

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

УТЕБАЕВ МАРАЛ УРАЛОВИЧ

**ВЛИЯНИЕ АЛЛЕЛЕЙ ГЛИАДИН- И ГЛЮТЕНИНКОДИРУЮЩИХ
ЛОКУСОВ НА КАЧЕСТВО ЗЕРНА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

Triticum aestivum L.

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель :
Доктор сельскохозяйственных наук,
профессор
Боме Нина Анатольевна

Москва – 2023 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1. Род <i>Triticum</i> , общая характеристика, систематика	12
1.2. Классификация белков зерна пшеницы	14
1.3. Запасные белки пшеницы	20
1.4. Генетический контроль проламинов пшеницы	22
1.5. Методы идентификации и регистрации сортов и линий пшеницы. ...	26
1.6. Основные качественные характеристики зерна пшеницы	35
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	
2.1. Условия исследования	40
2.2. Материал исследования	43
2.3. Методы исследования	44
2.4. Статистические методы анализа	52
ГЛАВА 3. ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИЕ ЛОКУСЫ	
3.1. Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов сортов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана.....	53
3.2. Распределение аллелей глиадинкодирующих локусов по Северному Казахстану: Акмолинской, Костанайской, Павлодарской и Северо-Казахстанской областям	58
3.3. Связь аллелей глиадинкодирующих локусов с показателями качества зерна яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана	66
3.3.1. Биохимическая и технологическая оценка сортов яровой мягкой пшеницы	66
3.3.2. Связь аллелей локусов <i>Gli</i> с качественными характеристиками зерна	73
3.4. Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири	75

3.5. Сравнительный статистический анализ генетического разнообразия глиадинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана и Западной Сибири	81
ГЛАВА 4. ГЛЮТЕНИНКОДИРУЮЩИЕ ЛОКУСЫ	
4.1. Генетическое разнообразие аллелей глютенинкодирующих локусов сортов и линий яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана	88
4.2. Разнообразие аллелей глютенинкодирующих локусов по областям Северного Казахстана	92
4.3. Идентификация высокомолекулярных субъединиц глютеинов с помощью ДНК-маркеров	97
4.4. Связь аллелей глютенинкодирующих локусов с технологическими и хлебопекарными параметрами яровой мягкой пшеницы	104
4.5. Генетическое разнообразие аллелей глютенинкодирующих локусов сортообразцов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири	107
4.6. Сравнительный статистический анализ генетического разнообразия глютенинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана, и Западной Сибири	113
ГЛАВА 5. БИОХИМИЧЕСКАЯ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ТЮМЕНСКОЙ И ШОРТАНДИНСКОЙ СЕЛЕКЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ АГРО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ	
5.1. Тюменские сорта яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана и Северного Зауралья	118
5.2. Шортандинские сорта яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Зауралья и Северного Казахстана	130
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	138
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	140
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	141
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	142
ПРИЛОЖЕНИЯ	172

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Обеспечение продовольственной безопасности в условиях меняющегося климата, является одной из глобальных проблем, в связи с этим, необходимо комплексное изучение и улучшение пшеницы, с использованием максимально информативных и современных методов. На сегодняшний день селекционерам предложена стратегия «*5Gs for crop genetic improvement*», которая предполагает всестороннее изучение и применение различных методов для улучшения сельскохозяйственных культур (Varshney et al., 2020). Одним из пунктов ее реализации является наиболее полное изучение генофонда на уровне генов и хозяйственно-ценных признаков. При этом, данные методы должны обладать по возможности низкой себестоимостью и высокой информативностью. Такие исследования в области изучения гермаплазмы и селекции пшеницы на качество зерна возможны с применением метода электрофореза запасных белков – глиадинов и глютеинов.

Степень разработанности темы. Генетический контроль синтеза глиадинов осуществляется аллельными генами локализованные в локусах хромосом 1 и 6 гомеологических групп геномов А, В и D (Shepherd, 1968). Глютеины контролируются генами, расположенными на длинном плече хромосом 1А, 1В и 1D (Payne et al., 1980). Применение электрофореза глиадинов и глютеинов позволило выявить наследование компонентов в виде блоков (Payne et al., 1982; Созинов и др., 1987). Запасные белки являются основными структурными единицами, образующими клейковинный комплекс и вследствие этого связаны со многими качественными показателями зерна пшеницы (Dobrotvorskaya et al., 2009; Metakovsky et al., 2019; Noma et al., 2019).

Так, аллели локусов *Gli-1*, сопряжены с хлебопекарным качеством (Li et al., 2009; Novoselskaya-Dragovich et al. 2013; Demichelis et al. 2019), а наличие конкретных блоков глиадинов 1А3 (или 1А4), 1В1, 1D1 (или 1D5), 6А3, 6В1 и 6D1 (или 6D2) сопряжено с засухо-, морозоустойчивостью и качественной клейковиной (Metakovsky et al., 1997). С другой стороны, отдельные фракции

глиаина, как например γ -глиаины влияют на время замеса теста, тогда как α -, β и ω -глиаины сопряжены с высотой хлеба и общим хлебопекарным качеством (Ohm et al., 2010; Malalgoda 2018). Так же, реологические свойства теста зависят от соотношения глютеинин/глиадин, соотношения глютеинов с высоко- и низкомолекулярной массой (Barak et al., 2015). Глиаины влияют не только на биохимические и технологические признаки, но и на некоторые морфологические признаки, например озерненность и длина колоса (Хрунов, 2011), а также на устойчивость к листовой, стеблевой ржавчине (Czarnecki et al. 1992; Cox et al 1994), и мучнистой росе (Hsam et al., 2015). Однако, по результатам других авторов, сопряженность глиадинов с параметрами качества пшеницы, была слабой или вовсе отсутствовала (Khatkar et al., 2002; Пискарев, Бойко, 2015).

Установлены связи высокомолекулярных субъединиц глютеина (ВМСГ) с некоторыми параметрами качества зерна (Carrillo et. al., 1990; Sontag-Strohm et al., 1996). Например, пара ВМСГ $1Dx5+1Dy10$ локуса *Glu-D1* положительно влияют на хлебопекарное качество, тогда как присутствие субъединиц $1Dx2+1Dy12$ отрицательно сказываются на готовой продукции (Hamer et al., 1992). С другой стороны большинство сортов качественной пшеницы Индии (Kalaiselvi et al., 2018), Турции (Temizgul et al., 2016), Саратова и Омска (Rabinovich et al., 1998) чаще содержат ВМСГ $1Dx2+1Dy12$, к тому же имеется предположительная связь данной пары субъединиц с засухоустойчивостью (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011). Влияние ВМСГ на качество хлеба подтверждается результатами исследования, в котором замена ВМСГ $1Ax-null$ на $1A2^*$ привело к улучшению хлебопекарного качества (Mansur et al., 1990). С другой стороны оказалось, что отсутствие $1Bx7$ может негативно отразиться на качестве теста (Chen et al., 2019), хотя данная субъединица оценивается низким балом по шкале Пейна (Lukow et al., 1989). При достаточной простоте метода электрофореза, тем не менее, идентифицируются новые субъединицы: $Bx14^*$, $Bx7+By22$, $Dx2.1+Dy10.1$, которые связаны с качественной клейковиной (Maryami et al., 2020).

Достаточно противоречивые результаты о влиянии тех или иных компонентов глиаина и глютеина на качество зерна, способствуют более

глубокому изучению влияния запасных белков на параметры качества хлебопекарной пшеницы. Анализ современных научных источников показал, что электрофорез запасных белков в комплексе с биохимическими и технологическими методами анализа может раскрыть потенциал качественных показателей зерна пшеницы. Одновременно с этим важно отметить, что конкретные климатические условия являются мощным корректирующим фактором на качественные показатели зерна пшеницы. Установленные связи компонентного состава глиадинов и глютеинов в основном представлены на примере иностранных сортов, тогда как применение белковых маркеров для изучения, идентификации и поиска связей компонентов глиадина и глютеина с отдельными элементами качества зерна мягкой пшеницы, произрастающей в условиях Северного Казахстана и Западной Сибири, недостаточно отражены в литературе. К тому же весьма актуальными остаются вопросы связей глиадина и глютеина и их сочетаний с качеством зерна в контрастных и меняющихся условиях среды.

Цель исследования – идентификация и изучение полиморфизма глиадина и высокомолекулярных субъединиц глютеина яровой мягкой пшеницы западно-сибирской и северо-казахстанской селекции, выявление связей аллелей глиадин- и глютеинкодирующих локусов с отдельными элементами качества зерна в условиях Акмолинской (Северный Казахстан) и Тюменской (Северное Зауралье, Западная Сибирь) областей.

Задачи:

1. Идентифицировать сорта и линии яровой пшеницы северо-казахстанской и западно-сибирской селекции по аллелям глиадин- и глютеинкодирующих локусов.

2. Выявить связь компонентного состава глиадина и глютеина с биохимическими и технологическими признаками, характеризующими качество зерна.

3. Оценить сорта яровой пшеницы по биохимическим признакам зерна, физическим свойствам теста и хлебопекарным параметрам, выделить и

рекомендовать для практической селекции генотипы, обладающие селекционно-ценными признаками в условиях Акмолинской (Северный Казахстан) и Тюменской (Северное Зауралье, Западная Сибирь) областей.

Научная новизна. Впервые исследован полиморфизм глиадин- и глютеинкодирующих локусов 201 сортов и линий яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана и Западной Сибири, на основе нативного и денатурирующего электрофореза глиадинов и глютеинов, составлены их генетические формулы. Идентифицированы аллели глиадина: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q*, *Gli-B2t*, *Gli-D2q*, характерные для пшеницы Северного Казахстана; установлено, что аллели *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q* присутствуют в генотипах с повышенными признаками качества зерна, муки и хлеба. Для сортов пшеницы Западной Сибири выявлены типичные ассоциации аллелей глиадина: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a+b*, *Gli-A2l+m*, *Gli-B2o+r*, *Gli-D2q+a*. Показано достоверное отличие северо-казахстанских от западно-сибирских сортов пшеницы по локусам глиадина: *A1*, *B1*, *A2*, *B2*, *D2* и локусам глютеина *Glu-B1*.

Впервые в условиях Северного Казахстана выявлены связи аллелей глютеина: *Glu-A1b* с содержанием клейковины и *P/L* (отношение упругости к растяжимости теста); *Glu-B1c* – с валориметрической оценкой; *Glu-D1a* и *Glu-D1d* – с отношением *P/L*.

Впервые, изучался набор сортов яровой мягкой пшеницы селекции Научно-исследовательского института сельского хозяйства Северного Зауралья (НИИСХ СЗ) (г. Тюмень, Россия) и Научно-производственного центра зернового хозяйства им. А.И. Бараева (НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева) (п. Шортанды, Казахстан) в различных почвенно-климатических условиях Тюменской (Западная Сибирь, подтаежная зона) и Акмолинской (Северный Казахстан, подзона засушливой степи) областей. Показана эффективность тестирования и отбора генотипов по биохимическим и технологическим признакам качества зерна. Выделенные сорта тюменской селекции (Икар, СКЭНТ-3 и Аделина) в условиях Акмолинской области соответствовали категории «удовлетворительный улучшитель» по

показателям физических свойств зерна, теста и хлебопекарной оценке. Сорты яровой мягкой пшеницы: Шортандинская 2014, Шортандинская 95 улучшенная отличались стабильностью при формировании биохимических и технологических показателей качества зерна на уровне улучшителей в условиях Акмолинской и Тюменской областей.

Теоретическое значение полученных результатов. Представленные результаты вносят вклад в расширение знаний о генах запасных белков, локализованных в локусах *Gli* и *Glu*. Установленные связи глютеина и глиадина с биохимическими и технологическими признаками, позволяют выявить и рекомендовать исходный материал яровой мягкой пшеницы для практической селекции, а также служить критерием отбора на качество зерна. Составленные генетические формулы глиадина и глютеина могут быть использованы в идентификации сортов и определении их сортовой чистоты. При проведении испытания сортов в различных агроэкологических условиях наряду с традиционными признаками продуктивности, следует учитывать аллельный состав глиадин- и глютеинкодирующих локусов, связанных с показателями качества зерна.

Практическое значение полученных результатов. Метод электрофореза запасных белков используется в семеноводстве и в исследовательской работе лабораторий НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева, которое подтверждено справкой об использовании в селекционном процессе научных результатов диссертационной работы (приложение 1), а также в учебном процессе Института биологии Тюменского государственного университета по направлению 06.04.01 Биология (Биотехнология). Получены, авторское свидетельство на сорт яровой мягкой пшеницы Таймас (№ 748 от 20 апреля 2022 г.) и удостоверение автора (№ 4680) к патенту № 995 от 10.01.2022 г. на сорт яровой мягкой пшеницы Аль-Фараби 2020 (приложение 2, 3).

Методология и методы исследования. Диссертационное исследование выполнено с применением стандартизированных и общепринятых физических, биохимических методов изучения качественных характеристик зерна, а также с

помощью современного метода основанного на полимеразно-цепной реакции (ПЦР) при идентификации генов глютеина. Методы исследования в полном объеме представлены в разделе диссертации «Материалы и методы»

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. На основе метода электрофореза (нативный и SDS) запасных белков изучен и описан полиморфизм глиадин- и глютеинкодирующих локусов в сортах и линиях яровой мягкой пшеницы северо-казахстанской и западно-сибирской селекции.

2. Аллели глиадина: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q* и глютеина: *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1a* и *Glu-D1d* чаще встречаются в образцах пшеницы с повышенными показателями качества зерна.

3. Выявлены сорта яровой мягкой пшеницы, устойчиво формирующие зерно с высоким качеством в различных агроклиматических условиях, что позволяет рекомендовать их для использования в селекционно-генетических программах в условиях Западной Сибири и Северного Казахстана.

Личный вклад соискателя. На всех этапах исследования, автор принимал личное участие. Соискателем изучены научные труды, посвященные теме исследования, освоены методы анализа, проведена математическая обработка полученных результатов, сформулированы выводы и написана диссертация. Соискатель является соавтором 2 сортов яровой мягкой пшеницы, которые включены в государственный реестр селекционных достижений Республики Казахстан.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов подтверждается повторяемостью анализов, выполненных с помощью научного оборудования при минимальном влиянии человеческого фактора. Анализы проведены на основе стандартных и общепринятых методик. Выводы подкреплены экспериментальными данными, которые статистически обработаны и приведены в таблицах и рисунках. Основные результаты представлены на международных научных конференциях и рецензируемых журналах из списка, рекомендованного ВАК РФ и МБД (Scopus и Web of Science).

Апробация результатов работы. Результаты работы были представлены на XV Всероссийской международной научно-практической конференции «Тобольск научный - 2018» (Тобольск, 2018); IV Международной научно-практической конференции «Генофонд и селекция растений» (Новосибирск, 2018); Международной научно-практической конференции молодых ученых «Наука и инновации. Векторы развития» (Барнаул, 2018); XIX Всероссийской конференции молодых учёных «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» (Москва, 2019); Международной научно-практической конференции «Экосистемные услуги и менеджмент природных ресурсов» (Тюмень, 2019); Республиканской научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Караганда, 2020); V Международной конференции «Генофонд и селекция растений» (Новосибирск, 2020), VI Международной научной конференции «Генетика, геномика, биоинформатика и биотехнология растений» (PlantGen2021) (Новосибирск, 2021).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 16 печатных работ, из них 5 научных статей в международных изданиях (Web of Science и Scopus), 3 публикации – в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ, и 8 статей в других изданиях.

Государственные контракты и гранты. Работа выполнена в рамках бюджетных программ МСХ Республики Казахстан: № 0115PK02524 «Создание конкурентоспособных по продуктивности, экологической пластичности и устойчивости к стрессовым факторам среды сортов яровой пшеницы для зоны Северного Казахстана» 2015-2017 гг; № BR06249219 «Селекция и семеноводство засухоустойчивых, продуктивных, высококачественных сортов яровой пшеницы на основе классических методов селекции и современных подходов биотехнологии для условий Северного Казахстана» 2018-2020 гг; № BR 05236351 «Управление экологическими рисками при производстве зерна на основе различной степени интенсификации земледелия в целях предотвращения неблагоприятных эффектов для здоровья населения и окружающей среды» 2018-

2020 г.; Проекта Министерства образования и науки Российской Федерации FEWZ-2021-0007 «Адаптивная способность сельскохозяйственных растений в экстремальных условиях Северного Зауралья» 2021-2023 гг.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 206 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 34 рисунка, 47 таблиц, заключения, принятых сокращений, списка литературы, включающей 264 наименований, в том числе 183 – на иностранном языке и 12 приложений.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Род *Triticum*, общая характеристика, систематика

Род Пшеница (*Triticum*) состоит из около 30 видов, среди которых только четыре дикорастущих вида. Возделывание пшеницы начинается примерно с каменного века. В мировом масштабе земледелия, пшеница стоит на втором месте после риса по объему возделывания. Большая часть пшеницы возделывается в качестве продовольственной культуры.

При размоле пшеницы, получаемая мука идет на производство хлебобулочных, макаронных, кондитерских изделий. Помимо использования пшеницы в качестве продовольственной культуры, она широко применяется для технических (производство спирта, биоэтанола) и кормовых целей. После уборки зерна пшеницы, оставшаяся солома используется для корма животных.

Широкое видовое разнообразие пшеницы отмечено в Закавказье. Также некоторые виды диких пшениц произрастают на севере Ирака, южных областях Турции, и на сопредельных территориях Ирана и Сирии. Культурные виды пшеницы – это результат длительной интродукции и скрещивания диких форм пшеницы с наиболее улучшенными культурными сортами.

Современная пшеница представляет собой однолетнее растение высотой 0,3-0,9 м, в зависимости от климатических условий можно высевать весной (яровая форма) или осенью (озимая форма). Является самоопылителем. Морфология пшеницы: соцветие представляет собой сложный многоцветковый колос, состоящий из семи цветков среди них только 2-3 нижних плодоносящих. Большую часть мировых посевных площадей занимает хлебопекарная мягкая пшеница (*T. aestivum*, или *T. vulgare*). Зерновка мягкой пшеницы мучнистая. Твердая пшеница (*T. durum*) имеет стекловидную зерновку и чаще всего используется для получения манной крупы, макарон и спагетти (Андреева, 2002).

Так как пшеница полиплоидная, это способствует большому генетическому разнообразию и изменчивости. При этом для каждого вида плоидности, современный человек нашел особое применение. Например, мягкая пшеница

(гексаплоидная) используется в хлебопечении, твердая тетраплоидная пшеница идет на производство макарон, манной крупы, спагетти; для производства круп возделывают тетра- и гексаплоидную полбу.

На сегодняшний день отсутствует точная информация о происхождении рода *Triticum*. Тем не менее, принято считать, что современная гексаплоидная пшеница образовалась за счет переноса генома D от дикорастущего носителя *Ae. squarrosa* ssp. *strangulate* Eig к пшенице с тетраплоидным геномом *BBA^uA^u* (Percival, 1921). Однако, в природных условиях не найдены дикие тетра- и гексаплоидные голозерные пшеницы. Данное обстоятельство наводит на мысль что современные тетра- и гексаплоидные пшеницы являются результатом селекции пшеницы человеком, или мутанты, полученные случайным образом в естественных условиях, которые в дальнейшем обнаружены человеком и введены в культуру. Тем не менее, в природе встречается *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers et Graebn) дикая тетраплоидная полба, из которой выделены современные тетраплоидные пшеницы.

По другой версии, мягкая пшеница произошла в результате случайной гибридизации трех диплоидов рода *Triticum* и *Aegilops* (Гончаров, Кондратенко, 2008).

На сегодняшний день, с помощью современных молекулярно-генетических методов анализа, можно выявить реальную филогению и межродовое родство, что существенно снижает субъективизм при изучении эволюции растений. Изучение нуклеотидной последовательности гена *matK*, выделенного из хлоропласта пшениц, позволило сделать вывод о близком родстве между собой диплоидов рода *Triticum* и их отличие от диплоидных пшениц рода *Aegilops*. Также подтверждена версия о том, что для всех полиплоидных пшениц донор хлоропластного генома является *Aegilops speltoides* Tausch, а не другие виды секции *Sitopsis* рода *Aegilops*. Оказалось, что цитоплазма *Ae. speltoides* отличается от цитоплазмы как других диплоидов, так и остальных видов секции *Sitopsis*. При этом установлено, что геном *Aegilops speltoides* Tausch схож с геномом G и B гекса- и тетраплоидных пшениц (Golovnina et al., 2007).

По результатам молекулярно-генетических исследований по установлению филогении пшениц, сделаны выводы, а именно (Golovnina et al., 2007; Goncharov et al., 2008):

- нет четкого деления между родом *Boeoticum* Migusch. et Dorof и родом *Triticum*;
- у диплоидных пшениц, хлоропластный геном ближе к видам рода *Aegilops*, чем к геномам полиплоидных видов пшениц:

На основе полученных результатов при составлении рода *Triticum* диплоидные пшеницы выделены в отдельную секцию (таблица 1).

Использование молекулярно-генетических методов способствовало установлению филогенетических отношений в роде *Triticum* только по таксономически важным признакам (Goncharov et al., 2008).

1.2. Классификация белков зерна пшеницы

Белки пшеницы исследуются вот уже более двух столетий. Началом изучения стало выделение пшеничной клейковины в 1728 году итальянским химиком Якопо Бартоломео Беккари. В 1819 году Г. Таддей выдвинул предположение о том, что пшеничная клейковина состоит из двух белковых фракций: спирторастворимая – глиадин, и нерастворимый – зимом (Taddei, 1811). Осборн поддержал данную концепцию после углубленного и систематического изучения белков пшеницы по растворимости и аминокислотному составу.

По классификации Осборна белки подразделяются на водорастворимые – альбумины, солерастворимые – глобулины, спирторастворимые – проламины и щелочерастворимые – глютелины (Osborne, 1908). Данная классификация является не самой надежной, так как при экстракции, некоторые группы белков могут частично извлекаться другими растворителями. Так, например, глютелины могут частично извлекаться спиртом, если менять условия (концентрация, температура) экстракции. Тем не менее, предложенная классификация белков не теряет своей актуальности и на сегодняшний день.

Таблица 1 – Система рода *Triticum* (Goncharov, 2005)

Секция	Группа видов	Вид	2n	Геном (гаплоидный)
<i>Monococcum</i> Dum.	Однозернянки	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil	14	A^u
		<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A^b
		<i>T. monococcum</i> L.	14	A^b
		<i>T. sinskajae</i> A.Filat. et Kurk.	14	A^b
<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Полбы	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	BA^u
		<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schuebl.	28	BA^u
		<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	BA^u
		<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	BA^u
	Голозерные тетраплоиды	<i>T. turgidum</i> L.	28	BA^u
		<i>T. durum</i> Desf.	28	BA^u
		<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	BA^u
		<i>T. polonicum</i> L.	28	BA^u
		<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	BA^u
		<i>T. carthlicum</i> Nevski	28	BA^u
<i>Triticum</i>	Спельты	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	$BA^u D$
		<i>T. spelta</i> L.	42	$BA^u D$
		ssp. <i>tibetianum</i> (Shao) N. Gontsch.		
		ssp. <i>yunnanense</i> (King ex Yen et J.L. Yang) N. Gontsch.		
	<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	$BA^u D$	
	Голозерные гексаплоиды	<i>T. compactum</i> Host	42	$BA^u D$
		<i>T. aestivum</i> L.	42	$BA^u D$
		ssp. <i>indo-europeum</i> Vav.		
		ssp. <i>irano-asiaticum</i> Flaksb.		
		ssp. <i>petropavlovskyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.Gontsch.	42	$BA^u D$
<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.		42	$BA^u A^b$	
<i>T. dimococcum</i> Schieman et Staudt				
<i>Timopheevii</i> A. Filat. et Dorof.	Полбы	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	GA^b
		<i>T. timopheevii</i> Zhuk.	28	GA^b
		ssp. <i>militinae</i> (Zhuk. et Migusch.) N. Gontsch.	28	GA^t
Спельты	<i>T. zhukovskyi</i> ** Menabde et Erizjan	42	$GA^t A^b$	
<i>Compositum</i> N. Gontsch.	Aegilotricum	<i>T. erebuni</i> Gandil. (syn. <i>T. palmovae</i> G. Ivanov)	28	$DA^u (DA^b)$
	Спельты	<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	$GA^b D$
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	$BA^b GA^t$
		ssp. <i>japonicum</i> N.Gontsch.	56	$GA^t BA^b$
		ssp. <i>fungicidum</i> (Zhuk.) N.Gontsch.	56	$BA^b GA^t$
<i>T. borisii</i> Zhebrak	70	$BA^b DGA^t$		
Голозерный октоплоид	<i>T. flaksbergeri</i> Navr.	56	$GA^t BA^b$	

Водо- и солерастворимые фракции белков представляют собой вещества с функциональной активностью: ферменты, пуротионины, ингибиторы, теонины, которые не имеет резких отличий по аминокислотному составу (Рядчиков, 1978). Но при изучении корреляционных связей водо- и солерастворимых белков с технологическими свойствами зерна пшеницы, установлено влияние отдельных фракций белков с качественными показателями (Новиков и Гаврикова, 2006).

Особое внимание среди легкорастворимых белков уделяется главному альбумину (А и В), который в пшеничной муке занимает более 20% по сравнению с другими альбуминами (Feillet and Bourdet 1968 a, b, c). По аминокислотному составу, в альбумине мало фенилаланина и гистидина, нет свободных SH-групп, но много дисульфидных мостиков (Fish and Abbot, 1969).

Ингибиторы трипсина занимают значительную долю (9%) среди легкорастворимых белков (Mikola and Kirsi, 1972). И при хроматографическом разделении, чаще всего элюируются вместе с ингибиторами α -амилаз. Но при электрофоретическом разделении ингибиторы трипсина движутся к катоду, а ингибиторы α -амилаз к аноду. При тщательном и детальном изучении природы α -амилаз пшеницы, разработана эффективная методика электрофореза данной группы белков. Полученные данные свидетельствуют о наличии в зерне ряда злаков двух групп ингибиторов с различной молекулярной массой 12000 и 24000 дальтон (Конарев, 1982). Следующая группа, представляющая интерес, это ингибиторы хемотрипсина. Защитная функция белков данной группа бесспорна. Так, например, вредитель пшеницы вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.) вводит в эндосперм зерновки фермент, вырабатываемый слюнными железами. Через некоторое время под действием пищеварительных ферментов, эндосперм разжижается и высасывается вредителем, что наносит огромный вред качеству пшеницы (Salis et al., 2013; Dolgikh et al., 2014).

В процессе замеса муки из зерна, пораженного вредной черепашкой, остатки протеиназы разрушают структуру клейковины, повреждают фракцию глютелинов, что в конечном итоге весьма негативно отражается на процессе хлебопечения. Как видно ингибиторы пептидаз несут защитную роль растений от

вредных насекомых. При этом помимо протекторной функции ингибиторы хемотрипсина, содержащиеся в пище, обладают антиканцерогенной активностью (Dolgikh et al., 2014).

В семенах пшеницы присутствуют белки пуротионины с молекулярной массой 5000-6000 кДа, синтез которых контролируется генами хромосом первой гомеологической группы, а липидный комплекс пуротионинов под контролем пятой гомеологической группы. Белки группы пуротионинов обладают ярко выраженными защитными и бактерицидными свойствами. Так, например, β -пуротионин обладает антиканцерогенными свойствами при раке молочной железы (Mikhailov et al., 2015).

Среди легкорастворимых белков растений присутствуют белки вызывающие аглютинацию эритроцитов – лектины. Данная группа белков полиморфна и может быть использована в качестве генетических маркеров. Установлено, что лектины растений способствуют развитию устойчивости к заражению различными микроорганизмами (Варбанец, 1989). При изучении накопления лектинов в листьях пшеницы, оказалось что, их содержание зависит от площади поверхности листьев способной к ассимиляции и абсорбции света хлорофиллом, при этом, увеличение яркости способствует увеличению содержания лектинов и хлоропластов (Ямалеева, 2002).

В зерновке пшеницы содержится белок, определяющий текстуру эндосперма – фриабиллин (Greenwell and Schofield, 1985), молекулярная масса которого равна 15 кДа. Фриабиллин присутствует на поверхности крахмальных зерен. Повышенное содержание фриабиллина относит пшеницу к мягкозерным сортам, и, наоборот, у твердозерных сортов мягкой пшеницы, содержание фриабиллина незначительно. В твердой пшенице (*Triticum durum* Desf.) фриабиллин отсутствует. При дальнейшем изучении, данный белок стал маркером при классификации пшеницы на мягкозерные и твердозерные сорта. Установлено, что синтез фриабиллина контролируется генами короткого плеча 5D хромосомы (Jolly et al., 1993), на основании чего выдвинуто предположение, что ген *Ha* (*Hardness*) контролирует синтез фриабиллина. Подтверждающим фактором гипотезы

оказалось, что мягкость эндосперма и количество фриабилина зависит от дозы аллелей гена *Ha*, так например, высокое накопление фриабилина и мягкая текстура эндосперма характерны для гомозиготы *HaHaHa*, зерновка с твердым эндоспермом и пониженным содержанием белка присуща *hahaha*, для гетерозигот *HaHaha* и *Hahaha* количество фриабилина и текстура зерновки имеют промежуточное значение (Bettge et al., 1995). В свою очередь белок фриаблин состоит из полипептидов: пуриноидинов *a* и *b*, а также семейства белков мягкозерности (Grain Softness Protein family, GSP-1). Функции пуриноидинов заключаются в том что, данная группа по аналогии с поверхностно-активными белками вступают в реакцию с липидами крахмальных зерен, образуя своеобразный каркас, и тем самым защищают крахмал от разрушения при размоле (Хакимова, Митрофанова, 2009).

Помимо описанных выше белков в зерновках пшеницы накапливаются запасные белки (*проламины*), названные глиадинами и глютеинами. В пшеничном зерне доля запасных белков глиадинов и глютеинов превышает 80%. Они получили название клейковинных белков, так как способны образовывать в воде эластичный нерастворимый студень – клейковину – сложный комплекс высокомолекулярных белков. Отличаются высоким содержанием пролина и глутамина, имеют большое число гидрофобных групп за счет остатков лейцина, изолейцина, валина, фенилаланина и других аминокислот; бедны основными аминокислотами и свободными карбоксильными группами, благодаря чему молекула несет низкий электростатический заряд. Проламины синтезируются на полисомах, которые прикрепляются на поверхности эндоплазматического ретикулума или вакуолей. Все проламины имеют очень низкое содержание лизина – важнейшей незаменимой аминокислоты, и это одна из причин, ухудшающих пищевую ценность пшеничного белка.

По молекулярной массе, аминокислотному составу, структурному состоянию молекулы, хромосомному контролю запасные белки подразделены на 4 группы: 1 – свободные, или мономерные, богатые серой (S-богатые) проламины с молекулярной массой в пределах 24-44 кДа; 2 – агрегированные S-богатые

проламины с молекулярной массой в тех же пределах; 3 – S-бедные проламины с молекулярной массой 45-80 кДа; 4 – агрегированные высокомолекулярные проламины с молекулярной массой 90-145 кДа. S-богатые проламины отличаются высоким содержанием цистеина, S-бедные – практически лишены его, но с высоким содержанием глутамина, пролина и фенилаланина.

Преобладающую часть запасных белков составляют группы, богатые серосодержащими аминокислотами. На их долю приходится от 75 до 90% проламинов зерновки. Свободные S-богатые проламины извлекаются 70% этанолом. Электрофорезом в кислом буфере (рН 3,1) они идентифицированы как α -, β -, γ - ω -проламины, т.е. соответственно α -, β -, γ -, ω -глиадины. Принципиальное различие между свободными и агрегированными S-богатыми проламинами состоит в том, что у первых цистеиновые остатки образуют внутримолекулярные дисульфидные сшивки, тогда как у вторых – межмолекулярные. По этой причине молекулы первых мономерны, у вторых агрегированы. Агрегированные S-богатые проламины могут быть извлечены из муки лишь при воздействии 2-меркаптоэтанолом. Они обнаруживаются во фракции глютенина как его низкомолекулярные субъединицы.

S-бедные проламины лишены способности образовывать дисульфидные связи; они мономерны и легко извлекаются 70% этанолом. Оценивая особенности аминокислотного состава различных групп проламинов и встречаемость их фракций у разных видов трибы пшеницевых, выдвинуто предположение о том, что наиболее специализированы как запасные белки злаков ω -глиадины. Эта группа проламинов характерна для всех представителей трибы пшеницевых. У них наиболее резко выражены «проламиновые» характеристики – наибольшее содержание пролина и глутамина и наименьшее – цистеина, метионина, лизина (Конарев, 2001).

1.3. Запасные белки пшеницы

Запасные белки или проламины – это белки, которые накапливаются в зерновках пшеницы. Накопление начинается на шестой день после оплодотворения. При этом синтез всех компонентов начинается одновременно.

Глиадины пшеницы – гетерогенные белки, состоящие из ряда компонентов отличающихся по молекулярной массе. Впервые, применяя электрофорез в алюминий – лактатном буфере, используя в качестве носителя – крахмальный гель, удалось разделить глиадин мягкой пшеницы на несколько компонентов. Оказалось, что спектр белков глиадина условно, можно разделить по подвижности, на четыре зоны, получившие название α -, β -, γ -, и ω -глиадины. В пределах фракций в направлении более подвижных компонентов, занумерованы обнаруженные здесь электрофоретические компоненты. Так, возникла первая номенклатура фракций и компонентов глиадина (Woynchik et al., 1961).

По физико-химическим свойствам глиадины четко делятся на две группы. Первая группа представлена α -, β - и γ -глиадинами. Их молекулы включают серосодержащие аминокислоты, за счет которых формируется третичная структура с образованием внутримолекулярных дисульфидных связей (Ewart, 1976). Ко второй группе относят ω -глиадины, практически лишенные серосодержащих аминокислот.

Весьма примечательной особенностью глиадинов является практически полное отсутствие связей между молекулами. Поэтому при определённых условиях электрофореза глиадин дает богатый спектр компонентов.

Глиадины имеют достаточно широкий спектр изменчивости молекулярной массы. Были идентифицированы компоненты с молекулярной массой 11 400; 44 200; 69 300 и 78 100 дальтон, кроме того, они выделили небольшое количество белков с молекулярной массой 25 600; 48 800 и 57 300 дальтон (Bietz and Wall, 1972). Шарбонье (Charbonnier, 1974) установил, что молекулярная масса компонентов ω -глиадинов равна 64 000 и 73 000 дальтон.

Так называемые А-глиадины имеют молекулярную массу около 35 000 дальтон (Platt and Kasarda, 1971). Эти глиадины мало отличаются от других

компонентов по N-концевой аминокислотной последовательности (Kasarda et al., 1974). Главная их особенность – способность вызывать тяжелые желудочно-кишечные заболевания, получившие название клейковино-чувствительной энтеропатия (Konzak, 1977; Sharma et al., 2020) или целиакия. Исследования показали, что токсичны только некоторые фракции А – глиадинов, а именно α -глиадин. Ген, кодирующий этот глиадин локализован в 6 хромосоме А генома. В крови больных целиакией обнаружены антитела к глиадинам, представленные иммуноглобулинами IgA и IgG (Troncone, 2003). Установлено, что заболевание генетически обусловлено и передается по наследству (Алпатьева и др., 2004).

При извлечении глиадинов с помощью этанола и других растворителей в экстракт переходят и другие белки. Так, на колонке с сефадексом G-100 в 0,1 М растворе уксусной кислоты из глиадинов, экстрагированных спиртовым раствором, идентифицировали фракцию белков с молекулярной массой около 100 кДа, имевших близкий к глиадинам аминокислотный состав с несколько пониженным количеством тирозина и аспарагиновой кислоты. Этой фракции дали название «высокомолекулярные глиадины», которые очень близки к низкомолекулярным глютеинам не только по молекулярной массе, но и по N-концевым последовательностям аминокислот.

Таким образом, глиадины – это значительное число белков, близких по аминокислотному составу, как правило, имеющие только внутримолекулярные S-S-связи, не образующие в кислой среде устойчивые агрегаты, очень богатые глутамином и пролином. У пшеницы можно выделить несколько семейств молекул глиадинов, каждое из которых, вероятно, произошло в результате дупликации и мутирования предкового гена. Можно допустить существование одного предкового гена для глиадинов и даже для всех проламинов (Созинов, 1985).

Глутенины пшеницы – высокоагрегированные белки с молекулярной массой до нескольких миллионов дальтон. Их молекулы несимметричны и имеют большую площадь поверхности, что облегчает взаимодействие и ассоциации. Поэтому глютеины состоят из множества субъединиц, соединенных между

собой межмолекулярными дисульфидными связями. Структура агрегатов поддерживается также водородными и гидрофобными связями. Оказалось, что глютенины включают не менее 15 субъединиц с молекулярной массой от 11 600 до 133 000 дальтон (Bietz and Wall, 1972). Нативный глютеин состоит из сильно различающихся по величине молекулярных фрагментов, молекулярная масса которых варьирует в пределах двух широких областей – первая от 20 млн и более, вторая от 100 тыс. до 5 млн (Huebner and Wall, 1976).

Установлено, что глютеиновые субъединицы откладывается в белковых телах, а высокомолекулярные и агрегированные субъединицы образуются на мембранах эндоплазматической сети (Bietz and Huebner, 1980). Полученные белки за счет дисульфидных, водородных и гидрофобных связей образуют молекулы глютеина.

Глютеины пшеницы при нативном электрофорезе не мигрируют в гель и остаются на старте. Но при разрушении S–S-связей меркаптоэтанолом в присутствии денатурирующих агентов (гуанидингидрохлорид или додецилсульфата натрия) молекулы глютеина распадаются на субъединицы и возможно проведение электрофореза. Исследуя восстановление глютеина некоторых зерновых культур Эварт (Ewart, 1972) с помощью электрофореза обнаружил около 20 фракций, большинство из которых имеет молекулярную массу от 20 до 45 кДа. Более детальные исследования в этом направлении проведены Битцем (Bietz and al., 1975) на разных видах пшеницы, нуллисомно-тетрасомных линиях, дителосомиках и других вспомогательных системах. Полученные ими ДДС-электрофорезом спектры субъединиц восстановленного глютеина сорта Чайниз Спринг содержали 17 компонентов, которые занумерованы от старта.

1.4. Генетический контроль проламинов пшеницы

Из трех геномов AA, BB и DD состоит геном культурной или мягкой пшеницы *T. aestivum*, тогда как геном тетраплоидной твердой пшеницы *T. durum* – два генома (AA, BB). Базовое число хромосом в одном геноме – 7. Поэтому

мягкая пшеница в гаплоидном наборе (половые клетки) имеет $7 \times 3 = 21$ хромосому, а в диплоидном (соматические клетки) – 42. Твердая пшеница имеет соответственно 14 и 28 хромосом. Геном пшеницы состоит из семи гомеологических групп, каждая из которых у мягкой пшеницы включает три, а у твердой – две хромосомы.

Важным обстоятельством, значительно облегчающим изучение генетики глиадинов пшеницы, является то, что их электрофоретический спектр не изменяется под влиянием условий выращивания.

Важная особенность генетического контроля запасных белков злаков – триплоидная природа эндосперма. Вследствие двойного оплодотворения все клетки эндосперма являются триплоидными, т.е. содержат по три пары каждой индивидуальной хромосомы. При этом две хромосомы принадлежат материнскому организму, а одна отцовскому. Поэтому следует ожидать существенных различий в количественном накоплении отдельных белков в зависимости от того, какое растение послужило в качестве материнской формы, т.е. должен проявиться эффект дозы гена (Solarì and Favret, 1968; Favret et al., 1970; Mecham et al., 1978).

Глиадины. Исследования закономерностей наследования компонентов глиадинов показало, что при анализе эндосперма зерен F_1 (т.е. зерновок, полученных на материнском растении), электрофоретический спектр содержит компоненты обоих родителей. При сравнении спектров зерновок F_1 от реципрокных скрещиваний наблюдается более четкое выражение компонентов материнского сорта.

Полиплоидная структура кариотипа мягкой пшеницы дает возможность получать жизнеспособные особи, у которых отсутствует одна из пар хромосом какого-либо генома, при условии, что ее отсутствие компенсировано удвоением пары одной из гомеологических хромосом. Например, отсутствие 1A1A хромосом может быть компенсировано удвоением пары 1B1B или 1D1D хромосом. В первом случае анеуплоид представляет собой нуллисомик по хромосоме 1A и тетрасомик по хромосоме 1B, во втором – нуллисомик по хромосоме 1A и

тетрасомик по хромосоме 1D. По такому принципу Сирс (Sears, 1954) создал нуллисомно-тетрасомные линии почти по всем хромосомам для сорта гексаплоидной пшеницы Чайниз Спринг, за исключением нули 2A-тетра 2B, нули 2A-тетра 2D, нули 4A-тетра 4D, нули 7D-тетра 7A и нули 7D-тетра 7B. Наличие нуллисомно-тетрасомных компенсированных линий позволило биохимикам и генетикам сделать существенный вклад в изучение генетического контроля биосинтеза отдельных белков, в том числе глиаина, глютеина и ряда белков цитоплазмы.

Второй вспомогательной системой, эффективно используемой в изучении генетического контроля белков, является серия дителоцентрических линий. Они представляют собой генетические варианты, у которых одна из пар хромосом лишена плеча. Дителоцентрики обычно обозначают по хромосоме с присутствующим плечом. Например, 6A α представляет собой дителоцентрик, у которого в хромосоме отсутствует β -плечо. Выпадение компонента или группы компонентов в электрофоретическом спектре белка дителоцентрика позволяет считать, что их фактор локализован в отсутствующем плече хромосомы.

Впервые Бойд и Ли (Boyd and Lee, 1967) при изучении возможных дителосомических линий пшеницы Чайниз Спринг установили, что наименее подвижные глиаины – ω 89 контролируются хромосомой 1D, и факторы, контролирующие синтез этих компонентов, локализованы в коротком плече (S) хромосомы 1D, то есть в 1DS.

Позднее стало известно, что, при удалении всех хромосом генома D сорта Кентач, исчезали не только три компонента ω -глиадинов, но и одна полоса в зоне β -глиадинов (Boyd et al., 1969). Наиболее полный анализ локализации генов, контролирующих компоненты глиадинов, провел Шефферд (Shepherd, 1968). Он исследовал компонентный состав 33 нуллисомиков сорта Чайниз Спринг и первым показал, что глиаины гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* контролируются хромосомами 1A, 1B, 1D, 6A, 6B, 6D. При дальнейших исследованиях оказалось, что каждая из хромосом контролирует синтез нескольких компонентов: 1A – 3, 1B – 6, 1D – 4, 6A – 5, 6B – 10, 6D – 5. В

полученных данных важен факт: подавляющая часть компонентов глиаина контролируются шестой, а медленные компоненты – первой гомеологичными группами. Так хромосомы первой гомеологичной группы контролируют все компоненты ω -глиаина и самые медленные компоненты γ -глиаина; хромосомы шестой группы контролируют компоненты α - и β -глиадинов, а также быстрые компоненты γ -глиадинов. Компоненты, находящиеся под контролем двух или трех хромосом и геномов, размещены в средней зоне спектра. При этом гены глиаина локализованы в коротком (S) плече первых хромосом и в β (=L) – плече шестых.

На основе полученных Шеффердом результатов, открыт характер наследования компонентов глиаина в виде тесно сцепленных групп компонентов – блоков, которые проявляют высокую стабильность (Созинов, 1975). В процессе гибридизации блоки наследуются без изменений, при этом аллельные варианты блоков могут различаться по подвижности или интенсивности тех или иных компонентов.

Высокомолекулярные субъединицы глютеина. Изучение генетического контроля второй группы клейковинных белков – глютеинов, оказалось непростой задачей, ввиду сложности их разделения. Первые работы по изучению глютеинов пшеницы сделаны Ортом и Бушуком (Orth and Bushuk, 1974). Для изучения глютеинов использовали так называемые экстрактивные тетраплоиды мягкой пшеницы – формы с удаленным геномом D, полученные межвидовой гибридизацией и беккроссированием. Для этих же целей получены тетраплоиды сортов Рескью и Тетчер. Оказалось, что при удалении генома D в пшенице, исчезли некоторые компоненты глютеина, которые выявлялись SDS-электрофорезом, а именно субъединицы с молекулярной массой 45; 112 и 152 кДа. Дополнительно проведенный анализ линий сорта Чайниз Спринг с нуллисомно-D-тетрасомным β -замещением показал, что компоненты с высокой молекулярной массой кодируются хромосомой 1D.

С применением другого метода экстракции глютеинов, изучены нулли-тетрасомики и дителосомики сорта Чайниз Спринг. Оказалось, что субъединицы

массой 93 и 104 кДа контролируются генами, расположенными на хромосоме 1В, а компоненты с массой 96 и 133 кДа – генами, локализованными на хромосоме 1D (Bietz et al., 1975). Исследования, проведенные под руководством Пейна, показали, что высокомолекулярные глютенины, также как и глиадины контролируются группами генов расположенных на длинном плече хромосом 1А, 1В и 1D (Payne et al., 1980). В соответствии с принятой международной номенклатурой генов, данные группы обозначены как: *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* (McIntosh et al., 2014). Подробно изучается генетический контроль высокомолекулярных субъединиц глютеина в России (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011), Австралии (Maphosa et al., 2015), Германии (Würschum et al., 2016), Марокко (Henkrar et al., 2017), Италии (Janni et al., 2018), Китае (Mu et al., 2019).

1.5. Методы идентификации и регистрации сортов и линий злаковых культур

Для идентификации пшеницы по сортам используют такие методы как: полевая апробация, лабораторный анализ по проросткам и грунт-контроль (Конарев, 2001). Чаще всего применяют полевую апробацию, при которой оценивают морфологические признаки растений. В лабораторных условиях, при идентификации по апробационному снопу, все стебли снопа делят на основной сорт, на стебли других сортов или видовую примесь, стебли сорняков и т.д. При использовании данного метода имеются недостатки, а именно: не всегда удается правильно установить морфологические особенности сорта, чистоту возможно оценить только к моменту уборки. Помимо этого, засорение семян можно наблюдать на этапе уборки урожая, обработке и хранении зерна. Некоторые преимущества перед полевой апробацией имеет грунт-контроль. Сущность метода заключается в блочном посеве испытуемого сорта рядом с контрольным образцом, полученным непосредственно от автора-селекционера или от организации, которая поддерживает данный сорт. При помощи данного метода можно на небольших участках проверить и проконтролировать большое число

сортов. Применение данных методов основано на различии морфологических признаков и в дополнении к ним используют некоторые химические реакции – фенольный тест, основанный на цветовом различии окрашенного зерна (McKee, 1973). Тем не менее, и эти комплексные решения не позволяют получить полную информацию о подлинности и чистоте сорта, в особенности, если есть подозрения о засорении близкородственным сортом.

На сегодняшний день, при идентификации пшеницы стало возможным применение метода, основанного на ДНК-анализе. Данный метод интересен исследователям тем, что позволяет работать непосредственно с носителем генетической информации – ДНК. К тому же, достигнут значительный прогресс в разработке и применении ДНК-технологий в селекции, семеноводстве и сортоиспытании.

Такие маркеры как: RFLP, RAPD, AFLP, SSR, SNP – достаточно часто и эффективно применяются при регистрации и установлении генетического родства на межвидовых и внутривидовых уровнях. Довольно широкое применение получили микросателлитные (SSR) маркеры за счет своей информативности, полиморфности и частому расположению по всему геному эукариот. Применение SSR – маркеров позволило изучить генетическое разнообразие пшеницы из Африки и Азии (Huang et al., 2002; Salem et al., 2015), Европы (Ganeva et al., 2010; Würschum et al., 2013). Особый интерес уделяется технологии ДНК-чипов и полиморфизму одиночных нуклеотидов (SNP) (Rufo et al., 2019; Lv et al., 2021).

При всех преимуществах и темпах развития методов идентификации с помощью ДНК маркеров, существуют значительные препятствия его масштабному внедрению: дороговизна необходимого оборудования, расходных материалов и химических реактивов. Не каждое селекционное учреждение имеет финансовую базу для организации и поддержания работы лаборатории оснащенной дорогостоящим оборудованием.

Иные возможности при идентификации сортов, их описании появились при применении электрофореза и визуализации спектров с выявляемым на них полиморфизмом белковых систем. Преимущество электрофореза белковых

систем перед генетическими маркерами состоит в доступности оборудования и реактивов для большинства селекционных и научных учреждений. Нет необходимости в длительной пробоподготовке и создания специальных условий для проведения анализа.

Первые электрофоретические спектры получены на ферментах – изозимах. Опубликованы результаты по электрофорезу пероксидазы, каталазы, эстеразы и других белковых систем при идентификации сортов пшеницы (Almgard and Clapham, 1977), ячменя (Neilson and Hermelln, 1966; Fedak and Rajhathy, 1971, 1972), овса (Smith, 1970; Sing et al., 1973; Almgard and Clapham, 1975) и ряда других культур (Pauksens, 1978). В то же время известно, что использование ферментов для сортовой идентификации связано с рядом трудностей, к которым прежде всего можно отнести сложность анализа и ограниченность числа изоформ у фермента. В большинстве случаев по спектрам изозимов различают не отдельные сорта, а их группы. Поэтому для идентификации сортов необходим одновременный анализ нескольких полиморфных ферментов (Menke et al., 1973; Almgard, 1974; Aurian et al., 1976). Сдерживающим фактором широкого внедрения электрофореза ферментов является то, что многие энзимы в зрелом зерне могут находиться в неактивном состоянии. Поэтому для анализа берут проросшие зерна или вегетативные органы, к тому же по мере развития растения, состав ферментов меняется, что тоже сдерживает внедрение электрофореза ферментов в семеноводство и контроль за чистотой семян.

Другая ситуация при использовании электрофореза запасных белков. Сортовая идентификация по белкам зерна началась со злаков на проламинах – глиадине, гордеине, секалине и зеине. На сегодняшний день применяются различные варианты электрофореза проламинов, которые условно делятся на три группы:

1. Электрофорез в полиакриламидном (ПААГ) или крахмальном (КГ) геле в лактатном или ацетатном буфере pH 3,1;
2. SDS-ПААГ электрофорез в присутствии или отсутствии детергента, в трис-буфере pH 6,8 или 8,3;

3. Изоэлектрофокусирование (ИЭФ) в ПААГ в градиенте pH 3-9. Экстрагентами служат чаще всего этиловый спирт (70%), хлорэтанол (20-30%) или мочеви́на (2-6 М) с добавками детергентов, редуцирующих агентов или без них в зависимости от свойств проламина.

В числе вариантов – двумерный электрофорез и градиенты концентрации геля. В последнее время наметилось широкое использование SDS-ПААГ электрофореза. Четкая картина разделения проламинов таким методом дает повод ставить вопрос о создании на его основе общего принципа сортовой идентификации для многих культур. В сортовой идентификации злаков SDS-электрофорез может быть полезен в том случае, когда электрофорез проламинов в кислом буфере дает спектры, перегруженные компонентами. SDS-ПААГ электрофорез высокомолекулярных субъединиц глютеина (в присутствии меркаптоэтанола) иногда позволяет дифференцировать сорта и биотипы пшеницы, неразличимые по спектрам глиаина (Гайденкова, 1987). В целом метод электрофореза прописан в «Международных правилах оценки качества семян» (Int. Rules for Seed Testing. Rules, 1996), а также в правилах UPOV для ячменя (Barley, UPOV) и пшеницы (Wheat, UPOV). Для идентификации и регистрации пшеницы методом электрофореза запасных белков пшеницы, на территории Российской Федерации, опубликованы методические руководства (Конарев и др., 2000; Поморцев и др., 2004; Упельник и др., 2013), в Республике Казахстан принят государственный стандарт о применении электрофореза в идентификации сортов пшеницы (СТ РК 3323-2018). Преимущество применения электрофореза запасных белков при идентификации очевидно не только в плане экономики средств и времени, но и в плане интерпретации. Например, электрофоретические компоненты глиаина $\omega 89$, будучи маркерами хромосомы 1D, являются хорошими маркерами генома D всех форм гексаплоидной пшеницы с геномной формулой AABBDD, в отличие от тетраплоидных форм с формулой AABB. Точно так же триплет компонентов глиаина $\omega 234$, контролируемый хромосомой 1R, маркирует геном ржи. При анализе образцов тритикале компоненты глиаина $\omega 89$ и $\omega 234$ следует рассматривать лишь как маркеры

хромосом 1D и 1R (Конарев, Пенева, 1977; Konarev et al., 1981). С другой стороны, нередки случаи, когда близкородственные сорта имеют идентичные электрофоретические спектры проламинов. Тогда необходимо использование дополнительных маркеров – энзимов или белков – альбуминов.

В процессе сортовой идентификации необходимо наличие универсальной номенклатуры белковых компонентов выявляемых электрофорезом. С 70-х годов XX века на территории бывшего Советского Союза существовало две методики интерпретации электрофоретических спектров проламинов.

Первое основано на генетическом контроле проламинов злаковых культур. В основе его лежит блочная номенклатура, которая базируется на том, что у пшеницы и ячменя большинство генов, контролирующих синтез проламина, собрано в несколько отдельных кластеров. Гены, находящиеся в одном кластере, и вследствие этого все кодируемые ими компоненты проламина наследуются в виде единой группы – блока, т.е. как простой менделевский признак (Созинов и др., 1987). Семейство проламиновых и глютеениновых генов, имеющих, вероятно, один предковый ген, расположено в разных хромосомах, как правило, тесно сцепленными группами – кластерами. Каждый такой кластер можно рассматривать как полицистронный локус с аллельными вариантами. В результате исследований составлен первый каталог блоков глиадинкодирующих локусов (Созинов, Попереля, 1976). На основе изучения большого количества образцов пшеницы и аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов предложена номенклатура по систематике аллелей локусов. В основе, которой, блок компонентов обозначался как буквосочетание *GLD* с последующей арабской цифрой и прописной латинской буквой обозначающей хромосому генома, и цифрой порядкового номера блока в каталоге, составленного на основе встречающихся аллельных вариантов. Электрофоретические спектры были получены на крахмальном геле в алюминий-лактатном буфере в стеклянных трубках, по методике, принятой в лаборатории Селекционно-генетического института (г. Одесса). Глиадин экстрагировался 70% этанолом, сила тока составляла 1мА на трубку при напряжении 200-250 В. Примечательно то, что

использование данного каталога для идентификации глиадинов подразумевало применение электрофореза на крахмальном геле, т.к. использование другого гелевого носителя меняло электрофоретическую подвижность компонентов и даже их число.

Вследствие чего, для сопоставления результатов исследования, полученных в различных странах, предложено использование стандартного метода электрофореза на полиакриламидном геле (ПААГ) (Bushuk and Zillman, 1978). В связи с переходом на стандартную методику электрофореза возникла необходимость уточнения генетического контроля компонентов глиадина. Для составления нового каталога исследовались сотни гибридных комбинаций сортов, в основном озимой мягкой пшеницы, самого разного происхождения, чтобы охватить все разнообразие культивируемых пшениц (Созинов, Попереля, 1979). Затем был создан каталог блоков глиадинов при электрофорезе в ПААГ, при составлении которого интенсивно вовлекались яровые формы пшеницы (Metakovsky, et al., 1984). В результате многочисленных исследований глиадина пшеницы, каталог глиадинов претерпел значительные изменения, дополнения и представлен в 1991 году (Metakovsky, 1991). На основе составленного каталога, идентифицированы сорта пшеницы многих стран (Metakovsky et al., 2000; Xynias et al., 2006; Knezevich and Novoselskaya-Dragovich, 2007; Novoselskaya-Dragovich et al., 2011; Utebayev et al., 2016). Позднее каталогизированные блоки глиадинов уточнялись по генетическому контролю (Metakovsky et al., 2018).

Предложенная идеология использования в качестве генетических маркеров, кодируемых полицистронными локусами аллельных вариантов блоков запасных белков, оказалась плодотворной. С помощью идентификации блоков составлены генотипические формулы проламинов и глютеинов многих сортов озимой и яровой пшеницы, ячменя и овса. Все это позволило осуществить эксперименты по изучению возможности использования блоков компонентов проламинов и глютеинов в качестве генетических маркеров для решения задач генетики, селекции, семеноводства, эволюции.

Другая система регистрации сортов и биотипов зерновых культур основывается на номенклатуре белков по ОЭП и интенсивности компонентов. Сравнительный анализ глина большого числа сортов и биотипов всех таксономических групп пшеницы и ее культурных и диких сородичей позволил составить эталонный спектр для проламинов всех представителей тритикале, включая секалин ржи и гордеин ячменя (Konarev et al., 1979; Konarev et al., 1981).

Спектр-эталон представлен четырьмя зонами, которые соответствуют фракциям α -, β -, γ - и ω -проламинов, сгруппированные на основе спектра пшеницы сорта Понка, и дополненной зоной быстрых проламинов – БП, характерной для авенина овса и проламинов кормовых злаков (Конарев, Еникеев, 1993). В пределах каждой зоны основные возможные позиции занумерованы к старту. Компоненты по некоторым позициям представлены двумя или тремя субкомпонентами, имеющие разную подвижность, например ω_4 , ω_6 , ω_7 , ω_8 , ω_9 , γ_2 , β_5 , β_3 , α_7 представлены несколькими альтернативными субкомпонентами, которые обозначены соответственно ω_{4_1} , ω_{4_2} , ω_{8_1} , ω_{8_2} , ω_{8_3} , и т. д. и являются аллельными вариантами компонентов. Индекс «1» у номера позиции указывает на смещение компонента в сторону более быстрого соседнего компонента; индекс «2» – среднее положение; индекс «3» – на смещение в сторону более медленного. Иногда все субпозиции заняты. Это означает, что субкомпоненты не альтернативны и контролируются разными генами. Например, у некоторых сортов сдвоен компонент ω_8 , т.е. представлен субкомпонентами ω_{8_1} , ω_{8_2} (Конарев, Еникеев, 1993). По мере накопления данных и повышения разрешающей способности метода (особенно при переходе от диск – электрофореза к вертикальному электрофорезу в пластинах) число возможных субпозиций несколько возросло, но общая структура спектра эталона сохранилась: для α – 1234567; β – 12345; γ – 12345; ω – 12345678910 по такому спектру – эталону может быть записан в виде формулы проламин любого сорта, биотипа или линии пшеницы и всех ее сородичей. В сортовых формулах слабый компонент отмечен чертой над номером его позиции, интенсивный чертой под номером (очень

интенсивный – двумя). В каталоге сортовых формул присутствие компонента указывается в баллах интенсивности под соответствующим ему номером позиции.

По этому спектру посредством специально подготовленного шаблона электрофоретический спектр глиаина любого сорта или биотипа может быть записан в виде формулы глиаина. В то же время выяснилось, что число компонентов во фракциях глиаина разных сортов пшеницы неодинаково (Cluskey et al., 1961; Graham, 1963). Вновь выявляемые компоненты не укладывались в эту номенклатуру, появились произвольные обозначения. Возникла потребность в создании рациональной системы, которая позволила бы записывать все компоненты и их сочетания в электрофоретическом спектре глиаина любого сорта или биотипа пшеницы.

Помимо вышеуказанных методов идентификации существует комбинированный метод идентификации на основе составляющих сорт проламиновых биотипов. Известно, что белковую формулу сорта определяет типичный для него биотип. Другие биотипы отличаются от типичного появлением или выпадением в электрофоретическом спектре отдельных компонентов субфракций глиаина или гордеина. Появление дополнительных компонентов обозначают как плюс, исчезновение – минус (Перуанский и др., 1985).

Следует отметить, что блочная номенклатура более трудоемка на начальных стадиях отработки, но более оперативна в идентификации, регистрации и дифференциации значительного числа образцов генофонда, большого объема селекционных линий. В то же время, форма записи белковой формулы на основе характеристики каждого компонента в пределах зон (ОЭП и интенсивность) необходима при сравнении генетически измененных путем биотехнологии, мутагенеза форм с контрольными образцами, с целью выяснения и указания деталей изменчивости, изучения характера количественных изменений в накоплении тех или иных компонентов (Булатова, Сариев, 2009).

Кроме глиаинов, составлен каталог блоков глютеинов на основе изучения более 300 сортов пшеницы (Payne and Lowrence, 1983). Также созданы каталоги

аллельных вариантов блоков гордеинов ячменя (Поморцев и др., 1985) и авенинов овса (Портянко и др., 1987).

Аллельные варианты блоков глютенинов обозначаются буквами латинского алфавита. Установлено, что каждая хромосома контролирует синтез одного или пары компонентов. Например, хромосома 1А контролирует три аллельных варианта ВМСГ: *a*, *b*, *c*. При этом под третьим вариантом понимается отсутствие субъединицы, т.е. нуль-аллель. Тогда как остальные хромосомы 1В и 1D контролирует синтез от 6 до 11 аллельных блоков ВМСГ. Следует отметить, что для создания каталога блоков ВМСГ предшествовала большая работа, результаты которой опубликованы в серии статей (Payne and Corfield, 1979; Payne et al., 1979; Payne et al., 1980; Payne et al., 1981; Payne et al., 1982). Примечательно то, что, несмотря на вероятный процесс накопления мутаций в генах контролирующих синтез ВМСГ, количество аллельных блоков глютенина весьма ограничено. Тем не менее, обнаружены компоненты глютенина, которые отличаются по своей интенсивности от компонентов, которые уже зафиксированы в каталоге. Так, например, аллель *Glu-B1a1* контролирует пару субъединиц *Bx7^{OE}* и *Bu8**. При этом у первой субъединицы повышенный уровень экспрессии, и соответственно на электрофореграмме данный компонент имеет более интенсивную окраску, по сравнению с компонентом с обычным уровнем экспрессии *Bx7* (Ragupathy et al., 2008).

Интерес к ВМСГ, связан с тем, что эти белки играют значительную роль в формировании хлебопекарных качеств пшеницы, обеспечивая эластичность клейковины. К настоящему времени установлено наличие связи хлебопекарных свойств с конкретными субъединицами глютенина. Ранее сообщалось (Ahmad, 2000), что в локусе *Glu-D1*, могут быть аллели, контролирующие синтез различных глютенинов. Например, пара высокомолекулярных субъединиц глютенина *Dx5 + Dy10* характеризуют хорошее хлебопекарное качество, тогда как аллель кодирующий синтез пары субъединиц *Dx2 + Dy12* понижает качество клейковины. С другой стороны, в иранской пшенице с повышенным качеством присутствуют альтернативная пара субъединиц *2*** + 12'* локуса *Glu-D1* (Bahraei

et al., 2004). Также, относительно недавно идентифицированы гены, контролирующие синтез субъединиц *IDy12.7* (Peng et al., 2015) и *IDy12*** (Du et al., 2019), которые не отличаются по подвижности в SDS-PAGE от стандартной *IDy12*, но сопряжены с повышенным хлебопекарным качеством, как и субъединица *IDy10*.

На основе изучения влияния субъединиц глютеина на качественные характеристики зерна пшеницы, аллели глютеина ранжированы по мере ценности для качества зерна. Например, в локусе *Glu-A1* идентифицировано три аллеля, среди них наибольший вклад в показатель SDS-седиментации вносит аллель *Glu-A1a* кодирующий синтез субъединицы *Ax1*, по сравнению с двумя другими: *Glu-A1b* (*Ax2**) и null-аллель *Glu-A1c*. В локусе *Glu-B1*, «лучшим» аллелем является *Glu-B1f* (*Bx13 + By16*), затем одинаковые по влиянию на качество аллели *Glu-B1h* (ВМСГ *Bx14 + By15*), *Glu-B1b* (ВМСГ *Bx7 + By8*), *Glu-B1c* (ВМСГ *Bx7 + By9*). По локусу *Glu-D1* аллели ранжированы в следующем порядке *Glu-D1d* (*Dx5 + Dy10*) > *Glu-D1a* (*Dx2 + Dy12*) = *Glu-D1c* (*Dx4 + Dy12*) (Li et al., 2010).

1.6. Основные качественные характеристики зерна пшеницы

При создании новых сортов и линий пшеницы значительное внимание уделяется подбору исходного качественного материала. Под качеством зерна подразумевает: пищевая ценность, которое зависит от содержания и качества белка (сбалансированного по аминокислотному составу). Также совокупность технолого-биохимических, хлебопекарных, пищевых свойств и пригодность зерна для выработки муки и выпечки хлеба, которые определяют хозяйственную ценность сорта.

В настоящее время для раскрытия понятия «качество пшеницы» привлекаются различные признаки зерна, муки и хлеба. Это в свою очередь, увеличивает объем аналитической работы, и зачастую, технически не всегда можно выполнить, поэтому селекционеры в процессе отбора ориентируются на отдельные качественные характеристики зерна.

Особую важность для пшеницы представляет технологическое качество, как основное целевое назначение этой культуры. К технологическим характеристикам зерна относятся такие критерии как:

Стекловидность – косвенный физический показатель мукомольных и хлебопекарных признаков. Зерно с высокой стекловидностью может дать более высокий выход муки с хорошими хлебопекарными свойствами, по сравнению с мучнистым зерном. По нормативам государственного стандарта качественная пшеница должна обладать стекловидностью не менее 60% (ГОСТ 9353-2016; ГОСТ 34702-2020). Генетический контроль стекловидного зерна связан с генами *Pina* и *Pinb*, локализованные в локусе *Ha*, хромосомы 5D (Morris, 2002). Стекловидное зерно образуется при мутациях генов локуса *Ha*, которое приводит к нарушению синтеза пуриноидинов, вследствие этого крахмальные зерна образуют стеклообразную структуру (Симонов и др., 2017).

Содержание белка – биохимический показатель технологического достоинства зерна. Генетический потенциал накопления протеина в зерне пшеницы может достигать до 23% (Johnson et al., 1973), тогда как в полевых условиях чаще в среднем составляет 10,0 – 14,0%. Такой разброс значений связан, во первых – с внешними факторами среды: уровень осадков, типы почв, болезни, вредители; во вторых – с генотипом сорта. Для повышения содержания протеина в зерне применяют различные методы, которые можно разделить на агротехнические – внесение удобрений (Бакаева и др., 2016), севооборот культур (Gawęda and Haliniarz 2021) и селекционно-генетические (Крупнов, Крупнова 2012; Fatiukha et al., 2020). Важность данного показателя при определении качества зерна обусловлено тем, что протеин и его аминокислотный состав значительно влияет на питательную ценность и хлебопекарное свойство. По содержанию протеина, товарное зерно пшеницы по казахстанскому стандарту классифицируется на высший класс от 15,0% и выше, первый – от 13,5%, ниже 13,5% – второй и третий класс (СТ РК 1046-2008). Российский стандарт на пшеницу классифицирует пшеницу 1 класса с содержанием протеина не менее 14,5%, второго класса – не менее 13,5% и т.д. (ГОСТ 9353-2016).

Разжижение теста – показатель, включенный в нормативный перечень при оценке «силы» муки. Данный критерий характеризует состояние теста через 12 мин от начала снижения фаринограммы. Параметр определяется по фаринограмме – получаемой кривой самописца фаринографа Брабендера. Прибор предназначен для определения физических свойств теста по сопротивлению механическому воздействию лопасти тестомесилки. Слабые сорта пшеницы характеризуются высоким показателем единиц фаринографа, тогда как сильная пшеница имеет значение не более 60 единиц фаринографа (е.ф.) (Методика, 1988).

Валориметрическая оценка – единый обобщающий показатель площади фаринограммы, который определяется с помощью специального устройства – валориметра. Показатель колеблется для различных пшениц от 20 до 100 единиц валориметра (ед. вал.). Мука с фаринограммой, равной 80-100 е. вал, характерна для сильной пшеницы, с большой устойчивостью при замесе (Методика, 1988).

Натура зерна – масса зерна в установленном объеме. Чем выше данный показатель, тем больше в нем питательных веществ. Зерно с повышенной натурной массой более выполнено и хорошо развито, в нем больше эндосперма и меньше оболочек, соответственно может быть выше выход муки. Как оказалось, на показатель натуры зерна могут влиять агротехнические приемы (Iqbal et al., 2007). Снижение натурной массы зерна, а соответственно, ухудшение его качества может быть связано с задержкой уборки из-за выпадения осадков (Farrer et al., 2006). Стоит отметить что, натурная масса зерна пшеницы отрицательно коррелирует с содержанием протеина (Farrer et al., 2006), причем такая же закономерность выявлена у овса (Holland and Munkvold 2001), кукурузы (Miao et al., 2007) и ячменя (Das et al., 2007). Известно, что при уменьшении натуры зерна пшеницы на 1 г, выход муки снижается примерно на 0,11% с увеличением доли отрубей (Дуктова, Минина, 2019). По государственным стандартам РФ и РК натура зерна от 750 г/л и выше характерна для пшеницы первого и высшего класса; для второго и третьего от 730 до 710 г/л; четвертый класс – 700 г/л; пятый – не ограничивается (СТ РК 1046-2008; ГОСТ 9353-2016). Натурная масса определяется на специальном приборе – пурке с падающим грузом. Натурную

массу определяют чаще всего на 1-литровой пурке, но есть и 20-литровая для экспортируемых партий зерна, а также 250 мл и меньше применяемые в селекционных и научных работах.

Количество и качество клейковины – это комплекс запасных, белковых веществ зерна пшеницы. Особенность клейковины связана со способностью набухать в воде и образовывать вязную эластичную массу, которое определяет качество муки и хлеба. Свойства клейковины это растяжимость, упругость и эластичность, поэтому муку с высокой и качественной клейковиной можно использовать самостоятельно в хлебопечении, а также в виде улучшителей слабой пшеницы. Качественная клейковина – полигенный признак, за который отвечают несколько или группа генов, расположенных на разных хромосомах. В целом содержание и качество клейковины может колебаться в достаточно широких пределах и зависеть от генотипа сорта, места и условий произрастания. Как и признак содержание протеина и натурная масса, содержание и качество клейковины – нормирующий признак при классификации зерна пшеницы по классам (СТ РК 1046-2008; ГОСТ 9353-2016).

Число падения позволяет судить о степени прорастания зерна и характеризуется состоянием амилазно-углеводного комплекса. При определенных условиях (избыточная влажность и температура) зерно начинает прорасти в колосе и часть крахмала переходит в сахар, что резко ухудшает хлебопекарные характеристики. Чем меньше показатель, тем выше степень пророслости зерна. Предуборочное прорастание зерна является проблемой во многих странах мира с избыточной увлажненностью. Данный процесс связан с генами *TaPHS1*, *TaMKK3*, *Tamyb10* и *TaVp1* (Vetch et al., 2019). Для определения числа падения применяется метод, основанный на быстрой клейстеризации водной суспензии муки в кипящей водяной бане и на последующем измерении разжижения крахмального геля под действием альфа-амилазной пробы. Скорость падения вискозиметра-мешалки через водно-мучную смесь – определяет число падения (Delwiche et al., 2020).

Показатель SDS-седиментации характеризует количество и качество клейковины. Используется для селекционного материала на ранних этапах

селекции. Определяется по набухаемости муки или шрота в уксусной кислоте с добавлением додецилсульфата натрия. Коррелирует с качеством клейковины, характеристиками фаринограммы, силой муки, объемом и пористостью хлеба (Бебякин, Бунтина, 1991)

Масса 1000 зерен – в некоторой степени характеризует накопление белка в зерне (Марушев, 1968). Замечено, что мелкое зерно богаче белком, однако при помоле мелкого и щуплого зерна выход и качество крупки значительно снижается. Лучшим считается зерно, в котором высокое содержание белка сочетается с хорошей выполненностью.

Удельная работа деформации теста по альвеографу Шопена (*сила муки*), определяющему физические свойства теста по сопротивлению давления воздуха при растягивании пластинки теста. Норма показателя для сильной пшеницы – 280 е.а. и выше (Методика, 1988).

Отношение упругости теста к растяжимости (P/L) – по альвеографу – показатель сбалансированности альвеограммы. Норма показателя для сильных сортов: 0,7-2,0 (Методика, 1988).

Общая хлебопекарная оценка – определяется по пробной лабораторной выпечке двух стограммовых хлебцов (один подовый и один формовой) и оценке по пятибалльной шкале. Определяется как среднее из показателей: объема хлеба в баллах, формоустойчивости, внешних признаков, пористости, цвета и эластичности мякиша. Норма показателя для сильной пшеницы не ниже – 4,5 балла (Методика, 1988).

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Условия исследования

Метеорологические условия п. Шортанды. Годы исследований по метеорологическим условиям, в целом, характеризовались как благоприятные для роста и развития пшеницы. Однако, в течение вегетационных периодов наблюдалась неустойчивость температурного режима, а выпавшие атмосферные осадки – неравномерностью распределения их по месяцам, декадам.

Так, в условиях 2019 года, в мае наблюдался недобор осадков в 3 раза, за месяц выпало 10,1 мм, по сравнению с многолетней нормой (31,4 мм). Осадки в июне месяце – на уровне среднееголетней нормы (39,5 мм), что способствовало росту и развитию пшеницы. Отсутствие осадков в первой и второй декадах июля (ГТК составил 0,0-0,1) при среднесуточной температуре 22,1°C, сдерживало ростовые процессы пшеницы (Рисунок 1).

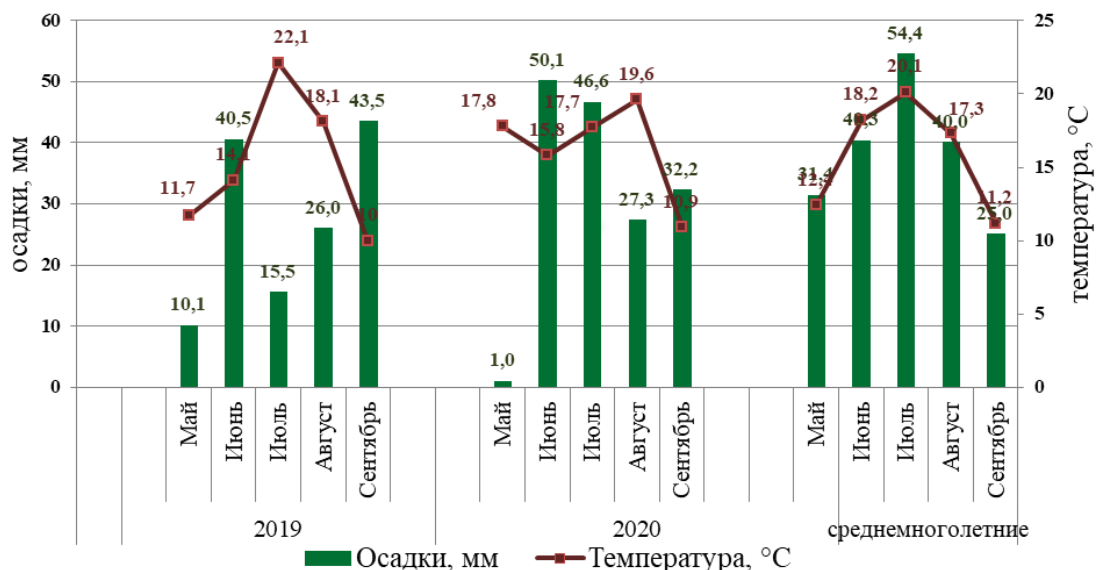


Рисунок 1 – Климатограмма вегетационного периода в условиях Шортанды 2019-2020 гг.

В августе наблюдался недобор осадков в первой-второй декадах. В третьей декаде месяца выпали ливневые дожди (21,7 мм). Обильные дожди первой декады сентября 32,1 мм, при норме 8,7 мм и холодный температурный фон 9,6°C при

норме $13,8^{\circ}\text{C}$ замедлили процесс дозревания зерна пшеницы. Отсутствие осадков во второй декаде и повышенный температурный фон $13,1^{\circ}\text{C}$ при норме $11,7^{\circ}\text{C}$ были благоприятными для своевременной уборки и сохранения качества зерна.

Метеорологические условия 2020 года характеризовались более высокими температурами в начале весны и летом. Весенний период 2020 года характеризовался как засушливый, в мае практически отсутствовали осадки. Также наблюдалась активная ветровая деятельность с порывами до 20 м/с и более, что способствовало интенсивной потере почвенной влаги и проявлению атмосферной засухи. Сильная атмосферная засуха наблюдалась более 50 дней, вплоть до 26 июня, затем за два дня выпала месячная норма осадков – 39,5 мм, что благоприятно сказалось на развитии растений пшеницы. В июле количество осадков составило 46,6 мм, что близко к среднемноголетнему значению (54,4 мм). Температурный фон июля был на $2,4^{\circ}\text{C}$ ниже многолетнего. Выпавшие в начале июля осадки способствовали хорошему увлажнению корнеобитаемого слоя и развитию вторичной корневой системы яровой пшеницы. Сухая погода, установившаяся в первой, третьей декаде августа, способствовала быстрому созреванию зерна и уже в начале сентября позволила приступить к уборке урожая яровой пшеницы.

Метеорологические условия биостанции «Озеро Кучак». Распределение осадков и температурный режим в условиях Тюменской области благоприятно отразились на развитии пшеницы (Рисунок 2).

Первоначально условия мая 2019 года характеризовались некоторой нехваткой осадков при среднемноголетнем уровне в 45 мм, фактическое количество составило 40 мм, при небольшом превышении температуры на $1,6^{\circ}\text{C}$ при норме в $11,3^{\circ}\text{C}$. В июне месяце нехватка майской влаги компенсировалась выпадением осадков, превысивших среднемноголетние на 22 мм, что в дальнейшем благоприятно отразилось на росте пшеницы, хотя температура воздуха составила $15,1^{\circ}\text{C}$, что ниже среднего многолетнего значения на $2,0^{\circ}\text{C}$. Июль характеризовался выпадением осадков и превысил среднемноголетнее на 13 мм при среднем в 89 мм.

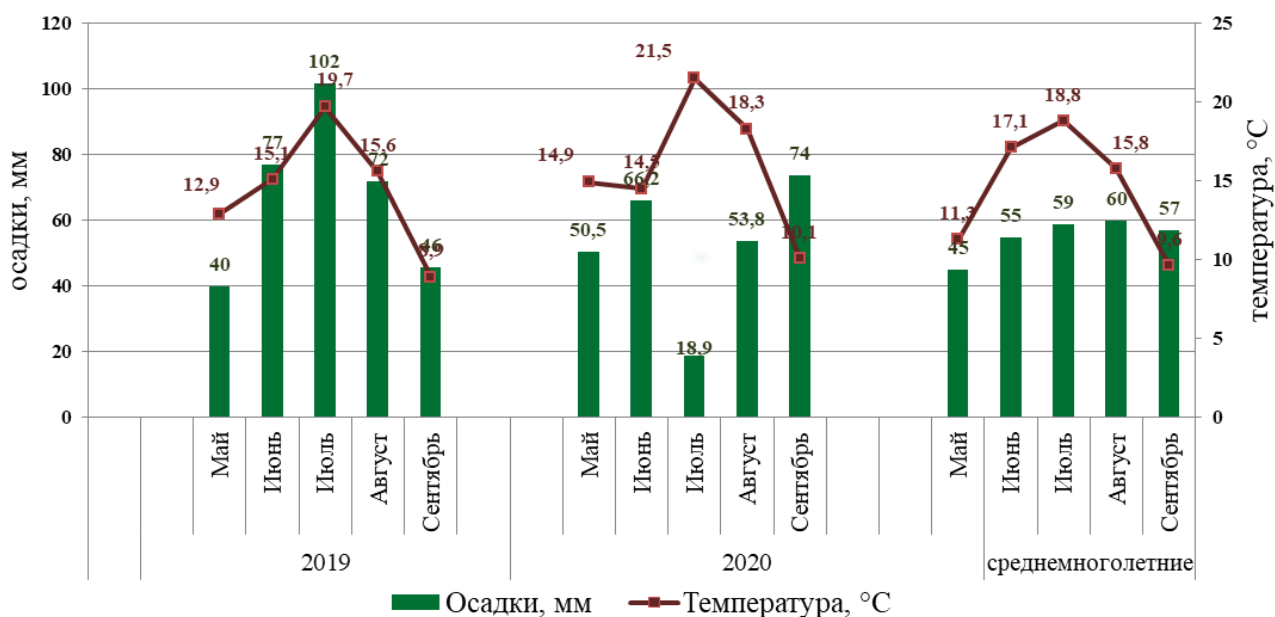


Рисунок 2 – Климатограмма вегетационного периода в условиях Тюмени 2019 и 2020 гг.

Температура 19,7°C, при средней 18,8°C благоприятно сказалось на развитии пшеницы и формировании качественного зерна. В августе месяце наблюдалась пасмурная погода с небольшим количеством ясных дней, температура оставалась практически на уровне многолетних данных. Снижение сентябрьских осадков до 46 мм, при норме 57 мм и температуры воздуха близкой к многолетним данным, способствовали формированию качественных показателей зерна и уборке урожая.

В 2020 году наблюдались более высокие температуры на всем протяжении вегетационного периода. Май 2020 года отличался повышенной температурой и осадками относительно среднемноголетних. При этом температура выше 15°C наблюдалось в первой половине мая, при достаточно низких осадках. Вторая половина мая характеризовалась относительно невысокой температурой при обильных осадках. В среднем количество осадков в мае превысило среднемноголетние данные на 5,5 мм. В июне наблюдалось некоторое снижение температуры – 14,5°C относительно среднемноголетних значений (17,1°C), при этом количество осадков составило 66,2 мм, что на 12,2 мм выше среднего. В июле наблюдалась сильная засуха, в среднем температура составила 21,5°C при

максимуме 34,6°C. Количество осадков было крайне низким – 18,9 мм, тогда как значение по многолетним наблюдениям составляет 89 мм. Нехватка влаги начала компенсироваться с 9 августа, за счет понижения температуры и выпадения осадков. Тем не менее, температура воздуха и осадки в мае месяце составили 18,3°C и 53,8 мм соответственно, при среднемноголетних 15,8°C и 60 мм. Частые сентябрьские дожди и теплые дни затруднили уборку урожая и отразились на качественных показателях зерна пшеницы. В среднем количество осадков в сентябре составило 74 мм, при среднемноголетних 57 мм.

Полевой опыт

Полевые исследования проводились в период с 2019-2020 годы на двух опытных участках:

- На опытных делянках лаборатории селекции яровой пшеницы НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева (Шортанды-1, Казахстан) в подзоне засушливой степи, на южных карбонатных черноземах.
- Экспериментальный участок на биостанции ТюмГУ «Озеро Кучак» (Тюмень, Россия) в подзоне южной тайги на дерново-подзолистой супесчаной почве.

2.2. Материал исследования

Для изучения адаптивного потенциала и качественных характеристик, проведен посев сортов яровой мягкой пшеницы западно-сибирского и северо-казахстанского происхождения. В условиях Северного Казахстана, на полевых стационарах НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева (Шортанды-1) проведен посев 15 сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ СЗ, предоставленные к.с-х.н. В.В. Новохатыным: Авиада, Аделина, Икар, Лютесценс 585, Рикс, Серебрина, СКЭНТ-3, Тюменец 2, Тюменская 25, Тюменская 27, Тюменская 29, Тюменская 30, Тюменская 31, Тюменская 32, Тюменская 33. В качестве сортов-стандартов использованы сорта принятые для условий Северного Казахстана: Астана (среднеранний тип), Акмола 2 (среднеспелый тип) и Целинная юбилейная (среднепоздний тип) (оригинатор НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева).

В условиях Тюменской области на полевом стационаре биостанции «Озеро Кучак» высевались сорта селекции НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева: Асыл-Сапа, Таймас, Тауелсыздык 20, Шортандинская 2012, Шортандинская 2014, Шортандинская 95 улучшенная, в качестве стандартов использованы сорта Новосибирская 31 (среднеранний тип) и Тюменская 25 (среднеспелый тип).

Объектом идентификации методом электрофореза глиаина и глютеина служили 201 образец яровой мягкой пшеницы, из них 139 казахстанской и 62 российской селекции (Приложения 4, 5, 6, 7). Для технологического и биохимического анализа и выявления связей качественных показателей с глиадиновым «профилем» использованы 30 сортов урожая 2016, 2017 и 2018 годов (Приложение 8, 9). Для установления связей качественных показателей зерна с субъединицами глютеина изучены 73 образца яровой мягкой пшеницы урожая 2016, 2017 и 2018 годов, из них 33 сорта и 40 селекционных линий конкурсного сортоиспытания (Приложение 10) с установленным составом высокомолекулярных субъединиц глютеина (Приложение 11).

2.3. Методы исследования

Схема полевого опыта. В экологическом испытании по хлебопекарным параметрам протестировано 15 сортов НИИСХ Северного Зауралья (Тюмень, Россия) и 6 сортов НПЦЗХ им. А.И. Бараева (Шортанды, Казахстан). Опыты проведены в двух географических пунктах: 1. полевые стационары НПЦЗХ им. А.И. Бараева – подзона засушливой степи, почвы – южный карбонатный чернозем (51°37'52.1"N 71°02'30.0"E), сроки посева общепринятые для зоны – 3-4 декады мая, площадь делянок 6 м², норма высева 300 всхожих семян на 1 м², глубина заделки семян в почву 6 см, междурядья 15 см, посев в двухкратной повторности, предшественник – чистый пар, уборка с 25 августа – ручным способом. 2. экспериментальный участок биостанции «Озеро Кучак» ТюмГУ – подзона южной тайги, почвы дерново-подзолистые, супесчаные (57°20'N, 66°03'E), посев проведен во 2-3 декадах мая, на площади 6 м² из расчета 650 семян на 1 м²,

глубина заделки семян в почву 5 см, междурядья 15 см, повторность – 2-х кратная, предшественник – чистый пар, уборка 20-25 августа – ручным способом.

Метод определения содержания протеина, клейковины и ИДК зерна пшеницы с помощью инфракрасных анализаторов (СТ РК 1564-2006).

Содержание протеина, клейковины и качество клейковины определяли в цельном зерне с помощью ИК-анализатора ИнфраЛюм ФТ-10 (Россия). Пробоподготовка зерна осуществлялась в удалении примесей соломы, твердых неорганических веществ. Анализ проведен в соответствии с руководством по эксплуатации данного типа инфракрасного анализатора.

Метод определения натурной массы зерна (ГОСТ 10840-64). Натурная масса зерна определялась на пурке ПХ-1, объемом 1 литр с падающим грузом. Зерно, предварительно очищенное от крупных примесей, просеивали через сито с отверстиями диаметром 6 мм. Прибор собирали согласно инструкции, затем совком засыпали зерно в цилиндр с воронкой, после наполнения цилиндра, через специальное приспособление, зерно пересыпали в цилиндр-накопитель. После высыпания зерна в накопитель, верхний цилиндр снимали, и быстро без толчков вынимался специальный нож из щели мерки. Таким образом, падающий груз, а вместе с ним и зерно попадали в третий цилиндр – мерка. Далее, нож так же осторожно вновь вставляли в щель мерки, отделяя таким образом ровно 1 литр зерна. Снимали цилиндр-накопитель, убирали излишек зерна, оставшегося в накопителе, вынимали нож из мерки. Затем мерку с зерном взвешивали на весах, которые прилагаются к прибору с точностью до 0,5 г. Определение натурной массы зерна проводили 2-х кратной повторности. За результат принимали среднее значение 2-х повторностей.

Метод определения массы 1000 зерен (ГОСТ 10842-89). Из предварительно очищенного от механических и сорных примесей образца зерна пшеницы, отбирались две навески по 500 зерен в каждой. Массу 1000 зерен получали путем суммирования массы двух навесок по 500 зерен. Расхождение между массами двух навесок не должно превышать 0,5 г. За результат принималась значение массы до сотых, т.е. до второго знака после запятой.

Метод определения стекловидности зерна (ГОСТ 10987-76).

Определение стекловидности проводили на диафаноскопе ДСЗ-2. Первоначально, специальную кассету с ячейками на 100 зерен, вынимали из прибора, и заполняли ее зерном. Далее кассету вставляли в прибор и включали лампу. С помощью специальной рукоятки, путем вращения, кассету с зерном помещали так, чтобы в поле зрения попадал первый ряд освещенных зерновок. Подсчитывали количество полностью и частично стекловидных зерновок в первом ряду. Таким образом, просматривали всю кассету. Общая стекловидность $N_{O.C}$ определялась по формуле:

$$N_{O.C} = П_C + (Ч_C/2) \quad (1)$$

где $П_C$ - количество полностью стекловидных зерен, шт.;

$Ч_C$ - количество частично стекловидных зерен, шт.

Метод определения седиментационного осадка (Бебякин и Бунтина, 1991). В калиброванный и градуированный цилиндр (без носика) емкостью 10 мл помещали 0,5 г цельносмолотого зерна (шрота) пшеницы. Приливали 4 мл дистиллированной воды, закрыли цилиндр резиновой пробкой и смесь сильно встряхивали 5 раз, после чего перемешивали в течение 2 мин. Затем добавляли 6 мл рабочего раствора (17,0 г додецилсульфата натрия, 3 мл ледяной уксусной кислоты довести до 1 л дистиллированной водой), и перемешивали суспензию еще в течение 5 мин. После отстаивания смеси (15 мин) измеряли величину седиментационного осадка (объем осадка в мл \times 10).

Метод определения физических свойств теста на фаринографе Брабендера (ГОСТ ISO 5530-1-2013). Метод основан на измерении и фиксации изменений консистенции теста из муки пшеницы, в процессе замешивания на приборе фаринограф (Brabender, Германия). Анализ проводили в соответствии с руководством по эксплуатации к прибору. Образец зерна размалывали на мукомольной мельнице CD-1 (Chopin, Франция). Навеску муки массой 100 г (в зависимости от влажности) помещали в бункер тестомесилки фаринографа и постепенно приливали требуемое количество дистиллированной воды, для получения теста необходимой консистенции. После окончания анализа

по фаринограмме рассчитывали водопоглотительную способность, валориметрическую оценку теста.

Метод определения физических свойств теста на альвеографе Шопена (ГОСТ Р 51415-99 (ИСО 5530-4:91)). Анализ проводили в соответствии с руководством по эксплуатации к прибору NG (Chopin, Франция). Метод основан на замесе теста из пшеничной муки с постоянной влажностью и раствора NaCl в определенных условиях, приготовлении из теста специальных проб – пластин стандартной толщины после расстойки, раздувание их воздухом и фиксирование на графике различий давления внутри пузыря. В ходе анализа определялись такие параметры как: удельная работа деформации теста (W), отношение упругости теста к ее растяжимости (P/L).

Пробная лабораторная выпечка (Методика, 1988). Для приготовления теста, брали 100 г муки, засыпали в дежу тестомесилки, наливали приготовленное количество воды с разведенным количеством дрожжей соли и сахара. Замес вели до однородной консистенции, затем помещали в расстойный шкаф (в среднем от 200 до 220 мин) с двумя перебивками. Хлеб выпекали в течение 10-12 мин. при температуре 210°C. Общая продолжительность анализа ~ 4,0 ч. Выпеченный хлеб оценивается на следующий день, не допуская его пересыхания или увлажнения. При хлебопекарной оценке руководствуются объемом хлеба, внешним видом, пористостью, эластичностью и цветом мякиша. Для выставления баллов применялась классификация, приведенная в таблице 2:

Таблица 2 – Шкала оценки качества хлеба из муки мягкой пшеницы

Балл	Оценка хлеба
4,5-5,0	Отличная
3,8-4,4	Хорошая
3,2-3,7	Вполне удовлетворительная
2,5-3,1	Удовлетворительная
Ниже 2,5	Неудовлетворительная

Метод электрофореза глютелинов зерна пшеницы. Электрофорез глютелинов проводился в системе концентрирующего и разделяющего

полиакриламидного геля предложенного Лэммли. Глютенин экстрагировали из размолотой отдельной зерновки путем добавления 250 мкл экстрагирующего буфера (Galili and Feldman, 1983), с последующим инкубированием в течение 2 ч, при комнатной температуре в стеклянной пробирке $V=7.0$ мл, с периодическим перемешиванием. К экстракту добавляли 50 мкл алкилирующего раствора (26% водный р-р акриламида), и помещали в кипящую водяную баню на 2 мин. После охлаждения 10 мкл белкового экстракта фракционировали в 10% полиакриламидном геле SDS-электрофорезом, в трис-глициновом буфере pH 8,3. Разделяющий гель (10%) имел следующий состав: трис-буфер (pH 8,8) – 2,5 мл, акриламид (30%) – 3,0 мл, H_2O – 4,29 мл, ДДС-Na (10%) – 100 мкл, ПСА (10%) – 100 мкл, TEMED – 20 мкл. Концентрирующий гель: ТРИС-буфер (pH 6,8) – 1,0 мл, акриламид (30%) – 750 мкл, H_2O – 3,145 мл, ДДС-Na (10%) – 50 мкл, ПСА (10%) – 50 мкл, TEMED – 20 мкл. Нижний электродный буфер, для «+» электрода, содержал: глицин – 38 ммоль, ТРИС – 4,9 ммоль на 1000 мл. Верхний электродный буфер, для «-» электрода приготовлен из: глицин – 191,8 ммоль, ТРИС – 24,7 ммоль, ДДС-Na – 2,2 ммоль на 1000 мл. Для электрофореза использовали вертикальную камеру Niyu kalur (Эстония), позволяющую получать пластины геля размером $120 \times 70 \times 1$ мм. Электрофорез проводили при 200V в течение 1,5 ч. Фиксацию и окрашивание осуществляли в 10% трихлоруксусной кислоте с добавлением 0,05% спиртового раствора Кумасси R-250 (Sigma-Aldrich, США). Идентификация субъединиц глютеина проводили по каталогу Пейна (Payne and Lawrence, 1983). В качестве стандарта использовался сорт пшеницы Чайниз Спринг, являющийся эталоном при составлении генетических формул на основе электрофореза глютеина. Прогнозируемое качество оценивали по шкале влияния состава ВМСГ на качество муки (Lukow et al., 1989).

Метод электрофореза глиадинов зерна пшеницы. Электрофорез глиадиновых фракций белков проводили на основе методики, предложенной Е.В. Метаковским (Metakovsky and Novoselskaya, 1991). Для анализа из каждого образца отбирали по 100 случайных зерновок. Глиадин экстрагировали из размолотой отдельной зерновки путем добавления 200 мкл 70%-го этанола, при

последующим инкубировании в течение 60 мин при + 40 °С в пробирке объемом 2,5 мл, (Eppendorf, Германия). Экстракт центрифугировали при 7000 об/мин, в течение 10 мин. К супернатанту добавляли 200 мкл раствора метиленового зеленого (60 г сахарозы, 0,1 г метиленового зеленого в 100 мл алюминий-лактатного буфера pH 3,1). Белковый экстракт в объеме 30 мкл наносили на 8,3% полиакриламидный гель и разделяли электрофорезом в алюминий-лактатном буфере (pH 3,1). Полиакриламидный гель имел следующий состав: 75 г акриламида, 3,75 г N,N'-метилен-бис-акриламида, 0,90 г аскорбиновой кислоты, 9 мг FeSO₄×7H₂O (все реактивы производства AppliChem, Германия) и растворяли в 1000 мл электрофоретического буфера. Буфер содержал 8,5 ммоль лактата алюминия, до pH 3,1 доводили 85% молочной кислотой (Sigma-Aldrich, США). Полимеризацию инициировали 70 мкл 3% раствором H₂O₂ на 70 мл гелевого раствора. Для электрофореза использовали вертикальную камеру VE-20 фирмы «Хеликон» (Россия), позволяющую получить пластины геля размером 180 × 180 × 2 мм. Электрофорез проводили при 500V в течение 3,5-4,0 ч. Фиксацию и окрашивание осуществляли в 10% трихлоруксусной кислоте с добавлением 0,05% спиртового раствора Кумасси R-250 (Sigma-Aldrich, США). Идентификацию аллелей глиадинкодирующих локусов проводили по каталогу Е.В. Метаковского (Metakovsky, 1991). В качестве стандарта использовался сорт пшеницы Безостая 1, являющийся эталоном при составлении генетических формул на основе электрофореза глиадина.

ПЦР-анализ по генам *Glu-1*. Выделение ДНК проводили на основе фенол-хлороформного метода. Зерновки растирали на установке TissueLyser II (Qiagen, Германия) в микропробирках объемом 2 мл. Добавляли 400 мкл экстракционного буфера и инкубировали 15 минут при 65 °С и 5 минут на ледяной бане. Супернатант отделяли с помощью центрифугирования в течение 10 мин при 12000 g. ДНК очищали 400 мкл смеси фенол-хлороформ-изоамиловый спирт (25:24:1), затем – в 400 мкл смеси хлороформ-изоамиловый спирт (24:1). Для осаждения ДНК в пробирки с раствором добавляли двойной объем 96% этилового спирта, охлажденного до минус 20 °С и оставляли пробирки при 4 °С на 20 ч.

Осадок промывали вначале 70% затем 96% этиловым спиртом, также охлажденными до минус 20 °С. В конце, осадок ДНК растворяли в 100 мкл стерильной деионизированной воды. На спектрофотометре «Ultrospec 3300pro» (Amersham Biosciences, США) определяли концентрацию ДНК. Для идентификации высокомолекулярных субъединиц глютелинов сортов пшеницы использовали 14 пар праймеров, к наиболее распространенным и ценным аллелям локусов *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* (Lafiandra et al., 1997; Ahmad, 2000; Ma et al., 2003; Lei et al., 2006) (таблица 3).

Таблица 3 – Характеристика праймеров к генам высокомолекулярных субъединиц ГЛЮТЕЛИНОВ

Название праймера	Нуклеотидные последовательности праймеров, (5'-3')	Размер ДНК-фрагмента (п.н.)	Выявляемый аллель
1	2	3	4
Axnull	f: acgttcccctacaggtacta r: tatcactggctagccgacaa	~ 920	<i>Axnull</i>
Ax1 + Ax2*	f: ccatacgaatggctaagcgg r: gtccagaagtgggaagtgc	~1500	<i>Ax1</i> , <i>Ax2</i> *
Ax2*	f: atgactaagcggttggttctt r: accttgcctcccttgccttt	1319	<i>Ax2</i> *
GluBx	f: cgcaacagccaggacaatt r: agagttctatcactgcctggt	630 и 767 650 и 785 695 и 830 669	<i>Bx7</i> , <i>Bx7oe</i> , <i>Bx14</i> , <i>Bx7</i> * <i>Bx6</i> <i>Bx17</i>
MARBx7 ^{OE}	f: cctcagcatgcaaacatgcagc r: ctgaaaccttggccagtcagtc	563 520 750	<i>Bx7oe</i> , <i>Bx7</i> , <i>Bx7</i> * <i>Bx</i> <i>Bx20</i>
Bx7 ^{OE} L	f: acgtgtccaagcttgggtc r: gattgggtgggtggatacagg	447	<i>Bx7oe</i> <i>Bx7</i> , <i>Bx7</i> *
Bx7 ^{OE} R	f: cactccaaggtgggacta r: tgccaacacaaaagaagctg	884	<i>Bx7oe</i> <i>Bx7</i> , <i>Bx7</i> *
CAUBx752	f: aggggcagggaagaacact r: ccaggcaacacaaatccatg	752 520 350 337	<i>Bx14</i> <i>Bx20</i> <i>Bx6</i> <i>Bx</i>
CAUBx642	f: gggcaatcggggtacttcc r: cccttgccttggctgttgc	534 660 642	<i>Bx17</i> <i>Bx6</i> <i>Bx</i>
Bx6	f: cactgagatggctaagcgc r: gccttggacggcaccacagg	246 231	<i>Bx6</i> <i>Bx</i>
By9	f: ttctctgcatcagtcagga r: agagaagctgtgtaatgcc	753 707 662	<i>By20</i> <i>By</i> <i>By9</i>

1	2	3	4
By8	f: ttagcgctaagtgccgtct r: ttgtcctattgctgcctt	527	By8
Dx5	f: gcctagcaaccttcacaatc r: gaaacctgctgcggacaag	450	Dx5
Dy10:12	f: gttggccggctcggctgccatg r: tggagaagttggatagtagc	576 612	Dy10 Dy12

Аmplификация велась в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 2,5 мкл ПЦР-буфера (75 ммоль Трис-НСl (рН 8,3), 20 ммоль (NH₄)₂SO₄, 0,1 % твин-20), 2 ммоль MgCl₂, 200 мкМ каждого dNTP (120 мкМ каждого dNTP для праймера Ax2*), 6 пМ каждого праймера, 1 ед. Taq-полимеразы и 100 нг ДНК. ПЦР осуществляли в термоциклере MJ mini Gradient Thermal Cycler (Bio-Rad, США). Амплификация включала фазу денатурации при + 94 °С (5 мин), 35 циклов и заключительную элонгацию при + 72 °С (5 мин). Условия протекания ПЦР для каждой пары праймеров указаны в таблице 4.

Таблица 4 – Программы проведения ПЦР с праймерами к локусам *Glu-1*

Название праймеров	Программа ПЦР		
	Денатурация	Отжиг	Элонгация
Axnull	+ 94 °С, 1 мин	+ 62 °С, 1 мин	+ 72 °С, 1,50 мин
Ax1 + Ax2*	+ 94 °С, 45 сек	+ 60 °С, 1 мин	+ 72 °С, 1,50 мин
Ax2*	+ 94 °С, 30 сек	+ 61 °С, 1 мин	+ 72 °С, 1,50 мин
GluBx	+ 94 °С, 30 сек	+ 58 °С, 30 сек	+ 72 °С, 2 мин
MARBx7 ^{OE}	+ 94 °С, 30 сек	+ 58 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1 мин
Bx7 ^{OE} R	+ 94 °С, 30 сек	+ 57 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1 мин
Bx7 ^{OE} L	+ 94 °С, 30 сек	+ 57 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1 мин
CAUBx752	+ 94 °С, 30 сек	+ 60 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1,50 мин
CAUBx642	+ 94 °С, 30 сек	+ 60 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1,50 мин
Bx6	+ 94 °С, 30 сек	+ 59 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1,50 мин
By8	+ 94 °С, 30 сек	+ 59 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1,50 мин
By9	+ 94 °С, 30 сек	+ 59 °С, 30 сек	+ 72 °С, 1,50 мин
Dx5	+ 94 °С, 1 мин	+ 60 °С, 1 мин	+ 72 °С, 2 мин
Dy10:12	+ 94 °С, 1 мин	+ 61 °С, 1 мин	+ 72 °С, 1 мин

Продукты полимеразных цепных реакций разделяли методом электрофореза в 2% агарозном геле в 1X TAE-буфере (40 ммоль трис-НСl, рН 8,0, 10 ммоль ЭДТА) и фотографировали в ультрафиолетовом свете с помощью системы для документирования гелей Quantum St4 (Vilber Lourmat, Франция). Для определения

длины амплифицированных фрагментов использовали ДНК-маркеры 100 bp + 1.5 Kb (СибЭнзим, Россия) и GeneRuler 100 bp Plus (ThermoScientific, Литва).

2.4. Статистические методы анализа

Для статистической обработки полученных результатов при идентификации по спектрам глиадинов и глютеинов использовали следующие критерии: внутривидовое разнообразие ($\mu \pm S_\mu$), доля редких аллелей ($p \pm S_p$), показатель сходства ($r \pm S_r$) (Животовский, 1991), критерий идентичности (I) (Животовский, 1979). Степень генетического разнообразия (H) рассчитывали по формуле (Nei, 1973):

$$H = 1 - \sum p_i^2 \quad (2)$$

где p_i – частота аллелей

Связь между аллелями ВМСГ и технологическими параметрами изучали на основе таблиц сопряженности 2×2 с двумя входами. Градациями входа 1 – являлись аллели глютеина, градациями входа 2 – группы образцов пшеницы, сформированные по изучаемому признаку. Независимость или сопряженность аллелей глютеина оценивали по критерию χ^2 (Седловский и др., 1982):

$$\chi_\Phi^2 = \frac{N(|n_{11}n_{22} - n_{12}n_{21}| - N/2)^2}{(n_{11} + n_{12})(n_{21} + n_{22})(n_{11} + n_{21})(n_{12} + n_{22})} \quad (3)$$

В случае $\chi_\Phi^2 > \chi_{st}^2$, применяли коэффициент взаимной сопряженности Чупрова (Седловский и др., 1982):

$$K = \sqrt{\frac{\chi^2}{N\sqrt{(a-1)(b-1)}}} \quad (4)$$

Дополнительно использовались оценки связей по коэффициентам ассоциации Q и контингенции (сходства) V (Антамошкин и Бакаева, 2011). Корреляционный анализ, $НСР_{05}$ (Доспехов, 1985) и t-критерий Стьюдента (Статистический ..., 2018) рассчитывался в пакете программ Exell; построение дендрограмм в программе «Statistica 6.0».

ГЛАВА 3. ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИЕ ЛОКУСЫ

3.1. Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов сортов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана

Аллели локусов *Gli-1* и *Gli-2*, идентифицированные в коллекции яровой мягкой пшеницы, представлены в Приложении 4. В результате электрофоретического анализа глиадинов 139 образцов пшеницы, обнаружены мономорфные (77,7%) и полиморфные (22,3%) по глиадину образцы. Мономорфные, как например сорт Бирлестык, состоят только из одного глиадинового биотипа, тогда как полиморфные образцы представляют собой смесь зерновок, различающихся аллелями одного или нескольких глиадинкодирующих локусов. Например, полиморфный сорт Лютесценс 65 состоит из нескольких биотипов отличающихся аллелями, контролирующими биосинтез компонентов, расположенных в α -, β - и γ -зонах глиадинового спектра (Рисунок 3).

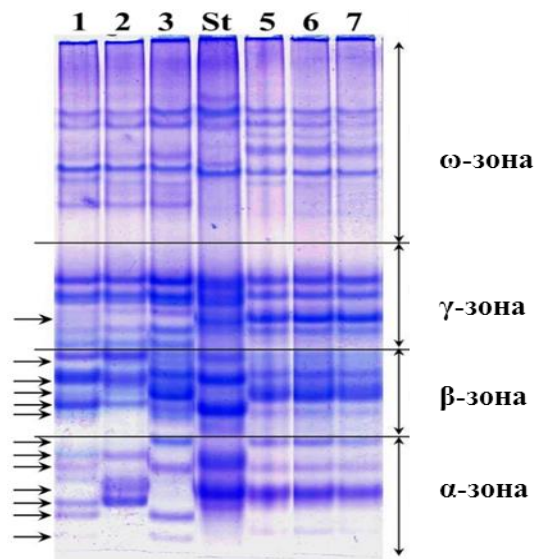


Рисунок 3 – Электрофореграмма глиадинов полиморфного сорта Лютесценс 65 (дорожки 1-3) и мономорфного сорта Бирлестык (дорожки 5-7). St – сорт Безостая 1. Стрелками указаны различия в спектрах глиадинов.

Анализ полученных генетических формул глиадинов (ГФГ) показал, что образцы пшеницы по локусу *Gli-A2* имеют разнообразное сочетание (10 вариантов) аллелей глиадинов: $a + d, q + l, l + f, q + m, h + q, q + n + f, l + s, b + p, k$

+ *p*, *c + p*. Чуть меньше – 9 вариантов комбинаций аллелей отмечено для локуса *Gli-D2*: *m + q*, *l + m*, *m + c*, *s + l*, *b + h*, *q + s*, *q + a + l*, *s + b*, *a + l*.

По 8 ассоциаций аллелей зафиксировано для локуса *Gli-B2* – *c + g*, *b + l*, *l + i*, *f + o*, *o + d*, *t + f*, *t + v + c + a*, *g + l* и локуса *Gli-A1* – *m + j + f*, *o + f*, *i + m + f*, *f + h*, *m + n*, *g + j*, *f + d*, *i + c*. Локусы *Gli-D1* и *Gli-B1* – оказались с наименьшим сочетаний аллелей – 4 варианта для *Gli-D1*: *f + a*, *i + b*, *b + h*, *f + i* и 3 для *Gli-B1*: *e + j*, *e + h*, *e + b* (Utebayev et al., 2019).

В целом анализ ГФГ показал, что по первой гомеологической группе (локусы *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*) наиболее часто встречались аллели *Gli-A1f* (39,3%), *Gli-B1e* (71,9%), *Gli-D1a* (41,0%). По 6 гомеологической группе (локусы *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*) преобладали аллели *Gli-A2q* (17,8%), *Gli-B2t* (13,4%) и *Gli-D2q* (20,3%). Выявлено 9 аллелей по локусу *Gli-B1*, 10 аллелей локуса *Gli-D1*, 17 аллелей локусов *Gli-A1* и *Gli-D2*, 18 аллелей по *Gli-A2* и 20 аллелей в *Gli-B2*, (Рисунок 4).

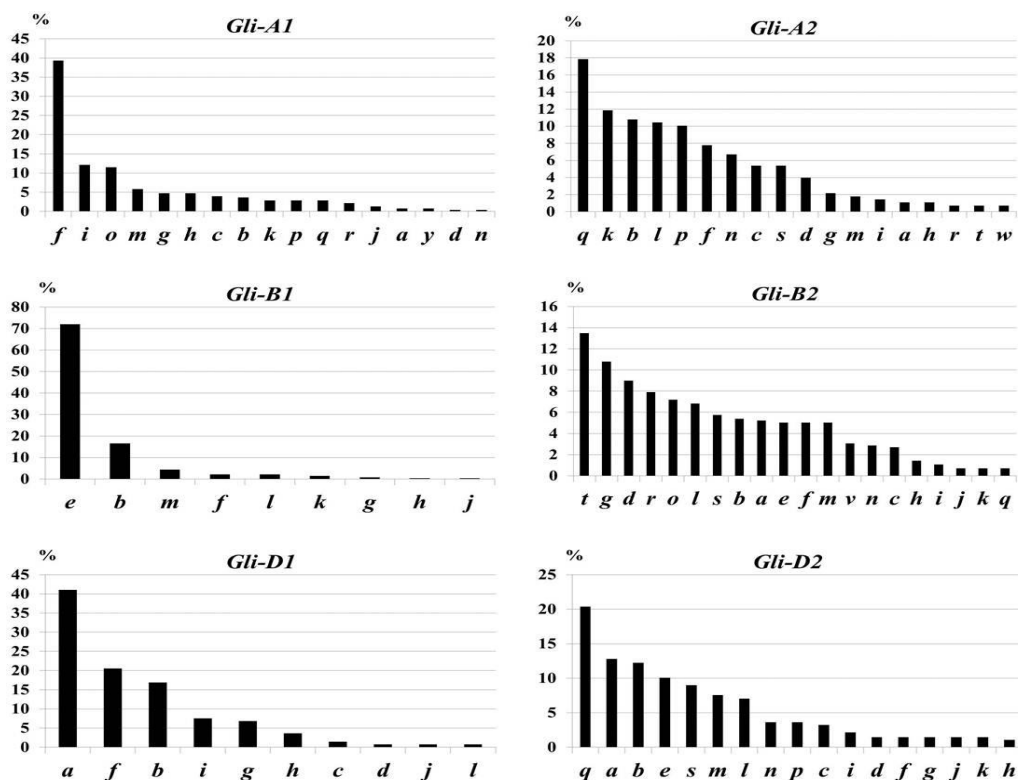


Рисунок 4 – Частота аллелей глиадинкодирующих локусов в коллекционных образцах североказахстанской яровой мягкой пшеницы.

Генетическое (H) и внутривидовое разнообразие (μ), а также доля редких аллелей (h) в коллекции североказахстанской пшеницы рассчитаны на основе частот аллелей и представлены в таблице 5.

Высокое значение внутривидового и генетического разнообразия отмечено по локусам *Gli-A2* и *Gli-B2*, что связано с наличием максимального количества идентифицированных аллелей. Минимальное значение по показателям H и μ зафиксировано для локуса *Gli-B1*, что объясняется небольшим числом аллелей, среди которых преобладал *Gli-B1e*.

Таблица 5 – Биометрические показатели глиадинкодирующих локусов коллекции яровой мягкой пшеницы из Северного Казахстана (139 образцов)

Критерий	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
H	0,80	0,45	0,75	0,90	0,93	0,89
$\mu \pm S_\mu$	11,80 \pm 0,66	4,33 \pm 0,38	6,78 \pm 0,39	14,44 \pm 0,61	17,37 \pm 0,57	13,88 \pm 0,56
$h \pm S_h$	0,31 \pm 0,04	0,52 \pm 0,04	0,32 \pm 0,04	0,19 \pm 0,03	0,13 \pm 0,03	0,18 \pm 0,03

Показатель доли редких аллелей (h) характеризует структуру внутривидового разнообразия. Чем меньше показатель h , тем сбалансированней считается структура популяции (Животовский, 1980). Так, наиболее сбалансированным по генетическому разнообразию оказался локус *Gli-B2* (0,13 \pm 0,03). Максимальное значение h зафиксировано для локуса *Gli-B1* (0,52 \pm 0,04) за счет высокой частоты встречаемости аллеля *Gli-B1e*.

В проведенном исследовании характеристики каждого глиадинкодирующего локуса яровой мягкой пшеницы будут обсуждаться отдельно.

Локус *Gli-A1*. По данному локусу идентифицировано 17 аллелей (Metakovsky, 1991). Наибольшую частоту встречаемости (39,3%) имел аллель *f*. Появление и широкое распространение (в 60 из 139 образцов) данного аллеля вероятно связано с качественными сортами Цезиум 111 (*f*), Альбидум 24 (*f*) и Саратовская 29 (*j + f*) (Metakovsky et al., 2006), которые интенсивно вовлекались в селекционный процесс на ранних этапах становления селекции на севере Казахстана. Появления и распространение аллеля *o*, вероятно, связано с сортами

российской селекции, характерные для лесостепной зоны юга России, такими как Омская 20, Омская 22, Омская 23, в ГФГ которых имеется аллель *Gli-A1o* (Metakovsky et al., 2006).

Локус *Gli-B1*. По локусу *Gli-B1* преобладал аллель *e* – 71,9% (Рисунок 4). Отметим, что *e* аллель, характерен для многих российских сортов (Nikolaev et al., 2009; Novoselskaya-Dragovich et al., 2003). Появление данного аллеля в казахстанской пшенице, мы объясняем использованием российских высококачественных и засухоустойчивых саратовских сортов: Альбидум 43 (*f, e, a, q, o, a*), Лютесценс 62 (*j, e, a, q, o, a*), Саратовская 29 (*j/f, e, a, q/s, q/s, e*) (Metakovsky et al., 2006), которые довольно часто вовлекались в селекционный процесс в условиях Северного Казахстана. Вторым по частоте встречаемости является аллель *b* – 16,5%. Появление и распространение данного аллеля, вероятно связано с сортами, созданными на основе сортов Безостая 1 (*b, b, b, b, b, b*) и Мироновская 808 (*f, b, g, n, m, e*) (Metakovsky et al., 2006).

Локус *Gli-D1*. Идентифицировано 10 аллелей, среди которых наибольшая частота зафиксирована для аллелей *a* (0,41), *f* (0,20) и *b* (0,17) (Рисунок 4). Появление аллеля *a*, как и в случае с аллелем *Gli-A1f* вероятно связано с сортами: Альбидум 43, Лютесценс 62, Саратовская 29 (Metakovsky et al., 2006). Известно, что аллель *a* часто встречается в сортах пшеницы из Финляндии, Испании, Хорватии (Sontag-Strohm, 1997; Metakovsky et al., 2018), что дает основание предположить о возможной связи данного аллеля с адаптивностью к различным климатическим условиям. Отметим, что аллели *f* и *a* контролируют синтез почти идентичных друг другу блоков компонентов. Отличительной чертой аллеля *a* является наличие подвижного компонента в γ -зоне. Выдвинуто предположение что, если аллели глиаина контролируют синтез близких по количеству и электрофоретической подвижности компонентов, то можно говорить о схожей нуклеотидной последовательности (Чеботарь и др., 2012).

Локус *Gli-A2*. Данный локус представлен 18 аллелями (Рисунок 4), среди которых, максимальная частота у аллеля *q* (0,18). Распространению данного аллеля возможно способствовало интенсивное использование в селекции сортов

саратовского и омского происхождения, несущих в своем генотипе данный аллель (Novoselskaya-Dragovich et al., 2013). В частности, в селекционные скрещивания часто включали саратовский сорт Лютесценс 62 (*j, e, a, q, o, a*), полученный на основе индивидуального отбора из старого сорта Полтавка (*f/j, e, a, q/k, o, a/e*) (Metakovsky et al., 2006; Morgounov et al., 2007). Влияние саратовского идиотипа глиаина пшеницы на аллельный состав локусов *Gli* североказахстанской пшеницы отражено в первых публикациях по изучению пшеницы Северного Казахстана (Созинов и др., 1986; Метаковский и др., 1988). Необходимо отметить, что при изучении сопряженности аллелей глиадинкодирующих локусов с товарным классом зерна, в группу качественной пшеницы вошли сорта с аллелем *q* (Dobrotvorskaya et al., 2009), что свидетельствует о его ценности для селекции.

Локус *Gli-B2*. Локус представлен 20 аллелями, среди которых часто встречались аллели *t* и *g*. Аллель *t*, изредка встречается в некоторых сортах омской селекции (Чернаков и Метаковский, 1994), возможно, его распространение связано с сортом Цезиум 111 (*f, m, i, j, t, i*) (Metakovsky et al., 2006; Morgounov et al., 2007).

Локус *Gli-D2*. По данному локусу выявлено 17 аллелей. Наибольшие частоты встречаемости у аллелей *q* – 0,20, *a* – 0,13 и *b* – 0,12. Аллель *a* обнаружен в старых сортах Мильтурум 45, Снегурка и Целиноградка. Эти сорта в дальнейшем привлекались в селекционный процесс в качестве исходного материала. Следует отметить, что сорта Мильтурум 45 и Целиноградка созданы на основе полиморфного по данному локусу сорта Цезиум 111, генетическая формула которого – *f, m, i, j, t, a + e*, т.е. данный сорт полиморфен по локусу *Gli-D2* (Metakovsky et al., 2006). Возможно что, в скрещивание попал один из биотипов сорта Цезиум 111 с аллелем *a*.

3.2. Распределение аллелей глиадинкодирующих локусов по Северному Казахстану: Акмолинской, Костанайской, Павлодарской и Северо-Казахстанской областям.

Как отмечалось выше, среди изученных образцов пшеницы встречались как мономорфные так и полиморфные сортообразцы. Так, например, в пшенице из Акмолинской и Северо-Казахстанской областей полиморфизм составил 23%, тогда как полиморфизм пшеницы из Костанайской и Павлодарской областей на уровне 24 и 18% соответственно.

Для сравнительной характеристики пшеницы проведен подсчет и сравнительный анализ частот аллелей по регионам Северного Казахстана: Костанайская, Павлодарская, Акмолинская и Северо-Казахстанская области.

Локусы *Gli-1*. Анализ ГФГ, показал, что аллели присутствующие в одной области, отсутствуют в другой. При этом в образцах пшеницы четырех регионов, по локусу *Gli-A1* распространение получили аллели *Gli-A1f*, *Gli-A1i* и *Gli-A1o*. Общим и часто встречающимся во всех областях оказался аллель *Gli-A1f* (Рисунок 5).

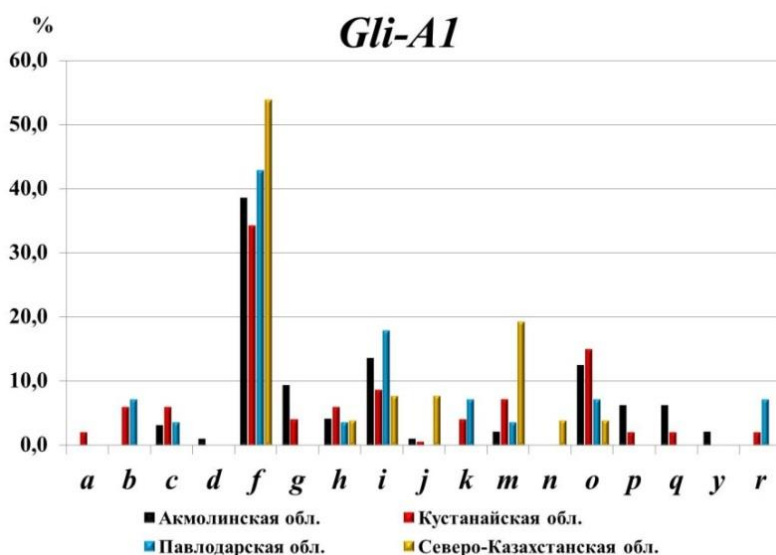


Рисунок 5 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-A1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

Частота его встречаемости в Акмолинской области составила 38,54%, в Костанайской – 34,20%, в Павлодарской и Северо-Казахстанской областях – 42,86

и 53,85% соответственно. Также часто встречался аллель *Gli-A1i* – 13,54 и 17,86% в Акмолинской и Павлодарской областях соответственно. Количество идентифицированных аллелей локуса *A1* в пшенице Акмолинской области оказалось равным 12, в Костанайской – 14, в Павлодарской и Северо-Казахстанской областях 9 и 7 аллелей соответственно. На основе частоты аллелей рассчитаны показатели внутривидового разнообразия ($\mu \pm S_\mu$), доля редких аллелей ($h \pm S_h$) и степень генетического разнообразия (H) (таблица 6).

Таблица 6 – Биометрические показатели локуса *Gli-A1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казахстанская обл.
H	0,80	0,83	0,76	0,66
$\mu \pm S_\mu$	9,13 \pm 0,73	10,97 \pm 0,81	7,36 \pm 0,65	5,36 \pm 0,82
$h \pm S_h$	0,24 \pm 0,06	0,21 \pm 0,05	0,18 \pm 0,07	0,23 \pm 0,11

Как ожидалось, показатели μ и H были максимальными для образцов пшеницы из Костанайской области, за счет большего разнообразия аллелей. Сбалансированными по генетическому разнообразию оказались образцы пшеницы из Павлодарской области $0,18 \pm 0,07$.

Генетическое разнообразие аллелей локуса *Gli-B1* оказалось наименьшим для всех областей. Так, всего 4 аллеля идентифицировано в образцах пшеницы из Павлодарской и Северо-Казахстанской областей, по 5 и 6 аллелей в Костанайской и Акмолинской областях соответственно. Во всех областях встречался аллель *Gli-B1e* (Рисунок 6). Но, имелись аллели, идентифицированные в определенной области. К примеру, аллель *Gli-B1l* связанный с устойчивостью к заболеваниям пшеницы (Козуб и др., 2012), обнаружен только в Костанайской пшенице: Лютесценс 71, Линия 19ЧС.

Интерес к аллелю *Gli-B1l* обусловлен тем, что он является маркером пшенично-ржанной транслокации 1RS. Гены, входящие в состав данной транслокации контролируют устойчивость растения к ряду грибных заболеваний, к таким как: различные виды ржавчины (бурая, стеблевая, желтая), мучнистая роса (Singh et al., 1990; Козуб и др., 2012).

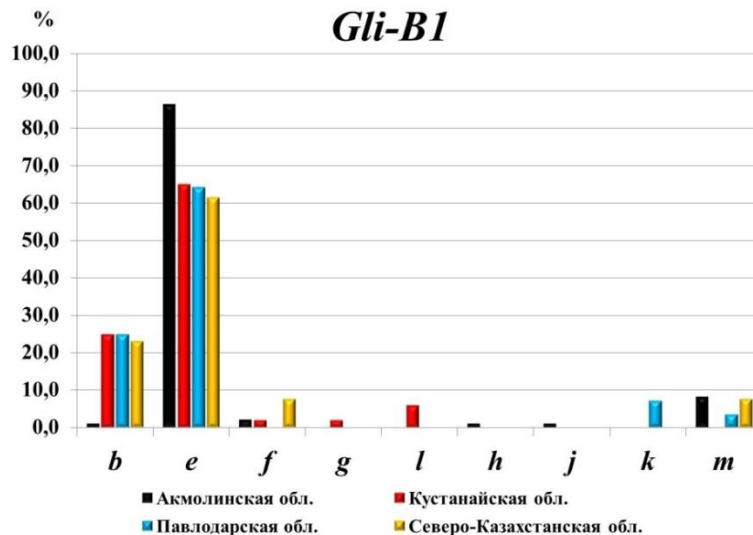


Рисунок 6 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-B1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

Однако, присутствие данной транслокации снижает качественные характеристики зерна, что в конечном счете отражается на хлебопекарном качестве пшеницы (Созинов, 1985). С другой стороны, отрицательное влияние пшенично-ржаной транслокации, может быть нейтрализовано наличием «хороших» субъединиц глютеина, таких как $1Dx5 + 1Dy10$, $1Bx7 + 1By9$ и $1Bx7 + 1By8$ (Sharma et al., 2018). Отметим, что сорт Лютесценс 71 по составу высокомолекулярных субъединиц глютеина содержит компоненты $1Dx5 + 1Dy10$ и $1Bx7 + 1By9$ (Приложение 6).

Также часто встречался аллель *Gli-B1b* идентифицированный в образцах пшеницы из трех областей, кроме Акмолинской. В результате статистического расчета, генетическое и внутривидовое разнообразие оказалось наименьшим для образцов пшеницы из Акмолинской области (таблица 7).

Столь низкое значение, объясняется преобладанием аллеля *Gli-B1e* над другими аллелями (86% встречаемости). Как следствие, показатель доли редких аллелей – *h* оказался максимальным для пшеницы Акмолинской области. Тогда как аллельное разнообразие глиадинов в образцах пшеницы из других областей более равномерно, и значения *H* и *μ* примерно на одном уровне.

Таблица 7 – Биометрические показатели локуса *Gli-B1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казахстанская обл.
H	0,24	0,51	0,52	0,56
$\mu \pm S_\mu$	2,78 \pm 0,43	3,36 \pm 0,33	3,09 \pm 0,31	3,31 \pm 0,42
$h \pm S_h$	0,54 \pm 0,07	0,33 \pm 0,06	0,23 \pm 0,08	0,17 \pm 0,10

Анализ частот встречаемости аллелей локуса *Gli-D1* показал, что данный локус незначительно превышает по разнообразию частот локус *Gli-B1*. А именно, идентифицировано от 4 до 9 аллелей по всем четырем областям. В образцах из Акмолинской и Северо-Казахстанской областей идентифицировано по 4 аллеля, тогда как в костанайской и павлодарской пшенице по 9 и 5 аллелей соответственно. Малое количество идентифицированных аллелей отразилось на низком генетическом разнообразии пшеницы Акмолинской области.

Аллели *Gli-D1a* и *Gli-D1f* часто встречаются в пшенице всех четырех областях Северного Казахстана (Рисунок 7).

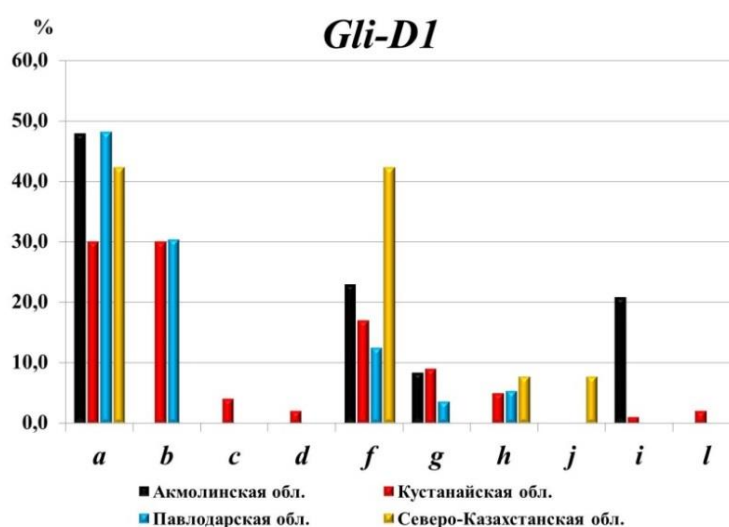


Рисунок 7 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-D1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

При этом *Gli-D1a* распространен в пшенице Западной и Восточной Сибири (Nikolaev et al., 2009), что вероятно свидетельствует об определенной ценности для селекции. На основе частоты аллелей рассчитаны: H , μ и h (таблица 8).

Таблица 8 – Биометрические показатели локуса *Gli-D1* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казахстанская обл.
H	0,67	0,78	0,65	0,63
$\mu \pm S_\mu$	$3,67 \pm 0,16$	$6,83 \pm 0,54$	$4,08 \pm 0,36$	$3,44 \pm 0,38$
$h \pm S_h$	$0,08 \pm 0,04$	$0,24 \pm 0,06$	$0,18 \pm 0,07$	$0,14 \pm 0,09$

Локусы *Gli-2*. При анализе генетических формул глиаина по локусу *Gli-A2*, идентифицировано по 8 аллелей в пшенице из Павлодарской и Северо-Казахстанской областей, в пшенице из Акмолинской и Костанайской областей по 10 и 15 аллелей соответственно (Рисунок 8).

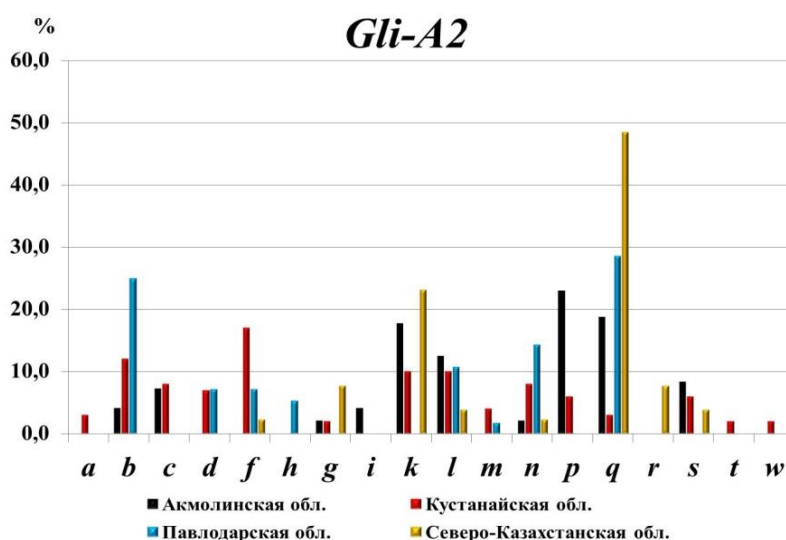


Рисунок 8 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-A2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

Полиморфными по локусу *A2* оказались четыре сорта из Акмолинской области: Ишимская 88, Ишимская 98, Кенжегали и Лютесценс 98; три сорта из Костанайской (Карабалыкская 9, Комсомольская 90, Лютесценс 26) и по два из Павлодарской (Лютесценс 261 и Лютесценс 65) и Северо-Казахстанской областей: Лютесценс 45, Прииртышская 86 (Приложение 4). На основе частоты встречаемости аллелей установлено, что аллель *Gli-A2i* встречается только в сортах пшеницы Акмолинской области: Шортандинская 2012 и Акмола 2. Аллели *Gli-A2a* (Карабалыкская 8 и один из биотипов сорта Карабалыкская 9), *Gli-A2t* (Лютесценс 4) и *Gli-A2w* (Лютесценс 28) обнаружены в костанайской пшенице. Тогда как образцы павлодарской пшеницы, такие как: Лютесценс 24-90-94-2 и

биотип сорта Лютесценс 65 несли аллель *Gli-A2h*, не обнаруженный в других областях.

При небольшой выборке образцов пшеницы из Северо-Казахстанской области, идентифицирован аллель *Gli-A2r* (Ишимская 100), не встречающийся в других областях. Часто встречается аллель *Gli-A2q*, который интересен тем, что с ним связывают качественные характеристики зерна свойственные сильным сортам пшеницы (Dobrotvorskaya et al., 2009). С другой стороны низкая продуктивность и длина колоса также может быть обусловлена присутствием аллеля *Gli-A2q* (Хрунов и др., 2011). Поэтому изучение влияния данного аллеля на хозяйственно-ценные признаки представляет определенный интерес.

На основе частот аллелей, проведен статистический анализ по определению h , H и μ (таблица 9).

Таблица 9 – Биометрические показатели локуса *Gli-A2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казахстанская обл.
H	0,85	0,91	0,81	0,70
$\mu \pm S_\mu$	$8,65 \pm 0,49$	$13,56 \pm 0,62$	$6,97 \pm 0,50$	$5,89 \pm 0,98$
$h \pm S_h$	$0,13 \pm 0,05$	$0,10 \pm 0,04$	$0,13 \pm 0,06$	$0,26 \pm 0,12$

Из таблицы 9 видно, что в четырех исследованных группах пшеницы показатель генетического разнообразия (H) колеблется от 0,70 (Северо-Казахстанская обл.) до 0,91 (Костанайская обл.). Внутрипопуляционное разнообразие оказалось максимальным для Костанайской пшеницы – $13,56 \pm 0,62$.

По локусу *Gli-B2* идентифицировано 16 аллелей в Костанайской пшенице, 14 аллелей в сортах из Акмолинской области, 13 и 10 аллелей в образцах пшеницы из Павлодарской и Северо-Казахстанской областей соответственно (Рисунок 9).

С наибольшим разнообразием аллелей глина представлена пшеница из Костанайской области. При этом аллели *Gli-B2i*, *Gli-B2j* и *Gli-B2k* обнаружены только в данном регионе. Тогда как *Gli-B2h* и *Gli-B2q* идентифицированы у пшеницы Акмолинской области.

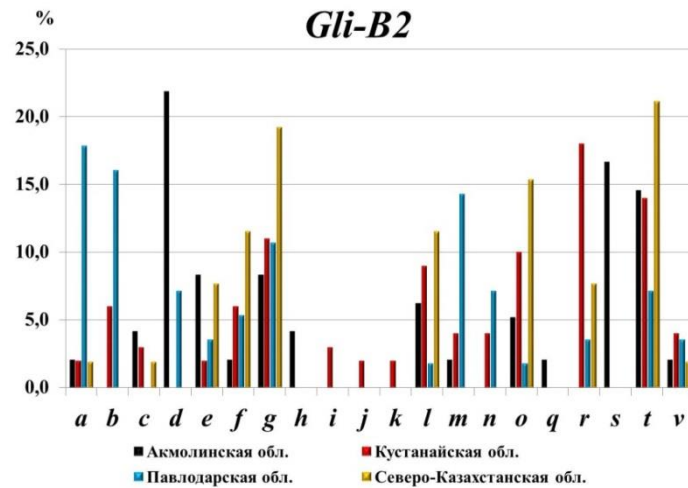


Рисунок 9 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-B2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

В целом, 8 из 20 идентифицированных аллелей встречались во всех областях, но с различной частотой. Например, аллель *Gli-B2a*, чаще встречается в павлодарской пшенице, а аллель *Gli-B2g* более распространен в Северо-Казхстанской области. На основе частот аллелей рассчитаны биометрические показатели (таблица 10).

Таблица 10 – Биометрические показатели локуса *Gli-B2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казхстанская обл.
H	0,88	0,90	0,89	0,86
$\mu \pm S_{\mu}$	11,85 \pm 0,73	14,05 \pm 0,74	11,53 \pm 0,71	8,65 \pm 0,95
$h \pm S_h$	0,15 \pm 0,05	0,12 \pm 0,04	0,11 \pm 0,06	0,13 \pm 0,09

По локусу *Gli-D2* идентифицировано от 8 (Павлодарская обл.) до 15 (Костанайская обл.) аллелей. В сортообразцах пшеницы из Акмолинской и Северо-Казхстанской области идентифицировано 13 и 10 аллелей соответственно (Рисунок 10). Аллель *Gli-D2a* распространен в двух областях: Акмолинской и Костанайской, а также часто встречается в сортах мягкой пшеницы Англии (Чернаков и Метакровский, 1994), Италии (Metakovsky et al., 1994), Франции (Metakovsky and Branlard G, 1998), Испании (Metakovsky et al., 2000).

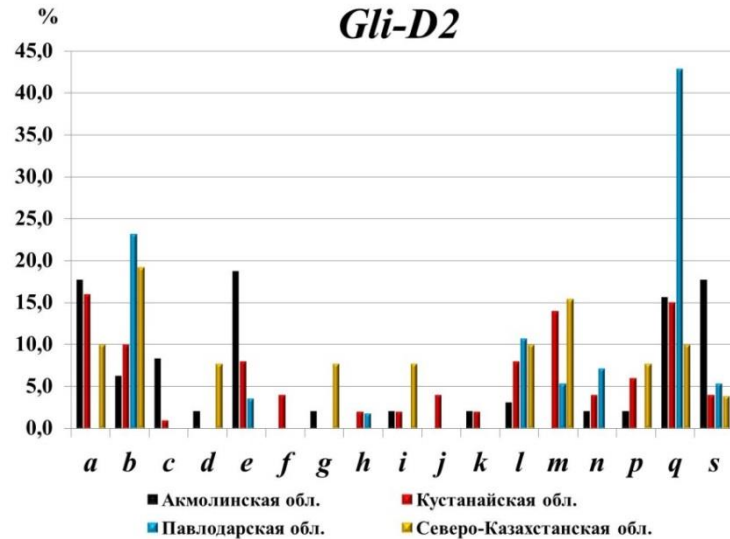


Рисунок 10 – Частота встречаемости аллелей (%) локуса *Gli-B2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана.

Распространение данного аллеля, вероятно обусловлено его связью с адаптивными признаками, т.к., климат европейских стран по сравнению с Северным регионом Казахстана отличается как по количеству осадков, так и по солнечной активности. Другой аллель *Gli-D2q* идентифицированный в Павлодарской области оказался широко распространен в Австралии (Metakovsky et al., 1990). На основе частот аллелей рассчитаны биометрические параметры: H , μ и h (таблица 11).

Таблица 11 – Биометрические показатели локуса *Gli-D2* яровой мягкой пшеницы по областям Северного Казахстана

Статистический показатель	Акмолинская обл.	Костанайская обл.	Павлодарская обл.	Северо-Казakhstanская обл.
H	0,86	0,90	0,74	0,88
$\mu \pm S_\mu$	10,57 \pm 0,73	13,05 \pm 0,71	6,33 \pm 0,61	9,52 \pm 0,59
$h \pm S_h$	0,18 \pm 0,05	0,13 \pm 0,04	0,21 \pm 0,07	0,05 \pm 0,06

Как видно, наибольшее генетическое и внутрипопуляционное разнообразие по локусу *Gli-D2* отмечено для пшеницы из Костанайской области, тогда как наименьшие значения H и $\mu \pm S_\mu$ отмечено для образцов из Павлодарской области.

3.3. Связь аллелей глиадинокодирующих локусов с показателями качества зерна яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана

Для выявления возможных связей аллелей глиадинов с качественными характеристиками, проведен полный технологический анализ зерна 30 сортов яровой мягкой пшеницы урожая 2016-2018 годов (Приложение 8), с известными родословными и формулами глиадинов (Приложение 9).

3.3.1. Биохимическая и технологическая оценка сортов яровой мягкой пшеницы

Белок в зерне пшеницы характеризует ее питательную и кормовую ценность. Содержание протеина в сортах колебалось от 13,14 до 16,01%, при среднем уровне 14,40%. Отметим, что 10 сортов из 30 (33,3%), преимущественно накапливали белок в пределах от 14,0 до 14,5% (Рисунок 11).

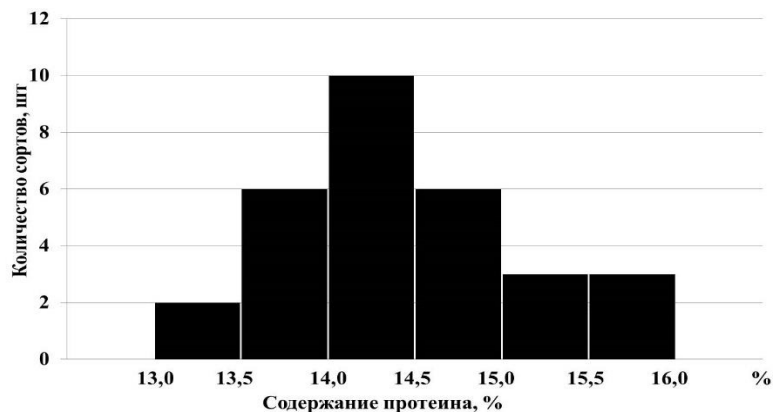


Рисунок 11 – Распределение сортов яровой мягкой пшеницы на группы по содержанию протеина в зерне.

Содержание протеина в среднем более 15,0% за три года зафиксировано у 6 сортов: Памяти Азиева, Екатерина, Астана, Асыл-Сапа, Шортандинка и Целиноградка. По требованиям к сильной пшенице содержание протеина должно быть выше 14,0% (Методика, 1988), по результатам наших исследований в категорию сильной пшеницы вошло 22 сорта (73,3%). Наиболее благоприятным для накопления белка стал 2017 год – 16,33%; тогда как в 2016 году содержание белка – 14,44%, а в 2018 году – 12,43%. Установлено, что в период налива и

созревания зерна повышенные температуры благоприятно сказываются на качественных показателях (Прянишников и др., 2017). Показатели натурная масса зерна и масса 1000 зерен являются косвенными характеристиками мукомольных и технологических свойств. Чем выше показатель, тем больше выход муки. Например, за три года натура зерна варьировала от 767 до 806 г/л, при среднем уровне 790 г/л (Рисунок 12). Отметим, что наименьшее значение за 2016-2018 годы вполне соответствует требованиям к «сильной» пшенице.

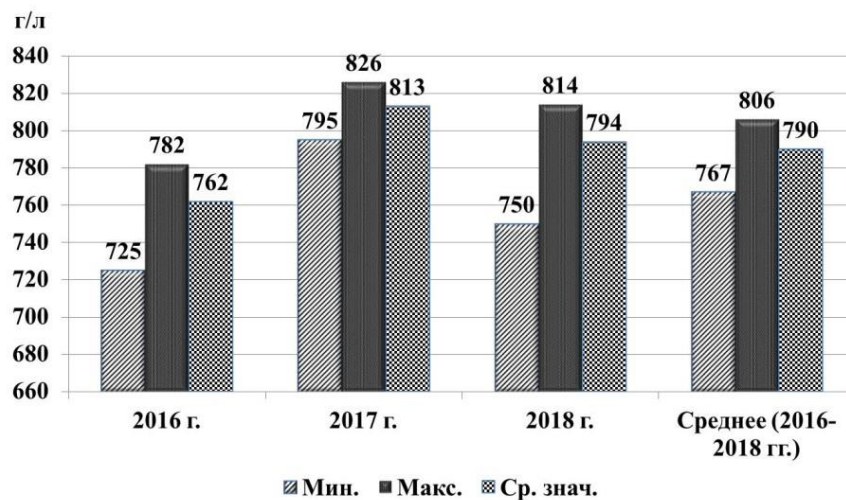


Рисунок 12 – Натура зерна сортов яровой мягкой пшеницы, урожая 2016-2018 гг.

Масса 1000 зерен, колебалась от 31,93 г до 37,87 г, при среднем 34,98 г. Стекловидность зерна характеризует консистенцию эндосперма, т.е. указывает на крахмалистый или белковый состав зерна. По результатам анализа, данный показатель колебался от 14 до 73%, при среднем значении в 52%. По требованиям к «сильной» и «ценной» пшенице, данный показатель должен быть от 50-60% и выше. Стоит указать, что 2018 год, негативно сказался на стекловидности зерна многих сортов, и только 11 из 30 сортов (36,6%) стабильно сформировали зерно со стекловидностью от 50% и выше.

Для получения качественных хлебобулочных изделий важной характеристикой является содержание и качество клейковины. Содержание клейковины в наших исследованиях за три года находилось в пределах от 26,73 до 39,10% при среднем 30,82% (Рисунок 13).

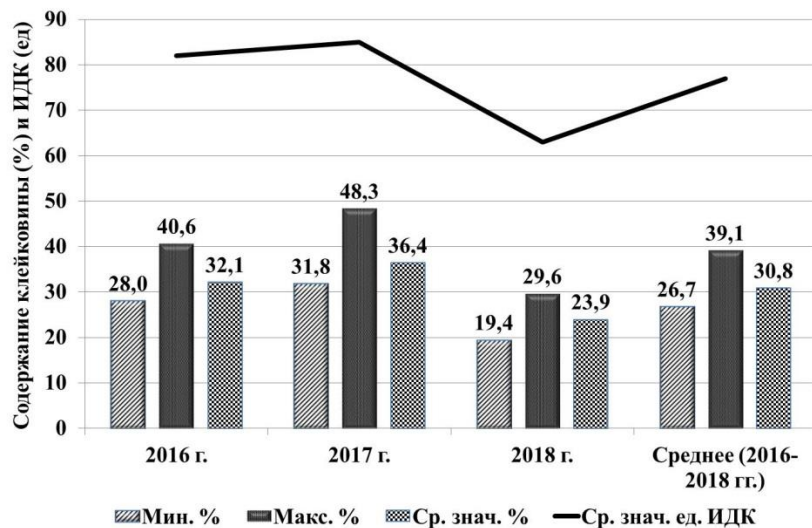


Рисунок 13 – Содержание и качество клейковины зерна 30 сортов яровой мягкой пшеницы, урожая 2016-2018 гг.

На основании требований к «сильной» пшенице, содержание клейковины должно быть более 28% (Методика, 1988). Как видно из рисунка 13, наименее благоприятным для накопления клейковины оказался 2018 год. Однако следует учесть, что высокое содержание клейковины не гарантирует хорошее хлебопекарное качество. Важным критерием клейковины является ее качество – индекс деформации клейковины (ИДК). По классификационным требованиям качество «сильной» пшеницы должно быть в пределах 45-75 ед. ИДК (Методика, 1988). Стабильное формирование зерна с повышенным содержанием и качественной клейковиной, согласно требованиям российского (ГОСТ Р 2006) и казахстанского (СТ РК 2008) стандартов отмечено для 12 сортов: Акмола 2 (клейковина – 29,3%; 74 ед. ИДК), Акмола 40 (34,2%, 68 ед. ИДК); Асыл-Сапа (32,0%; 69 ед. ИДК); Байтерек (29,0%; 73 ед. ИДК); Екатерина (33,3%, 74 ед. ИДК); Карабалыкская 90 (29,1%; 73 ед. ИДК); Карагандинская 22 (29,4%; 72 ед. ИДК); Целинная 20 (31%; 75 ед. ИДК); Целинная 21 (28,4%; 68 ед. ИДК); Целинная 90 (30,0%; 70 ед. ИДК); Целинная юбилейная (30,6%; 75 ед. ИДК); Целиноградка (34,2%; 75 ед. ИДК).

Для определения качества теста применялась альвеографическая и фаринографическая оценка. На альвеографе Шопена, получены данные по энергии деформации теста (W , е.а.) и отношению упругости к растяжимости (P/L).

В среднем за три года показатель W колебался от 401 до 83 е.а., при среднем ~ 285 е.а. Низкие значения по данному показателю в течение 3-х лет зафиксированы для старого сорта Шортандинка: 2016 г. – 100 е.а.; 2017 г. – 94 е.а.; 2018 г. – 57 е.а. По требованиям к качественной «сильной» пшенице W должно быть более 280 е.а. За три года, стабильный показатель наблюдался у 18 сортов (60%). Стоит отметить, что 2018 год негативно отразился на показателе W . Например, в 2018 году, только 7 сортов превысили порог в 285 е.а. что составило всего 23%, тогда как в 2016 и 2017 годах количество сортов составляло 21 (70%) и 23 (76%) сорта соответственно. Отметим, что 7 сортов выделившиеся в 2018 году, оказались стабильны и в предыдущие годы (Рисунок 14), тогда как остальные сорта оказались более отзывчивыми к внешним условиям.

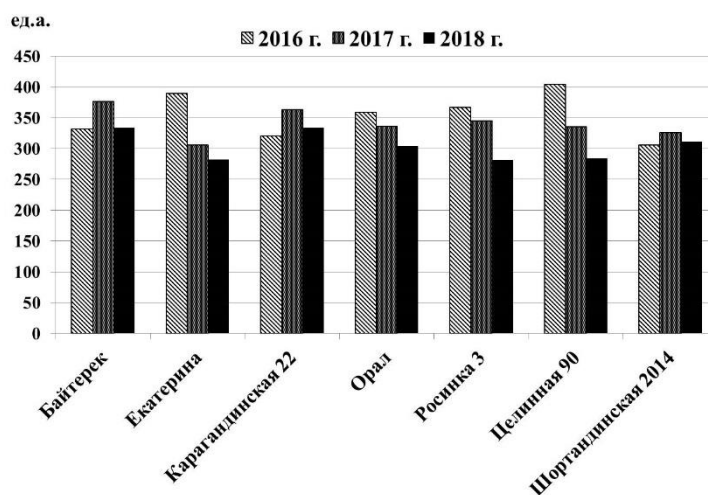


Рисунок 14 – Удельная работа деформации теста (W) сортов яровой мягкой пшеницы, урожай 2016-2018 гг.

Отношение P/L характеризует сбалансированность физических свойств теста, таких как: упругость и растяжимость. В предыдущих исследованиях (Летяго, 2014; Utebayev et al., 2016) указывалось, что размах P/L от 0,7 до 2,0 характеризует сильную пшеницу с хорошими хлебопекарными свойствами. По результатам наших исследований, в среднем за три года показатель P/L варьировал от 0,43 до 1,68 ед. при среднем 0,89. И только один сорт Шортандинская 2007 в течение 3-х лет, по показателю P/L соответствовал требованиям «сильной» пшеницы.

На фаринографе Брабендера, определялась валориметрическая оценка и водопоглотительная способность (ВПС). Требования, предъявляемые к сильной пшенице, подразумевают валориметрическую оценку не менее 70 ед. валориметра. По результатам исследований сорта в течение 3-х лет в среднем оценивались в 74 ед. вал., при максимальном 84 ед. вал. И минимальном 64 ед. вал. Отметим, что валориметрическая оценка с годами особо не менялась, при этом наименьшее значение в течение 2016-2018 годов имел сорт Шортандинка. ВПС – параметр характеризующий выход хлеба. Если ВПС соответствует нормам (более 60%), то хлебопекарное производство может выпустить рассчитанное количество хлеба. По результатам наших исследований значение ВПС находилось в пределах 67-72%. Стоит отметить, что для определения ВПС существует альтернативный способ, основанный на микроскопировании частиц размолотой муки (Медведев и Федотов, 2011).

Объем хлеба и хлебопекарная оценка – это практически итоговый параметр при определении всех биохимических, технологических критериев. По требованиям Госкомиссии, объем хлеба для качественной и «сильной» пшеницы должен быть не менее 1100 мл (Методика, 1988). При этом данный рецепт лабораторной выпечки хлеба содержит такие добавки как бромат калия и аскорбиновая кислота, которые искусственно увеличивают объем практически в два раза. В рецептуре пробной лабораторной выпечки хлеба НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева отсутствуют химические реагенты, только мука, дрожжи, сахар, соль и вода в определенной концентрации. Объем хлеба при таком методе меньше, но при этом виден хлебопекарный потенциал муки мягкой пшеницы. На основе многолетних наблюдений и изучения качества пшеницы в условиях Северного Казахстана, для классификации по объему хлеба цифровые значения сокращены в два раза (Баяхметова и др., 2014). Например, если для пшеницы – хорошего улучшителя, по требованиям Госкомиссии, объем хлеба должен быть не менее 1300 мл, то объем хлеба без добавок бромата калия и аскорбиновой кислоты составляет 655-695 мл. Объем хлеба в среднем за три года варьировал от 661 до 833 мл, при среднем 760 мл. Таким образом, по показателю объем хлеба изученные сорта

соответствовали ценным и сильным пшеницы. Хлебопекарная оценка на протяжении трех лет в среднем составила 4,6 баллов, при максимальном 4,9 и минимальном 3,7 баллов. Стоит отметить, что хлеб, полученный из зерна таких сортов как Пиротрикс 28 и Шортандинка, в течение 3-х лет оценивался низкими баллами.

Для установления связей между критериями качества зерна, муки и хлеба пшеницы, проведен корреляционный анализ (Приложение 12). Подтвердились положительные связи протеина с содержанием и качеством клейковины ($r = 0,92$ и $r = 0,74$ соответственно) (Утебаев и др., 2020). Установлено, что значение ВПС может быть тесно связано ($r = 0,86$) с энергией деформации теста (Новиков и Гаврикова, 2006), однако по результатам наших исследований, корреляция этих показателей оказалась равной 0,48, что характеризует ее как средняя связь. С другой стороны, сильная положительная корреляция обнаружена между показателем ВПС и накоплением протеина ($r = 0,81$), стекловидностью ($r = 0,71$). Связь ВПС с содержанием клейковины ($r = 0,73$) скорее всего, связано с тем, что клейковина обладает способностью сорбировать воду.

Для группирования изученных сортов со схожими результатами биохимической и технологической оценки проведена кластеризация по методу Уорда (Рисунок 15). В результате образовалось 3 группы, в которые вошло различное количество сортов. Кластеризация проводилась на основе результатов биохимической и технологической оценки, поэтому, происхождение сорта не оказало влияния на распределение по группам. В кластер «А» вошло 18 сортов, в кластер «Б» – 9 сортов и в кластер «В» – 3 сорта. При усреднении результатов биохимической, технологической и хлебопекарной оценки по трем группам, оказалось, что сорта кластера «А» незначительно, но превышают результаты сортов кластеров «Б» и «В» (таблица 12).

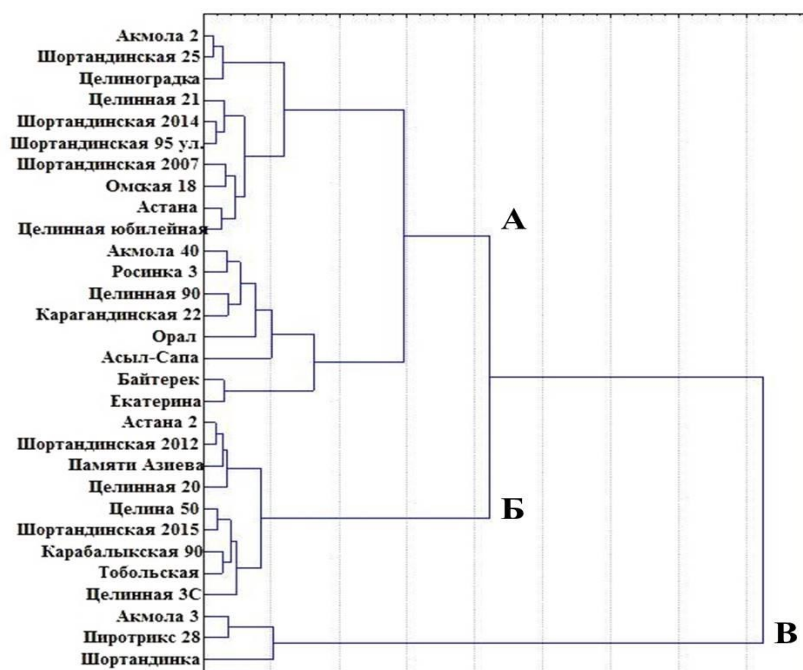


Рисунок 15 – Кластеризация сортов яровой мягкой пшеницы по результатам биохимической, технологической и хлебопекарной оценки.

Так, например, показатели, характеризующие свойства теста, объем хлеба и хлебопекарная оценка – предпочтительнее в группе сортов кластера «А».

Таблица 12 – Средние значения показателей качества зерна, муки и хлеба яровой мягкой пшеницы на основе кластеризации

Показатели качества	Кластер А	Кластер Б	Кластер В
Содержание белка, %	14,4	14,2	14,8
Натура зерна, г/л	790	787	794
Масса 1000 зерен, г	34,7	35,9	34,1
Содержание клейковины, %	30,3	30,7	34,3
ИДК, ед	73	77	91
Удельная работа деформации теста, е.а.	317	272	133
Отношение упругость/растяжимость, р/л	1,0	0,8	0,5
Валориметрическая оценка, ед вал.	75,3	72,7	65,4
ВПС, %	69,5	68,6	68,4
Объем хлеба, мл	785,4	738,1	675,1
Общая хлебопекарная оценка, балл	4,7	4,6	3,9

По данным таблицы 12, содержание протеина, клейковины, ИДК и натуре зерна у сортов кластера «В» чуть выше, чем у сортов кластеров «А» и «Б». Однако, хлебопекарные параметры ниже, что в итоге отразилось на общей хлебопекарной оценке.

3.3.2. Связь аллелей локусов *Gli* с качественными характеристиками зерна

Анализ генетических формул 30 сортов показал что, по локусам *Gli-1* преимущественно встречались аллели *Gli-A1f* с частотой 38,3%, *Gli-B1e* – 85,0%; *Gli-D1a* – 43,3%. По локусам *Gli-2* чаще наблюдались аллели *Gli-A2p* и *Gli-A2q* по 20,0%; *Gli-B2d* – 21,7%; *Gli-D2a* – 26,7% и *Gli-D2e* – 23,3% (Приложение 9)

После кластеризации 30 сортов по результатам биохимической и технологической оценки, оказалось, что сорта, вошедшие в разные кластеры, отличались различной частотой встречаемости тех или иных аллелей. Например, в 18 сортах кластера «А» чаще встречались аллели: *Gli-A1f* (36,11%); *Gli-B1e* (88,8%); *Gli-D1a* (50,0%); *Gli-A2q* (22,2%); *Gli-B2d* (25,0%); *Gli-D2a* (27,7%). Тогда как для 9 сортов кластера «Б» по локусам *Gli-1* характерными были аллели *Gli-A1f* (50,0%); *Gli-B1e* (94,4%); *Gli-D1a* и *Gli-D1f* (44,4%); а по локусам *Gli-2*: *Gli-A2c*, *Gli-A2p*, *Gli-A2q*, *Gli-B2r* и *Gli-B2t* по 22,2% соответственно и аллель *Gli-D2e* – 44,4%.

Отметим, что технологические и биохимические результаты сортов кластеров «А» и «Б» не столь критично отличаются друг от друга, тем не менее, есть различия в генетических формулах глиадинов данных сортов. Например, если для сортов кластеров «А» и «Б» аллели *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a* – общие, при этом в кластере «Б» аллель *Gli-D1f* встречается одинаково с *Gli-D1a*. То по аллельному составу локусов *Gli-2* сорта кластеров «А» и «Б» имеют различия.

3 сорта кластера «В» (Акмола 3, Шортандинка, Пиротрикс 28) мономорфны по глиадинкодирующим локусам, при этом, сорт Пиротрикс 28 создан путем отбора из сорта Шортандинка. За период с 2016-2018 года данные сорта не отличались высокими качественными показателями. Изучалось влияние аллелей *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q* в различных сочетаниях на качественные характеристики зерна (таблица 13).

Стоит отметить, что в изученный набор попали сорта, которые изначально обладают хорошими качественными показателями и часто привлекаются в селекционный процесс в качестве родительских форм.

Таблица 13 – Сочетание аллелей глиадинокодирующих локусов и качество зерна сортов яровой мягкой пшеницы, среднее 2016-2018 гг.

Группа*	Количество сортов	Содержание протеина, %	Содержание клейковины, %	Качество клейковины, ед. ИДК	Энергия деформации теста, е.а.	Отношение упругости к растяжимости, р/л	Валориметрическая оценка, ед вал.	Водопоглощительная способность, %	Объем хлеба, мл	Общая хлебопекарная оценка, бал	Хлебопекарная классификация**
1	3	14,10	30,0	74	286	1,48	73	69,0	760	4,7	у.у.
2	3	14,22	30,1	78	298	0,85	73	68,6	783	4,7	н.ц.
3	6	14,58	31,5	77	267	0,77	72	68,6	760	4,7	н.ц.
4	3	14,10	30,2	75	294	0,86	73	68,3	762	4,5	у.у.
5	8	14,38	30,6	75	299	0,92	75	69,2	780	4,7	у.у.
6	3	14,35	30,2	73	340	1,13	76	70,1	755	4,6	у.у.
7	2	14,87	34,3	93	122	0,50	65	67,6	663	3,8	с.п.
8	2	14,75	31,1	75	329	0,88	77	69,5	751	4,6	у.у.

Примечание: *Сочетание аллелей для группы: 1 – *Gli-1lf, Gli-B1e, Gli-D1a, Gli-A2q*; 2 – *Gli-1lf, Gli-B1e, Gli-D1a*; 3 – *Gli-1lf, Gli-B1e*; 4 – *Gli-B1e, Gli-D1f*; 5 – *Gli-B1e, Gli-D1a*; 6 – *Gli-B1e, Gli-D1i*; 7 – *Gli-1lp, Gli-B1m, Gli-D1g, Gli-A2k*; 8 – Екатерина (*f, b, g, f, f, p*), Росинка 3 (*c, b, f, k, r, q*);

**у.у – удовлетворительный улучшитель, н.ц. – наиболее ценная по качеству, с.п. – слабые пшеницы

Тем не менее, оказалось, что присутствие вышеуказанных аллелей глиадина в различных сочетаниях могут отразиться на классификации мягкой пшеницы по хлебопекарным качествам. Например, сорта, сформировавшие первую группу: Целинная 20, Целинная 21, Шортандинская 2015, несут все четыре указанных аллеля и классифицировались как удовлетворительные улучшители с высокими хлебопекарными показателями. Заметим, что сорта Целинная 20 и Целинная 21 являются дочерними формами сорта Саратовская 29 – являющегося шедевром в селекции пшеницы (Приложение 9). Весьма качественными характеристиками зерна обладают сорта 3 группы: Асыл-Сапа, Байтерек, Целина 50, за счет высокого значения энергии деформации теста.

Таким образом, сочетание аллелей *Gli-1lf, Gli-B1e, Gli-D1a, Gli-A2q* в условиях Северного Казахстана оказалось удачным для формирования качественных показателей зерна и хлеба. К тому же, указанные аллели использовались для маркирования повышенных технологических характеристик

среди саратовских сортов пшеницы (Dobrotvorskaya, et al., 2009). Возможные связи идентифицированных блоков глиаина с показателями качества, согласуются с предположением, что аллели локусов *Gli-1* сопряжены с хлебопекарным качеством (Demichelis, et al., 2019).

3.4. Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири

Аллели локусов *Gli-1* и *Gli-2* идентифицированные в коллекции из 62 сортообразцов яровой мягкой пшеницы российской селекции (33 сорта селекции НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ и 29 сортообразцов Челябинского НИИСХ) представлены в приложении 5. В результате электрофоретического анализа обнаружены мономорфные – 63% (39 из 62 сортообразцов) и полиморфные 37% (23 из 62 сортообразцов) по глиадину образцы пшеницы (Рисунок 16)

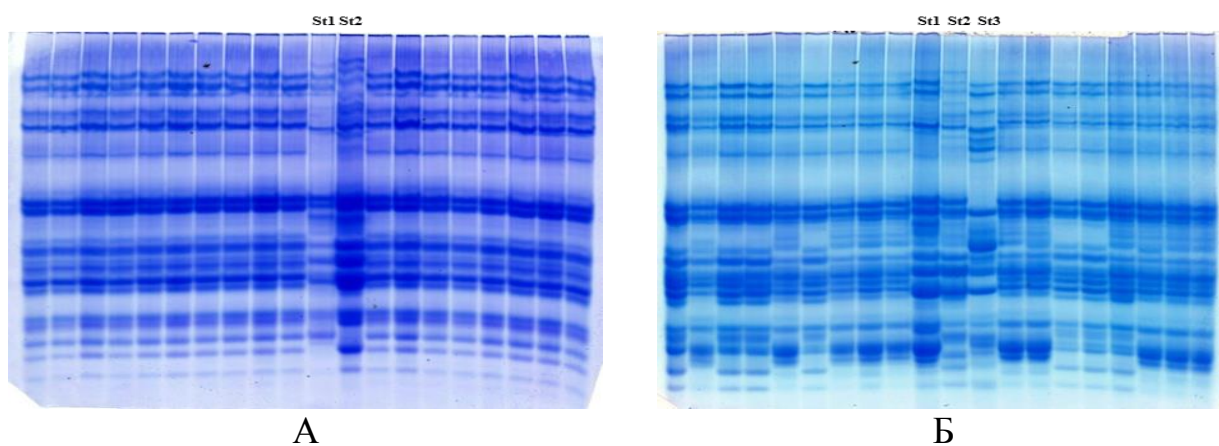


Рисунок 16 – Электрофоретические спектры глиаина яровой мягкой пшеницы западно-сибирской селекции: А – мономорфный сорт Квинта (ЧелябНИИСХ), Б – полиморфный сорт Лютесценс 90 (НИИСХ Северного Зауралья). St1 – сорт Безостая 1; St2 – сорт Мироновская 808; St3 – сорт Уралсибирская.

Анализ ГФГ показал, что в локусах *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* наиболее часто встречались аллели *Gli-A1f* (46,9%), *Gli-B1e* (43,7%), *Gli-B1b* (30,8%) и *Gli-D1a* (61,0%). В локусах *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2* преобладали аллели *Gli-A2l* (17,0%), *Gli-A2m* (16,9%), *Gli-B2o* (16,1%), *Gli-B2r* (14,5%), *Gli-D2q* (19,8%) и *Gli-D2a* (17,7%). Выявлено: 8 аллелей локуса *Gli-B1*, 9 аллелей локуса *Gli-D1*, 12 аллелей по локусу

Gli-A1, 13 аллелей *Gli-A2*, 16 и 17 аллелей локусов *Gli-D2*, и *Gli-B2* соответственно (Рисунок 17).

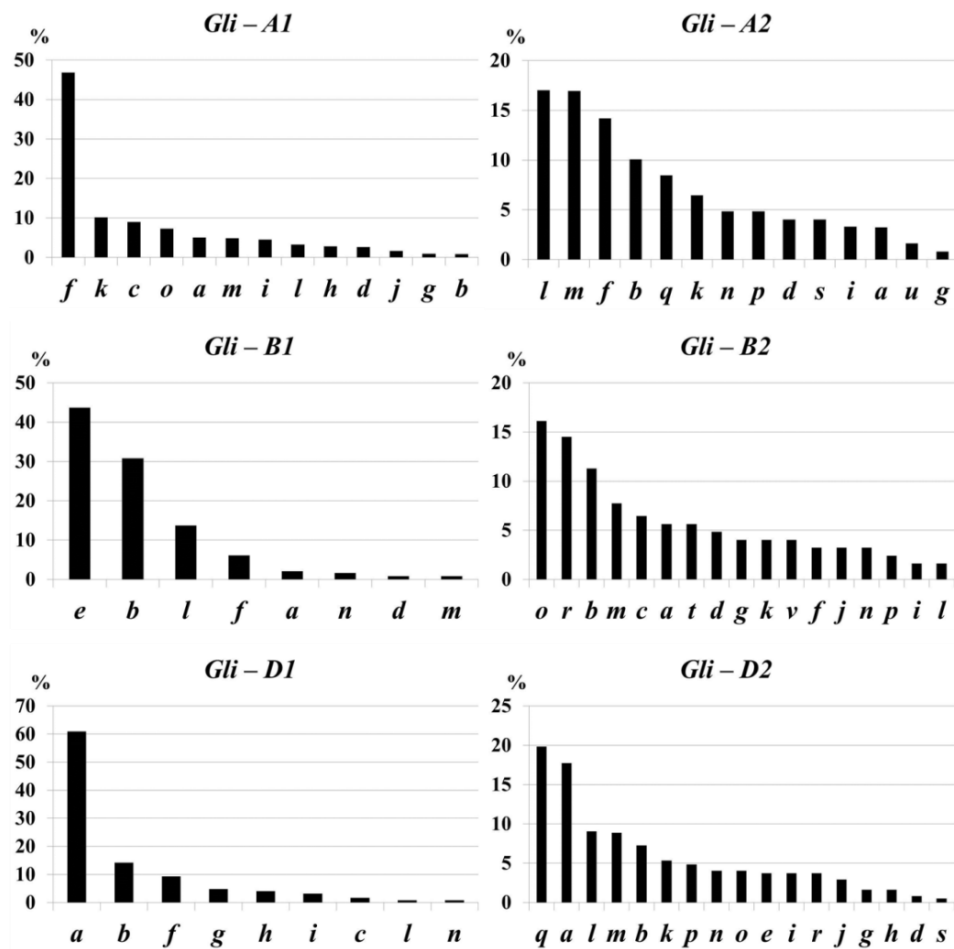


Рисунок 17 – Частота аллелей глиадинкодирующих локусов в коллекционных образцах яровой мягкой пшеницы российской селекции.

Анализ генетических формул глиадина изученных сортов пшеницы в зависимости от происхождения, показал, что в челябинских сортах полиморфизм глиадина составил 41%, а в тюменских 33%. Три тюменских сорта: Сурэнта-4, Тюменская 30 и Тюменская юбилейная оказались полиморфными по пяти локусам, среди челябинской пшеницы: Кукушка 12-6, Мильтурум 12013 и Челябинская 17 полиморфны по всем шести локусам. Количество биотипов, идентифицированных в тюменских сортах, составило от 2-х до 3-х, в челябинской пшенице до семи (Utebayev et al., 2022)

Значения H , μ и p в коллекции из 62 сортообразцов пшеницы западно-сибирской селекции рассчитаны на основе частот аллелей и представлены в таблице 14. Высокое значение μ и H отмечено по локусам *Gli-B2* и *Gli-D2*, что

связано с наличием максимального количества идентифицированных аллелей. Минимальное значение по показателям H и μ зафиксировано по локусу *Gli-B1*, что объясняется небольшим числом аллелей, среди которых преобладал аллель *Gli-B1e*.

Таблица 14 – Биометрические показатели глиадинкодирующих локусов коллекции яровой мягкой пшеницы российской селекции (N = 62)

Критерий	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
H	0,75	0,69	0,59	0,89	0,91	0,89
$\mu \pm S_\mu$	$9,29 \pm 0,74$	$5,22 \pm 0,48$	$5,62 \pm 0,55$	$12,13 \pm 0,60$	$15,19 \pm 0,66$	$14,05 \pm 0,81$
$h \pm S_h$	$0,28 \pm 0,05$	$0,34 \pm 0,06$	$0,37 \pm 0,06$	$0,13 \pm 0,04$	$0,10 \pm 0,03$	$0,17 \pm 0,04$

По результатам расчетов показателя h , наиболее сбалансированным по генетическому разнообразию оказался локус *Gli-B2* ($0,10 \pm 0,03$), тогда как максимальное значение $h = 0,37 \pm 0,06$, зафиксировано для локуса *Gli-D1*, за счет преобладания аллеля – *Gli-D1a*.

Локус *Gli-A1*. Идентифицировано 13 аллелей, среди которых наибольшая частота встречаемости зафиксирована у аллеля *f* (46,9%). Отметим, что аллель характерен для пшеницы саратовской (Novoselskaya-Dragovich et al., 2003), северо-казахстанской (Utebayev et al., 2016), австралийской (Metakovsky et al., 1990), иранской (Salavati et al., 2008) селекции, а также для Западной и Восточной Сибири (Nikolaev et al., 2009).

При идентификации и расчете частот аллелей пшеницы в зависимости от происхождения, в тюменской и челябинской пшенице в локусе *A1* идентифицировано по 11 аллелей (Рисунок 18). В обеих группах преобладал *f* аллель, в тюменской пшенице с частотой 47,8%, в челябинской – 45,7%. Показатель внутривнутрипопуляционного разнообразия аллелей локуса *A1* в тюменской и челябинской пшенице оказался практически на одном уровне: $8,00 \pm 0,85$ и $8,33 \pm 0,87$ соответственно (таблица 15).

Локус *Gli-B1*. По результатам электрофореза глиадина 62 российских сортов, по локусу *B1* идентифицировано 8 аллелей. В зависимости от

происхождения, в тюменской пшенице идентифицировано 6 в челябинской 7 аллелей, при этом в обеих группах преобладали аллели *e* и *b* (Рисунок 18).

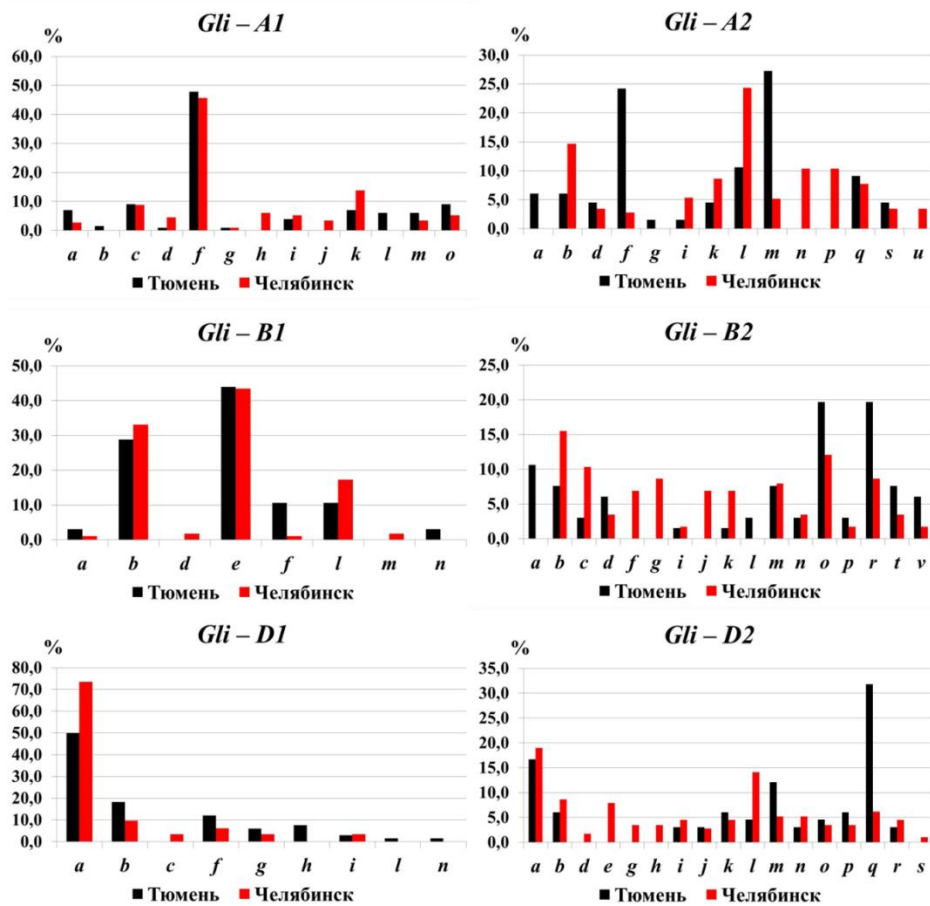


Рисунок 18 – Частота встречаемости (%) аллелей глиадинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы по Тюмени и Челябинска.

Отметим, что аллель *e* характерен для многих сортов российской селекции (Nikolaev et al., 2009; Novoselskaya-Dragovich et al., 2003).

Таблица 15 – Биометрические показатели глиадинкодирующих локусов коллекции яровой мягкой пшеницы из различных селекционных центров

Критерий	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
НИИСХ Северного Зауралья и ГАУСЗ						
<i>H</i>	0,74	0,7	0,69	0,83	0,88	0,84
$\mu \pm S_\mu$	8,00 \pm 0,85	4,84 \pm 0,41	5,87 \pm 0,61	9,12 \pm 0,72	12,07 \pm 0,84	10,12 \pm 0,76
$h + S_h$	0,27 \pm 0,07	0,19 \pm 0,07	0,26 \pm 0,07	0,17 \pm 0,06	0,13 \pm 0,05	0,15 \pm 0,06
Челябинский НИИСХ						
<i>H</i>	0,75	0,67	0,44	0,87	0,91	0,91
$\mu \pm S_\mu$	8,33 \pm 0,87	4,48 \pm 0,62	3,90 \pm 0,53	10,71 \pm 0,69	13,47 \pm 0,84	14,96 \pm 1,02
$h + S_h$	0,24 \pm 0,08	0,36 \pm 0,09	0,35 \pm 0,08	0,11 \pm 0,05	0,10 \pm 0,05	0,12 \pm 0,06

При анализе родословных, установлено, что пшеница саратовской селекции, для которой аллель *e* является характерной, активно вовлекалась в скрещивания при создании тюменских и челябинских сортов пшеницы (GRIS).

В свою очередь большинство саратовских сортов, так или иначе, ведут свое происхождение от двух сортов-популяций: Полтавка генетическая формула которого: *Gli-A1o + f + c + j, Gli-B1e + m, Gli-D1a, Gli-A2q, Gli-B2o + s, Gli-D2e + a* и Селивановский русак: *Gli-A1f + i + j***, Gli-B1e + new, Gli-D1a + i, Gli-A2j + q + s, Gli-B2o + q, Gli-D2e + s* (Novoselskaya-Dragovich et al., 2003). Аллель *Gli-B1b*, идентифицирован в сортах тюменской и челябинской пшеницы с частотой встречаемости ~28,8% и 33,1% соответственно. Так же, установлено, что *Gli-B1b*, встречающийся в яровых и озимых формах пшеницы, имеет широкий ареал распространения от стран Скандинавии до Австралии (Metakovsky et al., 2018).

Локус *Gli-D1*. В данном локусе идентифицировано 9 аллелей, среди которых наибольшая частота встречаемости у аллеля *Gli-D1a* – 61%. В зависимости от происхождения, в тюменской пшенице идентифицировано 8 аллелей, а в челябинской 6 (Рисунок 18). В обеих группах, по частоте встречаемости лидировал аллель *a* – 50,0% и 73,4% в тюменской и челябинской пшенице, соответственно. На основе расчета частот аллелей, установлено, что генетическое разнообразие (*H*) челябинской пшеницы ниже по сравнению с тюменской (таблица 15). Вторым по частоте встречаемости в обеих группах, является аллель *b* – 18,1% и 9,6% для тюменской и челябинской пшеницы соответственно.

Локус *Gli-A2*. Идентифицировано 14 аллелей, среди которых, высокие частоты встречаемости наблюдались у аллелей *l* и *m* – 17,0% и 16,9% соответственно (Рисунок 17). Общая доля полиморфных образцов по данному локусу составила 32,2% (20 из 62 сортообразцов). Учитывая происхождение, среди тюменских сортов пшеницы полиморфными оказались 10 из 33 сортов (30,3%), и идентифицировано 11 аллелей. Полиморфизм челябинских сортов составил 34,4% (10 из 29 образцов), идентифицировано 12 аллелей (Рисунок 18). При этом в тюменской пшенице чаще встречались аллели *f* (24,2%) и *m* (27,2%), а

в челябинской *l* (24,3%) и *b* (14,6%). Статистический анализ на основе частот аллелей показал, что генетическое (H) и внутривидовое (μ) разнообразие пшеницы выше в челябинской пшенице (таблица 15).

Локус *Gli-B2*. Локус *B2* представлен 17 аллелями, часто встречались *o* (16,1%), и *r* (14,5%) (Рисунок 17). Установлено, что аллель *o*, встречается в пшенице иранского (Salavati et al., 2008) и итальянского (Metakovsky et al., 1994) происхождения, а также в некоторых сортах саратовской селекции (Dobrotvorskaya et al., 2009) и в озимых формах пшеницы (Новосельская-Драгович и др., 2015). Статистический анализ на основе частот аллелей показал максимальное генетическое и внутривидовое разнообразие – 0,91 и 15,19 ± 0,66 соответственно, и наименьшее значение доли редких аллелей (таблица 14). Полученные статистические данные говорят о равномерной встречаемости различных аллелей. В зависимости от происхождения, в тюменской идентифицировано 14, а в челябинской пшенице 15 аллелей (Рисунок 18). При этом в обеих группах преобладал аллель *o* с частотами 19,7% (тюменская пшеница) и 12,0% (челябинская пшеница). Анализ статистических данных на основе частот аллелей глина, представленных в таблица 15, показал, что генетическое и внутривидовое разнообразие пшеницы селекции Челябинского НИИСХ выше, по сравнению с тюменской пшеницей. Тогда как показатель доли редких аллелей (h) чуть выше в пшенице тюменского происхождения.

Локус *Gli-D2*. По глиадинкодирующему локусу *D2* выявлено 17 аллелей, среди которых чаще встречались аллели *q* и *a* с частотами 19,8% и 17,7% соответственно (Рисунок 17). Появление и распространение аллеля *q* вероятно, связано с особенностями селекции в условиях Западной Сибири. Появление и распространение аллеля *a*, возможно связано с сортами пшеницы из Италии или стран Скандинавии (Metakovsky et al., 2018). Статистический анализ показал, что локус *Gli-D2* по генетическому и внутривидовому разнообразию уступает лишь локусу *Gli-B2* (таблица 14).

По результатам электрофоретического анализа глиадины пшеницы в зависимости от происхождения, в тюменской пшенице идентифицировано 12, а в челябинской 17 аллелей (Рисунок 18). При этом, максимальная частота встречаемости аллелей в тюменской пшенице составила: q – 31,8%, a – 16,6%; для челябинской пшеницы преимущественно a – 18,9% и l с частотой 14,1%. Отметим, что аллель a вероятно, связан с ценными признаками, т.к. его частота встречаемости среди омских сортов достигает 40% (Novoselskaya-Dragovich et al., 2013). Одновременно с этим, указанный аллель широко распространен среди итальянских сортов пшеницы (Metakovsky et al., 2018), что вероятно связано с адаптивным потенциалом данного аллеля к условиям Европы. Статистический анализ на основе частот аллелей глиадины локуса *Gli-D2* показал, что генетическое и внутривидовое разнообразие локуса, в челябинской пшенице выше, чем у тюменской, за счет большего числа идентифицированных аллелей (таблица 15).

3.5. Сравнительный статистический анализ генетического разнообразия глиадинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана и Западной Сибири

Для оценки степени различий между группами яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции по частоте встречаемости аллелей глиадинкодирующих локусов использован критерий идентичности (I). Суть критерия заключается в том что, если полученная величина превышает табличное значение χ^2 , при заданном уровне значимости, то между группами существует достоверное различие (Животовский, 1979). В таблице 16 приведены значения генетического сходства (r) – критерия попарного сходства исследованных групп и критерия идентичности (I).

Генетическое сходство (r) не превышает 1, но может быть равно 1, лишь в том случае если сравниваемые группы идентичны по количеству и частоте аллелей.

Таблица 16 – Показатели генетического сходства (r) и критерия идентичности (I) групп сортообразцов яровой мягкой пшеницы по частоте аллелей локусов Gli (в скобках χ^2 для 5%-ного уровня значимости)

Сравниваемые группы	Глиадинкодирующие локусы (Gli)					
	$A1$	$B1$	$D1$	$A2$	$B2$	$D2$
Западная Сибирь – Северный Казахстан	0,80 ± 0,02 68,60 (27,6)	0,90 ± 0,02 34,30 (19,7)	0,96 ± 0,01 13,72 (18,3)	0,88 ± 0,02 41,16 (28,9)	0,86 ± 0,02 48,02 (31,4)	0,88 ± 0,02 41,16 (28,9)
Сравнения по областям						
Тюменская – Челябинская	0,89 ± 0,03 13,58 (25,0)	0,93 ± 0,03 8,64 (14,1)	0,90 ± 0,14 12,35 (15,5)	0,71 ± 0,05 35,81 (23,7)	0,76 ± 0,04 29,63 (26,3)	0,83 ± 0,04 21,0 (26,3)
Тюменская – Акмолинская	0,74 ± 0,04 40,67 (25,0)	0,72 ± 0,05 43,80 (15,5)	0,81 ± 0,04 29,72 (14,1)	0,49 ± 0,04 79,78 (22,3)	0,52 ± 0,04 75,09 (30,1)	0,62 ± 0,04 59,44 (26,3)
Тюменская – Костанайская	0,86 ± 0,03 22,26 (25,0)	0,93 ± 0,02 11,13 (15,5)	0,93 ± 0,02 11,13 (16,9)	0,78 ± 0,03 34,98 (25,0)	0,81 ± 0,03 30,21 (27,6)	0,84 ± 0,03 25,44 (26,3)
Тюменская – Павлодарская	0,82 ± 0,04 21,81 (21,0)	0,80 ± 0,04 24,23 (14,1)	0,96 ± 0,02 4,84 (14,1)	0,65 ± 0,05 42,41 (21,0)	0,75 ± 0,05 30,29 (26,3)	0,68 ± 0,05 38,77 (23,7)
Тюменская – Северо-Казахстанская	0,73 ± 0,05 20,14 (22,4)	0,87 ± 0,04 9,69 (12,6)	0,76 ± 0,05 17,90 (15,5)	0,53 ± 0,07 35,06 (21,0)	0,59 ± 0,07 30,59 (26,3)	0,74 ± 0,06 19,39 (23,7)
Челябинская – Акмолинская	0,78 ± 0,04 31,82 (22,4)	0,72 ± 0,05 40,49 (15,5)	0,85 ± 0,04 21,69 (11,1)	0,80 ± 0,04 28,92 (22,4)	0,48 ± 0,05 75,20 (31,4)	0,75 ± 0,04 36,15 (27,6)
Челябинская – Костанайская	0,86 ± 0,03 20,55 (23,7)	0,94 ± 0,02 8,81 (14,1)	0,85 ± 0,04 22,02 (15,5)	0,81 ± 0,04 27,90 (26,3)	0,83 ± 0,04 24,96 (27,6)	0,87 ± 0,03 19,08 (28,9)
Челябинская – Павлодарская	0,84 ± 0,04 18,23 (21,0)	0,84 ± 0,04 18,23 (14,1)	0,89 ± 0,04 12,53 (12,6)	0,75 ± 0,05 28,49 (21,0)	0,75 ± 0,05 34,19 (27,6)	0,64 ± 0,05 41,02 (26,3)
Челябинская – Северо-Казахстанская	0,78 ± 0,05 15,79 (19,7)	0,86 ± 0,04 10,05 (12,6)	0,72 ± 0,07 20,10 (14,1)	0,54 ± 0,07 33,03 (22,4)	0,58 ± 0,06 30,16 (27,6)	0,77 ± 0,05 16,52 (26,3)
Акмолинская – Костанайская	0,90 ± 0,02 19,59 (23,7)	0,82 ± 0,03 35,26 (14,1)	0,71 ± 0,04 56,81 (15,5)	0,72 ± 0,04 54,86 (25,0)	0,58 ± 0,04 82,28 (30,1)	0,80 ± 0,03 39,18 (26,3)
Акмолинская – Павлодарская	0,76 ± 0,03 33,95 (23,7)	0,85 ± 0,04 21,22 (12,6)	0,70 ± 0,04 42,44 (11,1)	0,50 ± 0,04 70,74 (22,4)	0,62 ± 0,05 53,76 (26,3)	0,65 ± 0,05 49,52 (23,7)
Акмолинская – Северо-Казахстанская	0,76 ± 0,05 19,64 (21,0)	0,90 ± 0,05 8,18 (11,1)	0,76 ± 0,04 19,64 (11,1)	0,69 ± 0,05 25,37 (19,7)	0,67 ± 0,05 27,00 (23,7)	0,61 ± 0,06 31,91 (22,4)
Костанайская – Павлодарская	0,87 ± 0,03 18,66 (23,7)	0,90 ± 0,02 14,35 (12,6)	0,94 ± 0,02 8,61 (15,5)	0,68 ± 0,04 45,95 (25,0)	0,78 ± 0,05 31,59 (26,3)	0,76 ± 0,04 34,46 (23,7)
Костанайская – Северо-Казахстанская	0,77 ± 0,05 18,98 (23,7)	0,91 ± 0,03 7,43 (11,1)	0,69 ± 0,04 25,58 (16,9)	0,53 ± 0,06 38,79 (25,0)	0,85 ± 0,04 12,38 (25,0)	0,68 ± 0,05 26,41 (26,3)
Павлодарская – Северо-Казахстанская	0,77 ± 0,05 16,33 (18,3)	0,92 ± 0,03 5,68 (9,5)	0,75 ± 0,05 17,76 (11,1)	0,53 ± 0,07 33,38 (19,7)	0,63 ± 0,06 26,28 (22,4)	0,55 ± 0,07 31,96 (21,0)

Примечание: Верхняя цифра – показатель генетического сходства (r), нижняя – критерий идентичности (I). Жирным шрифтом выделены достоверные отличия сравниваемых групп

Оказалось, что во многих случаях значения критерия идентичности (I) превышает табличное значение χ^2 . Соответственно изученные группы сортообразцов яровой мягкой пшеницы из разных областей Северного Казахстана и Западной Сибири достоверно отличаются друг от друга по глиадинкодирующим локусам. При объединении частот аллелей и расчете критерия идентичности для всех образцов пшеницы российской и казахстанской селекции, оказалось, что сходство только по локусу – *Gli-D1*, тогда как по остальным локусам имеются достоверные отличия. Отметим, что по локусу *Gli-A2*, имеются достоверные отличия во всех попарных сравнениях, тогда как по *Gli-A1* изучаемые образцы преимущественно схожи.

Для сравнения генетического разнообразия казахстанской и российской пшеницы, данные таблиц 5 и 14 были объединены (таблица 17).

Таблица 17 – Биометрические показатели глиадинкодирующих локусов коллекции яровой мягкой пшеницы западно-сибирской и северо-казахстанской селекции

Критерий	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
Северный Казахстан (N = 139 образцов)						
<i>H</i>	0,80	0,45	0,75	0,90	0,93	0,89
$\mu \pm S_\mu$	11,80 ± 0,66	4,33 ± 0,38	6,78 ± 0,39	14,44 ± 0,61	17,37 ± 0,57	13,88 ± 0,56
$h \pm S_h$	0,31 ± 0,04	0,52 ± 0,04	0,32 ± 0,04	0,19 ± 0,03	0,13 ± 0,03	0,18 ± 0,03
Западная Сибирь (N = 62 образца)						
<i>H</i>	0,75	0,69	0,59	0,89	0,91	0,89
$\mu \pm S_\mu$	9,29 ± 0,74	5,22 ± 0,48	5,62 ± 0,55	12,13 ± 0,60	15,19 ± 0,66	14,05 ± 0,81
$h \pm S_h$	0,28 ± 0,05	0,34 ± 0,06	0,37 ± 0,06	0,13 ± 0,04	0,10 ± 0,03	0,17 ± 0,04

Наименьшее значение доли редких аллелей h в обеих группах зафиксировано для локуса *Gli-B2* что свидетельствует о неравномерном распределении частот аллелей по локусам *Gli-A1*, *Gli-B1* и *Gli-D1*.

Для анализа генетического (H) и внутривидового (μ) разнообразия локусов глиадин в зависимости от происхождения пшеницы, результаты статистического анализа сведены в таблицу 18.

Таблица 18 – Показатели генетического (H) и внутривидового ($\mu \pm S_\mu$) разнообразия аллелей глиадинокодирующих локусов пшеницы из шести изученных областей

Глиадинокодирующие локусы (<i>Gli</i>)						Среднее
<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>	
Акмолинская обл.						
0,80 9,13 ± 0,73	0,24 2,78 ± 0,43	0,67 3,67 ± 0,16	0,85 8,65 ± 0,49	0,88 11,85 ± 0,73	0,86 10,57 ± 0,73	0,71 7,77 ± 0,55
Костанайская обл.						
0,83 10,97 ± 0,81	0,51 3,36 ± 0,33	0,78 6,83 ± 0,54	0,91 13,56 ± 0,62	0,90 14,05 ± 0,74	0,90 13,05 ± 0,71	0,81 10,30 ± 0,63
Павлодарская обл.						
0,76 7,36 ± 0,65	0,52 3,09 ± 0,31	0,65 4,08 ± 0,36	0,81 6,97 ± 0,50	0,89 11,53 ± 0,71	0,74 6,33 ± 0,61	0,73 6,56 ± 0,52
Северо-Казахстанская обл.						
0,66 5,36 ± 0,82	0,56 3,31 ± 0,42	0,63 3,44 ± 0,38	0,70 5,89 ± 0,98	0,86 8,65 ± 0,95	0,88 9,52 ± 0,59	0,72 6,03 ± 0,69
Тюменская обл.						
0,74 8,00 ± 0,85	0,70 4,84 ± 0,41	0,69 5,87 ± 0,61	0,83 9,12 ± 0,72	0,88 12,07 ± 0,84	0,84 10,12 ± 0,76	0,78 8,34 ± 0,70
Челябинская обл.						
0,75 8,33 ± 0,87	0,67 4,48 ± 0,62	0,44 3,90 ± 0,53	0,87 10,71 ± 0,69	0,91 13,47 ± 0,84	0,91 14,96 ± 1,02	0,76 9,31 ± 0,76

Примечание: Верхняя цифра – генетическое разнообразие (H), нижняя – внутривидовое разнообразие (μ).

Из таблицы 18 видно, что критерий μ колеблется от 2,78 (*Gli-B1*, Акмолинская обл.) до 14,96 (*Gli-D2*, Челябинская обл.). В среднем, наибольшим разнообразием аллелей отличились образцы, созданные в Костанайской (10,30 ± 0,63) и Челябинской (9,31 ± 0,76) областях. При этом доля редких аллелей в Костанайской и челябинской пшенице примерно на одинаковом уровне, 0,19 ± 0,05 и 0,21 ± 0,07 соответственно (таблица 19). Генетическое разнообразие в изучаемых группах для отдельных локусов пшеницы варьирует от 0,24 (*Gli-B1*, Акмолинская обл.) до 0,91 (*Gli-B2*, *Gli-D2*, Челябинская обл.).

Для выявления схожести яровой пшеницы северо-казахстанской, тюменской и челябинской селекции и пшеницей из других стран, проведена кластеризация на основе генетических формул глиадина (таблица 20, Рисунок 19).

В результате, образовались два кластера: А и Б. Кластер А сформировала пшеница из стран Западной Европы, Америки и Австралии и Сибири (Рисунок 19).

Таблица 19 – Доля редких аллелей ($h \pm S_h$) глиадинкодирующих локусов пшеницы из шести изученных областей

Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)						Среднее
<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>	
Акмолинская обл.						
0,24 ± 0,06	0,54 ± 0,07	0,08 ± 0,04	0,13 ± 0,05	0,15 ± 0,05	0,18 ± 0,05	0,22 ± 0,05
Костанайская обл.						
0,21 ± 0,05	0,33 ± 0,06	0,24 ± 0,06	0,10 ± 0,04	0,12 ± 0,04	0,13 ± 0,04	0,19 ± 0,05
Павлодарская обл.						
0,18 ± 0,07	0,23 ± 0,08	0,18 ± 0,07	0,13 ± 0,06	0,11 ± 0,06	0,21 ± 0,07	0,17 ± 0,07
Северо-Казахстанская обл.						
0,23 ± 0,11	0,17 ± 0,10	0,14 ± 0,09	0,26 ± 0,12	0,13 ± 0,09	0,05 ± 0,06	0,16 ± 0,09
Тюменская обл.						
0,27 ± 0,07	0,19 ± 0,07	0,26 ± 0,07	0,17 ± 0,06	0,13 ± 0,05	0,15 ± 0,06	0,19 ± 0,06
Челябинская обл.						
0,24 ± 0,08	0,36 ± 0,09	0,35 ± 0,08	0,11 ± 0,05	0,10 ± 0,05	0,12 ± 0,06	0,21 ± 0,07

В кластер Б, вошла пшеница из Восточной, частично Западной Европы и Азии. Как предполагалось, по аллельному составу локусов *Gli* сорта пшеницы североказахстанской селекции оказались близки к сортам пшеницы из Омска и Саратова, что обусловлено историческими связями между селекционными центрами Северного Казахстана, Омска и Саратова.

Таблица 20 – Генетические формулы глиадин мягкой пшеницы мировой коллекции

Страна	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)						Ссылка
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>	
1	2	3	4	5	6	7	8
Австралия	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>c + a</i>	<i>c</i>	<i>w</i>	Metakovsky et al., 2018
Канада	<i>m</i>	<i>d</i>	<i>j + a</i>	<i>m</i>	<i>c</i>	<i>h + m</i>	
Франция	<i>af + c</i>	<i>b + f</i>	<i>b</i>	<i>m</i>	<i>o + c</i>	<i>h</i>	
Италия	<i>af + c</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>g + o</i>	<i>o</i>	<i>a</i>	
Мексика	<i>o + a</i>	<i>d + b</i>	<i>a + b</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>m + j</i>	
Страны Скандинавии	<i>o + m</i>	<i>b + k</i>	<i>a + b</i>	<i>m + u</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	
Португалия	<i>a</i>	<i>c + l</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>c + j</i>	
Сербия	<i>a</i>	<i>b + l</i>	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	
Сибирь (Россия)	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>k</i>	<i>a + e</i>	
Англия	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	
Испания	<i>o</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>o</i>	<i>a</i>	Metakovsky et al., 2000
Иран	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>o</i>	<i>a + n + h</i>	Salavati et al., 2008

Продолжение таблицы 20

1	2	3	4	5	6	7	8
Китай	$o + a$	$l + e$	$a + f + g$	$g + f$	$i + h$	$b + a$	Novoselskaya- Dragovich et al., 2011
Омск (Россия)	f	e	a	q	$b + o$	$a + e$	Novoselskaya- Dragovich et al., 2013
Саратов (Россия)	f	e	a	q	s	e	Dobrotvorskaya et al., 2009
Тюмень (Россия)	f	e	a	m	o	q	Результаты диссертационного исследования
Челябинск (Россия)	f	e	a	l	b	a	
Северный Казахстан	f	e	a	q	t	q	

Тюменская пшеница оказалась схожей с иранской, и вошла в один подкластер с саратовской, омской и северо-казахстанской пшеницей.

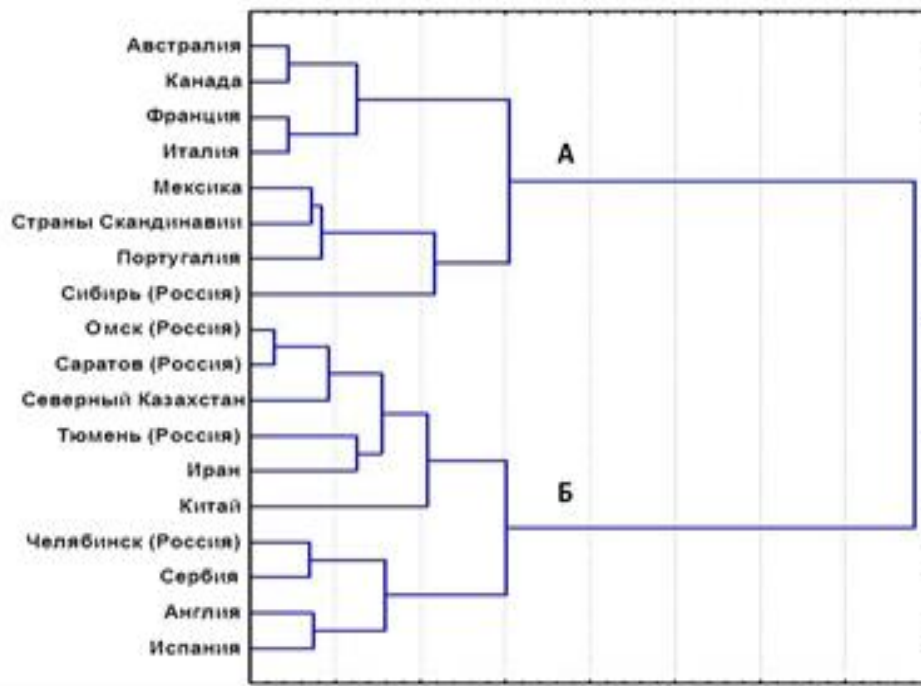


Рисунок 19 – Кластеризация мягкой пшеницы Северного Казахстана, Тюмени, Челябинска и мировой коллекции по генетическим формулам аллелей глиадинкодирующих локусов.

Пшеница челябинской селекции вошла в подкластер к сербской и несколько отдаленно к пшенице из Англии и Испании. В целом, генетические формулы глиадина по результатам кластеризации показали, что в настоящем исследовании, изученные образцы пшеницы имеют общие аллели. Таким образом, генетические

формулы характерные для северо-казахстанской и западно-сибирской пшеницы частично совпадают по аллелям 1 гомеологичной группы (локусы *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*).

Известно, что аллели локусов *Gli-1* сопряжены с хлебопекарным качеством (Nieto-Taladriz et al., 1994; Li et al., 2009; Novoselskaya-Dragovich et al., 2013; Demichelis et al., 2019), а также с устойчивостью к листовой, стеблевой ржавчине (Czarnecki and Lukow, 1992; Cox et al., 1994) и мучнистой росе (Hsam et al., 2015). В тоже время, аллели локуса *Gli-2* в большей мере связаны с адаптивными признаками (Novoselskaya-Dragovich et al., 2013). Тем не менее, установлено что α -глиадины, биосинтез которых контролируется локусом *Gli-A2*, влияют на растяжимость теста (Noma et al., 2019), или например, присутствие аллеля *Gli-D2a* может быть характерным для пшеницы из группы филеров (Зобова и др., 2018).

На основе вышеизложенного, сорта пшеницы из различных климатических зон, могут характеризоваться идентичным аллельным составом по локусам 1 гомеологичной группы. Так как селекционный отбор большей частью направлен на получение зерна с улучшенным хлебопекарным качеством. А также, это может быть, связано с привлечением в селекционный процесс одного и того же генотипа («сорт-шедевр»), ценного по многим биологическим и хозяйственным признакам, например: Саратовская 29, Безостая 1, Мироновская 808. Тем не менее, селекция пшеницы на улучшение признаков всегда находится под корректирующим влиянием климатических условий.

ГЛАВА 4. ГЛЮТЕНИНКОДИРУЮЩИЕ ЛОКУСЫ

4.1. Генетическое разнообразие аллелей глютенинкодирующих локусов сортов и линий яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана

Аллели локусов *Glu-1*, идентифицированные в 139 образцах пшеницы Северного Казахстана, представлены в виде генетических формул (Приложение 6). По результатам электрофоретического анализа глютеина, выявлено 3 аллеля (*a*, *b* и *c*) локуса *Glu-A1*, 6 аллелей локуса *Glu-B1* (*a*, *b*, *c*, *e*, *f* и *k*) и 4 аллеля *Glu-D1* (*a*, *d*, *c* и *e*) (Рисунок 20). Доля полиморфных образцов пшеницы составила 17,98% (25 из 139). Максимальная гетерогенность отмечена в образцах пшеницы из Акмолинской области: 17 образцов из 48 оказались полиморфными, в остальных трех группах по 2-3 образца.

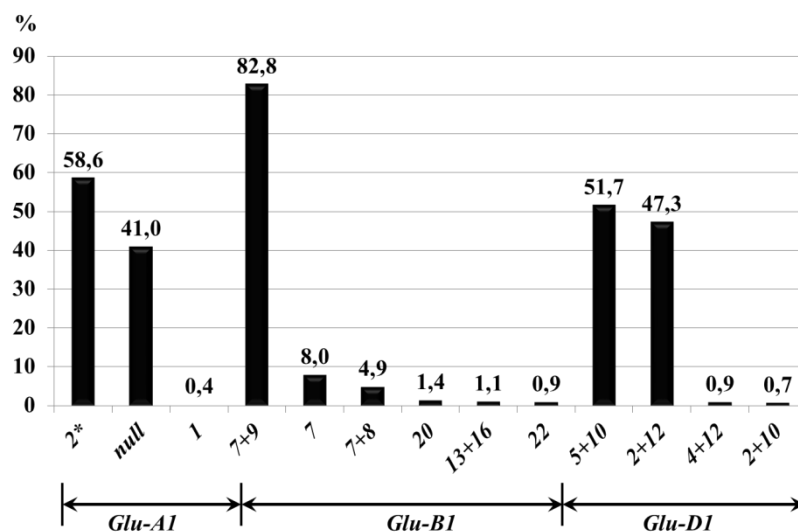


Рисунок 20 – Частота встречаемости высокомолекулярных субъединиц глютеина у 139 образцов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана.

Полиморфизм локуса *Glu-A1* выражен в виде комбинаций аллелей *b* + *c* в 13 образцах, и *a* + *c* в одном образце из 139, что составляет 9,35% и 0,72% соответственно. Мономорфными по аллелям *b* и *c* оказались 74 и 50 из 139 образцов, что составило 53,23 и 35,97% соответственно. В целом частота

встречаемости аллеля *Glu-A1b* (высокомолекулярная субъединица глютеина – ВМСГ *1Ax2**) составила 58,6% и 41,0% для нуль-аллеля *Glu-A1c* (Рисунок 20).

Аллель *Glu-A1a* контролирующей синтез ВМСГ *1Ax1* обнаружен только в одном образце из Павлодарской области.

Полиморфизм локуса *Glu-B1*, представлен 5 типами комбинаций ВМСГ: $7 + 9/7 + 8$ (аллели *c + b*) в трех образцах: Целиноградка (Акмолинская обл.), Лютесценс 3 (Костанайская обл.), и Горностепная (Северо-Казахстанская обл.). Сочетания ВМСГ: $7 + 9/22/7$ (аллели *c + k + a*), $7 + 9/7 + 8/7$ (*c + b + a*), $7 + 9/7$ (*c + a*) и $7 + 9/13 + 16$ (*c + f*) встречались в единичных случаях. Аллель *Glu-B1c* кодирующий синтез ВМСГ $7 + 9$ встречался с частотой 82,8% (Рисунок 20), тогда как остальные аллели локуса *Glu-B1* оказались менее распространенными.

По локусу *Glu-D1* полиморфизм обнаружен в 21 образце по аллелям *d + a* (компоненты $5 + 10/2 + 12$) что составило 15,10%. В целом частота встречаемости аллелей *a* и *d* составила 47,3% и 51,7% соответственно (Рисунок 20). Идентифицированы два редких аллеля: *c* (ВМСГ $4 + 12$) в сортах Достык, Памяти Мовчана и аллель *e* (ВМСГ $2 + 10$) в сорте Ишимская 100. Стоит отметить, что родительские формы указанных сортов не несут данных субъединиц. Возможно, за счет случайных мутаций и перестроек в глютеинкодирующих локусах произошли изменения, которые отразились на синтезе высокомолекулярных субъединиц глютеина.

В сортах Акмола 3 и Лютесценс 94 установлен полиморфизм по глиадинкодирующим локусам. На основе различий в спектре глиадина данные сорта разделены на биотипы: 2 биотипа в сорте Акмола 3 и 5 биотипов в сорте Лютесценс 94. При электрофорезе глютеинов данных биотипов оказалось, что спектры ВМСГ тоже отличаются между собой, например 1 и 4 биотип сорта Лютесценс 94 оказались идентичны друг другу (2^* , $7 + 9$, $2 + 12$), тогда как биотипы 2, 3 и 5 полиморфные по всем трем локусам *Glu-1* (таблица 21). Отличия в спектрах биотипов 1 и 2 сорта Лютесценс 94 представлены на рисунке 21.

В целом, наиболее часто наблюдались комбинации ВМСГ « 2^* , $7 + 9$, $2 + 12$ » – 28,7%; « 2^* , $7 + 9$, $5 + 10$ » – 16,5%; и «*Null*, $7 + 9$, $5 + 10$ » – 15,8%.

Таблица 21 – Высокомолекулярные субъединицы глютеина и аллели локусов *Glu-1* в биотипах сортов Акмола 3 и Лютесценс 94

Сорт	Глютеинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)					
	<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>	
	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель
Акмола 3 (1 биотип)	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>
Акмола 3 (2 биотип)	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>
Лютесценс 94 (1 биотип)	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>
Лютесценс 94 (2 биотип)	null	<i>c</i>	7/7 + 9	<i>a + c</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>
Лютесценс 94 (3 биотип)	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9/7 + 8	<i>c + b</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>
Лютесценс 94 (4 биотип)	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>
Лютесценс 94 (5 биотип)	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9/7 + 8/7	<i>c + b + a</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>

При оценке вклада субъединиц глютеина в хлебопекарное качество, максимальные 10 баллов присвоено сортам: Мильтурум 45 и Карабалыкская 9. Большинство мономорфных сортов оценивалось от 7 до 9 баллов. При установлении влияния ВМСГ на хлебопекарное качество, в полиморфном сорте, балл выставлялся по каждой субъединице и делился на количество идентифицированных субъединиц этого локуса.

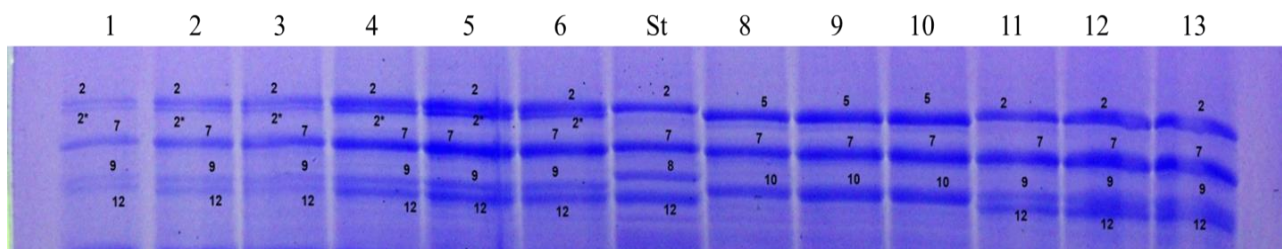


Рисунок 21 – Электрофореграмма ВМСГ сорта Лютесценс 94. Дорожки 1-6 – биотип 1; дорожки 8-13 – биотип 2; St – сорт Чайниз Спринг.

Например, в сорте Шортандинская 25, по локусам *Glu-A1* и *Glu-B1* идентифицировано по одному аллелю – *b* (субъединица 2*) и *c* (субъединицы 7 + 9) оцениваемые в 3 и 2 балла соответственно. Тогда как по локусу *Glu-D1* сорт полиморфен и идентифицировано два аллеля: *a* и *c*, контролирующие синтез двух пар компонентов: 2 + 12 (2 балла) и 5 + 10 (4 балла). Как видно пары ВМСГ отличаются по вкладу в хлебопекарное качество, тогда для выставления оценки, баллы локуса *Glu-D1* усреднены: $(2 + 4) / 2 = 3$ балла. Общий балл влияния ВМСГ

на хлебопекарное качество для сорта Шортандинская 25 складывался из суммы баллов локусов *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* и равно: $3 + 2 + 3 = 8$ баллов. На основе частот аллелей (p), рассчитаны степень генетического и внутривидового разнообразия для 139 образцов пшеницы (таблица 22).

Таблица 22 – Биометрические показатели 139 образцов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана по локусам глютенинкодирующих локусов

Локусы <i>Glu-1</i>	Аллель	ВМСГ	P	$\mu \pm S_{\mu}$	H
<i>Glu-A1</i>	<i>a</i>	1	0,0036	$2,15 \pm 0,11$	0,49
	<i>b</i>	2*	0,5935		
	<i>c</i>	null	0,4029		
<i>Glu-B1</i>	<i>a</i>	7	0,0799	$3,02 \pm 0,25$	0,29
	<i>b</i>	7 + 8	0,0489		
	<i>c</i>	7 + 9	0,8353		
	<i>e</i>	20	0,0144		
	<i>k</i>	22	0,0094		
	<i>f</i>	13 + 16	0,0108		
<i>Glu-D1</i>	<i>a</i>	2 + 12	0,4662	$2,50 \pm 0,16$	0,52
	<i>c</i>	4 + 12	0,0094		
	<i>d</i>	5 + 10	0,5165		
	<i>e</i>	2 + 10	0,0072		

Исходя из статистических данных, по каждому локусу *Glu-1* присутствуют 1-2 аллеля с высокой степенью встречаемости. По локусу *Glu-A1* идентифицированы все три аллеля (*a*, *b*, *c*), но с максимальными частотами только аллели *b* (0,5935) и *c* (0,4029). Локус *Glu-B1* характеризуется наличием шести идентифицированных аллелей, из которых наибольшая частота 0,8353 зафиксирована для аллеля *c* (ВМСГ 7 + 9). Из известных пар субъединиц глютенина локуса *Glu-D1*, идентифицировано 4 пары ВМСГ. Высокая частота наблюдалась у пары компонентов 2 + 12 (0,4662) и 5 + 10 (0,5165) контролируемые аллелями *a* и *d* соответственно.

Максимальный показатель μ наблюдался по локусу *Glu-B1* – 3,02, что говорит о трех наиболее встречаемых аллелях (*a*, *b*, и *c*). Локусы *Glu-A1* и *Glu-D1* по показателю μ примерно на одинаковом уровне 2,15 и 2,50 соответственно, и ниже чем у *Glu-B1*. Однако степень генетического разнообразия (H) данных локусов выше, чем у локуса *Glu-B1*. Факт низкого H локуса *Glu-B1* (0,29)

объясняется наличием преобладающего аллеля *c* над остальными, тогда как разнообразие по локусам *Glu-A1* и *Glu-D1* характеризуется присутствием нескольких аллелей с примерно одинаковой частотой.

4.2. Разнообразие аллелей глютеинкодирующих локусов по областям Северного Казахстана

Для сравнительной характеристики полиморфизма пшеницы Северного Казахстана проведен подсчет частот аллелей по областям происхождения пшеницы (таблица 23).

Таблица 23 – Частота аллелей локусов *Glu-1* пшеницы из различных областей Северного Казахстана

Локусы <i>Glu-1</i>	Аллель/ВМСГ	Частота аллелей (<i>p</i>) по областям			
		Акмолинская	Костанайская	Павлодарская	Северо-Казахстанская
<i>Glu-A1</i>	<i>a</i> (1)	-	-	0,017	-
	<i>b</i> (2*)	0,750	0,460	0,517	0,708
	<i>c</i> (Null)	0,250	0,540	0,465	0,291
<i>Glu-B1</i>	<i>a</i> (7)	0,043	0,040	0,241	-
	<i>b</i> (7+8)	0,037	0,070	0,034	0,041
	<i>c</i> (7+9)	0,866	0,870	0,707	0,875
	<i>e</i> (20)	0,041	-	-	-
	<i>k</i> (22)	0,006	-	-	0,083
	<i>f</i> (13+16)	-	0,020	0,017	-
<i>Glu-D1</i>	<i>a</i> (2+12)	0,516	0,370	0,465	0,625
	<i>c</i> (4+12)	0,027	-	-	-
	<i>d</i> (5+10)	0,454	0,630	0,517	0,291
	<i>e</i> (2+10)	-	-	0,017	0,083

Исходя из анализа частот аллелей по происхождению, оказалось, что ВМСГ *Ax2** встречался во всех областях, наибольшая частота наблюдалась в Акмолинской и Северо-Казахстанской и составила 75 и ~71% соответственно. В пшенице Павлодарской области встречаемость аллелей *b* и *c* составило 51% и 46% соответственно. По локусу *B1*, во всех регионах аллель *c* имел максимальную частоту. Больше аллельное разнообразие представлено в пшенице из Акмолинской области – 5 аллелей, минимальное количество аллелей в пшенице Павлодарской области. По локусу *D1* в пшенице из Акмолинской и Северо-

Казахстанской области чаще встречается аллель *a*, тогда как по Костанайской и Павлодарской областей, преимущественно аллель *d*.

На основе частот аллелей проведен расчет значений показателей внутрипопуляционного ($\mu \pm S_\mu$) и генетического (*H*) разнообразия (таблица 24).

Таблица 24 – Показатели генетического (*H*) и внутрипопуляционного разнообразия ($\mu \pm S_\mu$) глютенинкодирующих локусов в пшенице из различных регионов Северного Казахстана

Область	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)			Среднее
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
$\mu \pm S_\mu$				
Акмолинская	1,87 ± 0,07	2,61 ± 0,36	2,43 ± 0,17	2,30 ± 0,20
Костанайская	1,99 ± 0,02	2,37 ± 0,24	1,96 ± 0,04	2,11 ± 0,10
Павлодарская	2,35 ± 0,23	2,72 ± 0,34	2,35 ± 0,23	2,47 ± 0,26
Северо-Казахстанская	1,91 ± 0,12	2,04 ± 0,40	2,62 ± 0,29	2,19 ± 0,27
<i>H</i>				
Акмолинская	0,38	0,24	0,53	0,38
Костанайская	0,50	0,24	0,47	0,40
Павлодарская	0,52	0,44	0,52	0,49
Северо-Казахстанская	0,41	0,23	0,52	0,39

Индекс внутрипопуляционного ($\mu \pm S_\mu$) разнообразия примерно на одном уровне по трем локусам для 4 областей Северного Казахстана. Тем не менее, локусы *Glu-B1* и *Glu-D1* пшеницы из Акмолинской области характеризуются наибольшим внутрипопуляционным разнообразием. Максимум генетического разнообразия (*H*) наблюдался по локусу *Glu-D1* для Акмолинской области, а минимум по локусу *Glu-B1* для Павлодарской области. При учете средних значений показателя *H*, генетическое разнообразие выше в пшенице из Павлодарской области. Данное обстоятельство можно объяснить тем, что в образцах павлодарской пшеницы частоты аллелей распределены более равномерно, по сравнению с пшеницей из других регионов, где прослеживалось явное преимущество одного аллеля.

Характеристики глютенинкодирующих локусов изученных образцов северо-казахстанской яровой мягкой пшеницы будут обсуждаться отдельно.

Локус *Glu-A1*. Как уже отмечено выше, по локусу *Glu-A1* идентифицировано все три аллеля. При этом аллель *a* обнаружен только в одном

образце из Павлодарской области. Можно предположить, что для пшеницы Северного Казахстана характерны аллели *b* и *c*. По данным К.М. Булатовой для Южного Казахстана также характерны аллели *b* и *c*, которые встречаются с частотой 95,8% и 4,2% соответственно (Булатова, 1985). Анализ литературных данных показал, что аллели *b* и *c* широко распространены и на территории ближайших соседних государств, таких как Россия и Украина (Добротворская и Мартынов, 2011), Беларусь (Фомина и др., 2014), а также в странах Европы (Nascimento et al., 1998; Tsenov et al., 2009) и Азии (Alnaddaf et al., 2001).

При относительно невысокой оценке аллелей *b* и *c* по шкале влияния на хлебопекарные свойства, они не ухудшают, а в некоторых случаях тесно сопряжены с улучшенными хлебопекарными характеристиками зерна. Например, замена аллеля *c* у сорта Chinese Spring на аллель *b* от сорта Cheyenne в результате скрещиваний и отбора рекомбинатов, привело к улучшению качества хлеба (Mansur et al., 1990). Поэтому стоит учитывать, что аллель *b* все же является более предпочтительней, чем аллель *c*.

Локус *Glu-B1*. Среди 6 идентифицированных аллелей локуса *Glu-B1* максимальная частота зафиксирована для аллеля *c* – 0,83. Данный аллель часто встречался во всех 4-х областях Северного Казахстана, а также на территории Южного Казахстана с частотой 0,67 (Булатова, 1985). Аллель *e* распространен на территории России (Morgunov et al., 1990; Zhenghui et al., 2009; Dobrotvorskaya and Martynov, 2011), Украины (Rabinovich et al., 1998; Заика и др., 2014), Китая (Zhong-hu et al., 1992; Novoselskaya-Dragovich et al., 2011), странах Европы (Johansson et al., 1995; Bradová and Šašek, 2005), Америки (Redaelli et al., 1997; Costa et al., 2013) встречаясь в высококачественных образцах пшеницы. Поэтому можно предположить, что невысокая оценка по шкале качества Пейна достаточно условна, и не может объективно прогнозировать реальное хлебопекарное качество. При изучении сопряженности аллелей глютеинов яровой мягкой пшеницы с климатическими условиями выявлена связь с аллеля с засухоустойчивостью, как и в случае с аллелем *Glu-A1b*. Интересно отметить, что аллель *c* достаточно часто встречается в сортах озимой мягкой пшеницы,

произрастающих во влажных и прохладных условиях (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011).

Вторым по частоте распространения (0,0799) оказался аллель **a** (*1Bx7*). При достаточно низкой оценке по шкале Пейна, данный аллель распространен в северо-казахстанской пшенице, что вероятно связано с особенностями селекционного отбора. С другой стороны, установлено что, отсутствие субъединицы *1Bx7* может негативно сказаться на качестве теста (Chen et al., 2019). В начале 2000 годов (Butow et al., 2003) установлено что под контролем локуса *Glu-B1* может синтезироваться аллельная субъединица *1Bx7^{OE}*, которая не отличается по подвижности от «классической» *1Bx7*, но имеет чуть более интенсивную окраску на геле, за счет сверхэкспрессии, а также положительно сказывается на качестве теста (Li et al., 2020).

Менее распространенным оказался аллель **b** ($p = 0.0489$), контролирующий синтез пары ВМСГ 7 + 8. Предпочтительность данного аллеля по сравнению с аллелем **c** заключается в том, что по шкале качества данный компонент оценивается в 3 балла. Однако, установлено что замена аллеля **b** (7 + 8) на аллель **c** (7 + 9) приводило к улучшению качества хлеба (Mansur et al., 1990), тогда как, первоначальные данные указывали на противоположный эффект (Branlard and Dardevet, 1985). Противоречия в результатах можно объяснить, вероятно, влиянием не только высокомолекулярных субъединиц глютеина, но и низкомолекулярного глютеина и глиаина.

Стоит отметить, что по результатам ранних исследований североказахстанской пшеницы локус *Glu-B1* представляли всего два аллеля – **b** и **c**, среди которых доля **b** аллеля составляла 13,5% (Morgunov et al., 1990). На сегодняшний день, большая часть яровой пшеницы в Северном Казахстане также несет аллель **c**, но увеличилось аллельное разнообразие, за счет включения в селекционный процесс генотипов из других климатических зон. Интерес представляет аллель **f** ($p = 0,0108$) контролирующий синтез субъединиц ВМСГ *1Bx13 + 1By16*, обнаруженный только в двух образцах – Карабалыкская 9 (Костанайская область) и в одном из биотипов образца – 35,86-94-166

(Павлодарская область). Внимание к аллелю *f* связано с высокой оценкой по шкале качества, поэтому стоит обратить внимание на данные образцы пшеницы при пересевах.

Локус *Glu-D1*. Локус *Glu-D1* представлен 4 идентифицированными аллелями: *a*, *c*, *d*, и *e* из которых, аллели *a* и *d* имеют максимальную частоту – 0,4662 и 0,5165 (таблица 20) соответственно и встречаются во всех 4 областях (таблица 21). Остальные два аллеля встречаются в единичных случаях. Отметим, что в условиях Южного Казахстана аллельное разнообразие локуса *Glu-D1* представлено шире (Булатова, 1985). Результаты исследований глютеинов мягкой пшеницы из разных климатических зон также указывают на широкое распространение аллелей *a* и *d* контролирующих синтез компонентов 2 + 12 и 5 + 10 (Peltonen et al., 1993; Nakamura, 2001; Gianibelli et al., 2002; Kalaiselvi and Reddy, 2003; Chaparzadeh et al., 2008; Ayala et al., 2016). Невысокое аллельное разнообразие североказахстанских сортов пшеницы по глютеину может быть следствием жесткого селекционного отбора в условиях резкой засухи. О возможной связи, *a* аллеля с засухоустойчивостью отмечено в работе Т.В. Добротворской (Dobrotvorskaya and Martynov 2011), где также упоминается, что аллель *d* распространён среди пшеницы, произрастающей во влажных условиях и коррелирует с повышенными хлебопекарными свойствами (Payne et al., 1981; Peltonen et al., 1993; Luo et al., 2001). На основе этих данных можно предположить возможную связь аллеля *d* с качественными и адаптивными признаками. В целом стоит отметить, что большинство качественной пшеницы Индии (Goel et al., 2018), Турции (Temizgul et al., 2016) России (Саратов и Омск) (Rabinovich et al., 1998) по локусу *Glu-D1* чаще содержат аллель *a*. В этом случае напрашивается вывод о том, что аллель *Glu-D1a* не всегда связан, с пониженным качеством. Такое несоответствие возможно связано с тем, что относительно недавно идентифицированы гены, контролирующие синтез субъединиц: *1Dy12.7* (Peng et al., 2015), *1Dy12*** (Du et al., 2019), которые не отличаются по подвижности в SDS-PAGE от стандартной *1Dy12*, но характеризуются таким же качеством, как и *1Dy10*. Поэтому, необходимо проведение анализов основанных на ДНК маркерах

к измененным или альтернативным генам контролирующим синтез субъединицы *1Dy12*.

Два сорта из Акмолинской области – Достык и Памяти Мовчана являются носителями редкого аллеля *Glu-D1c* контролирующей синтез пары компонентов *4 + 12*. При этом в сорте Памяти Мовчана данный аллель обнаружен в одном из биотипов, что говорит о полиморфизме данного сорта. Поэтому имеет целесообразность разделить данный сорт на биотипы и изучить отдельно друг от друга, что позволит более глубоко понять природу влияния аллелей ВМСГ на качественные и реологические признаки. К тому же, необходимо отметить, что на примере сорта Достык, аллель *c* (ВМСГ *4 + 12*), хоть и имеет самую низкую оценку по шкале Пейна, тем не менее, не оказал отрицательного влияния на реологические параметры теста и получаемого хлеба.

4.3. Идентификация высокомолекулярных субъединиц глютеинов с помощью ДНК-маркеров

Для уточнения аллельного состава высокомолекулярных субъединиц глютеина полученного SDS-электрофорезом, проведен анализ, основанный на ПЦР. Результаты молекулярной идентификации аллелей локусов *Glu-1* представлены в таблице 25.

После экстракции ДНК, ее концентрация составила 450-1000 мкг/мл. Для определения качества суммарного ДНК проведен электрофорез в 1,2% агарозном геле (Рисунок 22).

Таблица 25 – Аллельный состав генов запасных белков глютеинов у сортов яровой мягкой пшеницы

Сорт	Локусы <i>Glu-1</i> (ДНК – маркеры)			Локусы <i>Glu-1</i> (SDS-электрофорез)		
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>
1	2	3	4	5	6	7
Астана 2	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>
Акмола 2	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Акмола 3	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>a + b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>
Акмола 40	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>

1	2	3	4	5	6	7
Астана	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a + d</i>
Целинная 24	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>
Целинная 26	<i>b + c</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>
Целинная 3С	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
Целинная юбилейная	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d + a</i>
Карабалыкская 98	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Шортандинская 2012	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
Шортандинская 95 ул	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>

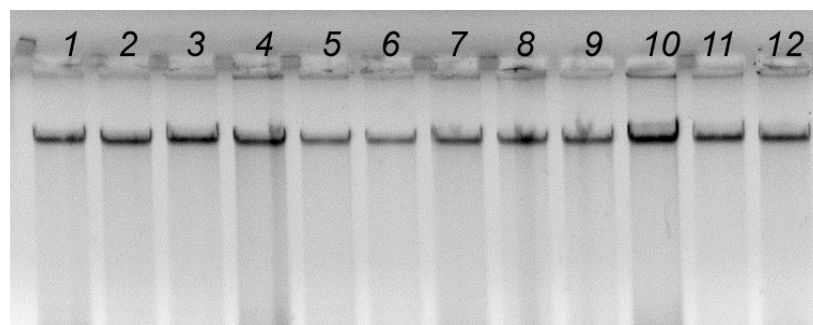


Рисунок 22 – Электрофореграмма ДНК образцов пшеницы Астана (1-6) и Акмола 2 (7-12).

Известно, что локус *Glu-A1* обладает самым низким полиморфизмом и характеризуется тремя аллелями *Glu-A1a* (*Ax1*), *Glu-A1b* (*Ax2**) и *Glu-A1c* (*Axnull*) (Ma et al., 2003). Для идентификации аллелей локуса *Glu-A1* использованы 3 праймера: *Ax1 + Ax2** и *Ax2**, *Axnull* (Рисунок 23).

При амплификации, с праймерами *Ax1 + Ax2** получают ампликоны размером 1500 п.н. которые ассоциированы с генами контролирующими синтез субъединиц *Ax1* и *Ax2** (Рисунок 23А). Для идентификации гена, контролирующего синтез только субъединицы *Ax2**, использована вторая пара праймеров *Ax2**, которая позволяет амплифицировать фрагмент размером 1319 п.н. (Рисунок 23Б).

Для идентификации нуль-аллеля по локусу *Glu-A1* проводили ПЦР с праймером *Axnull*, с помощью которого можно получить фрагмент в 920 п.н. (Рисунок 23В). Локус *Glu-B1* контролирует синтез двух генов: *x*- и *y*-типа (Ma et al., 2003; Lei et al., 2006), поэтому для идентификации аллелей используются праймеры для каждого типа. Для идентификации генов *x*-типа применяли семь

пар праймеров: GluBx, MARBx7OE, Bx7OE L, Bx7OE R, CAUBx752, CAUBx642, Bx6 (таблица 3).

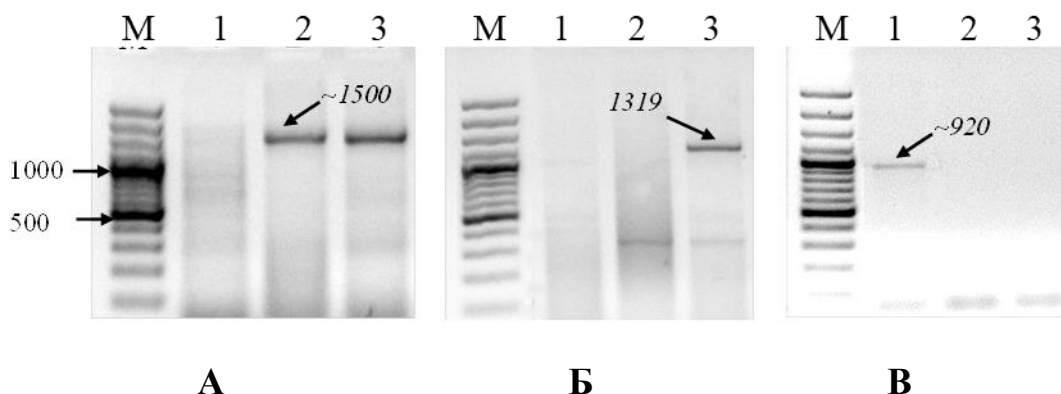


Рисунок 23 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы. **А** – с праймерами Ax1 + Ax2*; **Б** – с праймерами Ax2*; **В** – с праймерами Axnull к локусу *Glu-A1*: М – маркер молекулярного веса, 1 – Целинная 26 (*Axnull*), 2 – Карабалыкская 98 (*Ax1*), 3 – Астана 2 (*Ax2**).

Пара праймеров GluBx первоначально была разработана для идентификации аллеля *Glu-B1i*, кодирующий синтез субъединицы *Bx17* – 669 п.н. (Ma et al., 2003), однако, как оказалось с его помощью можно получить ампликоны ассоциированные с генами *Bx7*, *Bx7^{OE}*, *Bx14* (630 и 767 п.н.), *Bx7** (650 и 785 п.н.) и *Bx6* (695 и 830 п.н.) (Рисунок 24).

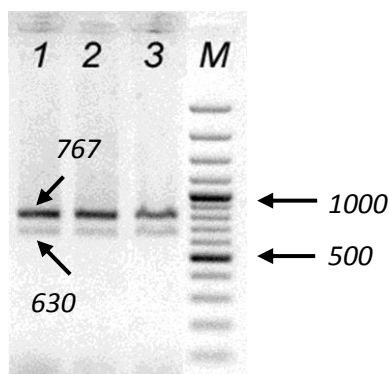


Рисунок 24 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы с праймерами GluBx к генам *Bx*: М – маркер молекулярного веса, 1 – Акмола 3 (*Bx7*), 2 – Целинная 3С (*Bx7*), 3 – Шортандинская 2012 (*Bx7*).

Для идентификации генов *Bx14* и *Bx17* использованы праймеры CAUBx752 и CAUBx642 (Xu et al., 2008), которые, как оказалось, могут быть использованы для идентификации других аллелей локуса *Glu-B1* (Yang et al., 2010). Например, пара праймеров CAUBx752 разработанные под аллель *Bx14* (752 п.н.) может

амплифицировать фрагменты в 520 и 350 п.н. ассоциированные с генами *Vx20* и *Vx6* соответственно, а в остальных случаях синтезируется ампликон размером 337 п.н. (Рисунок 25).

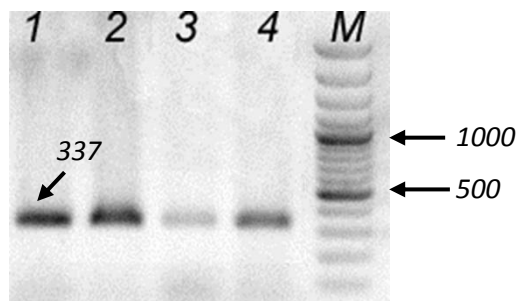


Рисунок 25 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы с праймерами САУВх752 к генам *Vx*: М – маркер молекулярного веса, 1 – Астана 2 (*Vx7*), 2 – Акмола 2 (*Vx7*), 3 – Шортандинская 2012 (*Vx7*), 4 – Целинная 24 (*Vx7*),

Разработанный праймер САУВх642 идентифицирует гены *Vx17* (534 п.н.) и *Vx6* (660 п.н.), тогда как при их отсутствии, образует фрагмент размером 642 п.н. (Рисунок 26).

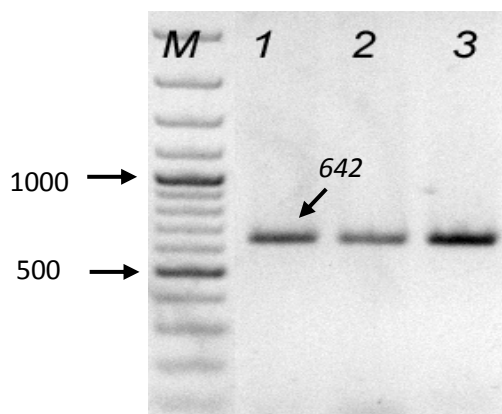


Рисунок 26 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы с праймерами Вх6 к генам *Vx*: М – маркер молекулярного веса, 1 – Астана 2 (*Vx7*), 2 – Акмола 2 (*Vx7*), 3 – Карабалыкская 98 (*Vx7*).

Для дополнительной идентификации гена *Vx6* локуса *Glu-B1* использовался праймер Вх6 (Schwarz et al., 2004). Применение данного праймера позволяет получить ампликоны размером 246 п.н. соответствующие гену *Vx6*, во всех других случаях образуются фрагменты размером 213 п.н. (Рисунок 27).

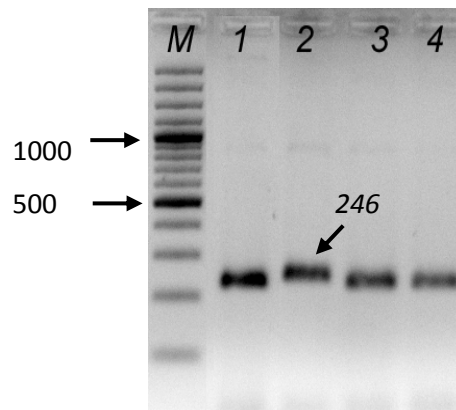


Рисунок 27 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы с праймерами CAUBx652 к генам Vx: М – маркер молекулярного веса, 1 – Целинная 26 (*Vx7*), 2 – Чайниз Спринг (*Vx6*), 3 – Целинная 3С (*Vx7*), 4 – Целинная юбилейная (*Vx7*).

На сегодняшний день пристальное внимание исследователей уделяется аллелю *Glu-B1al*, (Li et al., 2019; Rasheed et al., 2019), интерес связан с тем, что данный аллель контролирует синтез субъединицы *Vx7^{OE}* связанный с повышенными хлебопекарными качествами муки. Для идентификации этого гена разработан праймер MARVx7OE с помощью которого амплифицировался фрагмент размером 563 п.н (Butow et al., 2004). В дальнейшем оказалось, что праймер не обладает высокой специфичностью к гену *Glu-B1al* и может амплифицировать фрагменты, соответствующие аллелям *Glu-B1ak* (7* + 8*) и *Glu-B1a* (7 + *Vynull*).

Поэтому для уточнения наличия или отсутствия аллеля *Glu-B1al* дополнительно используются праймеры Vx7^{OE}L и Vx7^{OE}R (Ragurathy et al., 2007), позволяющие получить фрагменты массой 447 и 884 п.н соответственно. В случае амплификации соответствующих фрагментов с праймерами MARVx7OE, Vx7^{OE}L и Vx7^{OE}R можно однозначно выявить ценный аллель *Glu-B1al*, однако по результатам наших исследований, генотипа с таким аллелем не выявлено (Zaitseva et al., 2017).

Для идентификации аллелей локуса *Glu-B1* кодирующие субъединицы глютеина у-типа использованы праймеры Vu8 и Vu9 (Lei et al., 2006). Праймер Vu8, при наличии гена *Vu8* позволяет получить фрагмент размером 527 п.н. (Рисунок 28А).

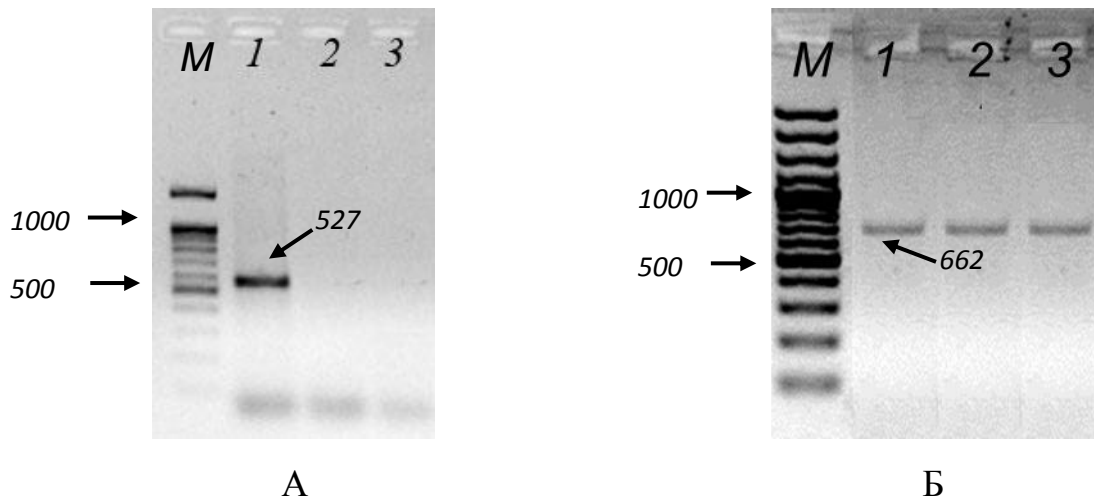


Рисунок 28 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы: А) с праймерами *Bu8*; М – маркер молекулярного веса, 1 – Астана 2 (*Bu8*), 2 – Шортандинская 2007 (*Bu9*), 3 – Шортандинская 2012 (*Bu9*); Б) с праймерами *Bu9*: 1 – Шортандинская 2007 (*Bu9*); 2 – Шортандинская 2012 (*Bu9*); 3 – Целинная юбилейная.

В случае использования праймера *Bu9* образуются фрагменты, ассоциированные с генами *Bu9* (662 п.н.) (Рисунок 28Б), *Bu20* (753 п.н.), во всех других случаях синтезируется фрагмент размером 707 п.н.

Для генов *x*- и *y*-типа локуса *Glu-D1*, использовались праймеры *Dx5* и *Dy10:12* (таблица 3). Ген *x*-типа *Dx5* является самым ценным для хлебопекарного качества и идентифицируется с помощью праймера *Dx5* (Lafiandra et al., 1997). В случае идентификации данного гена синтезируется ампликон размером 450 п.н. (Рисунок 29А).

При идентификации аллелей *y*-типа, праймерами *Dy10:12*, образуются фрагменты размером 576 и 612 п.н. ассоциированные с генами *Dy10* и *Dy12* соответственно (Рисунок 29Б).

Таким образом, применение системы из 14 ДНК-маркеров позволило идентифицировать аллельный состав локусов *Glu-1* (таблица 25).

Как видно из результатов анализа на основе ДНК-маркеров, полученные результаты подтвердили данные по идентификации аллелей локусов *Glu-1* с помощью «классического» SDS-электрофореза глютенина. Тем не менее, при сопоставлении результатов ДНК анализа с результатами SDS-электрофореза, по

некоторым сортам выявлен полиморфизм, который не определил один из методов.

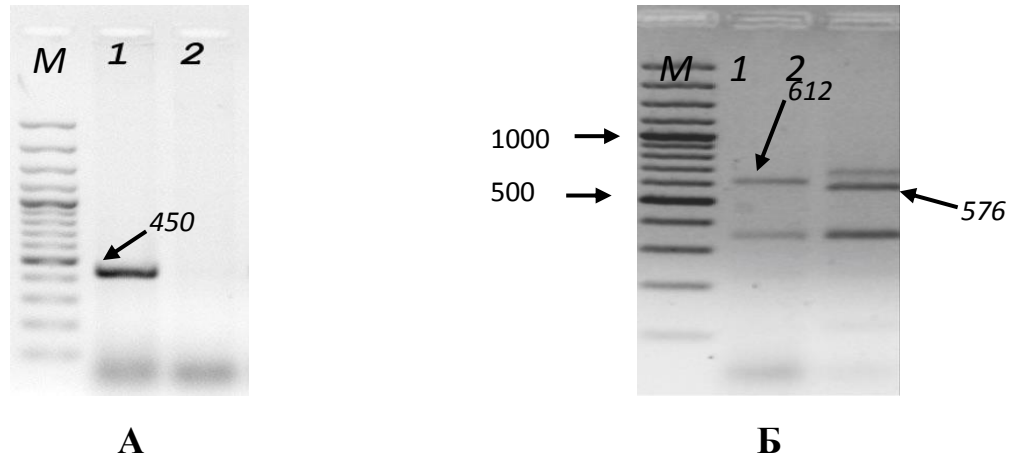


Рисунок 29 – Результаты амплификации ДНК растений пшеницы с праймерами: А – Dх5: М – маркер молекулярного веса, 1 – Астана 2 (Dх5), 2 – Акмола 2 (Dх2); Б – Dy10:12: М – маркер молекулярного веса, 1 – Акмола 2 (Dy12), 3 – Астана 2 (Dy10).

Например, по локусу *A1* с помощью ПЦР обнаружена, гетерогенность сорта Целинная 26, тогда как SDS-электрофорез этого не выявил. С другой стороны ПЦР не обнаружил полиморфизм по локусу *A1* в сорте Акмола 3, а SDS-электрофорезом идентифицировано два аллеля. Такая же ситуация наблюдалась по локусу *D1*, ПЦР выявил полиморфизм в четырех сортах: Акмола 2, Астана 2, Акмола 40 и Целинная 3С, тогда как при SDS-электрофорезе этого не наблюдалось. Также и с сортами Астана и Целинная юбилейная, полиморфизм которых установлен электрофорезом глютенинов, но по результатам ПЦР данные сорта мономорфны. Такие же результаты получены при сравнении данных SDS-электрофореза и ПЦР, по локусу *Glu-B1*.

Таким образом, применение двух методов, один из которых основан на применении ДНК-маркеров, а второй на полиморфизме проламинов выявляемый SDS-электрофорезом, позволил получить максимально объективную информацию об аллельном составе локусов *Glu-1* яровой мягкой пшеницы. Полученные сведения могут помочь в селекционной работе по отбору наиболее ценных генотипов несущих повышенные качественные признаки.

4.4. Связь аллелей глютенинкодирующих локусов с технологическими и хлебопекарными параметрами яровой мягкой пшеницы

Для установления влияния компонентов ВМСГ на технологические характеристики проведен электрофорез и технологическая оценка 40 образцов селекционных линий питомника конкурсного сортоиспытания и 33 сортов яровой мягкой пшеницы (Приложение 10).

По каждому показателю составлен порог для качественной пшеницы (Методика, 1988): содержание протеина – выше 14,0%; натура и стекловидность зерна более 750 г/л и 60% соответственно; содержание и качество клейковины более 28,0% и 45-80 ед. ИДК; удельная работа деформации теста – свыше 280 ед. альвеографа; соотношение упругости к растяжимости (P/L) – от 0,8 до 1,5; валориметрическая оценка выше 70 ед. валориметра; объем хлеба более 650 мл, формоустойчивость от 0,41 до 0,60 ед.; пористость от 4,3 до 5,0 балл; общая хлебопекарная оценка от 4,3 до 5,0 баллов.

Для проверки независимости частот аллелей локусов *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* от технологических признаков, изучались аллели, наиболее часто встречающиеся среди 73 образцов пшеницы (40 селекционных линий, 33 сорта яровой мягкой пшеницы). Среди изученных образцов частота аллеля *Glu-A1b* составило 0,70, *Glu-B1c* – 0,72, аллели *Glu-D1d* – 0,45 и *Glu-D1a* – 0,54. При составлении таблиц сопряженности оказалось, что часто встречающиеся аллели могут быть в образцах, как с высокими, так и с низкими технологическими показателями. Например, технологический показатель P/L – показывает сбалансированность между показателями упругость (P) и растяжимость (L) теста. Наиболее оптимальным для условий Северного Казахстана оказался интервал $P/L = 0,8-1,5$. При составлении таблицы сопряженности в графу с оптимальным интервалом попали 37 образцов с аллелем *Glu-A1b* что составило примерно 51%, (таблица 26). В результате расчетов, полученные значения критерия χ^2 (хи-квадрат) – показало значимую взаимосвязь компонентов глютенина только с 3 показателями: содержанием клейковины, отношением P/L и валориметрической оценкой (таблица 27).

Таблица 26 – Сопряженность аллеля *Glu-A1b* с показателем *P/L*

Аллель	Оптимальный интервал	Выше или ниже интервала	Σ
	0,8-1,5	0,8-1,5	
<i>Glu-A1b</i>	37 (32)*	14 (19)*	51
<i>Glu-A1a + Glu-A1c</i>	9 (14)*	13 (8)*	22
Σ	46	27	73

$\chi^2 = 5,31$ ($P = 0,95$ и $d.f. = 2$) коэффициент контингенции $V = 0,27$

*В скобках указаны теоретические частоты

Коэффициенты ассоциации (Q) и контингенции (V) также выявили связи только с тремя указанными параметрами.

Таблица 27 – Сопряженность аллелей ВМСГ селекционных линий и сортов яровой мягкой пшеницы с технологическими характеристиками

ВМСГ/ аллель	Стат. показатель	Технологические и биохимические признаки									
		содержание протеина	стекловидность	содержание клейковины	качество клейковины	удельная работа деформации теста	отношение р/л	валориметрическая оценка	формоустойчивость	пористость	общая хлебопекарная оценка
2*/ <i>Glu-A1b</i>	Q	0,17	-0,07	0,53	0,27	0,32	0,58	0,00	-0,04	0,10	-0,14
	χ^2	0,15	0,00	3,86*	0,38	0,89	5,31*	0,07	0,11	0,02	0,11
	V	0,05	0,00	0,23	0,07	0,11	0,27	0,03	0,04	0,02	0,04
7+9/ <i>Glu-B1c</i>	Q	0,08	0,02	0,34	-0,64	0,01	0,19	0,56	-0,44	0,11	-
	χ^2	0,00	0,03	1,13	1,37	0,06	0,22	4,20*	0,18	0,03	0,52
	V	0,00	0,02	0,13	0,14	0,03	0,05	0,24	0,05	0,02	0,08
5+10/ <i>Glu-D1d</i>	Q	-0,16	0,04	-0,39	0,34	-0,02	-0,63	0,32	0,04	-0,06	-0,12
	χ^2	0,19	0,00	2,19	0,63	0,03	7,12*	0,93	0,09	0,00	0,42
	V	0,05	0,00	0,17	0,09	0,02	0,31	0,11	0,04	0,002	0,08
2+12/ <i>Glu-D1a</i>	Q	0,09	-0,09	0,33	-0,37	-0,02	0,60	-0,35	0,07	0,02	0,09
	χ^2	0,02	0,02	1,50	0,81	0,04	6,18*	1,23	0,05	0,03	0,42
	V	0,01	0,01	0,14	0,11	0,02	0,29	0,13	0,03	0,02	0,08

* $\chi^2_{St} = 3,84$ ($d.f. = 1$)

Аллель *Glu-A1b*. Полученные коэффициенты контингенции (0,27) и ассоциации (0,58) (таблица 27) показали достоверную связь аллеля *Glu-A1b* с параметром *P/L*. В ранних исследованиях (Branlard and Dardevet, 1985) указывалось, что ВМСГ *A1x2** (аллель *Glu-A1b*) тесно коррелирует с параметром *P* (упругость теста), тогда как на параметр *L* (растяжимость теста) влияют другие

аллели. По результатам наших исследований компонент $Ax2^*$ имеет влияние на соотношение P/L . При изучении сопряженности аллелей ВМСГ с климатическими условиями, установлена связь аллеля *Glu-A1b* с устойчивостью к засухе (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011), что подтверждается тем, что изучаемые сорта и селекционные линии северо-казахстанской селекции имеют достаточно высокую устойчивость к засухе (Morgounov et al., 2001).

Аллель *Glu-B1c*. По результатам технологической оценки набора селекционных линий и сортов яровой мягкой пшеницы и расчета сопряженности аллелей с качественными показателями, установлена связь аллеля *Glu-B1c* с валориметрическим индексом. Этот показатель характеризует эластичные свойства теста и устойчивость к замесу. Соответственно, чем выше результат, тем лучше качество готового хлеба. Связь данного аллеля с показателем оказалось достаточно тесной, коэффициенты ассоциации (Q) и контингенции (V) составили 0,56 и 0,24 соответственно, при $\chi^2 = 4,2$ ($p = 0,95$ и d.f. = 2) (таблица 27).

Аллели *Glu-D1a* и *Glu-D1d*. При оценке сопряженности аллелей локуса *Glu-D1* с реологическими и хлебопекарными характеристиками выявлена связь с параметром P/L , причем для обеих аллелей *a* и *d*. Связь считается подтвержденной, если соблюдается условие: $|Q| \geq 0,5$ и $|V| \geq 0,3$ (Антамошкин и Бакаева, 2011). По результатам наших исследований для компонентов ВМСГ 2 + 12 (аллель *a*) данное условие соблюдается: $|Q| = |0,6| \geq 0,5$ и $|V| = |\sim 0,3| \geq 0,3$, при $\chi^2 = 6,18$ ($P = 0,95$ и d.f. = 2). Противоречивые данные получены при подсчете сопряженности аллеля *d* с параметром P/L . Коэффициент ассоциации Q равен - 0,63 (таблица 27), что говорит об отрицательной связи. Однако коэффициент контингенции $V = 0,312$ показывает о наличии слабой, но положительной связи. В обоих случаях соблюдается условие: $|Q| = |0,63| \geq 0,5$ и $|V| = |0,312| \geq 0,3$, при $\chi^2 = 7,12$ ($P = 0,95$ и d.f. = 2).

Таким образом, при изучении сопряженности технологических показателей с аллельным составом локусов *Glu-1*, установлена связь ВМСГ $Ax2^*$ (аллель *Glu-A1b*) с содержанием клейковины и соотношением P/L , пара ВМСГ $Bx7 + By9$

(аллель *Glu-B1c*) связаны с валориметрическим индексом, по локусу *Glu-D1* установлена связь аллелей *Glu-D1a* и *Glu-D1d* с соотношением *P/L*.

4.5. Генетическое разнообразие аллелей глютенинкодирующих локусов сортообразцов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири

Идентифицированные ВМСГ и аллели локусов *Glu-1*, в сортообразцах яровой мягкой пшеницы российской селекции: НИИСХ СЗ и ГАУ СЗ (Тюмень) и Челябинский НИИСХ (Челябинск), представлены в Приложении 7.

В результате электрофореза выявлено три аллеля по локусу *Glu-A1*: *a*, *b* и *c* – частота встречаемости которых составила 1,6%, 66,9% и 31,5% соответственно. Локус *Glu-B1* представлен четырьмя аллелями: *c* (68,7%), *a* (18,7%), *b* (10,6%) и *d* (1,6%). Всего два аллеля: *a* и *d* идентифицировано в локусе *Glu-D1* с частотой 35,5% и 64,5% соответственно (Рисунок 30).

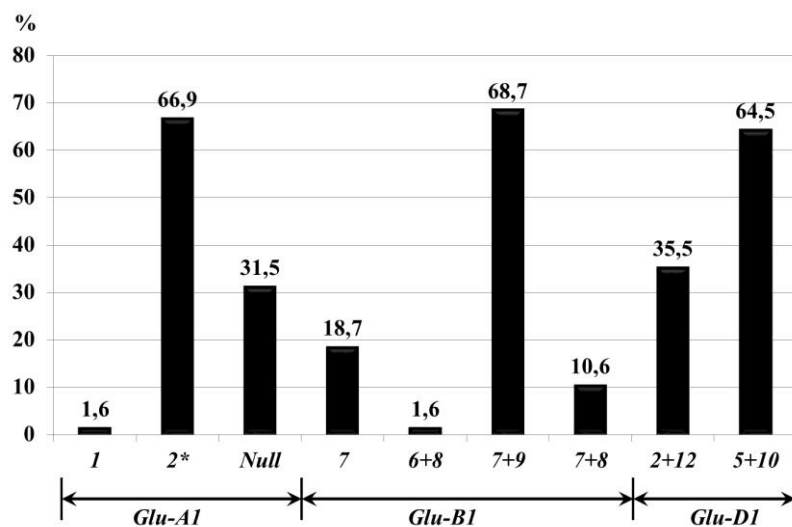


Рисунок 30 – Частота встречаемости высокомолекулярных субъединиц глютенина у 62 образцов яровой мягкой пшеницы российской селекции.

Доля полиморфных сортообразцов по трем глютенинкодирующим локусам оказалось 19,3% (12 их 62 образцов). Полиморфизм локуса *Glu-A1* представлен комбинацией аллелей *b* + *c* в 5 образцах – 8,0%. Аллель *Glu-A1a*, обнаружен только в одном сорте Челяба.

Полиморфизм локуса *Glu-B1*, представлен четырьмя типами ассоциаций высокомолекулярных субъединиц глютенина: среди которых комбинация 7/7 +

9/7 + 8 (аллели *a* + *c* + *b*) встречаются в двух образцах: Тюменская 80 (Тюменская обл.) и Челябинская 17 (Челябинская обл.). В единичных случаях встречались комбинации ВМСГ: 7/7 + 9 (аллели *a* + *c*) в сорте Тюменочка, субъединицы 7/7 + 8 (аллели *a* + *b*) идентифицированы в линии Эритроспермум 23390, в сорте Тюменская юбилейная аллельный полиморфизм в виде комбинации ВМСГ *b* + *c* (7 + 8/7 + 9) (Утебаев и др., 2021).

Локус *Glu-D1* представлен всего двумя типами ассоциаций ВМСГ 2 + 12/5 + 10 в 6 из 62 образцах – 9,7%.

На основе частот аллелей локусов *Glu-1* рассчитано генетическое (*H*) и внутривидовое (*μ*) разнообразие, а также доля редких аллелей (*h*) (таблица 28).

Таблица 28 – Биометрические показатели локуса *Glu-1* яровой мягкой пшеницы российской селекции

Статистический показатель	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)		
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>
<i>H</i>	0,45	0,48	0,46
$\mu \pm S_\mu$	2,27 ± 0,16	2,94 ± 0,22	1,96 ± 0,03
$h \pm S_h$	0,24 ± 0,05	0,26 ± 0,05	0,02 ± 0,01

Результаты статистических расчетов показали, что *H*, *μ* для каждого глютенинкодирующего локуса примерно одинаково. Чуть большее разнообразие отмечается в локусе *Glu-B1* за счет четырех идентифицированных аллелей. Доля редких аллелей оказалась наименьшей по локусу *Glu-D1* 0,02 ± 0,01, вследствие того, что данный локус представлен всего двумя аллелями *a* и *d*.

При сравнении данных базы GRIS (<http://www.wheatpedigree.net>) с результатами идентификации глютенинов, оказалось, что состав ВМСГ некоторых сортов не сходился. Вероятно, это связано с тем, что в исследования попадали различные биотипы сорта. Так, например, в сорте Уралочка идентифицированы субъединицы 2*/Null, 7 + 9, 2 + 12, тогда как по данным GRIS этому сорту соответствуют глютенины состава 2*, 7 + 8, 5 + 10/2 + 12.

Идентификация высокомолекулярных субъединиц глютенина и аллелей локусов *Glu-1*, пшеницы тюменской селекции не проводилось ранее, поэтому

характеристика ВМСГ тюменской и челябинской пшеницы будут приведены отдельно.

ВМСГ тюменской пшеницы. По результатам электрофореза глютеина 33 сортов пшеницы тюменской селекции выявлено 2 аллеля по локусам *Glu-A1* (**b**, **c**) и *Glu-D1* (**a**, **d**) и 3 аллеля по локусу *Glu-B1* (**a**, **b**, и **c**). Установлена доля мономорфных сортов ~78,8% (26 из 33 сортов), для которых характерно 7 типов комбинаций ВМСГ, где наиболее часто встречается: 2*, 7 + 9, 5 + 10 (~ 53,8%). Доля полиморфных образцов пшеницы составила 21,2% (7 из 33 сорта). Полиморфные сорта представляли собой смесь зерновок, электрофореграммы которых различались по аллелям одного или нескольких глютеин-кодирующих локусов.

Полиморфизм локуса *Glu-A1* выражен в виде комбинаций компонентов: 2*/Null в 2 сортах: Сурэнта 4 и Тюменская 80. Мономорфными по аллелям **b** и **c** оказались 25 (75,7%) и 6 (18,2%) сортов соответственно. На основе статистических расчетов, частота встречаемости аллелей **b** (2*) и **c** (Null) локуса *Glu-A1* составляла ~ 78,8% и 21,2%, соответственно (Рисунок 31). Полиморфизм локуса *Glu-B1* представлен тремя типами комбинаций компонентов глютеина в сортах: Тюменочка – 7/7 + 9 (аллели **a** + **c**), Тюменская 80 – 7/7 + 9/7 + 8 (аллели **a** + **c** + **b**) и Тюменская юбилейная – 7 + 8/7 + 9 (аллели **b** + **c**). Аллель **c**, кодирующий синтез пары компонентов 7 + 9, встречался в большинстве случаев, и имел максимальную частоту распространения 82,7% (Рисунок 31). Полиморфизм локуса *Glu-D1* наблюдался в 4 сортах – Тюменская 80, Сурэнта 3, Сурэнта 6 и Сурэнта 7 по аллелям **d** + **a** (компоненты 5 + 10/2 + 12). В целом частота встречаемости аллелей *Glu-D1a* (субъединицы 2 + 12) и *Glu-D1d* (субъединица 5 + 10) составила 33,3 и 66,7% соответственно (Рисунок 31).

На основе оценки влияния субъединиц глютеина на хлебопекарное качество, 14 из 33 сортов (42,4%) оцениваются в 9 баллов. При оценке влияния ВМСГ на хлебопекарное качество в полиморфном сорте, балл выставлялся для каждой, или пары субъединицы и делился на количество идентифицированных субъединиц этого локуса.

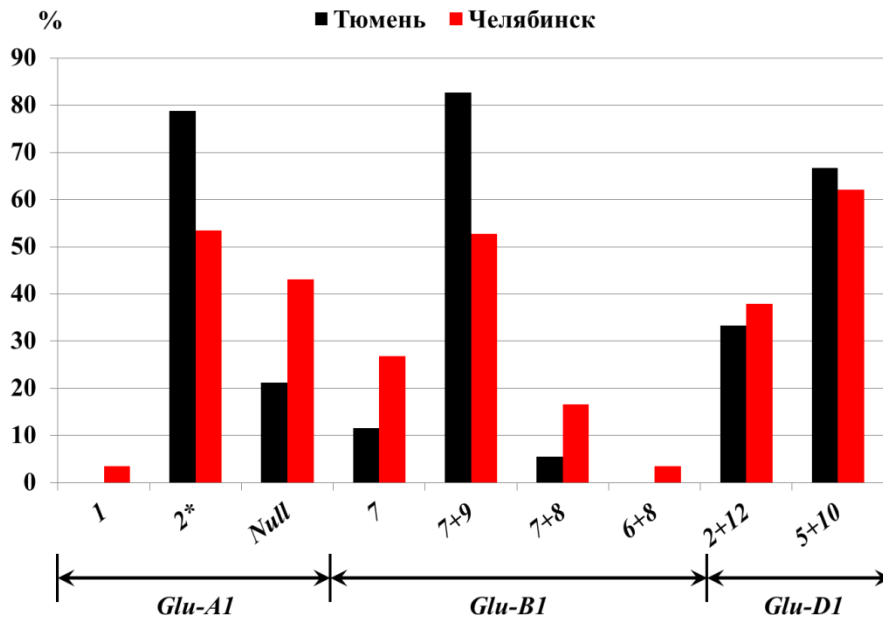


Рисунок 31 – Частота встречаемости высокомолекулярных субъединиц глютеина в образцах яровой мягкой пшеницы тюменской и челябинской селекции

ВМСГ челябинской пшеницы. В результате анализа 29 сортов установлено, что яровая мягкая пшеница челябинской селекции имеет примерно такой же состав глютеинов, как и тюменская пшеница, за исключением сорта Челяба, у которого присутствует пара субъединиц $b + 8$, контролируемые аллелем *Glu-B1d*. Доля сортов пшеницы челябинской селекции полиморфных по локусам глютеина, оказалась ниже тюменских – 17,2% (5 из 29 сортов). Выявлено 9 типов ассоциаций ВМСГ для мономорфных сортов, среди которых наиболее часто встречались 2 типа: 2^* , $7 + 9$, $2 + 12$ оцениваемые в 7 баллов (6 сортов) и 2^* , $7 + 9$, $5 + 10$ – 9 баллов (5 сортов) (Приложение 4). Максимальные 10 баллов получил только сорт Челяба степная, в котором удачно сочетались субъединицы глютеина, оцениваемые высокими баллами. Идентифицировано по 2 аллеля для локусов *Glu-A1* (b , c), *Glu-D1* (a , d) и 4 аллеля локуса *Glu-B1* (a , b , c и d). Частота встречаемости аллелей локуса *Glu-A1* составила b (2^*) – 53,4%, c (*Null*) – 43,1% (Рисунок 31). Разнообразие аллелей локуса *Glu-B1* в челябинской пшенице оказалась чуть выше, ввиду присутствия аллеля d (ВМСГ $b + 8$). Полиморфизм локуса *Glu-D1* обнаружен в двух сортах: Кукушка и Челябинская 17 (Приложение 7). Частота встречаемости «хорошего аллеля» *Glu-D1d* выше, чем частота

«плохого аллеля» *Glu-D1a* и составила 62,0% (Рисунок 31). На основе частот встречаемости рассчитаны следующие биометрические показатели: внутривидовое (μ) и генетическое (H) разнообразие (таблица 29).

Таблица 29 – Биометрические показатели глютенинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы из различных селекционных учреждений России.

Селекционный центр	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-I</i>)			Среднее
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
Внутривидовое разнообразие ($\mu \pm S_{\mu}$)				
НИИСХ СЗ, ГАУ СЗ	1,84 ± 0,09	2,15 ± 0,24	1,92 ± 0,07	1,97 ± 0,13
Челяб. НИИСХ	1,99 ± 0,29	3,65 ± 0,23	1,95 ± 0,06	2,53 ± 0,19
Генетическое разнообразие (H)				
НИИСХ СЗ, ГАУ СЗ	0,35	0,29	0,43	0,36
Челяб. НИИСХ	0,50	0,69	0,45	0,55

Как видно, внутривидовое разнообразие μ локусов глютенина *A1* и *D1* практически на одинаковом уровне для обоих селекционных центров. Для пшеницы Челябинского НИИСХ показатель μ локуса *Glu-B1* чуть выше, за счет идентифицированного аллеля *d*, контролирующей синтез пары ВМСГ 6 + 8. Генетическое разнообразие – H в каждом локусе варьирует от 0,29 до 0,69. По локусам *Glu-A1* и *Glu-B1* показатель H выше у челябинских сортов за счет того, что идентифицированы аллели, отсутствующие в пшенице тюменского происхождения. Значение H локуса *Glu-D1* практически одинаково для пшеницы из обоих регионов.

Полученные результаты могут стать основой стратегии отбора генотипов пшеницы с определенным сочетанием аллелей глютенина, поэтому характеристики каждого глютенинкодирующего локуса изученных образцов российской пшеницы, будут обсуждаться отдельно.

Локус *Glu-A1*. На основе изучения коллекции из 62 российских образцов пшеницы в локусе *Glu-A1* идентифицировано три аллеля: *a*, *b* и *c* с различными частотами встречаемости, при этом аллель *a*, оцениваемый максимальными 3 баллами для данного локуса, идентифицирован только в одном сорте Челябин (Челябинский НИИСХ). Можно предположить, что для исследуемых регионов

характерными аллелями являются **b** и **c**. Отличие заключается лишь в том, что соотношение аллелей в челябинской пшенице равно 1,2 : 1 (**b** = 53,4%, **c** = 43,1%), тогда как в тюменской пшенице соотношение этих же аллелей составило 3,7 : 1 (78,8% и 21,2% соответственно). Так как, аллель **b** (ВМСГ 1Aх2*) может быть связан с устойчивостью к засухе (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011), это повышает его ценность для селекции пшеницы на адаптивность.

Локус *Glu-B1*. Среди 4 идентифицированных аллелей наибольшая частота встречаемости зафиксирована для аллеля **c** (7 + 9). Отметим, что данный аллель имеет широкий ареал распространения и встречается во многих сортах пшеницы (Payne, 1987; Morgunov et al., 1990; Gianibelli et al., 2002; Khalid and Hameed, 2019; Chen et al., 2019). При изучении корреляции аллелей глютеинов яровой мягкой пшеницы с условиями произрастания выявлена связь аллеля *Glu-B1c* с засухоустойчивостью. Однако, данный аллель часто встречается и в озимых формах мягкой пшеницы, произрастающих во влажных и прохладных условиях (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011). Вторым по частоте распространения оказался аллель **a** (ВМСГ B1х7) – 18,7% (Рисунок 30), который ~ 2,3 раза чаще встречается в челябинской, чем в тюменской пшенице, что, вероятно, связано с особенностями селекции. Менее распространенным оказался аллель **b** (10,6%), контролирующей синтез пары компонентов 1Bх7 + 1Bу8, оцениваемый 3 баллами. Однако, при учете происхождения сортов пшеницы, частота встречаемости аллеля **b** оказалась выше в челябинской (16,6%) чем тюменской (5,5%) пшеницы.

Локус *Glu-D1*. Локус *Glu-D1* представлен 2 идентифицированными аллелями: **a** и **d**. Результаты изучения мировой коллекции мягкой пшеницы также указывают на широкое распространение аллелей **a** и **d**, контролирующих синтез компонентов 1Dх2 + 1Dу12 и 1Dх5 + 1Dу10 (Ayala et al., 2016). Наибольшее распространение получил аллель **d** с частотой 64,5% (Рисунок 30), оцениваемый 4 баллами, что вполне согласуется с направлением селекции пшеницы на повышение качества зерна. Тем не менее, немалую частоту встречаемости имеет пара ВМСГ 1Dх2 + 1Dу12 – 35,5% (Рисунок 30), что свидетельствует о том, что

данные субъединицы также играют значительную роль в формировании хлебопекарных качеств. Есть предположение о возможной связи аллеля *a* (ВМСГ *IDx2 + IDy12*) с засухоустойчивостью (Dobrotvorskaya and Martynov, 2011). Также, стоит отметить, что большинство качественной пшеницы Индии (Goel et al., 2018), Турции (Temizgul et al., 2016), Саратова и Омска (Rabinovich et al., 1998) по локусу *Glu-D1* чаще содержат аллель *a*. Напрашивается вывод о том, что аллель *Glu-D1a* не всегда может быть связан с пониженным качеством.

4.6. Сравнительный статистический анализ генетического разнообразия глютеинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана, и Западной Сибири

Показатель генетического разнообразия (*H*) для двух групп пшеницы колеблется от 0,29 до 0,52 (*Gli-B1*, *Gli-D1*, Северный Казахстан) (таблица 30). Полученная величина говорит о невысоком разнообразии аллелей глютеина в изученных образцах пшеницы. Установлено, что для пшеницы российской селекции параметр генетического разнообразия (*H*) по всем глютеинкодирующим локусам оказался примерно на одинаковом уровне 0,45 – 0,48, тогда как казахстанская пшеница имеет больший разброс значений. С другой стороны, показатель внутрипопуляционного разнообразия (μ) по локусам *A1* и *B1* примерно одинаков для обеих групп. Разница заключается в количестве идентифицированных аллелей, например в российской пшенице, идентифицировано 4 аллеля локуса *Glu-B1*, тогда как в казахстанской 6 аллелей. При этом 2 из 6 аллелей казахстанской пшеницы: *Glu-B1f* (ВМСГ *Bx22*) и *Glu-B1k* (ВМСГ *Bx13 + By16*) имеют довольно низкую частоту встречаемости: 0,94% и 1,08% соответственно, что и отразилось на близких значениях показателя внутрипопуляционного разнообразия (μ) между российской и казахстанской пшеницей.

Наименьшее значение доли редких аллелей (*h*) для казахстанской и российской пшеницы наблюдалось по локусам *Glu-A1* (0,28) и *Glu-D1* (0,02)

соответственно, что свидетельствует о равномерном распределении частот аллелей, т.к. $h < 0,3$ (Сбоева и Боронникова, 2019)

Несколько другая ситуация в выборке из казахстанской пшеницы, внутривидовое разнообразие для локусов *BI* и *DI* установлено на уровне 0,49 и 0,37 соответственно.

Таблица 30 – Показатели генетического (H) и внутривидового ($\mu \pm S_\mu$) разнообразия, доли редких аллелей ($h \pm S_h$) глютенинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции

Статистический показатель	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)			Среднее
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
Северный Казахстан				
H	0,49	0,29	0,52	0,43
$\mu \pm S_\mu$	$2,14 \pm 0,11$	$3,02 \pm 0,25$	$2,51 \pm 0,16$	$2,56 \pm 0,17$
$h \pm S_h$	$0,28 \pm 0,04$	$0,49 \pm 0,04$	$0,37 \pm 0,04$	$0,38 \pm 0,04$
Западная Сибирь				
H	0,45	0,48	0,46	0,46
$\mu \pm S_\mu$	$2,27 \pm 0,16$	$2,94 \pm 0,22$	$1,96 \pm 0,03$	$2,39 \pm 0,14$
$h \pm S_h$	$0,24 \pm 0,05$	$0,26 \pm 0,05$	$0,02 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,04$

Показатели внутривидового (μ) и генетического (H) разнообразия глютенинкодирующих локусов в зависимости от происхождения, представлены в таблице 31. Критерий μ для индивидуальных локусов колеблется от 1,84 (*Glu-A1*, Тюменская обл.) до 3,65 (*Glu-B1*, Челябинская обл.). По трем локусам, наибольшим внутривидовым разнообразием аллелей ($2,53 \pm 0,19$) отличались образцы, созданные в Челябинской области.

Таблица 31 – Показатели генетического (H) и внутривидового ($\mu \pm S_\mu$) разнообразия аллелей глютенинкодирующих локусов в шести группах сортообразцов яровой мягкой пшеницы

Область	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)			Среднее
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
1	2	3	4	5
Акмолинская	0,38 $1,87 \pm 0,07$	0,24 $2,61 \pm 0,36$	0,53 $2,43 \pm 0,17$	0,38 $2,30 \pm 0,20$
Костанайская	0,50 $1,99 \pm 0,02$	0,24 $2,37 \pm 0,24$	0,47 $1,96 \pm 0,04$	0,40 $2,11 \pm 0,10$
Павлодарская	0,52 $2,35 \pm 0,23$	0,44 $2,72 \pm 0,34$	0,52 $2,35 \pm 0,23$	0,49 $2,47 \pm 0,26$

1	2	3	4	5
Северо-Казахстанская	0,41 1,91 ± 0,12	0,23 2,04 ± 0,40	0,52 2,62 ± 0,29	0,39 2,19 ± 0,27
Тюменская	0,35 1,84 ± 0,09	0,29 2,15 ± 0,24	0,43 1,92 ± 0,07	0,36 1,97 ± 0,13
Челябинская	0,50 1,99 ± 0,29	0,29 3,65 ± 0,23	0,43 1,95 ± 0,06	0,36 2,53 ± 0,19

Примечание: Верхняя цифра – генетическое разнообразие, нижняя – внутривидовое разнообразие.

Однако по общему генетическому разнообразию, максимальное значение 0,49 зафиксировано для образцов из Павлодарской области. При наибольшем значении внутривидового разнообразия (μ) челябинской пшеницы, среднее значение доли редких аллелей оказалась минимальным – $0,11 \pm 0,05$ (таблица 32). При расчете доли редких аллелей индивидуальных локусов глютенина по группам происхождения пшеницы, нулевое значение h (0,00) локуса *Glu-A1* получено для Костанайской пшеницы. Это объясняется тем, что по данному локусу идентифицировано всего два аллеля: *b* (*1A2**) и *c* (*null* – аллель) с близкими значениями частоты встречаемости.

Таблица 32 – Доля редких аллелей ($h \pm S_h$) глютенинкодирующих локусов в шести группах сортообразцов яровой мягкой пшеницы

Область	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)			Среднее
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	
Акмолинская	0,06 ± 0,03	0,48 ± 0,07	0,19 ± 0,05	0,24 ± 0,05
Костанайская	0,00 ± 0,00	0,41 ± 0,07	0,02 ± 0,01	0,14 ± 0,03
Павлодарская	0,22 ± 0,07	0,32 ± 0,08	0,22 ± 0,07	0,23 ± 0,07
Северо-Казахстанская	0,05 ± 0,05	0,32 ± 0,09	0,13 ± 0,09	0,16 ± 0,07
Тюменская	0,09 ± 0,05	0,26 ± 0,08	0,02 ± 0,02	0,12 ± 0,05
Челябинская	0,17 ± 0,07	0,15 ± 0,06	0,02 ± 0,02	0,11 ± 0,05

Для оценки различий между группами сортов и линий пшеницы различного происхождения использован критерий идентичности (I), рассчитанный на основе генетического сходства (r) (таблица 33). Установлено, что частота аллелей в пшенице тюменской селекции по локусу *Glu-D1* практически одинакова с челябинской и костанайской, а по локусу *Glu-A1* с акмолинской и северо-

казахстанской. Челябинская пшеница, на основе расчетов, также оказалась схожа с костанайской и павлодарской по локусам *Glu-D1* и *Glu-A1* соответственно.

Таблица 33 – Показатели генетического сходства (r) и критерия идентичности (I) групп сортообразцов яровой мягкой пшеницы по частоте аллелей локусов *Glu-1*

Сравниваемые группы пшеницы	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)		
	<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>
Западная Сибирь – Северный Казахстан	0,99 ± 0,01 3,43 (5,99)	0,95 ± 0,01 17,15 (12,59)	0,98 ± 0,01 6,86 (7,81)
Тюменская – Челябинская	0,95 ± 0,02 6,17 (5,99)	0,93 ± 0,031 8,64 (7,81)	1,00 0
Тюменская – Акмолинская	1,00 0	0,96 ± 0,02 6,25 (9,49)	0,97 ± 0,02 4,69 (5,99)
Тюменская – Костанайская	0,94 ± 0,03 9,54 (3,84)	0,98 ± 0,01 3,18 (7,81)	1,00 0
Тюменская – Павлодар	0,95 ± 0,03 6,17 (5,99)	0,97 ± 0,02 3,70 (7,81)	0,98 ± 0,02 2,46 (7,81)
Тюменская – Северо-Казахстанская	1,00 0	0,90 ± 0,03 7,04 (7,81)	0,90 ± 0,05 7,04 (5,99)
Челябинская – Акмолинская	0,96 ± 0,02 5,78 (5,99)	0,86 ± 0,04 20,24 (11,07)	0,97 ± 0,02 4,33 (5,99)
Челябинская – Костанайская	0,98 ± 0,01 2,94 (5,99)	0,89 ± 0,03 16,15 (9,49)	1,00 0
Челябинская – Павлодарская	1,00 0	0,94 ± 0,03 6,96 (9,49)	0,99 ± 0,01 1,16 (5,99)
Челябинская – Северо-Казахстанская	0,97 ± 0,02 2,04 (5,99)	0,76 ± 0,05 16,29 (9,49)	0,91 ± 0,05 6,11 (5,99)
Акмолинская – Костанайская	0,95 ± 0,02 9,79 (3,84)	0,96 ± 0,02 7,83 (11,07)	0,97 ± 0,02 5,87 (5,99)
Акмолинская – Павлодарская	0,96 ± 0,02 5,78 (5,99)	0,92 ± 0,03 11,57 (11,07)	0,98 ± 0,01 2,89 (7,81)
Акмолинская – Северо-Казахстанская	1,00 0	0,93 ± 0,03 5,37 (9,49)	0,93 ± 0,04 5,37 (7,81)
Костанайская – Павлодарская	0,99 ± 0,01 1,47 (5,99)	0,95 ± 0,03 7,35 (7,81)	0,99 ± 0,01 1,47 (5,99)
Костанайская – Северо-Казахстанская	0,97 ± 0,03 2,32 (3,84)	0,93 ± 0,03 5,42 (9,49)	0,91 ± 0,04 6,96 (5,99)
Павлодарская – Северо-Казахстанская	0,97 ± 0,03 2,04 (5,99)	0,82 ± 0,04 12,22 (9,49)	0,97 ± 0,03 2,04 (5,99)

Примечание: Верхняя цифра – показатель генетического сходства (r), нижняя – критерий идентичности (I). В скобках χ^2 для 5%-ного уровня значимости.

Как видно из таблицы 33, достоверные различия отмечены для нескольких групп пшеницы. При этом отличие, рассчитанное для одного локуса, не всегда распространяется на остальные. Например, сорта пшеницы тюменского

происхождения достоверно отличаются от челябинских только по аллелям локусов: *Glu-A1* ($I = 6,17$) и *Glu-B1* ($I = 8,64$), при 5% уровне значимости $\chi^2 = 5,99$ и 7,81 соответственно, тогда как по локусу *Glu-D1* различий нет. Также по двум локусам: *Glu-B1* и *Glu-D1* челябинские сорта отличаются от пшеницы северо-казахстанской селекции. В целом наибольшее отличие групп пшеницы между собой наблюдалось по локусу *Glu-B1*, к тому же при общем сравнении российской и казахстанской пшеницы, достоверное отличие наблюдалось только по локусу *Glu-B1*.

В общем, статистические расчеты показали достоверные отличия между сравниваемыми группами пшеницы при значении генетического сходства (r) от 0,76 до 0,95. Однако, получены результаты, при которых $r = 0,90$, но достоверное отличие отсутствовало, как например, в случае со сравниваемой парой: тюменская и северо-казахстанская (*Glu-B1*), $r = 0,90 \pm 0,03$, $I = 7,04$ ($\chi^2 = 7,81$). В данном случае относительно низкое значение генетического сходства обусловлено, тем, что в тюменской пшенице идентифицирован аллель **a** (субъединица *Bx7*), который отсутствовал в северо-казахстанской и, наоборот, в северо-казахстанской пшенице обнаружен редкий аллель **k** (*Bx22*) которого нет в тюменских сортах. Тем не менее, достоверного отличия по данным группам не наблюдалось, т.к. частота этих аллелей (**a** и **k**) крайне низка, что отразилось на значении критерия идентичности I .

Таким образом, значение показателя генетического сходства (r) говорит о некоторых различиях между группами по частоте или количеству аллелей, но достоверную разницу между сравниваемыми группами может показать критерий идентичности (I).

**ГЛАВА 5. БИОХИМИЧЕСКАЯ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА
СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ТЮМЕНСКОЙ И
ШОРТАНДИНСКОЙ СЕЛЕКЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ
АГРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ**

**5.1. Тюменские сорта яровой мягкой пшеницы в условиях Северного
Казахстана и Северного Зауралья**

По результатам экологического сортоиспытания, тюменские сорта отнесены к среднеспелому и среднепозднему типу созревания в условиях Северного Казахстана. Средняя урожайность сортов составила 1,92 т/га, превышение над стандартами не наблюдалось (таблица 34).

Таблица 34 – Вегетационный период и урожайность сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Северного Зауралья, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Вегетац. период, сутки	Урожайность, т/га						Среднее	Отклонение от стандарта, ± т/га
		2019 г.			2020 г.				
		I	II	среднее	I	II	среднее		
Среднеспелая группа спелости									
Акмола 2 (St)	90	2,55	2,75	2,65	1,74	1,97	1,86	2,25	-
Тюменская 30	90	1,60	1,80	1,70	1,49	1,62	1,56	1,63	- 0,62
Тюменская 33	90	1,69	1,85	1,77	1,48	1,62	1,55	1,66	- 0,59
Среднепоздняя группа спелости									
Целинная юбилейная (St)	92	2,70	2,90	2,80	1,84	2,07	1,96	2,38	-
Авиада	95	2,28	2,42	2,35	2,18	2,32	2,25	2,30	- 0,08
Аделина	91	2,20	2,40	2,30	1,81	2,05	1,93	2,12	- 0,27
Икар	94	1,76	1,91	1,84	1,64	1,90	1,77	1,80	- 0,58
Лютесценс 585	92	1,60	1,70	1,65	1,34	1,68	1,51	1,58	- 0,80
Рикс	96	2,12	2,20	2,16	1,70	1,81	1,76	1,96	- 0,42
Серебряна	95	2,38	2,50	2,44	1,69	1,73	1,71	2,08	- 0,31
СКЭНТ-3	91	2,54	2,73	2,64	1,78	1,89	1,84	2,24	- 0,14
Тюменец 2	93	1,91	2,03	1,97	1,50	1,59	1,55	1,76	- 0,62
Тюменская 25	92	2,00	2,10	2,05	1,61	1,73	1,67	1,86	- 0,52
Тюменская 27	92	1,76	1,87	1,82	1,51	1,59	1,55	1,68	- 0,70
Тюменская 29	92	1,80	1,98	1,89	1,80	1,97	1,89	1,89	- 0,49
Тюменская 31	92	1,67	1,83	1,75	1,56	1,64	1,60	1,68	- 0,71
Тюменская 32	91	1,90	2,04	1,97	1,53	1,73	1,63	1,80	- 0,58
Среднее		2,03	2,17	2,10	1,66	1,82	1,74	1,92	-
НСР ₀₅		0,23			0,26			-	-

Результаты биохимической и технологической оценки качественных показателей яровой мягкой пшеницы тюменской селекции представлены в таблице 35.

Таблица 35 – Биохимическая оценка зерна сортов яровой мягкой пшеницы тюменской селекции в условиях Северного Казахстана, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Масса 1000 зерен, г	Содержание протеина, %	Клейковина		Нагура зерна, г/л	Стекло-видность, %	Седиментация, мл
			содержание, %	качество, ед. ИДК			
Среднеспелая группа спелости							
Акмола 2 (St)	34,1	15,7	31,2	73	782	55	85
Тюменская 30	35,3 (+1,2)	16,2 (+0,5)	33,1 (+1,9)	77 (+4)	801 (+19)	57 (+2)	75 (-10)
Тюменская 33	33,3 (-0,8)	17,5 (+1,8)	36,4 (+5,2)	84 (+11)	781 (-1)	55 (0)	81 (-4)
Среднепоздняя группа спелости							
Целинная юбилейная (St)	34,0	15,6	31,6	73	785	61	83
Авиада	36,2 (+2,2)	16,1 (+0,5)	32,1 (+0,5)	75 (+2)	800 (+15)	56 (-5)	64 (-19)
Аделина	34,7 (+0,7)	15,9 (+0,3)	32,4 (+0,8)	74 (+1)	792 (+7)	49 (-12)	82 (-1)
Икар	36,7 (+2,7)	16,4 (+0,8)	33,5 (+1,9)	74 (+1)	799 (+14)	55 (-6)	73 (-10)
Лютесценс 585	34,4 (+0,4)	17,6 (+1,0)	37,0 (+5,4)	82 (+7)	785 (0)	54 (-7)	82 (-1)
Рикс	39,1 (+5,1)	16,1 (+0,5)	32,8 (+1,2)	76 (+3)	788 (+3)	57 (-4)	70 (-13)
Серебрина	38,8 (+4,8)	15,9 (+0,3)	31,8 (+0,2)	74 (+1)	796 (+11)	61 (0)	85 (+2)
СКЭНТ-3	36,1 (+2,1)	16,7 (+1,1)	33,9 (+2,3)	79 (+6)	792 (+7)	52 (-9)	88 (+5)
Тюменец 2	36,6 (+2,6)	16,7 (+1,1)	33,9 (+2,3)	79 (+6)	802 (+17)	55 (-6)	70 (-13)
Тюменская 25	34,7 (+0,7)	16,2 (+0,6)	32,7 (+1,1)	79 (+6)	785 (0)	54 (-7)	78 (-5)
Тюменская 27	33,3 (-0,7)	17,3 (+1,7)	35,8 (+4,2)	82 (+9)	788 (+3)	53 (-8)	76 (-7)
Тюменская 29	35,7 (+1,7)	15,7 (+0,1)	31,7 (+0,1)	75 (+2)	791 (+6)	54 (-7)	80 (-3)
Тюменская 31	35,1 (+1,1)	16,0 (+0,4)	33,0 (+1,4)	76 (+3)	774 (-11)	49 (-12)	80 (-3)
Тюменская 32	34,0 (0)	17,9 (+2,3)	36,0 (+4,4)	71 (+2)	780 (-5)	55 (-6)	76 (-7)
Среднее	35,4	16,4	33,5	77	789	55	78
НСР ₀₅	2,4	0,9	3,4	9	13	6	13

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

В 2019-2020 годы, на которые приходилось изучение тюменских сортов, наблюдалось малое количество осадков и повышенная температура, что отразилось на невысоком урожае, по сравнению со стандартными сортами.

Однако, засушливые условия могут способствовать повышению качественных показателей зерна и муки. Так технологический показатель – масса

1000 зерен характеризует величину и его крупность. Соответственно, чем крупнее и плотнее зерно, тем больше выход муки, крупы.

В результате испытания тюменской пшеницы, по данному показателю, достоверное превышение над стандартами зафиксировано у сортов: Рикс, Серебряна, Икар и Тюмонец 2. Общий разброс значений для изучаемых сортов составил от 33,2 г (Тюменская 27) до 39,1 г (Рикс), при среднем значении 35,4 г.

Содержание протеина, в изучаемой выборке в среднем составило 16,5%, при варьировании от 15,7% (Тюменская 29) до 17,9% (Тюменская 32). Достоверное превышение над стандартами по содержанию протеина зафиксировано у сорта Тюменская 33 (17,5%) из группы среднеспелых. В группе среднепоздних выделились: Лютесценс 585 (17,6%), СКЭНТ-3 (16,7%), Тюмонец 2 (16,7%), Тюменская 27 (17,3%) и Тюменская 32 (17,9%) (таблица 35).

Среднее содержание клейковины составило 33,5%, минимум и максимум: 31,7% (Тюменская 29) и 37,0% (Лютесценс 585) соответственно. Следует отметить, что высокое накопление клейковины в зерне не гарантирует качественную готовую продукцию. Важным критерием является качество клейковины – индекс деформации клейковины (ИДК), которое по казахстанскому стандарту находится в пределах 45-75 ед. ИДК – для высшего класса и 45-80 ед. ИДК – для I и II классов (СТ РК 1046-2008). В российском стандарте предел от 43 до 77 ед. ИДК соответствует I и II классу (ГОСТ 9353-2016). Среди изученных сортов высшему классу соответствовало 6 из 15 сортов что составило 40% (СТ РК 1046-2008). Оставшиеся образцы относятся к первому классу, за исключением трех сортов: Лютесценс 585 (82 ед. ИДК), Тюменская 27 (82 ед. ИДК) и Тюменская 33 (84 ед. ИДК) у которых качество клейковины 2 группы и соответствовало III классу. Если же руководствоваться ГОСТ 9353-2016, то I классу по содержанию и качеству клейковины соответствуют 12 сортов, что составляет 80%.

Натурная масса зерна характеризует содержание полезных и питательных веществ. Зерно с повышенной натурной массой больше содержит эндосперма и меньше оболочек и соответственно можно получить больший выход муки.

Среднее значение натурности зерна составило 790 г/л при варьировании от 780 г/л (Тюменская 32) до 802 г/л (Тюменец 2), что можно отнести к I (ГОСТ 9353-2016) или высшему классам (СТ РК 1046-2008). Достоверное превышение над стандартами наблюдалось у 4 сортов: Тюменская 30 (801 г/л), Авиада (800 г/л), Икар (799 г/л) и Тюменец 2 (802 г/л), остальные на уровне стандартов (таблица 35).

Стекловидность зерна, как натура зерна и масса 1000 зерен, имеет значение при оценке мукомольных характеристик. Чем выше стекловидность зерна, тем больше выход муки. Среднее значение стекловидности зафиксировано на уровне 54%, что соответствует II классу (ГОСТ 9353-2016). Максимальной стекловидностью в 61% характеризовался сорт Серебряна, минимальным: сорта Тюменская 31 и Аделина – 49%.

Определение седиментационного осадка является косвенной характеристикой хлебопекарных свойств, основанной на количестве и качестве клейковины. Чем выше показатель, тем качественнее зерно пшеницы. По результатам оценки уровень седиментации в среднем составил 77 мл. Наименьшее значение – 64 мл зафиксировано для сорта Авиада. Уровнем от 80 мл и выше характеризовались 7 из 15 сортов, что составляло ~ 47%.

Полученные данные сопоставлены с результатами оценки зерна четырех сортов, выращенных в условиях Северного Зауралья, предоставленные г.н.с. к.с.-х.н. Новохатыным В.В. (НИИСХ СЗ): Тюменская 25 (St), Тюменская 29, Икар и Авиада в 2019 и 2020 годах (таблица 36). Также, для выяснения потенциала качества тюменских сортов, изучены опубликованные ранее материалы (Летяго, 2014; Сердюкова и Моисеева, 2014; Летяго и Белкина, 2017; Белкина и др., 2019; Казак и Логинов, 2019; Поляков и др., 2020).

Средняя урожайность тюменских сортов составила 4,8 т/га, тогда как в засушливых условиях Северного Казахстана эти же сорта в среднем имели урожайность 1,96 т/га. При том, что результаты физической и биохимической оценки зерна, выращенных в двух географических пунктах практически на одном уровне (таблица 35, 36).

Таблица 36 – Биохимическая оценка зерна и урожайность сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ СЗ в условиях Северного Зауралья, среднее за 2019-2020 гг.

Сорт	Масса 1000 зерен, г	Содержание протеина, %	Клейковина		Нагура зерна, г/л	Стекловидность, %	Седиментация, мл	Урожайность, т/га
			содержание, %	качество, ед. ИДК				
Тюменская 25 (St)	35,6	17,8	32,5	78	795	54	67	4,9
Тюменская 29	36,8 (+1,2)	17,2 (-0,6)	31,2 (-1,3)	70 (-8)	794 (-1)	42 (-12)	72 (+5)	4,7 (-2)
Икар	36,7 (+1,1)	16,1 (-1,7)	27,8 (-4,7)	57 (-21)	790 (-5)	46 (-8)	64 (-3)	4,6 (-3)
Авиада	36,4 (+0,8)	16,1 (-1,7)	28,3 (-4,2)	64 (-14)	799 (+4)	48 (-6)	50 (-17)	4,8 (-1)
Среднее	36,4	16,8	30,0	67	795	48	63	4,8
НСР ₀₅	2,5	1,4	4,3	6	11,4	14	9,3	0,39

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Содержание протеина в сортах Рикс и Аделина в 2010-2012 годах, находилось на уровне 12,6% и 12,4% соответственно, что отвечает требованиям II и III класса (ГОСТ 9353-2016), что вероятно связано с метеорологическими условиями, характеризовавшимися не высокими температурами (Летяго и Белкина, 2017). Тогда как в условиях Северного Казахстана эти же сорта, при обилии жарких дней сформировали зерно с содержанием протеина на уровне и выше сортов-стандартов (таблица 33).

При усреднении результатов исследований авторов разных лет, в период с 2010 по 2013 года у сортов: Тюменская 27, Тюменская 30, Авиада, Икар, Рикс, СКЭНТ-3, Тюменская 25, Тюменская 29, Тюменская 31, Тюменская 32, Тюменская 33, Аделина содержание клейковины находилось на уровне от 25,2 до 32,3%, а ИДК от 65 до 88 ед. (Летяго, 2014; Сердюкова и Моисеева, 2014; Летяго и Белкина, 2017; Белкина, 2019; Казак и Логинов, 2019; Поляков и др., 2020). При классификации по ГОСТ 9353-2016 большую часть сортов можно отнести к II классу, тогда как в 2019-2020 годах в условиях Северного Казахстана эти же сорта формировали зерно на уровне высшего класса по СТ РК 1046-2008. Варьирование содержания протеина в сортах, по литературным данным, составило от 12,4 до

16,0%, при среднем – 14,8% (Летяго, 2014; Сердюкова и Моисеева. 2014; Летяго и Белкина, 2017; Белкина, 2019; Казак и Логинов, 2019; Поляков и др., 2020), а в условиях Северного Казахстана за изученный период до 16,5%. Стоит отметить, что стекловидность зерна, в условиях Северного Зауралья у указанных сортов оказалась выше, и составила в среднем 82%, а натурная масса 765 г/л.

Результаты определения физических свойств теста из муки зерна тюменских сортов пшеницы представлены в таблице 37.

Таблица 37 – Физические свойства теста из зерна сортов яровой мягкой пшеницы тюменской селекции в условиях Северного Казахстана, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Альвеограф Шопена				Фаринограф Брабендера	
	упругость Р, мм.	растяжимость L, мм	энергия деформации теста – W, е.а.	отношение P/L	ВПС, %	валориметрическая оценка, ед. вал
Среднеспелая группа спелости						
Акмoла 2 (St)	93	89	309	1,06	71	78
Тюменская 30	76 (-17)	87 (-2)	201 (-108)	0,87 (-019)	73 (+2)	69 (-9)
Тюменская 33	105 (+12)	91 (+2)	290 (-19)	1,15 (+0,09)	75 (+4)	75 (-3)
Среднепоздняя группа спелости						
Целинная юбил. (St)	71	139	339	0,51	70	79
Авиада	74 (+3)	127(-12)	250 (-89)	0,70 (+0,19)	71 (+1)	73 (-6)
Аделина	77 (+6)	120 (-19)	301 (-38)	0,64 (+0,13)	69 (-1)	74 (-5)
Икар	68 (-3)	132 (-7)	322 (-17)	0,52 (+0,01)	72 (+2)	82 (+3)
Лютесценс 585	101 (+30)	92 (-47)	374 (+35)	1,10 (+0,59)	75 (+5)	74 (-5)
Рикс	40 (-31)	195 (+56)	164 (-175)	0,21 (-0,30)	71 (+1)	68 (-11)
Серебрина	68 (-3)	131 (-8)	296 (-43)	0,52 (+0,01)	70 (0)	75 (-4)
СКЭНТ-3	85 (+14)	95 (-44)	307 (-32)	0,89 (+0,38)	72 (+2)	83 (+4)
Тюмeнец 2	59 (-12)	116 (-23)	165 (-174)	0,51 (+0,00)	74 (+4)	67 (-12)
Тюменская 25	67 (-4)	118 (-21)	233 (-106)	0,57 (+0,06)	72 (+2)	70 (-9)
Тюменская 27	73 (+2)	161 (+22)	240 (-99)	0,45 (-0,06)	75 (+5)	73 (-6)
Тюменская 29	75 (+4)	101 (-38)	251 (-88)	0,78 (+0,27)	72 (+2)	72 (-7)
Тюменская 31	50 (-21)	151 (+12)	175 (-164)	0,33 (-0,18)	71 (+1)	68 (-11)
Тюменская 32	69 (-2)	170 (+31)	260 (-79)	0,41 (-0,10)	72 (+2)	87 (+8)
Среднее	74	124	263	0,66	72	75
НСР ₀₅	10	23	38	0,1	2,0	3

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

По результатам альвеографической и фаринографической оценок установлены значения таких показателей как: упругость, растяжимость, удельная

работа деформации теста и отношение упругости к растяжимости, ВПС и валориметрическая оценка.

Показатель P (упругость теста) характеризует сопротивление теста при раздувании ее воздухом в пузырь. На основе требований к «сильной» пшенице, данный параметр должен быть в пределах 80-100 мм (Методика... 1988). По результатам альвеографирования упругость теста в среднем находилось на уровне 72 мм, что можно классифицировать как пшеница ценная по качеству. При сравнении с сортом Целинная юбилейная ($P = 71$ мм), достоверно низкие значения наблюдались у сортов Рикс, Тюменец 2 и Тюменская 31. Стоит отметить, что сорта: Тюменская 25, Рикс и Аделина в условиях Северного Зауралья все же обладают достаточно высоким значением упругости теста: 114 мм, 92 и 136 мм соответственно, при том что, сорта Рикс и Аделина не входят в группу «сильной» и ценной пшеницы (Летяго, 2017).

Растяжимость теста (L) показывает какой максимальный объем пузыря можно получить из данного теста. По сути, чем выше данный показатель, тем лучше, однако более важным критерием оценки теста является отношение упругости к растяжимости (P/L). По требованиям к качественной и «сильной» пшенице значение P/L должно быть в пределах 0,7-1,5 ед. Согласно этим нормам, большая часть сортов (11 из 15 = 73%) входят в группу филлеров и «слабой» пшеницы.

Анализ физических свойств теста четырех сортов пшеницы, выращенных в условиях Северного Зауралья, также показал невысокое качество (таблица 38). По сбалансированности показателя P/L , к качественным сортам отнесены сорта: Тюменская 30, Тюменская 33, СКЭНТ-3 и Лютесценс 585. Показатель удельная работа деформации теста (W) – критерий, показывающий, сколько энергии необходимо затратить на деформацию теста при раздувании ее в пузырь. По требованиям к качественной и «сильной» пшенице W должно быть не менее 260 и 280 е. а. На основании этих требований в данную группу вошли сорта: Икар, Тюменская 33, Аделина, Серебрина, СКЭНТ-3 и Лютесценс 585. К слабой пшенице отнесены: Рикс, Тюменец 2, Тюменская 27 и Тюменская 31, остальные

вошли в группу филлеров (таблица 37). Стоит отметить, что сорта пшеницы, выращенные в «родных» условиях также показали довольно низкое значение по параметру W (таблица 38).

Таблица 38 – Физические свойств теста сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ СЗ в условиях Северного Зауралья, среднее за 2019-2020 гг.

Сорт	Альвеограф Шопена				Фаринограф Брабендера	
	упругость Р, мм.	растяжимость L, мм	энергия деформации теста – W, е.а.	отношение P/L	ВПС, %	валориметрическая оценка, ед. вал
Тюменская 25 (St)	59	115	191	0,52	72	69
Тюменская 29	71 (+12)	89 (-26)	216 (+25)	0,91 (+0,39)	70 (-2)	78 (+9)
Икар	65 (+6)	78 (-37)	204 (+13)	0,84 (+0,32)	69 (-3)	83 (+14)
Авиада	78 (+19)	78 (-37)	208 (+17)	1,03 (+0,51)	72 (0)	76 (+7)
Среднее	68	90	205	0,83	71	77
НСР ₀₅	19	28	43	0,42	2.2	2.6

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Показатель ВПС находился в пределах 69-75% при среднем 72%. Такие сорта как: Тюменская 25, Рикс и Аделина показали значения близкие к 70%, тогда как в условиях Северного Зауралья эти же сорта в 2010-2012 года имели значение 58%, 57% и 58% соответственно (Летяго, 2017). Утверждение о прямой корреляции ВПС с содержанием протеина, на наборе тюменских сортов пшеницы не подтвердилось (Водопоглатительная...). Вероятно, это связано с тем, что данный набор сортов не предназначен для выращивания в жестких засушливых условиях Северного Казахстана. Тогда как на примере шортландинской пшеницы ВПС и содержание протеина имели прямую взаимосвязь на уровне 0,81 (Приложение 12). Определяемое на фаринографе Брабендера показатель валориметрическая оценка характеризует «силу» пшеницы. Чем выше данный показатель, тем «сильнее» пшеница. По требованиям к «сильной» и ценной пшенице валориметрическая оценка должна быть не менее 55 ед. вал. В изученной выборке данный признак варьировал от 67 до 87 ед. вал., при среднем 75 ед. вал. что позволило классифицировать данные сорта по валориметрической оценке, как «сильные» пшеницы и хорошие улучшители (таблица 37).

Хлебопекарная оценка является итоговым критерием оценки качества зерна пшеницы (таблица 39).

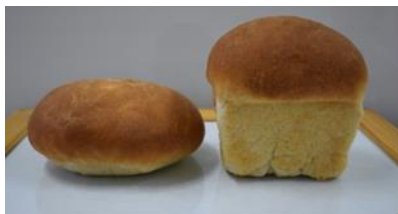
Таблица 39 – Лабораторная выпечка и хлебопекарная оценка сортов яровой мягкой пшеницы тюменской селекции, в условиях Северного Казахстана, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Объем хлеба, мл	Формо-устойчивость, балл	Пористость, балл	Общая хлебопекарная оценка, балл
Среднеспелая группа спелости				
Акмола 2 (St)	748	4,5	4,7	4,6
Тюменская 30	670 (-78)	3,6 (-0,9)	3,6 (-1,1)	3,8 (-0,8)
Тюменская 33	650 (-98)	3,2 (-1,3)	3,5 (-1,2)	3,8 (-0,8)
Среднепоздняя группа спелости				
Целинная юбил. (St)	699	4,2	4,3	4,6
Авиада	715 (+16)	3,9 (-0,3)	3,3 (-1,0)	3,9 (-0,7)
Аделина	726 (+27)	5,0 (+0,8)	4,4 (+0,1)	4,3 (-0,3)
Икар	722 (+23)	4,8 (+0,6)	4,0 (-0,3)	4,5 (-0,1)
Лютесценс 585	732 (+33)	4,3 (+0,1)	3,5 (-0,8)	4,0 (-0,6)
Рикс	680 (-19)	3,9 (-0,3)	3,0 (-1,3)	3,7 (-0,9)
Серебряна	739 (+40)	4,1 (-0,1)	2,9 (-1,4)	4,1 (-0,5)
СКЭНТ-3	760 (+61)	5,8 (+1,6)	4,5 (+0,2)	4,5 (-0,1)
Тюменец 2	756 (+57)	4,3 (+0,1)	4,6 (+0,3)	4,4 (-0,2)
Тюменская 25	712 (+13)	5,4 (+1,2)	4,2 (-0,1)	4,5 (-0,1)
Тюменская 27	620 (-79)	3,3 (-0,9)	4,7 (+0,4)	4,1 (-0,5)
Тюменская 29	768 (+69)	4,5 (+0,3)	3,6 (-0,7)	4,4 (-0,2)
Тюменская 31	675 (-24)	3,8 (-0,4)	4,7 (+0,3)	4,3 (-0,3)
Тюменская 32	675 (-24)	5,5 (+1,3)	4,1 (-0,2)	4,4 (-0,2)
Среднее	709	4,4	4,0	4,2
НСР ₀₅	39	0,3	0,9	0,3

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Объем хлеба у изучаемых сортов пшеницы находился в пределах 620 мл (Тюменская 27) – 768 мл (Тюменская 29), при среднем значении 709 мл (Рисунок 32).

Достоверное превышение над стандартом наблюдалось у сортов Серебряна (739 мл), СКЭНТ-3 (760 мл), Тюменец 2 (756 мл) и Тюменская 29 (768 мл). При достаточно высоком объеме хлеба, по общей хлебопекарной оценке, изучаемые сорта не превысили сорта-стандарты.



Целинная
юбилейная (699 мл)



Тюменец 2 (756 мл)



Серебрина (739 мл)



Тюменская 29 (768 мл)



СКЭНТ 3 (760 мл)

Рисунок 32 – Объем хлеба из муки яровой мягкой пшеницы тюменских сортов в условиях Северного Казахстана, среднее 2019-2020 гг.

Для сравнения хлебопекарных характеристик тюменских сортов, осуществлена выпечка хлеба из муки зерна полученных четырех сортов пшеницы (таблица 40, Рисунок 33).

Таблица 40 – Хлебопекарная оценка сортов яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ СЗ в условиях Северного Зауралья, среднее за 2019-2020 гг.

Сорт	Объем хлеба, мл	Формо-устойчивость, балл	Пористость, балл	Общая хлебопекарная оценка, балл
Тюменская 25 (St)	643	4,4	3,5	4,0
Тюменская 29	675 (+32)	5,0 (+0,6)	3,6 (+0,1)	4,1
Икар	690 (+47)	5,6 (+1,2)	3,9 (+0,4)	4,3
Авиада	605 (-38)	3,8 (-0,6)	3,4 (-0,1)	3,7
Среднее	653	4,7	3,6	4,0
НСР ₀₅	72	2,0	1,9	1,0

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Полученные результаты показали невысокий объем хлеба для сортов пшеницы, выращенных в условиях Северного Зауралья, по сравнению с Северным Казахстаном. Разница в объеме составила от 32 мл (сорт Икар) до 110 мл (сорт Авиада). Как видно, практически по всем критериям хлебопекарной оценки тюменские сорта показали лучшие результаты при выращивании в условиях Северного Казахстана.



Икар



Тюменская 25



Тюменская 29



Авиада

Рисунок 33 – Лабораторная выпечка хлеба из муки сортов яровой мягкой пшеницы, выращенных в условиях Северного Зауралья, урожай 2019-2020 гг.

Таким образом, исходя из вышеизложенного, тюменская пшеница, относится к «сильной», категории «отличный улучшитель». При этом, даже минимальный объем хлеба в 620 мл (Тюменская 27) классифицировался как «сильная» пшеница. Достоверное превышение объема хлеба над стандартом Целинная юбилейная, наблюдалось у сортов: Тюменская 29 (768 мл), Тюменец 2 (756 мл), Серебрина (739 мл) (таблица 39). Анализ литературных данных показал, что в условиях Северного Зауралья, объем хлеба для таких сортов может быть следующим: Тюменская 25 (988 мл), Рикс (1063 мл), Аделина (826 мл) (Летяго, 2017), Тюменская 29 (1010 мл), Тюменская 32 и Тюменская 33 имели объем хлеба 1100 мл (Белкина, 2019). Однако, эти результаты получены на основе рецептуры Госкомиссии по сортоиспытанию (Методика... 1988), и для того чтобы увидеть потенциал муки без улучшителей, опубликованные данные можно уменьшить вдвое. При дальнейшей классификации сортов пшеницы по объему хлеба, сорта: Рикс (Летяго, 2014), Тюменская 29, Тюменская 32 и Тюменская 33 (Белкина, 2019) были отнесены к ценным по качеству, а сорта Аделина и Тюменская 25 (Летяго, 2014) к филерам. Тогда как при испытании в условиях Северного Казахстана (2019-2020 гг.), эти сорта классифицировались как отличные и

хорошие улучшители. Общая хлебопекарная оценка изучаемых сортов варьировала от 3,7 до 4,5 баллов, при среднем 4,2 балла, что соответствует ценной по качеству пшенице.

Для группирования сортов с близкими качественными характеристиками зерна, теста и хлеба (таблицы 35, 37, 39) проведена кластеризация по Уорду. В результате построена дендрограмма, состоящая из двух кластеров А (9 сортов) и Б (6 сортов), представленная на рисунке 34. Средние значения показателей качества зерна у сортов кластера Б, оказались более предпочтительнее и достоверное отличие качественных показателей по критерию Стюдента, наблюдалось по: седиментации, энергии деформации теста и объему хлеба (таблица 41). Однако анализ генетических формул глиадина и глютеина не показал преобладания определенных аллелей, что вероятно связано с малым количеством сортов в наборе и соответственно отсутствием возможности расчетов сопряженности аллелей глиадин- и глютеинкодирующих локусов с качественными характеристиками зерна тюменской пшеницы.

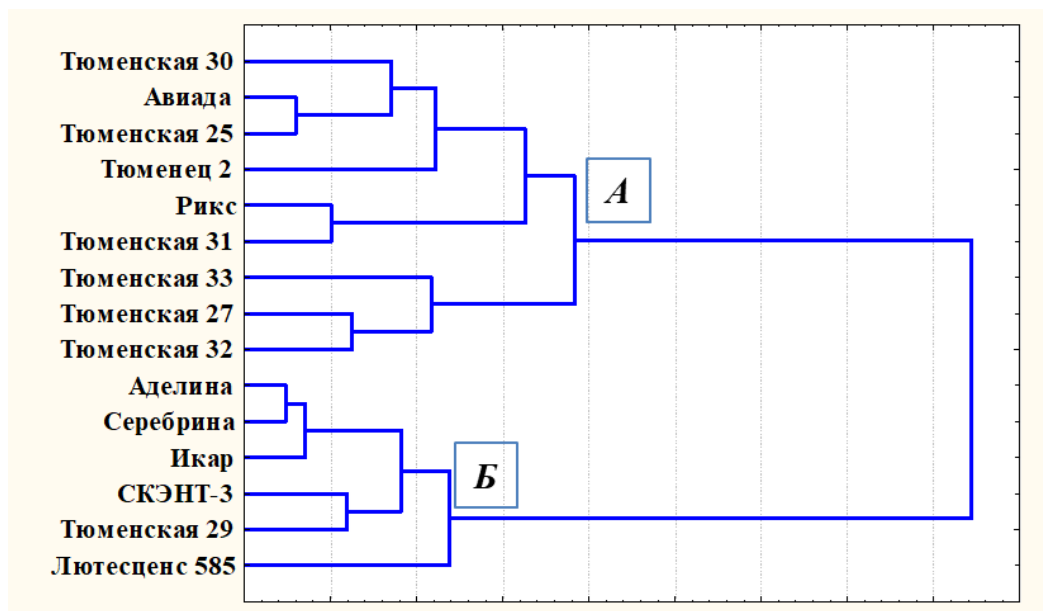


Рисунок 34 – Дендрограмма тюменских сортов яровой мягкой пшеницы на основе результатов оценки параметров качества зерна, муки, хлеба.

Полученные результаты технологической и хлебопекарной оценки сортов яровой мягкой пшеницы тюменского происхождения свидетельствуют о том, что

в засушливых условиях Северного Казахстана, при малом количестве осадков изученные сорта могут сформировать качественное зерно, с невысокой урожайностью (Утебаев и др., 2022).

Таблица 41 – Средние значения показателей качества зерна, муки и хлеба по кластерам

Показатели качества зерна, муки и хлеба	Кластер А (9 сортов)	Кластер Б (6 сортов)	Значение вероятности, <i>p</i>
Масса 1000 зерен, г.	35,3	36,1	0,401
Содержание протеина, %	16,7	16,4	0,442
Содержание клейковины, %	34,0	33,4	0,557
Качество клейковины, е. ИДК.	78	76	0,494
Натура зерна, г/л.	789	793	0,358
Стекловидность, %	55	54	0,836
Седиментация, мл	74	82	0,024*
Упругость теста (P), мм	68	79	0,195
Растяжимость теста (L), мм	135	112	0,128
Энергия деформации теста, е.а.	220	309	0,002*
Отношение P/L	0,58	0,74	0,245
ВПС, %	73	72	0,347
Валориметрическая оценка, ед вал.	72	77	0,137
Объем хлеба, мл	684	741	0,003*
Формоустойчивость, балл	4,1	4,8	0,105
Пористость, балл	4,0	3,8	0,654
Общая хлебопекарная оценка, балл	4,1	4,3	0,159

Примечание: *При $p < 0,05$, различия достоверны

5.2. Шортандинские сорта яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Зауралья и Северного Казахстана

Урожайность шортандинских сортов в условиях Северного Казахстана и Северного Зауралья в среднем составила 24,9 ц/га и 26,5 ц/га соответственно. Достоверное превышение над стандартом наблюдалось у сорта Таймас, урожайность которого составила 29,4 ц/га в Северном Казахстане, в условиях Северного Зауралья шортандинские сорта не превысили стандарт (таблица 42, 43). Масса 1000 зерен у изучаемых сортов колебалась в зависимости от условий в достаточно широких пределах. Так, разброс значений в условиях Северного Зауралья составил от 28,3 г (Шортандинская 2014) до 36,8 г (Асыл Сапа) при среднем 32,4 г, тогда как в условиях Северного Казахстана варьирование

составило от 32,8 г (Асыл Сапа) до 39,4 г (Шортандинская 95 улучшенная) при среднем 35,9 г (таблица 43, 44).

Таблица 42 – Урожайность яровой мягкой пшеницы селекции НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева, в условиях Северного Казахстана, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Урожайность, т/га						Среднее	Отклонение от стандарта, ± т/га
	2019 г.			2020 г.				
	I	II	среднее	I	II	среднее		
Среднеранняя группа спелости								
Астана (St)	2,37	2,21	2,29	2,17	1,99	2,08	2,19	-
Шортандинская 2012	2,29	2,12	2,21	2,87	2,50	2,69	2,45	(+0,26)
Тауелсыздық 20	2,10	2,16	2,13	2,50	2,01	2,26	2,19	(0)
Среднеспелая группа спелости								
Акмола 2 (St)	2,29	2,21	2,25	3,04	2,67	2,86	2,55	-
Шортандинская 2014	2,37	2,04	2,21	3,00	2,54	2,77	2,49	(-0,06)
Таймас	3,18	2,94	3,06	3,08	2,56	2,82	2,94	(+0,39)
Асыл-Сапа	1,98	2,04	2,01	2,67	2,21	2,44	2,23	(-0,32)
Среднепоздняя группа спелости								
Целинная юбил. (St)	2,41	2,59	2,50	3,00	2,96	2,98	2,74	-
Шортандинская 95 ул	2,39	2,37	2,38	2,92	2,90	2,91	2,65	(-0,09)
Среднее	2,38	2,30	2,34	2,81	2,48	2,64	2,49	-
НСР ₀₅	0,25			0,33			-	

Таблица 43 – Биохимическая, технологическая оценка зерна и урожайность сортов яровой мягкой пшеницы селекции НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева в условиях Северного Зауралья, среднее 2019-2020 гг.

Сорта	Масса 1000 зерен, г	Содержание протеина, %	Клейковина		Нагура зерна, г/л	Стекловидность, %	Седиментация, мл	Урожайность, т/га
			содержание, %	качество, ед. ИДК				
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Среднеспелая группа спелости								
Тюменская 25 (St)	35,6	17,8	32,5	78	795	54	67	4,94
Шортандинская 2012	31,2 (-4,4)	13,8 (-4,0)	28,4 (-4,1)	63 (-15)	778 (-17)	76 (+22)	67 (0)	1,66 (-32,8)
Шортандинская 2014	28,3 (-7,3)	14,9 (-2,9)	31,4 (-1,1)	74 (-4)	786 (-9)	78 (+24)	75 (+8)	2,13 (-28,1)

Продолжение таблицы 43

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Шортандинская 95 ул	30,1 (-5,5)	15,2 (-2,6)	31,1 (-1,4)	68 (-10)	787 (-8)	68 (+14)	73 (+6)	2,73 (-22,1)
Таймас	34,1 (-1,5)	13,7 (-4,1)	30,0 (-2,5)	72 (-6)	786 (-9)	70 (+16)	75 (+8)	1,61 (-33,3)
Тауелсыздық 20	33,6 (-2,0)	14,0 (-3,8)	30,5 (-2,0)	73 (-5)	796 (+1)	78 (+24)	73 (+6)	2,10 (-28,4)
Асыл-Сапа	36,8 (+1,2)	14,8 (-3,0)	28,5 (-4,0)	71 (-7)	803 (+8)	49 (-5)	65 (-2)	3,38 (-15,6)
Среднее	32,4	14,9	30,3	71	790	68	71	2,65
НСР ₀₅	3,4	0,6	3,2	5	28	7	6	0,41

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Накопление протеина, в условиях Северного Зауралья варьировало от 13,7% (Таймас) до 15,2% (Шортандинская 95 ул.улучш.) при среднем 14,9%. В условиях Северного Казахстана содержание белка колебалось от 15,3% (Тауелсыздық 20) до 16,9% (Асыл-Сапа), при среднем значении 15,8%.

Таблица 44 – Биохимическая и технологическая оценка зерна сортов яровой мягкой пшеницы шортандинской селекции в условиях Северного Казахстана, среднее 2019-2020 гг.

Сорт	Масса 1000 зерен, г	Содержание протеина, %	Клейковина		Нагура зерна, г/л	Стекло- видность, %	Седиментация, мл
			содержание, %	качество, ед. ИДК			
1	2	3	4	5	6	7	8
Среднеранняя группа спелости							
Астана (St)	34,5	16,4	33,9	78	779	53	86
Шортандинская 2012	38,3 (+3,8)	15,8 (-0,6)	32,1 (-1,8)	75 (-3)	805 (+26)	44 (-9)	83 (-3)
Тауелсыздық 20	36,9 (+2,4)	15,3 (-1,1)	32,0 (-1,9)	72 (-6)	810 (+31)	55 (+2)	87 (+1)
Среднеспелая группа спелости							
Акмола 2 (St)	34,1	15,7	31,2	73	782	55	85
Шортандинская 2014	35,3 (+1,2)	15,4 (-0,3)	32,4 (+1,2)	72 (-1)	802 (+20)	54 (-1)	85 (0)
Таймас	37,7 (+3,6)	15,6 (-0,1)	31,2 (0)	74 (+1)	801 (+19)	61 (+6)	83 (-2)
Асыл-Сапа	32,8 (+2,7)	16,9 (+1,2)	35,5 (+4,3)	69 (-4)	786 (+4)	68 (+13)	84 (-1)

1	2	3	4	5	6	7	8
Среднепоздняя группа спелости							
Целинная юбил. (St)	34,0	15,6	31,6	73	785	61	83
Шортандинская 95 улучшенная	39,4 (+5,4)	15,9 (+0,3)	34,2 (+2,6)	77 (+4)	802 (+17)	62 (+1)	77 (-6)
Среднее	35,9	15,8	32,7	74	795	57	84
НСР ₀₅	4,2	0,6	2,2	8	21	12	8

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Количество и качество клейковины у изучаемых сортов, в условиях Северного Зауралья составило 30,3% и 71 ед. ИДК соответственно, тогда как в условиях Северного Казахстана содержание клейковины составило 32,7%, а качество 74 ед. ИДК. Довольно высокое накопление качественной клейковины в обоих условиях, вероятно связано с тем, что в изучаемые годы оба региона характеризовались малым количеством осадков и повышенным температурным фоном (июль-август) в период накопления клейковины.

Натурный вес зерна шортандинских сортов пшеницы в условиях Северного Зауралья в среднем составил 790 г/л, при колебании от 778 г/л (Шортандинская 2012) до 803 г/л (Асыл Сапа) (таблица 43). Превышения над стандартным сортом не наблюдалось. При определении этого же параметра качества, у сортов пшеницы выращенных в условиях Северного Казахстана, натурный вес в среднем составил 795 г/л, при варьировании от 786 г/л до 810 г/л (таблица 44).

Следующий критерий оценки качества зерна пшеницы – это стекловидность, которая составила в среднем 68% для сортов, выращенных в условиях Северного Зауралья и 57% в Северном Казахстане (таблица 43, 44). Минимальные и максимальные значения данного параметра в условиях Северного Зауралья составили 49% (Асыл-Сапа) и 78% (Шортандинская 2014 и Тауелсыздык 20) соответственно; в Северном Казахстане от 44% (Шортандинская 2012) до 68% (Асыл-Сапа). При определении достоверных различий результатов испытаний шортандинских сортов пшеницы в двух эколого-географических пунктах, установлено что, критерий Стьюдента (*t* критерий различия) ниже уровня значимости ($p < 0,05$) по показателям: масса 1000 зерен ($p = 0,0210$),

содержание протеина ($p = 0,0025$) и клейковины ($p = 0,0065$), натуральный вес зерна ($p = 0,0378$). Это говорит о том, что условия Северного Казахстана более благоприятны для формирования зерна пшеницы по изучаемым качественным показателям. Тогда как признаки: качество клейковины и стекловидность зерна в условиях Тюмени и Шортанды не имели достоверной разницы.

По результатам оценки физических свойств теста из муки шортандинских сортов пшеницы выращенных в условиях Северного Зауралья, установлено следующее: показатель упругость теста – P варьировал от 92 до 113 мм (таблица 45). Максимальное значение показателя L (растяжимость теста) наблюдалось у сорта Шортандинская 95 улучшенная – 113 мм, минимальное – 73 мм Асыл-Сапа. При сравнении этих же сортов, в условиях Северного Казахстана, среднее значение упругости теста (P) составило 87 мм, при минимуме в 70 мм (сорт Шортандинская 95 улучшенная) и максимуме 101 мм (сорт Асыл-Сапа) (таблица 46). Стоит отметить, что сорт Асыл-Сапа по многолетним данным является весьма ценным сортом (Дашкевич и др., 2018; Утебаев и др., 2020), стабильно формирующим качественное зерно. Однако в условиях Северного Зауралья у сорта Асыл-Сапа снизилось качество зерно, но увеличилась урожайность до $\sim 3,4$ т/га (таблица 43).

Сравнение результатов соотношения P/L в двух географических пунктах показало, что средние значения очень близки друг к другу: 1,05 (Северное Зауралье) и 0,95 (Северный Казахстан), что подтвердилось при расчете t – критерия Стьюдента ($p = 0,52$). Не имели достоверной разницы результаты по определению P и L в условиях Северного Зауралья и Северного Казахстана: упругость теста (P) – $p = 0,12$ и растяжимость теста (L) $p = 0,98$.

При сравнении шортандинских сортов по показателю энергия деформации теста, в условиях Северного Зауралья максимум зафиксирован для сорта Шортандинская 95 улучшенная (406 е.а.), минимум у сорта Асыл-Сапа (218 е.а.), при среднем в 292 е.а.

Таблица 45 – Физические свойства теста из зерна сортов яровой мягкой пшеницы селекции НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева в условиях Северного Зауралья, среднее 2019-2020 гг.

Сорт	Альвеограф Шопена				Фаринограф Брабендера	
	упругость P, мм.	растяжи- мость L, мм	энергия деформации теста – W, е.а.	отношение P/L, ед.	ВПС, %	валориметри- ческая оценка, ед. вал
Тюменская 25 (St)	59	115	191	0,52	72	69
Шортандинская 2012	100 (+41)	91 (-24)	298 (+107)	1,10 (+0,58)	68 (-4)	85 (+16)
Шортандинская 2014	107 (+48)	83 (-32)	331 (+140)	1,29 (+0,77)	69 (-3)	76 (+7)
Шортандинская 95 ул	105 (+46)	113 (-2)	406 (+215)	0,93 (+0,41)	78 (-6)	85 (+16)
Таймас	92 (+33)	97 (-18)	274 (+83)	0,96 (+0,44)	67 (-5)	67 (-2)
Тауелсыздык 20	113 (+54)	93 (-22)	324 (+133)	1,22 (+0,70)	78 (+6)	84 (+15)
Асыл-Сапа	94 (+35)	73 (-42)	218 (+27)	1,30 (+0,78)	66 (+6)	67 (-2)
Среднее	96	95	292	1,05	71	76
НСР ₀₅	8	7	17	0,14	10	8

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

При определении этого же параметра в условиях Северного Казахстана, среднее значение составило 323 е.а., максимальное 393 е.а. (Асыл-Сапа) и минимум 294 е.а. (Тауелсыздык 20), при этом критерий Стьюдента вновь не показал достоверного различия между средними значениями данного параметра. Стоит отметить, что полученные результаты оценки по удельной работе деформации теста или «силе муки» шортандинских сортов пшеницы в обоих условиях соответствовали требованиям к качественному зерну.

Водопоглощительная способность (ВПС) теста в среднем составила 71% для условий Северного Зауралья (таблица 45) и 76% в Северном Казахстане (таблица 46). В условиях Северного Казахстана, ВПС изучаемых сортов не превышал стандартные сорта. Валориметрическая оценка в условиях Северного Зауралья в среднем составил 76 ед. вал, тогда как в Северном Казахстане – 81 ед. вал. При этом, критерий Стьюдента также не показал достоверной разницы между указанными значениями.

Таблица 46 – Физические свойства теста из зерна сортов яровой мягкой пшеницы селекции НПСЗХ им. А.И. Бараева в условиях Северного Казахстана, урожай 2019-2020 гг.

Сорт	Альвеограф Шопена				Фаринограф Брабендера	
	упругость P, мм.	растяжимость L, мм	энергия деформации теста – W, е.а.	отношение P/L, ед.	ВПС, %	валориметрическая оценка, ед. вал
Среднеранняя группа спелости						
Астана (St)	71	113	275	0,64	76	76
Шортандинская 2012	97 (+26)	90 (-23)	346 (+71)	1,09 (+0,45)	75 (-1)	81 (+5)
Тауелсыздық 20	99 (+28)	72 (-41)	294 (+19)	1,38 (+0,740)	75 (-1)	80 (+4)
Среднеспелая группа спелости						
Акмола 2 (St)	88	92	318	0,96	75	78
Шортандинская 2014	80 (-8)	102 (+10)	309 (-9)	0,79 (-0,17)	75 (0)	81 (+3)
Таймас	100 (+12)	83 (-9)	343 (+25)	1,21 (+0,25)	76 (+1)	85 (+7)
Асыл-Сапа	101 (+13)	88 (-4)	393 (+75)	1,16 (+0,20)	78 (+3)	94 (+16)
Среднепоздняя группа спелости						
Целинная юбил. (St)	76	115	329	0,68	75	82
Шортандинская 95 ул	70 (-6)	116 (+1)	302 (-18)	0,63 (-0,05)	77 (+2)	76 (+6)
Среднее	87	97	323	0,95	76	81
НСР ₀₅	7	17	44	0,15	4	4

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

Тем не менее, в Северном Зауралье, сорта Шортандинская 2012 и Шортандинская 95 улучшенная показали достаточно высокий уровень – 85 ед. вал (таблица 45), что соответствует классификации «отличный улучшитель». В условиях Северного Казахстана, у сорта Шортандинская 2012 результат оказался ниже – 81 ед. вал, тогда как максимальные 94 ед. вал. У сорта Асыл-Сапа.

Лабораторная выпечка хлеба из муки шортандинских сортов в условиях Северного Казахстана представлена в таблице 47. Среднее значение объема хлеба составило 638 мл. Максимальный объем хлеба у сорта Асыл-Сапа – 661 мл, минимальное 578 мл сорт Таймас. Превышение над стандартами не наблюдалось.

По результатам комплексной оценки шортандинские сорта пшеницы в условиях Северного Зауралья, вошли в категорию «хороший и удовлетворительный улучшитель», за исключением сортов Шортандинская 2012

и Таймас. Тогда как в условиях Северного Казахстана изученные шортандинские сорта классифицировались как «хороший и отличный улучшитель».

Таблица 47 – Лабораторная выпечка и хлебопекарная оценка сортов яровой мягкой пшеницы селекции НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева, в условиях Северного Казахстана, урожай 2019 – 2020 гг.

Сорт	Объем хлеба, мл.	Формоустойчивость, балл.	Пористость, балл.	Общая хлебопекарная оценка, балл.
Среднеранняя группа спелости				
Астана (St)	674	4,5	3,9	4,4
Шортандинская 2012	630 (-44)	4,8 (+0,3)	4,5 (+0,6)	4,5 (+0.1)
Тауелсыздык 20	588 (-86)	5,1 (+0,6)	3,7 (-0,2)	4,2 (-0.2)
Среднеспелая группа спелости				
Акмола 2 (St)	683	4,9	4,5	4,6
Шортандинская 2014	635 (-48)	4,4 (-0,5)	4,5 (0)	4,4 (-0.2)
Таймас	578 (-105)	4,7 (-0,2)	4,0 (-0,5)	4,1 (-0.5)
Асыл-Сапа	661 (-22)	4,6 (-0,3)	3,4 (-1,1)	4,3 (-0.3)
Среднепоздняя группа спелости				
Целинная юбил. (St)	701	4,6	4,2	4,4
Шортандинская 95 ул	589 (-112)	4,9 (+0,3)	4,6 (+0.4)	4,4 (0)
Среднее	638	4,7	4,1	4,4
НСР ₀₅	55	1,2	0,7	0,2

Примечание: в скобках отклонение от стандарта

На основе биохимической и технологической оценки зерна шортандинских сортов выращенных в условиях Северного Зауралья, можно сделать заключение, о том, что достаточное количество осадков может положительно сказаться на урожайности (сорт Асыл Сапа), но несколько снизить качественные характеристики зерна. С другой стороны даже полученное качество зерна соответствует категории сильная и ценная пшеница (сорта Шортандинская 2014, Шортандинская 95 улучшенная, Тауелсыздык 20), что говорит о стабильности формирования зерна с повышенными качественными показателями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основе нативного и SDS-электрофореза запасных белков 201 сортообразцов мягкой пшеницы западно-сибирской и северо-казахстанской селекции проведена идентификация по аллелям глиаина и глютеина, составлены их генетические формулы.

2. В условиях Северного Казахстана комбинация аллелей глиаина: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-A2q*, характерны для мягкой пшеницы с повышенными качественными показателями зерна, муки и хлеба: содержание клейковины до 30,7%; качество клейковины до 77 ед ИДК; удельная работа деформации теста – до 317 е.а.; отношение P/L 1,0; валориметрическая оценка – 75 е. вал.; объем хлеба 785 мл.; общая хлебопекарная оценка – 4,6-4,7 баллов.

3. Для яровой мягкой пшеницы в условиях Западной Сибири характерны аллели глиаина с частотами: *Gli-A1f* (46,9%), *Gli-B1e* (43,7%), *Gli-B1b* (30,8%), *Gli-D1a* (61,0%), *Gli-A2l* (17,0%), *Gli-A2m* (16,9%), *Gli-B2o* (16,1%), *Gli-B2r* (14,5%), *Gli-D2q* (19,8%), *Gli-D2a* (17,7%).

4. Критерий идентичности (*I*) показал достоверное отличие образцов пшеницы Северного Казахстана от пшеницы Западной Сибири по глиадинкодирующим локусам: *A1* = 68,60 (27,6); *B1* = 34,30 (19,7); *A2* = 41,16 (28,9); *B2* = 48,02 (31,4); *D2* = 41,16 (28,9), в скобках приведены табличные значения χ^2 для уровня значимости 0,05.

5. Характерными аллелями глютеинкодирующих локусов яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана и Северного Зауралья являются: *Glu-A1b* (ВМСГ 2*), *Glu-B1c* (ВМСГ 7 + 9), *Glu-D1d* (ВМСГ 5 + 10), *Glu-Da* (ВМСГ 2 + 12). Частота встречаемости аллелей *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d* и *Glu-D1a* в Северном Казахстане составляет: 58,6%, 82,8%, 51,7% и 47,3% и в Северном Зауралье – 66,9%, 68,7%, 64,5% и 35,5% соответственно.

6. Пшеница Северного Казахстана и Западной Сибири достоверно отличаются друг от друга по глютеинкодирующему локусу *Glu-B1*, критерий идентичности *I* = 17,15 (χ^2 = 12,59).

7. Применение ПЦР-анализа позволило установить полиморфизм локуса *Glu-D1* в сортах Астана 2, Акмола 2, Акмола 40, Целинная 3С и в локусе *Glu-A1* сорта Целинная 26, который не выявлен при использовании только SDS-электрофорезом.

8. При статистическом расчете связей количественных признаков с аллельным составом глютеинов, установлены достоверные связи *Glu-A1b* с содержанием клейковины ($\chi^2 = 3,86$) и значением *P/L* ($\chi^2 = 5,31$); аллель *Glu-B1c* с валориметрической оценкой ($\chi^2 = 4,20$), и аллелей *Glu-D1d* ($\chi^2 = 7,12$) и *Glu-D1a* ($\chi^2 = 6,18$) с отношением *P/L*, при $\chi^2 St = 3,84$ (d.f.=1).

9. Урожайность тюменских сортов в условиях Северного Казахстана 2019-2020 гг. близкая к сортам-стандартам (2,25-2,38 т/га), отмечена у 5 сортов: Авиада (2,30 т/га), СКЭНТ-3 (2,24 т/га), Серебряна (2,08 т/га), Рикс (1,96 т/га), Икар (1,80 т/га).

10. В условиях Северного Казахстана в 2019-2020 гг. сорта: Икар и Тюменская 29 сформировали зерно категории «сильная пшеница»: протеин: 16,4 и 15,7% соответственно; качество клейковины: 74 и 75 ед. ИДК соответственно; натурная масса зерна: 799 и 791 г/л соответственно, удельная работа деформации теста: 322 и 251 е.а.; ВПС – 72%; соотношение упругости к растяжимости теста (*P/L*): 0,52 и 0,78 ед. соответственно, объем хлеба 722 и 768 мл; общая хлебопекарная оценка: 4,5 и 4,4 баллов соответственно.

11. Засушливые условия в Северном Зауралье в 2019-2020 гг. позволили, получить зерно 4-х сортов пшеницы: Тюменская 25, Тюменская 29, Икар и Авиада с качественными показателями, соответствующие I и II классу по ГОСТ 9353-2016.

12. Все сорта пшеницы шортандинской селекции в условиях Северного Зауралья в 2019-2020 гг. сформировали зерно соответствующее I и II классу по ГОСТ 9353-2016, категории «хороший улучшитель», а в условиях Северного Казахстана отвечали требованиям I класса по ГОСТ 9353-2016, категории «отличный улучшитель». Наибольшая урожайность в условиях Северного Зауралья зафиксирована для сорта Асыл-Сапа – 3,38 т/га.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Рекомендуем при изучении исходного материала яровой мягкой пшеницы, а также при подборе родительских пар для гибридизации учитывать связь аллелей: *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d* и *Glu-D1a* с качественными характеристиками.
2. При оценке селекционного материала отбирать генотипы с сочетанием аллелей глиаина: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a* и *Gli-A2q*.
3. При анализе генетической структуры, гетерогенности, подлинности и чистосортности рекомендуем анализ биотипного состава по спектрам глиаина и глютеина на основе электрофореза запасных белков и ДНК-диагностики.
4. Рекомендуем использование в селекционных программах сортов сочетающих комплекс хозяйственно-ценных признаков: Асыл-Сапа, Шортандинская 95 улучшенная, Тауелсіздік 20 в условиях Западной Сибири, а для условий Северного Казахстана – Икар и Авиада.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

БП	быстрые проламины
ВМСГ	высокомолекулярные субъединицы глюteniна
ВПС	водопоглотительная способность
ГФГ	генетические формулы глиадины
ДДС-Na	додецилсульфат натрия
ДНК	дезоксирибонуклеиновая кислота
е. а.	единицы альвеографа
е. вал.	единицы валориметра
е.ф.	единицы фаринографа
ИДК	индекс деформации клейковины
ИК-анализатор	инфракрасный анализатор
ИЭФ	изоэлектрофокусирование
КГ	крахмальный гель
ОЭП	относительная электрофоретическая подвижность
ПААГ	полиакриламидный гель
ПСА	персульфат аммония
ПЦР	полимеразно-цепная реакция
P/L	отношение упругости теста к растяжимости
ТАЕ-буфер	раствор, содержащий трис, уксусную кислоту и ЭДТА
ТРИС	трис(гидроксиметил)аминометан
AFLP	amplified fragment length polymorphism
dNTP	смесь дезоксинуклеотидтрифосфатов
IgA	иммуноглобулин А
IgG	иммуноглобулин G
RAPD	random amplified polymorphic DNA
RFLP	restriction fragment length polymorphism
SDS-ПААГ	sodium dodecyl sulfate - полиакриламидный гель
SDS-седиментации	sodium dodecyl sulfate – седиментация
SNP	single-nucleotide polymorphism
SSR	simple sequence repeats
TEMED	N,N,N',N'-тетраметилэтилендиамин

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ahmad, M. Molecular marker-assisted selection of HMW glutenin alleles related to wheat bread quality by PCR-generated DNA markers / M. Ahmad // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – Vol. 101. – P. 892-896.
2. Almgard, G. Electrophoresis as an aid to identification in seed testing / G. Almgard // *Seed. Sci. Technol.* – 1974. – V. 2(2). – P. 260-261.
3. Almgard, G. Swedish wheat cultivars distinguished by content of gliadins and Isozymes / G. Almgard, D. Clapham // *Swedish J. Agric. Res.* – 1977. – 7. - P. 137-142.
4. Almgard, G. Isozyme variation distinguishing 18 Avena cultivars grown in Sweden – Swedish / G. Almgard, D. Clapham // *J. Agric. Res.* – 1975. – V.5. – P. 61-67.
5. Alnaddaf, L.M. Genetic Variability in Some Syrian Wheat Genotypes using Storage Proteins / L.M. Alnaddaf, M.Y. Moualla, A.R. Kalhout // *Asian Journal of Agricultural Sciences* – 2011. – 6. – P. 506-515.
6. Aurian, P. Variabilite genetique de la composition des gliadines, glutenines, β -amylases, α -esterases, peroxydases et phosphotases acides du ble (*T. aestivum*) / P. Aurian, J.C. Autran, L. Charbonnier, G. Doussinault, P. Feillet, B. Godon, P. Grignas, P. Joudrier, K. Kobrehel, J. Koller, M. Rousset, S. Rivallant // *Ann. Amelior. Plantes.* – 1976. - V. 26. – 1. - P. 51-66.
7. Ayala, M. Diversity of phenotypic (plant and grain morphological) and genotypic (glutenin alleles in Glu-1 and Glu-3 loci) traits of wheat landraces (*Triticum aestivum*) from Andalusia (Southern Spain) / M. Ayala, C. Guzmán, R.J. Peña, J.B. Alvarez // *Genetic Resources and Crop Evolution.* – 2016. – 63(3). – P. 465-475.
8. Barak, S. Biochemical and functional properties of wheat gliadins: a review / S. Barak, D. Mudgil, B.S. Khatkar // *Food Sci. Nutr.* – 2015. – 55(3). – P. 357-368.
9. Bahraei, S. High molecular weight glutenin subunits of current bread wheats grown in Iran / S. Bahraei, A. Saidi, D. Alizadeh // *Euphytica.* – 2004. – 137. – P. 173-179.

10. Barley, UPOV Code(s): HORDE_VUL, *Hordeum vulgare* L. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. – Available: <https://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg019.pdf>

11. Bettge, A.D. Assessing genotypic softness in single wheat kernels using starch granule-associated friabilin as biochemical marker / A.D. Bettge, C.F. Morris, G.A. Greenblatt // *Euphytica*. – 1995. - 86. – P. 65-75.

12. Bietz J.A. Wheat gluten subunits: Molecular weights determined by sodium dodecyl sulfate – polyacrilamide gel electrophoresis / J.A. Bietz, J.S. Wall // *Cereal Chem.* – 1972. – V.49. - P. 416-430.

13. Bietz, J.A. Single-kernel analysis of glutenin: use in wheat genetics and breeding / J.A. Bietz, K.W. Shepherd, J.S Wall // *Cereal Chem.* – 1975. – 52(4). P. 513-532.

14. Bietz, J.A. Structure of glutenin: Achievements at the northern regional research center / J.A. Bietz, F.R. Huebner // *Ann. Technol. Agr.* – 1980. - V. 29. - P. 249-277.

15. Boyd, W.J.R. The control of gluten synthesis at the genome and chromosome levels / W.J.R. Boyd, J.W. Lee // *Experientia*. – 1967. – V. 23. – P. 332-333.

16. Boyd, W.J.R. The D-genome and the control of wheat gluten synthesis / W.J.R. Boyd, J.W. Lee, C.W. Wrigley // *Experientia*. – 1969. – V. 25. – P. 317-319.

17. Bradová, J. Diversity of Gliadins and HMW Glutenin Subunits in Czech Registered Wheat Varieties / J. Bradová, A. Šašek // *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. – 2005. – 41. – P. 160-163.

18. Branlard, G. Diversity of grain proteins and bread wheat quality. II. Correlation between molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics / G. Branlard, M. Dardevet // *Journal of Cereal Science*. – 1985. – 3. – P. 345-354

19. Bushuk, W. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus, method and nomenclature / W. Bushuk, R.R. Zillman // *Can. J. Plant Sci.* – 1978. – 58. – P. 505-515.

20. Butow, B.J. Dissemination of the highly expressed Bx7 glutenin subunit (Glu-B1a1 allele) in wheat as revealed by novel PCR markers and RP-HPLC / B.J. Butow, K.R. Gale, J. Ikea, A. Juhász, Z. Bedő, L. Tamás, M.C. Gianibelli // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – 109. – P. 1525-1535.

21. Butow, B.J. Molecular discrimination of Bx7 alleles demonstrates that a highly expressed high-molecular-weight glutenin allele has a major impact on wheat flour dough strength / B.J. Butow, W. Ma, K.R. Gale, G.B. Cornish, L. Rampling, O. Larroque, M.K. Morell, F. Békés // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – 107. – P. 1524-1532.

22. Carrillo, J.M. Use of recombinant inbred lines of wheat for study of association of high-molecular-weight glutenin subunit alleles to quantitative traits: I. Grain and quality prediction tests / J.M. Carrillo, M. Rousset, C.O. Qualse, D.D. Kasarda // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1990. – 79. – P. 321-330.

23. Chaparzadeh, N. Study of Glutenin Subunits in Some Wheat Landraces from Northwest of Iran by SDS-PAGE Technique / N. Chaparzadeh, O. Sofalian, A. Javanmard, M.S. Hejazi, L. Zarandi // *International Journal of Agriculture And Biology* – 2008. – 10(1). – P. 101-104.

24. Charbonnier, L. Isolation and characterization of ω -gliadin fractions. / L. Charbonnier // *Biochim. et biophys. Acta*. – 1974. V. 359. – P. 142-151.

25. Chen, Q. High Molecular Weight Glutenin Subunits 1Bx7 and 1By9 Encoded by Glu-B1 Locus Affect Wheat Dough Properties and Sponge Cake Quality / Q. Chen, W. Zhang, Y. Gao, C. Yang, X. Gao, H. Peng, Z. Hu, M. Xin, Z. Ni, P. Zhang, H. Ma, Q. Sun, Y. Yao // *Journal of agricultural and food chemistry*. – 2019. – 67(42). – P. 11796-11804.

26. Cluskey, J.E. Electrophoretic composition and intrinsic viscosity of gluten from different varieties of wheat / J.E. Cluskey, N.W. Tayler, H. Charley, F.R. Senti // *Cer. Chem.* – 1961. – 38. – P. 325-335.

27. Costa, M. S. Effect of high and low molecular weight glutenin subunits, and subunits of gliadin on physicochemical parameters of different wheat genotypes / M.S.

Costa, M.B.S. Scholz, C.M.L. Franco // *Ciência e Tecnologia de Alimentos*. – 2013. – 33. – P. 163-170.

28. Cox, T.S. Leaf rust-resistance genes Lr41, Lr42, and Lr43 transferred from *Triticum tauschii* to common wheat / T.S. Cox, W.J. Raupp, B.S. Gill // *Crop Science*. – 1994. – 34(2). – P. 339-343.

29. Czarnecki, E.M. Linkage of stem rust resistance gene Sr33 and the gliadin (Gli-D1) locus on chromosome 1DS / E.M. Czarnecki, O.M. Lukow // *Genome*. – 1992. – 35(4). P. 565-568.

30. Das, M.K. Host resistance and fungicide control of leaf rust (*Puccinia hordei*) in barley (*Hordeum vulgare*) and effects on grain yield and yield components / M.K. Das, C.A. Griffey, R.E. Baldwin, C.M. Waldenmaier, M.E. Vaughn, A.M. Price, W.S. Brooks // *Crop Protect.* – 2007. – V.26. – P. 1422-1430.

31. Delwiche, S.R. Evaluation of a standard reference material for falling number measurement / S.R. Delwiche, S.R. Rausch, B.T. Vinyard // *Cereal Chemistry*. – 2020. – 97(2). – P. 441-448.

32. Demichelis, M. Significant effects in bread-making quality associated with the gene cluster Glu-D3/Gli-D1 from the bread wheat cultivar Prointa Guazú / M. Demichelis, L.S. Vanzetti, J.M. Crescente, M.M. Nisi, L. Pflüger, C.T. Bainotti, M. Helguera // *Cereal Research Communications*. – 2019. – 47(1). – P. 111-122.

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

34. Dobrotvorskaya, T.V. Genealogical and statistical analyses of the inheritance of gliadin-coding alleles in a model set of common wheat *Triticum aestivum* L. cultivars / T.V. Dobrotvorskaya, A.Yu. Dragovich, S.P. Martynov, V.A. Pukhal'skii // *Russian Journal of Genetics*. – 2009. – T. 45. – №. 6. – C. 685-695.

35. Dolgikh, V.V. Production and properties of recombinant glutenin-hydrolyzing proteinases from *Eurygaster integriceps* Put / V.V. Dolgikh, I.V.

Senderskii, A.V. Konarev // *Applied Biochemistry and Microbiology*. – 2014. – 50(5). – P. 433-440.

36. Du, X. Molecular characterization and marker development for high molecular weight glutenin subunit 1Dy12** from Yunnan hulled wheat / X. Du, J. Hu, X. Ma, J. He, W. Hou, J. Guo, C. Bo, H. Wang, A. Li, L. Kong // *Molecular Breeding*. – 2019. – 39. – P. 4.

37. Ewart J.A.D. Further studies on SS bonds in cereal glutenins / J.A.D. Ewart // *J. Sci. Food and Agr.* – 1972. – V.23. – P. 567-579.

38. Ewart, J.A.D. A Capelle – Desprez gliadin of high mobility. / J.A.D. Ewart // *J. Sci. Food and Agr.* – 1976. – V.27. – P. 695-698.

39. Farrer, D. Delayed harvest effect on soft red winter wheat in the southeastern USA / D. Farrer, R. Weisz, R. Heiniger, J.P. Murphy, M.H. Pate // *Agronomy Journal*. – 2006. - 98(3). – P. 588-595.

40. Fatiukha, A. Grain protein content and thousand kernel weight QTLs identified in a durum× wild emmer wheat mapping population tested in five environments / A. Fatiukha, N. Filler, I. Lupo, G. Lidzbarsky, V. Klymiuk, A.B. Korol, C. Pozniak, T. Fahima, T. Krugman // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2020. – 133(1). – P. 119-131.

41. Favret, E.A. Gene control of protein production incereal seeds / E.A. Favret, L. Manghers, R. Solari, A. Avila, J.C. Monesiglio // *In Proceedings of a symposium: Improving plant proteins by nuclear techniques*. - Vienna, 1970 – P. 87-97.

42. Fedak, G. Alpha amylase distribution and DDT response in Canadian barley cultivars / G. Fedak, T. Rajhathy // *Can. J. Plant Sci.* – 1971. – V.51. – P. 353-359.

43. Fedak, G. Esterasese isozymes in Canadian barley cultivars / G. Fedak, T. Rajhathy // *Can. J. Plant Sci.* – 1972. – V.52. – P. 507-516.

44. Feillet, P. Isoelement par chromatographic sur DEAE-céllulose et électrophoresé preparative d'une albumine du blé électrophoretiquement homogène / P. Feillet, A. Bourdet // *C. r. Acad. Sci. D.* - 1968a. - V. 266. - P. 2237-2239.

45. Feillet, P. Les proteines solubles du blé. 1. Fractionnement des albumines par chromatographie sur DEAE – cellulose et par électrophorése preparative. Isolement

d'une protéine du blé électrophorétiquement homogène / P. Feillet, A. Bourdet // Ann. Technol. Agr. - 1968c. - V.17. - P. 267-276.

46. Feillet, P. Les protéines solubles du blé. 1. Isolement et caractérisation des albumines et des globulines / P. Feillet, A. Bourdet // Ann. Technol. Agr. - 1968b. - V. 17. - P. 217-225.

47. Fish, W.W. Isolation and characterization of a water-soluble wheat protein / W.W. Fish, D.C. Abbot // J. Sci. Food and Agr. - 1969. - V.20. - P. 723-730.

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

49. Ganeva, G. Genetic diversity assessment of Bulgarian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) landraces and modern cultivars using microsatellite markers / G. Ganeva, V. Korzun, S. Landjeva, Z. Popova, N.K. Christov // Genetic Resources and Crop Evolution. - 2010. - 57(2). P. 273-285.

50. Gawęda, D. Grain Yield and Quality of Winter Wheat Depending on Previous Crop and Tillage System / D. Gawęda, M. Haliniarz // Agriculture. - 2021. - 11(2). - P. 133.

51. Gianibelli, M.C. Biochemical and molecular characterisation of Glu-1 loci in Argentinean wheat cultivars / M.C. Gianibelli, M. Echaide, O.R. Larroque, J.M. Carrillo, J. Dubcovsky // Euphytica. - 2002. - 128(1). - P. 61-73.

52. Goel, S. Exploring diverse wheat germplasm for novel alleles in HMW-GS for bread quality improvement / S. Goel, M. Yadav, K. Singh, R.S. Jaat, N.K. Singh // Journal of food science and technology. - 2018. - 55(8). - P. 3257-3262.

53. Golovnina, K. A. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. / K. A. Golovnina, S. A. Glushkov, A. G. Blinov, V. I. Mayorov, L. R. Adkison, N. P. Goncharov // Plant Systematics and Evolution. - 2007. - 264(3), 195-216.

54. Goncharov, N.P. Comparative-genetic analysis - a base for wheat taxonomy revision / N.P. Goncharov // Czech J. Genet and Plant Breed. - 2005. - V.41. - Special issue. - P. 52-54.

55. Goncharov, N.P. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind / N.P. Goncharov, K.A. Golovnina, B. Kilian, S. Glushkov, A. Blinov, V.K. Shumny // Biosphere origin and evolution / Eds N. Dobretsov et al. Springer, 2008. P. 407-419.
56. Graham, J.S.D. Starch-gel electrophoresis of wheat flour proteins / J.S.D. Graham // Aust. J. Biol. Sci. – 1963. – 16. P. 332-349.
57. Greenwell, P. A starch granule protein associated with endosperm softness in wheat / P. Greenwell, J.D. Schofield // Cereal Chem. – 1985. – 63. P. 379-380.
58. GRIS - Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.wheatpedigree.net/>
59. Hamer, R.J. Prediction of bread making quality of wheat: the use of HMW glutenin A subunit based quality scoring systems / R.J. Hamer, W.P. Weegels, J.P. Marseille // Journal of Cereal Science. – 1992. – 15. – P. 91-102.
60. Henkrar, F. Allelic variation at high-molecular weight and low-molecular weight glutenin subunit genes in Moroccan bread wheat and durum wheat cultivars / F. Henkrar, J. El-Haddoury, D. Iraqi, N. Bendaou, S.M. Udupa // 3 Biotech. – 2017. – 7. – P. 287.
61. Holland, J.B. Genetic relationships of crown rust resistance, grain yield, test weight, and seed weight in oat / J.B. Holland, G.P. Munkvold // Crop Sci. – 2001. – 41. – P. 1041-1050.
62. Hsam, N.O. Characterization of powdery mildew resistance and linkage studies involving the Pm3 locus on chromosome 1A of common wheat (*Triticum aestivum* L.) / N.O. Hsam, K. Kowalczyk, F.J. Zeller, S.L. Hsam // Journal of Applied Genetics. – 2015. – 56(1). – P. 37-44.
63. Huang, X. Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers / X. Huang, A. Börner, M. Röder, M. Ganal, // Theoretical and Applied Genetics. – 2002. – 105(5). – P. 699-707.
64. Huebner, F.R. Fractionation and quantitative differences of glutenin from wheat varieties in baking quality / F.R. Huebner, J.S. Wall // Cereal Chem. – 1976. – V.53. – P. 258-269.

65. Int. Rules for Seed Testing. Rules 1996 // Verification of species and cultivar. Seed Sci. & Technol. -1996. - 24 (Supplement). - P. 334.
66. Iqbal, M. The effect of vernalization genes on earliness and related agronomic traits of spring wheat in northern growing regions / M. Iqbal, A. Navabi, R.C. Yang, D.F. Salmon, D. Spaner // Crop science. – 2007. – 47(3). – P. 1031-1039.
67. Janni, M. Gene-ecology of durum wheat HMW glutenin reflects their diffusion from the center of origin / M. Janni, S. Cadonici, U. Bonas, A. Grasso, A.A.D. Dahab, G. Visioli, D. Pignone, A. Ceriotti, N. Marmiroli // Scientific reports. – 2018. – 8(1). – P. 16929.
68. Johansson, E. Composition of high-molecular weight glutenin subunits in Swedish wheats / E. Johansson, G. Svensson, W.K. Heneen // Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science. – 1995. – 45. – P. 112-117
69. Johnson, V.A. Genetic advances in wheat protein quality and composition. / V.A. Johnson, P.J. Mattern, J.W. Schmidt, J.E. Stroike // Proceedings of the 4th Internat. Wheat Genetics Sympos. Missouri. - 1973. - P. 547-556.
70. Jolly, C.J. Characterization of the wheat Mr 15000 «grain-softness protein» and analysis of the relationship between its accumulation in the whole seed and grain softness / C. J. Jolly, S. Rahman, A.A. Kortt, T.J.V. Higgins // Theor. Appl. Genet. – 1993. – 86. – P. 589-597.
71. Kalaiselvi, G. High molecular weight glutenin subunit composition in some Indian wheat cultivars / G. Kalaiselvi, V.R.K.J. Reddy // Journal of Genetics and Breeding. – 2003. – 57. – P. 379-384.
72. Kasarda, D.D. N – Terminal sequence of α 2-gliadin / D.D. Kasarda, D.A. DaRoza, J.I. Ohms // Biochim. et biophys. acta. – 1974. – V.351. – P. 290-294.
73. Khatkar, B.S. Functional properties of wheat gliadins. I. Effects on mixing characteristics and bread making quality / B.S. Khatkar, R.J. Fido, A.S. Tatham, J.D. Schofield // Journal of Cereal Science. – 2002. – 35. – P. 299-306.
74. Khalid, A. Characterization of Pakistani wheat germplasm for high and low molecular weight glutenin subunits using SDS-PAGE / A. Khalid, A. Hameed // Cereal research communications. – 2019. – 47(2). – P. 345-355.

75. Knezevich, D. Polymorphism of Gli-D1 of Kragujevac's winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) / D. Knezevich, A.Y. Novoselskaya-Dragovich // *Genetika*. – 2007. – 39. – 2(2). – P. 273-282.

76. Konarev, V.G. Electrophoretic and serological methods in seed testing / V.G. Konarev, I.P. Gavriljuk, N.K. Gubareva, H.G. Choroshajlov // *Seed Sci. Technol.* – 1981. – 9(3). – P. 807-817.

77. Konarev, V.G. Seed proteins in genome analysis, cultivar identification, and documentation of cereal genetic resources: A review / V.G. Konarev, I.P. Gavrilyuk, N.K. Gubareva, T.I. Peneva // *Cereal chemistry*. – 1979. – 56(4). – P. 272-278.

78. Konzak, C.F. Genetic control of the content, amino acid composition, and processing properties of proteins in wheat / C.F. Konzak // *Adv. Genet.* – 1977. – V.19. – P. 407-582.

79. Kozub, N. A. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine / N.A. Kozub, I.A. Sozinov, T.A. Sobko, V.T. Kolyuchii, S.V. Kuptsov, A.A. Sozinov // *Cytology and genetics*. – 2009. – T.43. – №.1. – C. 55-62.

80. Lafiandra, D. PCR analysis of x- and y-type genes present at the complex Glu-A1 locus in durum and bread wheat / D. Lafiandra, G.F. Tucci, A. Pavoni, T. Turchetta, B. Margiotta // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1997. – 94. – P. 235–240.

81. Lei, Z.S. Y-type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the Glu-B1 locus in hexaploid wheat / Z.S. Lei, K.R. Gale, Z.H. He, C. Gianibelli, O. Larroque, X.C. Xia, B.J. Butow, W.Ma // *Journal of Cereal Science*. – 2006. – Vol. 43. – P. 94–101.

82. Li, S. The overexpression of high-molecular-weight glutenin subunit Bx7 improves the dough rheological properties by altering secondary and micro-structures of wheat gluten / S. Li, Y. Liu, J. Tong, L. Yu, M. Ding, Z. Zhang, A. Rehman, M. Majzoobi, Z. Wang, X. Gao // *Food Research International*. – 2020. – 130. P. 108914.

83. Li, Y. Detection of QTLs for breadmaking quality in wheat using a recombinant inbred line population / Y. Li, Y. Song, R. Zhou, G. Branlard, J. Jia // *Plant Breeding*. – 2009. – №128. – P. 235-243.

84. Li, Y. Development of introgression lines with 18 alleles of glutenin subunits and evaluation of the effects of various alleles on quality related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) / Y. Li, R. Zhou, G. Branlard, J. Jia // *Journal of Cereal Science*. – 2010. – 51. – P. 127-133.

85. Lukow, O.M. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality / O.M. Lukow, P.I. Payne, R. Tkachuk // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 1989. – 46. – P. 451-460.

86. Luo, C. Comparison of low- and high molecular-weight wheat glutenin allele effects on flour quality / C. Luo, W.B. Griffin, G. Branlard, D.L. McNeil // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2001. – 102. – P. 1088-1098.

87. Lv, D. Utilization of a Wheat 50K SNP Microarray-Derived High-Density Genetic Map for QTL Mapping of Plant Height and Grain Traits in Wheat / D. Lv, C. Zhang, R. Yv, J. Yao, J. Wu, X. Song, J. Jian, P. Song, Z. Zhang, D. Han, D. Sun // *Plants*. - 2021. - 10(6). – P. 1167.

88. Ma, W. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat / W. Ma, W. Zhang, K.R. Gale // *Euphytica*. – 2003. – V.134. – P. 51-60.

89. Malalgoda, M. Association between gluten protein composition and breadmaking quality characteristics in historical and modern spring wheat / M. Malalgoda, J.B. Ohm, S. Meinhardt, S. Simsek // *Cereal Chemistry*. – 2018. – 95(2). – P. 226-238.

90. Maryami Z. Variability for glutenins, gluten quality, iron, zinc and phytic acid in a set of one hundred and fifty-eight common wheat landraces from Iran / Z. Maryami, A.B. Huertas-García, M.R. Azimi, N. Hernández-Espinosa, T. Payne, F. Cervantes, V. Govindan, M.I. Ibba, C. Guzman // *Agronomy*. – 2020. - 10(11). – P. 1797.

91. Mansur, L.M. Effects of “Cheyenne” chromosomes on milling and baking quality in 'Chinese Spring'wheat in relation to glutenin and gliadin storage proteins / L.M. Mansur, C.O. Qualset, D.D. Kasarda // *Crop Science*. – 1990. – 30. – P. 593-602.
92. Maphosa, L. Genetic control of grain protein, dough rheology traits and loaf traits in a bread wheat population grown in three environments / L. Maphosa, P. Langridge, H. Taylor, L.C. Emebiri, D.E. Mather // *Journal of cereal science*. – 2015. – 64. – P. 147-152.
93. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2013-14 Supplement / R.A. McIntosh, J. Dubcovsky, J.W. Rogers, C.F. Morris, R. Appels, X. Xia // *Annual Wheat Newsletter*. – 2014. – 58.
94. McKee, G.W. Chemical and biochemical techniques for varietal identification / G.W. Mc Kee // – *Seed Sci. Technol.* – 1973. - V.1. – P. 181-199.
95. Mecham, D.K. Genetic aspects of wheat gliadin proteins / D.K. Mecham, D.D. Kasarda, C.O. Qualset // *Biochem. Genet.* – 1978. – V.16. – P. 831-853.
96. Metakovsky, E.V. Recombination mapping of some chromosome 1A-, 1B-, 1D-, and 6B-controlled gliadins and low-molecular-weight glutenin subunits in common wheat / E.V. Metakovsky, G. Branlard, V.M. Chernakov, V.P. Upelniak, R. Redaelli, N.E. Pogna // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1997. – 94 – P. 788-795.
97. Metakovsky, E.A catalog of gliadin alleles: Polymorphism of 20th-century common wheat germplasms / E. Metakovsky, V. Melnik, M. Rodriguez-Quijano, V. Upelniak, J.M. Carrillo // *The Crop Journal*. – 2018. – 6(6). – P. 628-641.
98. Metakovsky, E.V. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles / E.V. Metakovsky, G. Branlard // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1998. – 96. P. 209-218.
99. Metakovsky, E.V. Gliadin allele composition of common wheat cultivars grown in Italy / E.V. Metakovsky, N.E. Pogva, A.M. Blancardi, R. Redaelli // *Journal of Genetics and Breeding*. – 1994. – 48. – P. 55-66.
100. Metakovsky, E.V. Gliadin allele identification in common wheat. 1. Methodological aspects of the analysis of gliadin pattern by one-dimensional

polyacrylamide - gel electrophoresis / E.V. Metakovsky, A.Yu. Novoselskaya // Journal of Genetics and Breeding. – 1991. – 45. – P. 317-324.

101. Metakovsky, E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat / E.V. Metakovsky // J. Genet. Breed. – 1991. – 45(4). – P. 325-343.

102. Metakovsky, E.V. Gluten polypeptides as useful genetic markers of dough quality in Australian wheats / E.V. Metakovsky, C.W. Wrigley, F. Bekes, R.B. Gupta // Australian Journal of Agricultural Research. – 1990. – 41(2). – P. 289-306.

103. Metakovsky, E.V. High genetic diversity of Spanish common wheats as judged from gliadin alleles / E.V. Metakovsky, M. Gómez, J.F. Vázquez, J.M. Carrillo // Plant Breeding. – 2000. – V.119(1). – P. 37-42.

104. Metakovsky, E.V. The gluten composition of wheat varieties and genotypes. Part I. Gliadin composition table / E.V. Metakovsky, G. Branlard, R.A. Graybosch, F. Bekes, C.R. Cavanagh, C.W. Wrigley, W. Bushuk. – 2006 [Электронный ресурс] Режим доступа: https://www.aaccnet.org/initiatives/definitions/Documents/GlutenFree/I_Gliadin.pdf. Accessed 23 October 2018

105. Metakovsky, E.V. Blocks of gliadin components in winter wheat detected by one-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis / E.V. Metakovsky, A.Yu. Novoselskaya, M.M. Kopus, T.A. Sobko, A.A. Sozinov // Theor. and Appl. Genet. – 1984. – V.64. – P. 559-568.

106. Miao, Y. Potential impact of precision nitrogen management on corn yield, protein content, and test weight / Y. Miao, D.J. Mulla, J.A. Hernandez, M. Wiebers, P.C. Robert // Soil Sci. Soc. Am. J. – 2007. – V.71. - P. 1490-1499.

107. Mikhailov, V.F. Comparative analysis of natural and synthetic antimutagens as regulators of gene expression in human cells under exposure to ionizing radiation / V.F. Mikhailov, A.A. Shishkina, L.V. Shulenina, N.F. Raeva, M.I. Startsev, I.M. Vasilyeva, G.D. Zasukhina, E.A. Rogozhin, S.P. Gromov, M.V. Alfimov // Russian Journal of Genetics. – 2015. – V.51(2). – P. 130-137.

108. Mikola, J. Differences between endospermal and embryonal trypsin inhibitors in barley, wheat and rye / J. Mikola, M. Kirsi // *Acta chem. scand.* – 1972. V.26. – P. 787-795.

109. Morgounov, A. Improving wheat production in Central Asia and the Caucasus / A. Morgounov, M. Karabayev, D. Bedoshvili, H.J. Braun // In: *Research highlights of the CIMMYT wheat program, 1999–2000*. Mexico: CIMMYT – 2001. – P. 65–68

110. Morgounov, A. Leaf rust of spring wheat in Northern Kazakhstan and Siberia: incidence, virulence, and breeding for resistance / A. Morgounov, L. Rosseeva, M. Koyshibayev // *Australian Journal of Agricultural Research.* – 2007. – 58(9). – P. 847-853.

111. Morgunov, A.I. The high-molecular-weight glutenin subunit composition of Soviet wheat varieties / A.I. Morgunov, W.J. Rogers, E.J. Sayers, E.V. Metakovsky // *Euphytica.* – 1990. – 51(1). – P. 41-52.

112. Morris, C.F. Puroindolines: the molecular genetic basis of wheat grain hardness / C.F. Morris // *Plant Mol. Biol.* – 2002. – 48. – P. 633-647

113. Mu, J. Genome-wide identification of internal reference genes for normalization of gene expression values during endosperm development in wheat / J. Mu, L. Chen, Y. Gu, L. Duan, S. Han, Y. Li, Y. Yan, X. Li // *Journal of applied genetics.* – 2019. – 60. – P. 233-241.

114. Menke, J.F. Protein electrophoresis aids cereal variety identification / J.F. Menke, R.S. Singh, C.O. Qualset, S.K. Jain // *Calif. Agr.* – 1973. – V. 27(10). – P. 3-5.

115. Nakamura, H. Genetic diversity of high-molecular-weight glutenin subunit compositions in landraces of hexaploid wheat from Japan / H. Nakamura // *Euphytica.* – 2001. – 120(2). – P. 227-234.

116. Nascimento, M.P. High-molecular-weight glutenin subunit variation in the Portuguese wheat landrace Barbela / M.P. Nascimento, V.P. Carnide, G.I. Guedes-Pinto // *Cereal Research Communications.* – 1998. – 26(2). – P. 211-216.

117. Nei, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations / M. Nei // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1973. – 70(12). - Part I. – P. 3321-3323.

118. Neilson, L.R. Isozyme variations in some barley varieties / L.R. Neilson, T. Hermelln // Lantbrukshögsk Ann. – 1966. – V.32. – P. 297-308.

119. Nieto-Taladriz, M.T. Effect of gliadins and HMW and LMW subunits of glutenin on dough properties in the F6 recombinant inbred lines from a bread wheat cross / M.T. Nieto-Taladriz, M.R. Perretant, M. Rousset // Theoretical and Applied Genetics. – 1994. – 88(1). – P. 81-88.

120. Nikolaev, A.A. Genetic diversity of local spring bread wheats (*Triticum aestivum* L.) of West and East Siberia in gliadin genes / A.A. Nikolaev, V.A. Pukhal'sky, V.P. Upelnik // Russian Journal of Genetics. – 2009. – 45(2). – P. 189-197.

121. Noma, S. Contribution of α -gliadin alleles to the extensibility of flour dough in Japanese wheat cultivars/ S. Noma, K. Hayakawa, C. Abe, S. Suzuki, K. Kawaura // Journal of Cereal Science. – 2019. – 86. – P. 15-21.

122. Novoselskaya-Dragovich, A.Y. Genetic diversity of storage protein genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from China and its comparison with genetic diversity of cultivars from other countries / A.Y. Novoselskaya-Dragovich, A.V. Fisenko, N.K. Yankovsky, A.M. Kudryavtsev, Q. Yang, Z. Lu, D. Wang // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2011. – 58(4). – P. 533-543.

123. Novoselskaya-Dragovich, A.Y. Dynamics of genetic variation at gliadin-coding loci in Saratov cultivars of common wheat *Triticum aestivum* L. over eight decades of scientific breeding / A.Y. Novoselskaya-Dragovich, V.A. Krupnov, R.A. Saifulin, V.A. Pukhalskiy // Russian Journal of Genetics. – 2003. – 39(10). – P. 1130-1137.

124. Novoselskaya-Dragovich, A.Y. Genetic differentiation of common wheat cultivars using multiple alleles of gliadin coding loci / A.Y. Novoselskaya-Dragovich, A.V. Fisenko, V.A. Puhalskii // Russian Journal of Genetics. – 2013. – 49(5). – P. 487-496.

125. Novoselskaya-Dragovich, A.Y. Genetic diversity of storage protein genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from China and its comparison with genetic diversity of cultivars from other countries / A.Yu. Novoselskaya-Dragovich, A.V. Fisenko, N.K. Yankovsky, A.M. Kudryavtsev, Q. Yang, Z. Lu, D. Wang // Genetic resources and crop evolution. – 2011. – V. 58(4). – P. 533-543.

126. Ohm, J.B. Molecular weight distribution of proteins in hard red spring wheat: Relationship to quality parameters and intrasample uniformity / J.B. Ohm, G. Hareland, S. Simsek, B. Seabourn, E. Maghirang, F. Dowell // Cereal Chemistry. – 2010. – 87. – P. 553–560.

127. Orth, R.A. Studies of glutenin. VI. Chromosomal location of genes coding for subunits of glutenin of common wheat / R.A. Orth, W. Bushuk // Cereal chemistry. – 1974. - 51. – P.118-126.

128. Osborne, T.B. Our present knowledge of plant proteins / T.B. Osborne // Science. 1908. - 28(718). P. 417-427.

129. Pauksens, J. Determination of cultivar / J. Pauksens // Seed Sci and Technol. – 1978. – V.6(2). – P. 579-583.

130. Payne, P.I. Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1 which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat / P.I. Payne, G.J. Lawrence // Cereal Research Communications. – 1983. – V. 11(1). – P. 29-35.

131. Payne, P.I. Control by homoeologous group 1 chromosomes of the high-molecular-weight subunits of glutenin, a major protein of wheat endosperm / P.I. Payne, C.N. Law, E.E. Mudd // Theoretical and applied genetics. – 1980. - 58(3-4). – P. 113-120.

132. Payne, P.I. Correlations Between the Inheritance of Certain High-molecular Weight Subunits of Glutenin and Bread-making Quality in Progenies of Six Crosses of Bread Wheat / P.I. Payne, K.G. Corfield, L.M. Holt, J.A. Blackman // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 1981. – 32. – P. 51-60.

133. Payne, P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality / P.I. Payne // *Annual Review of Plant Physiology*. – 1987. – 38(1). – P. 141-153.;

134. Payne, P.I. Identification of a high-molecular-weight subunit of glutenin whose presence correlates with bread-making quality in wheats of related pedigree / P.I. Payne, K.G. Corfield, J.A. Blackman // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1979. – 55. – P. 153-159.

135. Payne, P.I. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin / P.I. Payne, L.M. Holt, C.N. Law // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1981. – 60(4). – P. 229-236.

136. Payne, P.I. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin: Part 3. Telocentric mapping of the subunit genes on the long arms of the homoeologous group 1 chromosomes / P.I. Payne, L.M. Holt, A.J. Worland, C.N. Law // *Theoretical and applied genetics*. – 1982. – 63(2). – P. 129-138.

137. Payne, P.I. Subunit composition of wheat glutenin proteins, isolated by gel filtration in a dissociating medium / P.I. Payne, K.G. Corfield // *Planta*. – 1979. – 145(1). – P. 83-88.

138. Payne, P.I. The high-molecular-weight subunits of glutenin: structure, genetics and relationship to bread-making quality / P.I. Payne, P.A. Harris, C.N. Law, L.M. Holt, J.A. Blackman // *In Annales de Technologie Agricole*. – 1980. – V. 29(2). – P. 309-320.

139. Peltonen, J. The optimal combination of HMW glutenin subunits coded at gene loci Glu-A1 and Glu-B1 for bread-making quality in Scandinavian wheats / J. Peltonen, J. Salopelto, H. Rita // *Hereditas*. – 1993. – 118. – P. 71-78.

140. Peng, Y. Two novel y-type high molecular weight glutenin genes in Chinese wheat landraces of the Yangtze-River region / Y. Peng, K. Yu, Y. Zhang, S. Islam, D. Sun, W. Ma // *PloS One*. – 2015. – 10(11). - e0142348.

141. Percival, J. *The Wheat Plant: A Monograph*. L.: Duckworth and Co., 1921. 463 p.

142. Platt, S.G. Separation and characterization of alpha-gliadin fractions / S.G. Platt, D.D. Kasarda // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Protein Structure*. – 1971. – V.243(3). – P. 407-415.

143. Rabinovich, S.V. High-molecular weight glutenin subunit composition of spring bread wheats grown in the Ukraine and the Russian Federation between 1995-97 and its connection with pedigrees / S.V. Rabinovich, I.A. Panchenko, R.G. Parchomenko, V.N. Bondarenko // *Annual Wheat Newsletter*. – 1998. – 44. – P. 236-251.

144. Ragupathy, R. Evolutionary origin of the segmental duplication encompassing the wheat GLU-B1 locus encoding the overexpressed Bx7 (Bx7OE) high molecular weight glutenin subunit / R. Ragupathy, H.A. Naeem, E. Reimer, O.M. Lukow, H.D. Sapirstein, S. Cloutier // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2007. – 116(2). – P. 283–296.

145. Rasheed, A. Allelic effects and variations for key bread-making quality genes in bread wheat using high-throughput molecular markers / A. Rasheed, H. Jin, Y. Xiao, Y. Zhang, Y. Hao, Y. Zhang, L.T. Hickey, A.I. Morgounov, X. Xia, Z. He // *Journal of Cereal Science*. – 2019. – 85. – P. 305-309.

146. Redaelli, R. Allelic variation at the storage protein loci of 55 US-grown white wheats / R. Redaelli, P.K.W. Ng, N.E. Pogna // *Plant Breeding*. – 1997. – 116(5). – P. 429-436.

147. Rufo, R. From landraces to improved cultivars: assessment of genetic diversity and population structure of Mediterranean wheat using SNP markers / R. Rufo, F. Alvaro, C. Royo, J.M. Soriano // *PloS one*. – 2019. – 14(7). – e0219867.

148. Salavati, A. Evaluation of genetic diversity in Iranian landrace wheat *Triticum aestivum* L. by using gliadin alleles / A. Salavati, H. Sameri, A.A. Shah-Nejat Boushehri, B. Yazdi-Samadi // *Asian Journal of Plant Sciences*. – 2008. – 7(5). – P. 440-446.

149. Salem, K.F. Assessing genetic diversity of Egyptian hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) using microsatellite markers / K.F. Salem, M.S. Röder, A. Börner // *Genetic resources and crop evolution*. – 2015. – 62(3). – P. 377-385.

150. Salis, L. Population density and distribution of wheat bugs infesting durum wheat in Sardinia, Italy / L. Salis, M. Goula, J. Izquierdo, E. Gordún // *Journal of insect science*. – 2013. – 13(1). – P. 50.

151. Schwarz, G. Development and validation of a PCR-based marker assay for negative selection of the HMW glutenin allele Glu-B1-1d (Bx-6) in wheat / G. Schwarz, F.G. Felsenstein, G. Wenzel // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – 109. – P. 1064-1069.

152. Sears, E.R. The aneuploids of common wheat / E.R. Sears // *Missouri Agric. Exp. Stat. Res. Bull.* – 1954. - 572. – P. 1-59.

153. Sharma, A. Evaluation of end use quality and root traits in wheat cultivars associated with 1RS. 1BL translocation / A. Sharma, I. Sheikh, R. Kumar, K. Kumar, P. Vyas, H.S. Dhaliwal // *Euphytica*. – 2018. – 214(4). – P. 1-9.

154. Sharma, N. Pathogenesis of celiac disease and other gluten related disorders in wheat and strategies for mitigating them / N. Sharma, S. Bhatia, V. Chunduri, S. Kaur, S. Sharma, P. Kapoor, A. Kumari, M. Garg // *Frontiers in nutrition*. – 2020(7). – 6.

155. Shepherd, K.W. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye / K.W. Shepherd // In: *Proc. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp.* – Canberra: Austral. Acad. Sci., 1968. – P. 86-96.

156. Sing, P.S. Protein electrophoresis as an aid to oat variety identification / P.S. Sing, S.K. Jain, C.O. Qualset // *Euphytica* – 1973. – V.22. – P. 98-105.

157. Singh, N.K. Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rusts and ω -secalins on the short arm of rye chromosome 1R / N.K. Singh, K.W. Shepherd, R.A. McIntosh // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1990. – 80(5). – P. 609-616.

158. Sissons, M. Role of durum wheat composition on the quality of pasta and bread / M. Sissons // *Food*. – 2008. – 2. – P. 75–90.

159. Smith, R.L. Peroxidase polymorphism in cultivated oats. *Avena sativa* L. and *A. byzantina* C. Koch. / R.L. Smith // *Crop. Sci.* – 1970. – V.10. – P. 273-276.

160. Solari, R.M. Genetic control of protein constitution in wheat endosperm and its implication on induced mutagenesis / R.M. Solari, E.A. Favret // In: Mutations in plant breeding. Vienna, 1968, P. 219-231.

161. Sontag-Strohm, T. Gliadin and glutenin subunit alleles on group 1 chromosomes in Finnish spring wheats / T. Sontag-Strohm // Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science – 1997. – 47. – P. 98-105.

162. Sontag-Strohm, T. Effect of allelic variation of glutenin subunits and gliadins on baking quality in the progeny of two biotypes of bread wheat cv. Ulla / T. Sontag-Strohm, P.I. Payne, H. Salovaara // Journal of Cereal Science. – 1996. – 24. – P. 115-124.

163. Taddei G. Kicerche sul glutine del frumento // G. fis., ehem., e stor. natur. Brugnatelli. 1819. - V. 2. - P. 360-361.

164. Temizgul, R. Genetic diversity of high-molecular-weight glutenin subunit compositions in bread wheat landraces originated from Turkey / R. Temizgul, M. Akbulut, D. Lafiandra // Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. – 2016. – 16(01). – P. 28-38.

165. Tkachuk, R. Wheat beta amylases. 2. Characterization / R. Tkachuk, K.H. Tipples // Cereal Chem. – 1966. – V.43. – P. 62-79.

166. Troncone, R. Pathogenesis, clinical aspects and diagnosis of celiac disease / R. Troncone // Proc. 15th Int. Conf. “Doctors of the world topatients”. – St.-Petersburg, Russia, 2003. – P. 76-77.

167. Tsenov, N. Allelic Diversity In Bulgarian Winter Wheat Varieties Based on Polymorphism of Glutenin Subunit Composition / N. Tsenov, D. Atanasova, I. Todorov, I. Ivanova, I. Stoeva // Cereal Research Communications. – 2009. – 37(4). – P. 551-558.

168. Utebayev, M. Application of gliadin polymorphism for pedigree analysis in common wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan / M. Utebayev, S. Dashkevich, A. Babkenov, G. Shtefan, I. Fahrudanova, S. Bayahmetova, B. Sharipova, Zh. Kaskarbayev, Y. Shavrukov // Acta physiologiae plantarum. – 2016. – 38(8). – P. 204.

169. Utebayev M. Genetic diversity of gliadin alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan / M. Utebayev, S. Dashkevich, N. Bome, K. Bulatova, Y. Shavrukov // PeerJ. – 2019. – 7:e7082.

170. Utebayev M. 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 / M. Utebayev, S. Dashkevich, K. Kunanbayev, N. Bome, B. Sharipova, Y. Shavrukov // Acta Physiologiae Plantarum. – 2019. – 41(5). - 71.

171. Utebayev M. U. Allelic composition of gliadin-coding loci as a 'portrait' in spring soft wheat selections of Russian and Kazakh origins / M.U. Utebayev, Y.Y. Dolinny, S.M. Dashkevich, N.A. Bome // SABRAO Journal of Breeding and Genetics – 2022. – 54(4). – 755-766.

172. Vetch, J.M. Revealing the genetic mechanisms of pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). / J.M. Vetch, R.N. Stougaard, J.M. Martin, M.J. Giroux // Plant Science. – 2019. – 281. – P. 180-185.

173. Wheat, UPOV Code(s): TRITI_AES, *Triticum aestivum* L. emend. Fiori et Paol. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. - Available: <https://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg003.pdf>

174. Woychik, J.H. Starch-gel electrophoresis of wheat gluten proteins with concentrated urea / J.H. Woychik, J.A. Boundy, R.J. Dimler // Arch. Biochem. Biophys. – 1961. – 94. – P. 477-482.

175. Würschum, T. Genetic control of protein content and sedimentation volume in European winter wheat cultivars / T. Würschum, W.L. Leiser, E. Kazman, C.F.H. Longin // Theoretical and applied genetics. – 2016. – 129(9). – P. 1685-1696.

176. Würschum, T. Population structure, genetic diversity and linkage disequilibrium in elite winter wheat assessed with SNP and SSR markers / T. Würschum, S.M. Langer, C.F.H. Longin, V. Korzun, E. Akhunov, E. Ebmeyer, R. Schachschneider, J. Schacht, E. Kazman, J.C. Reif // Theoretical and Applied Genetics. – 2013. – 126(6). – P. 1477-1486.

177. Xu, Q. PCR-based markers for identification of HMW-GS at Glu-B1x loci in common wheat / Q. Xu, J. Xu, C.L. Liu, C. Chang, C.P. Wang, M.S. You, B.Y. Li, G.T. Liu // *Journal of Cereal Science*. – 2008. – 47(3). – P. 394-398.

178. Xynias, I.N. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars / I.N. Xynias, N.O. Kozub, I.A. Sozinov // *Plant breeding*. – 2006. – V.125(4). – P. 408-410.

179. Yang, F.P. Characterization of high- and low-molecular-weight glutenin subunit genes in Chinese winter wheat cultivars and advanced lines using allele-specific markers and SDS-PAGE / F.P. Yang, L.H. Wang, J.W. Wang, X.Y. He, X.K. Zhang, X.W. Shang, W.X. Yang, X.C. Xia, Z.H. He // *Crop and Pasture Science* – 2010. – 61. – P. 84–91.

180. Zaitseva O.I. Allelic variation of high-molecular-weight glutenin genes in bread wheat / O.I. Zaitseva, A.A. Burakova, A.T. Babkenov, S.A. Babkenova, M.U. Utebayev, V.A. Lemesh // *Cytology and Genetics*. – 2017. – 51(6). – P. 432-440.

181. Zhenghui, L. Analysis on the HMW-GS Components of Introduced Wheat Varieties / L. Zhenghui, L. Yi, H. Xu, Y. Qijian, A.Y. Dragovich, V.S. Kravets // *Chinese Agric Sci Bull*. 2009. – P. 2022.

182. Zhong-hu, H. High molecular weight glutenin subunit composition of Chinese bread wheats / H. Zhong-hu, R.J. Pena, S. Rajaram // *Euphytica*. – 1992. – 64. – P. 11-20.

183. Алпатьева, Н.В. Проламины и целиакия / Н.В. Алпатьева, И.П. Гаврилюк, Н.А. Леонтьева, Л.С. Орешко, В.А. Красильников, Н.А. Барсукова, И.Г. Лоскутов // *Аграрная Россия*. – 2004. - №6. – С. 41-49.

184. Андреева, И.И. Ботаника / И.И. Андреева, Л.С. Родман – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 2002. – 488 с.

185. Антамошкин, А.Н. Сравнительный анализ «первых» критериев выявления связи между качественными переменными / А.Н. Антамошкин, О.А. Бакаева // *Сибирский журнал науки и технологий* – 2011. – 4(37). – С. 4-7.

186. Ахтариева М.К. Оценка сортов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения по качеству зерна в Северном Зауралье /

187. Бакаева, Н.П. Влияние обработки семян препаратами ЖУСС и подкормки азотными удобрениями на урожайность и содержание белка в зерне озимой пшеницы / Н.П. Бакаева, Ю.А. Шоломов, Н.Ю. Коржавина // *Агрохимия*. – 2016. - (3). – С. 32-38.

188. Баяхметова, С.Е. Оценка мукомольных и хлебопекарных качеств зерна сортов и линий яровой мягкой пшеницы в условиях засушливой степи Казахстана / С.Е. Баяхметова, Н.А. Якунина, Н.А. Поползухина, А.Т. Бабкенов, С.М. Дашкевич // *Омский научный вестник*. – 2014. - 2(134). – С. 240-242.

189. Бебякин, В.М. Эффективность оценки качества зерна яровой мягкой пшеницы по SDS-тесту / В.М. Бебякин, М.В. Бунтина // *Вестник сельскохозяйственной науки*. – 1991. – 1. – С. 66-70.

190. Белкина, Р.И. Качество зерна пшеницы сортов государственного испытания Тюменской области / Р.И. Белкина, В.В. Выдрин, Т.К. Федорук // *Известия Оренбургского ГАУ*. – 2019. – 4(78). С. 47-50.

191. Булатова, К.М. Изучение компонентного состава глютеина пшеницы / К.М. Булатова // *Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана*. – 1985. – 4. – С. 37-39.

192. Булатова, К.М. Разнообразие генетических ресурсов ячменя КазНИИЗиР по составу запасных белков / К.М. Булатова, Б.С. Сариев // *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции* – 2009. – Т.165. – С. 94-98.

193. Варбанец, Л.Д. Взаимодействие лектина из картофеля с гликополимерами *Corynebacterium sepedonicum* и *Pseudomonas solanacearum*. Изучение и применение лектинов / Л.Д. Варбанец // *Уч. зап. Тартус. ун-та*. – 1989. – 2(870). – С. 73-76.

194. Водопоглотительная способность муки [Электронный ресурс] – Режим доступа: https://agroday.ru/gosnews/vodopoglatitel'naja_sposobnost_muki/

195. Гайденкова, А.Н. Полиморфизм пшениц "Крымск" по электрофоретическим спектрам глютеина / А.Н. Гайденкова // *Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. НИ Вавилова*. – 1987. – 175. – С. 6-9.

196. Гончаров, Н. П. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц / Н.П. Гончаров, Е.Я. Кондратенко // Информационный вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12(1/2). – С. 159-179.
197. ГОСТ 10840-64 Зерно. Методы определения природы
198. ГОСТ 10842-89. Зерно зерновых и бобовых культур и семена масличных культур. Метод определения массы 1000 зерен или 1000 семян
199. ГОСТ 10987-76 Зерно. Методы определения стекловидности
200. ГОСТ 27669-88. Мука пшеничная хлебопекарная. Метод пробной лабораторной выпечки хлеба. – М.: Стандартиформ, 2007.
201. ГОСТ 34702-2020 Пшеница хлебопекарная Технические условия. – М.: Стандартиформ, 2020. – 15 с.
202. ГОСТ 9353-2016 Пшеница Технические условия. – М.: Стандартиформ, 2016. – 15 с.
203. ГОСТ ISO 5530-1-2013. Мука пшеничная. Физические характеристики теста. Часть 1. Определение водопоглощения и реологических свойств с применением фаринографа. – М.: Стандартиформ, 2014.
204. ГОСТ Р 51415-99 (ИСО 5530-4:91). Мука пшеничная. Физические характеристики теста. определение реологических свойств с применением альвеографа. – М.: Госстандарт России, 2000.
205. ГОСТ Р 52554-2006. Пшеница. Технические условия. – М.: Стандартиформ, 2006.
206. Дашкевич. С.М. Качество зерна сортов яровой мягкой пшеницы селекции ТОО «НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева» / С.М. Дашкевич, А.Т. Бабкенов, М.У. Утебаев, И.В. Чилимова, О.О. Крадецкая // Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С. Сейфуллина. – 2018. – 3(98). – С. 47-56.
207. Добротворская, Т.В. Анализ разнообразия российских и украинских сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по высокомолекулярным субъединицам глютеина / Т.В. Добротворская, С.П. Мартынов // Генетика. – 2011. – 47(7). – С. 905-919.

208. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – 5-е изд., перераб. и доп. – Москва. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.

209. Дуктова, Н. А., & Минина, Е. М. (2019). Физико-химические свойства зерна отечественных сортов яровой твердой пшеницы / Н.А. Дуктова, Е.М. Минина // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – 2. – С. 123-128.

210. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1979. – 40(4). – С. 587-602.

211. Животовский, Л.А. Показатель внутривидового разнообразия / Л.А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1980. – 4(6). – С. 828-836.

212. Животовский, Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Журнал общей биологии. – 1979. – 40(4). – С. 587-602.

213. Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука. 1991. – 271 с.

214. Заика, Е. В. Анализ генотипов сортов озимой мягкой пшеницы ННЦ «Институт земледелия НААН» по аллелям локусов запасных белков / Е.В. Заика, Н.А. Козуб, И.А. Созинов, А.А. Созинов, В.Н. Стариченко // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2014. – 4. – С. 53-57

215. Зобова, Н.В. Компонентный состав яровой мягкой пшеницы сибирской селекции, отнесенных к разным группам качества зерна / Н.В. Зобова, В.В. Богданов, М.З. Ибрагимова // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2018. – 6. – С. 61-65.

216. Казак, А.А. Урожайность и качество зерна среднеспелых и среднепоздних ценных сортов яровой мягкой пшеницы сибирской селекции в северной лесостепи Тюменской области / А.А. Казак, Ю.П. Логинов // АгроЭкоИнфо. – 2019. – №. 1. – С. 1-15.

217. Козуб, Н. А. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы / Н.А. Козуб, И.А. Созинов, Т.А. Собко, О.С. Дедкова, Е.Д. Бадаева, В.П. Нецветаев // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – 3. – С. 68-74.

218. Конарев, А.В. Природа ингибиторов α – амилазы в связи с проблемами эволюции и иммунитета пшеницы и других злаков: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Конарев Александр Васильевич. - Л., 1982. – 22 с.

219. Конарев, В.Г. Белковые маркеры в анализе тритикале / В.Г. Конарев, Т.И. Пенева // Вестник с.-х. науки. – 1977. – №10. – С. 60-68.

220. Конарев, В.Г. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / В.Г. Конарев, И.П. Гаврилюк, Н.К. Губарева, Н.В. Алпатьева, А.Г. Хакимова, Т.И. Пенева, А.В. Конарев, А.В. Конарев, О.И. Введенская, И.Н. Перчук, В.В. Сидорова, Д.И. Иванова, А.М. Тарлаковская, Э.Э. Егги, И.Н. Анисимова, Л.А. Лесневич, С.П. Фарбер, Н.В. Кудрякова, П.П. Демкин, М.И. Литовченко. – СПб.: ВИР. 2000. – 186 с.

221. Конарев, В.Г. Морфогенез и молекулярно – биологический анализ растений / В.Г. Конарев. – Изд. 2-е, доп. СПб.: ВИР, 2001. – 417 с.

222. Конарев, В.Г. Применение электрофореза белков в первичном семеноводстве зерновых культур: Метод. указания / В.Г. Конарев, В.Г. Еникеев. – СПб.: ВИР, 1993. – 42 с.

223. Крупнов, В.А. Генетическая архитектура содержания белка в зерне пшеницы / В.А. Крупнов, О.В. Крупнова // Генетика. – 2012. – 48(2). – С. 149-149.

224. Летяго Ю.А. Пшеница Тюменской области: качество зерна, муки и хлеба / Ю.А. Летяго Р.И. Белкина // Монография Изд. ГАУ СЗ. Тюмень. 2017. – 129 с.

225. Летяго, Ю.А. Варьирование технологических свойств зерна пшеницы в условиях Северного Зауралья / Ю.А. Летяго // Хлебопродукты. – 2014. – 9. – С. 58-60.

226. Летяго, Ю.А. Физические свойства теста и хлебопекарные качества сортов яровой пшеницы в условиях Северного Зауралья / Ю.А. Летяго //

Перспективы развития АПК в работах молодых учёных. Сб. мат. регион. НПК молодых учёных / ГАУ Северного Зауралья. Тюмень: ГАУСЗ. - 2014. - С. 103-106.

227. Медведев, П.В. Способ определения хлебопекарных качеств зерна пшеницы / П.В. Медведев, В.А. Федотов // Патент на изобретение: RU 2433398 С1. – 2011 г.

228. Метаковский, Е.В. Генетические формулы глиадины у сортов яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана / Е.В. Метаковский, С.Ф. Коваль, В.К. Мовчан, А.А. Созинов // Селекция и семеноводство. – 1988. – №1. – С. 11-13.

229. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Технологическая оценка зерновых, крупяных и зернобобовых культур. М. 1988. - 121 с.

230. Новиков, Н.Н. Связь между составом легкорастворимых белков и технологическими свойствами зерна у сортов озимой мягкой пшеницы / Н.Н. Новиков, О.М. Гаврикова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2006. – 2. – С. 97-108.

231. Новосельская-Драгович, А.Ю. Изучение генетического разнообразия сортов мягкой озимой пшеницы по глиадинкодирующим локусам / А.Ю. Новосельская-Драгович, Л.А. Беспалова, А.А. Шишкина, В.А. Мельник, В.П. Упельник, А.В. Фисенко, Л.В. Дедова, А.М. Кудрявцев // Генетика. – 2015. – 51(3). – С. 323- 333.

232. Перуанский, Ю.В. Методические указания по идентификации сортов пшеницы и ячменя на основе составляющих их проламиновых биотипов / Перуанский Ю.В., Надиров Б.Т., Аbugалиева А.И., Духнов С.Н., Савин В.Н. – Алма-Ата, 1985. – 14 с.

233. Пискарев, В.В. Полиморфизм глиадинкодирующих локусов сортообразцов пшеницы мягкой яровой Сибирского генофонда / В.В. Пискарев, Н.И. Бойко // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2015. – 6. – С. 19-24.

234. Поляков, М.В. Варьирование признаков качества зерна у сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Зауралья / М.В. Поляков, Р.И. Белкина,

Ю.А. Летяго // Вестник Бурятской ГСХА им. В.Р. Филиппова. – 2020. – 4(61). – С.20-26.

235. Поморцев, А.А. Методика проведения лабораторного сортового контроля по группам сельскохозяйственных растений / А.А. Поморцев, А.М. Кудрявцев, В.П. Упельник. – М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2004. – 96 с.

236. Поморцев, А.А. Полиморфизм культурного ячменя (*Hordeum vulgare*) по гордеинам / А.А. Поморцев, В.П. Нецветаев, А.А. Созинов // Генетика – 1985. – 21(4). – С. 629-639.

237. Портянко, В.А. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации / В.А. Портянко, А.А. Поморцев, Н.А. Калашник, В.И. Богачков, А.А. Созинов // Генетика. – 1987. – 23(5). – С. 584-590.

238. Прянишников, А.И. Экологические аспекты формирования качества урожая и его оценки в селекции озимой и яровой пшеницы / А.И. Прянишников, С.В. Лящева, Т.Б. Кулеватова, Л.В. Андреева, Г.А. Бекетова // Аграрный вестник Юго-Востока. – 2017. – 1. – С. 27-35.

239. Рядчиков, В.Г. Улучшение зерновых белков и их оценка / В.Г. Рядчиков - М.: Колос, 1978. - 368 с.

240. Сбоева, Я.В. Генетическая структура и межпопуляционная дифференциация восьми популяций *Pinus sylvestris* L. на восточно-европейской равнине / Я.В. Сбоева, С.В. Боронникова // Бюллетень науки и практики. – 2019. - 5(12). – С.89-97

241. Седловский, А.И. Генетико-статистические подходы к теории селекции самоопыляющихся культур / А.И. Седловский, С.П. Мартынов, Л.К. Мамонов. – Алма-Ата: Наука, – 1982. – 200 с.

242. Сердюкова, Л.А. Качество зерна сортов яровой мягкой пшеницы в условиях северной лесостепи Тюменской области / Л.А. Сердюкова, К.В. Моисеева //сб. материалов регион. науч.-практ. конф. молодых ученых «перспективы развития АПК в работах молодых ученых» Тюмень, ГАУ Северного Зауралья. – 2014. – С. 141-144

243. Симонов, А.В. Создание нового для мягкой пшеницы генотипа-носителя двух локусов мягкозерности эндосперма / А.В. Симонов, А.К. Чистякова, Е.В. Морозова, Л.В. Щукина, А. Бёрнер, Т.А. Пшеничникова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – 21(3). – С. 341-346.

244. Созинов, А.А. Генетически обусловленные различия компонентного состава глина сорта Безостая 1 и Днепровская 521 и их роль в определении качества муки / А.А. Созинов, Ф.А. Попереля, М.М. Копусь // Докл ВАСХНИЛ. – 1975. – 11. – С. 10-14.

245. Созинов, А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / Созинов А.А. – М.: Наука. 1985. – 272 с.

246. Созинов, А.А. Полиморфизм проламинов и селекция / А.А. Созинов, Ф.А. Попереля // Вестн. с.-х. науки. – 1979. – 10. – С. 21-34.

247. Созинов, А.А. Принципы биохимической генетики как теоретическая основа решения практических задач селекции (на примере проламинов) / А.А. Созинов, Ф.А. Попереля – Материалы к заседанию Президиума ВАСХНИЛ. – Одесса, 1976. – 48 с.

248. Созинов, А.А. Проблемы использования блоков компонентов проламина в качестве генетических маркеров у пшеницы и ячменя / А.А. Созинов, Е.В. Метаковский, А.А. Поморцев // С. –х. биология – 1987. – 1. – С. 3-12.

249. Созинов, А.А. Закономерности формирования генотипа при селекции пшеницы / А.А. Созинов, Е.В. Метаковский, С.Ф. Коваль // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1986. – 3. – С. 60-70.

250. СТ РК 1046-2008 Пшеница. Технические условия. – Астана.: Гостстандарт, 2008. – 13 с.

251. СТ РК 1564-2006 Определение основных показателей качества зерна с помощью инфракрасных анализаторов

252. СТ РК 3323-2018. Семена пшеницы. Идентификация сортов методом электрофореза. – Астана.: Госстандарт, 2018. – 32 с.

253. Статистический анализ данных: учебно-методическое пособие / Е.П. Петров. – Барнаул. : Алтайский государственный университет, 2018. – 43 с.

254. Упельник, В.П. Лабораторный анализ белков семян пшеницы. Технологическая инструкция «Диагностика сортового соответствия и чистоты семян пшеницы / В.П. Упельник, А.Ю. Новосельская-Драгович, А.А. Шишкина, В.А. Мельник, Л.В. Дедова, А.М. Кудрявцев. – Москва, 2013. – 174 с.

255. Утебаев, М.У. Качество зерна яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана / М.У. Утебаев, Н.А. Боме, Т.В. Шелаева, О.О. Крадецкая, И.В. Чилимова // Вестник ОмГАУ. – 2020. - № 2 (38). – С. 99-111.

256. Утебаев М.У. Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшеницы созданных в разных селекционных учреждениях / М.У. Утебаев, Н.А. Боме, Е.С. Земцова, О.О. Крадецкая, И.В. Чилимова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции – 2021. – 182(1). – С. 99-109.

257. Утебаев М.У. Качество зерна сортов яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Западно-Сибирской селекции в условиях Северного Казахстана / М.У. Утебаев, Т.В. Шелаева, Н.А. Боме, И.В. Чилимова, О.О. Крадецкая, С.М. Дашкевич, В.В. Новохатин, Л.И. Вайсфельд // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции – 2022 – 183(3). – С. 27-38

258. Фомина, Е.А. Идентификация полиморфизма НМW глютеинов у сортообразцов из коллекционных и селекционных питомников озимой пшеницы / Е.А. Фомина, С.Н. Кулинкович, С.В. Малышев, О.Ю. Урбанович // Земледелие и селекция в Беларуси. – 2014. – 50. – С. 326-355

259. Хакимова, А.Г. Пуриноиды в связи с перспективами селекции мягкой пшеницы на качество и устойчивость (обзор иностранной литературы) / А.Г. Хакимова, О.П. Митрофанова // С.-х. биология. – 2009. – 1. – С. 3-15.

260. Хрунов, А.А. Изучение взаимосвязи состава глиадинов и хозяйственно ценных признаков мягкой пшеницы / А.А. Хрунов, А.В. Фисенко, С.Л. Белецкий, А.Ю. Драгович // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2011. – 2. – С. 11-19.


261. Чеботарь, С.В. Генетический полиморфизм локусов, определяющих хлебопекарное качество украинских сортов пшеницы / С.В. Чеботарь, Е.М.

Благодарова, Е.А. Куракина, И.В. Семенюк, А.М. Полищук, Н.А. Козуб, И.А. Созинов, А.Н. Хохлов, А.И. Рыбалка, Ю.М. Сиволап // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – 16(1). – С. 87-98.

262. Чернаков, В.М. Разнообразие аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов и оценка генетического сходства сортов мягкой пшеницы, созданных в разных селекционных центрах / В.М. Чернаков, Е.В. Метаковский // Генетика. – 1994. – 30(4). – С. 509-517.

263. Ямалеева, А.А. Лектины растений и их биологическая роль: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.12 / Ямалеева, Анна Александровна. – Санкт-Петербург, 2002. – 50 с.

ПРИЛОЖЕНИЯ


 УТВЕРЖДАЮ
 Председатель Правления
 ТОО «Научно-производственный
 центр зернового хозяйства
 им. А.И. Бараева»
 Канафий Б.К.

« 21 » 10 2022 г.

Справка

об использовании в селекционном процессе научных результатов диссертационной работы
 Утебаева Марала Ураловича на тему: «Влияние аллелей глиадин- и глютеинкодирующих
 локусов на качество зерна яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)»

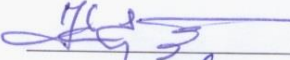
Комиссия в составе председателя – заместителя Председателя Правления по
 производству Елтая Хамиджан-ұлы, заведующего лабораторией селекции яровой мягкой
 пшеницы Каиржанова Елжаса Конспековича, заведующего отделом семеноводства –
 Тасбулатова Жаната Айтбаевича, главного агронома Шупанова Эльдара Элтаевича, изучила
 основные результаты и практические рекомендации диссертации на соискание ученой
 степени кандидата биологических наук «Влияние аллелей глиадин- и глютеинкодирующих
 локусов на качество зерна яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)».

Комиссия решила:

При подборе родительских пар и составлении схем скрещивания в селекции яровой
 мягкой пшеницы на повышение качественных характеристик зерна, необходимо учитывать
 выявленные автором связи аллелей глиадин- и глютеинкодирующих локусов с
 биохимическими и технологическими параметрами качества зерна.

Рекомендуемые методы по сортовой идентификации и определению сортовой
 чистоты яровой мягкой пшеницы, основанные на электрофорезе запасных белков (глиадинов
 и глютеинов) подлежат использованию в практике первичного семеноводства.

Председатель комиссии:


 _____ Хамиджан-ұлы Е.

Члены комиссии:


 _____ Каиржанов Е.К.


 _____ Тасбулатов Ж.А.


 _____ Шупанов Э.Э.



РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 748

Настоящее авторское свидетельство удостоверяет авторство

Бабкенов А.Т., Шелаева Т.В., Каиржанов Е.К.,
Бабкенова С.А., Дашкевич С.М., Утебаев М.У.

(фамилия, имя, отчество)

на сорт пшеницы
мягкой яровой

Таймас

селекции

ТОО «Научно-производственный центр зернового
хозяйства имени А.И. Бараева»

по заявке №

18103962 от 06 ноября 2018 года

согласно приказа:

Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан

№ 88 от 31 марта 2022 года

зарегистрировано:

в Государственном реестре селекционных достижений,
рекомендуемых к использованию в Республике Казахстан

выдано:

РГУ «Государственная комиссия по сортоиспытанию
сельскохозяйственных культур»

Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан

Дата выдачи документа:

20 апреля 2022 года

Председатель



Т.Б. Ажгалиев


 ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН

АВТОРДЫҢ КУӘЛІГІ
УДОСТОВЕРЕНИЕ АВТОРА

№ 4698

Утебаев Марал Уралович (KZ)

және/и Бабкенов Адылхан Темирханович (KZ); Шелаева Татьяна Васильевна (KZ);
 Бабкенова Сандукаш Амантаевна (KZ); Дашкевич Светлана Михайловна (KZ); Каиржанов
 Елжас Конспекевич (KZ)

*селекциялық жетістікеің авторы(лары) болып табылатындығы осымен куәландырылады
 является(ются) автором(ами) селекционного достижения*

(11) 1034

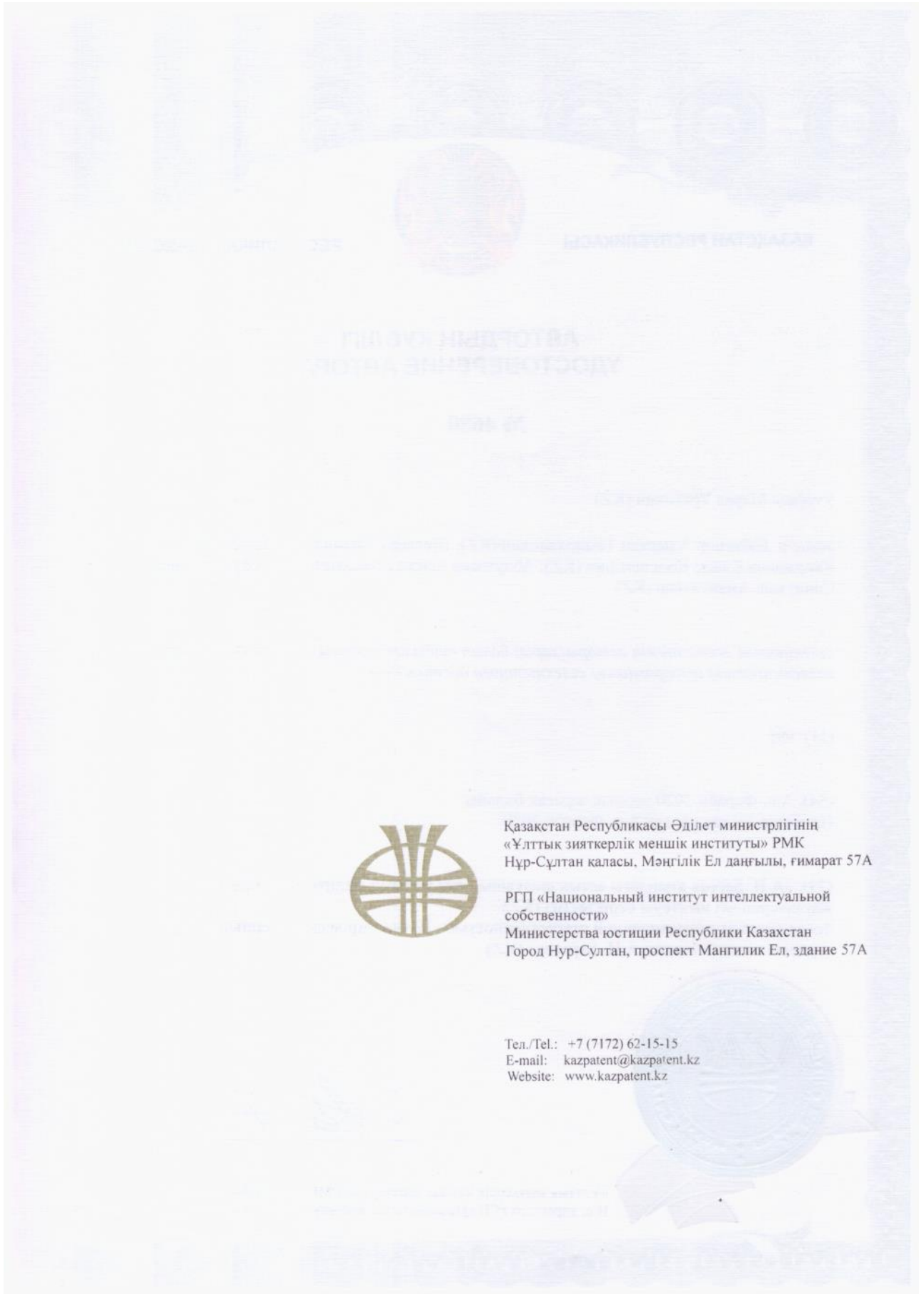
(54) Таймас жаздык жұмсақ бидайы
 Пшеница мягкая яровая Таймас

(73) «А.И. Бараев атындағы астық шаруашылығы ғылыми-өндірістік орталығы»
 жауапкершілігі шектеулі серіктестігі (KZ)
 Товарищество с ограниченной ответственностью «Научно-производственный центр
 зернового хозяйства им. А.И. Бараева» (KZ)




 Е. Оспанов

«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМК директоры
 Директор РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»



Қазақстан Республикасы Әділет министрлігінің
«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМҚ
Нұр-Сұлтан қаласы, Мәңгілік Ел даңғылы, ғимарат 57А

РГП «Национальный институт интеллектуальной
собственности»
Министерства юстиции Республики Казахстан
Город Нур-Султан, проспект Мангилик Ел, здание 57А

Тел./Tel: +7 (7172) 62-15-15
E-mail: kazpatent@kazpatent.kz
Website: www.kazpatent.kz



ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ **РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН**
REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

ПАТЕНТ
PATENT

№ 1034

СЕЛЕКЦИЯЛЫҚ ЖЕТІСТІККЕ / НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ / FOR SELECTION ACHIEVEMENT



(21) 2019/003.4

(22) 09.01.2019

(45) 13.01.2023

(54) Таймас жаздық жұмсақ бидайы
Пшеница мягкая яровая Таймас
Taymas spring common wheat

(73) «А.И. Бараев атындағы астық шаруашылығы ғылыми-өндірістік орталығы» жауапкершілігі шектеулі серіктестігі (KZ)
Товарищество с ограниченной ответственностью «Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева» (KZ)
«A.I. Barayev Scientific-Production Center for Grain Farming» Limited Liability Partnership (KZ)

(72) Бабкенов Адылхан Темирханович (KZ)	Babkenov Adylkhan Temirkhanovich (KZ)
Шеласва Татьяна Васильевна (KZ)	Shelayeva Tatyana Vasilyevna (KZ)
Бабкенова Сандукаш Амантаевна (KZ)	Babkenova Sandukash Amantayevna (KZ)
Утебаев Марал Уралович (KZ)	Utebaev Maral Uralovich (KZ)
Дашкевич Светлана Михайловна (KZ)	Dashkevich Svetlana Mikhailovna (KZ)
Каиржанов Елжас Конспекович (KZ)	Kairzhanov Elzhas Konspekovich (KZ)



ЭЦҚ қол қойылды
Подписано ЭЦП
Signed with EDS

Е. Оспанов
Е. Оспанов
Y. Osipanov

«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМК директоры
 Директор РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»
 Director of the «National Institute of Intellectual Property» RSE



Патентті күшінде ұстау ақысы уақытылы төленген жағдайда патенттің күші
Қазақстан Республикасының бүкіл аумағында қолданылады.

Патентке селекциялық жетістіктің толық сипаттамасы www.kazpatent.kz ресми сайтында
«Қазақстан Республикасының селекциялық жетістіктерінің мемлекеттік тізілімі» бөлімінде қолжетімді.

Действие патента распространяется на всю территорию Республики Казахстан
при условии своевременной оплаты поддержания патента в силе.

Полное описание селекционных достижений к патенту доступно на официальном
сайте www.kazpatent.kz в разделе «Государственный реестр селекционных достижений Республики Казахстан».

Subject to timely payment for the maintenance of the patent in force
the patent shall be effective on the entire territory of the Republic of Kazakhstan.

Full description of the patent for selection achievement are available on the official website www.kazpatent.kz
in the section « State Register of Selection Achievements of the Republic of Kazakhstan ».

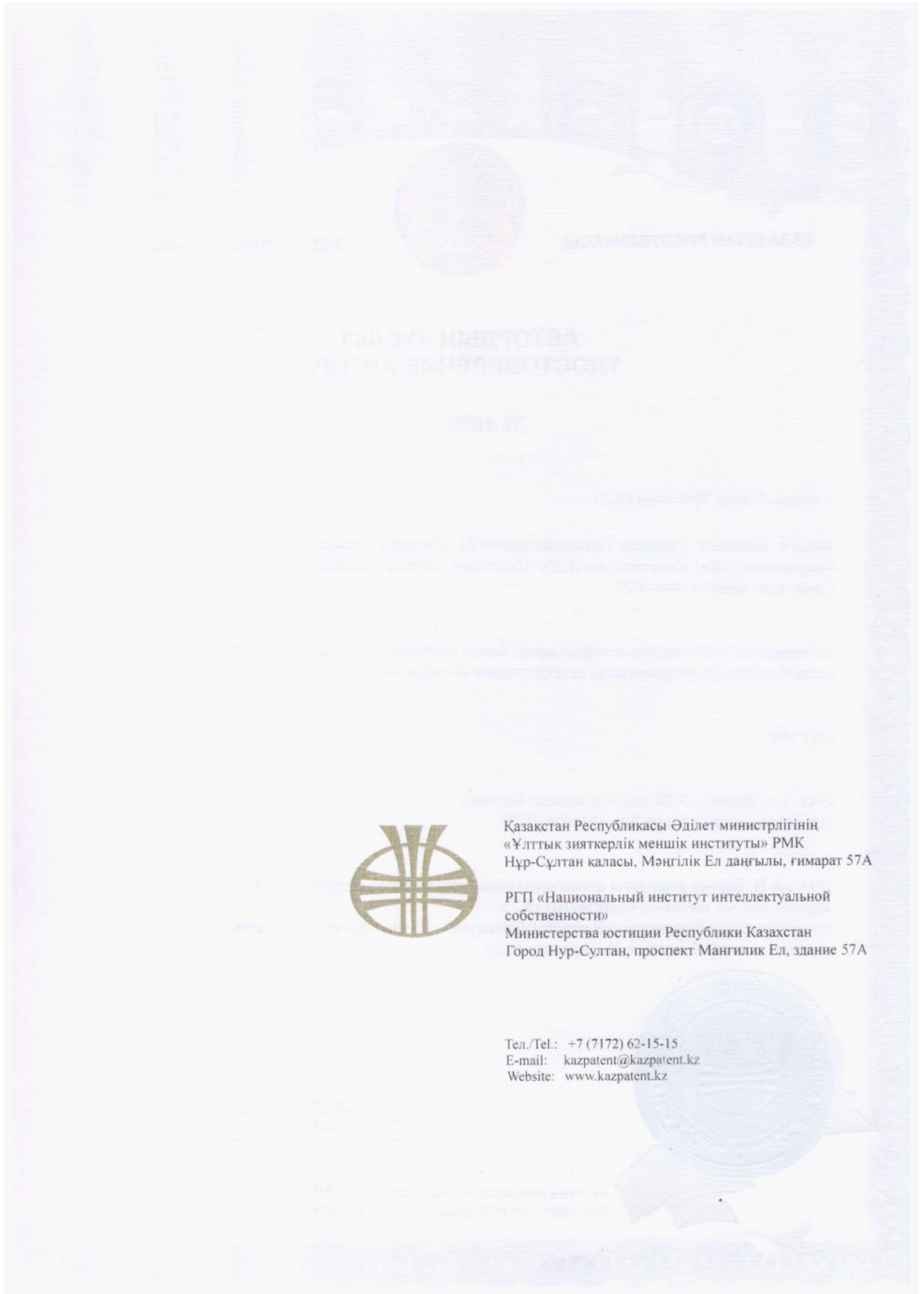


Қазақстан Республикасы Өділет министрлігінің
«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМҚ
Астана қаласы, Мәңгілік Ел даңғылы, ғимарат 57А

РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»
Министерства юстиции Республики Казахстан
Город Астана, проспект Мангилік Ел, здание 57А

«National Institute of Intellectual Property» RSE,
Ministry of Justice of the Republic of Kazakhstan
Astana, 57A Mangilik El Avenue

Тел./Tel.: +7 (7172) 62-15-15
E-mail: kazpatent@kazpatent.kz
Website: www.kazpatent.kz



Қазақстан Республикасы Әділет министрлігінің
«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМҚ
Нұр-Сұлтан қаласы, Мәңгілік Ел даңғылы, ғимарат 57А

РГП «Национальный институт интеллектуальной
собственности»
Министерства юстиции Республики Казахстан
Город Нур-Султан, проспект Мангилик Ел, здание 57А

Тел./Tel: +7 (7172) 62-15-15
E-mail: kazpatent@kazpatent.kz
Website: www.kazpatent.kz


 ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН
 REPUBLIC OF KAZAKHSTAN
ПАТЕНТ
PATENT
 № 995

СЕЛЕКЦИЯЛЫҚ ЖЕТИСТІККЕ / НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ / FOR SELECTION ACHIEVEMENT



(21) 2019/047.4



(22) 18.12.2019



(45) 10.01.2022

(54) Аль-Фараби 2020 жаздық жұмсақ бидайы
Пшеница мягкая яровая Аль-Фараби 2020
Аль-Фараби 2020 soft spring wheat

(73) «А.И. Бараев атындағы астық шаруашылығы ғылыми-өндірістік орталығы» жауапкершілігі шектеулі серіктестігі (KZ)
Товарищество с ограниченной ответственностью «Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева» (KZ)
«A.I. Barayev Scientific-Production Center for Grain Farming» Limited Liability Partnership (KZ)

(72) Бабкенов Адылхан Темірханович (KZ) Babkenov Adylkhan Temirkhanovich (KZ)
Шелаева Татьяна Васильевна (KZ) Shelayeva Tatyana Vasilyevna (KZ)
Кайржанов Елжас Конспекович (KZ) Kairzhanov Elzhas Konspekovich (KZ)
Абдуллаев Кенже Кожахметович (KZ) Abdullayev Kenzhe Kozhakhmetovich (KZ)
Бабкенова Сандукаш Амантаевна (KZ) Babkenova Sandukash Amantayevna (KZ)
Утебаев Марал Уралович (KZ) Utebaev Maral Uralovich (KZ)




ЭЦҚ қол қойылды
Подписано ЭЦП
Signed with EDS



Е. Куантыров
Е. Куантыров
Y. Kuantyrov

«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМК директоры
 Директор РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»
 Director of the «National Institute of Intellectual Property» RSE


 PATENT

Патентті күшінде ұстау ақысы уақытылы төленген жағдайда патенттің күші
 Қазақстан Республикасының бүкіл аумағында қолданылады.


Патентке селекциялық жетістіктің толық сипаттамасы www.kazpatent.kz ресми сайтында
 «Қазақстан Республикасының селекциялық жетістіктерінің мемлекеттік тізілімі» бөлімінде қолжетімді.

Действие патента распространяется на всю территорию Республики Казахстан
 при условии своевременной оплаты поддержания патента в силе.

Полное описание селекционных достижений к патенту доступно на официальном
 сайте www.kazpatent.kz в разделе «Государственный реестр селекционных достижений Республики Казахстан».

Subject to timely payment for the maintenance of the patent in force
 the patent shall be effective on the entire territory of the Republic of Kazakhstan.

Full description of the patent for selection achievement are available on the official website www.kazpatent.kz
 in the section « State Register of Selection Achievements of the Republic of Kazakhstan ».



Қазақстан Республикасы Әділет министрлігінің
 «Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМҚ
 Нұр-Сұлтан қаласы, Мәңгілік Ел даңғылы, ғимарат 57А

РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»
 Министерства юстиции Республики Казахстан
 Город Нур-Султан, проспект Мангилик Ел, здание 57А

«National Institute of Intellectual Property» RSE,
 Ministry of Justice of the Republic of Kazakhstan
 Nur-Sultan, 57A Mangilik El Avenue

Тел./Tel.: +7 (7172) 62-15-15
 E-mail: kazpatent@kazpatent.kz
 Website: www.kazpatent.kz

Генетические формулы глиаина яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана

№	Сорта/линии	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
		<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
Акмолинская область							
1	Акмолинка 1	<i>q</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>d</i>	<i>s</i>
2	Акмола 2	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>s</i>
3	Акмола 3	<i>f + o</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>g</i>	<i>a</i>
4	Акмола 40	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
5	Астана	<i>g + j</i>	<i>e</i>	<i>f + i</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>
6	Астана 2	<i>o + f</i>	<i>e + h</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>e</i>
7	Асыл-Сапа	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>l</i>
8	Байтерек	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>s</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
9	Владимир	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>c</i>
10	Достык	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>n</i>
11	Ишимская 88	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>b + p</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
12	Ишимская 90	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>s</i>	<i>h</i>	<i>c</i>
13	Ишимская 92	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>c</i>
14	Ишимская 98	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i + f</i>	<i>b + p</i>	<i>v</i>	<i>b</i>
15	Кенжегали	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i + f</i>	<i>k + p</i>	<i>t</i>	<i>a + l</i>
16	Ласточка	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
17	Лютесценс 268	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>i</i>
18	Лютесценс 38	<i>p</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>q</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
19	Лютесценс 94	<i>f + d</i>	<i>e</i>	<i>i + f</i>	<i>c + p</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
20	Мильтурум 45	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>i</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>a</i>
21	Орал	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>o</i>	<i>q</i>
22	Памяти Мовчана	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>s</i>	<i>a</i>
23	Пиротрикс 28	<i>p</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
24	Снегурка	<i>f</i>	<i>e + j</i>	<i>a</i>	<i>k</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
25	Солтустык	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>o + d</i>	<i>q + s</i>
26	Тауелсыздык 20	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>m</i>	<i>q</i>
27	Целина 50	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>n</i>	<i>q</i>	<i>e</i>
28	Целинная 20	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
29	Целинная 2007	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
30	Целинная 2008	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>t</i>	<i>q</i>
31	Целинная 21	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
32	Целинная 24	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
33	Целинная 26	<i>i + c</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
34	Целинная 3С	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>s</i>	<i>k</i>
35	Целинная 60	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
36	Целинная 90	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>p</i>	<i>e</i>	<i>b</i>
37	Целинная нива	<i>m</i>	<i>e + b</i>	<i>i</i>	<i>k</i>	<i>e</i>	<i>g</i>
38	Целинная юбилейная	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>

39	Целиноградка	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>a</i>
40	Шортандинка	<i>p</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>o</i>	<i>s</i>
41	Шортандинская 125	<i>c</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>a</i>	<i>c</i>
42	Шортандинская 2007	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>a</i>
43	Шортандинская 2012	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
44	Шортандинская 2014	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
45	Шортандинская 2015	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>t</i>	<i>q</i>
46	Шортандинская 25	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
47	Шортандинская 95 улучш.	<i>y</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>t</i>	<i>a</i>
48	Шортандинская юб.	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>q</i>
Костанайская область							
49	Августина	<i>i</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>f</i>
50	Айна	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>k</i>	<i>o</i>	<i>l</i>
51	Бирлестык	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>k</i>	<i>l</i>	<i>h</i>
52	Бостандык	<i>m</i>	<i>b + e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>r</i>	<i>s</i>
53	Галатея	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>d</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
54	Жазира	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>n</i>	<i>s</i>
55	Жана-Кызыл	<i>o</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
56	К- 36544	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>i</i>	<i>j</i>
57	К- 51122	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>j</i>
58	Карабалыкская 20	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>t</i>	<i>b</i>
59	Карабалыкская 38	<i>m + j + f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>j</i>	<i>e</i>
60	Карабалыкская 4	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>n</i>
61	Карабалыкская 7	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>f + a</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
62	Карабалыкская 8	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>o</i>	<i>q</i>
63	Карабалыкская 9	<i>o + f</i>	<i>b + e</i>	<i>a</i>	<i>a + d</i>	<i>c + g</i>	<i>m + q</i>
64	Карабалыкская 90	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>r</i>	<i>e</i>
65	Карабалыкская 91	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	<i>q</i>
66	Карабалыкская 92	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>r</i>	<i>i</i>
67	Карабалыкская 98	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>n</i>	<i>o</i>	<i>a</i>
68	Комсомольская 18	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
69	Комсомольская 29	<i>k</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>s</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
70	Комсомольская 3	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
71	Комсомольская 90	<i>i + m + f</i>	<i>e</i>	<i>a + g</i>	<i>q + l</i>	<i>v</i>	<i>a</i>
72	Корнеевка	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>h</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>n</i>
73	Линия 22 ЧС	<i>r</i>	<i>e</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>t</i>	<i>l</i>
74	Линия 4-10-16	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>m</i>	<i>t</i>	<i>b</i>
75	Линия С 19ЧС	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>
76	Лютесценс 12	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>i + b</i>	<i>s</i>	<i>b</i>	<i>e</i>
77	Лютесценс 13	<i>b</i>	<i>e + b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>l</i>
78	Лютесценс 14	<i>m</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>n</i>	<i>l</i>	<i>m</i>
79	Лютесценс 2	<i>c</i>	<i>e + b</i>	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
80	Лютесценс 20	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
81	Лютесценс 22	<i>c</i>	<i>e + b</i>	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>a</i>

82	Лютеценс 26	<i>p</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>l + f</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
83	Лютеценс 28	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>w</i>	<i>t</i>	<i>a</i>
84	Лютеценс 3	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>c</i>	<i>k</i>	<i>g</i>	<i>e</i>
85	Лютеценс 33	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>l + i</i>	<i>m + c</i>
86	Лютеценс 36	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>q</i>
87	Лютеценс 4	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>r</i>	<i>q</i>
88	Лютеценс 41	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>s</i>	<i>r</i>	<i>k</i>
89	Лютеценс 48-204-03	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>l</i>
90	Лютеценс 52	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>m</i>
91	Лютеценс 54	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>l</i>	<i>m</i>	<i>q</i>
92	Лютеценс 71	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>m</i>
93	Симкар 20	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>k</i>	<i>o</i>	<i>m</i>
94	Томирис	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>m</i>
95	Тумар	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>f</i>
96	Эритроспермум 35-12-13	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>g</i>	<i>a</i>
97	Эритроспермум 59	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>b + h</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>m</i>
98	Эритроспермум 78	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>n</i>	<i>v</i>	<i>p</i>
Павлодарская область							
99	Лютеценс 12/93-01-4	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>r</i>	<i>q</i>
100	Лютеценс 1266-87-13-94-23	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
101	Лютеценс 16/93-01-08	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>n</i>
102	Лютеценс 17-89-94-17	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>q</i>
103	Лютеценс 2.86-94-64	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>v</i>	<i>s</i>
104	Лютеценс 24.90-94-1	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>q</i>
105	Лютеценс 24-90-94-2	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>h</i>	<i>h</i>	<i>t</i>	<i>b</i>
106	Лютеценс 25/93-01-2	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>a</i>	<i>l</i>
107	Лютеценс 261	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f + a</i>	<i>q + m</i>	<i>b + l</i>	<i>l + m</i>
108	Лютеценс 29-94	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>b</i>
109	Лютеценс 30	<i>i</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
110	Лютеценс 30.89-94-11	<i>f</i>	<i>e + b</i>	<i>f</i>	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>q</i>
111	Лютеценс 30-94	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>t</i>	<i>b</i>
112	Лютеценс 35-86-94-166	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>q</i>
113	Лютеценс 53-95	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>n</i>	<i>m</i>
114	Лютеценс 65	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>h + b</i>	<i>h + q</i>	<i>f + o</i>	<i>s + l</i>
115	Павлодарская 10	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>q</i>
116	Павлодарская 11	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>n</i>
117	Павлодарская 9	<i>k</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>l</i>
118	Павлодарская 93	<i>i</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
119	Пиротрикс 35-86	<i>r</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>b</i>
120	1266-87-13-94-23	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>a</i>	<i>n</i>	<i>m</i>	<i>e</i>
121	22,90-94-4	<i>f</i>	<i>e + b</i>	<i>f</i>	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>q</i>
122	26,89-94-49	<i>m</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>q</i>
123	31,85-94-80	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>m</i>	<i>q</i>

124	35,86-94-166	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>b + h</i>
125	48,87-94-3	<i>r</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>m</i>	<i>q</i>
126	7,89-64-16	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>q</i>
Северо-Казахстанская область							
127	Альбидум 113119	<i>f + o</i>	<i>e</i>	<i>a + f</i>	<i>g</i>	<i>t + f</i>	<i>q</i>
128	Альбидум Р 3119	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>o</i>	<i>m</i>
129	Горностепная	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>p</i>
130	Ишимская 100	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>r</i>	<i>r</i>	<i>d</i>
131	К– 36677	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>l</i>
132	К– 37146	<i>j</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>o</i>	<i>i</i>
133	К– 4541	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>e</i>	<i>b</i>
134	Лютесценс 45	<i>f + h</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	$q + n + f$	$t + v + c + a$	$q + a + l$
135	Лютесценс 86-91-94-1	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>b</i>
136	Лютесценс 9-33	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>h</i>	<i>q</i>	<i>l</i>	<i>a</i>
137	Прииртышская 86	<i>m + n</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>l + s</i>	<i>g + l</i>	<i>s + b</i>
138	Уральская юбилейная	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>g</i>	<i>g</i>
139	Эритроспермум 2945	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>f</i>	<i>m</i>

Генетические формулы глиадины яровой мягкой пшеницы Западной Сибири

№	Сорта/линии	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)					
		<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>
Тюменские сорта							
1	Авиада	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>v</i>	<i>q</i>
2	Аделина	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>l</i>
3	ГАУ 21-2018	<i>d + g + i</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>d + l</i>	<i>r</i>	<i>i</i>
4	ГАУ 6-2018	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>q</i>
5	Златозара	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>h*</i>	<i>b</i>	<i>v</i>	<i>m</i>
6	Икар	<i>l</i>	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>o</i>
7	Ильинская	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>m</i>	<i>d</i>	<i>p</i>
8	Латона	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>m + q</i>	<i>d</i>	<i>q</i>
9	Линия ТГУ-1	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>f*</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
10	Лютесценс 585	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>a</i>
11	Лютесценс 70	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>q + f</i>	<i>b + k</i>	<i>b + m</i>
12	Речка	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>l + g</i>	<i>r + o</i>	<i>m + a</i>
13	Рикс	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>q</i>
14	Серебрина	<i>b + o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>n</i>	<i>m</i>
15	СКЭНТ-1	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a*</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>q</i>
16	СКЭНТ-3	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>t</i>	<i>a</i>
17	Сурэнта-3	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>m + q</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
18	Сурэнта-4	<i>f + o</i>	<i>b + e</i>	<i>a</i>	<i>k + f</i>	<i>o + t</i>	<i>l + p</i>
19	Сурэнта-5	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>s</i>	<i>r</i>	<i>r</i>
20	Сурэнта-6	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>m + q</i>	<i>m + i</i>	<i>b + q</i>
21	Сурэнта-7	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>m</i>	<i>l</i>	<i>q</i>
22	Туринская	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>m</i>	<i>c</i>	<i>m</i>
23	Тюменец 2	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>k</i>
24	Тюменочка	<i>c</i>	<i>l</i>	<i>h</i>	<i>l</i>	<i>r</i>	<i>q</i>
25	Тюменская 25	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>a</i>	<i>k</i>
26	Тюменская 27	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>a</i>
27	Тюменская 29	<i>k + a + f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>m + i</i>	<i>o</i>	<i>q</i>
28	Тюменская 30	<i>f</i>	<i>f + e</i>	<i>f + h</i>	<i>m + s</i>	<i>m + a</i>	<i>q + o</i>
29	Тюменская 31	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>m</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
30	Тюменская 32	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>t</i>	<i>j</i>
31	Тюменская 33	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>m</i>	<i>o</i>	<i>q</i>
32	Тюменская 80	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>r</i>	<i>n</i>
33	Тюменская юб	<i>f</i>	<i>l + e</i>	<i>l + f</i>	<i>l + m</i>	<i>m + o</i>	<i>p + q</i>
Челябинские сорта							
34	Весна	<i>j</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>k</i>	<i>c</i>	<i>e</i>
35	Дуэт	<i>f + k</i>	<i>b + e</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>g + f</i>	<i>m + a</i>
36	Изумрудная	<i>k</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>r</i>
37	Ильменская	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>u</i>	<i>c</i>	<i>h</i>

38	Ильменская 2	f	e	a	p	o	n
39	Квинта	k	e	a	n	k	g
40	Кукушка	f	b	a	q	m	a
41	Кукушка 12-6	$f+h$	$f+b$ $+e$	$c+a$	$n+l$	$f+m+b$	$e+q$ $+r$
42	Кукушка 14-6	c	e	g	l	b	b
43	Лютесценс 23490	f	e	a	p	b	b
44	Мильтурум 12013	$k+o$	$m+e$	$f+c$	$b+l$	$t+g$	$l+j$
45	Россиянка	$f+k$	$e+b$	$a+b$	$l+m$	$t+r$	$b+a$
46	Силач	c	l	a	k	n	e
47	Уралочка	f	b	a	m	j	q
48	Уральская 52	m	e	a	q	c	i
49	Уральская кукушка	$a+i$	b	a	$l+n$	$g+o$	$d+l$
50	Фитон с-36	f	e	a	s	m	a
51	Чебаркульская	f	b	a	$l+f$	b	$q+l$
52	Челяба	f	l	a	l	d	p
53	Челяба 2	$c+f+a$	$b+e$	a	$i+f+l$	$o+v+g$	$i+k$ $+l$
54	Челяба 75	i	e	a	p	k	a
55	Челяба 80	o	b	a	$l+b$	j	$l+n$
56	Челяба ранняя	d	e	a	i	f	m
57	Челяба степная	h	$e+d$	b	n	o	k
58	Челяба юб	f	l	f	l	r	a
59	Челябинская 17	$g+c+f$ $+h$	$b+a$ $+e$	$a+f$ $+b$	$b+i+$ $q+l$	$g+o+b+$ $v+f$	$j+l+$ s
60	Эритроспермум 23390	$f+k$	$b+l$	a	$b+k$	$i+p$	o
61	Эритроспермум 24841	f	$e+l$	a	$b+l$	$o+g$	$l+a$
62	Эритроспермум 25787	f	l	a	b	r	l

Компонентный состав высокомолекулярных субъединиц глютенина 139 образцов яровой мягкой пшеницы по областям
Северного Казахстана

Сорта / линии	Глютенинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)						Оценка
	<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>		
	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель	
Акмолинская область							
Акмолинка 1, Акмола 2, Лютесценс 38, Ишимская 90, Ишимская 92, Ишимская 98, Шортандинская 95 улучшенная, Шортандинская 125, Шортандинская 2012, Целина 50, Целинная 3С, Целинная 2007, Орал, Тауелсыздык 20, Шортандинская 2015	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
Ласточка, Пиротрикс 28, Целинная 20, Акмола 40, Асыл-Сапа, Байтерек, Целинная 60, Целинная 90, Шортандинская 2007, Таймас	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
Мильтурум 45	2*	<i>b</i>	7 + 8	<i>b</i>	5 + 10	<i>d</i>	10
Достык	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	4 + 12	<i>c</i>	6
Целинная 21	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
Шортандинская 2014	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
Целинная нива	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
Астана 2	null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	6
Лютесценс 268	null	<i>b</i>	20	<i>e</i>	5 + 10	<i>d</i>	6
Шортандинская 25, Астана, Целинная юбилейная, Целинная 24, Целинная 26	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	8
Солтустык, Ишимская 88	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	6
Снегурка	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	6
Целиноградка	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9/7 + 8	<i>c + b</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	7,5
Акмола 3, Шортандинка, Шортандинская юбилейная, Владимир	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12/5 + 10	<i>a + d</i>	7
Кенжегали	2*/null	<i>b + c</i>	7 + 9/22/7	$c + k + a$	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	?*

Лютесценс 94	2*/null	$b + c$	$7 + 9/7 + 8/7$	$c + b + a$	$2 + 12/5 + 10$	$a + d$	7
Памяти Мовчана	2*/null	$b + c$	$7 + 9/7$	$c + a$	$5 + 10/4 + 12/2 + 12$	$d + c + a$	5,8
Целинная 2008	null/2*	$c + b$	20	e	$5 + 10$	d	7
Костанайская область							
Августина, Айна, Бирлестык, Галатея, Карабалыкская 98, Линия с 22ЧС, Линия 4-10-16, Лютесценс 22, Лютесценс 36, Симкар 20, Эритроспермум 59	2*	b	$7 + 9$	c	$5 + 10$	d	9
Жазира, Карабалыкская 20, Комсомольская 90, Линия с 19ЧС, Лютесценс 12, Лютесценс 2, Лютесценс 20, Лютесценс 48-204-03, Эритроспермум 35-12-13	2*	b	$7 + 9$	c	$2 + 12$	a	7
Карабалыкская 9	2*	b	$13 + 16$	f	$5 + 10$	d	10
Бостандык, Карабалыкская 4, Карабадыкская 8, Корнеевка, Лютесценс 26, Лютесценс 33, Лютесценс 54, Тумар, К - 51122, Карабалыкская 90, Карабалыкская 92, Комсомольская 18, Лютесценс 14, Лютесценс 52, Лютесценс 71	Null	a	$7 + 9$	c	$5 + 10$	d	7
Карабалыкская 38, Карабадыкская 7, Комсомольская 29, Лютесценс 13, Томирис, Лютесценс 4	null	c	$7 + 9$	c	$2 + 12$	a	5
Жана-Кызыл, Лютесценс 41	null	c	$7 + 8$	b	$5 + 10$	d	8
К - 36544	2*	b	$7 + 8$	b	$2 + 12$	a	8
Эритроспермум 78	null	c	7	a	$5 + 10$	d	6
Лютесценс 28	null	c	7	a	$2 + 12$	a	4
Лютесценс 3	null	c	$7 + 9/7 + 8$	$c + b$	$2 + 12$	a	5,5
Карабалыкская 91	2*/null	$b + c$	$7 + 9$	c	$5 + 10/2 + 12$	$d + a$	7
Комсомольская 3	null/2*	$c + b$	$7 + 9$	c	$5 + 10$	d	8
Павлодарская область							
Лютесценс 12/93-01-4, Лютесценс 1266-87-13-94-23, Лютесценс 24.90-94-1, Лютесценс 30, Лютесценс 35-86-94-166, Павлодарская 10, Лютесценс 1266-87-13-94-23, Лютесценс 26,89-94-49, Лютесценс 7,89-64-16, Лютесценс 86-91-94-1	2*	b	$7 + 9$	c	$2 + 12$	a	7
Лютесценс 53-95, Лютесценс 31,85-94-80	2*	b	$7 + 9$	c	$5 + 10$	d	9

Лютесценс 24-90-94-2, Лютесценс 25/93-01-2, Лютесценс 261	2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
Лютесценс 17-89-94-17, Лютесценс 2.86-94-64, Лютесценс 30-94, Лютесценс 22,90-94-4, Лютесценс 48,87-94-3	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
Лютесценс 29-94, Лютесценс 30.89-94-11	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
Лютесценс 65, Павлодарская 11, Павлодарская 9, Павлодарская 93, Пиротрикс 35-86	null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	6
Лютесценс 16/93-01-08	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12/5 + 10	<i>a + d</i>	6
Лютесценс 35,86-94-166	null/1	<i>c + a</i>	$7 + \frac{9}{13} + \frac{1}{16}$	<i>c + f</i>	5 + 10/2 + 10	<i>d + a</i>	?
Северо-Казахстанская область							
Альбидум 113119, Лютесценс 9-33, Эритроспермум 2945, К – 4541, К – 37146, Уральская юбилейная	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
Прииртышская 86	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
К – 36677	null	<i>c</i>	22	<i>k</i>	5 + 10	<i>d</i>	?
Ишимская 100	null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 10	<i>e</i>	5
Лютесценс 45	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	8
Альбидум Р 3119	null/2*	<i>c + b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12/5 + 10	<i>a + d</i>	7
Горностепная	null	<i>c</i>	$7 + \frac{9}{7} + \frac{1}{8}$	<i>c + b</i>	5 + 10/2 + 12	<i>d + a</i>	6.5

Компонентный состав высокомолекулярных субъединиц глютеина сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири

Сорта / линии	Глютеинкодирующие локусы (<i>Glu-1</i>)						Оценка
	<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>		
	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель	ВМСГ	Аллель	
Тюменская область							
Авиада, Латона, Лютесценс 585, Речка, СКЭНТ-1, Сурэнта-7, Сурэнта-3, Сурэнта-6, Тюменец 2, Тюменская 25, Тюменская 27, Тюменская 29, Тюменская 31, Тюменская 32, Тюменская 33,	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
Ильинская, Лютесценс 70, Сурэнта-5, Тюменская 30, Тюменская юб	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
Аделина, СКЭНТ-3	2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
Икар	<i>Null</i>	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	6
Златозара, Линия ТГУ-1, Туринская	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
Серебрина	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
Рикс	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 8	<i>b</i>	2 + 12	<i>a</i>	8
Тюменочка	2*	<i>b</i>	7 + 9/7	<i>c</i> + <i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	8,5
Сурэнта-4	2*/ <i>Null</i>	<i>b/c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
Тюменская 80	2*/ <i>Null</i>	<i>b/c</i>	7 + 8/7 + 9/7	<i>b</i> + <i>c</i> + <i>a</i>	2 + 12/5 + 10	<i>a</i> + <i>d</i>	7
Челябинская область							
Челяба 75, Челябинская ранняя, Эритроспермум 25787, Изумрудная, Челябинская юбилейная	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
Ильменская, Кукушка 12-6, Эритроспермум 24741, Ильменская 2, Челябинская 80, Россиянка,	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
Челяба степная	2*	<i>b</i>	7 + 8	<i>b</i>	5 + 10	<i>d</i>	10
Дуэт, Мильтурум 12013	2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
Чебаркульская, Фитон с-36	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
Силач	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
Квинта, Уральская 52	<i>Null</i>	<i>c</i>	7 + 8	<i>b</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
Челяба	<i>Null</i>	<i>c</i>	6 + 8	<i>d</i>	2 + 12	<i>a</i>	4
Уральская кукушка, Челябинская 2, Кукушка 14-6, Весна	<i>Null</i>	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	6

Лютеценс 23490	$2*/Null$	$a + c$	$7 + 8$	b	$5 + 10$	d	9
Уралочка	$2*/Null$	$a + c$	$7 + 9$	c	$2 + 12$	a	6
Эритроспермум 23390	$Null$	c	$7/7 + 8$	$a + b$	$5 + 10$	d	7
Кукушка	$Null$	c	7	a	$2 + 12/5 + 10$	$a + d$	5
Челябинская 17	$2*/Null$	$a + c$	$7/7 + 8/7 + 9$	$a + b + c$	$2 + 12/5 + 10$	$a + d$	7

Технологическая и хлебопекарная оценка 30 сортов яровой мягкой пшеницы урожая 2016-2018 годов, в условиях
Северного Казахстана

№	Сорт	Год	Содержание протеина, %	Натурный вес зерна, г/л	Масса 1000 зерен, г	Стекловидность, %	Клейковина		Альвеограф Шопена		Фаринограф Брабендера		Объем хлеба, мл	Формоустойчивость, h/d	Пористость, бал	Общая хлебопекарная оценка, бал
							Содержание, %	Качество, ед. ИДК	Энергия деформации теста, е.а.	Отношение упругости к растяжимости, р/л	Валориметрическа я оценка, ед вал.	Водопоглогителън ая способность, %				
Среднеранняя группа спелости																
1	Астана (St)	2016	15,36	775	31,9	60	35,6	88	294	0,69	71	69,4	876	0,42	4,4	4,5
		2017	17,26	811	33,9	61	39,4	93	365	0,40	71	72,0	860	0,64	4,5	4,9
		2018	12,8	803	35,2	60	26,1	60	238	0,94	73	68,0	648	0,39	4,4	4,5
		\bar{x}	15,14	796	33,6	60,3	33,7	80	299	0,68	71	69,8	794	0,48	4,4	4,6
2	Карагандинская 22	2016	13,67	768	35,0	51	29,0	83	321	1,25	79	68,6	760	0,54	4,8	4,8
		2017	15,74	818	36,7	66	34,0	75	364	0,67	74	72,6	770	0,64	4,3	4,8
		2018	13,34	809	38,0	50	25,2	59	334	1,26	84	69,2	725	0,51	4,9	4,9
		\bar{x}	14,25	798	36,5	55,6	29,4	72	339	1,06	79	70,1	752	0,56	4,7	4,8
3	Шортандинская 2012	2016	13,73	772	36,9	53	30,8	85	261	0,65	71	69,0	811	0,53	4,6	4,6
		2017	15,76	818	38,5	64	34,2	85	338	0,49	67	71,4	790	0,51	4,6	4,7
		2018	12,4	780	38,2	27	23,8	68	215	2,00	77	64,4	667	0,59	4,9	4,9
		\bar{x}	13,96	790	37,9	48	29,6	79	271	1,05	72	68,3	756	0,54	4,7	4,7
4	Памяти Азиева (Омская 31)	2016	15,79	754	30,7	61	34,7	88	235	0,47	75	68,2	810	0,47	4,6	4,7
		2017	16,85	817	35,3	53	39,2	88	273	0,25	68	70,8	760	0,56	4,5	4,8
		2018	13,94	803	36,8	50	29,6	75	236	0,75	73	67,8	680	0,40	3,8	4,5

		\bar{x}	15,53	791	34,3	54,7	34,5	84	248	0,49	72	68,9	750	0,48	4,3	4,7
Среднеспелая группа спелости																
5	Акмола 2 (St)	2016	13,76	763	30,3	57	30,2	80	251	0,62	69	70,0	876	0,57	4,5	4,7
		2017	16,18	816	35,2	53	31,8	80	317	0,35	69	71,4	900	0,56	4,3	4,8
		2018	13,62	801	33,4	48	25,9	61	238	0,91	77	68,2	655	0,46	4,2	4,6
		\bar{x}	14,52	793	32,9	53	29,3	74	268	0,63	72	69,9	810	0,53	4,3	4,7
6	Акмола 3	2016	14,63	751	32,2	40	34,5	92	140	0,86	65	67,6	692	0,36	4,1	4,2
		2017	16,99	812	36,2	42	42,7	98	166	0,27	65	71,6	765	0,51	4,5	4,5
		2018	12,68	807	35,2	44	25,4	75	157	0,31	68	65,8	640	0,40	3,5	4,0
		\bar{x}	14,77	790	34,5	42	34,2	88	154	0,48	66	68,3	699	0,42	4,0	4,2
7	Акмола 40	2016	13,7	764	32,3	53	29,9	70	413	1,47	85	70,2	846	0,55	4,4	4,6
		2017	15,82	819	38,3	59	34,2	75	395	0,64	74	72,8	860	0,59	4,3	4,8
		2018	11,57	810	38,4	42	19,8	58	269	2,81	82	68,6	650	0,50	4,8	4,8
		\bar{x}	13,7	798	36,3	51	27,97	67	359	1,64	80	70,5	785	0,55	4,5	4,7
8	Астана 2	2016	15,16	780	32,6	52	35,7	86	270	0,73	71	70,0	770	0,47	4,5	4,5
		2017	16,39	817	36,7	73	35,3	83	317	0,47	73	71,8	825	0,61	4,7	4,8
		2018	11,88	755	37,9	27	22,5	65	215	0,77	74	63,8	637	0,48	4,1	4,5
		\bar{x}	14,48	784	35,7	50,6	31,17	78	267	0,66	72	68,5	744	0,52	4,4	4,6
9	Асыл Сапа	2016	15,29	743	30,6	62	34,3	81	456	1,06	87	70,0	850	0,50	4,4	4,7
		2017	17,36	795	32,4	68	38,6	69	475	0,55	79	72,8	900	0,49	4,8	4,9
		2018	13,02	763	32,8	37	23,0	57	273	1,85	85	65,4	678	0,52	4,9	4,8
		\bar{x}	15,22	767	31,9	55,6	31,97	69	401	1,15	84	69,4	809	0,5	4,7	4,8
10	Байтерек	2016	13,51	769	29,8	57	28,0	78	332	2,03	75	70,4	690	0,44	4,6	4,6
		2017	16,05	811	34,0	61	35,5	83	377	0,56	73	74,2	872	0,64	4,4	4,8
		2018	12,79	806	32,2	55	23,6	58	334	1,72	79	70,2	600	0,51	3,4	4,1
		\bar{x}	14,12	795	32	57,6	29,03	73	348	1,44	75	71,6	721	0,53	4,1	4,5
11	Орал	2016	13,85	767	31,4	47	31,9	78	359	0,58	73	66,6	880	0,58	4,7	4,8
		2017	16,17	821	37,0	61	36,1	88	337	0,37	71	71,4	860	0,55	4,8	4,8
		2018	12,54	807	36,2	44	25,8	63	304	1,42	79	66,0	760	0,46	4,9	4,8

		\bar{x}	14,19	798	34,8	50,6	31,27	76	333	0,79	74	68	833	0,53	4,8	4,8
12	Целина 50	2016	14,07	725	31,9	62	31,4	80	296	1,14	73	69,4	710	0,43	4,4	4,5
		2017	15,61	799	35,2	57	35,8	88	311	0,37	68	71,4	865	0,52	4,4	4,7
		2018	11,49	790	38,0	58	21,4	61	210	0,91	71	66,8	629	0,31	3,0	3,9
		\bar{x}	13,72	771	35	59	29,53	76	272	0,81	70	69,2	735	0,42	3,9	4,4
13	Целинная 3С	2016	14,14	767	34,1	51	30,9	88	239	0,91	71	69,2	740	0,44	4,6	4,6
		2017	17,57	810	36,7	56	43,5	95	316	0,40	71	72,8	740	0,57	4,3	4,8
		2018	12,66	813	34,8	54	27,2	71	253	0,91	73	68,4	654	0,45	4,4	4,6
		\bar{x}	14,79	796	35,2	53,6	33,87	84	269	0,74	72	70,1	711	0,49	4,4	4,6
14	Целинная 90	2016	14,78	755	29,3	59	32,8	79	405	1,46	77	68,8	840	0,56	4,6	4,8
		2017	15,67	815	34,9	52	35,4	82	336	0,35	71	70,6	805	0,57	4,5	4,6
		2018	11,68	801	35,0	47	21,7	49	284	0,83	75	66,0	703	0,46	4,8	4,7
		\bar{x}	14,04	790	33,1	52,6	29,97	70	342	0,88	74	68,5	783	0,53	4,6	4,7
15	Шортандинская 2007	2016	13,50	731	33,7	34	28,5	72	301	1,70	85	64,6	895	1,47	4,5	4,7
		2017	16,25	802	38,5	63	32,9	74	350	0,72	79	71,2	850	0,61	4,6	4,8
		2018	12,06	806	40,9	40	21,7	51	251	1,67	77	65,4	660	0,44	4,9	4,6
		\bar{x}	13,94	780	37,7	45,7	27,7	66	301	1,36	80	67,1	802	0,84	4,7	4,7
16	Шортандинская 2014	2016	13,56	765	31,8	60	31,8	82	306	0,88	73	67,8	796	0,70	4,6	4,9
		2017	15,72	812	35,4	70	34,6	90	326	0,34	69	71,7	850	0,53	4,7	4,8
		2018	12,56	800	35,4	47	23,7	66	311	0,90	73	66,6	686	0,53	4,9	4,9
		\bar{x}	13,95	792	34,2	59	30,03	79	314	0,71	72	68,7	777	0,59	4,7	4,9
17	Шортандинская 2015	2016	13,71	764	36,5	56	31,1	77	342	0,90	72	69,0	790	0,53	4,5	4,6
		2017	16,17	804	39,3	51	35,2	92	266	0,45	69	72,0	825	0,50	4,6	4,7
		2018	11,1	808	35,8	49	22,2	66	264	1,41	75	68,4	655	0,41	4,9	4,6
		\bar{x}	13,66	792	37,2	52	29,5	78	291	0,92	72	69,8	757	0,48	4,7	4,6
18	Шортандинская 25	2016	14,87	768	31,9	56	33,3	83	266	0,75	71	68,4	845	0,54	4,8	4,8
		2017	15,95	813	36,7	65	36	88	283	0,36	69	73,0	904	0,34	4,6	4,3
		2018	11,49	761	39,1	26	22,5	60	272	0,90	74	64,6	645	0,48	4,6	4,5
		\bar{x}	14,1	781	35,9	49	30,6	77	274	0,67	71	68,7	798	0,45	4,7	4,5

19	Екатерина	2016	16,98	778	37,1	61	38,1	82	390	0,93	83	70,4	790	0,53	4,4	4,7
		2017	17,34	797	37,2	50	36,7	80	306	0,41	73	71,2	720	0,46	4,2	4,5
		2018	13,72	796	37,9	55	25	59	282	0,95	79	67,0	610	0,38	3,5	3,9
		\bar{x}	16,01	790	37,4	55,3	33,27	74	326	0,76	78	69,5	707	0,46	4,0	4,4
20	Росинка 3	2016	12,85	733	31,0	61	28,6	80	367	1,30	81	68,8	810	0,57	4,8	4,8
		2017	14,99	818	38,2	58	33,7	85	345	0,47	72	72,6	832	0,59	4,3	4,8
		2018	12,59	799	38,5	50	24,4	66	281	1,20	75	67,0	740	0,35	4,1	4,4
		\bar{x}	13,48	783	35,9	56,3	28,9	77	331	0,99	76	69,5	794	0,50	4,4	4,7
Среднепоздняя группа спелости																
21	Целинная юбилейная (St)	2016	14,34	754	29,8	61	31,4	80	316	0,83	74	67,4	952	0,53	4,5	4,7
		2017	15,97	814	34,9	60	32,8	80	348	0,46	74	71,6	812	0,42	4,6	4,6
		2018	13,91	800	36,5	50	27,5	65	262	1,10	77	67,2	680	0,41	3,9	4,6
		\bar{x}	14,74	789	33,7	57	30,57	75	309	0,8	75	68,7	815	0,45	4,3	4,6
22	Карабалыкская 90	2016	13,33	760	31,5	51	29,2	79	331	1,27	77	69,0	770	0,51	4,6	4,7
		2017	16,2	813	35,2	60	33,8	78	297	0,69	72	71,8	750	0,65	4,8	5,0
		2018	13,03	797	35,2	43	24,2	61	239	1,27	79	67,8	630	0,44	4,5	4,6
		\bar{x}	14,19	790	33,9	51,3	29,07	72	289	1,08	76	69,5	717	0,53	4,6	4,8
23	Пиротрикс 28	2016	14,76	782	31,2	56	31,8	93	194	0,76	68	67,0	715	0,31	3,0	3,9
		2017	17,63	826	32,0	59	36,4	97	128	0,27	65	70,6	730	0,46	3,0	4,4
		2018	11,53	781	35,1	17	20,3	76	158	0,65	67	64,6	550	0,35	2,5	2,9
		\bar{x}	14,64	796	32,7	44	29,5	88	160	0,56	66	67,4	665	0,37	2,8	3,7
24	Целинная 20	2016	14,81	780	33,1	63	32,2	81	294	1,08	77	69,0	820	0,52	4,7	4,8
		2017	16,88	825	36,1	67	37,8	83	280	0,38	69	72,0	810	0,70	4,6	4,8
		2018	11,99	814	36,8	59	22,9	61	238	1,10	71	65,8	647	0,48	4,7	4,7
		\bar{x}	14,56	806	35,3	63	30,97	75	271	0,85	72	68,9	759	0,57	4,7	4,7
25	Целинная 21	2016	14,59	769	31,6	52	31,4	80	318	1,07	75	69,4	820	0,56	4,8	4,9
		2017	15,86	819	38,0	63	33,3	76	368	0,46	71	72,6	800	0,56	4,5	4,7
		2018	11,79	806	35,5	49	20,5	48	200	3,50	75	66,8	675	0,60	4,9	4,8
		\bar{x}	14,08	798	35	54,6	28,4	68	295	1,68	74	69,6	765	0,57	4,7	4,8

26	Целиноградка	2016	16,13	761	30,9	54	36,2	80	293	1,04	77	69,0	820	0,56	4,5	4,9
		2017	17,32	819	32,5	62	41,0	85	258	0,29	71	72,6	848	0,54	4,7	4,8
		2018	13,31	813	35,6	50	25,3	61	259	1,15	71	66,0	819	0,60	4,9	4,8
		\bar{x}	15,59	798	33	55,3	34,17	75	270	0,83	73	69,2	829	0,57	4,7	4,8
27	Шортандинская 95 улучшенная	2016	14,19	764	36,2	58	30,2	79	280	0,88	71	69,0	850	0,58	4,5	4,7
		2017	16,64	813	35,2	63	34	84	383	0,50	73	73,4	825	0,62	4,8	4,3
		2018	11,23	750	40,4	14	26,2	68	210	1,96	71	63,6	590	0,47	4,0	4,0
		\bar{x}	14,02	776	37,3	45	30,13	77	291	1,11	72	68,7	755	0,56	4,4	4,3
28	Шортандинка	2016	15,73	768	33,3	43	40,6	98	100	0,72	63	65,6	764	0,43	4,3	4,4
		2017	16,34	808	35,8	31	48,3	103	94	0,26	65	72,0	640	0,39	2,9	3,9
		2018	13,24	810	35,6	39	28,4	91	57	0,31	63	65,6	580	0,29	2,5	3,1
		\bar{x}	15,1	795	34,9	37,7	39,1	97	84	0,43	64	67,7	661	0,37	3,2	3,8
29	Омская 18	2016	14,96	767	31,7	65	31,2	83	299	0,78	72	67,6	870	0,54	4,7	4,8
		2017	16,02	818	35,4	70	37	88	277	0,32	69	70,8	847	0,76	4,4	5
		2018	12,18	768	35,2	29	22,9	63	264	0,96	74	63,6	640	0,44	4,6	4,7
		\bar{x}	14,39	784	34,1	54,7	30,37	78	280	0,69	72	67,3	786	0,58	4,6	4,8
30	Тобольская	2016	13,52	769	33,8	60	28	68	334	0,90	77	65,8	835	0,61	4,3	4,8
		2017	15,18	821	40,1	62	32,8	78	345	0,56	79	71,2	715	0,56	4,5	4,7
		2018	10,72	758	37,4	22	19,4	55	197	0,91	75	61,8	660	0,42	3,9	4,6
		\bar{x}	13,14	783	37,1	48	26,73	67	292	0,79	77	66,3	737	0,53	4,2	4,7
Среднее значение \bar{x}			14,40	790	35,0	52	30,8	77	285	0,89	74	68,9	760	0,52	4,4	4,6
Минимум			10,72	725	29,3	14	19,4	48	57	0,25	63	61,8	550	0,29	2,5	2,9
Максимум			17,63	826	40,9	73	48,3	103	475	3,5	87	74,2	952	1,47	4,9	5,0
Стандартное отклонение			1,8	25,6	2,7	11,9	6,0	12,2	75,1	0,6	5,0	2,7	92,7	0,1	0,5	0,3
НСР ₀₅			3,31	47,5	4,2	20,6	10,7	19,86	83,8	0,9	5,4	4,9	160	0,21	0,6	0,43

Генетические формулы глиадины сортов яровой мягкой пшеницы взятые для технологического анализа

№	Сорт	Глиадинкодирующие локусы (<i>Gli</i>)						Происхождение
		<i>A1</i>	<i>B1</i>	<i>D1</i>	<i>A2</i>	<i>B2</i>	<i>D2</i>	
Казахстанские сорта								
1	Акмола 2	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>s</i>	Целина 60 × Лютесценс М808 (трансформированная Мироновская 808)
2	Акмола 3	<i>f + o</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	Lichtis II × [(Шортандинка × Саратовская 29) × (Саратовская 29 × Саратовская 36)]
3	Акмола 40	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	Лютесценс 36-74 (ВИР) × [(Шортандинская 25 × Аврора, Кавказ, Юбилейная) × Целинная 21]
4	Астана	<i>g + j</i>	<i>e</i>	<i>f + i</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	Лютесценс I – 2959 × Целинная 90
5	Астана 2	<i>o + f</i>	<i>e + h</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>l</i>	<i>e</i>	ВИР -264-2 × Целинная юбилейная
6	Асыл-Сапа	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>l</i>	Лютесценс 15/90 к-1 × Акмола 2
7	Байтерек	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>s</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	Лютесценс 561-77-5 × ВИР - 264-2
8	Карабалыкская 90	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>r</i>	<i>e</i>	Лютесценс 5714 × Целинная 21
9	Карагандинская 22	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>s</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	Целинная юбилейная × Саратовская 42
10	Орал	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>o</i>	<i>q</i>	Ясар × Жигулевская
11	Пиротрикс 28	<i>p</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	отбор из Шортандинки
12	Целина 50	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>n</i>	<i>q</i>	<i>e</i>	Омская 19 × Целинная юб
13	Целинная 20	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	Саратовская 29 × Ласточка
14	Целинная 21	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	Саратовская 29 × Ласточка
15	Целинная 3С	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>s</i>	<i>k</i>	Шортандинская 25 × Лютесценс 104/8-24 × [Lee × Kenya]
16	Целинная 90	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>p</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	Альбидум 24 × [(Безостая 1 × яровая пшеница) × Саратовская 36] × Джастин
17	Целинная юбилейная	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	Мироновская 808 × Целинная 21
18	Целиноградка	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>i</i>	<i>k</i>	<i>t</i>	<i>a</i>	Мильтурум 45 × Кооператорка
19	Шортандинка	<i>p</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>k</i>	<i>o</i>	<i>s</i>	Акмолинка 1 × Псевдогостианум Д. 61
20	Шортандинская 2007	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>q</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	Линия 121-86 × Лютесценс 25
21	Шортандинская 2012	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	Целинная юбилейная × 90/87-1 90/87-1 (Целинная 60 × Л 44/70-132-6)

22	Шортандинская 2014	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>q</i>	Ишимская 92 × Омская 28
23	Шортандинская 2015	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>q</i>	<i>t</i>	<i>q</i>	Снегурка × Л 959
24	Шортандинская 25	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	Саратовская 36 × Лютесценс 38
25	Шортандинская 95 ул	<i>y</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>t</i>	<i>a</i>	Пиротрикс 28 × Джастин × Целинная 21 × Целинная 60 × Лютесценс 57-76
Российские сорта								
26	Екатерина	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	Ирень × Красноуфимская 100
27	Омская 18	<i>f + c</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>q</i>	<i>d + b</i>	<i>a</i>	Омская 11 × GAINES
28	Омская 31 (памяти Азиева)	<i>i</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>q</i>	Саратовская 29 × Лютесценс 99/80-1
29	Росинка 3	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>k</i>	<i>r</i>	<i>q</i>	отбор из мутантно - сортовой популяции М 112 х Иртышанка 10
30	Тобольская	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	Омская 20 × Лютесценс 123/5.

Технологические характеристики селекционных линий и сортов яровой мягкой пшеницы урожай 2016-2018 годов

№	Сорт	Содержание протеина, %	Натурный вес зерна, г/л	Масса 1000 зерен, г	Стекловидность, %	Содержание клейковины, %	Качество клейковины, ед. ИДК	Альвеограф Шопена		Фаринограф Брабендера			Объем хлеба, мл	Формоустойчивость, h/d	Пористость, бал	Общая хлебопекарная оценка, бал
								энергия деформации теста, е.а.	отношение упругости к растяжимости, р/1	разжижение, е.ф.	валориметрическая оценка, ед вал.	водопогложительная способность, %				
1	Акмола 2	14,52	793	32,9	53	29,3	74	268	0,63	164	72	69,9	810	0,53	4,3	4,7
2	Акмола 3	14,77	790	34,5	42	34,2	75	254	0,48	198	66	68,3	699	0,42	4,0	4,2
3	Акмола 40	13,70	798	36,3	51	27,9	67	359	1,64	113	80	70,5	785	0,55	4,5	4,7
4	Астана	15,14	796	33,6	60	33,7	70	299	1,65	160	71	69,8	794	0,48	4,4	4,6
5	Астана 2	14,48	784	35,7	51	31,2	69	267	1,50	167	72	68,5	744	0,52	4,4	4,6
6	Асыл Сапа	15,22	767	31,9	56	31,9	69	401	1,15	103	84	69,4	809	0,50	4,7	4,8
7	Байтерек	14,12	795	32,0	58	29,0	73	348	1,44	132	75	71,6	721	0,53	4,1	4,5
8	Достык	14,20	814	32,6	64	29,1	71	303	0,77	150	71	69,2	860	0,51	4,7	4,7
9	Екатерина	16,01	790	37,4	55	33,3	74	326	0,76	122	78	69,5	707	0,46	4,0	4,4
10	Ишимская 90	13,65	817	36,6	64	27,6	68	328	1,02	105	72	70,8	740	0,58	4,3	4,5
11	Ишимская 92	13,21	818	33,2	66	28,8	79	265	0,80	160	69	70,9	750	0,58	4,3	4,6
12	Казахстан 20	14,29	813	36,6	74	27,6	60	282	1,07	145	73	68,3	720	0,52	4,5	4,5
13	Карабалыкская 90	14,19	790	33,9	51	29,1	72	289	1,08	138	76	69,5	717	0,53	4,6	4,8
14	Карагандинская 22	14,25	798	36,5	56	29,4	72	339	1,06	132	79	70,1	752	0,56	4,7	4,8
15	Кенжегали	14,47	809	35,7	55	29,0	73	342	1,05	130	72	69,9	800	0,48	4,5	4,7
16	Лютесценс 268	13,38	797	34,4	56	25,6	63	261	1,20	175	72	69,1	760	0,56	4,6	4,5
17	Орал	14,19	798	34,8	51	31,3	76	333	0,79	143	74	68,0	833	0,53	4,8	4,8
18	Пиротрикс 28	14,64	796	32,7	44	29,5	80	160	0,56	208	66	67,4	665	0,37	2,8	3,7
19	Солтустык	12,91	803	34,8	64	21,4	40	251	2,44	150	83	69,9	760	0,56	4,0	4,6

20	Целина 50	13,72	771	35,0	59	29,5	76	272	0,81	154	70	69,2	735	0,42	3,9	4,4
21	Целинная 20	14,56	806	35,3	63	30,9	75	271	0,90	173	72	68,9	759	0,57	4,7	4,7
22	Целинная 21	14,08	798	35,0	55	28,4	68	295	1,68	150	74	69,6	765	0,57	4,7	4,8
23	Целинная 3С	14,79	796	35,2	54	33,9	84	269	0,74	168	72	70,1	711	0,49	4,4	4,6
24	Целинная 90	14,04	790	33,1	53	29,9	70	342	0,88	146	74	68,5	783	0,53	4,6	4,7
25	Целинная юбилейная	14,74	789	33,7	57	30,6	75	309	0,80	153	75	68,7	815	0,45	4,3	4,6
26	Целиноградка	15,59	798	33,0	55	34,2	75	270	0,83	166	73	69,2	829	0,57	4,7	4,8
27	Шортандинка	15,10	795	34,9	38	39,1	85	184	0,43	235	64	67,7	661	0,37	3,2	3,8
28	Шортандинская 2007	13,94	780	37,7	46	27,7	66	301	1,36	132	80	67,1	802	0,84	4,7	4,7
29	Шортандинская 2012	13,96	790	37,9	48	29,6	79	271	1,05	157	72	68,3	756	0,54	4,7	4,7
30	Шортандинская 2014	13,95	792	34,2	59	30,0	79	314	0,71	146	72	68,7	777	0,59	4,7	4,9
31	Шортандинская 2015	13,66	792	37,2	52	29,5	78	291	0,92	153	72	69,8	757	0,48	4,7	4,6
32	Шортандинская 25	13,95	815	35,9	67	31,1	74	300	0,73	165	71	68,7	820	0,44	4,5	4,4
33	Шортандинская 95 улучшенная	14,02	776	37,3	45	30,1	77	291	1,11	145	72	68,7	755	0,56	4,4	4,3
34	14/07	14,46	825	36,2	70	32,8	89	203	1,02	210	65	71,1	700	0,29	3,5	4,1
35	19/07	14,04	805	36,7	63	25,8	55	260	2,09	110	73	70,8	690	0,42	4,2	4,5
36	025/07	13,22	824	36,5	57	22,7	43	280	2,00	102	74	73,3	720	0,48	4,4	4,4
37	137/06	13,19	806	41,5	55	26,6	66	284	0,98	145	69	70,5	710	0,49	4,0	4,4
38	137/06-1	13,08	816	37,7	65	25,5	54	374	1,23	137	77	72,4	790	0,46	4,4	4,6
39	144/07	14,07	818	37,4	73	25,5	52	254	2,37	85	87	72,7	770	0,53	4,5	4,6
40	159/06	13,92	814	35,7	66	29,7	70	310	0,87	145	71	73,1	780	0,53	4,4	4,5
41	170/07	13,24	810	34,4	50	20,8	49	236	1,64	160	77	71,6	750	0,57	4,5	4,5
42	179/07	15,69	787	33,8	69	33,6	70	408	0,73	107	77	72,6	780	0,53	4,3	4,5
43	187/00	14,71	816	37,2	70	31,3	74	339	1,15	145	71	69,6	780	0,55	4,2	4,4
44	192/06	14,54	806	34,2	58	32,0	82	311	0,84	160	69	71,0	770	0,48	4,5	4,6
45	193/06	14,22	817	37,8	57	29,4	71	280	1,33	150	71	71,4	815	0,56	4,4	4,6

46	195/06	12,83	827	36,0	58	24,0	53	297	1,00	127	75	70,9	630	0,52	4,5	4,4
47	195/06-1	14,60	823	35,3	58	29,2	66	277	0,84	120	73	69,7	770	0,43	4,4	4,6
48	210/06	13,59	805	33,4	53	25,0	57	289	0,67	167	71	70,6	760	0,55	4,2	4,5
49	215/06	12,91	825	33,8	57	25,8	67	243	0,69	190	69	71,3	800	0,41	3,5	4,3
50	230/00	14,12	808	36,0	57	29,1	76	294	1,05	155	67	72,3	850	0,47	4,0	4,3
51	230/07	14,48	807	35,8	57	26,1	57	290	1,38	150	73	71,5	690	0,56	3,2	3,9
52	240/06	13,49	807	38,6	60	29,5	80	286	0,90	145	68	72,1	680	0,62	4,0	4,4
53	248/01	13,43	816	36,3	58	30,1	86	249	0,66	185	65	71,1	720	0,38	3,8	4,2
54	271/04	14,17	801	35,1	44	27,6	73	284	0,79	157	67	71,5	820	0,43	4,3	4,5
55	286/06	12,26	805	36,9	54	19,3	45	315	2,16	60	81	71,9	730	0,44	4,4	4,5
56	286/06-1	12,74	804	35,7	62	19,5	60	209	2,67	50	83	72,6	780	0,58	3,8	4,4
57	321/06	14,04	816	40,0	71	28,4	66	260	0,80	175	67	70,7	725	0,45	3,5	4,3
58	324/06	13,69	819	38,3	69	27,0	52	301	2,08	150	83	70,9	730	0,64	4,4	4,5
59	338/06 (сорт Аль-Фараби 2020)	14,50	814	38,2	73	31,6	74	305	0,89	175	68	72,1	825	0,49	4,0	4,4
60	338/06-1	14,89	818	38,4	69	32,4	82	347	0,95	115	71	71,3	760	0,57	4,5	4,4
61	348/06	15,34	809	37,8	59	26,4	56	302	2,60	105	79	71,9	850	0,58	4,2	4,5
62	35/07	13,31	814	34,9	64	29,3	71	294	0,65	160	67	70,6	820	0,49	4,3	4,5
63	360/06	13,64	804	38,1	53	26,3	55	256	0,95	165	69	70,9	875	0,54	4,2	4,7
64	371/06	13,77	800	36,2	64	27,0	75	358	0,82	85	72	71,8	760	0,44	4,5	4,7
65	391/05	13,75	807	35,6	61	27,0	58	303	1,42	97	73	70,4	750	0,46	4,3	4,5
66	391/06	14,60	827	39,7	61	29,7	70	252	0,81	155	72	70,2	810	0,49	4,0	4,5
67	393/05	15,12	806	40,9	57	37,1	96	203	0,65	180	65	71,4	710	0,40	3,8	3,9
68	395/06	13,80	805	35,5	67	25,8	70	343	1,83	40	79	69,7	730	0,44	4,0	4,4
69	402/07	13,90	811	39,1	55	30,0	78	249	0,60	197	67	71,5	880	0,45	4,3	4,5
70	416/07	13,15	806	39,8	71	23,0	45	328	1,56	110	75	72,2	880	0,51	4,5	4,8
71	434/05	14,34	807	39,3	60	33,7	87	288	0,52	175	67	70,6	790	0,43	3,8	4,3
72	60/07	15,28	809	37,4	50	31,4	67	359	1,03	120	77	71,0	790	0,48	4,0	4,5
73	cmb 383	14,03	820	36,9	57	27,4	73	299	1,26	152	69	70,6	760	0,48	4,4	4,5
	НСР₀₅	2,3	39	9,7	22	11,4	24	114	1,1	118	17	5,3	142	0,16	1,0	0,6

Компонентный состав высокомолекулярных субъединиц глютеина
селекционных линий яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана

Селекционная линия	Глютеинкодирующие локусы <i>Glu-1</i>						Оценка
	<i>A1</i>		<i>B1</i>		<i>D1</i>		
	ВМСГ	аллель	ВМСГ	аллель	ВМСГ	аллель	
14/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
19/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
025/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
137/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
137/06-1	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
144/07	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
159/06	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
170/07	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
179/07	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
187/00	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
192/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
193/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
195/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
195/06-1	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
210/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
215/06	1	<i>a</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
230/00	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
230/07	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
240/06	2*	<i>b</i>	7 + 8	<i>b</i>	5 + 10	<i>d</i>	10
248/01	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
271/04	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
286/06	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
286/06-1	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
321/06	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
324/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
338/06 (сорт Аль-Фараби 2020)	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
338/06-1	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
348/06	Null	<i>c</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	6
35/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
360/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
371/06	2*	<i>b</i>	7	<i>a</i>	5 + 10	<i>d</i>	8
391/05	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
391/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
393/05	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
395/06	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	9
402/07	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12/5 + 10	<i>a</i> + <i>d</i>	?
416/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	5 + 10	<i>d</i>	7
434/05	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7
60/07	Null	<i>c</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	5
cmb 383	2*	<i>b</i>	7 + 9	<i>c</i>	2 + 12	<i>a</i>	7

Отношение упругости к растяжимости, р/л	-0,62 (-7,48)	-0,32 (-3,15)	-0,01 (-0,13)	-0,33 (-3,26)	-0,62 (-7,48)	-0,63 (-7,57)	0,00 (0,04)	1							
Разжижение, е.ф.	0,45 (4,67)	0,62 (7,33)	0,26 (2,54)	0,05 (0,47)	0,45 (4,72)	0,49 (5,21)	-0,45 (-4,71)	-0,62 (-7,39)	1						
Валориметрическая оценка, ед вал.	-0,27 (-2,67)	-0,30 (-3,00)	-0,05 (-0,51)	0,01 (0,07)	-0,38 (-3,81)	-0,56 (-6,38)	0,56 (6,33)	0,56 (6,37)	-0,78 (-11,71)	1					
Водопоглощительная способность, %	0,81 (12,79)	0,49 (5,21)	-0,04 (-0,38)	0,71 (9,38)	0,73 (10,01)	0,55 (6,14)	0,48 (5,08)	-0,45 (-4,72)	0,34 (3,34)	-0,14 (-1,37)	1				
Объем хлеба, мл	0,61 (7,21)	-0,05 (-0,51)	-0,34 (-3,36)	0,62 (7,38)	0,57 (6,54)	0,46 (4,83)	0,58 (6,69)	-0,34 (-3,42)	-0,05 (-0,44)	0,02 (0,20)	0,53 (5,94)	1			
Формоустойчивость, h/d	0,20 (1,93)	-0,10 (-0,93)	-0,07 (-0,70)	0,14 (1,36)	0,17 (1,60)	0,05 (0,44)	0,36 (3,65)	0,09 (0,83)	-0,12 (-1,13)	0,28 (2,71)	0,14 (1,32)	0,48 (5,11)	1		
Пористость, бал	0,07 (0,67)	-0,06 (-0,57)	-0,03 (-0,29)	0,28 (2,69)	0,02 (0,19)	-0,17 (-1,58)	0,53 (5,81)	0,24 (2,28)	-0,39 (-3,91)	0,37 (3,68)	0,17 (1,58)	0,46 (4,88)	0,38 (3,82)	1	
Общая хлебопекарная оценка, бал	0,25 (2,46)	0,02 (0,21)	-0,09 (-0,86)	0,42 (4,34)	0,18 (1,70)	-0,07 (-0,65)	0,57 (6,54)	0,10 (0,96)	-0,30 (-3,00)	0,36 (3,63)	0,29 (2,79)	0,56 (6,31)	0,49 (5,22)	0,84 (14,58)	1

При $t_{0,5} = 1,98$

