

ПРОЛАМИНЫ ЗЕРНА ПШЕНИЦ – ОТ БИОХИМИИ К ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ

М. М. Копусь, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, biokhimiya.vniizk@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-8824-1033;

Е. В. Ионова, доктор сельскохозяйственных наук, заместитель директора по науке, ionova-ev@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-2840-6219;

Д. М. Марченко, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, зав. отделом селекции и семеноводства озимой пшеницы, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Изложены этапы изучения биохимической гетерогенности клейковинных белков зерна пшеницы как важнейшего фактора хлебопекарного качества муки. Показано, что биохимическая гетерогенность белков клейковины вызывается генетическими факторами.

Современные электрофоретические методы на гелевых носителях позволяют изучать компонентный состав белков сортов, биотипов, линий, расщепляющихся гибридов и выделять (идентифицировать) менделирующие единицы спектра (гены, аллели). Применению идеи генетической номенклатуры наследственной единицы глиадинов (блока компонентов) исполнилось более 40 лет, и предложена она была отечественными учеными (Копусь, Попереля, Созинов). Это позволило составить каталоги блоков компонентов (аллели), изучить их связь с качеством, морозостойкостью и другими признаками, разработать шкалу сочетания блоков глиадина в спектре сортов для селекционной оценки образцов, поступающих из питомников отборов. Установлено, что электрофореграммы проламинов служат надежным критерием для идентификации генотипов семян коммерческих сортов лабораторными методами.

Ключевые слова: проламины, клейковина, глиадин, глютен, блоки компонентов, генетическая номенклатура, каталоги.



PROLAMINS OF WHEAT GRAIN – FROM BIOCHEMISTRY TO GENETICS AND BREEDING

M. M. Kopus, Doctor of Biological Sciences, leading researcher, biokhimiya.vniizk@mail.ru, ORCID ID: 0000-0001-8824-1033

E. V. Ionova, Doctor of Agricultural Sciences, deputy director on Science, ionova-ev@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-2840-6219;

D. M. Marchenko, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher, head of the laboratory of winter wheat breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903

FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

The paper describes the stages of studying the biochemical heterogeneity of gluten proteins of wheat grain as an important factor in the baking quality of flour. It has been shown that the biochemical heterogeneity of gluten proteins is caused by genetic factors. Modern electrophoretic methods on gel carriers make it possible to study the component protein composition of varieties, biotypes, lines, split hybrids and to identify the Mendelian units of the spectrum (genes, alleles). The application of the idea of the genetic nomenclature of the hereditary unit of gliadins (a block of components) is over 40 years old, and it was proposed by domestic scientists (Kopus, Popereya, Sozinov). This made it possible to compile catalogs of blocks of components (alleles), to study their correlation with quality, frost resistance and other traits, to develop a scale for combining gliadin blocks in the spectrum of varieties for the breeding assessment of samples from agro-nurseries. It has been established that electrophoregrams of prolamins serve as a reliable criterion to identify seed genotypes of commercial varieties by laboratory methods.

Keywords: prolamins, gluten, gliadin, glutenin, blocks of components, genetic nomenclature, catalogs.

Введение. С тех пор как в 1785 г. Пармантье сформулировал значение клейковины для приготовления хлеба: «...глютинозное вещество, жадно поглощая воду, приобретает мягкость, гибкость, растяжимость и эластичность, что позволяет ему играть самую большую роль в приготовлении хлеба», количество и качество ее находятся в поле зрения технологов и селекционеров. В нашей стране уже более 80 лет существуют нормативы по количеству и качеству клейковины в зерне пшеницы. Их используют при заготовках и переработках зерна, в селекции и семеноводстве. Впервые клейковина была описана в 1728 г. итальянским ученым Беккари, а в 1819-м Таддей высказал предположение, что она состоит из двух различных белковых веществ. Одно из них, растворимое в спирте, он назвал «глиадин». Термин «глютеин» ввел Джонсон (учитель Т. Осборна) (Bailey, 1941; Taddei, 1819).

В 1907 г. американский биохимик Осборн предложил первую и самую простую классификацию белков зерна пшеницы. В ее основу положена способность белков растворяться в различных растворителях (Осборн, 1935). И хотя эта классификация является весьма условной, она не утратила своего значения и сегодня. Общая характеристика биохимического состава белков зерна пшеницы приведена в таблице 1 (Ковтун, 2011).

Клейковинные белки (глиадины и глютеины) составляют основную массу белков эндосперма – 80–85% (табл. 1). После работ Осборна эти белки стали предметом изучения учеными всего мира. В нашей стране эти работы наиболее успешно вели Л. Я. Ауэрман, А. Б. Вакар, Н. П. Козьмина, М. И. Княгиничев, В. Л. Кретович, Л. Н. Любарский, А. Я. Пумпянский, В. Г. Конарев, А. А. Созинов и их школы. Было убедительно показано, что клейковинные белки несут основную функциональную нагрузку по их влиянию на

качество муки. Глютенины способны к полимеризации путем образования межмолекулярных S-S-связей и формируют макромолекулярный каркас клейковины, отвечая за такие свойства теста, как его эластич-

ность и упругость. Глиадины – мономорфные белки с внутримолекулярными S-S связями, они существенно влияют на такие физические свойства теста, как его вязкость и особенно растяжимость.

1. Классы белков зерна пшеницы 1. Classes of proteins of wheat grain

Легкорастворимые белки (15–20%)		Клейковинные белки (80–85%)	
Альбумины (~15%)	Глобулины (~5%)	Глиадины (~45–50%)	Глютенины (~35–40%)
Молекулярная масса		Мономерные	Полимерные
5–30 000	20–90 000	Молекулярная масса	
		25–75 000	>100 000
		Локализация S-S-связей	
		Внутримолекулярные	Межмолекулярные
		Вязкость	Эластичность
		Растяжимость	Упругость
		↙	↘
		Глютенины низкомолекулярные (~70–80%)	Глютенины высокомолекулярные (~20–30%)
		Молекулярная масса	
		30–50 000	60–100 000

Клейковина – это вязкий, упруго-эластичный комплекс гидратированного белка, состоящий из глиадинов и глютеинов. После работ Осборна вопрос о химической индивидуальности этих белков становится главным в последующих исследованиях. Однако многочисленные исследования, проведенные в 1930–1960-х гг., позволили установить, что извлекаемые различными растворителями белки (альбумины, глобулины, глиадины и глютеины) действительно не являются химически индивидуальными. Но получить этими методами качественных характеристик различий сортов пшеницы по запасным (клейковинным) белкам не удавалось (Медведева, 1960; Varmone, 1947).

Подлинная революция в изучении биохимической гетерогенности белков зерна произошла в результате совершенствования аналитической техники и новых методов, таких как ионообменная хроматография и особенно электрофорез на гелевых носителях. Электрофорез – это движение мельчайших частиц под действием постоянного электрического тока. Впервые описал это явление русский естествоиспытатель Реус в трудах Московского общества еще в 1809 г. (Ларский, 1971; Духин, 1976). Электрофорез как метод исследования белков зерна пшеницы стал применяться в западных странах в 1930–1950-е гг., а в СССР – в 1960–70-е гг. прошлого столетия.

Большой вклад в разработку и совершенствование метода внесли зарубежные (Тизелиус, Гордон, Орнетей, Девис, Смитис, Раймонд, Джонсон, Бушук и др.) (Маурер, 1971) и отечественные ученые (Конярев, Созинов, Попереля, Рыбалка, Колупь, Нецветаев, Поморцев, Перуанский и др.) (Ковтун, 2011).

Ключевыми моментами в изучении гетерогенности белков зерна явилось использование гелевых носителей: Смитиса (1954) – крахмального, Раймона (1959) – полиакриламидного и алюминиймолочнокислого буфера – pH-3,1 Джонсон (1959) (Джонсон, 1977).

Используя алюминиймолочнокислый буфер для разделения глиадинов в аппарате шведского биохимика Тизелиуса, Джонсон получил всего четыре компонента: 55, 22, 20 и 3% от общего количества и обозначил их как α -, β -, γ - и ω -глиадины. Это была первая

запись биохимической гетерогенности глиадинов (по подвижности и величине заряда). Она существует и сейчас, существенно дополнена школой академика В. Г. Конярева (Конярев, 1977).

Совершенствование техники разделения белков позволило получать значительно большее число компонентов. Так, техника двухмерного электрофореза в комбинации с электрофорезом восстановленных тиоловыми агентами белков с денатурирующим детергентом – додецил сульфатом натрия (SDS) в одном направлении и изоэлектрофокусированием в градиенте – pH в другом – позволила разделить белки зерна пшеницы более чем на 200 отдельных субъединиц и полипептидов (Jackson, 1983).

Приведенные выше сведения по биохимической природе клейковинных белков свидетельствуют о том, что глиадин и глютеин являются химически гетерогенными веществами. Однако разделение гетерогенных белков клейковины на многочисленные компоненты само по себе представляет интерес только с точки зрения выяснения их некоторых биохимических особенностей. Для нужд селекции важно установить сопряженность изменчивости компонентного состава клейковинных белков с технологическими, биохимическими, физиологическими и генетическими особенностями пшениц. Наилучшим пределом разделения клейковинных белков на фракции был бы предел до уровня продукта гена (менделирующая единица). Опыт свидетельствует, что разделение глиадинов на компоненты в крахмальном и полиакриламидном гелях в сочетании с методами генетического анализа лучше всего отвечает этому требованию (Metakovsky, 1984).

Генетический анализ прерывистой или качественной наследственной изменчивости стал возможным благодаря открытию Г. Менделя основных закономерностей наследования признаков и введению понятия о дискретных наследственных факторах, отвечающих за развитие признаков. До сих пор гибридологический анализ представляет собой основной и действенный метод генетического анализа и не потерял своего значения в период развития молекулярной генетики и биотехнологии (Савченко, 1984).

Гибридологический анализ компонентного состава глиаина озимых мягких пшениц в сочетании со знанием генетического контроля этого признака (Shepherd, 1968; Рыбалка, 1975) был применен нами (Созинов, 1975) одними из первых в мире с целью идентификации отдельных генов (аллелей) с использованием электрофоретических методов. В основе этого подхода лежит центральный постулат молекулярной генетики: один ген – одна полипептидная цепь. Однако в данном случае картина обстоит несколько иначе. Один глиаиндирующий ген, вернее локус, контролирует, как правило, не один электрофоретический полипептид, а группу специально наследуемых компонентов. Еще не зная генетического контроля глиаина отечественных сортов, А. А. Созинов с сотрудниками (Созинов, 1974) назвали группу специально наследуемых компонентов блоком. Однако впервые сформулировать генетическое понятие блок компонентов, обозначающее менделирующую и практически не рекомбинирующую в процессе кроссин-

говера группу компонентов, удалось только в 1975 г. (автор идеи – аспирант М. М. Копусь) при проведении гибридологического анализа гибридов F_2 – F_4 от скрещивания сортов Безостая 1 и Днепроовская 521 (Созинов, 1974). В этой работе впервые предложен генетический принцип номенклатуры блока и разработаны основы генетической классификации полиморфизма глиаина. Этот принцип был взят за основу не только по глютеинам и белкам – ферментам у пшениц, но и по другим культурам и белкам. Первые три буквы Gld (Gli) – латинское название глиаина. Большая буква после глиаина А, В, D – название генома. Первая цифра перед буквой – номер хромосомы, а после буквы – номер идентифицированного блока компонентов. При записи генотипической формулы глиаина сорта (биотипа) вначале идут номера типов блоков первой группы хромосом (1А, 1В, 1D), затем – шестой (6А, 6В, 6D). Например: Безостая 1 – Gld 1A4, 1B1, 1D1, 6A1, 6B1, 6D1 (4.1.1.1.1.1) или Днепроовская 521 (Gld 1.2.1.1.1.1).

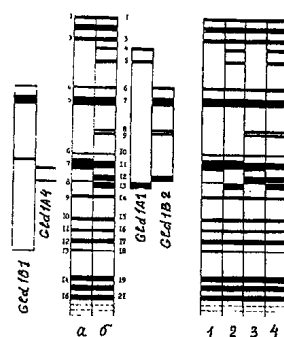


Рис. 1. Электрофореграммы глиаина сортов Безостая 1 (а), Днепроовская 521 (б) и легкоотличимые типы гибридов от их скрещивания

Fig. 1. Gliadin electrophoregrams of the varieties 'Bezostaya 1' (a), 'Dneprovskaya 521' (b) and distinct types of hybrids from their crossings

На рисунке 1 представлены электрофореграммы глиаина родительских сортов Безостая 1, Днепроовская 521 и четыре легкоотличимых типа этого белка у гибридов от их скрещивания. Первый тип электрофореграмм гибридов неотличим от электрофореграмм глиаина сорта Безостая 1 (Gld 4.1.1.1.1.1), четвертый – от электрофореграмм глиаина сорта Днепроовская 521 (Gld 1.2.1.1.1.1). Второй (Gld 1.1.1.1.1.1) и третий (Gld 4.2.1.1.1.1) типы являются рекомбинантными. На этой комбинации впервые был убедительно доказан монофакториальный тип наследования аллельных белков: Gld 1A4-1A1, Gld 1B1-1B2 (табл. 2)

и объяснена причина появления четырех вариантов гибридов как следствие дигибридного расщепления, независимо от наследуемых пар блоков компонентов.

Рассматриваемое скрещивание не является самым простым. Всего на начальном этапе исследований было изучено пять гибридных комбинаций от моно- до гексагибридного расщепления, что и позволило уже в 1976 г. составить первый каталог, а наиболее полным является каталог, опубликованный десять лет спустя (рис. 2), уже после анализа более 3000 коллекционных образцов пшеницы (Metakovsky, 1984).

2. Расщепление по блокам компонентов глиаина в F_2 – F_4 при скрещивании сортов Безостая 1 и Днепроовская 521

2. Splitting the gliadin components in F_2 – F_4 into blocks when crossing the varieties 'Bezostaya 1' and 'Dneprovskaya 521'

Пары блоков	Название блоков	Типы спектров	F_2			F_3			F_4		
			кол-во растений	χ^2 *	P>	кол-во растений	χ^2 *	P>	кол-во растений	χ^2 *	P>
1	1A4	1,3	20	–	–	54	–	–	79	–	–
	–	–	–	0,002	0,90	–	0,69	0,25	–	1,63	0,10
	1A1	2,4	59	–	–	110	–	–	83	–	–
2	1B1	1,2	22	–	–	60	–	–	72	–	–
	–	–	–	0,13	0,50	–	0,03	0,75	–	0,03	0,75
	1B2	3,4	57	–	–	104	–	–	90	–	–

* χ^2 рассчитан при теоретически ожидаемом соотношении фенотипических классов гибридов по блокам компонентов Gld 1A4-1A1. Gld 1B1-1B2 в F_2 -1:3; F_3 -3:5; F_4 -7:9

Для составления каталога аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов на КГ и ПААГе (стандартные методики) нами выполнена огромная совместная работа по гибридологическому анализу расщепляющихся потомств от 32 комбинаций скрещиваний (Metakovsky, 1984).

Аналогичная работа была проведена уже в 90-е гг. XX в. зарубежными исследователями с низкомолеку-

лярными (НМГ) (Gupta, 1990) и высокомолекулярными глютеинами (ВМГ) (Shewry, 1992).

Представленные каталоги блоков со временем претерпевают некоторые изменения и дополнения. Однако уже сегодня они описывают огромный полиморфизм по этим белкам и могут служить для практического использования и дальнейших исследований.

Результаты этой работы показаны на рисунках 2 и 3.

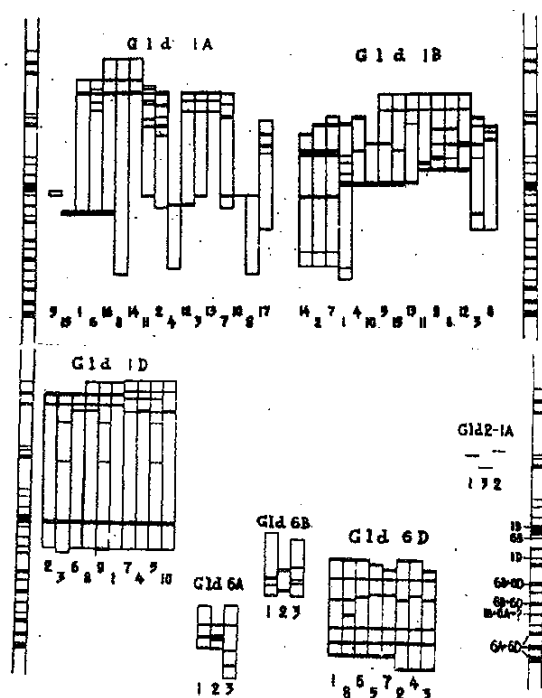


Рис. 2. Каталог идентифицированных блоков компонентов глиадина на КГ у озимых мягких пшениц (стандартная методика)

Fig. 2. The catalog of the identified blocks of the gliadin components on the KG in winter soft wheat (standard method)

Проведение генетического анализа глиадиновых белков клейковины с установлением их дискретной наследственной единицы (блока компонентов), полигенного контроля и множественного аллелизма, открыло возможность изучить сопряженность аллельного состояния отдельных локусов с изменчивостью важнейших хозяйственно ценных свойств пшеницы: качеством, продуктивностью, морозостойкостью.

Проще всего предполагать наличие связи глиадиновых аллелей с качеством зерна. Ведь глиадин – белок клейковины, которая является важнейшим фактором качества пшеницы. Можно полагать о непосредственном влиянии различных аллельных состояний кластеров генов на формирование признака. Не исключено, что блок компонентов может выступать в качестве типичного генетического маркера или «сигнала» участка хромосомы, в котором находятся другие гены, которые и оказывают непосредственное влияние на проявление исследуемого признака. Не исключено, что правомерны обе гипотезы в зависимости от того, какой из признаков рассматривается: качество или устойчивость к болезням, морозостойкость или опушенность колосковых чешуй и т. д. Мы изучили многоплановый материал: гибридные по-

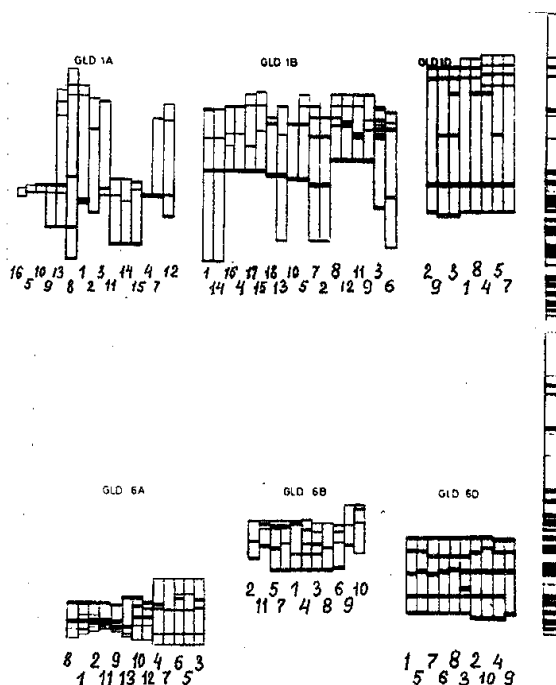


Рис. 3. Каталог блоков компонентов глиадина сортов озимой мягкой пшеницы при электрофорезе на ПААГ (стандартная методика) ((Metakovsky, 1984)

Fig. 3. The catalog of blocks of the gliadin components of winter soft wheat varieties during electrophoresis on PAGE (standard method) ((Metakovsky, 1984)

пуляции, чистые линии, сорта и их биотипы, мутантные формы и, наконец, изогенные линии. Для примера приводим влияние аллельных блоков глиадина на качество у гибридов (табл. 3) и изоглиадиновых линий (табл. 4).

Самые высокие показатели седиментации у гибридов с 1-м типом спектра (Gld 1B1) и самой Безостой 1 (Gld 1B1) (табл. 3), а самые низкие – у гибридов с 3-м типом (Gld 1B3) и у сорта Кавказ (Gld 1B3) – ржаная транслокация (1BL/IRS).

У гетерогенного 2-го типа (Gld 1B1+1B3) этот показатель имеет среднее значение. Указанные различия являются статистически достоверными.

У изоглиадиновых линий по числу седиментации по разным предшественникам (пар, беспарье) также наблюдается четкая картина, даже с учетом погодноклиматических условий (табл. 4). Достоверно хуже были по качеству линии с Gld 1B3, 1A1, 1B2, 1B7. Разница по этому показателю у изоглиадиновых линий очень близка к гибридами расщепляющихся потомств (табл. 5).

В результате проведенных многоплановых и многолетних исследований была выработана система комплексной оценки генотипов озимой мягкой пшеницы на качество и связанных с ним продуктивности и морозостойкости (табл. 6, 7).

3. Показатель седиментации у гибридов от скрещивания сортов Безостая 1 и Кавказ
3. Sedimentation rate in hybrids obtained from crossing 'Bezostaya 1' and 'Kavkaz'

Сравниваемые блоки	F3			F4	
	Количество растений	Седиментация (мл)	Белок в муке, %	Количество растений	Седиментация (мл)
1 1B1	74	55,2	14,71	71	49,5
2 1B1+1B3	46	50,1	14,96	17	45,3
3 1B3	65	41,4	14,37	50	40,5
Безостая 1	15	57,3	14,23	10	54,0
Кавказ	15	39,0	14,97	10	41,7

Достоверность различий

1–2 1B1 – (1B1 + 3)	+5,1xxx	-0,25	+4,2xxx
2–3 (1B1 + 3) – 1B3	+8,7xxx	+0,34	+4,8xxx
1–3 1B1–1B3	+13,8xxx	-0,59	+9,0xxx
Безостая 1 – Кавказ (1B1–1B3)	+18,3xxx	-0,79	+13,3xxx
Безостая 1 – 1-й тип (1B1–1B1)	+2,1	-0,48	+4,5xxx
Кавказ – 3-й тип (1B3–1B3)	-2,4	+0,6	+1,2

4. Показатель седиментации изоглиадиновых линий и различия между ними
4. Sedimentation rate of iso-gliadin lines and the differences between them

№ п/п	Формула глиадины линии	Пар	Седиментация, мл	Беспарье	Седиментация, мл
		среднее за три года	различия	среднее за три года	различия
1	111111	43,8	$1A4_{CT\bar{x}} \pm 1A1 + 8,8x$	43,5	$1A4_{CT\bar{x}} \pm 1A1 + 10,3x$
2	211111	54,2	$1A2 - 1,8$	55,4	$1A2 - 1,6$
3	311111	51,2	$1A3 + 1,4$	54,8	$1A3 - 1,0$
4	411111	52,7	$1A4 - 0,1$	53,3	$1A4 + 0,5$
5	511111	54,2	$1A5 - 1,6$	55	$1A5 - 1,2$
6	711111	54,2	$1A7 - 1,6$	59,3	$1A7 - 5,5x$
7	411111	52,5	$1B1_{CT\bar{x}} \pm 1B1 + 0,1$	54,4	$1B1_{CT\bar{x}} \pm 1B1 - 0,6$
8	421111	45,9	$1B2 + 6,7x$	48,2	$1B2 + 5,6x$
9	431111	40,9	$1B3 + 11,7x$	42,7	$1B3 + 11,1x$
10	441111	53,3	$1B4 - 0,7$	53,5	$1B4 + 0,3$
11	451111	53,1	$1B5 - 0,5$	54,2	$1B5 - 0,4$
12	471111	47,8	$1B7 + 4,8x$	49,3	$1B7 + 4,5x$
13	481111	51,8	$1B8 + 0,8$	51,0	$1B8 + 2,8$
14	491111	51,2	$1B9 + 1,4$	51,4	$1B9 + 2,4$
15	412111	50,3	$1B12 + 2,3$	49,5	$1B12 + 4,3x$
16	413111	49,9	$1B13 + 2,7$	49,7	$1B13 + 4,1x$
17	411111	52,5	$1D1_{CT\bar{x}} \pm 1D1 + 0,1$	53,6	$1D1_{CT\bar{x}} \pm 1D1 + 0,2$
18	414111	53,5	$1D4 - 0,9$	54,8	$1D4 - 1,0$
19	415111	54,9	$1D5 - 2,3$	54,0	$1D5 - 0,2$
20	416111	49,1	$1D6 + 3,5$	50,6	$1D6 + 3,2$
21	411311	52,9	$6A3 - 0,3$	54,6	$6A1_{CT} \pm 6A3 - 0,8$
22	411121	55,6	$6B2 - 3,0$	55,0	$6B1_{CT} \pm 6B2 - 1,2$
23	411112	54,4	$6D2 - 1,8$	52,2	$6D1_{CT} \pm 6D2 + 1,6$
24	Безостая 1 ст. $\bar{x}$	52,6	–	53,8	–

Примечание: x – достоверные отличия.

5. Различия по седиментации (мл) между гибридами F₃–F₄ и изоглиадиновыми линиями с идентичными блоками компонентов

5. Differences in sedimentation (ml) between hybrids F₃–F₄ and iso-gliadin lines with identical blocks of components

Комбинация	Сравниваемые блоки глиадинов	Гибриды			Изо-глиадиновые линии			Отношение
		F ₃	F ₄	$\bar{x}$	Пар	Б/пар	$\bar{x}$	
Безостая 1 х Кавказ	1B1–1B3	+13,8x	+9,0x	+11,4x	+11,7x	+11,1x	+11,4x	1 : 1
Безостая 1 х Дн. 521	1B1–1B2	+7,3x	+5,0x	+6,2x	+6,7x	+5,6x	+6,2x	1 : 1
	1A4–1A1	+8,5x	+10,2x	+9,4x	+8,8x	+10,3x	+9,6x	1 : 1,02

6. Глиадин пшеницы с максимально выраженными признаками на генофоне сорта Безостая 1
6. Gliadin of wheat with the most expressed signs on the gene pool of the variety 'Bezostaya 1'

Признак	Аллели гли-локусов хромосом					
	1A	1B	1D	6A	6B	6D
Качество муки	7 (4, 5, 3)*	1 (4, 5)	0 (4, 5, 7)	3	2	2
Морозостойкость	1 (6, 2)	5 (13, 4, 2, 7)	5 (7, 6, 4)	3	2	2
Продуктивность	1 (6, 2, 4, 3)	4 (7, 2, 3, 1)	1 (2, 3)	1	1	1
По всем признакам	4, 5, 7	1, 4	5, 7	3, 1	2, 1	2, 1

* аллели в скобках незначительно меняют выражение признаков

7. Шкала для селекционной оценки генотипов озимой пшеницы по Gld-аллелям при типичном глютенине, hard – консистенции и уровне белка не ниже 14% (качество, морозостойкость)

7. Scale for breeding assessment of winter wheat genotypes according to Gld-alleles with typical glutenin, hard – consistency and protein level not lower than 14% (quality, frost resistance)

Оценка генотипа	Аллели Gld-локусов хромосом					
	1A	1B	1D	6A	6B	6D
Отличный	2, 3, 4, 5	1, 4	7, 5, 4	3	1, 2	1, 2
Хороший	2, 3, 4, 5	1, 4	1, 2, 3	1, 3	1, 2	1, 2
Средний	2, 3, 4, 5	2, 7, 3	7, 5, 4	1, 3	1, 2	1, 2
Удовлетворительный	1, 4, 2, 3, 4, 5, 3	2, 7, 3	1, 2, 3, 4, 5, 7	1, 3, 3	1, 3, 2	1, 2, 2
Плохой	1, 6, 4, 5, 3	2, 7, 3	1, 2, 3, 4, 5, 7	1, 3	1, 2	1, 2

Выводы. Исполнилось более 40 лет идее генетического принципа записи электрофореграмм глиадинов (Созинов, 1975), который позволил осуществить принципиально важный для генетики и селекции переход от изучения биохимической гетерогенности к практическому селекционному использованию генетического полиморфизма белков зерна. Этот подход позволил составить каталоги идентифицированных блоков глиадинов как на КГ, так и на ПААГ, а также

шкалу для селекционной оценки генотипов (сортов) пшеницы по глиадинам (качества, морозостойкости). В соответствии с международной номенклатурой, принятой значительно позже Metakovsky (1991) внес изменения в редакцию блока: номер хромосомы обозначают номером локуса, а номер блока заменен на буквенное обозначение. В таких вариантах генетический принцип номенклатуры глиадинов продолжает служить селекции и семеноводству пшеницы сегодня.

Библиографические ссылки

1. Джонсон В. Генетические исследования белков пшеницы / пер. с англ. Н. А. Емельяновой и А. Г. Тихоновой. Белки семян зерновых и масляных культур. М.: Колос, 1977. С. 130-139.
2. Духин С. С., Дерягин Б. В. Электрофорез. М.: Наука, 1976. С. 332 с.
3. Ковтун В. И. Геномика пшеницы и тритикале в создании высококачественных сортов нового поколения: монография. Ставрополь: АГРУС, 2011. 288 с.
4. Конарев В. Г. Полиморфизм глиадина и его использование в идентификации сортов и регистрации генетических ресурсов пшеницы и других злаков. // Вестник с.-х. науки. 1977. Вып. 7. С. 84–93.
5. Ларский Е. Г. Методы зонального электрофореза. М.: Медицина, 1971. 270 с.
6. Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М.: Мир, 1971. 248 с.
7. Осборн Т. Б. Растительные белки. М.-Л.: Биомедгиз, 1935. 220 с.
8. Савченко В. К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. Минск: Наука и техника, 1984. 223 с.
9. Созинов А. А. Использование электрофореза глиадина в селекции пшеницы на качество // Вестник сельскохозяйственной науки. 1974. № 4. С. 99–108.
10. Созинов А. А. Генетически обусловленные различия компонентного состава глиадина сортов Безостая 1 и Днепровская 521 и их роль в определении качества муки // Докл. ВАСХНИЛ. 1975. № 11. С. 10–14.
11. Bailey C.H. A translation of Beccari "s lecture" concerning grain (1728). // Cereal Chem. 1941. 18. 5. Pp. 555–561.
12. Barmone M.A. Some characteristics of gliadin and glutenin indicated by dispersion and viscosity // Cereal Chem. 1947. 24. 1. Pp. 49–56.
13. Gupta R. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. 1. Variation and genetic control the subunits in hexaploid wheat // Theor. Appl. Genetic. 1990. Vol. 80. Pp. 65–74.
14. Jackson E. Characterisation of high-molecular-weight of gliadin and low-molecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal location of their controlling genes // Theor. Appl. Genet. 1983. Vol. 66. Pp. 29–37.
15. Metakovsky E. Bloks of gliadin components in winter detected by one-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis // Theor. Appl. Genet (TAG). 1984. Vol. 67. Pp. 559–568.
16. Metakovsky E. Gliadin allele identification in common wheat: Catalogue of gliadin alleles in common wheat // J. Genet. Breed. 1991. Vol. 45. Pp. 325–344.
17. Shepherd K. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye // Proc. 3rd Jnt. Wheat Genet. Symp., Canberra, 1968. Pp. 86–96.

18. Shewry P. High-molecular-weight subunits of wheat glutenin // J. Cereal Sci. 1992. Vol. 15. Pp. 105–120.
19. Taddei G. Kicerche sul qlutine del frumento. Giornale di ficica chemica, e storia naturall // Bruqnatelli. 1819. 2. Pp. 360–361.

References

1. Dzhonson V. Geneticheskie issledovaniya belkov pshenicy [Genetic studies of wheat proteins] (Per. s angl. N.A. Emel'-yanovoj i A.G. Tihonovoj). Belki semyan zernovyh i maslyanyh kul'tur. M.: Kolos, 1977. S. 130–139.
2. Duhin S. S., Deryagin B. V. Elektroforez [Electrophoresis]. M.: Nauka, 1976. 332 s.
3. Kovtun V. I. Genomika pshenicy i tritikale v sozdanii vysokokachestvennyh sor-tov novogo pokoleniya: monografiya [Genomics of wheat and triticale in the development of high-quality varieties of the new generation: a monograph]. Stavropol': AGRUS, 2011. 288 s.
4. Konarev V.G. Polimorfizm gliadina i ego ispol'zovanie v identifikacii sor-tov i registracii geneticheskikh resursov pshenicy i drugih zlakov [Polymorphism of gliadin and its use in the identification of varieties and registration of the genetic resources of wheat and other cereals]. // Vestnik s.-h. nauki 1977. Vol. 7. S. 84–93.
5. Larskij E. G. Metody zonal'nogo elektroforeza [Zonal electrophoresis methods]. M.: Medicina, 1971. 270 s.
6. Maurer G. Disk-elektroforez. Teoriya i praktika elektroforeza v PAAGe [Disk electrophoresis. Theory and practice of electrophoresis in PAGE]. M.: Mir, 1971. 248 s.
7. Osborn T. B. Rastitel'nye belki [Vegetable proteins]. M.-L.: Biomedgiz, 1935. 220 s.
8. Savchenko V. K. Geneticheskij analiz v setevykh probnykh skreshchivaniyah [Genetic analysis in network test hybrids]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1984. 223 s.
9. Sozinov A. A. Ispol'zovanie elektroforeza gliadina v selekcii pshenicy na kachestvo [The use of gliadin electrophoresis in wheat breeding for quality] // Vestnik sel'skohozyajstvennoj nauki. 1974. № 4. S. 99–108.
10. Sozinov A. A. Geneticheski obuslovlennye razlichiya komponentnogo sostava gliadina sortov Bezostaya 1 i Dneprovskaya 521 i ih rol' v opredelenii kachestva muki [Genetically determined differences in the component composition of gliadin in the varieties 'Bezostaya 1' and 'Dneprovskaya 521' and their role in determining flour quality]. // Dokl. VASKHNIL. 1975. № 11. S. 10–14.
11. Bailey C.H. A translation of Beccari "s lecture" concernig grain (1728) // Cereal Chem. 1941. 18. 5. Pp. 555–561.
12. Barmone M.A. Some characteristics of gliadin and glutenin indicated by dispersion and viscosity // Cereal Chem. 1947. 24. 1. Pp. 49–56.
13. Gupta R. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. 1. Variation and genetic control the subunits in hexaploid wheat // Theor. Appl. Genetic. 1990. Vol. 80. Pp. 65–74.
14. Jackson E. Characterisation of high-molecular-weight of gliadin and low- molecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromo-somal location of their controlling genes // Theor Appl. Genet. 1983. Vol. 66. Pp. 29–37.
15. Metakovsky E. Bloks of gliadin components in winter detected by one-dimensional pol-yacrylamide gel electrophoresis // Theor. Appl. Genet (TAG). 1984. Vol. 67. Pp. 559–568.
16. Metakovsky E. Gliadin allele identification in common wheat: Catalogu of gliadin alleles in common wheat // J. Genet. Breed. 1991. Vol. 45. Pp. 325–344.
17. Shepherd K. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye // Proc. 3rd Jnt. Wheat Genet. Symp., Canberra, 1968. Pp. 86–96.
18. Shewry P. High-molecular-weight subunits of wheat glutenin // J. Cereal Sei. 1992. Vol. 15. Pp. 105–120.
19. Taddei G. Kicerche sul qlutine del frumento. Giornale di ficica chemica, e storia naturall // Bruqnatelli. 1819. 2. Pp. 360–361.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.