

УДК 575.113.2:577.112.82

## **НОВА ГЕНЕТИЧНА ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ ДЛЯ ПОЛІПШЕННЯ ЯКОСТІ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

О.І. РИБАЛКА<sup>1,2</sup>, В.В. МОРГУН<sup>2</sup>, Б.В. МОРГУН<sup>2,3\*</sup>,  
С.С. ПОЛІЩУК<sup>1</sup>, М.В. ЧЕРВОНІС<sup>1</sup>, В.М. СОКОЛОВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення Національної академії аграрних наук України 65036 Одеса, Овідіопольська дорога, 3

<sup>2</sup> Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України 03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

<sup>3</sup> Інститут клітинної біології та генетичної інженерії Національної академії наук України 03143 Київ, вул. Академіка Заболотного, 148

\*E-mail: molgen@icbge.org.ua

*В статті охарактеризовані нові генетичні варіанти Gli-/Glu-локусів, що кодують біосинтез клейковинних білків, за їх впливом на базові показники хлібопекарської якості борошна пшениці, які використовуються у програмах селекції сортів високої хлібопекарської якості. Застосовані методи отримання селекційного матеріалу пшениці шляхом віддалених схрещувань, ідентифіковано нові алелі Gli-/Glu-локусів методом A-PAGE, mini-SDS-PAGE, ПЛР-тесту, SDS-30K седиментації, визначено показники еластичності тіста на альвеографі Шорпін. Досліджено вплив нових інтрогресій Gli-D1ts, Gli-D1cyl та Gli-B1null алеля, гена Gpc-B1 від дикорослого емера T. dicoccoides, екстра-експресій Glu-A1x2\* і Glu-D1x5 та делеції Glu-D1x5-null на базові селекційні ознаки якості пшениці, значення W «сили» борошна, та індекс еластичності тіста Ie%. Показано позитивний вплив на базові селекційні характеристики хлібопекарської якості борошна заміщення житнього локусу Sec-1 на пшеничний кластер Gli-B1/Glu-B3 у короткому плечі модифікованої хромосомно-інженерної центричної житньо-пшеничної транслокації 1RSm.1BL та 1RSm.1BLal. Екстра-експресія та делеція субдиниці HMW-GS Glu-D1x5, вказують на роль цієї субдиниці, як критичної детермінанти хлібопекарської якості борошна пшениці. Модифіковану житньо-пшеничну транслокацію 1RSm.1BL (1RSm.1BLal) з елімінованим локусом Sec-1 доцільно використовувати в селекції пшениці на якість і стійкість до листових захворювань. Нові генетичні фактори позитивного впливу*

*на характеристики якості борошна рекомендовано для використання у селекційних програмах при створенні сортів пшениці з високою хлібопекарською якістю.*

**Ключові слова:** пшениця, селекція, хлібопекарська якість, Gli-/Glu-локуси, екстра-експресія, Glu-A1x2\*, інтрогресія Gli-D1ts, Gli-D1cyl, делеція Gli-B1null, Glu-D1x5null, Gpc-B1, транслокація 1RSm.1BL.

**Вступ.** Для успішної селекції сортів пшениці на високу хлібопекарську якість важливо користуватися інформацією як щодо значення і впливу окремих критично важливих реологічних характеристик тіста на кінцевий продукт із зерна, так і про вклад певних алелів Gli-/Glu-локусів, що кодують біосинтез білків клейковини, у формування технологічних особливостей якісного борошна. Лише такий алгоритм у роботі селекціонера забезпечує керованість і прогнозованість селекції пшениці на високу хлібопекарську якість.

Особливо важливими для селекціонера є свідчення про вклад у цільовий тип якості борошна пшениці для кінцевого продукту (різні сорти хліба, здоба, бісквіти, піца, круасани, тощо) індивідуальних алелів Gli-/Glu-локусів, які контролюють біосинтез клейковинних протеїнів, і роль яких у детермінації реології тіста є визначальною (Shewry, Halford, 2002; Shewry, 2019). Відповідно, підвищення генетичної варіабельності Gli-/Glu-локусів, та врахування ефектів інших генетичних факторів впливу на

якість, додає селекціонеру ширші можливості маніпуляції генетикою ознак якості зерна і борошна, та створює підґрунтя для прогнозування успіху в селекції нових сортів пшениці з високою хлібопекарською якістю (Delorean et al, 2021).

Серед наявних у селекціонера засобів розширення агрономічно цінної генетичної варіабельності культурної пшениці, в тому числі й ознак якості зерна, є віддалена гібридизація культури, особливо з генетично близькими дикорослими видами, такими як ботанічні роди егілопсів (*Aegilops*) і дикорослої пшениці. Проміж відомих видів егілопсів і дикорослої пшениці найбільшу потенційну цінність, щодо ресурсу поліпшення якості зерна, становлять егілопси-донори ключового для культурної пшениці геному D, такі як диплоїд *Ae. tauschii* (DD,  $2n = 2x = 14$ ), аллотетраплоїд *Ae. cylindrica* (CCDD,  $2n = 4x = 28$ ) та джерело геномів A і B дикоросла пшениця емер *T. dicoccoides* (AABB,  $2n = 4x = 28$ ) (Wang et al, 2012; Kumar et al, 2019; Kaznina et al, 2021).

Зазначені вище дикорослі егілопси-донори генетичного ресурсу поліпшення якості культурної пшениці ми активно і досить успішно використовуємо у своїх селекційно орієнтованих генетичних дослідженнях (Rybalka, 2008; Morgun et al, 2021).

Новий ген *Gpc-B1*, інтрогресований в генотип культурної пшениці від дикорослого емера *T. dicoccoides*, контролює ознаку фізіологічного старіння рослин пшениці (*senescence*) і здатний, завдяки керованого ним процесу ремобілізації азоту із вегетативних органів рослини в зерно, суттєво (1,5–2,0 %) підвищити вміст протеїну в зерні культури без помітного зниження урожаю зерна. Завдяки цьому ген *Gpc-B1* впродовж кількох останніх років активно використовується у світовій селекції пшениці на якість зерна (Tabbitta et al, 2017).

У цій роботі представлені результати дослідження впливу нових екзотичних алелів *Gli-D1ts*, *Gli-D1cyl*, делецій *Gli-B1null* і *Glu-D1x5null* та гена *Gpc-B1* інтрогресивного походження, заміщення житнього локусу *Sec-1* на пшеничний кластер *Gli-B1(Glu-B3)* у короткому плечі хромосомно-інженерної житньо-пшеничної транслокації *1RSm.1BL*, а також штучно індукованої екстра-експресії біо-

синтезу субодиниць високомолекулярних глютенінів *Glu-A1x2\** і *Glu-D1x5* на основні характеристики хлібопекарської якості зерна і борошна, що використовуються при оцінці селекційного матеріалу на хлібопекарську якість у програмах створення нових сортів пшениці.

**Матеріал і методи.** У якості дослідного матеріалу вивчали генетично стабільні лінії озимої пшениці ( $>F_7$ ), похідні від схрещування базового сорту озимої пшениці Куяльник) з цільовими ознаками та задовільними агрономічними характеристиками (урожай, виповненість зерна, габітус рослин і стійкість до листових фіто захворювань) на рівні, або близько до рівня базового сорту. Лінії були отримані цілеспрямованими доборами у популяціях від схрещувань базового сорту Куяльник (оригінатор СГІ-НЦНС НААН України) з:

1) гексаплоїдний амфіплоїд-синтетик ES6 (від СІММУТ) з геномною формулою AABBDD ( $2n = 6x = 42$ , де геном D від *Ae. tauschii*, геноми AB від *T. dicoccoides*). Цільова ознака – алель *Gli-D1ts*. Генотипи з цільовою ознакою дібрані з популяції ( $F > 7$ ), отриманої після двох перерваних бекросів гібридного матеріалу (Куяльник  $\times$  ES6) на сорт ( $\varnothing$ ) Куяльник у якості материнського компоненту.

2) місцевий (район Одеси) ендемічний дикорослий егілопс *Ae. cylindrica* з геномною формулою CCDD, ( $2n = 4x = 28$ ). Цільові ознаки – інтрогресія *Gli-D1cyl*, делеції *Gli-B1null* і *Glu-D1x5null*. Генотипи з цільовою ознакою дібрані з популяції ( $F > 7$ ), отриманої після першого бекросу практично на 95 % стерильних рослин  $F_1$  ( $\varnothing$ ) Куяльник  $\times$  *Ae. cylindrica* на сорт ( $\sigma$ ) Куяльник, двох наступних перерваних бекросів на сорт ( $\varnothing$ ) Куяльник у якості материнського компоненту і доборів за цільовою ознакою у популяції ( $F > 7$ ).

3) лінія MA1 з хромосомно-інженерною конструкцією 1RSm.1BL у формі ярої пшениці сорту Pavon (від Prof. A. Lukaszewski, UCR, Riverside, California, USA), що містить цитогенетично модифіковану центричну житньо-пшеничну транслокацію 1RSm.1BL, у якій житній локус *Sec-1* у короткому плечі 1RS житньої хромосоми заміщений на пшеничний генний кластер *Gli-B1/Glu-B3* (Lukaszewski, 2000). Цільова ознака – генний кластер *Gli-B1/Glu-B3* у короткому плечі 1RSm, також у варіанті ком-

бінування з алелем *Glu-B1a1* у довгому плечі 1BL цієї транслокації.

Лінія 1RSm(*Gli-B1/Glu-B3*).1BL(*Glu-B1a1*) була отримана нами у спеціальному досліді за участі у схрещуваннях сорту Куяльник (донор *Glu-B1a1*), вихідної лінії MA1 (джерело *Gli-B1/Glu-B3*) та проміжної дітелосомної лінії dt1BL сорту Равон з метою виключення при схрещуваннях імовірності рекомбінації у модифікованому плечі 1RSm, що включає дві інсерції хроматину хромосоми 1BS пшениці: активну *Gli-B1/Glu-B3*, і неактивну, що не експресується (Rybalka OI et al, 2011).

4) лінія хроосомно-заміщена (6Bta)6Btd на генетичній основі ярої гексаплоїдної пшениці Lassik, у якої хромосома 6Bta культурної пшениці заміщена на хромосому 6Btd від *T. dicocoides*, що містить ген *Gpc-B1* (від Prof. J. Dubcowski, UCD, Davis, California, U.S.A.) (Brevis et al, 2010). Цільова ознака – ген *Gpc-B1*. Генотипи з цільовою ознакою дібрані у популяції ( $F > 7$ ) від самозапилення гібриду  $F_1$  (♀) Куяльник × лінія (6Bta)6Btd.

5) лінії зі штучно індукованою екстра-експресією біосинтезу (потроєні копії цільових генів) субодиниць високомолекулярних глютенінів *Glu-A1x2\** і *Glu-D1x5* на генетичній основі сорту ярої пшениці Bobwhite (від Prof. Ann Blechl, USDA-ARS, WRRRC, Albany, California, USA) (Blechl, Huw, 2009). Цільові ознаки – екстра-експресія HMW-GS *Glu-A1x2\** та *Glu-D1x5*. Генотипи з цільовими ознаками дібрані у популяціях ( $F > 7$ ) від самозапилення гібридів  $F_1$  (♀) Куяльник × лінія з екстра-експресією *Glu-A1x2\** та  $F_1$  (♀) Куяльник × лінія з екстра-експресією *Glu-D1x5*.

Дослідний матеріал (урожай 2019 р.) висіяний на полі СГІ-НЦНС НААН України (Одеса) по типу контрольного селекційного розсадника ділянками суцільного посіву площею 6 м<sup>2</sup> у двох повтореннях. У дослідному матеріалі (весь озимого типу розвитку) визначали базові ознаки хлібопекарської і борошномельної якості, які використовуються у селекційних програмах при оцінці селекційного матеріалу пшениці на якість: вміст у зерні протеїну, SDS-30K седиментація та індекси альвеограми тіста, електрофоретичний аналіз клейковинних білків зерна, твердість зерна.

Технологічна оцінка дослідного матеріалу пшениці здійснювалася у відповідності з методичними рекомендаціями ВАСГНІЛ, прийнятими як стандартні лабораторні процедури у відділі генетичних основ селекції СГІ-НЦНС НААН України (Rybalka OI et al, 2021).

Твердість зерна та вміст у зерні протеїну (на абсолютно суху речовину) визначали за допомогою інфра-червоного аналізатора Inframatic 8611 (Perten, Sweden). Оцінку виповненості зерна за 5-бальною шкалою виконував одноосібно кваліфікований співробітник.

Індекси SDS-30K (у кислому середовищі) седиментації борошна визначали з використанням протоколу розробленої нами 2-етапної лабораторної процедури (декларацийний патент № 17023) на напівавтоматичному, з керуваннями мікропроцесором 5-ма циклами ротації блок-пакету із 16 дослідними зразками. Прилад власного дизайну, виготовлений в СГІ-НЦНС НААН України (інж. Покоєвий Г.) (патент на корисну модель № 65644) (Rybalka OI, Pokoievoi HV, 2011).

Електрофоретичний аналіз білків зерна виконували із застосуванням стандартних методичних протоколів A-PAGE та mini-SDS-PAGE, розроблених у відділі генетичних основ селекції СГІ-НЦНС НААН України (Rybalka et al, 2021).

Детекцію гена *Gpc-B1* виконували за допомогою ПЛР-аналізу згідно з протоколом (Uauy et al, 2006).

Враховуючи вимоги до генетичної чистоти досліджень, весь, представлений у роботі матеріал, отриманий від схрещувань з одним лише базовим генотипом – лінією сорту озимої пшениці Куяльник. Генетична чистота (гомогенність) базового генотипу (лінії) гарантована його походженням від лише одного дібраного колосу, що морфологічно і генетично (за формулою алелів *Gli/Glu* локусів) відповідає характеристикам сорту Куяльник. Така схема дослідів гарантує генетичну чистоту експерименту, мінімізує, або виключає можливі помилки генетичних досліджень, які з високою імовірністю можуть бути зумовлені внутрішньо сортовою гетерогенністю більшості українських сортів, та спрощує генетичну інтерпретацію результатів дослідження. Разом з тим,

при віддалених схрещуваннях, в результаті яких отримана частина досліджуваного нами матеріалу, має місце стерильність і відкрите цвітіння, які можуть сприяти неконтрольованому переапиленню, та впливати на загальний генетичний фон, на якому досліджується цільова ознака, але не на саму цільову ознаку, яка чітко контролюється у поколіннях.

З кожної окремої популяції одної комбінації схрещування за методом *pedigree breeding* були дібрані генотипи з вищезгаданими цільовими ознаками, і без них, розмножені та взяті для дослідження приблизно у рівному кількісному співвідношенні.

**Результати дослідження.** На рис. 1 подано електрофореграми 1-мірного електрофорезу клейковинних білків зерна гліадинів генотипів пшениці з цільовими інтрогресованими від дикорослих донорів у культурну пшеницю алелями *Gli-D1ts* та *Gli-D1cyl*. Білки, що кодує кожний із цих алелів мають повільну електрофоретичну рухомість і розміщені головно у зоні  $\omega$ -гліадинів, та по одному компоненту у зоні  $\gamma$ -гліадинів.

За наявними у нас даними скринінгу сортів пшениці за електрофоретичним складом гліадинів жоден сорт пшениці української селекції не містить цих алелів, а тому цікаво визначити як ці оригінальні алелі пов'язані з характеристиками хлібопекарської якості, що є базовими при оцінці селекційного матеріалу.

У табл. 1 наведені усереднені дані оцінки характеристик хлібопекарської якості генотипів з інтрогресованими алелями *Gli-D1ts* та *Gli-D1cyl* і генотипів цих же популяцій без інтрогресій. Обидві групи генотипів з інтрогресованими алелями *Gli-D1ts* та *Gli-D1cyl* мали достовірно вищі усереднені показники за трьома характеристиками хлібопекарської якості у порівнянні з генотипами без цих алелів.

Егілопс *Ae. cylindrica* взагалі є досить цікавим об'єктом для генетичних досліджень оскільки його геном С містить хромосому 2C<sup>c</sup> з гаметоцидними властивостями, яка здатна індукувати структурні хромосомні аберації, делеції і транслокації (Corpete-Parada et al, 2021). Серед дослідженого нами матеріалу від схрещування сорту Куяльник з егілопсом *Ae. cylindrica* нами виділені дві різні делеції, які детектуються білковими маркерами *Gli-B1null* та

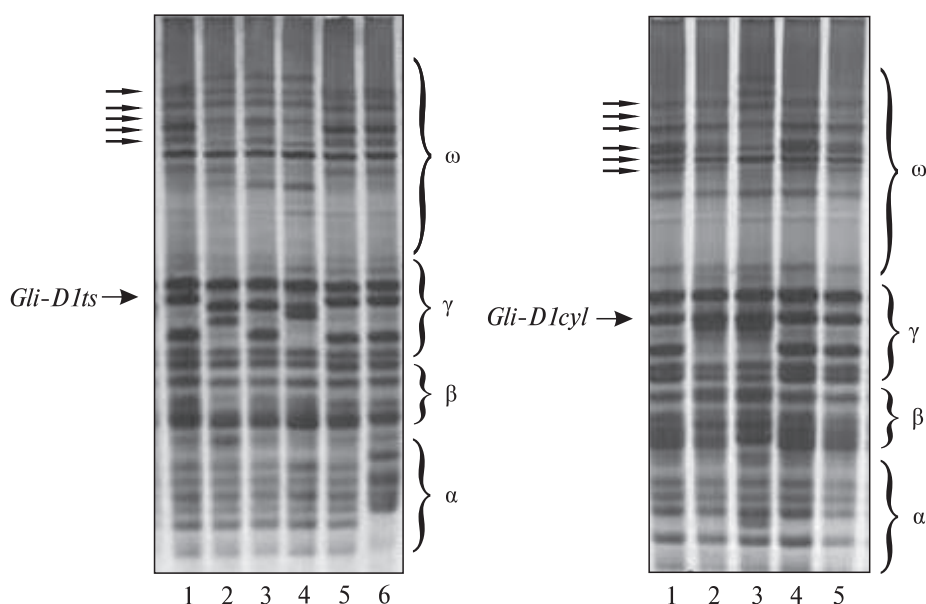
*Glu-D1x5null+y10* (рис. 2 і 3). Перший характеризується відсутністю двох білкових компонентів *Gli-B1(15)*, характерних для батьківської лінії сорту Куяльник, а другий взагалі унікальний: з двох субодиниць високомолекулярних глютенінів алеля *Glu-D1x5+y10* відсутня лише одна субодиниця *Glu-D1x5*, а субодиниця *Glu-D1y10* присутня (рис. 3). Наявність таких делецій дає можливість оцінити вклад кожної з них, а саме виявити роль відсутніх конкретних білків за їх впливом на хлібопекарські характеристики борошна пшениці.

У табл. 1 наведені усереднені дані оцінки характеристик хлібопекарської якості ліній пшениці, що містять алель *Glu-D1x5+y10* сорту Куяльник та алель *Glu-D1x5null+y10*. Як видно з даних таблиці, відсутність субодиниці *Glu-D1x5* достовірно знижує вміст протеїну в зерні, майже не впливає на рівень твердості зерна, однак різко, майже вдвічі по відношенню до норми *Glu-D1x5+y10*, знижує значення SDS-30K седиментації. Також у табл. 1 наведені усереднені характеристики хлібопекарської якості ліній пшениці з делецією локусу *Gli-B1null* та генотипів з алелем *Gli-B1(15)*. Делеція *Gli-B1null* приводила до підвищення SDS-30K седиментації залишаючи без змін вміст протеїну в зерні і твердість зерна.

У цих особливих випадках *Gli/Glu* делецій важливо було оцінити зв'язок ізольованих делецій не лише з вмістом протеїну, твердістю зерна і седиментацією, а виявити також більш важливі ефекти відсутності даних білків на характеристики реології тіста визначені на приладі альвеограф.

Результати цих досліджень представлені рис. 4, на якому подані альвеограми усереднені із 10 тестів борошна генотипів з делеціями *Gli-B1null* та *Glu-D1x5null*. Характерною особливістю всіх досліджених альвеограм борошна генотипів з делецією *Gli-B1null* є те, що при досить високій «силі» борошна на середньому рівні  $W = 317$  о.а., альвеограми цих генотипів відрізнялися дуже високим індексом еластичності тіста  $Ie$  на рівні 70 %, при значенні цього індексу у сорту Куяльник також на досить високому рівні у межах 56–60 %.

В той же час як делеція одної лише субодиниці *Glu-D1x5* високомолекулярних глютенінів приводила до не просто зниження, а до



**Рис. 1.** Електрофореграми (А-PAGE) клейковинних білків гліадинів селекційних ліній пшениці з інтрогресією алелів *Gli-D1ts* (зліва доріжки: 1, 5, 6 – лінії з інтрогресією); та *Gli-D1cyl* (справа доріжки 1, 2, 4, 5 – лінії з інтрогресією)

катастрофічного падіння реологічних характеристик тіста у генотипів з делецією порівняно із оцінкою борошна сорту Куяльник: «сила» борошна упала в середньому до  $W = 75$  о.а., а індекс еластичності тіста  $Ie$  до 31 %.

У зв'язку результатами оцінки впливу *Gli/Glu*-делецій на характеристики хлібопекарської якості борошна пшениці для нас важливо було порівняти варіант впливу делеції *Glu-D1x5* з варіантом екстра-експресії цієї ж субодиниці у генотипів, дібраних від схрещування сорту Куяльник з оригінальною лінією сорту Bobwhite, у якої шляхом ко-трансформації число генних копій для субодиниці *Glu-D1x5*, у порівнянні з оригінальним варіантом, збільшено щонайменше втричі (Blechl, William, 2013). Паралельно ми дослідили також ефект екстра-експресії субодиниці високомолекулярних глютенінів *Glu-A1x2\**, яка була індукована на базі того ж сорту Bobwhite і тим же методом.

У процесі роботи з популяціями від схрещування сорту Куяльник з лініями *Glu-D1x5* (3 екстра-копії) та *Glu-A1x2\** (3 екстра-копії) ми вивчали успадкування оригінальних варіантів екстра-експресії субодиниць *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\** у відповідних популяціях (рис. 5). В результаті аналізу успадкування екстра-експе-

сії субодиниць *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\** було встановлено, що у популяціях  $F_3-F_4$  співвідношення генотипів з екстра-експресією до генотипів з експресією «норма» було приблизно однаковим, що може свідчити про відсутність «хаотичного» розщеплення за кількістю ко-трансформованих генних екстра-копій для обох субодиниць. Важливо наголосити, що екстра-експресія субодиниць *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\** має наслідком також суттєве посилення інтенсивності прояву на електрофореграмі mini-SDS-PAGE мінорних субодиниць, які за стандартних умов експресії цих субодиниць, є такими що практично не візуалізуються. На рис. 5 додаткова субодиниця для *Glu-D1x5-екстра* позначена паралельною горизонтальною стрілкою. Для субодиниці *Glu-A1x2\*-екстра* також ідентифікована у позиції над субодиницею *Glu-B1x7* додаткова субодиниця, яка також на електрофореграмі стандартної електрофореграми  $2^* - 7 + 9 - 5 + 10$  є мінорною і практично непомітною.

Дібрані генотипи у популяціях ( $F > 7$ ), починаючи з  $F_{3,4}$ , які можна вважати гомозиготними за екстра-експресією, не відрізнялися за інтенсивністю прояву субодиниць *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\** від оригінальних ліній сорту Bob-

white. Результати дослідження успадкування екстра-експресії дозволяють зробити припущення, що екстра-копії для субодиниць *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\** інтегровані у відповідні базові сайти *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2\**.

Характеристики хлібопекарської якості зерна лійній пшениці з екстра-експресією наведені у табл. 2. Дані таблиці свідчать, що лінії з *Glu-D1x5-екстра* і *Glu-A1x2\*-екстра* мали в середньому достовірно вищий вміст у зерні протеїну у порівнянні із сортом Куяльник, мали

краще, ніж у сорту Куяльник виповнене зерно, і суттєво підвищену ніж у сорту Куяльник твердість зерна, особливо лінії з *Glu-D1x5-екстра*. Разом з тим, лінії з *Glu-A1x2\*-екстра* показали високий рівень седиментації SDS-30К, у середньому на 22 мл вище, ніж у сорту Куяльник. Тоді як лінії з *Glu-D1x5-екстра*, навпаки, в середньому на 17 мл були гіршими за сорт Куяльник.

Рівень «сили» *W* борошна та конфігурація альвеограми у лійній пшениці з *Glu-A1x2\*-*

Таблиця 1. Характеристики хлібопекарської якості зерна генотипів пшениці з варіантами порівняння: *Gli-D1cyl+/Gli-D1cyl-*; *Gli-D1ts+/ Gli-D1ts-*; *Glu-D1x5+y10/ Glu-D1x5null+y10*; *Gli-B1null/ Gli-B1(15)*; *1RS.1BL/1RSm.1BL/1RSm.1BL+al*

| Кількість досліджених ліній | Вміст протеїну, % | Твердість Inframatic 8611 | Седиментація SDS-30К, мл |
|-----------------------------|-------------------|---------------------------|--------------------------|
|                             |                   | <i>Gli-D1cyl +</i>        |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 17      | 14,2              | 38                        | 86                       |
|                             |                   | <i>Gli-D1cyl -</i>        |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 20      | 12,1              | 32                        | 56                       |
| t факт                      | 5,59**            | 3,35**                    | 11,08**                  |
|                             |                   | <i>Gli-D1ts+</i>          |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 19      | 14,4              | 52                        | 85                       |
|                             |                   | <i>Gli-D1ts -</i>         |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 19      | 12,9              | 34                        | 60                       |
| t факт                      | 4,09**            | 5,25**                    | 9,53**                   |
|                             |                   | <i>Glu-D1x5 + y10</i>     |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 15      | 12,9              | 15                        | 79                       |
|                             |                   | <i>Glu-D1x5null + y10</i> |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 15      | 12,1              | 14                        | 37                       |
| t факт                      | 4,08**            | 0,86                      | 12,51**                  |
|                             |                   | <i>Gli-B1null</i>         |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 15      | 12,9              | 15                        | 12,9                     |
|                             |                   | <i>Gli-B1(15)</i>         |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 15      | 12,8              | 14                        | 58                       |
| t факт                      | 0,37              | 0,91                      | 13,74**                  |
|                             |                   | <i>1RS.1BL</i>            |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 14      | 12,7              | 22                        | 32                       |
|                             |                   | <i>1RSm.1BL</i>           |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 16      | 13,4              | 38                        | 55                       |
| t факт                      | 2,61*             | 4,59**                    | 11,04**                  |
|                             |                   | <i>1RSm.1BL + al</i>      |                          |
| Середнє, <i>n</i> = 19      | 14,3              | 50                        | 88                       |
| t факт                      | 6,01**            | 6,95**                    | 30,78**                  |

екстра суттєво не відрізнялися від параметрів еластичності тіста сорту Куяльник. Разом з тим, лінії пшениці з *Glu-D1x5-екстра* мали цілковито аномальну альвеограму з високою пружністю тіста і практично відсутньою розтяжністю тіста, у якої неможливо було визначити індекс еластичності тіста *Ie*%.

У наших селекційних програмах пшениці ми активно використовуємо ген *Gpc-B1*, інтрогресований у геном культури від дикорослого емера *T. dicoccoides*, що пов'язаний з підвищенням вмісту в зерні протеїну за рахунок контрольованого цим геном ремобілізації азоту з надземних вегетативних органів у зерно. В результаті схрещування сорту пшениці Куяльник із хромосомно-заміщеною лінією (6Bta) 6Btd і наступних селекційних доборів ми отримали дві групи ліній пшениці ( $F > 7$ ) з геном *Gpc-B1+* і без нього *Gpc-B1-*, які за урожаєм зерна практично не відрізнялися, або були досить близькими до рівня сорту Куяльник. Результати оцінки показників хлібопекарської якості цих груп ліній подані у табл. 2.

Дані табл. 2 свідчать про досить суттєве (+2,1 %) підвищення вмісту протеїну у зерні ліній з геном *Gpc-B1+* у порівнянні з лініями, у яких ген *Gpc-B1-* відсутній. Особливо помітним був ефект гена *Gpc-B1* на показник седиментації SDS-30K (+21 мл). Подібний сильний ефект гена *Gpc-B1* на показник седиментації ми спостерігали і в попередні роки у процесі дослідження цього матеріалу. За нашими спостереженнями ген *Gpc-B1* мав відносно більш сильний вплив на показник седиментації, аніж на вміст протеїну в зерні. Лінії з геном *Gpc-B1* характеризувалися не значним, але достовірним зниженням (у середньому 3,6 проти 3,2 балів) виповненості зерна у порівнянні з лініями без гена *Gpc-B1*. Хоча, загалом у середньому по досліді 2019 року спостерігалася не висока виповненість зерна внаслідок посушливих умов у період наливу зерна.

На рис. 4 подано типову альвеограму борошна ліній пшениці з геном *Gpc-B1* з параметрами  $W = 374$  о.а.,  $Ie = 60$  %. Незважаючи на високі середні показники «сили» борошна, лінії з геном *Gpc-B1* мали нижчі індекси еластичності тіста у порівнянні з лініями, дефіцитними за локусом *Gli-B1*.

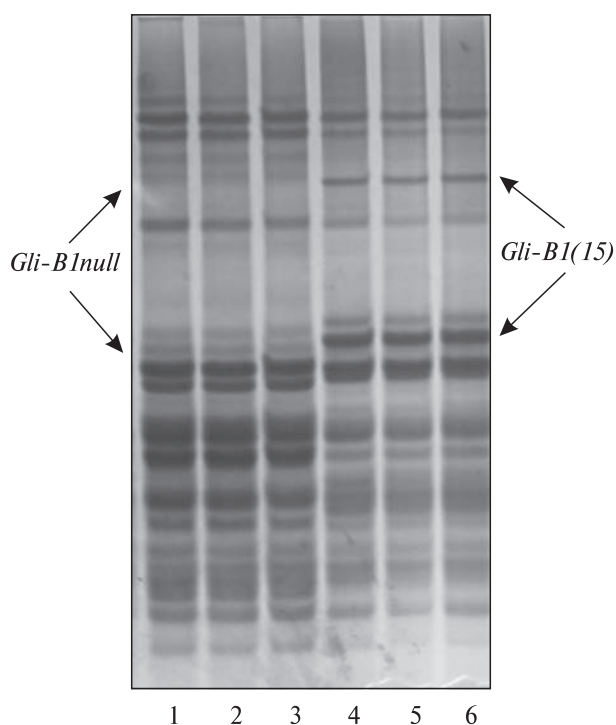


Рис. 2. Електрофореграми (A-PAGE) клейковинних білків гліадинів селекційних ліній пшениці. Доріжки 1, 2, 3 – лінії з делецією локусу *Gli-B1*; 4, 5, 6 – лінії з алелем *Gli-B1(15)*

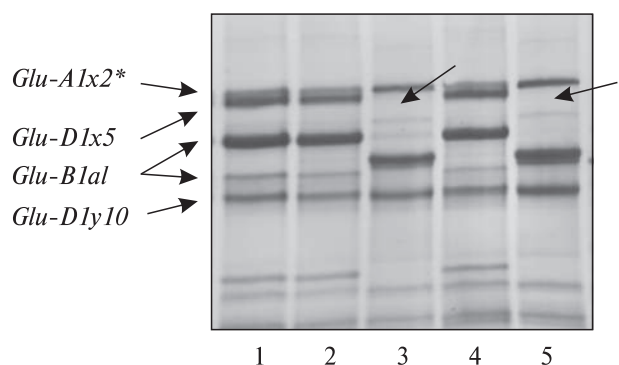


Рис. 3. Електрофореграма (міні-SDS-PAGE) клейковинних білків високомолекулярних глютенінів пшениці. Селекційні лінії 3 і 5 містять інтра-локусну делецію субодиниці *Glu-D1x5null* (позначена стрілками); доріжка 1 – стандарт (2\*+7+8al+5+10)

Ген *Gpc-B1* пов'язаний з фізіологічним старінням рослин пшениці, однак ця ознака має не чітко виражений прояв і тому фактично немає жодних фенотипових морфологічних діагностичних ознак за допомогою яких цей ген

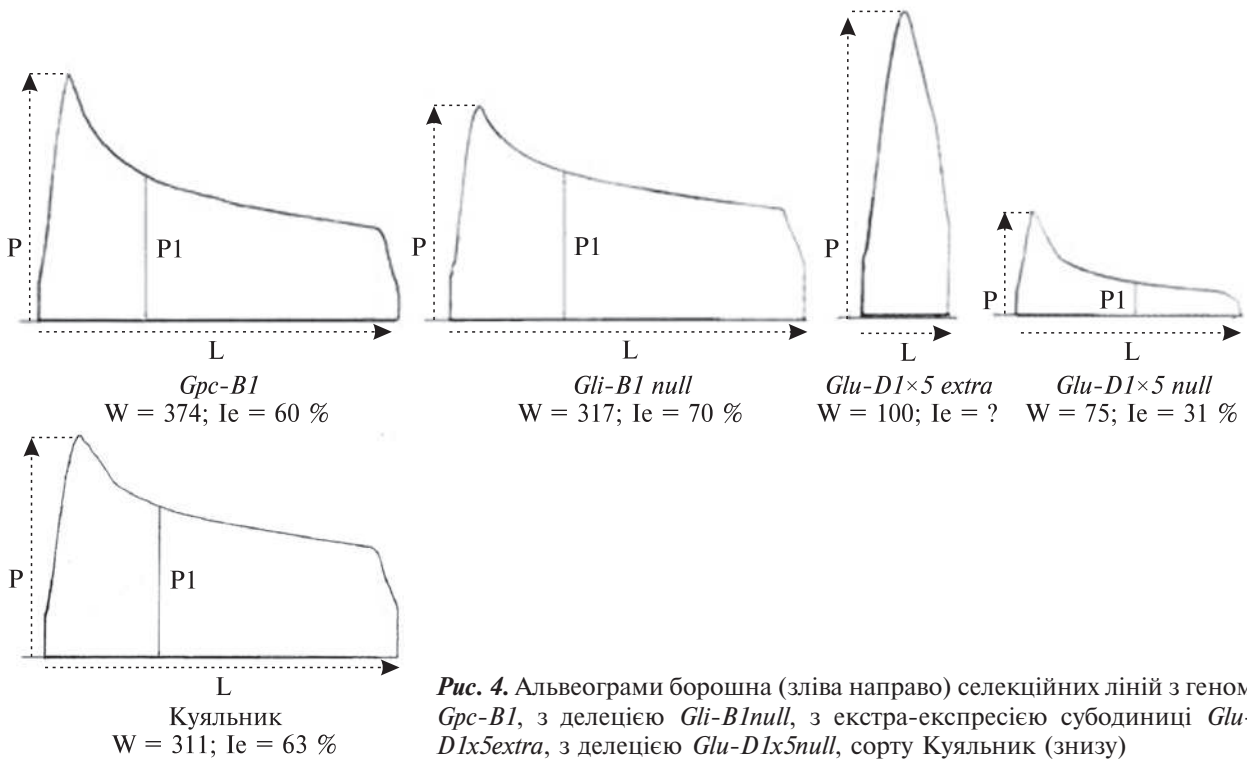


Рис. 4. Альвеограми борошна (зліва направо) селекційних ліній з геном *Gpc-B1*, з делецією *Gli-B1null*, з екстра-експресією субодиниці *Glu-D1x5extra*, з делецією *Glu-D1x5null*, сорту Куюльник (знизу)

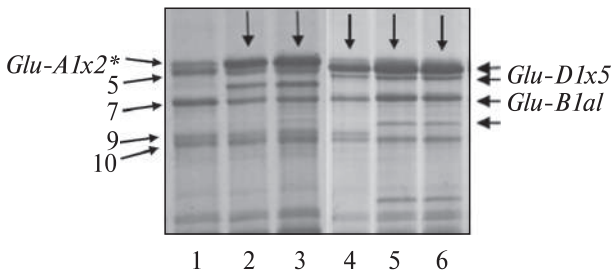


Рис. 5. Електрофореграми (mini-SDS-PAGE) клейковинних білків високомолекулярних глютенінів: доріжка 1 – стандарт (2\* – 7+9 – 5+10); 2, 3 – екстра-експресія субодиниці *Glu-A1x2\**; 4–6 – екстра-експресія субодиниці *Glu-D1x5*; 5, 6 – зразки з екстра-експресією субодиниці *Glu-B1x7* (алель *Glu-B1a1*)

можна було би ідентифікувати у селекційних популяціях. Тому, для ідентифікації і добору генотипів-носіїв гена *Gpc-B1*, починаючи з покоління рослин  $F_2$ , ми здійснювали за допомогою лабораторної процедури ПЛР аналізу зі спеціальними праймерами (Uauy et al, 2006). На рис. 6 подано електрофореграму продуктів ампліфікації ДНК пшениці на виявлення локусу *Gpc-B1* (з праймерами *GpcASA1F*, 1R).

У наших дослідах ми вивчали також характеристики хлібопекарської якості генотипів, що містять три варіанти транслокації 1RS.1BL: вихідна транслокація 1RS.1BL, хромосомно-інженерна модифікація цієї транслокації 1RSm.1BL та комбінація 1RSm.1BL з алелем *Glu-B1a1* (спонтанна дуплікація) у довгому плечі 1BL, отримана нами за спеціальною схемою схрещувань (Rybalka et al, 2011).

Результати дослідження представлені у табл. 1. Особливістю генотипів з транслокацією 1RS.1BL є дуже низький усереднений рівень седиментації SDS-30K (32 мл) незважаючи на відносно високий рівень вмісту у зерні протеїну (12,7 %). Генотипи з транслокацією 1RS.1BL, практично без виключень, мають низькі реологічні характеристики тіста і низький об'єм хліба. Із заміною житнього локусу *Sec1* на пшеничний генний кластер *Gli-B1(Glu-B3)* у конструкції 1RSm.1BL як вміст протеїну в зерні, рівень седиментації борошна і об'єм хліба у генотипів з цією конструкцією стають достовірно вищими (табл. 1, рис. 7). А комбінування конструкції 1RSm.1BL з алелем *Glu-B1a1* приводить до суттєвого зростання усіх



трьох досліджуваних характеристик хлібопекарської якості, включно із вмістом у зерні протеїну і твердістю зерна.

Таким чином, нами вперше у комплексі досліджено серію доволі різних генетичних факторів за їх впливом на основні характеристики хлібопекарської якості зерна пшениці, які системно використовуються при первинній оцінці селекційного матеріалу у програмах селекції сортів пшениці з високою хлібопекарською якістю.

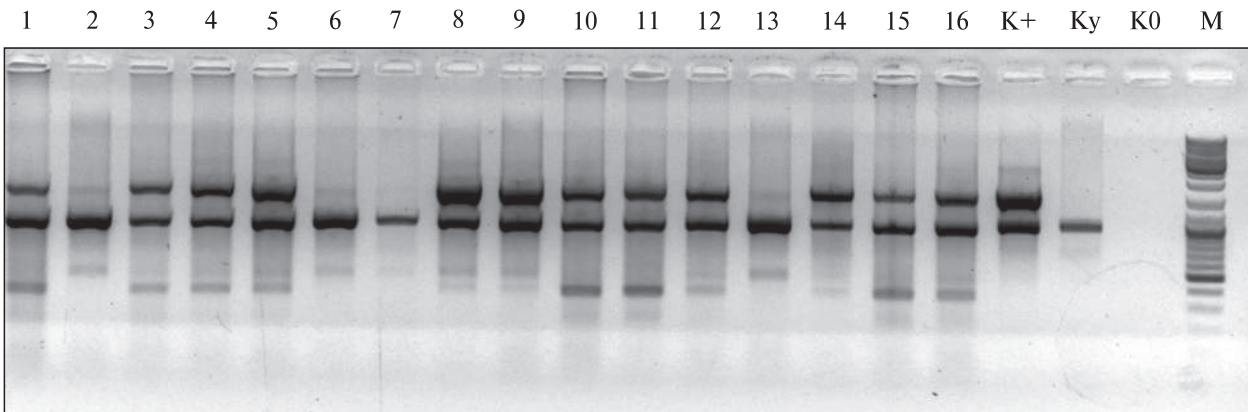
Із п'яти позицій, перелічених у розділі «Матеріал і методи», чотири стосуються селекційного матеріалу, отриманого від віддалених схрещувань, в результаті яких у сорт Куяльник від двох генетично близьких до пшениці дикорослих егілопсів (*Gli-D1ts*, *Gli-D1cyl*, делеції *Gli-B1null* і *Glu-D1x5null*), дикорослої пшениці *T. dicoccoides* (*Gpc-B1*) та жита (*Sec-1*) інтродюковано кілька оригінальних цільових ознак як з позитивним, так і негативним впливом на базові характеристики якості зерна селекційного матеріалу пшениці. Крім того, розглянута можливість елімінації негативного щодо якості генетичного фактору від жита, та заміни його на пшеничні детермінанти хлібопекарської якості (*Gli-B1/Glu-B3*) та (*Glu-B1a*) з позитивним впливом на цю ознаку.

Егілопси, як генетично близькі, так і далекі від культури пшениці види, широко використовуються у селекційні практики для поліпшення культури (крім стійкості до фітозахворювань) за цілим комплексом ознак таких як хлібопекарська якість, технологічні ознаки, важливі при переробці зерна, так і ознаки харчової (біологічної) цінності зерна (Kumar et al, 2019). Серед розмаїття *Ae. tauschii*, наприклад, ідентифіковано більше 40 алельних варіантів високомолекулярних глютенінів (Wang et al, 2012), більше 13 варіантів низькомолекулярних глютенінів (Cao et al, 2018), та кілька десятків гліадинів (Hassani et al, 2009). Незважаючи на широкий генетичний поліморфізм *Gli/Glu* алелів у видів егілопсів з D геномом, домінуюча частка алелів серед досліджених, не описані як такі, що позитивно пов'язані з хлібопекарськими характеристиками пшениці (Kumar et al, 2019). Тому нові екзотичні алельні варіанти генів дикорослих видів, що кодують біосинтез клейковинних білків, і мають позитивний ефект на хлібопекарські характеристики борошна, представляють особливий інтерес для досліджень і впровадження їх у селекційні програми (Rakszegi et al, 2020).

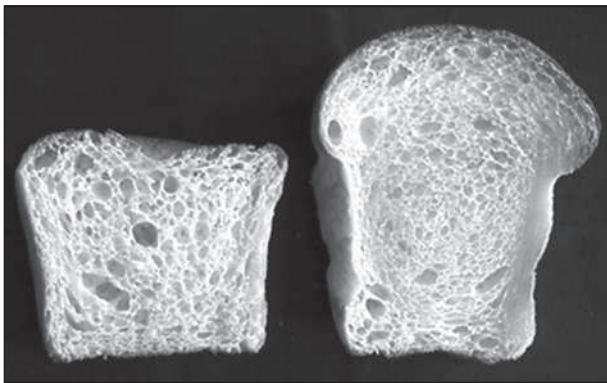
Алелі *Gli-D1ts* і *Gli-D1cyl* кодують біосинтез мономерних клейковинних білків гліадинів,

Таблиця 2. Характеристики хлібопекарської якості зерна генотипів пшениці з варіантами порівняння: Куяльник/*Glu-D1x5-екстра/Glu-A1x2\*-екстра; Gpc-B1+/Gpc-B1-*

| Кількість досліджених ліній | Виповненість зерна, бал | Вміст протеїну, % | Твердість Inframatic 8611 | Седиментація SDS-30K, мл |
|-----------------------------|-------------------------|-------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Куяльник</i>             |                         |                   |                           |                          |
| Середнє, n = 15             | 3,9                     | 10,7              | 32                        | 70                       |
| <i>Glu-D1x5 екстра</i>      |                         |                   |                           |                          |
| Середнє, n = 12             | 4,1                     | 11,7              | 58                        | 53                       |
| t факт                      | 3,08**                  | 3,28**            | 11,28**                   | 5,76**                   |
| <i>Glu-A1x2* екстра</i>     |                         |                   |                           |                          |
| Середнє, n = 12             | 4,1                     | 13,0              | 48                        | 92                       |
| t факт                      | 2,30*                   | 6,67**            | 5,97**                    | 7,28**                   |
| <i>Gpc-B1+</i>              |                         |                   |                           |                          |
| Середнє, n = 16             | 3,2                     | 13,3              | 20                        | 91                       |
| <i>Gpc-B1-</i>              |                         |                   |                           |                          |
| Середнє, n = 20             | 3,6                     | 11,2              | 21                        | 70                       |
| t факт                      | 2,96**                  | 8,17**            | 0,09                      | 8,56**                   |



**Рис. 6.** Електрофореграма продуктів ампліфікації ДНК пшениці на виявлення локусу *Gpc-B1* (праймери *GpcASA1F*, *1R*); зразки *Gpc-B1*<sup>+</sup> (доріжки 1, 3–5, 8–12, 14–16); K<sup>+</sup> – лінія пшениці (6Bta)6Btd; Ky – контрольний зразок пшениці сорту Куяльник; K0 – негативний контроль без додавання ДНК; M – маркер молекулярної маси GeneRuler™ DNA Ladder Mix



1RS.1BL

1RSm.1BL

**Рис. 7.** Хлібці з борошна селекційної лінії з оригінальною житньо-пшеничною транслокацією 1RS.1BL (житний локус *Sec-1* у плечі 1RS) і селекційної лінії з модифікованою 1RSm.1BL транслокацією (локус *Sec-1* заміщений на пшеничний генний кластер *Gli-B1*(*Glu-B3*))

роль яких у детермінації ознак хлібопекарської якості суттєво менш значима у порівнянні з глютенінами. Тому алелі локусу *Gli-D1* у нашому випадку більш імовірно є маркерами відповідних алелів локусу *Glu-D3* (кодує низькомолекулярні глютеніни) (Shewry, Halford, 2002; Li et al, 2021), які власне і спричиняють позитивний ефект, або ж не мають помітного впливу на характеристики хлібопекарської якості (Anjum et al, 2007; Dreisigacker et al, 2020). Алелі *Gli-D1ts* і *Gli-D1cyl* включені у

нашу селекційну програму СГІ-НЦНС НААН України і будуть більш детально досліджені за технологічними і агрономічними характеристиками.

У популяції від схрещування сорту Куяльник з *Ae. cylindrica* нами було ізольовано дві делеції *Gli-B1null* та *Glu-D1x5null* і досліджено їх протилежно спрямовані ефекти на характеристики хлібопекарської якості. Особливістю альвеограм селекційних ліній з *Gli-B1null* був підвищений індекс еластичності тіста Ie%, який стабільно відтворювався, і є важливою позитивною складовою реології тіста. Тоді як результат делеції *Glu-D1x5null* проявився драматично негативним впливом на характеристики хлібопекарської якості.

Серед доступних нам публікацій відомо, що ряд делецій у групі *Gli-1* локусів можуть дійсно поліпшувати характеристики хлібопекарської якості пшениці (Branlard, Dardevet, 1994; Tanaka, Tsujimoto, 2012; Kozob et al, 2020). Однак, делеції у групі локусів *Glu-1*, що кодують біосинтез субодиниць високомолекулярних глютенінів (HMW-GS), навпаки, мають негативний, або й критично негативний вплив на якісні характеристики хлібопекарського борошна (Zhang et al, 2018; Zhang et al, 2018a). Разом з негативним впливом на хлібопекарські характеристики борошна, якість того ж борошна для бісквітного цукрового печива в результаті делецій у групі локусів *Glu-1* суттєво

во поліпшувалася за такими характеристиками як діаметр і хрусткість печива, знижена маса печива, та поглинання борошном лужних водних розчинів (Zhang et al, 2018a). Такий різноспрямований ефект *Glu-1* делецій є цілком зрозумілим, оскільки технологічні вимоги до хлібопекарського і до бісквітного борошна у більшості характеристик є цілком протилежними (Drakos et al, 2019).

Негативний ефект *Glu-1* делецій на хлібопекарські характеристики борошна пояснюється кількома причинами. По-перше, не дивлячись на те що HMW-GS становлять кількісно лише ~12 % від загального вмісту білка в зерні пшениці, але їх вклад у контроль різноманіття пшениці за хлібопекарськими властивостями становить від 45 до 70 %. По-друге, HMW-GS, на відміну від молекулярно мономерних гліадинів з внутрішньо молекулярними -S-S- зв'язками, є високо полімерними білками, що утворюють макромолекулярну структуру тіста за рахунок зовнішньо молекулярних SH-груп амінокислоти цистеїну (Shewry, Halford, 2002).

Досліджуваний нами випадок делеції всього одної субодиниці *Glu-D1x5* (рис. 3) є взагалі особливим, бо алель пшениці *Glu-D1d*, що кодує дві HMW-GS *1Dx5* та *1Dy10* субодиниці, серед інших відомих алелів локусів *Glu-A1*, *Glu-B1*, та *Glu-D1* пшениці має найвищу оцінку за позитивним ефектом на реологічні властивості тіста. Він є невід'ємним для практично всіх без виключення сортів пшениці з високою і екстра-високою хлібопекарською якістю. А субодиниця *1Dx5* серед інших субодиниць *x*-типу має особливі, як молекулярну структуру, так і локацію у її молекулі залишків цистеїну. Вона, на відміну від інших субодиниць *x*-типу (мають по 4 *Cys*-залишків), містить максимальну кількість – п'ять *Cys*-залишків: три в N-термінальному домені, один у C-термінальному домені, і один додатковий *Cys*-залишок на початку домену повторів (Li et al, 2015).

На нашому дослідному матеріалі ми маємо змогу оцінити роль субодиниці *1Dx5* як у випадку її делеції, так і у разі щонайменше трьох копій генів для цієї субодиниці у лінії зі штучною *Glu-D1x5* екстра-експресією. В обох цих випадках, як видно з представлених нами даних, ми спостерігали суттєве погіршення ха-

рактеристик хлібопекарської якості борошна пшениці (табл. 1 і 2). Отже, на підставі результатів цього дослідження можна зробити висновок, що як *Glu-D1x5null* так і *Glu-D1x5-extra* не є варіантами, необхідними для прояву оптимально прийнятних характеристик хлібопекарської якості борошна пшениці.

Разом з тим варіант досліду *Glu-A1x2\*-extra* виявився більш прийнятним, ніж *Glu-D1x5-extra*, у термінах потенціальної цінності для поліпшення хлібопекарських характеристик якості борошна пшениці (табл. 2).

Центрична житньо-пшенична транслокація 1RS.1BL досить активно використовується у світовій селекції пшениці, оскільки вона пов'язана з підвищеною урожайністю зерна, та містить генний комплекс стійкості до фітозахворювань з генами *Pm8*, *Lr26*, *Sr31* та *Yr9*. Однак, у короткому плечі хромосоми 1RS локалізований житній локус *Sec1*, який практично зводить нанівець якість сортів хлібопекарської пшениці (Howell et al, 2014).

Лінії 1RSm.1BL та 1RSm.1BLal, похідні від оригінальної хромосомно-інженерної конструкції MA1 ярої пшениці сорту Pavon (Lukasze-wski, 2000), показали у наших дослідах цілком прийнятні характеристики хлібопекарської якості зерна. Вони зберігають стійкість рослин до комплексу фіто захворювань і активно використовуються у нашій селекційній програмі пшениці. Контроль передачі транслокацій при гібридизації здійснюється за допомогою алеля *Gli-B1* локусу, алеля *Glu-B1al* та генів *Lr26* і *Sr31* стійкості рослин до листової і стеблової іржі. Транслокація 1RSm.1BL особливо цінна при схрещуваннях з генотипами що містять оригінальну 1RS.1BL транслокацію. При доборі у популяціях від таких схрещувань, аби уникнути негативу щодо хлібопекарської якості, достатньо вже у поколінні F<sub>2</sub> вибракувати генотипи, що містять локус *Sec-1* у гомозиготному та гетерозиготному стані, які чітко ідентифікуються A-PAGE.

Створення модифікованої 1RSm.1BL (1RSm.1BLal) транслокації із заміщенням *Sec-1*, негативним щодо хлібопекарської якості житнім локусом, є особливо на часі, оскільки оригінальна 1RSm.1BL транслокація нині, у зв'язку із селекцією на високу зернову продуктивність, активно розповсюджується серед сортів віт-

чизняної селекції, створюючи передумови для падіння загального рівня хлібопекарської якості українських сортів пшениці.

Генотипи (селекційні лінії) пшениці з геном *Gpc-B1* від *T. dicoccoides* ми досліджуємо вже протягом щонайменше 6 останніх років, і за результатами польових і лабораторних спостережень матеріалу з геном *Gpc-B1* можна зробити наступні висновки. Ми не помітили дії негативного добору проти гена *Gpc-B1*, і він утримував частоту у поколіннях популяцій на очікуваному рівні. Матеріал з геном *Gpc-B1* проявляв тенденцію підвищеної зморшкуватості і зниження маси 1000 насінин. Однак, ці тенденції не можна назвати критичними. Варіанти компенсації погіршення цих ознак можливо вирішувати як підбором пар для схрещування, так і цілеспрямованим доббором генотипів з геном *Gpc-B1* з поліпшеними характеристиками виповненості і маси зерна водночас. Як аргумент на користь цього твердження, ми маємо сьогодні перспективний селекційний матеріал з геном *Gpc-B1*, що не поступається за урожаєм зерна сорту-стандарту, та має поліпшені характеристики як за вмістом протеїну у зерні, так і його якістю. Особливо помітним виявився ефект гена *Gpc-B1* на показник седиментації борошна SDS-30K, який при оптимальному рівні вмісту протеїну в зерні (12,5–14,0 %) позитивно, на високому рівні ( $r = 0,79-0,87$ ) корелює з ключовими характеристиками хлібопекарської якості борошна пшениці такими як «сила» борошна W та індекс еластичності тіста *Ie* %.

Отже, охарактеризований у цій статті генетичний ресурс поліпшення хлібопекарських якостей пшениці ми розглядаємо таким, що практично без обмежень може використовуватися у програмах селекції сортів пшениці з поліпшеними характеристиками хлібопекарської або бісквітної якості борошна.

*Робота виконана за рахунок коштів бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень» (КПКВК 6541230) та цільової тематики Національної академії наук України номер держреєстрації 0117U000385. Конфлікт інтересів відсутній. В роботі витримані етичних стандарті при роботі з людиною та тваринами.*

**Дотримання етичних стандартів.** Ця стаття не містить будь-яких досліджень з використанням людей і тварин як об'єктів.

**Конфлікт інтересів.** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

**Фінансування.** Це дослідження не отримувало будь-якого конкретного гранту від фінансуючих установ у державному, комерційному або некомерційному секторах.

#### NEW GENETIC VARIATION RELATED TO WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) BREEDING FOR QUALITY

O.I. Rybalka, V.V. Morhun, B.V. Morgun, S.S. Polyshchuk, M.V. Chervonis, V.M. Sokolov

Breeding and Genetic Institute – National Center of Seed Science and variety study of the NAAS of Ukraine, 3, Ovidiopska doroga, 65036 Odesa  
Institute of Plant Physiology and Genetics of the NAS of Ukraine, 03022 Kyiv, st. Vasylykivska, 31/17  
Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of the NAS of Ukraine, 03143 Kyiv, str. Akademika Zabolotny, 148  
E-mail: molgen@icbge.org.ua

The article describes new genetic variants of *Gli-/Glu*-loci encoding the biosynthesis of gluten proteins, according to their influence on the basic indicators of baking quality of wheat flour used in breeding programs of high baking quality varieties. The methods of obtaining wheat breeding material by remote crosses were used, new alleles of *Gli-/Glu*-loci were identified by A-PAGE, mini-SDS-PAGE, PCR test, SDS-30K sedimentation, dough elasticity was determined by the Chopin alveograph test. The effect of new introgressions of *Gli-D1ts*, *Gli-D1cyl* and *Gli-B1null* alleles, *Gpc-B1* gene from wild emmer *T. dicoccoides*, extra-expressions of *Glu-A1x2\** and *Glu-D1x5* and deletions of *Glu-D1x5-null* on basic breeding traits of wheat quality, the value of W 'strength' of flour, and the elasticity index of the dough *Ie* % was studied. The positive effect of rye locus substitution *Sec-1* on wheat cluster *Gli-B1/Glu-B3* in the short arm of the modified chromosome-engineered central rye-wheat translocation *1RSm.1BL* and *1RSm.1BLal* on the basic breeding characteristics of bakery quality was shown. Extra-expression and deletion of the HMW-GS *Glu-D1x5* subunit indicate the role of the latter as a critical determinant of the baking quality of wheat flour. Modified rye-wheat translocation *1RSm.1BL* (*1RSm.1BLal*) with the eliminated locus *Sec-1* should be used in wheat breeding for quality

and resistance to leaf diseases. New genetic factors of positive effect on the characteristics of flour quality are recommended for use in breeding programs to create wheat varieties with high baking quality.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Anjum FM, Khan MR, Din A et al (2007) Wheat gluten: High-molecular-weight glutenin subunits – structure, genetics and relation to dough elasticity. *J Food Sci* 72:56–63. <https://doi.org/10.1111/j.1750-3841.2007.00292.x>.
- Blechl AE, Huw DJ (2009) Transgenic application in wheat improvement. *Wheat Sci Trade*. Ed. Carver BF, Chapter 18. <https://doi.org/10.1002/9780813818832.ch18>.
- Blechl AE, William H (2013) Variant high-molecular-weight glutenin subunits arising from biolistic transformation of wheat. *J Cereal Sci* 57:496–503. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.02.005>.
- Branlard G, Dardevet M (1994) A null Gli-D1 allele with a positive effect on bread wheat quality. *J Cereal Sci* 20:235–244.
- Brevis JC, Morris CF, Manthey F, Dubcovsky J (2010) Effect of grain protein content locus *Gpc-B1* on bread and pasta quality. *J Cereal Sci* 51:357–365. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2010.02.004>.
- Cao D, Chena W, Wanga H et al (2018) The transfer to and functional annotation of alien alleles in advanced wheat lines derived from synthetic hexaploid wheat. *Plant Physiol* 130:89–93. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.06.037>.
- Copete-Parada A, Palomino C, Cabrera A (2021) Development and characterization of wheat-*Agropyron cristatum* introgression lines induced by gametocidal genes and wheat *ph1b* mutant. *Agronomy* 11:277–287. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020277>.
- Delorean E, Liangliang G, Lopez JF et al (2021) High molecular weight glutenin gene diversity in *Aegilops tauschii* demonstrates unique origin of superior wheat quality. *Commun Biol* 4:1–9. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02563-7>.
- Drakos A, Andriotti-Petropoulou L, Evageliou V et al (2019) Physical and textural properties of biscuits containing jet milled rye and barley flour. *J Food Sci Technol* 56:367–375. <https://doi.org/10.1007/s1397-018-3497-z>.
- Dreisigacker S, Xiao Y, Sehgal D et al (2020) SNP markers for low molecular glutenin subunits (LMW-GSs) at the Glu-A3 and Glu-B3 loci in bread wheat. *PLOS ONE* 15:1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233056>.
- Hassani ME, Naghavi MR, Shariflou MR et al (2009) Identification of novel  $\omega$ -gliadin gene in *Aegilops tauschii* using RELP. *Cereal Res Commun* 37:75–82. <https://doi.org/10.1556/CRC.37.2009.1.9>.
- Howell T, Hale I, Jankuloski L et al (2014) Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status. *Theor Appl Genet* 127:2695–2709. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2408-6>.
- Kaznina N, Dubovets N, Batova Y et al (2021) The response of wheat with different allele statuses of the *Gpc-B1* gene under zinc deficiency. *Agronomy* 11:1057–1064. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061057>.
- Kozub NA, Sozinov IA, Bidnyk HYa et al (2020) The effect of mutations in the alleles Gli-B1b and Gli-B1I on grain quality indices of common wheat. *Fact Expt Evol Org* (in Ukrainian). 27:94–99. <https://doi.org/10.7124/FEEEO.v27.1309>.
- Kumar A, Kapoor P, Chunduri V et al (2019) Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Front Plant Sci* 10:1–19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00308>.
- Li X, Liu D, Sun J, Yang W et al (2015) Characterization of novel high-molecular-weight glutenin subunits and their coding sequences in *Aegilops markgrafii*. *J Cereal Sci* 65:9–18. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.05.014>.
- Li Y, Fu J, Shen Q, Yang D (2021) High-molecular-weight glutenin subunits: relation, structure and relation to end use qualities. *Int J Mol Sci* 22:184–197. <https://doi.org/10.3390/ijms22010184>.
- Lukaszewski A (2000) Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination. *Crop Sci* 40:216–225. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.401216x>.
- Morgun VV, Rybalka OI, Morgun BV (2021) New scientific approaches in genetic amelioration of cereal crops. *Fiziol Rast Genet* 53(3):187–215. <https://doi.org/10.15407/frg2021.03.187>.
- Morgun BV (2021) Development of hull-less barley with ultra-low gluten content via target genes combination. I. Isolation of triple mutants and black grained genotypes. *Agric Sci Pract* 8(1):47–57. <https://doi.org/10.15407/agrisp8.01.040>.
- Patent № 65644 Ukraina, G01N 33/10 (2006.01) Device for determination of sedimentation SDS-30. Rybalka O.I., Pokoievoi H.V. Applicant and Patent Breeding and genetic institute – National center of seed science and variety study of UAAS № u201106427; stated. 23.05.2011; Bjul. 12.12.2011. 3 с. [in Ukrainian]. <https://base.uipv.org/searchInv/search.php?action=viewdetails&IdClaim=167398>.
- Rakszegi M, Molnar I, Darko E et al (2020) *Aegilops*: Promising genesources to improve agronomical and quality traits of wheat. *Front Plant Sci* 11:1060–1064. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01060>.

- Rybalka OI (2008) Use of foreign genetic variability to improve the quality of wheat grain. *Cytol Ge-net* 42(4):229–236. <https://doi.org/10.3103/S0095452708040038>.
- Rybalka OI, Morgun VV, Pochinok VM (2011) Centric wheat-rye chromosome translocation 1RSm.1BL: genetic modification for use in wheat breeding for bread-making quality. *Fiziol Biokhim Kul'tur Roslyn* 43(5):371–377. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/66418>.
- Rybalka OI, Katrii VB, Polishchuk SS, Morgun BV (2021) Development of hull-less barley with ultra-low gluten content via target genes combination. I. Isolation of triple mutants and black grained genotypes. *Agric Sci Pract* 8(1):47–57. <https://doi.org/10.15407/agrisp8.01.040>.
- Shewry PR (2019) What is gluten – Why is it special? *Front Nutr* 6:1–10. <https://doi.org/10.3389/fnut.2019.00101>.
- Shewry PR Halford NG (2002) Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *J Expt Biol* 53:947–958.
- Tabbita F, Pearce S, Barneix AJ (2017) Breeding for increased protein and micronutrient content in wheat: Ten years of the *Gpc-B1* gene. *J Cereal Sci* 73:183–191. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.01.003>.
- Tanaka H, Tsujimoto H (2012) Positive or negative effects on dough strength in large-scale group-1 chromosome deletion lines of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 186: 57–65. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0489-8>.
- Uauy C, Distelfeld A, Fahima I et al (2006) A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science* 314:1298–1301. <https://doi.org/10.1126/science.1133649>.
- Wang K, An XL, Pan LP et al (2012) Molecular characterization of HMW GS 1Dx3t and 1Dx4t genes from *Aegilops tauschii* and their potential value for wheat quality improvement. *Hereditas* 149:41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2011.02215.x>.
- Zhang X, Zhang B, Wu H et al (2018a) Effect of high-molecular-weight glutenin subunits deletion on soft wheat quality properties and sugar-snap cookie quality estimated through near-isogenic lines. *J Integr Agric* 17:1066–1073. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61729-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61729-5).
- Zhang Y, Hu M, Liu Q et al (2018) Deletion of high-molecular-weight glutenin subunits in wheat significantly reduced dough strength and bread-baking quality. *BMC Plant Biol* 18:319–330. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1530-z>.

Надійшла в редакцію 12.01.22  
Після доопрацювання 18.05.22  
Прийнята до друку 18.01.23