.103486>
2. Lafandra D., Shewry P.R. Wheat Glutenin polymers 2. The role of wheat glutenin subunits in polymer formation and dough quality. *Journal of Cereal Science*. 2022;106:103487. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2022.103487>
3. Lukow O.M. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1989;46(4):451-460. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740460407>
4. Branlard G. Genetic diversity of wheat storage proteins and breadwheat quality. *Euphytica*. 2001;119:59-67. <https://doi.org/10.1023/A:1017586220359>

5. Knezevic D., Novoselskaya-Dragovich A.Y., Kudryavtsev A.M., Paunovic A. et al. Protein quality of bread wheat. *Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences*, JAFES. 2022;76(6):1-10
6. Утебаев М.У., Боме Н.А., Земцова Е.С., Крадецкая О.О. и др. Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021. Т. 182, № 1. С. 99–109. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-1-99-109>
7. Du X., Hu J., Ma X., He J. et al. Molecular characterization and marker development for high molecular weight glutenin subunit 1Dy12** from Yunnan hulled wheat. *Mol. Breed.* 2019;39:4. <https://doi.org/10.1007/s11032-018-0910-2>
8. Peng Y., Yu K., Zhang Y., Islam S. et al. Two novel y-type high molecular weight glutenin genes in Chinese wheat landraces of the Yangtze-River region. *PLoS One*. 2015;10(11): e0142348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142348>
9. Branlard G., Dardevet M., Amiour N., Igrejas G. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003;50(7):669-679. <https://doi.org/10.1023/A:1025077005401>
10. Nucia A., Okon S., Tomczynska-Mleko M. Characterization of HMW glutenin subunits in European spring common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2019;66:579-588. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01961.x>
11. Ravel C., Faye A., Ben-Sadoun S., Ranoux M. et al. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2020;133:751-770. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03505-y>
12. Utebayev M., Dashkevich S., Kunanbayev K., Bome N. et al. Genetic polymorphism of glutenin subunits with high molecular weight and their role in grain and dough qualities of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019;41:1-11. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2862-5>
13. Galimova A.A., Kuluev A.R., Ismagilov K.R., Kuluev B.R. Genetic polymorphism of high-molecular-weight glutenin subunit loci in bread wheat varieties in the Pre-Ural steppe zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(4):297. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-36>
14. Jia S.H.I., Zhong W.A.N.G., Jianfeng L.I. Study on the Distribution of HMW-GS in New Breeding (Lines) of Xinjiang Spring Wheat. *Xinjiang Agricultural Sciences*. 2022;59(6):1330. <https://doi.org/10.6048/j.issn.1001-4330.2022.06.004>
15. Sonmez M.E., Guleç T., Demir B., Bayraç C. et al. Molecular screening of the landraces from Turkey and modern bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars for HMW-GS, *wbm*, *waxy* genes and *Lr34* gene. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2023;70(3):775-788. <https://doi.org/10.1007/s10722-022-01460-0>
16. Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929-2005 гг. // *Генетика*. 2006. Т. 42, № 10. С. 1359-1370
17. Singh N., Shepherd K., Cornish G. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *J. Cereal Sci.* 1991;14:203-208. [https://doi.org/10.1016/S0733-5210\(09\)80039-8](https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80039-8)

18. Груздев И.В., Москалев Е.А., Соловьев А.А., Киров И.В. Популяционно-генетический анализ локусов высокомолекулярных глютеинов яровой тритикале // *Тритикале. Селекция, агротехника и технология использования зерна и кормов: Материалы Международной научно-практической конференции к 85-летию со дня рождения Грабовца Анатолия Ивановича и 120-летию Северо-Донецкой сельскохозяйственной опытной станции*. Ростов-на-Дону: ООО Издательство «Юг», 2024. С. 61–72. <https://doi.org/10.69535/FRARC.2024.16.31.008>
19. Payne P.I., Lawrence G.J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res. Commun.* 1983;11:29-35
20. Payne P.I., Nightingale M.A., Krattiger A.F., Holt L.M. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agric.* 1987;40:51-65
21. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // *Журнал общей биологии*. 1979. Т. 40, № 4. С. 587-602
22. Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // *Журнал общей биологии*. 1980. Т. 41, № 6. С. 828-836
23. Животовский Л.А. *Популяционная биометрия*. М.: Наука, 1991. 271 с.
24. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1973;70(12):3321-3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
25. Li Y., An X., Yang R., Guo X. et al. Dissecting and enhancing the contributions of high-molecular-weight glutenin subunits to dough functionality and bread quality. *Molecular Plant*. 2015;8(2):332-334. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.10.002>
26. McIntosh R., Hart G., Gale M. Catalogue of gene symbols for wheat (supplement). *Ann. Wheat Genet. News*. 2013;40:362-375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2013.05583.x>
27. Jiang Q.T., Ma J., Wei Y.M., Liu Y.X. et al. Novel variants of HMW glutenin subunits from *Aegilops* section *Sitopsis* species in relation to evolution and wheat breeding. *BMC Plant Biol.* 2012;12:73. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-73>
28. Liu S., Zhao S., Chen F., Xia G. Generation of novel high quality HMW-GS genes in two introgression lines of *Triticum aestivum*. *Agropyron. BMC Evol. Biol.* 2007;7:76. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-76>
29. Lombardo L.A., Nisi M.M., Salines N., Ghione C.E. Identification of novel high molecular weight glutenin subunit mutants in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cytogenet. Cell Genet.* 2017;51(4):305-314. <https://doi.org/10.3103/S0095452717040028>
30. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2022 supplement. *Annual Wheat Newsletter*. 2022;68:68-81
31. Галимова А.А., Кулуев Б.Р. Идентификация новых нуклеотидных последовательностей гена Glu-B1-1, кодирующего глютеины х-типа у мягкой пшеницы // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023. Т. 27, № 5. С. 433–439. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-52>
32. Polkhovskaya E., Gruzdev I., Moskaev E., Merkulov P. et al. Nanopore Amplicon Sequencing Allows Rapid Identification of Glutenin Allelic Variants in a Wheat Collection. *Agronomy*. 2024;14(1):13. <https://doi.org/10.3390/agronomy14010013>

33. Furtado A., Bundock P.C., Banks P.M., Fox G. et al. A novel highly differentially expressed gene in wheat endosperm associated with bread quality. *Scientific reports*. 2015;5(1):10446. <https://doi.org/10.1038/srep10446>

34. Polkhovskaya E., Bolotina A., Merkulov P., Dudnikov M. et al. Long-read cDNA sequencing revealed novel expressed genes and dynamic transcriptome landscape of triticale (*x Triticosecale Wittmack*) seed at different developing stages. *Agronomy*. 2023;13(2):292. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020292>

References

1. Shewry P.R., Lafandra D. Wheat glutenin polymers 1. Structure, assembly and properties. *Journal of Cereal Science*. 2022;106:103486. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2022.103486>

2. Lafandra D., Shewry P.R. Wheat Glutenin polymers 2. The role of wheat glutenin subunits in polymer formation and dough quality. *Journal of Cereal Science*. 2022;106:103487. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2022.103487>

3. Lukow O.M. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1989;46(4):451-460. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740460407>

4. Branlard G. Genetic diversity of wheat storage proteins and breadwheat quality. *Euphytica*. 2001;119:59-67. <https://doi.org/10.1023/A:1017586220359>

5. Knezevic D., Novoselskaya-Dragovich A.Y., Kudryavtsev A.M., Paunovic A., et al. Protein quality of bread wheat. *Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences, JAFES*. 2022;76(6):1-10.

6. Utebayev M.U., Bome N.A., Zemtsova E.C., Kradetskaya O.O. et al. Diversity of high-molecular-weight glutenin subunits and evaluation of genetic similarities in spring bread wheats from different breeding centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):99-109. (In Russ.) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-1-99-109>

7. Du X., Hu J., Ma X., He J. et al. Molecular characterization and marker development for high molecular weight glutenin subunit 1Dy12** from Yunnan hulled wheat. *Mol. Breed*. 2019;39:4. <https://doi.org/10.1007/s11032-018-0910-2>

8. Peng Y., Yu K., Zhang Y., Islam S. et al. Two novel y-type high molecular weight glutenin genes in Chinese wheat landraces of the Yangtze-River region. *PLoS One*. 2015;10(11): e0142348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142348>

9. Branlard G., Dardevet M., Amiour N., Igrejas G. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003;50(7):669-679. <https://doi.org/10.1023/A:1025077005401>

10. Nucua A., Okon S., Tomczynska-Mleko M. Characterization of HMW glutenin subunits in European spring common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2019;66:579-588. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.01961.x>

11. Ravel C., Faye A., Ben-Sadoun S., Ranoux M. et al. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat. *Theor. Appl. Genet*. 2020;133:751-770. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03505-y>

12. Utebayev M., Dashkevich S., Kunanbayev K., Bome N. et al. Genetic polymorphism of glutenin subunits with high molecular weight and their role in grain and dough qualities of spring bread wheat (*Triticum*

- aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019;41:1-11. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2862-5>
13. Galimova A.A., Kuluev A.R., Ismagilov K.R., Kuluev B.R. Genetic polymorphism of high-molecular-weight glutenin subunit loci in bread wheat varieties in the Pre-Ural steppe zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(4):297. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2862-5>
 14. Jia S.H.I., Zhong W.A.N.G., Jianfeng L.I. Study on the Distribution of HMW-GS in New Breeding (Lines) of Xinjiang Spring Wheat. *Xinjiang Agricultural Sciences*. 2022;59(6):1330. <https://doi.org/10.6048/j.issn.1001-4330.2022.06.004>
 15. Sonmez M.E., Guleç T., Demir B., Bayraç C. et al. Molecular screening of the landraces from Turkey and modern bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars for HMW-GS, *wbm*, *waxy* genes and *Lr34* gene. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2023;70(3):775-788. <https://doi.org/10.1007/s10722-022-01460-0>
 16. Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhalskiy V.A. Dynamics of genetic diversity in winter common wheat *Triticum aestivum* L. cultivars released in Russia from 1929 to 2005. *Genetika*. 2006;4(10):1359-1370. (In Russ.)
 17. Singh N., Shepherd K., Cornish G. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *J. Cereal Sci.* 1991;14:203-208. [https://doi.org/10.1016/S0733-5210\(09\)80039-8](https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80039-8)
 18. Gruzdev I.V., Moskalev E.A., Soloviev A.A., Kirov I.V. Population-genetic analysis of high-molecular glutenin loci of spring triticale. *Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya 'Tritikale. Seleksiya, agrotekhnika i tekhnologiya ispolzovaniya zerna i kormov'. K 85-letiyu so dnya rozhdeniya Grabovtisa Anatoliya Ivanovicha i 120-letiyu Severo-Donetskoy selskokhozyaystvennoy opytной stantsii*. June 7-8, 2022. Rostov-on-Don, Russia: OOO "Izdatelstvo "Yug", 2024:61-72. (In Russ.) <https://doi.org/10.69535/FRARC.2024.16.31.008>
 19. Payne P.I., Lawrence G.J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res. Commun.* 1983;11:29-35.
 20. Payne P.I., Nightingale M.A., Krattiger A.F., Holt L.M. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agric.* 1987;40:51-65.
 21. Zhivotovskiy L.A. Indicator of population similarity by polymorphic traits. *Journal of General Biology*. 1979;40(4):587-602. (In Russ.)
 22. Zhivotovskiy L.A. Indicator of intrapopulation diversity. *Journal of General Biology*. 1980;41(6):828-836. (In Russ.)
 23. Zhivotovsky L.A. *Population biometrics*. Moscow, Russia: Nauka, 1991:271. (In Russ.)
 24. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1973;70(12):3321-3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
 25. Li Y., An X., Yang R., Guo X. et al. Dissecting and enhancing the contributions of high-molecular-weight glutenin subunits to dough functionality and bread quality. *Molecular Plant*. 2015;8(2):332-334. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.10.002>
 26. McIntosh R., Hart G., Gale M. Catalogue of gene symbols for wheat (supplement). *Ann. Wheat Genet. News*. 2013;40:362-375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2013.05583.x>
 27. Jiang Q.T., Ma J., Wei Y.M., Liu Y.X. et al. Novel variants of HMW glutenin subunits from *Aegilops* section *Sitopsis* species in relation to evolution and wheat breeding. *BMC Plant Biol.* 2012;12:73. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-73>

28. Liu S., Zhao S., Chen F., Xia G. Generation of novel high quality HMW-GS genes in two introgression lines of *Triticum aestivum*. *Agropyron. BMC Evol. Biol.* 2007;7:76. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-76>
29. Lombardo L.A., Nisi M.M., Salines N., Ghione C.E. Identification of novel high molecular weight glutenin subunit mutants in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cytogenet. Cell Genet.* 2017;51(4):305-314. <https://doi.org/10.3103/S0095452717040028>
30. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2022 supplement. *Annual Wheat Newsletter.* 2022;68:68-81.
31. Galimova A.A., Kuluev B.R. Identification of new nucleotide sequences of the Glu-B1-1 gene encoding x-type glutenins in bread wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2023;27(5):433-439. (In Russ.) <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-52>
32. Polkhovskaya E., Gruzdev I., Moskalev E., Merkulov P. et al. Nanopore Amplicon Sequencing Allows Rapid Identification of Glutenin Allelic Variants in a Wheat Collection. *Agronomy.* 2024;14(1):13. <https://doi.org/10.3390/agronomy14010013>
33. Furtado A., Bundock P.C., Banks P.M., Fox G. et al. A novel highly differentially expressed gene in wheat endosperm associated with bread quality. *Scientific Reports.* 2015;5(1):10446. <https://doi.org/10.1038/srep10446>
34. Polkhovskaya E., Bolotina A., Merkulov P., Dudnikov M. et al. Long-read cDNA sequencing revealed novel expressed genes and dynamic transcriptome landscape of triticale (x *Triticosecale* Wittmack) seed at different developing stages. *Agronomy.* 2023;13(2):292. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020292>

Сведения об авторах

Иван Викторович Груздев, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории маркерной и геномной селекции растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; исследователь лаборатории системной геномики и мобиломики растений, ФГАОУ ВО «Московский физико-технический институт (Национальный исследовательский университет)»; 117303, Российская Федерация, г. Москва, ул. Керченская, 1А, к. 1; e-mail: gruzdev82mtz@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2837-8163>

Евгений Александрович Москалев, аспирант, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; исследователь лаборатории системной геномики и мобиломики растений, ФГАОУ ВО «Московский физико-технический институт (Национальный исследовательский университет)»; 117303, Российская Федерация, г. Москва, ул. Керченская, 1А, к. 1; e-mail: badsaxson@mail.ru; <https://orcid.org/0009-0001-8759-1418>

Екатерина Сергеевна Полховская, канд. биол. наук, младший научный сотрудник лаборатории маркерной и геномной селекции растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»; 127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; исследователь лаборатории системной геномики и мобиломики растений ФГАОУ ВО «Московский физико-технический институт»; 117303, Российская Федерация, г. Москва, ул. Керченская, 1А, к. 1; e-mail: eynzeynkreyn@gmail.com

Илья Владимирович Киров, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории маркерной и геномной селекции растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»;

127434, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; ведущий научный сотрудник лаборатории системной геномики и мобиломики растений, ФГАОУ ВО «Московский физико-технический институт (Национальный исследовательский университет)»; 117303, Российская Федерация, г. Москва, ул. Керченская, 1А, к. 1; e-mail: kirovez@gmail.com

Information about the authors

Ivan V. Gruzdev, CSc (Bio), Research Associate at the Laboratory of Marker-Assisted and Genomic Selection of Plants, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; Research Associate at the Laboratory of Plant Systems Genomics and Mobilomics, Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University); 1A Kerchenskaya St., Moscow, 117303, Russian Federation; e-mail: gruzdev82mtz@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2837-8163>

Evgeniy A. Moskalev, postgraduate student, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; Research Associate at the Laboratory of Plant Systems Genomics and Mobilomics, Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University); 1A Kerchenskaya St., Moscow, 117303, Russian Federation; e-mail: badsaxson@mail.ru; <https://orcid.org/0009-0001-8759-1418>

Ekaterina S. Polkhovskaya, CSc (Bio), Junior Research Associate at the Laboratory of Marker-Assisted and Genomic Selection of Plants, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; Research Associate at the Laboratory of Plant Systems Genomics and Mobilomics, Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University); 1A Kerchenskaya St., Moscow, 117303, Russian Federation; e-mail: eynzeynkrey@gmail.com

Ilya V Kirov, DSc (Bio), Leading Research Associate at the Laboratory of Marker-Assisted and Genomic Selection of Plants, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; 42 Timiryazevskaya St., Moscow, 127434, Russian Federation; Leading Research Associate at the Laboratory of Plant Systems Genomics and Mobilomics, Moscow Institute of Physics and Technology (National Research University); 1A Kerchenskaya St., Moscow, 117303, Russian Federation; e-mail: kirovez@gmail.com