

Н.А. КОЗУБ^{1,2}, Р.Л. БОГУСЛАВСКИЙ³, И.А. СОЗИНОВ¹,
Е.В. ТВЕРДОХЛЕБ³, И.Н. КСИННИАС⁴, Я.Б. БЛЮМ², А.А. СОЗИНОВ^{1,2}

¹ Институт защиты растений НААН Украины, Киев

² ГУ «Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины», Киев

³ Институт растениеводства им В.Я. Юрьева, Национальный центр генетических ресурсов растений Украины НААН, Харьков

⁴ Technological and Educational Institution of Kalamata, Hellas

E-mail: sia1@i.com.ua

АЛЛЕЛИ ПО ЛОКУСАМ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ У ОБРАЗЦОВ *TRITICUM SPELTA* L. И ИХ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ У РОДСТВЕННЫХ ПШЕНИЦ

Проанализировано разнообразие по восьми локусам запасных белков коллекции образцов *T. spelta* Национального центра генетических ресурсов растений Украины, большинство из которых являются европейскими спельтами. Идентифицированы семь аллелей по локусу *Gli-B1*, по пять аллелей по локусам *Gli-A1* и *Glu-B1*, три аллеля по локусу *Gli-A3*, по два аллеля по локусам *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Glu-A1*, *Glu-D1*. Большинство аллелей встречаются у сортов мягкой пшеницы; выявлены лишь пять аллелей, характерных для спельт. Высокая частота встречаемости аллелей *Gli-B1hs** и *h*, кодирующих γ -глиадин 45-го типа, среди европейских спельт и твердых пшениц, а также встречаемость этих аллелей у *T. dicossum*, в частности у полб Швейцарии и Германии, свидетельствуют в пользу гипотезы von Vüren о том, что европейская спельта возникла от гибридизации тетраплоидной пшеницы с γ -глиадином именно 45-го типа и гексаплоидной пшеницы. Анализ генетических расстояний на основе генотипов по восьми локусам запасных белков позволил дифференцировать образец азиатской спельты от европейских спельт.

Ключевые слова: *Triticum spelta*, глиадины, высокомолекулярные субъединицы глютеинов, аллели, разнообразие, *Triticum aestivum*, *Triticum durum*, *Triticum dicossum*.

Введение. *Triticum spelta* L., синоним *T. aestivum* L. ssp. *spelta* (L.) Thell. (далее – *T. spelta*) относится к пленчатым гексаплоидным пшеницам (геномная формула AABBDD, $2n = 6x = 42$) [1]. При обмолоте ее колос распадается на колоски, вымолот же зерна затруднен. В настоящее время спельта является «реликтовой культурой» в странах Центральной Европы и выращивается в ряде других стран мира. Однако объемы ее выращивания значительно мень-

ше площадей под мягкой пшеницей *T. aestivum* L., синоним *T. aestivum* L. ssp. *aestivum* (далее – *T. aestivum*) с такой же геномной формулой AABBDD ($2n = 6x = 42$), которая в отличие от спельты является голозерной и характеризуется легким обмолотом. В последние годы в разных странах мира возобновляется интерес к спельте как культуре для органического земледелия и источника «здоровой пищи», поскольку она менее требовательна к внесению удобрений и обработке пестицидами, более устойчива к определенным неблагоприятным условиям окружающей среды, хотя и менее урожайна по сравнению с *T. aestivum* [2, 3]. Некоторые сорта спельты характеризуются высоким содержанием белка в зерне [4–6]. Продукция из зерна спельты широко разрекламирована и пользуется спросом благодаря хорошим вкусовым и потребительским качествам [2].

Спельты подразделяются на две большие географические группы: европейская – *suprasconvar. spelta* и азиатская – *suprasconvar. kuckuckianum* Gök. ex Dorof. et al. [1]. Археологические исследования свидетельствуют о нахождении остатков спельты в период позднего неолита в Центральной Европе и о широком распространении в бронзовом веке в Северной Европе [7, 8]. Вопрос о происхождении спельты все еще остается неразрешенным: были ли два очага происхождения – в Азии и Европе, или же один – на Ближнем Востоке. Blatter et al. [9] на основе анализа последовательностей генов высокомолекулярных субъединиц глютеинов выдвинули гипотезу о разном происхождении европейских и азиатских спельт и предположили, что европейские спельты возникли в результате гибридизации тетраплоидной пшеницы с голозерной гексаплоидной пшеницей. С

© Н.А. КОЗУБ, Р.Л. БОГУСЛАВСКИЙ, И.А. СОЗИНОВ,
Е.В. ТВЕРДОХЛЕБ, И.Н. КСИННИАС, Я.Б. БЛЮМ,
А.А. СОЗИНОВ, 2014

этой гипотезой о происхождении европейских спельт согласуются и данные о распространении аллелей γ -глиадинового псевдогена локуса *Gli-B1*, которые у сортов европейской спельты подобны аллелю современных сортов твердой пшеницы с γ -глиадином 45-го типа [10].

Полиморфизм запасных белков используется для изучения генетического разнообразия спельт. С помощью биохимического анализа выявлен широкий полиморфизм по спектрам глиадина среди 170 образцов спельты коллекции ВИР и показано соответствие деления на группы по спектрам глиадина эколого-географическому делению [11]. Значительный уровень разнообразия по разным зонам электрофоретического спектра глиадина также выявлен для испанских спельт [12]. Альтернативным подходом к применению запасных белков как маркеров в изучении разнообразия является генетический подход. Запасные белки — хорошо изученная генетическая система у *T. aestivum*. Спирторастворимые мономерные белки глиадины кодируются шестью основными локусами на коротких плечах хромосом 1 и 6 гомеологических групп (*Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*) и рядом минорных локусов на коротких плечах хромосом 1 гомеологической группы [13, 14]. В частности, locus *Gli-B5*, кодирующий ω -глиадины, находится на расстоянии в среднем 1,4 сМ дистально от локуса *Gli-B1* [15]. Минорный locus *Gli-A3* размещен на расстоянии 31 сМ от локуса *Gli-A1* [14, 16]. Локусы *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, содержащие кластеры глиадиновых генов, тесно сцеплены с локусами низкомолекулярных субъединиц глютеинов *Glu-A3*, *Glu-B3*, *Glu-D3*, которые непосредственно определяют хлебопекарное качество [13]. На длинных плечах хромосом 1A, 1B, 1D находятся локусы высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Glu-D1*, *Glu-B1*, *Glu-A1*, аллельное состояние которых также связано с уровнем хлебопекарного качества [13].

Среди аллелей глиадинов и высокомолекулярных субъединиц глютеинов у спельты выявлены аллели, идентичные аллелям мягкой пшеницы, и новые аллели, обнаруженные лишь у спельт [17–22]. Новые аллели могут быть источником для расширения генофонда мягкой пшеницы *T. aestivum* по генам, опреде-

ляющим хлебопекарное качество. Задачей нашего исследования было изучение разнообразия по локусам запасных белков образцов *T. spelta* коллекции Национального центра генетических ресурсов растений Украины и анализ встречаемости этих аллелей у родственных пшениц.

Материалы и методы. Материалом исследования служили 16 образцов *T. spelta* Национального центра генетических ресурсов растений Украины НААН (НЦГРРУ) (табл. 1). С помощью электрофореза запасных белков проанализировали по 10–20 зерновок каждого образца. Кроме того, анализировали глиадины у 20–30 зерен F_2 от скрещивания образцов *T. spelta* UA0300259, UA0300227, UA0300103 с линиями *T. aestivum*. Для поиска общих аллелей использовали коллекцию греческих образцов твердой пшеницы (*T. turgidum* ssp. *turgidum* conv. *durum* (Desf.) MacKey, далее *T. durum*) [23] и коллекцию образцов полбы *T. dicoccum* (Schuebl.) Schrank, синоним *T. turgidum* L. subspecies *dicoccum* (Schrank) Thell (далее *T. dicoccum*) разного происхождения из НЦГРРУ (55 образцов, по 10–20 зерновок каждого образца).

Электрофорез глиадина проводили в кислой среде в 10%-ном полиакриламидном геле [24], электрофорез HMW субъединиц глютеинов — в присутствии додецилсульфата натрия (SDS-электрофорез) по методике Laemmli [25] в 10%-ном разделяющем полиакриламидном геле.

Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов по локусам *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* идентифицировали по каталогу Payne et al. [26], аллели локусов глиадинов *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* — на основе каталога Метакковского [27] с дополнениями. Новым аллелям, специфическим для спельты, давали временные обозначения буквами со звездочкой. Характерный для спельт аллель *Glu-B1be* (6.1 + 22.1) обозначали согласно An et al. [21]. Аллели минорного глиадинового локуса *Gli-A3* идентифицировали согласно [14], где стандартом аллеля *b* является сорт Безостая 1, аллеля *a* — Chinese Spring, аллель *d* — нуль-аллель. По минорному локусу *Gli-B5* аллель *b* идентифицировали по присутствию двух характерных ω -глиадинов, их отсутствие определяли как аллель *a* [15]. Для идентификации аллелей сравнивали электрофоретические спектры со спектрами сортов —

стандартов аллелей [14, 27] и сортов с ранее определенными аллелями локусов запасных белков. Компоненты спектра, которые кодируются аллелем, обозначенным *Gli-A1x*, у сортов мягкой пшеницы приведены в работе Kozub et al. [24]. Для идентификации аллеля *Gli-B1k* в качестве стандарта спектра, кодируемого этим аллелем, использовали почти-изогенные линии на основе сорта Безостая 1 с блоком GLD 1B8 от сортов Московская озимая, Бельцкая 32 (аллель *Gli-B1m*) [28]. Аллели по локусу *Gli-D1* идентифицировали без учета кодируемого этим локусом минорного глиаина с высокой подвижностью, т.е. аллели *a* и *f* в данном исследовании не различали и условно обозначили *f*. Для идентификации аллеля *Gli-B1h* у спельт и тетраплоидных пшениц проводили электрофорез глиаина сорта *T. aestivum* Краснодонка (стандарт аллеля) [27].

Распределение образцов спельты с помощью метода UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) на основе генетических расстояний между генотипами по локусам запасных белков проведено с использованием программы TREES v4.5 [29].

Результаты исследования и их обсуждение. Из 16 исследованных образцов 15 принадлежат

к европейским спельтам и только 1 – к азиатской. Европейские спельты представлены пятью разновидностями. Генотипы образцов *T. spelta* по локусам глиаинов *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Gli-A3* и высокомолекулярных субъединиц глютелинов *Glu-D1*, *Glu-B1*, *Glu-A1* приведены в табл. 1. Среди проанализированных образцов выявили семь аллелей по локусу *Gli-B1*, по пять аллелей по локусу *Gli-A1* и *Glu-B1*, три аллеля по локусу *Gli-A3*, по два аллеля по локусам *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Glu-A1*, *Glu-D1* (табл. 2).

По локусу *Gli-A1* наиболее часто встречаются аллели *x* (у 31,3 % образцов) и *f* (25 %). Спектры глиаиновых компонентов, кодируемые четырьмя из пяти аллелей, аналогичны спектрам, встречающимся у сортов мягкой пшеницы. В частности, аллели *Gli-A1f* и *Gli-A1x* встречаются у украинских сортов озимой мягкой пшеницы зоны Лесостепи, причем аллель *Gli-A1f* – среди преобладающих аллелей (у 28,6 % сортов мироновской селекции) [24]. Российскими учеными показано, что аллель *Gli-A1f* является одним из часто встречающихся аллелей у европейских спельт [19], а именно – у баварских [18]. У сербских образцов спельты NSS1/02, NSS6/01 и чешского сорта

Таблица 1. Генотипы образцов *T. spelta* коллекции НЦГРРУ по локусам запасных белков

№ образца	Разновидность (var.)	Название образца	Тип развития	Происхождение	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-B5</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A3</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
UA0300102	<i>neglectum</i>	Schwabenkorn	оз	Австрия	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300101	<i>duhamelianum</i>	Bauländer	оз	Австрия	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300103	<i>duhamelianum</i>	Frankerkorn	оз	Австрия	<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>d</i>
UA0300076	<i>arduini</i>	–	оз	Великобритания	<i>x</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
UA0300306	<i>duhamelianum</i>	–	оз	Швеция	<i>x</i>	<i>ps*</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
UA0300075	<i>griseoturanorecens</i>	–	оз	Таджикистан	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>
UA0300259	<i>duhamelianum</i>	NSS 1/02	оз	Сербия	<i>if*</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300246	<i>album</i>	NSS 1/01	оз	Сербия	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>hs*</i>	<i>a</i>
UA0300227	<i>amissum</i>	NSS 3/01	оз	Сербия	<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300300	<i>duhamelianum</i>	NSS 6/01	оз	Сербия	<i>if*</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300074	<i>caeruleum</i>	–	я	Испания	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300218	<i>caeruleum</i>	Tridentina	я	Италия	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300304	<i>album</i>	–	я	Австралия	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300302	<i>duhamelianum</i>	Nirvana	оз	Сербия	<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>d</i>
UA0300111	<i>album</i>	–	я	Канада	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300301	<i>duhamelianum</i>	Rubiota	оз	Чехия	<i>if*</i>	<i>hs*</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>

Примечание. Тип развития: оз – озимый, я – яровой. *Аллели, не выявленные у мягкой пшеницы.

Rubiota нами идентифицирован новый аллель, обозначенный *if**, который не выявлялся раньше у *T. aestivum*. По кодируемому им спектру компонентов на электрофореграмме он похож на рекомбинантный аллель между аллелями *Gli-A1i* и *Gli-A1f*: он кодирует γ -компонент, характерный для аллеля *Gli-A1i* и, кроме этого, в его спектре присутствует ω -компонент, аналогичный такому же компоненту аллеля *Gli-A1f* (рис. 1, а).

Согласно данным Metakovsky et al. [30], ω -компонент аллеля *Gli-A1f* кодируется геном тесно сцепленного локуса *Gli-A6* (аллель *Gli-A6c*), с частотой 2–5 % рекомбинирующего с локусом *Gli-A1*. Образец азиатской спельты UA0300075 и сербский образец NSS1/01 имеют аллель *Gli-A1m*, который широко распространен среди сортов мягкой пшеницы [31].

По локусу *Gli-B1* преобладает аллель, обозначенный нами как *hs** (37,5 %), который не встречается у *T. aestivum*. Этот аллель присутствует у шести образцов в сочетании с аллелем *Gli-B5b*, кодирующим два характерных ω -глиаина [15] (рис. 1, б). Известно, что локус *Gli-B1* находится на расстоянии 1,4 % реком-

бинации от *Gli-B5* [14]. Присутствие аллеля *Gli-B5b* связывают с красным (коричневым) цветом колосковых чешуй, который определяется тесно сцепленным с ним геном *Rg1* (в среднем 0,6 % рекомбинации) [15]. Аллель *Gli-B1hs**, вероятно, является аналогичным аллелю 17s, идентифицированному российскими учеными, судя по каталогу аллельных вариантов блоков компонентов глиаина [19]. По данным Карповой [19], аллель 17s – один из трех аллелей, преобладающих среди яровых и озимых европейских спельт (21,7 %), в частности, он часто встречается у баварских спельт [18]. Два образца (Schwabenkorn и Bauländer) имеют аллель *Gli-B1h* также в сочетании с аллелем *Gli-B5b*. Спектры глиаинов, кодируемые аллелями *Gli-B1h* и *hs**, похожи: аллель *Gli-B1hs**, кроме двух компонентов, характерных для аллеля *h* [27], кодирует дополнительный ω -глиаин с подвижностью выше подвижности ω -глиаина, кодируемого аллелем *h* (рис. 1, б, дорожка 3). Исследованные образцы спельты с комбинацией аллелей *Gli-B1h* или *hs** и *Gli-B5b* (табл. 1) принадлежат к разновидностям *duhamelianum* и *neglectum*, которые характеризуются красным цветом колосковых чешуй [1]. Именно в такой комбинации (с аллелями *Gli-B5b Rg-B1b*) аллель *Gli-B1h* обычно встречается у сортов мягкой пшеницы [32].

Комбинация аллелей *Gli-B1h Gli-B5b* выявлена нами ранее у группы украинских сортов озимой мягкой пшеницы зоны Лесостепи – Гарант, Эстет, Модус, Монотип, которые, однако, имеют светлый колос [24]. Глиаиновые спектры итальянского и испанского образцов (UA0300218 и UA0300304) разновидности *caeruleum* [1] имеют компоненты, которые кодируются аллелем *Gli-B1k*. У них отсутствуют ω -глиаины, которые кодируются аллелем *Gli-B5b*, сцепленным с аллелем красной окраски колосковых чешуй *Rg-B1b*. Нетипичным для *T. aestivum* является аллель локуса *Gli-B1*, обозначенный нами *ps**. Его несет шведский образец спельты UA0300306 разновидности *duhamelianum*. Аллель *ps** кодирует мажорный γ -глиаин меньшей подвижности по сравнению с мажорным γ -компонентом, контролируемым аллелями, известными у *T. aestivum* (*i, k, m, o, p* [27]), и два ω -глиаина, из которых один сходен по подвижности с верхним ω -глиаином,

Таблица 2. Частоты аллелей по локусам запасных белков у образцов *T. spelta* коллекции НЦГРРУ

Локус, аллель	Частота	Локус, аллель	Частота
<i>Gli-A1</i>		<i>Gli-A3</i>	
<i>f</i>	0,250	<i>a</i>	0,500
<i>if*</i>	0,188	<i>b</i>	0,375
<i>j</i>	0,125	<i>d</i>	0,125
<i>m</i>	0,125		
<i>x</i>	0,313		
<i>Gli-B1</i>		<i>Glu-B1</i>	
<i>b</i>	0,188	<i>b</i>	0,063
<i>f</i>	0,063	<i>be</i>	0,500
<i>g</i>	0,063	<i>d</i>	0,125
<i>h</i>	0,125	<i>f</i>	0,250
<i>hs*</i>	0,375	<i>hs*</i>	0,063
<i>k</i>	0,125		
<i>ps*</i>	0,063		
<i>Gli-B5</i>		<i>Glu-D1</i>	
<i>a</i>	0,500	<i>a</i>	0,875
<i>b</i>	0,500	<i>d</i>	0,125
<i>Gli-D1</i>		<i>Glu-A1</i>	
<i>f</i>	0,938	<i>a</i>	0,875
<i>g</i>	0,063	<i>c</i>	0,125

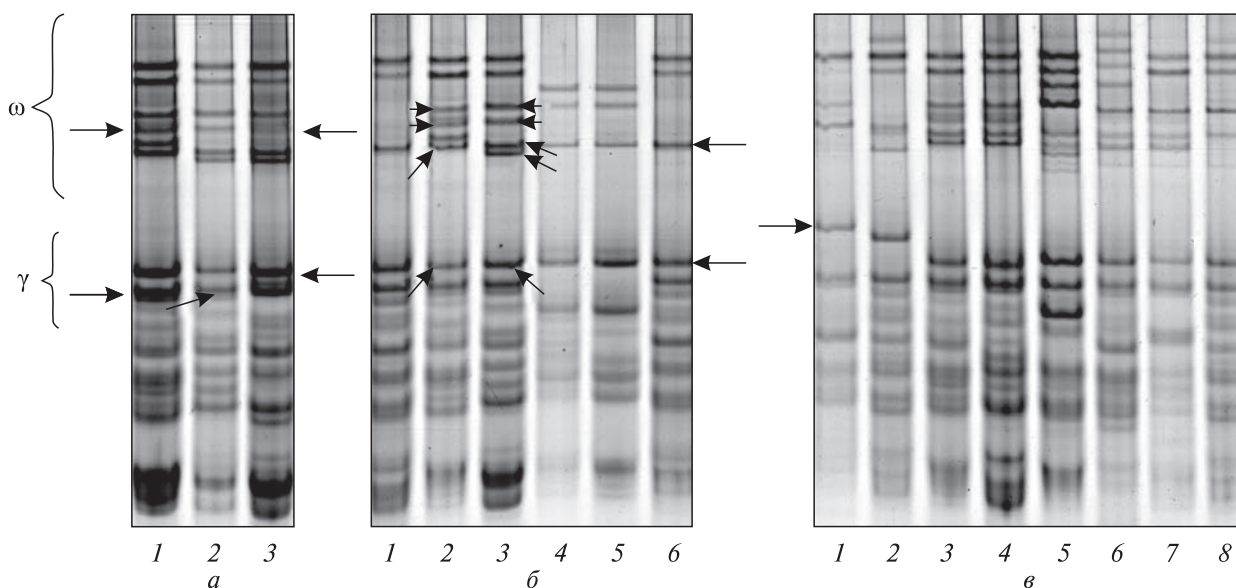


Рис. 1. Электрофоретические спектры глиадина образцов *T. spelta*, *T. aestivum*, *T. durum*: ω , γ – зоны ω - и γ -глиадинов; *a* – образцы *T. spelta*: 1 – Schwabenkorn UA0300102 (с аллелем *Gli-A1f*); 2 – NSS 3/01 UA0300227 (*Gli-A1x*); 3 – UA0300259 NSS 1/02 (*Gli-A1if*^{*}); стрелками обозначены глиадины, кодируемые аллелями локуса *Gli-A1*; *б* – 1, 6 – *T. aestivum* Краснодарка (с *Gli-B1h*); образцы *T. spelta*: 2 – Schwabenkorn UA0300102 (*Gli-B1h*); 3 – NSS 3/01 UA0300227 (*Gli-B1hs*^{*}); сорта *T. durum* с *Gli-B1h*: 4 – Skiti; 5 – Selas; длинными стрелками обозначены компоненты, которые кодируются локусом *Gli-B1*, короткими – компоненты, кодируемые аллелем *Gli-B5b*; *в* – образцы *T. spelta*: 1 – UA0300306; 3 – Schwabenkorn UA0300102; 5 – UA0300246 NSS 1/01; 7 – UA0300304; *T. aestivum*: 2 – линия сорта Безостая 1 GLD1B9 с аллелем *Gli-B1m*; 4 – Эстет; 6 – Мироновская 808; 8 – Безостая 1; стрелкой обозначен γ -компонент, кодируемый аллелем *Gli-B1ps*^{*}

кодируемым аллелем *Gli-B5b* (рис.1, *в*, дорожка 1). Выявленный нами аллельный вариант *ps*^{*}, контролирующий мажорный γ -глиадин с низкой подвижностью, отсутствует в каталоге блоков спельты, кодируемых аллелями локуса *Gli-B1* [19].

Следует отметить, что аллель *Gli-B1h* относительно мало распространен среди сортов *T. aestivum*. Его носители среди сортов мировой селекции, приведенных в каталоге [31], составляют около 2 %. Он идентифицирован с частотой 4 % у испанских сортов мягкой пшеницы [32], 1,5 % у французских сортов [33], около 5 % у украинских сортов зоны Лесостепи [24], не описан среди сортов бывшей Югославии [34]. Исключением являются китайские сорта *T. aestivum*, среди которых частота носителей аллеля *Gli-B1h* составляет 20 % [35]. В то же время анализ электрофоретических спектров глиадина указывает на то, что аллель *Gli-B1h* является чрезвычайно распространенным сре-

ди современных сортов твердой пшеницы *T. durum*. В наших предыдущих исследованиях [23] выявлено, что аллель *Gli-B1h* доминирует среди греческих сортов и местных популяций *T. durum* – у 83 и 58 % образцов соответственно (рис. 1, *б*).

Одним из компонентов, кодируемых аллелем *Gli-B1h* (как и аллелем *Gli-B1hs*^{*}), является γ -глиадин 45-го типа. Судя по электрофоретическим спектрам глиадина, приведенным в ряде работ, и каталогу аллельных вариантов блоков глиадина твердой пшеницы [36–38], с высокой достоверностью можно утверждать, что глиадиновый аллель *T. durum*, обозначенный Кудрявцевым как *Gli-B1^dc*, является аналогичным аллелю *Gli-B1h* *T. aestivum*. По данным Кудрявцева [37], аллель *Gli-B1^dc* встречается у 78 % итальянских сортов твердой пшеницы, у 64 % эфиопских сортов и у 68 % старых местных сортов средиземноморского региона (ICARDA). Aguiriano et al. [39] идентифицировали аллель

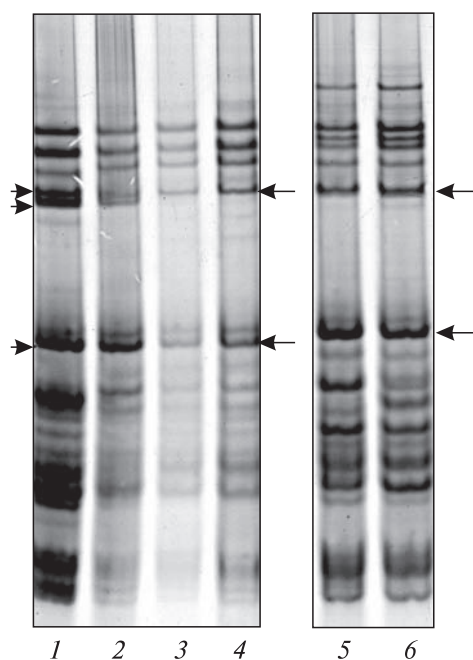


Рис. 2. Электрофоретические спектры глиадина образцов *T. dicoccum*: 1 – UA0300081; 2–4 – UA0300215; 5 – UA0300004; 6 – UA0300005. Длинными стрелками обозначены компоненты, кодируемые аллелем *Gli-B1h*, короткими стрелками – аллелем *Gli-B1h**

Gli-B1^c у 40–50 % испанских старых и местных сортов. В результате анализа глиадина образцов *T. dicoccum* из коллекции НЦГРПУ нами идентифицированы аллели *Gli-B1h** и *Gli-B1h* у 11 % образцов: аллель *Gli-B1h** у образцов разновидности *atratum* UA0300081 (Польша) и UA0300214 (США), аллели *h* и *hs** у биотипов гетерогенного образца разновидности *dicoccon* UA0300215 (Франция), аллель *Gli-B1h* у спельт разновидности *rufum* UA0300004 (Швеция), UA0300005 (Швейцария), UA0300093 (Германия) (рис. 2). Следовательно, аллели *Gli-B1h** и *Gli-B1h* также встречаются у пленчатой пшеницы *T. dicoccum*.

С помощью анализа фрагмента γ -глиадинового псевдогена GAG56В локуса *Gli-B1* и ПЦР-RFLP спельт, сортов пшеницы мягкой и тетраплоидных пшениц – *T. durum* и *T. dicoccum* von Büren [10] показал, что европейские спельты являются близкими к тетраплоидным пшеницам с γ -глиадином 45-го типа (аллель *a* GAG56В), тогда как сорта *T. aestivum* ssp. *aestivum* группируются ближе к тетраплоидным

пшеницам с γ -глиадином 42-го типа (аллель *p*-типа GAG56В).

Поэтому в соответствии с гипотезой о вторичном происхождении европейских спельт от гибридизации между тетраплоидной и гексаплоидной пшеницей (в эпоху позднего неолита или в бронзовом веке) отмеченные нами данные о высокой частоте аллелей *Gli-B1h** и *h* с глиадином 45-го типа у европейских спельт и твердой пшеницы, а также встречаемость этих аллелей у *T. dicoccum*, в частности у полб Швейцарии и Германии, также подтверждают гипотезу von Büren [10] о том, что тетраплоидной родительской формой спельты был именно генотип с γ -глиадином 45-го типа. Присутствие аллеля *Gli-B1h* с γ -глиадином 45-го типа у сортов мягкой пшеницы может объясняться его вторичным происхождением в результате гибридизации мягкой пшеницы с европейской спельтой.

По локусу *Gli-D1* все европейские спельты имеют аллель (обозначенный в таблицах как *f*), который кодирует два ω -компонента и мажорный γ -глиадин, подобные компонентам, кодируемым аллелями *a* и *f*, в каталоге [27]. Другой аллель, *Gli-D1g*, выявлен только у образца из Таджикистана. В работах [40, 41] показано, что спельты в большинстве случаев отличаются от мягких пшениц по γ -глиадиновому гену локуса *Gli-D1* GAG56D, что выявляется с помощью ПЦР-анализа.

По минорному локусу *Gli-A3* у образцов коллекции спельт идентифицированы три аллеля. Присутствие аллеля *Gli-A3a* у образцов с аллелем *Gli-B1h** (где компонент, кодируемый *Gli-A3a*, имеет подвижность, близкую к подвижности верхнего ω -глиадина, кодируемого *Gli-B1h**) было проверено анализом зерен F₂ от скрещивания образцов спельты с аллелем *Gli-B1h** и линий *T. aestivum* с аллелями *Gli-B1g*, *Gli-A3b* или *Gli-B1b* *Gli-A3b*. При наличии аллеля *Gli-A3a* выщеплялись зерновки, гомозиготные по *Gli-B1* с аллелем *g* (или *b*, соответственно) и гетерозиготные по *Gli-A3* или гомозиготные с аллелем *Gli-A3a* (рис. 3). Образцы UA0300304 и UA0300111 (канадский и австралийский), а также Rubiota, NSS 1/02, NSS 6/01 имеют на электрофоретическом спектре глиадина компонент, кодируемый аллелем *Gli-A3a*, в комбинации с менее интенсивным компонентом

с подвижностью, близкой к подвижности компонента, кодируемого *Gli-A3b*, аналогично спектру у известного сорта Мироновская 808 (рис. 1, в, дорожки 6, 7).

Интересно отметить, что по спектрам γ - и ω -глиадинов, кодируемых генами локусов на хромосомах 1В и 1А, образцы спельты Schwabenkorn и Bauländer подобны группе сортов пшеницы мягкой озимой, созданных в зоне Лесостепи Украины, в частности Монотип и Эстет, которые также имеют комбинацию аллелей *Gli-A1f Gli-B1h Gli-B5b Gli-A3b* (рис. 1, в, дорожки 3, 4). Возможно, в родословных этих сортов есть производные от спельты.

Спектры компонентов австралийского и канадского образцов разновидности *album*, кодируемые глиадиновыми локусами хромосом 1В и 1А, в свою очередь подобны спектру сорта Мироновская 808 (рис. 1, в, дорожки 6, 7), который, как и они, имеет аллели *Gli-A1f, Gli-B1b, Gli-B5a, Gli-A3a* и аллель сцепленного митохондриального локуса.

По локусу высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Glu-A1* в изученной нами коллекции образцов спельты доминирует аллель *a* (87,5 %), что совпадает с данными для европейских спельт, полученными другими авторами [21, 22, 42]. Аллель *a* также встречается с высокой частотой (66 %) в проанализированной нами коллекции *T. dicoccum*.

По локусу *Glu-B1* в коллекции спельты преобладает аллель *be* (50 %), кодирующий субъединицы, подвижность которых по результатам SDS-электрофореза близка к подвижности соответствующих субъединиц, контролируемых аллелем *Glu-B1d*. Следует отметить расхождения по преобладающим аллелям среди европейских спельт, имеющиеся в литературе: по данным An et al. [21] 33 % имеют аллель *be*, тогда как по данным Xu et al. [42] преобладающим является аллель *d* (84,6 %).

Вторым по частоте встречаемости среди спельт коллекции НЦГРРУ является аллель *f* (25 %), который доминирует у испанских спельт (87 %) [43, 44]. У сербского образца NSS 1/01 выявлен специфический аллель, обозначенный нами *Glu-B1hs** (рис. 4, дорожка 9). Аллели *d* и *f* также встречаются с достаточно высокой частотой в исследованной коллекции *T. dicoccum* НЦГРРУ (22 и 16 %).

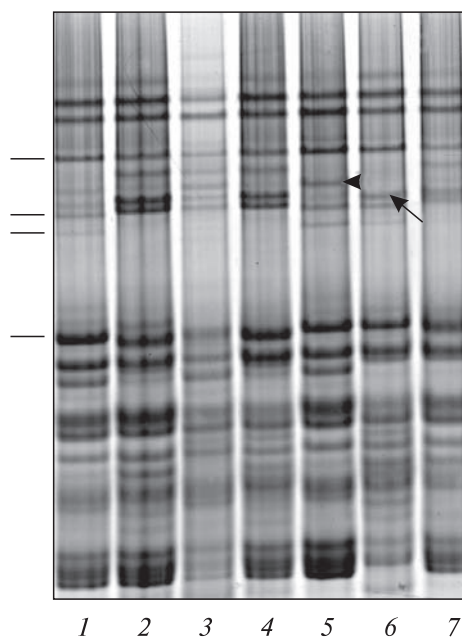


Рис. 3. Электрофоретические спектры глиадина зерен F_2 от скрещивания *T. spelta* UA0300103 с линией *T. aestivum* (1–7): 1 – зерновка, гомозиготная по *Gli-B1* с аллелем *g* и гетерозиготная по *Gli-A3*; 6 – зерновка с генотипом *Gli-B1g Gli-A3a*. Короткой стрелкой обозначен компонент, кодируемый аллелем *Gli-A3b*, длинной стрелкой – компонент, кодируемый аллелем *Gli-A3a*. Черточками слева отмечены компоненты, кодируемые аллелем *Gli-B1g*

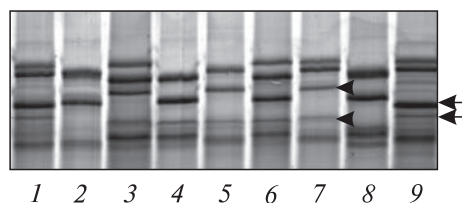


Рис. 4. SDS-электрофореграмма высокомолекулярных субъединиц глютеинов образцов *T. spelta*, *T. aestivum*: 1 – *T. spelta* UA0300101 Bauländer с аллелем *Glu-B1f*; 2 – *T. aestivum* сорт Эстет с аллелем *Glu-B1a*; 3 – *T. spelta* UA0300103 Frankerkorn с аллелем *Glu-B1be*; 4 – *T. aestivum* сорт Ласуны с аллелем *Glu-B1b*; 5 – *T. spelta* UA0300076 с аллелем *Glu-B1d*; 6 – *T. aestivum* сорт Киевская остистая с аллелем *Glu-B1b*; 7 – *T. spelta* UA0300227 NSS 3/01 с аллелем *Glu-B1be*; 8 – *T. aestivum* сорт Безостая 1 с аллелем *Glu-B1c*; 9 – *T. spelta* UA0300246 NSS 1/01 с аллелем *Glu-B1hs**. Длинными стрелками обозначены субъединицы, кодируемые аллелем *Glu-B1hs**, короткими стрелками – субъединицы, кодируемые аллелем *Glu-B1be*

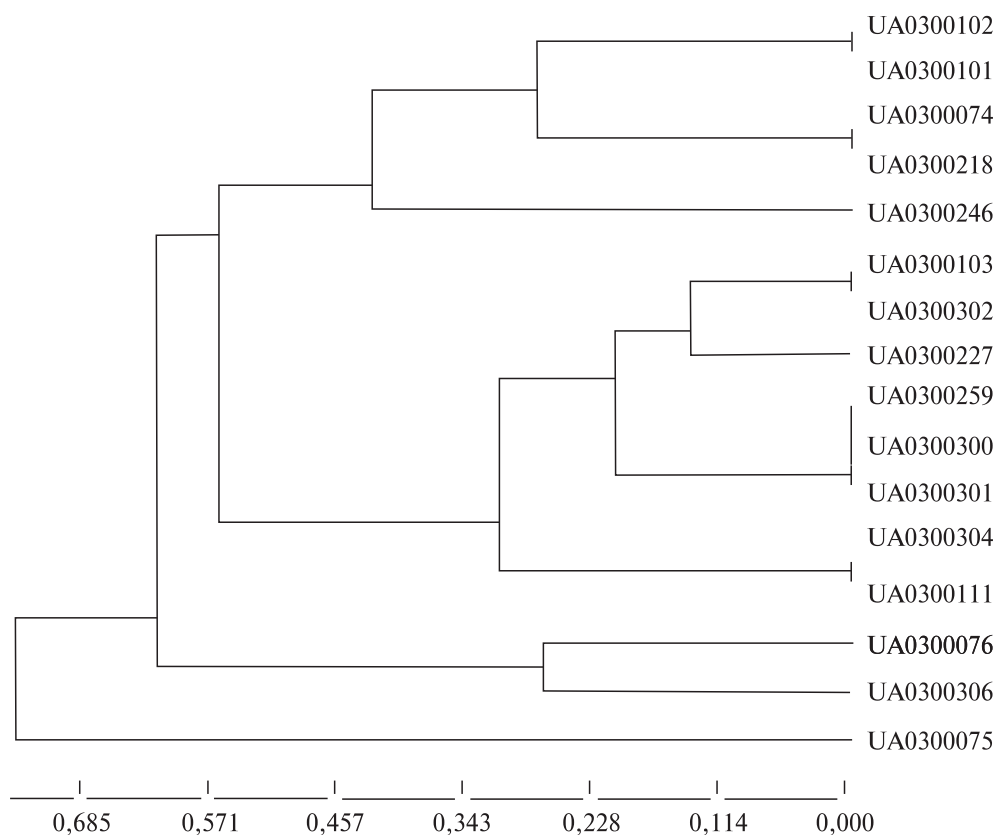


Рис. 5. Дендрограмма генетических расстояний между образцами пшеницы НЦГРРУ, базирующаяся на генотипах по восьми локусам запасных белков

По локусу *Glu-D1* у исследованных образцов пшеницы доминирует аллель *a* (87,5 %), что согласуется с данными, полученными ранее для европейских пшениц [21, 22, 42]. Аллель *Glu-D1d*, который положительно влияет на хлебопекарное качество [45], выявлен у сортов пшеницы Frankerkorn и Nirvana.

Сравнение данных по генотипам и локусам высокомолекулярных субъединиц глютелинов с данными, полученными другими авторами, показало, что генотип образца Schwabenkorn коллекции НЦГРРУ отличается от генотипа, приведенного в работах [21, 22], и, вероятно, является одним из биотипов (линия С) гетерогенного образца Schwabenkorn, описанного словацкими исследователями [46].

На основе генетических расстояний по исследованным локусам запасных белков образцы пшеницы коллекции НЦГРРУ распределяются на два кластера (рис. 5). Первый кластер включает лишь азиатский образец пшеницы

(UA0300075, Таджикистан). Второй кластер (европейские пшеницы) распределяется на два подкластера. Первый подкластер содержит образцы Великобритании (UA0300076) и Швеции (UA0300306). Второй подкластер делится на две группы, одна из которых включает аналогичные по исследованным маркерным локусам пары образцов: UA0300102 и UA0300101 (Swabenkorn и Bauländer, Австрия); иберийские пшеницы UA0300074 (Испания) и UA0300218 (Италия), а также сербский образец NSS 1/01. Вторая группа делится на подкластер, включающий подобные по исследуемым локусам образцы пшеницы из Австралии и Канады, а также подкластер, который содержит образцы разновидностей *duhamelianum* и *amisum* с аллелем *Gli-B1hs**. В этом подкластере аналогичными по исследованным локусам запасных белков являются три образца – сербские UA0300259 (NSS 1/02), UA0300300 (NSS 6/01) и Rubiota из Чехии, а также пара образцов UA0300103

(Frankerkorn, Австрия) и UA0300302 (Nirvana, Сербия).

Таким образом, результаты анализа по восьми локусам запасных белков позволяют дифференцировать образец азиатской спельты от европейских спельт. Среди европейских спельт исследуемой коллекции выделены группы образцов с аналогичными генотипами по маркерным локусам, что может объясняться их общим происхождением. Частоты по локусам высокомолекулярных субъединиц глютелинов согласуются с частотами по этим локусам, определенными в мировых коллекциях европейской спельты, поэтому можно считать, что коллекция НЦГРРУ адекватно представляет имеющееся мировое разнообразие европейских спельт по локусам *Glu-1*.

Однако интерес представляют именно специфические для спельты аллели по локусам запасных белков как источник обогащения генофонда мягкой пшеницы. Таких аллелей в коллекции НЦГРРУ выявлено всего пять. Поэтому актуальной задачей является привлечение в коллекцию НЦГРРУ образцов спельты с новыми специфическими аллелями по локусам запасных белков.

Выводы. Идентифицированы генотипы образцов спельты коллекции НЦГРРУ по кодирующим глиадины локусам хромосом первой гомеологической группы *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Gli-A3* и локусам высокомолекулярных субъединиц глютелинов *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*.

Выявлены аллели, встречающиеся также у мягкой пшеницы, и аллели, специфические для спельт. Доминирующими аллелями в коллекции образцов являются *Gli-A1x*, *Gli-A1f*, *Gli-A1j**, *Gli-B1hs**, *Gli-D1f*, *Gli-A3a*, *Gli-A3b*, *Glu-A1a*, *Glu-B1be*, *Glu-B1f*, *Glu-D1a*. Высокая частота встречаемости аллелей *Gli-B1hs** и *h*, кодирующих γ -глиадин 45-го типа, среди европейских спельт и твердых пшениц, а также встечаемость этих аллелей у *T. dicoccum*, в частности у полб Швейцарии и Германии, свидетельствует в пользу гипотезы von Büren о том, что спельта возникла от гибридизации тетраплоидной пшеницы с γ -глиадином именно 45-го типа и гексаплоидной пшеницы. Анализ генетических расстояний на основе генотипов по восьми локусам запасных белков позволил дифференцировать образец азиатской спельты от европейских спельт.

*N.A. Kozub, R.L. Boguslavskii,
I.A. Sozinov, Ye.V. Tverdokhle, I.N. Xynias,
Ya.B. Blume, A.A. Sozinov*

Institute of Plant Protection, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Kyiv
Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv
V.Ya. Yuryev Institute of Plant Production
NAAS of Ukraine, Kharkiv
E-mail: sial@i.com.ua

ALLELES AT STORAGE PROTEIN LOCI IN *TRITICUM SPELTA* L. ACCESSIONS AND THEIR OCCURRENCE IN RELATED WHEATS

Variation at eight storage protein loci was analyzed in the collection of *T. spelta* accessions from the National Centre of Plant Genetic Resources of Ukraine, most of which are European spelts. The analysis allowed identification of seven alleles at the *Gli-B1* locus, five alleles at the *Gli-A1* and *Glu-B1* loci, three alleles at the *Gli-A3* locus, two at the *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Glu-A1*, and *Glu-D1* loci. The majority of alleles are encountered among common wheat cultivars, only five alleles were specific for spelts. The high frequency of the alleles *Gli-B1hs** and *h* encoding the 45-type γ -gliadin in European spelts and durum wheat cultivars, as well as the occurrence of these alleles in *T. dicoccum*, in particular, in accessions from Switzerland and Germany, supports von Büren's hypothesis that European spelt resulted from hybridization between a tetraploid wheat with the 45-type γ -gliadin and a hexaploid wheat. Analysis of genetic distances based on the genotypes at eight storage protein loci permitted differentiation of the Asian spelt accession from European spelts.

*Н.О. Козуб, Р.Л. Богуславський,
І.О. Созінов, О.В. Твердохліб, І.Н. Ксиніас,
Я.Б. Блюм, О.О. Созінов*

АЛЛЕЛІ ЗА ЛОКУСАМИ ЗАПАСНИХ БІЛКІВ У ЗРАЗКІВ *TRITICUM SPELTA* L. ТА ЇХ ЗУСТРІЧАННЯ У СПОРІДНЕНИХ ПШЕНИЦЬ

Проаналізовано різноманітність за вісьмома локусами запасних білків колекції зразків *T. spelta* Національного центру генетичних ресурсів рослин України, більшість з яких є європейськими спельтами. Ідентифіковано сім алелів за локусом *Gli-B1*, по п'ять алелів за локусами *Gli-A1* та *Glu-B1*, три алелі за локусом *Gli-A3*, по два алелі за локусами *Gli-D1*, *Gli-B5*, *Glu-A1*, *Glu-D1*. Більшість алелів зустрічаються у сортів м'якої пшениці; виявлено лише п'ять алелів, характерних для спельт. Висока частота зустрічання алелів *Gli-B1hs** і *h*, що кодують γ -гліадин 45-го типу, серед європейських спельт і твердих пшениць, а також зустрічання цих алелів у *T. dicoccum*, зокрема у полб Швейцарії і Німеччини, свідчить на користь

гіпотези von Bären про те, що європейська спельта виникла від гібридизації тетраплоїдної пшениці з γ -гліадином саме 45-го типу та гексаплоїдної пшениці. Аналіз генетичних відстаней на основі генотипів за вісьмома локусами запасних білків дозволив диференціювати зразок азіатської спельти від європейських спельт.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Szabó A.T., Hammer K. Notes on the taxonomy of farro: *Triticum monococcum*, *T. dicoccon* and *T. spelta* // Hulled Wheat : Proc. First Int. Workshop (21–22 July 1995) / Eds S. Padulosi, K. Hammer, J. Heller. – Tuscany, Italy, 1995. – P. 1–29.
2. Kohajdová Z., Karovičová J. Nutritional value and baking applications of spelt wheat // Acta Sci. Pol., Technol. Aliment. – 2008. – 7, № 3. – P. 5–14.
3. Neeson R. Organic spelt production. 2011 http://www.dpi.nsw.gov.au/___data/assets/pdf_file/0003/380784/Organic-spelt-production.pdf
4. Bodroža-Stolarov M., Mastilović J., Filipčev B., Šimurina O. *Triticum aestivum* ssp. *spelta* – the potential for the organic wheat production // Prog. Theor. Exp. Phys. – 2009. – 13, № 2. – P. 128–131.
5. Mikos M., Podolska G. Bread-making quality of old common wheat (*Triticum aestivum* ssp. *vulgare* L.) and spelt (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L.) wheat cultivars // J. Food, Agric. Environ. – 2012. – 10, № 3/4. – P. 221–224.
6. Bojnanská T., Frančáková H. The use of spelt wheat (*Triticum spelta* L.) for baking applications // Rostlinna Vyroba. – 2002. – 48, № 4. – P. 141–147.
7. Nesbitt M., Damuel D. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats // Hulled Wheat : Proc. First Int. Workshop (21–22 July 1995) / Eds S. Padulosi, K. Hammer, J. Heller. – Tuscany, Italy, 1995. – P. 40–99.
8. Янушевич З.В. Культурные растения Юго-Запада СССР по палеоботаническим исследованиям. – Кишинев : Штиинца, 1976. – 214 с.
9. Blatter R.H.E., Jacomet S., Schlumbaum A. About the origin of European spelt (*Triticum spelta* L.): allelic differentiation of the HMW glutenin of the HMW glutenin B1-1 and A1-2 subunit genes // Theor. Appl. Genet. – 2004. – 108. – P. 360–367.
10. Von Bären M. Polymorphisms in two homoeologous γ -gliadin genes and the evolution of cultivated wheat // Genet. Res. Crop Evol. – 2001. – 48. – P. 205–220.
11. Романова Ю.А., Губарева Н.К., Конарев А.В. и др. Исследование коллекции вида *Triticum spelta* L. по полиморфизму глиадинов // Генетика. – 2001. – 37, № 9. – С. 1258–1265.
12. Caballero L., Martín L.M., Alvarez J.B. Variation and genetic diversity for gliadins in Spanish spelt wheat // Genet. Res. Crop Evol. – 2004. – 51. – P. 679–686.
13. Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1987. – 38. – P. 141–153.
14. Mac Gene 2005: Gene Symbols, Gene Classes and References. <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2010/GeneSymbol.pdf>; <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2010/GeneClasses.pdf>; <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2010/References.pdf>;
15. Pogna N.E., Metakovsky E.V., Redaelli R. et al. Recombination mapping of *Gli-5*, a new gliadin-coding locus on chromosomes 1A and 1B in common wheat // Theor. Appl. Genet. – 1993. – 87. – P. 113–121.
16. Собко Т.А. Ідентифікація локусу, який контролює синтез спирторозчинних білків ендосперму озимої пшениці // Вісн. с.-г. науки. – 1984. – № 7. – С. 78–80.
17. Брежнева Т.А., Уелниек В.П., Пухальский В.А. Генетический контроль компонентов глинаина у вида пшеницы *Triticum spelta* L. // Генетика. – 2009. – 46, № 5. – С. 562–565.
18. Брежнева Т.А., Уелниек В.П. Генетическое разнообразие европейской спельты // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира : Сб. статей III Всерос. науч.-практ. конф. – Волгоград, 2010. – С. 317–320.
19. Карпова Т.А. Генетическое разнообразие вида пшеницы *Triticum spelta* L. по аллелям глинаинкодирующих локусов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2012. – 24 с.
20. Caballero L., Martín L.M., Alvarez J.B. Allelic variation of the HMW glutenin subunits in Spanish accessions of spelt wheat // Theor. Appl. Genet. – 2001. – 103. – P. 124–128.
21. An X., Li Q., Yan Y. et al. Genetic diversity of European spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em Thell.) revealed by glutenin subunit variations at the *Glu-1* and *Glu-3* loci // Euphytica. – 2005. – 146. – P. 193–201.
22. Yan Y., Hsam S.L.K., Yu J.Z. et al. HMW and LMW glutenin alleles among tetraploid and hexaploid European spelt wheat (*Triticum spelta* L.) progenitors // Theor. Appl. Genet. – 2003. – 107. – P. 1321–1330.
23. Хуниас І.Н., Козуб Н.А., Созинов І.А. Analysis of Hellenic durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) germplasm using gliadin and high-molecular-weight glutenin subunit loci // Cereal Res. Commun. – 2011. – 39, № 3. – P. 415–425.
24. Козуб Н.А., Созинов І.А., Собко Т.А. et al. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine // Cytology and Genetics. – 2009. – 43, № 1. – P. 55–62.

25. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. — 1970. — 227, № 5259. — P. 680–685.
26. Payne P., Lawrence G. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat // Cereal Res. Commun. — 1983. — 11, № 1. — P. 29–34.
27. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. 2. Catalogue of gliadin alleles in common wheat // J. Genet. Breed. — 1991. — 45. — P. 325–344.
28. Копушь М.М. О естественной геногеографии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы // Селекция и семеноводство. — 1994. — № 5. — С. 9–14.
29. Календарь П.Н. Компьютерная программа для построения эволюционных деревьев на основе электрофоретических ДНК и белков // Молекулярно-генетические маркеры и селекция растений : Тез. докл. I Международ. конф. — К.: Аграр. наука, 1994. — С. 25–26.
30. Metakovsky E.V., Chernakov V.M., Upelnik V.P. et al. Recombination mapping of minor ω -gliadin coding loci on chromosome 1A of common wheat : A revision // J. Genet. Breed. — 1996. — 50. — P. 277–286.
31. Metakovsky E.V., Branlard G., Graybosch R.A. et al. The gluten composition of wheat varieties and genotypes. 1. Gliadin composition table // 2010. — AACCI Web Site (www.aaccnet.org).
32. Metakovsky E.V., Gomez M., Vazquez J.F., Carrillo J.M. High genetic diversity of Spanish common wheats as judged from gliadin alleles // Plant Breed. — 2000. — 119. — P. 37–42.
33. Metakovsky E.V., Branlard G. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles // Theor. Appl. Genet. — 1998. — 96. — P. 209–218.
34. Metakovsky E.V., Knežević D., Javornik B. Gliadin allele composition of Yugoslav winter wheat cultivars // Euphytica. — 1991. — 54. — P. 285–295.
35. Novoselskaya-Dravovich A.Yu., Fisenko A.V., Yankovskiy N.K. et al. 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 // Genet. Res. Crop Evol. — 2011. — 58. — P. 533–543.
36. Kudryavtsev A.M., Goggini G., Benedettelli S., Illichevskii N.N. Gliadin polymorphism and genetic diversity of modern Italian durum wheat // J. Genet. Breed. — 1996. — 50. — С. 239–248.
37. Кудрявцев А.М. Создание системы генетических маркеров твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) и ее применение в научных исследованиях и практических разработках : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2007. — 47 с.
38. Aguiriano E., Ruiz M., Fitù R., Carrillo J.M. Analysis of genetic variability in a sample of the durum wheat (*T. durum* Desf.) Spanish collection based on gliadin markers // Genet. Res. Crop Evol. — 2006. — 53. — P. 1543–1552.
39. Aguiriano E., Ruiz M., Fite R., Carrillo J.M. Genetic variation for glutenin and gliadins associated with quality in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum*) landraces from Spain // Span. J. Agric. Res. — 2008. — 6, № 4. — P. 599–609.
40. Von Büren M., Lüthy J., Hübner P. A spelt-specific γ -gliadin gene: discovery and detection // Theor. Appl. Genet. — 2000. — 100. — P. 271–279.
41. Mayer F., Haase I., Graubner A. et al. Use of polymorphisms in the γ -gliadin gene of spelt and wheat as a tool for authenticity control // J. Agric. Food Chem. — 2012. — 60. — P. 1350–1357.
42. Xu L.-L., Li W., Wei Y.-M., Zheng Y.-L. Genetic diversity of HMW glutenin subunits in diploid, tetraploid and hexaploid *Triticum* species // Genet. Res. Crop Evol. — 2009. — 56. — P. 377–391.
43. Caballero L., Martín L.M., Alvarez J.B. Intra- and interpopulational diversity for HMW glutenin subunits in Spanish spelt wheat // Genet. Res. Crop Evol. — 2004. — 51. — P. 175–181.
44. Caballero L., Martín L.M., Alvarez J.B. Genetic diversity in Spanish populations of *Triticum spelta* L. (*escanda*): example of an endangered genetic resource // Genet. Res. Crop Evol. — 2008. — 55. — P. 675–682.
45. Payne P.I., Holt L.M., Jackson E.A., Law C.N. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding // Phil. Trans. Royal Soc. (London) Ser. B. — 1984. — 304. — P. 359–371.
46. Starovičová M., Gálová Z., Knoblochová H. Identification of glutenin markers in cultivars of three wheat species // Czech. J. Plant Breed. — 2003. — 39, № 2. — P. 51–57.

Поступила 15.07.13