

<https://doi.org/10.15407/frg2025.03.187>

УДК 577.113:575.22:633.11

СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ ЯКОСТІ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ

Н.В. САНДЕЦЬКА, О.В. ДУБРОВНА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: Isnv@ukr.net*

Пшениця є однією з основних продовольчих культур світу, яка вирощується на більш ніж 17 % орних земель і споживається приблизно однією третиною населення планети. Зерно цієї культури добре зберігається і відносно легко переробляється на харчові та кормові продукти, забезпечує понад 20 % від загальної калорійності раціону людини, тому поліпшення якості зерна пшениці має глобальне значення. В огляді літератури представлено сучасний стан досліджень якості зерна пшениці та прогрес, який відбувся останніми десятиріччями в галузі вивчення основних її показників, а також методів генетичного поліпшення цієї ознаки. Детально розглянуто основні морфологічні, технологічні та фізико-хімічні характеристики якості зерна пшениці. Представлено сучасні дані про гени та ключові ферменти біосинтезу основних білків зерна пшениці, зокрема глютенових та неглютенових, їх склад, структуру та функції, а також роль у хлібопекарських властивостях борошна. Наведено інформацію про генетику запасних білків, експресію генів і поширеність їх алелів. Проаналізовано можливості підвищення вмісту білка в зерні пшениці як одного зі стратегічних завдань сучасної селекції. Висвітлено роль крохмалю та твердості зерна у визначенні технологічних і хлібопекарських властивостей борошна. Приділено увагу генетичному контролю ознак якості та впливу чинників навколишнього середовища на цю ознаку. Також розглянуто біотехнологічні підходи, які наразі широко використовуються для поліпшення якості зерна пшениці. Представлено відомості про сучасні стратегії селекції на якість зерна пшениці. Розглянуто практичні досягнення вчених ІФРГ НАН України в поліпшенні якості зерна пшениці.

Ключові слова: пшениця, якість зерна, морфологічні, технологічні, фізико-хімічні характеристики, генетичне поліпшення.

Пшениця є однією з основних продовольчих культур світу та відіграє провідну роль у харчовому забезпеченні людства [1]. Зараз це найпоширеніша злакова культура з більш ніж 220 млн га посівів щорічно в широкому діапазоні кліматичних умов і в багатьох географічних регіонах [2]. Залежно від агрокліматичних умов, щорічно виробляється понад 750 млн т продукції. Найбільшими світовими виробниками пшениці є Китай, Індія, США, Канада, Франція [3]. Україна посідає дев'яте місце серед найбільших її виробників і шосте місце серед світових експортерів.

Цитування: Сандецька Н.В., Дубровна О.В. Сучасний стан досліджень якості зерна пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2025. 57, № 3. С. 187–222. <https://doi.org/10.15407/frg2025.03.187>

Натепер культивуються два основних види пшениці: м'яка пшениця (*Triticum aestivum* ssp. *vulgare*, AABBDD, $2n = 42$), яка займає приблизно 93 % загальної площі посіву пшениці, і тверда пшениця (*Triticum turgidum* ssp. *durum*, AABB, $2n = 28$), яка посідає решту 7 % [4]. Пшениця має значну перевагу над іншими стратегічними зерновими культурами з погляду глобальної продовольчої безпеки, оскільки завдяки високій пластичності легко пристосовується до різноманітних умов середовища [5]. На частку зерна пшениці припадає 21 % загальної калорійності раціону, 20 % білка й 55 % вуглеводів, споживаних 36 % населення світу [6]. До 2050 р. людство, за прогнозами ООН, зросте орієнтовно до 10 млрд, у зв'язку з чим збільшиться попит на продукти харчування, тому виробництво пшениці планується підвищити на 60 % [7].

Глобальне потепління порушує питання не лише про виробничі потужності та можливість прогодувати людство, а й про поліпшення якості зерна пшениці, як одного із базисних компонентів харчування людини. Тому на селекціонерів сьогодні покладена велика відповідальність щодо збільшення виробничих потужностей за одночасного поліпшення якості, або принаймні збереження високого рівня якості навіть за мінливих умов вирощування. Якість пшениці є однією з основних характеристик селекційних програм, а підвищення вмісту білка в зерні пшениці — важливим пріоритетом генетичних досліджень [8].

Зерно пшениці містить білки, вуглеводи, вітаміни (групи В, К, Е й А), аскорбінову кислоту, йод, каротин, лужноземельні метали, макроелементи (К, Р, S, Na, Mg, Cu) і мікроелементи (Fe, Zn, Mo, Se), жири, ферменти й незамінні амінокислоти, харчові волокна; має відносно низький вміст жирних кислот, добре зберігається і легко переробляється в харчові та кормові продукти [6]. У ньому є цілий комплекс речовин, які мають підтверджену користь для здоров'я людини, оскільки знижують ризик раку, серцево-судинних захворювань, ожиріння, цукрового діабету 2 типу та інших хронічних захворювань [9]. Пшениця, завдяки цінному хімічному складу зерна та його винятковим технологічним властивостям, є основною крупою для харчової промисловості в багатьох країнах [10]. Вона використовується для виготовлення сотень різних продуктів, кожен із яких має певні вимоги до якості зерна.

Якість зерна — складне та різноманітне поняття, яке переважно визначається кінцевим продуктом. Немає пшениці поганої чи хорошої якості — є пшениця належної якості для виготовлення певного продукту, або є пшениця небажаної якості для виготовлення іншого продукту [11]. Термін «якість пшениці» зазвичай стосується якості переробки, яка здебільшого залежить від вмісту та характеристик запасних білків зерна й безпосередньо визначає її ринкову ціну і цінність кінцевого споживання [12]. Переробна придатність пшениці визначається ознаками якості зерна, включно фізичні властивості, які впливають на якість його помелу та білковий і крохмальний комплекси, активність амілолітичних ферментів [2]. Оскільки запасні білки містять деякі компоненти, які можуть спричинити кишкові запальні захворювання або алергію у людини, поняття «якість білка»

пшениці часто використовується для охоплення сфери обробки та харчової якості [13].

Запасні білки зерна є основними детермінантами, які впливають на якість кінцевого використання та виробництво різних продуктів на основі пшениці [14]. Загалом запасний білок пшениці — глютен відповідає за визначення реологічних властивостей тіста [15]. Сильний зв'язок між випіканням хліба та вмістом глютену було встановлено за допомогою різних тестів хлібопечення. Поділ глютену на різні компоненти дав основні ідеї для провідних досліджень у галузі молекулярної селекції та кращого відбору бажаних ознак для поліпшення його якості [16]. Найбільше уваги в цьому контексті приділяється впливу фізико-хімічних властивостей складових глютенінів і гліадинів. Іншим важливим чинником є вплив вмісту й структури крохмалю, а також співвідношення полярних і неполярних ліпідів, що також впливає на об'єм хліба [17].

Якість м'якої пшениці залежить від двох груп чинників: екологічних і генетичних. Чинники навколишнього середовища — це кліматичні умови, якість ґрунту, способи його обробітку, внесення добрив і зрошення, спосіб запліднення тощо. Генетичні чинники нині менш вивчені, однак дослідження генетичного контролю й поліморфізму різних ферментів і неферментних білків відкриває нові можливості для селекції та добору сортів з оптимальними поживними показниками. Вкрай важливо зрозуміти, як відбувається і регулюється накопичення білка в зерні пшениці та як білкова мережа глютену сприятливо впливає на унікальні реологічні властивості різних продуктів, виготовлених із пшениці [18]. Це особливо актуально сьогодні через збільшений інтерес до білків рослинного походження для споживання людиною. Проте вивчення взаємозв'язків між характеристиками зерна пшениці та якістю продукту не може обмежуватися лише реологічними властивостями. Якість продукту є комплексною ознакою, оскільки вона охоплює санітарно-гігієнічні, поживні, органолептичні та технологічні властивості.

З'ясування складу, функціональних характеристик і механізму формування якості зерна пшениці є критично важливим для її сталого розвитку. Створення нових сортів пшениці з високою якістю зерна потребує глибокого розуміння всіх складових, які зумовлюють цю ознаку [16]. Основні теми, що розглядаються при дослідженнях якості зерна пшениці — це методології аналізу якісних ознак зерна, генетичний контроль і вплив навколишнього середовища на ознаки якості, характеристика генетичних ресурсів для поліпшення якості та диверсифікація властивостей зерна для нових цілей.

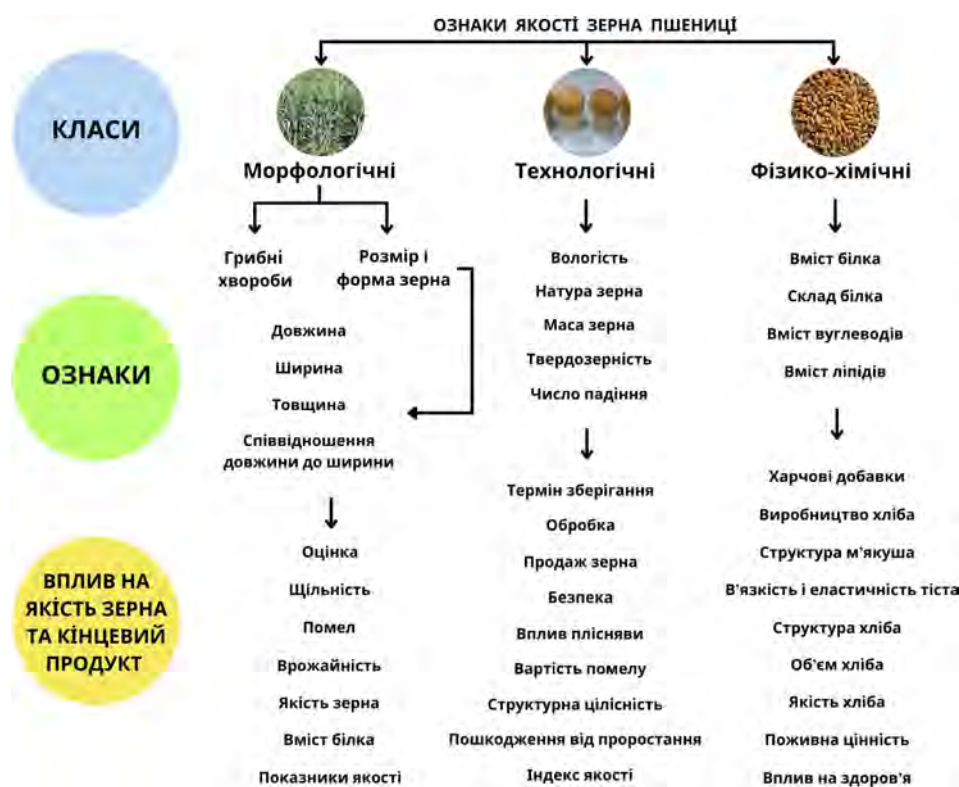
Попередні дослідження здебільшого були зосереджені на оцінці впливу окремих агрономічних, кліматичних і генетичних чинників на якість зерна пшениці. Останніми роками селекція за допомогою широкої гібридизації та відбору потомства з кращими характеристиками якості зерна перейшла від фенотипування до молекулярно-генетичних і геномних підходів для відбору поліпшених характеристик. Щоб краще зрозуміти регуляцію накопичення корисних поживних речовин, поєднання транскриптомного та метаболомного аналізу використали для виявлення відмінностей між тканинами зерна пшениці та

стадіями розвитку [19]. Важливі геномні області та ключові гени-кандидати, які впливають на показники якості зерна, як-от його маса, вміст глютену, було ідентифіковано за допомогою комбінованого аналізу QTL з транскриптомним аналізом [20]. Подібним чином протеомні дослідження використовувалися для характеристики відмінностей між борошном із різними технологічними властивостями [21] та визначення впливу умов довкілля на експресію генів, які контролюють алергенні білки [22]. Ліпідомні дослідження виявили відмінності в якості борошна та тіста, пов'язані з алельними змінами QTL, які визначають об'єм хлібного буханця [23]. Іономіка була використана для визначення впливу генотипу, середовища та агрономії на вміст мінеральних мікроелементів у зерні [24]. Зважаючи на це метою нашого літературного огляду було представити сучасний стан досліджень якості зерна пшениці та прогрес, який відбувся останніми десятиріччями в галузі вивчення основних її показників, а також методів генетичного поліпшення даної ознаки.

Основні показники якості зерна пшениці. Якість зерна визначається низкою характеристик, які можна загалом класифікувати на морфологічні, технологічні та фізико-хімічні (рисунок). Технологічні та фізико-хімічні показники, наприклад вміст білка в зерні та число падіння Хагберга, особливо важливі, оскільки вони відіграють значну роль у визначенні реологічних властивостей, як-от в'язкість, еластичність і розтяжність тіста.

Морфологічні показники якості зерна. Типове зерно пшениці завдовжки від 4 до 8 мм і масою 35—55 мг, складається з перикарпу, алейронового шару, ендосперму і зародка. Вихід борошна і якість визначаються співвідношенням цих компонентів. Процес подрібнення охоплює видалення алейронового шару та перикарпу з утворенням висівок, а потім видалення зародка для виробництва борошна з чистого ендосперму. Тому вкрай важливо враховувати морфологічні показники якості, наприклад більший розмір і сферичну форму зерна, щоб забезпечити ефективний процес помелу. Більші зерна мають меншу частку висівок і, отже, високий відсоток білка. Розмір зерен також пов'язаний із хімічними характеристиками борошна, наприклад вмістом білка й активністю гідролітичних ферментів, які впливають на якість випічки та придатність для кінцевого використання [26].

Технологічні показники якості зерна. Показники якості зерна, такі як вологість, натура, маса зерна та його твердість, особливо важливі для харчової промисловості, оскільки визначають потенціал зберігання, вихід, лежкість і структуру м'якуша хліба. Ці ознаки генетично регулюються та успадковуються і є фокусом селекційних програм для їх удосконалення [27]. Вологість є важливим показником якості при торгівлі зерном, зберіганні, переробці та визначенні класу пшениці різних сортів. Міжнародна організація стандартизації (ISO) встановлює обмеження вмісту вологи для зерна пшениці в 14,5 %. Вищий вміст вологи покращує клейковинну мережу та підвищує її сорбційну здатність [28]. Натура зерна — це маса питомого об'єму пшениці й часто використовується як показник якості зерна, оскільки може завбачити потенційний вихід борошна. Однак різні чинники, включно вміст вологи, розмір зерна, його пошкодження, намокання та виси-



Основні показники якості зерна пшениці (за [25])

хання, і процес помелу можуть вплинути на цей показник. Вища натура вказує на більший вміст ендосперму, крохмалю, цукрів, білків. Чим вища натура, тим вища якість пшениці.

Маса зерна є комплексною ознакою, на яку впливають як генетичні, так і чинники навколишнього середовища. Це важливий показник якості й невід'ємна складова врожайності. Генетика маси зерна є складною, оскільки це полігенна ознака, що містить багато субкомпонентів, зокрема довжину, ширину, висоту зерна, швидкість його наливу та розмір перикарпу [29]. Вона показує варіабельність між різними генотипами, в межах одного генотипу або навіть в межах одного колоса. Це точніший орієнтир виходу борошна, ніж натурна маса, бо показує ефективність наливу зерна [30].

Твердість зерна є важливим показником якості, який належить до структури ендосперму та способу його розпаду під час помелу. Ендосперм твердої пшениці значно протидіє подрібнювальному впливу валків млина, зберігає дискретну зернисту форму частинок, що мають однорідні розміри, і забезпечує утворення сипучого борошна, яке легко просіюється. Навпаки, м'який ендосперм легко розпадається на нерегулярні частинки, які дуже відрізняються за розміром [26]. Склоподібність — показник, що визначає твердість ендосперму зерна. Вища склоподібність свідчить про кращі хлібопекарські властивості й, відповідно, вищу якість пшениці.

Число падіння Хагберга (ЧПХ) є значущим показником якості зерна пшениці та інших зернових культур, використовується у світо-

вій торгівлі зерном. Воно оцінює якість борошна і шкоду, спричинену надмірною активністю α -амілази від проростання до збору врожаю. Цей показник зазвичай визначається шляхом створення суспензії борошна та води з відомим співвідношенням, а потім опосередкованим вимірюванням густини суміші. Коротший час падіння свідчить про вищий ступінь гідролізу крохмалю, що може негативно вплинути на якість хліба [31]. Високий рівень α -амілази пов'язаний із липким тістом і поганою структурою м'якуша. Фермент гідролізує довголанцюгові молекули крохмалю на прості цукри — глюкозу та мальтозу, що відбувається через надлишок опадів до збирання врожаю, і є сигналом до проростання зародка. Зразки пшениці з ЧПХ >350 с є найкращими, тоді як <250—275 с вважаються пошкодженими та часто дисконтуються. Партії зерна для оцінки ЧПХ зазвичай гетерогенні. Наприклад, в дослідженні 425 зразків пшениці, 53 з них мали ЧПХ <150 с, тоді як 372 >150 с [32]. Удосконалення технологічних показників якості зерна селекційним і генетичним поліпшенням має важливе значення для підтримання й поліпшення якості та забезпечення постійного постачання високоякісного зерна для харчової промисловості.

Фізико-хімічні показники якості зерна. Зерно пшениці містить 85 % вуглеводів (80 % — крохмаль) і 10—15 % білків. Інші 15 % представлені низькомолекулярними цукрами та фруктанами, а також харчовими волокнами [33]. Крохмаль складається з двох полімерів глюкози, є основним джерелом харчових вуглеводів і відіграє важливу роль у випіканні хліба. Фізико-хімічні властивості крохмалю, такі як кристалічність і розподіл гранул за розміром, можуть вплинути на якість хліба. Частина крохмалю не перетравлюється в тонкому кишечнику й відома як резистентний крохмаль.

Харчові волокна, як-от арабіноксилан, β -глюкан, фруктани, лігнін і стійкий крохмаль — це полісахариди клітинної стінки, наявні в перикарпі пшениці. Вони допомагають запобігти різноманітним захворюванням людини, включно артеріальний тиск, гіпертонія, діабет 2 типу, інсульт, колоректальний рак і рак товстої кишки [33]. Склад харчових волокон відрізняється у цільнозерновому і білому борошні, останнє містить переважно арабіноксилан і β -глюкан. Ліпіди наявні в зерні пшениці зазвичай у незначних кількостях (2—4 %), і концентруються в зародку. Їх можна розділити на два класи — неполярні та полярні, обидва з яких наявні в борошні в приблизно однакових кількостях. Неполярні ліпіди чинять негативний вплив на об'єм хліба, водночас полярні вважаються корисними для якості хліба. Оскільки ліпіди є поверхнево-активними сполуками, вони можуть брати участь у механізмах стабілізації газових бульбашок у тісті, але незрозуміло, чи їх природа досить конкурентоспроможна при виготовленні тіста [34].

Вміст білка в зерні (ВБЗ) важливий для якості хліба та макаронних виробів і зазвичай становить 7—18 % сухої речовини зерна [35]. ВБЗ залежить від сорту пшениці, умов вирощування культури та наявності в ґрунті доступного азоту. ВБЗ є важливим чинником, який визначає напрями технологічного використання пшениці. Наприклад, пшениці з вмістом білка в зерні від 8 до 10 % використовуються

лише для виготовлення кондитерських виробів і деяких сортів локшини. Зерно із вмістом білка від 10 до 14 % призначене для виготовлення основних сортів хліба й хлібобулочних виробів, тоді як за вмісту білка 15–18 % — відмінна сировина для виробництва сухої клейковини, що використовується як добавка для поліпшення борошна з низькими показниками хлібопекарської якості [36]. Кількість та якість білка має вирішальне значення для виробництва хліба, оскільки як полімерні білки (глютеніни), так і мономерні білки (гліadini) сприяють в'язкопружним властивостям тіста. Дослідження показали, що високий вміст білка покращує якість хліба та макаронних виробів, оскільки це робить тісто зв'язанішим і міцнішим, здатним утримувати більше вуглекислого газу [34]. Хоча всі компоненти зерна вносять свій вклад у цінність борошна, кількість і якість протеїну залишаються головними чинниками високої якості хліба.

Проте спроби збільшення ВБЗ призвели до зниження врожайності зерна, що є небажаним для селекційних програм. Деяке підвищення ВБЗ може бути досягнуто збільшенням внесення азотних добрив, але ця стратегія не тільки вартісна, а й може забруднювати ґрунт і спричинювати проблеми зі здоров'ям. Незважаючи на прогрес у розумінні генетичної основи регуляції ВБЗ, було створено не так багато комерційних сортів з бажаним ВБЗ і амінокислотним профілем. Відхилення від негативної залежності між ВБЗ і врожайністю, також відоме як відхилення по білку в зерні, було запропоновано як потенційний критерій для одночасного добору врожайності й ВБЗ, перспективність якого показана у гібридній пшениці [37]. Однак дослідження ВБЗ все ще обмежені, тому виробництво сортів із високим вмістом білка й балансом урожайності залишається проблемою для селекціонерів.

Вміст клейковини та її якість — важливий показник хлібопекарських властивостей пшениці. Клейковина — це безперервна білкова в'язкопружна мережа, яка утворюється, коли пшеничне борошно механічно змішується з водою. Ця протеїнова мережа надає пшеничному тісту унікальні властивості, які дають змогу переробляти його в широкий вибір продуктів, таких як хліб, локшина, макаронні вироби, тістечка та печиво. Наприклад, при виготовленні хліба клейковина надає тісту його в'язкопружності, що уможливлює захоплення вуглекислого газу, який виділяється дріжджами під час бродіння, тоді як у виробництві макаронних виробів вона забезпечує необхідну зв'язність для екструдування тіста та формування виробів бажаної форми [11]. Високий вміст клейковини забезпечує кращу структуру та еластичність тіста, що впливає на якість готового продукту. Чим більше її вміст, тим якіснішою вважається пшениця.

На вміст білка й клейковини істотно впливають чинники, які діють як в період вегетації, збирання, так і в післязбиральний період. Вміст білка залежить не тільки від погодних умов, агротехніки, а й від генотипних особливостей та пластичності сорту, а також забезпеченості рослин азотом.

Серед багатьох показників якості зерна пшениці найважливішою є хлібопекарська якість борошна, або його здатність давати хліб високого об'єму, з пишним шпаристим м'якушем і відмінними смаковими

властивостями. Пшеничне тісто має чотири основні характеристики фізичної якості: еластичність, пружність, розтяжність, в'язкість. Дві останні мають особливе значення при виготовленні якісного хліба і залежать головно від вмісту білка в зерні. Для виробників критично важливе значення має співвідношення між пружністю тіста (P) і його розтяжністю (L), сила борошна, індекс еластичності [36]. Індекс еластичності (Ie) відображає здатність тіста розтягуватись і повертатись у вихідне положення. Сила борошна (W) — це показник, який визначає його хлібопекарські властивості, поведінку тіста при замісі, його в'язкість, пружність, еластичність, водопоглинальну здатність. На якість випікання впливають водопоглинальна здатність, час утворення тіста і його стійкість.

Гени, які контролюють ці ознаки, були картовані на кількох хромосомах: водопоглинальну здатність — на 1A, 2A, 5A, 2B, 4B, 6B, 4D; час утворення тіста — на 1A, 1B, 1D, 7D; стійкість тіста — на 1A, 1B, 1D, 5D [38]. Метод седиментації SDS-30 було розроблено спеціально для аналізу селекційного матеріалу пшениці. Він базується на осадженні шроту або борошна в розчині додецилсульфату натрію та характеризує потенціал хлібопекарської якості. Індекс седиментації має високу корелятивну залежність із «силою» борошна (W) та індексом еластичності тіста (Ie, %) [36].

Останнім часом інноваційні неруйнівні методи, зокрема гіперспектральне зображення (HSI), привернули увагу дослідників для вивчення якості зерна пшениці [26]. HSI має надзвичайно високу пропускну здатність та може бути придатним для широкомасштабного фенотипування в селекції пшениці на якість зерна. На відміну від традиційних методів візуалізації, HSI дає змогу проводити неруйнівний, точний і швидкий аналіз окремих зерен, може кількісно визначати їх варіації, допомагає відрізнити високоякісне зерно від низькоякісного. HSI є потужним інструментом для визначення твердості, вологості, вмісту азоту та білка, числа падіння, вмісту мікроелементів. Крім того, оцінка вмісту білка на рівні окремих зерен неруйнівним способом уможливує проведення добору зразків у ранніх поколіннях, коли доступна лише невелика кількість зерна й воно потрібне для посіву наступного покоління.

Основні білки зерна пшениці. Перша та найпростіша класифікація білків зерна пшениці була запропонована американським біохіміком Осборном у 1907 р. й побудована на здатності білків розчинятися в різних розчинах. За нею білки умовно поділяють на 4 типи за їх розчинність: альбуміни — розчинні у воді; глобуліни — в розчинах солей; гліадини — в розчинах етанолу; глютеніни — в розчинах лугів. Кожна з фракцій — це складна суміш різних білків із переважанням тієї чи іншої складової [39]. В даний час білки зерна пшениці поділяють на глютеніві (клейковинні), до яких відносять гліадини та глютеніни, і неглютеніві білки, до яких відносять альбуміни й глобуліни [25].

На неглютеніві білки — альбуміни й глобуліни — припадає 10—15 % загальної кількості білків зерна пшениці [39]. Більшість з них мономерні з молекулярною масою зазвичай нижчою 25 кД, хоча певна частка з них має масу між 60—70 кД. Альбуміни та глобуліни насамперед є метаболічними ферментами, що беруть участь у численних

процесах під час наливу зерна, які включають синтез білка і крохмалю, а також енергетичний обмін. Вони істотно впливають на текстуру та властивості м'якуша хліба. Повідомлялося, що неглютеніві ферментативні білки, такі як протеази і ксиланази та їх інгібітори також впливають на хлібопечення [34]. Однак роль неглютенових білків у хлібопекарських властивостях борошна недостатньо вивчена.

Група білків глютену містить два компоненти — глютеніни й гліадини, які різняться молекулярною масою та вмістом сірки (S) і становлять 85—90 % загальної кількості білків із співвідношенням майже 1 : 1 у м'якої пшениці [39]. Вони багаті на пролін, глутамін, аспарагін і аргінін, проте мають низьку кількість таких важливих амінокислот, як триптофан, лізин і метіонін [40]. Гліадини та глютеніни є комплексом білків різної молекулярної маси 10—130 кД і зазвичай знаходяться в крохмалистому ендоспермі [6]. Найважливішими особливостями цих білків є біохімічна гетерогенність (>500 індивідуальних білків), складні міжмолекулярні та внутрішньомолекулярні взаємодії (ковалентні й нековалентні зв'язки), висока здатність до поглинання води (більше ніж удвічі від їхньої маси в клейковині), здатність формувати когезивну, в'язкоеластичну масу (гідратовану клейковину) після додавання води, утворювати плівчасто-фібрилярну структуру альвеол тіста й утримувати вуглекислий газ [34]. Всі ці компоненти глютену демонструють величезну варіацію в пулі зародкової плазми пшениці, що призводить до різних структур глютену з контрастними властивостями та впливає на фізичні й фізико-хімічні властивості тіста. Гліадини сприяють в'язкості й розтяжності, тоді як глютеніни забезпечують міцність та еластичність тіста. На в'язкоеластичні властивості тіста впливають не тільки білки клейковини, а й взаємодія між білковою складовою глютену та додатковими компонентами борошна, такими як крохмаль, полярні ліпіди, арабіноксилани, структурні й ферментні білки [6].

Клейковинні білки у процесі розвитку зернівки пшениці синтезуються за участю гліадин- і глютенінкодувальних локусів під контролем фактора транскрипції SPA (Storage Protein Activator), члена родини базової лейцинової застібки (bZIP), який є ключовим активатором синтезу запасних білків зерна пшениці [41]. Генна мережа, що регулює біосинтез і накопичення компонентів глютеніну, опосередковується S-аденозилметіоніном (SAM), а його висока концентрація свідчить про те, що в розвитку зерна бере участь більше вторинних метаболітів [42].

Тривалий час вважалось, що дисульфідний зв'язок є основою реологічних властивостей клейковини, і що позитивний вплив сірки на якість пшениці реалізується через опосередкування співвідношення компонентів клейковини на основі вмісту в них сірки або цистеїну [12]. Однак в роботі [42] на основі технологій «омікс» та польових експериментів чітко показано, що сірка не опосередковує співвідношення компонентів глютену. Встановлено, що застосування сірки посилює накопичення вільного гліцину на початку наливу зерна, а потім сприяє участі гліцину в біосинтезі глютеніну. Гліцин належить до родини аспартагової кислоти, і відмінність його вмісту в гліадинах

(1,75 %) і глютенінах (13,33 %) визначає основну відмінність двох компонентів глютену. Вищий вміст гліцину більше сприяє біосинтезу глютенінів, ніж біосинтезу гліадинів, що призводить до високого співвідношення глютенін/гліадин [42].

Гліадини — мономерні білки, які становлять приблизно 50 % загального вмісту глютену [43]. Вони поділяються на чотири підгрупи: багаті на сірку α -, β -, γ -гліадини та бідні на сірку ω -гліадини, які можуть бути розділені гель-електрофорезом за низького значення рН або високоефективної рідинної хроматографії [44]. Виявлено близький зв'язок між α - та β -гліадинами, тому вони часто називаються гліадинами альфа-типу. Структура гліадинів містить N-кінцевий домен з повторюваними амінокислотними послідовностями, багатими проліном, глютаміном, фенілаланіном, і C-кінцевий домен. Гліадини мають непарну кількість залишків цистеїну, відповідають за в'язкість тіста та негативно впливають на його якість [45].

Глютеніни — це агрегуючі білки з групами цистеїну в кінці та в середині білкової послідовності. Ці цистеїни забезпечують міжмолекулярні дисульфідні зв'язки, створюючи великий діапазон молекулярної маси. Вони здатні до полімеризації шляхом утворення інтермолекулярних -S-S-зв'язків, що формують макромолекулярний каркас клейковини. Глютеніни контролюють міцність й еластичність тіста. Вони поділяються на низькомолекулярні (10—70 кД) (НМГ) і високомолекулярні (80—130 кД) (ВМГ) [6]. Останні далі підрозділяються на x і y типи.

НМГ за послідовністю подібні до γ -гліадинів, становлять приблизно третину всього білка насіння та 60 % усіх білків клейковини [6]. За електрофоретичною рухомістю їх поділяють на три групи: В, С і D, а залежно від того, з якого амінокислотного залишку починається N-термінальний сегмент «дозрілого» поліпептиду — НМГ-с (серин), НМГ-м (метіонін), НМГ-і (ізолейцин) — на підгрупи. Вміст глютенінів НМГ-с та НМГ-м у зернівці найвищий. Ці два класи сполук дуже подібні за первинною структурою та різняться лише за наявністю трьох N-термінальних амінокислот у глютенінів типу НМГ-м. ВМГ є групою запасних білків, які відкладаються в ендоспермі пшениці під час наливу зерна, і основним чинником, що визначає еластичність глютену. Їх частка від загального білка становить приблизно 5—10 % [6].

У пшениці білки клейковини зшиваються та формують мережі через швидке утворення білкової матриці [16]. Якість клейковини вважається найважливішим параметром якості для пшениці, оскільки протеїн глютену (нерозчинний у воді білковий комплекс) надає пшеничному тісту унікальну властивість в'язкопружності [46]. Функціональні й реологічні властивості тіста залежать від співвідношення глютенін/гліадин, співвідношення поліпептидів із високим/низьким вмістом глютеніну, міцності зв'язування гліадинів із глютенінами, розміру й структури поліпептидів глютеніну [47]. Баланс між гліадинами й глютенінами має вирішальне значення для оптимальних реологічних властивостей клейковини та якості хлібопечення. Індекс глютену, тобто співвідношення глютеніну до гліадинів, становить

важливий параметр для вимірювання якості хліба — чим більший індекс глютену, тим вища якість хліба.

Генетика запасних білків. Гліадини кодуються генами у двох ділянках генома: локуси *Gli-1*, локалізовані на коротких плечах гомеологічної групи хромосом 1, які кодують γ - й ω -гліадини, та локуси *Gli-2*, локалізовані на коротких плечах гомеологічної групи хромосом 6, які кодують α/β -гліадини [48]. У пшениці м'якої локуси *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* тісно зчеплені з локусами, що містять кластери генів НМГ [39]. На хромосомах 1A і 1B на відстані близько 20 сМ проксимально від *Gli-A1* та *Gli-B1* перебувають мінорні локуси *Gli-A3* і *Gli-B3*. З *Gli-A1* тісно зчеплені мінорні локуси *Gli-A5* та *Gli-A6*, а з *Gli-B1* — *Gli-B5*, різноманітність за якими враховується при ідентифікації алелів локусів *Gli-A1* і *Gli-B1* [49]. У групі сортів сильних пшениць за частотою переважає алель *Gli-1A4* — 68 %, при погіршенні якості зерна наявність цього алеля значно знижується за одночасного збільшення частки алелів *Gli-1A2*, *Gli-1A3* і *Gli-1A*. За локусом *Gli-1B* переважна більшість сортів сильних пшениць мають тільки один алель — *Gli-1B1*, з погіршенням якості домінує алель *Gli-1B3*. У локусі *Gli-1D* у високоякісних пшениць поширені алелі *Gli-1D4*, *Gli-1D5*, *Gli-1D7*, *Gli-1D10*, при цьому домінує алель *Gli-1D4* — 44,4 % [36].

ВМГ кодуються генами *Glu-1*, включно локуси *Glu-A1*, *Glu-B1* і *Glu-D1* на довгому плечі хромосом 1A, 1B і 1D, відповідно [36]. Кожен із них містить два тісно зчеплені гени, що кодують субодиниці *x*- та *y*-типу. Субодиниці *y*-типу мають більшу молекулярну масу, ніж субодиниці *x*-типу. Загалом більшість субодиниць *x*-типу містять чотири цистеїни — три на N-кінці й один у C-кінцевому домені [39]. Типова субодиниця *y*-типу містить сім цистеїнів — п'ять на N-кінці, один у центральному повторюваному домені та один у C-кінцевому домені [50]. У зв'язку з більшою кількістю цистеїнових залишків, *y*-субодиниці є цінним джерелом для поліпшення якості тіста [44]. Локуси *Glu-1* характеризуються множинним алелізмом: 3 алелі в локусі *Glu-1A*, 11 алелів у локусі *Glu-1B* і 6 алелів у локусі *Glu-1D* [51].

У процесі формування зернівки найпершими, через 13 діб після запилення, виявляються субодиниці, що кодуються локусами *Glu-D1* і *Glu-B1*. Субодиниця, що кодується локусом *Glu-A1*, утворюється пізніше. Початок формування однакових компонентів у сортів пшениці різний. Через 20 діб після запилення починається стрімке накопичення глютенінів, яке досягає піку на 28—31-шу добу, причому накопичення ВМГ, що кодуються локусом *Glu-D1*, є найбільшим [51].

Саме локуси ВМГ роблять основний внесок у визначення хлібопекарської якості борошна [52]. ВМГ, зокрема кодовані *Glu-A1*, головню впливають на збільшення міцності клейковини, розтяжність тіста, а також сприяють збільшенню в об'ємі готової випічки [11]. Встановлено, що локус *Glu-A1* позитивно впливає на коефіцієнт седиментації і збільшення вмісту білка [20]. Із локусом *Glu-D1* пов'язані середні й високі показники випічки хліба внаслідок збільшення еластичності тіста. З теоретичного погляду, гексаплоїдні сорти пшениці можуть експресувати 6 різних ВМГ: 1Ax, 1Ay, 1Bx, 1By, 1Dx і 1Dy, хоча фактично через мовчання генів, що кодують

субодиницю Au, майже всі вони експресують від 3 до 5 ВМГ, за винятком кількох сортів, у яких активовані усі 6 [53]. З іншого боку, про експресію субодиниці 1Au часто повідомляють у диплоїдній та тетраплоїдній пшениці. Показано, що експресія субодиниці Au позитивно впливає на вміст білка в зерні, урожайність і якість зерна [54]. Частота експресії 1Dx, 1Du і 1Vx зазвичай найвища, тоді як субодиниці 1Ax і 1Vu іноді взагалі не виражені.

НМГ вкрай важливі в детермінації хлібопекарської якості зерна. Вони кодуються локусами *Glu-3* (*Glu-A3*, *Glu-B3*, *Glu-D3*), локалізованими на гомеологічній групі хромосом 1, і кожен локус має кілька генних копій [55]. Хоча НМГ також мають виражену дію на властивості тіста, але вони менш вивчені через перекриття з гліадинами при електрофорезі на SDS-ПААГ. Відомі *Gli/Glu* локуси за силою їхнього впливу на якість борошна можна поставити в ряд: *Glu-1* > *Glu-3* > *Gli-1* > *Gli-2*.

Найповніша та коректно доказова база щодо існування кореляційної залежності між алельним складом локусу *Glu-1* і показниками хлібопекарської якості пшениці була отримана в дослідженнях вчених з Інституту селекції Великої Британії на чолі з доктором Пейном, у яких було використано серію рекомбінантно-інбредних ліній від схрещування різних за якістю сортів пшениці. Пейн запропонував умовну шкалу та систему оцінки впливу певних алелів локусу *Glu-1* на якість борошна пшениці, так звану шкалу якості, або «quality score» [56]. Подібні дослідження були виконані в багатьох інших лабораторіях світу з використанням різноманітного генетичного матеріалу. Ці дослідження підтвердили, що практично кожен алель локусу *Glu-1* має певний, різної сили, позитивний або негативний вплив на показники хлібопекарської якості борошна пшениці. Показано, що вплив алелів локусу *Glu-1* кумулятивний. Локус *Glu-D1* кодує дві субодиниці високомолекулярних глютенінів, *Glu-B1* — одну або дві субодиниці, *Glu-A1* — одну або жодної [6].

Виявлено позитивний вплив на якість випікання хліба алелів, що кодують субодиниці 1Ax1, 1Ax2*, 1Vx7+1Vy9, 1Vx14+1Vy15, 1Vx17+1Vy18 і 1Dx5+1Du10 [51]. Внески кожного ВМГ у властивості тіста були ранжовані в такому порядку: 1Dx5+1Du10 > 1Vx17+1Vy18 > 1Ax1+Null [56]. Однак декілька досліджень показали, що всі ВМГ позитивно впливають на якість тіста або хліба і відрізняються лише за силою, оскільки відсутність ВМГ зі слабкішими ефектами, такими як 1Dx2, 1Du12, 1Vx20 і 1Vy20 призвело до нижчої якості переробки борошна в мутантів пшениці [25].

Загалом локуси *Glu-D1* виявили найзначніший вплив на якість тіста та хлібопекарські властивості борошна порівняно з *Glu-B1* і *Glu-A1* [36]. Показано, що як *Glu-D1*, так і *Glu-B1* впливають на якість тіста самі собою, тоді як ефекти локусів *Glu-A1* залежать від присутності інших субодиниць *Glu-1* [56]. Алель *Glu-D1d*, що кодує 1Dx5 і 1Du10, має найбільшу оцінку, що відповідає вищим якостям для приготування хліба, тоді як *Glu-A1c*, *Glu-B1a*, *Glu-B1d* і *Glu-D1c* мають найнижчі оцінки, що відповідає поганій хлібопекарській якості [12].

Експресія генів запасних білків пшениці. Гени запасних білків пшениці мають просторово-часову специфічну експресію та здебільшого функціонують на середній і пізній стадіях розвитку насіння [57]. Хоча синтез білків регулюється багатьма чинниками, головним чином це відбувається на рівні транскрипції [57]. У промоторах цих генів було ідентифіковано серію консервативних *цис*-елементів, включно сайти зв'язування bZIP, DOF, R2R3MYB, сайти повторів RY та інші [58]. Крім того, визначено фактори транскрипції (ТФ), які беруть участь у регуляції експресії генів глютену, такі як bZIP, DOF, MYB і ВЗ. Як ТФ bZIP гетеродимеризувальний білок SPA запобігає зв'язуванню з *цис*-мотивами та пригнічує синтез як НМГ, так і ВМГ, що призводить до зниження співвідношення глютенін/гліадин [59]. ТаРВF-D, один із ТФ DOF, зв'язує проламіновий бокс промоторів *Glu-1Bx8* і *Glu-1Dx2* й знижує рівень їх метилювання, а його надекспресія посилює накопичення ВМГ у зерні пшениці [60]. ТаFUSCA3, член надродини ТФ ВЗ, специфічно зв'язується з мотивом RY промоторної області *Glu-1Bx7* для активації його експресії, також виявлена його взаємодія з ТаSPA [61]. Нещодавно з'ясовано, що деякі ТФ NAC (ТаNAC019, ТаNAC100 і ТаSPR) у пшениці регулюють накопичення запасних білків зерна [57]. ТаNAC019, специфічний для ендосперму пшениці, зв'язується з мотивом у промоторній області генів *Glu-1* та в координації з ТаGAMyb безпосередньо активує експресію генів ВМГ і опосередковано модулює експресію ТаSPA [57]. У пшениці було ідентифіковано два алельні варіанти ТаNAC019-В: ТаNAC019-ВІ та ТаNAC019-ВІІ й показано, що ТаNAC019-ВІ може поліпшити якість переробки борошна та є важливим геном-кандидатом для поліпшення якості пшениці [57].

Поширеність алелів запасних білків. З найбільшою частотою у сортах пшениці світу виявляють такі алелі ВМГ, як *Glu-A1(2*)*, *Glu-B1(7+8)*, (7+9), (17+18), (20) і *Glu-D1* (5+10), (2+12). Кращі хлібопекарські якості мають сорти з наявністю алелів *Glu-A1(1)/(2*)*, *Glu-B1(7+8)/(7+9)/(17+18)* і *Glu-D1* (5+10), а сорти з низькою хлібопекарською якістю характеризуються наявністю таких алелів, як *Glu-A1* (нульовий), *Glu-B1* (6+8)/(13+16)/(20)/(22) і *Glu-D1* (2 + 12) [62]. Вважається, що пара *Glu-D1* (4+12) має найменший вплив на об'єм седиментації [63].

Серед різних видів алелів дослідники виявили унікальний алель *Glu-B1al*, який кодує надекспресію 1Bx7 (Vx7OE). Цей алель характерний для пшениць із найвищими показниками хлібопекарської якості борошна і є одним із найсильніших за позитивним впливом на неї [35]. Він доволі часто трапляється серед світової популяції високоякісних сортів м'якої пшениці, а також низки українських сортів [64]. У порівнянні з геном, що кодує нормальні субодиниці 1Bx7, ген 1Bx7OE має дуплікацію завдовжки 18 пн у кодуючій області та вставку 43 пн в області приєднання матриці (MAR) вище промотора гена. Є докази того, що алель *Glu-B1al* містить дві копії гена глютеніну *x*-типу [35]. Шляхом секвенування бактеріальної штучної хромосоми (BAC) вчені повідомили про 10,3 кб сегментарну дуплікацію, яка містить ген Vx7 і фланкувальний довгий кінцевий повтор (LTR) рет-

роелемента [65]. Згідно з дослідженнями, що охоплюють велику кількість диплоїдних, тетраплоїдних та гексаплоїдних зразків, LTR ретроелемент/дуплікація не була знайдена в зразках без гіперекспресії *Vx7*. Ці результати демонструють, що дуплікація гена в локусі *Glu-B1*, опосередкована вставкою ретроелемента, призводить до надекспресії субодиниць *Vx7* [51].

Полімеразна ланцюгова реакція та імунологічний аналіз із застосуванням специфічних моноклональних антитіл є альтернативними способами виділення нових генів, що кодують ВМГ [51]. Відповідно до проаналізованих алелів ВМГ із понад 7830 сортів/ліній, локуси *Glu-1* проявляють високий генетичний поліморфізм — виявлено понад 100 алельних варіацій [66]. Зокрема, алелі *Glu-1B* і *Glu-1D* демонструють вищу змінну частоту, тоді як частота алелів *Glu-1A* є набагато нижчою. Останнім часом було ідентифіковано нові гени *Glu-1* із місцевих сортів пшениці або споріднених видів. Ці гени були визначені як такі, що мають потенційно прикладне значення для селекції пшениці, а також докладені зусилля для їх передачі в бажані генотипи [51].

Підвищення вмісту білка в зерні пшениці — одне із стратегічних завдань сучасної селекції. Однак цей показник є складною полігенною ознакою, значною мірою залежною від агрокліматичних умов і, як наслідок, складно контролюваною та керованою в процесі селекції [67]. Виявлено різницю вмісту білка в зерні не тільки між рослинами однієї популяції, а й між різними зернами одного колоса. Цей показник знаходиться під контролем регуляторних генів, а не генів, які кодують запасні білки [58]. Встановлено негативні кореляції між вмістом білка в зерні та компонентами структури врожаю (маса зерна, його розмір й урожай, кількість зерен із колоса та з рослини) [34]. Їх наявність підтверджує те, що поліпшення сортів м'якої пшениці за вмістом білка в зерні дуже складне завдання.

Останніми роками з використанням спеціального генетичного матеріалу, а також молекулярно-генетичних маркерів виявлено локуси кількісних ознак вмісту білка в зерні м'якої пшениці. Одним із перших був мікросателітний маркер *wmc 41*, розміщений на хромосомі 2D, який маркує QTL, що визначає 18,73 % генетичної мінливості ознаки [68]. Потім було виявлено маркер *wmc 415*, що знаходиться на хромосомі 5A і визначає 6,21 % генетичної мінливості ознаки в популяції майже ізогенних ліній [69]. У подальших дослідженнях було знайдено інші локуси на хромосомах 3D, 4A, 6B, 7A, 7D [68]. Деякі QTL були виявлені на всіх 21 хромосомах пшениці.

Особливий інтерес у даному напрямі представляє ген *Gpc-B1* (Grain protein content), який розташований на короткому плечі хромосоми 6BS і збільшує вміст білка й водночас кількох ключових мікроелементів у зерні гексаплоїдної та тетраплоїдної пшениці в різних кліматичних умовах внаслідок прямого впливу на деградацію хлорофілу в листках, що призводить до пришвидшення фізіологічного старіння рослин й ефективнішої ремобілізації азоту з вегетативних органів у зерно [67]. Вперше ген *Gpc-B1* був ідентифікований у дикій полбі *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* із національних фондів зарод-

кової плазми Ізраїлю. Цей QTL був картований як менделюючий регіон розміром 2,7 сМ. За допомогою (ВАС-бібліотеки) *T. dicoccoides* було складено фізичну карту цього регіону й ідентифіковано окремих ген NO APICAL MERISTEM-B1 (NAM-B1) [44].

Gpc-B1 (NAM-B1) — це перший ген у пшениці, відповідальний за варіабельність ознаки «вміст білка в зерні», який був клонований на основі генетичної карти. У серії експериментів, виконаних у різних країнах світу на різному генетичному фоні та за контрастних умов вирощування, доведено високу ефективність використання гена *Gpc-B1* у селекційних програмах із метою підвищення вмісту білка в зерні, поліпшення його технологічної і споживчої цінності [67, 70]. Ефект гена було досліджено в гібридних популяціях та показано значне збільшення порівняно з вихідною лінією вмісту в зерні цинку (60 мг/кг проти 47,5 мг/кг), заліза (44,2 мг/кг проти 35,9 мг/кг), марганцю (53,9 мг/кг проти 40,9 мг/кг) і білка (14,4 % проти 10,8 %) [71].

Зроблено спроби визначити в генотипів з алелем *Gpc-B1* дикого типу таку характеристику, як «збір білка з гектара» посіву, який є добутком показників вмісту білка в зерні на урожай зерна. Результати сімох подібних досліджень підтвердили, що алель *Gpc-B1* справді сприяв підвищенню збору білка з гектара в межах 229—1440 кг/га [67]. Дослідженнями українських генетиків показано, що даний ген, інтрогредований у геном гексаплоїдної озимої пшениці, зумовлює підвищення вмісту протеїну в зерні на 3 % порівняно зі стандартними сортами [72]. Створено перший і поки що єдиний в Україні сорт озимої пшениці Унція, який передано до Державного сортопробування. Проте ефект гена *Gpc-B1* на вміст у зерні пшениці білка та мінералів, хоч і є доволі сильним, істотно маскується кліматичними чинниками і є складним для досліджень [67].

Крохмаль. Крохмаль — це основний компонент пшеничного борошна і його роль у визначенні технологічних та хлібопекарських властивостей останнього надзвичайно важлива. Вміст крохмалю в зерні пшениці становить 63—72 % в перерахунку на суху речовину [11]. За хімічною структурою він є полісахаридом, структурною основою якого є молекула D-глюкози, яка знаходиться в полімерній молекулі крохмалю у формі α -D-глюкопіранози [73]. До складу крохмалю входять два основні гомополімери D-глюкози: амілоза, яка становить приблизно 20—25 % маси крохмалю та амілопектин, який становить 70—75 %. Амілоза — це нерозгалужений лінійний полімер (від 1000 до 10 тис. залишків глюкози), в молекулі якого глюкозидні залишки поєднані між собою α -1,4-зв'язками. Амілопектин має вищий, ніж амілоза, ступінь полімеризації (від 100 тис. до 10 млн залишків глюкози). На відміну від амілози, приблизно 5 % глюкозидних залишків у молекулярній структурі амілопектину формують між собою α -1,6-зв'язки, внаслідок чого утворюються розгалуження в ланцюгу цієї молекули. Взаємозв'язок між обома полімерами може вплинути на фізичні та хімічні властивості крохмалю (клейстеризація, склеювання і гелеутворення), а отже й на якість кінцевих продуктів [11].

Крохмаль пов'язаний не тільки з якістю харчових продуктів, але й з терміном їх зберігання і харчовою цінністю: вищий вміст аміло-

зи пов'язаний із вищим вмістом стійкого крохмалю (функціонує як клітковина), що має вплив на здоров'я людини [11]. Він накопичується в спеціалізованих органелах клітини — амілопластах, а утворення крохмальних гранул починається через 4—5 днів після цвітіння пшениці. В зерні пшениці за розміром відрізняють три основних типи крохмальних гранул: тип А — 15—35 мкм, тип В — 5—10 мкм, і тип D — менше 2 мкм.

Складна структура крохмалю вказує на те, що в його синтезі бере участь комплекс генів, які контролюють систему ферментів, що каталізують різні етапи утворення з мономеру глюкози складного полісахариду крохмалю. На хромосомах пшениці 1A, 1D, 2A, 2D, 7A, 7B, 7D було виявлено кілька QTLs, пов'язаних із загальним вмістом крохмалю [38]. Щонайменше чотири класи ферментів беруть участь у біосинтезі крохмалю в ендоспермі пшениці: GBSS (зв'язані з крохмальними гранулами синтетази GBSSI та GBSSII), синтетази крохмалю (SSI, SSII, SSIII), ферменти розгалуження ланцюга крохмалю (BEI, BEIIa, BEIIb) та ферменти дерозгалуження ланцюга крохмалю (DBE) [73]. Фермент GBSS є основним ферментом біосинтезу амілози. Мутації генів, що кодують синтез цього ферменту, призводять до появи ознаки воскоподібного ендосперму, відомого під назвою ваксі. Результатом таких мутацій є повне блокування синтезу ферменту і, відповідно, блокування синтезу амілози [11].

Японські вчені першими ідентифікували в пшениці три гомеологічні Wx-гени: *Wx-A1*, *Wx-B1* та *Wx-D1*, які локалізовані в гомеологічних хромосомах 7AS, 4AL та 7DS, відповідно [73]. Кожний Wx-ген має два алелі: активний алель, який кодує синтез певного Wx-протеїну, та неактивний, або нуль-алель, який блокує синтез Wx-протеїну. Серед сортів пшениці світової колекції були знайдені різні комбінації активних і неактивних Wx-алелів. Кожний неактивний Wx-нуль-алель фактично спричинює зниження на певну величину вмісту амілози в крохмалі та змінює загалом співвідношення амілоза/амілопектин у зерні пшениці. Поєднання усіх трьох неактивних нуль-алелів в одному сорті пшениці призводить до повного блокування синтезу амілози в крохмалі. Пшениця, у якої наявні три нуль-алелі цих генів, отримала назву ваксі, а її крохмаль складається з одного лише амілопектину [73]. Пшениця з одним або двома Wx-нуль-алелями матиме частково блокований синтез амілози й називається частково-ваксі.

Цільове дослідження підтвердило, що експресія нульового алеля локусу *Wx-B1* впливає на вміст амілози, знижуючи його, а його блокування, відповідно, збільшує частку цього полісахаридного залишку в складі крохмальних гранул [74]. Відповідно, змінюється тип крохмальних гранул, їхня мікроструктура, розмір, термічні властивості тощо, і те, як вони впливають на хлібопекарські якості борошна, отриманого із цієї пшениці. Так, при експресії гена *Wx-B1b* і зниженні вмісту амілози дослідники виявили такий вплив на якість хліба, як однорідніша пориста структура, збільшення об'єму хліба та термінів його зберігання [75]. У так званих «скляних» сортів, які характеризуються зниженим вмістом амілози у складі крохмалю, зафіксували збільшення вмісту білка та велику здатність до набухання [74].

Співвідношення амілоза/амілопектин у пшеничному крохмалі має важливе значення для його технологічних властивостей. Під час помелу зерна борошно пшениці ваксі має значно вищий, ніж у звичайної пшениці, відсоток зруйнованих крохмальних гранул. Наслідком їх руйнування є підвищення водопоглинальної здатності (ВПЗ) та амілолітичної активності борошна. Підвищена ВПЗ збільшує ваговий вихід продукту, а більш активний амілоліз додає об'єму випеченому хлібу [73]. Такий важливий для якості хліба показник, як «число падіння» у пшениці ваксі коливається в межах 67–80 с. Таке низьке «число падіння» буває у хлібопекарської пшениці лише в умовах критичного проростання зерна на пні. Тому співвідношення амілоза/амілопектин є одним із головних технологічних показників якості борошна для локшини.

Випробування сортів пшениці світової колекції, виконане в різних лабораторіях, показало, що жоден сорт не був представлений трьома нуль-алелями генів *Wx-A1*, *Wx-B1* і *Wx-D1* [76]. Сорти лише з нуль-алелем *Wx-A1* були знайдені серед сортів Японії, Кореї та Туреччини з частотою, яка ледве перевищувала 1 %. Досить часто нуль-алель гена *Wx-B1* знаходили серед сортів пшениці Індії та Австралії. А нуль-алель гена *Wx-D1* було знайдено лише у двох сортів пшениці з Китаю. Від схрещування сортів пшениці Kanto 107 (нуль-алелі генів *Wx-A1* і *Wx-B1*) та Bai Huo (нуль-алель гена *Wx-D1*) були відібрані перші в природі лінії пшениці ваксі з нуль-алелями усіх трьох генів [75]. Сьогодні пшениця ваксі — нове слово в селекції цієї важливої культури. Основною метою сучасних досліджень є визначення шляхів швидкої ідентифікації генотипів ваксі, напрямів їх використання у харчовій, хлібопекарській, кондитерській, технічній та інших галузях.

Твердість зерна. Текстура, або твердість зерна, є наслідком ступеня адгезії між гранулами крохмалю та навколишньою білковою матрицею всередині ендосперму пшениці [11]. Ця ознака використовувалася для класифікації пшениці з давнини і є фундаментальною основою світової торгівлі пшеничним зерном. Текстура зерна впливає на декілька параметрів, пов'язаних із помелом пшениці: вихід борошна, потреба в енергії, розподіл частинок борошна та манної крупи за розміром, а також відсоток пошкодження крохмалю [11]. У світовій практиці пшеницю класифікують за ознакою твердості зерна на екстрाम'якозерну, м'якозерну, середньом'якозерну, твердозерну, середньотвердозерну, екстратвердозерну [77]. Твердозерна пшениця є цінною для хлібопекарської промисловості, тому що під час помелу в неї утворюється велика кількість пошкоджених гранул крохмалю, що приводить до більшого поглинання та утримання води, що забезпечує ефективніший підйом тіста. Борошно з неї використовують переважно для виготовлення різних сортів хліба, а борошно з м'якозерної пшениці — в кондитерській галузі для виготовлення бісквітних виробів.

Твердість зерна залежить як від генетичних особливостей сорту пшениці, так і від умов та технологій вирощування. Розуміння властивостей текстури ендосперму прийшло внаслідок виявлення білка, названого фріабліном із молекулярною масою 15 кД, який міститься у великій кількості в м'якозерних сортах м'якої пшениці, в незначній

кількості в твердозерних і не виявляється у тетраплоїдній пшениці [78]. Біохімічні дослідження встановили, що фріабілін складається з пууроіндолінів та білків м'якозерності (grain softness protein family, GSP-1).

Пууроіндоліни є катіонними білками, що характеризуються доменом, багатим на триптофан, і α -спіральною складкою, стабілізованою п'ятьма дисульфідними зв'язками [79]. Знайдені дві ізоформи білка з дуже близькою електрофоретичною рухомістю — пууроіндолін *a* (*Pina*) і пууроіндолін *b* (*Pinb*), які мають близько 60 % гомології. В зерні пшениці вміст пууроіндолінів становить 0,07—0,10 % сухої речовини та показано, що *Pina* наявний в ендоспермі, а *Pinb* — в алейроновому шарі й ендоспермі. Пууроіндоліни перешкоджають руйнуванню крохмальних зерен при помелі. Гени, що кодують пууроіндоліни, характеризуються множинним алелізмом: нарахували 19 алелів у *Pina-D1* (*Pina-D1b~t*) і 28 алелів у *Pinb-D1* (*Pinb-D1b~ac*) [80]. Також виявлено чотири невідомі раніше мутації (*p*, *q*, *r*, *s*) у гені, що кодує пууроіндолін *b* [78]. Здебільшого ці мутації являли собою заміну або випадіння одиничного нуклеотиду, що зумовлює заміну будь-якої амінокислоти в білковій молекулі й припинення синтезу поліпептиду.

Аналіз розповсюдження мутантних алелів пууроіндолінових генів у м'якої пшениці дав змогу виявити значні відмінності їх складу в різних регіонах світу [81]. Сорти пшениці з Північної Європи та Північної Америки містять більше твердозерних зразків, ніж сорти із Китаю. У сортів з Китаю м'якозерні зразки переважали не тільки серед місцевих і старих селекційних сортів, а й серед сучасних, що є наслідком використання зерна переважно для приготування локшини [81].

Протеїн м'якості зерна пшениці (*Gsp1*) — це пууроіндоліноподібний білок, який демонструє специфічне посттрансляційне дозрівання та не взаємодіє з ліпідами [82]. Порівняно з пууроіндолінами, *Gsp1* досі залишається менш вивченим через низький рівень експресії і відносно важке очищення. Гени, що контролюють *Gsp-1*, локалізовані в кожній із трьох хромосом п'ятої гомеологічної групи, в хромосомі 5D один з генів зчеплений із генами пууроіндолінів.

Ряд вчених вважають, що текстура зерна залежить не так від загальної кількості пууроіндолінів, як від наявності обох білків дикого типу *Pina* та *Pinb*, що показано при дослідженні шести трансгенних ліній, які мали додатковий ген дикого типу [83]. При схрещуванні цих трансгенних ліній із генотипами, які не мали пууроіндоліну *b* чи пууроіндоліну *a*, встановлено, що додавання *Pinb-D1a* зумовлює більш м'якозерну текстуру, ніж додавання *Pina-D1a* [84].

Генетичний контроль ознак якості. В основі селекції пшениці лежить генетичне вдосконалення. З цієї причини знання спадковості кожної ознаки якості, її генетичної основи й того, наскільки на її варіацію впливають різні чинники середовища, має фундаментальне значення для ефективного поліпшення якості пшениці. Серед елементів, що впливають на якість пшениці, найбільше вивчені твердість зерна, якість клейковини, колір борошна та властивості крохмалю (таблиця).

СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ ЯКОСТІ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ

Гени, пов'язані з головними ознаками якості зерна пшениці (за [11])

Ознака	Хромосоми	Локус/ген	Білок/фермент
Твердозерність	5DS	<i>Hardness</i>	Пуруіндоліни <i>a, b</i>
Якість клейковини	1AS, 1BS, 1DS 1AL, 1BL, 1DL 1AS, 1BS, 1DS 6AL, 6BL, 6DL	<i>Glu3</i> <i>Glu1</i> <i>Gli1</i> <i>Gli2</i>	Низькомолекулярні глютеніни Високомолекулярні глютеніни γ - та ω -гліадини α/β -гліадини
Накопичення жовтого пігменту	7AL, 7BL, 7DL 4AL, 4BL, 4DL 2AS, 2BS, 2DS 3A, 3B, 3D	<i>Psy1</i> <i>Pds1</i> <i>Zds1</i> ϵ - <i>LCY</i>	Фітоенсинтаза Фітоендесатураза ζ -каротиндесатураза Лікопен- ϵ -циклаза
Деградація жовтого пігменту	4AS, 4BS, 4DS	<i>Lox1.1</i>	Ліпоксигеназа
Зміна кольору борошна	2AL, 2BL, 2DL	<i>Ppo1</i>	Поліфенолоксидаза
Функціональність крохмалю	7AS, 4AL, 7DS 7AS, 7BS, 7DS 7AS, 7BS, 7DS 1AS, 1BS, 1DS 7AL, 7BL, 7DL 2AL, 2BL, 2DL 2AL, 2BL, 2DL	<i>Wx1</i> <i>Ss1</i> <i>Ss2</i> <i>Ss3</i> <i>Sbe1</i> <i>SbeIIa</i> <i>SbeIIb</i>	Синтаза гранульованого крохмалю I Крохмаль-синтаза I Крохмаль-синтаза IIa Крохмаль-синтаза III Фермент розгалуження крохмалю I Фермент розгалуження крохмалю IIa Фермент розгалуження крохмалю IIb

Зміна твердості зерна здебільшого визначається генами *Pina-D1* і *Pinb-D1*, розташованими в локусі *Hardness* на короткому плечі хромосоми 5D. Коли наявна форма дикого типу двох генів *Pin* (алелі *Pina-D1a* та *Pinb-D1a*), зерна пшениці мають м'яку структуру. Навпаки, коли будь-який із двох генів мутований, зерна пшениці демонструють тверду структуру. Через відсутність генома D і, отже, двох генів *Pin-D1*, зерно твердої пшениці має надзвичайно тверду структуру [11]. Також було виявлено додаткові незначні варіації твердості зерна серед сортів пшениці з однаковим профілем *Pin*. Ця мінливість може визначатися як чинниками довкілля, так і генетичними чинниками, що впливають, серед іншого, на вміст білка та вологи в зерні, склоподібність і морфологію зерна, а також кількість і якість пентозану [11].

Помірна або висока спадковість спостерігається для якості клейковини, в середньому 60 % її варіацій пояснюють генотипними відмінностями. Більшість цих варіацій пов'язана з відмінностями в комбінації глютенотворювальних білків, до того ж ВМГ (локуси *Glu-1*) і НМГ (локуси *Glu-3*), як правило, є основними детермінантами цих відмінностей. Зокрема було показано, що варіація у ВМГ пояснює мінливість сили клейковини в м'якої пшениці від 20 до 30 % [11]. Вплив НМГ на якість клейковини різний у м'якої й твердої пшениці. У м'якої пшениці варіації НМГ мають менший вплив на властивості клейковини порівняно з ВМГ, що становить 10–20 % спостережуваної мінливості. З іншого боку, в твердої пшениці вплив НМГ на якість клейковини більший, ніж ВМГ [11].

Подібно до твердості зерна, колір борошна зазвичай демонструє високу спадковість — близько 90 % варіацій, що спостерігаються в

жовтизні борошна, залежать від генотипу. Встановлено, що варіації генів фітоенсинтази I (*PsuI*) пов'язані як у м'якої, так і твердої пшениці з великими змінами вмісту каротиноїдів у борошні [85]. Значні зміни кольору борошна можуть бути наслідком активності специфічних ферментів. Наприклад, деградація жовтого кольору переважно визначається активністю ліпоксигенази (LOX). Було картовано гени, що кодують цей фермент і показано, що алелі *Lox-Bl.lc* і *TaLox-Blb* твердої і м'якої пшениці, відповідно, різко знижують кількість й активність LOX [85]. Так само були виявлені та нанесені на карту гени, що кодують поліфенолоксидазу (PPO), яка пов'язана з потемнінням тіста. Гени *Ppo-Al* і *Ppo-Dl* контролюють дію ферменту, а зокрема алелі *Ppo-Alb* і *Ppo-Dla* знижують його активність [86].

Властивості крохмалю показують помірну або високу спадковість, а відмінності в генотипі пояснюють понад 30 % спостережуваних фенотипних варіацій. Мутації в ключових генах, задіяних у шляху біосинтезу крохмалю, були пов'язані зі значними змінами його фізичних властивостей. Зокрема мутації в гені *GBSS* спричинювали збільшення частки амілопектину або повну відсутність амілози. Подібно мутації в генах, які беруть участь у синтезі амілопектину, як от гени синтази крохмалю (*SS*) або ферменту розгалуження крохмалю (*SBE*), призвели до синтезу крохмалю з більшим вмістом амілози (стійкого крохмалю) [87]. Однак до 60 % спостережуваних фізичних властивостей крохмалю залежать від умов навколишнього середовища та змін в інших компонентах зерна [11]. Біотичні та абіотичні стреси під час вегетації рослин також впливають на його властивості. Наприклад, вилягання часто призводить до підвищення активності альфа-амілази, що супроводжується швидшим розкладанням крохмалю в борошні під час замішування та бродіння й спричинює різні проблеми з кінцевою якістю продуктів [87].

Вплив чинників навколишнього середовища на якість зерна. Якість зерна залежить від генотипу (*G*), середовища (*E*) і їхньої взаємодії (*G × E*). Розуміння ступеня впливу взаємодії *G × E* є ключем для добору добре адаптованих генотипів, рекомендованих для виробництва [88]. Показано, що на вміст білка та вихід борошна сильніше впливало середовище, на ознаки, пов'язані з якістю клейковини — генотип, а взаємодія *G × E* була важливою для розтяжності клейковини [89].

Залежно від навколишнього середовища вміст і співвідношення білків, які утворюють глютен, сильно змінюються, що впливає як на реологічні властивості, так і на якість для кінцевого використання [90]. Наприклад, стрес внаслідок посухи зазвичай пов'язаний зі збільшенням вмісту білка в зерні та полімерної фракції клейковини, що сприяє збільшенню її міцності. Навпаки, лінії пшениці, вирощені в умовах теплового стресу, зазвичай мають більший вміст білка, але нижче співвідношення глютенін/гліадин, що призводить до слабшої та розтяжнішої клейковини [11]. Також за теплового стресу на стадії наливу зерна збільшується співвідношення амілози до амілопектину, що призводить до зниження еластичності тіста [91]. Хоча за високих температур спостерігається загальне підвищення вмісту білка відносно вмісту крохмалю, склад білків змінюється в бік нижчої якості бо-

рошна. Тепловий шок знижує ступінь полімеризації субодиниць глютеніну шляхом зміни утворення дисульфідних зв'язків між ними. Крім того, білки теплового шоку беруть участь у формуванні, згортанні та полімеризації пептидів у зерні й можуть дезагрегувати та гідролізувати деформовані під впливом стресових умов білки, порушуючи синтез та полімеризацію глютену, що впливає на структуру тіста [91].

Біотехнологічні підходи наразі широко використовуються для поліпшення якості зерна пшениці. Одним із завдань застосування біотехнологій є підвищення якості зерна шляхом: 1) збільшення вмісту білка; 2) збільшення вмісту незамінних амінокислот, таких як лізин; 3) збільшення вмісту високомолекулярних глютенінів для поліпшення хлібопекарських властивостей пшеничного борошна; 4) модифікація крохмальної композиції і об'єму; 5) виробництво фармацевтичної продукції та нутрицевтиків.

Гени, що кодують субодиниці ВМГ, були одними з перших, введених у геном пшениці з метою покращення якості тіста [92]. Вбудовування субодиниць 1Ах1 і 1Dх5 шляхом генетичної трансформації у кількох сортів м'якої пшениці спричинило ступінчасте їхнє збільшення та зміну композиції клейковини. Надекспресія 1Dх5 у трансгенній пшениці (*T. aestivum*) спричинила чотирикратне збільшення частки клейковини, а також відповідне збільшення пропорції загального білка й глютенінів. Коекспресія 1Ах1 та пу-роїндоліну покращує властивості замішування тіста в трансгенній твердій пшениці [93].

Інтерес до генетичної модифікації гліадинів був стимульований не лише завдяки їх внеску в якість тіста, а й тому, що вони містять більшість пов'язаних імуногенних епітопів, що спричинює у людей імунні стани, такі як анафілаксія, спричинена фізичним навантаженням (WDEIA), і целиакія [9]. У пшениці сорту Bobwhite було отримано сім трансгенних ліній із сайленсингом гена γ -гліадину, де їхня частка була знижена на 33–80 %, що сприяло утворенню міцнішого тіста з покращеною стійкістю до надмірного перемішування [94]. Також повідомлялося про отримання трансгенної пшениці з сайленсингом гена α -гліадину, яка характеризувалася підвищеним показником сили борошна та збільшенням об'єму випічки [95]. З використанням технології РНК-інтерференції (РНКі) отримано трансгенні лінії зі знизеним рівнем ω -5-гліадинів, що поліпшило якість борошна [96]. Згодом були створені лінії із пригніченням генів всіх трьох груп α -, γ - та ω -гліадинів, із значним зменшенням (у деяких випадках до 90 %) вмісту гліадину [97].

Слід зазначити, що у ліній трансгенної пшениці з пригніченим синтезом гліадинів борошно менш токсичне для людей, які хворіють на целиакію. Показано, що технологія CRISPR/Cas9 може бути використана для ефективного зменшення кількості α -гліадинів у зерні та знизення імунної реактивності на 85 % [98]. Описано спробу розробити природну дієтичну терапію для хворих на целиакію пригніченням транскрипції гомеологів DEMETER (DME) пшениці за допомогою РНКі [99]. Отримано трансформанти, які продемонстрували

пригнічення кількості транскриптів DME до 85,6 % і зменшення кількості імуногенних проламінів до 76,4 %.

Повідомлялося про підвищення твердості зерна пшениці глушінням генів *Pina* та *Pinb* [100]. Зниження рівня транскриптів обох генів спричинило значне зменшення або відсутність білків пу-роїндолінів і збільшення твердості зерна.

Низку досліджень було зосереджено на біосинтетичних шляхах, збільшенні вмісту та модулюванні якості крохмалю. Зниження рівня експресії ТФ *TaRSR1*, який негативно регулює експресію генів деяких ферментів, пов'язаних з синтезом крохмалю, сприяло збільшенню його вмісту на 30 %, і також збільшенню продуктивності на ~20 % в перерахунку на масу 1000 зерен [101]. Також низка експериментів виконана для зниження регуляції ферментів розгалуження крохмалю, SBEIIa та SBEIIb, що спричинило істотне збільшення рівня амілози в пшениці [102]. Зниження експресії ферменту, необхідного для фосфорилування крохмалю, зумовлювало зменшення вмісту фосфорильованого крохмалю в м'якої пшениці, що супроводжувалось збільшенням вегетативної маси, розміру зерна і його врожаю до 29 % у наступних поколіннях [103]. Для підвищення рівня каротиноїдів у зерні була створена трансгенна елітна пшениця, в ендоспермі якої експресується ген фітоенсинтази кукурудзи [104].

Для збільшення розміру зерна та врожайності пшениці, декілька генів були відредаговані системою CRISPR/Cas9: *TaGASR7*, пов'язаний з довжиною зерна [105], *TaGW2*, який є негативним регулятором розміру зерна і маси 1000 зерен [106] і *TaDEP1* [107]. Рослини, які несуть нокаутні мутації у всіх трьох копіях гена *TaGW2* показали значно збільшену масу 1000 зерен (27,7 %), площі зерна (17,0 %), ширини зерна (10,9 %) і довжини зерна (6,1 %) порівняно з вихідними [106]. Ідентифіковано новий ген пшениці, *TaNAC-S*, трансгенна над-експресія якого сприяла затримці старіння листків та збільшенню вмісту білка в зерні [108]. Застосовано систему CRISPR/Cas9 для редагування гена *TaNAC2* в пшениці, втрата функції якого може зумовлювати збільшення розміру зерна й зміни в реакціях на стрес [109]. Надекспресія гена нітратредуктази тютюну (*NtNR*) у двох комерційних сортах озимої пшениці, ND146 і JM6358, спричинила значне збільшення вмісту білка в зерні та маси 1000 зерен у більшості проаналізованих нащадків T₁ [110].

Експресія гена, який кодує фітазу *Aspergillus niger*, ферменту, що розкладає фітинову кислоту, були першими успішними спробами трансгенного біозбагачення зерна пшениці залізом. Надекспресовано гени транспортера вакуолярного заліза (*TaVIT*) у двох сортів пшениці та виявлено, що введення одного з генів (*TaVIT2*) спричинило більш ніж дворазове збільшення вмісту заліза в борошні [111].

Канцерогенний акриламід є технологічним забрудненням, яке було виявлено в низці продуктів, включно хліб, пироги, тістечка, печиво, тісто та сухі сніданки [112]. Оскільки вільний аспарагін є основним прекурсором для утворення акриламиду під час високотемпературного випікання, було проведено численні дослідження для зменшення його концентрації в зерні пшениці. У геномі пшениці ви-

явлено п'ять генів аспарагінсинтетази: *TaASN1*, *TaASN2*, *TaASN3.1*, *TaASN3.2* і *TaASN4*, серед яких *TaASN2* є специфічним для насіння з найвищою експресією в зародку [113]. За допомогою підходу CRISPR-Cas9 через нокаут шести алелів *TaASN2* успішно знижено концентрацію аспарагіну [113]. Надекспресія гена *HB-2* (HOMEО BOX DOMAIN-2) сприяла значному збільшенню вмісту білка в зерні без ознак зниження врожайності, тому може бути корисною інновацією для подолання негативної кореляції між ними [114].

Сучасні стратегії в селекції на якість зерна пшениці. Високоякісна пшениця має характеризуватися вищим вмістом глютенінів і меншим вмістом гліадинів, а якість переробки пшениці не обов'язково пов'язана із вмістом білка в зерні [11]. В Австралії дослідники мають на меті селекцію сортів пшениці з низьким вмістом білка, але високої якості, націлюючись на поліпшення якості через оптимізацію складу клейковини, а саме — вищого співвідношення глютенінів/гліадин [54]. Подібну стратегію підтримують і у Великій Британії, де селекція пшениці проводиться на збільшення частоти генів високомолекулярних глютенінів для збільшення міцності клейковини, тоді як вміст білка зменшується [115]. Оскільки існує негативна кореляція між вмістом протеїну в зерні та врожайністю, низький вміст білка природно означає вищу врожайність без зниження якості зерна. Якість пшениці можна поліпшити маніпулюванням генами основних запасних білків.

Оскільки ген *Glu-1A_y* зазвичай пригнічений у гексаплоїдній пшениці, використання активних генів *1A_y* може бути ефективною стратегією підвищення якості борошна [116]. Активний алель *1A_y* був успішно інтегрований із *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* в гексаплоїдну пшеницю, що зумовило позитивні ефекти на вміст білка та клейковини, склад білка, властивості замішування тіста й показник седиментації. Вчені повідомили, що експресія гена, який кодує *1A_y2I**, може одночасно збільшувати вміст білка та врожайність зерна за певних умов [117].

Міжнародний центр СІММУТ розробляє програму селекції генотипів пшениці, які мають поліпшені ознаки якості зерна, придатні для різних галузей харчової промисловості й виробництва якісних кінцевих продуктів для споживання людиною [88]. Поточні зусилля з поліпшення якості зерна в рамках проєкту HarvestPlus зосереджені на підвищенні вмісту Zn і Fe на 40 % через перенесення генів із диких видів пшениці [4].

Досягнення вчених ІФРГ НАН України в поліпшення якості зерна пшениці. Інститут фізіології рослин і генетики НАН України є лідером із впровадження в селекційний процес передових технологій і комплексних програм генетичного поліпшення пшениці із застосуванням новітніх методів геноміки, класичної, молекулярної та інтрогресивної селекції, а також біотехнологічних підходів. Для створення нових за якістю зерна класів пшениці в селекційну практику було впроваджено широкий генетичний ресурс: матеріал віддалених схрещувань пшениці з гексаплоїдними амфіплоїдами-синтетиками, генетичні системи, що впливають на твердість і колір зерна, вміст білка,

його якість, фізичні, хімічні, реологічні властивості крохмалю і тіста, хлібопекарські властивості борошна [77].

За цілеспрямованих схрещувань з дикорослими егілопсами в геном пшениці перенесено цілу серію алелів глютенін- та гліадинкодувальних локусів і в такий спосіб створено генетичну базу для селекції екстрасильних за характеристиками хлібопекарської якості сортів пшениці. Так, від егілопсів було інтрогресовано оригінальні алелі *Gli-D1ts* і *Gli-D1cyl* із позитивним ефектом на реологію тіста [118]. У селекційних програмах використовують унікальні алелі локусу *Glu-1*, зокрема алелі *Glu-B1al*, *Glu-D1x5* та *Glu-A1x2** [119]. Ця генетична база дає змогу отримувати сорти хлібопекарської і бісквітної пшениці екстрависокої якості як на червонозерній, так і на білозерній основі, чого досі не було у вітчизняній селекції [8]. Показано, що найефективнішим шляхом інтрогресії генетичної плазми егілопсів є використання у схрещуваннях із культурною пшеницею штучно створених гексаплоїдних синтетиків. Саме цим методом отримано два сорти озимої пшениці — Аміна й Джамала, придатні для розповсюдження на Півдні України [8].

Впроваджено в селекційні програми пшениці генетичну систему, яка здатна радикально впливати на біохімічний склад крохмалю зерна, змінюючи співвідношення амілоза/амілопектин у бік підвищення вмісту в крохмалі амілози до 70 %, що уможливорює істотне поліпшення зерна пшениці за характеристиками його біологічної цінності [118]. Показано позитивний ефект житньо-пшеничних транслокацій — *1RSm.1BL* і *1RSm.1BLal* — на основні селекційні ознаки хлібопекарської якості. Модифікована житньо-пшенична транслокація *1RSm.1BL (1RSm.1BLal)* з видаленням локусу *Sec-1* рекомендується для використання в селекції пшениці на якість і стійкість до листових хвороб [118]. Сорти озимої пшениці, створені в Інституті з використанням житньо-пшеничних транслокацій, нині займають домінуючі посівні площі в Україні [119].

Ініційована програма селекції сортів м'якої пшениці круп'яного напрямку використання (крупя, пластівці), в Україні взагалі відсутніх. Генетичною основою для створення даних сортів є такі характеристики зерна, як його колір і консистенція ендосперму (твердість). Від схрещувань з егілопсом тауші в геном пшениці перенесено унікальний алель *Ha(ts)*, який спричинює екстрам'який тип консистенції ендосперму пшениці і є генетичною основою для створення нового для України класу сортів з екстрам'яким ендоспермом бісквітного напрямку використання.

Культурна пшениця української селекції має переважно червоний колір зерна, рідше білий, а такі його кольори як синій, фіолетовий і чорний — у її сортів раніше не зустрічалися. На відміну від червонозерної, білозерна пшениця має м'який приємний смак без гіркоти, характерної для пшениці з червоним зерном. Перспективна селекційна лінія білозерної пшениці занесена в Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні, під назвою Біла [119]. Розгорнуто масштабні й перші в Україні програми створення селекційного матеріалу для отримання нових сортів із кольоровим зерном та істотно поліпшеним харчовим статусом зерна, що є осно-

вою для появи на продовольчому ринку нашої держави нових продуктів функціонального харчування [120]. Продукти з цільнозернового борошна сортів із кольоровим зерном мають підвищений вміст вітамінів, мінералів, дієтичної клітковини та багатий комплекс біоактивних, цінних для здоров'я, компонентів [121]. Вперше в Україні зареєстровано сорти озимої пшениці з фіолетовим зерном круп'яного і хлібопекарського використання з поліпшеною біологічною цінністю зерна Чорноброва і Чорнозерна [119]. Також вперше у світовій практиці створено сорти пшениці-спельти з фіолетовим зерном [122]. Подібних сортів досі ніколи не було в Україні.

Дослідження науковців ІФРГ НАН України повністю перейшли на новий молекулярний рівень, що у 2–3 рази прискорює селекційний процес. Проведено скринінг нових елітних сортів, гібридів та інтрогресивних ліній на поширення алельних варіантів господарсько корисних генів. Виявлено потенційні донори алелів, які зумовлюють підвищення вмісту білка і мікроелементів, кодують біосинтез крохмалю, детермінують низьку активність поліфенолоксидазних ферментів, контролюють знижений вміст амілози, відповідають за накопичення каротиноїдів, позитивно впливають на хлібопекарську якість борошна, визначають пігментацію пшеничного зерна та стійкість до його проростання в колосі [8].

Підібрано маркерні системи для ідентифікації пшенично-житніх транслокацій *1BL.1RS* та *1AL.1RS* у сортах озимої м'якої пшениці [123]. Результати вивчення міжсортового й внутрішньосортового поліморфізму за дослідженими цільовими генами впроваджено у практичні селекційні програми, спрямовані на усунення гетерогенності та підвищення генетичної чистоти (гомогенності) сортів і їх поліпшення за головними технологічними характеристиками якості зерна. На підставі визначення найліпших асоціацій алелів маркерних локусів сформовано колекцію високоякісних ліній пшениці, адаптованих до місцевих умов вирощування як селекційний матеріал для створення червонозерних і білозерних сортів екстрасильної та бісквітної пшениці.

Серед занесених у Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні, станом на 2025 р. за якістю зерна 66 сортів озимої пшениці належать до сильних, 33 — до цінних, а сортів-філерів — 19. На особливу увагу заслуговують сорти пшениці високої хлібопекарської якості, селекції ІФРГ НАН України, впровадження у виробництво яких сприятиме зростанню частки продовольчого зерна на внутрішньому ринку та підвищенню експортного потенціалу країни. Серед таких сортів варто відзначити Донор київський, Джамала, Наталка, Здоба київська та Синтетик 240, які відповідають високим вимогам якості, мають підвищений вміст білка в зерні та є відмінними поліпшувачами якості.

Сорт Здоба київська є унікальним за якістю, тому що поєднує її із високою білковістю зерна. Це — екстрасильна пшениця. Сорти інтенсивного типу Городниця, Новосмуглянка, Київська 20, Січеслава, Софія Київська та Степова криниця вдало поєднують високу якість зерна з високою продуктивністю. Вперше в Україні створений винятковий за якістю зерна сорт шарозерної пшениці Донор київський,

який належить до екстрасильних пшениць й істотно перевищує найвищий перший клас за показниками якості зерна згідно з новим державним стандартом. Він містить у зерні 17–18 % білка, 38–40 % сирої клейковини, сила борошна становить 700–900 о.а., об'єм хліба зі 100 г борошна — 1150–1250 мл, пружність тіста — 110–116, індекс еластичності — 78,6–79,2, загальна оцінка хлібопекарських властивостей — 8,3–8,6 бала [124]. Усі згадані сорти є відмінними поліпшувачами якості. Їхнє борошно варто використовувати для випічки хлібних виробів та для експорту. Нові сорти визнані селекційним досягненням на державному рівні. Сортами пшениці озимої м'якої, селекції науковців установи, зайнято 30 % посівних площ, засіяних цією культурою в нашій державі. Це дає змогу отримувати врожаї, які повністю задовольняють річні потреби України в продовольчому зерні пшениці, що є вагомим внеском у забезпечення продовольчої безпеки нашої країни. Таке широкомасштабне впровадження можна пояснити насамперед унікальними якостями нових сортів і їхньою високою врожайністю.

До речі, сьогодні жоден із закордонних сортів озимої пшениці, занесених до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, за якістю, продуктивністю й особливо стійкістю до абіотичних стресів не може конкурувати з кращими сортами вітчизняної селекції, такими як Астарта, Золотоколоса, Городниця, Здоба київська, Зимоярка, Київська 17, Київська 20, Новосмуглянка, Перлина Поділля, Щедрівка київська, Софія Київська, Січеслава, Вежа київська та інші. Це результат багаторічної творчої праці Героя України, генетика-селекціонера, академіка НАН України Володимира Васильовича Моргуна. Академіком Моргуном на сьогоднішній день розгорнута програма селекції на високу якість зерна й рентабельну врожайність нових сортів-інновацій.

Підсумки. Якість зерна пшениці є однією з найскладніших генетично зумовлених селекційних ознак, які досліджують учені багатьох країн світу. За останні 15–20 років спостерігається значний прогрес у вивченні якості та поліпшенні харчової цінності зерна пшениці. Селекція на якість зерна перейшла на молекулярний та геномний рівень. Посилено розробляються ДНК-технології на основі молекулярних маркерів, які широко впроваджуються для полегшення складних процесів контролю перенесення цінних генів у різноманітних селекційних та дослідницьких програмах, що сприяє зменшенню масштабів і скороченню термінів селекції [8].

Активно проводяться дослідження, спрямовані на встановлення зв'язку між експресією генів пшениці з якістю продукції, зокрема, для збільшення кількості корисних поживних речовин і зменшення потенційно шкідливих для здоров'я [9]. Ідентифіковано ключові гени, які впливають на показники якості зерна [20]. Виконується низка системних фундаментальних досліджень з визначення якості зерна та можливостей його поліпшення за використання сучасних передових технологій «омікс», що оперують відповідно на рівнях генної структури та функції, біосинтезу білків і ферментів, метаболічних реакцій, які беруть участь у реалізації конкретних ознак якості зерна [21–24].

Поява передових інструментів, таких як мікрочипи й глибоке секвенування, та інноваційних технологій, зокрема пірамідування генів і їх редагування, дають змогу розширити межі дослідження якісних характеристик зерна. З розвитком секвенування ДНК, потужним інструментом для аналізу генетичної основи полігенних ознак став повногеномний пошук асоціацій (GWAS). Його було застосовано для дослідження QTL і картування генів пшениці, зокрема тих, які контролюють накопичення вільних амінокислот [38]. У зв'язку з прискоренням глобальних змін клімату, взаємодія нуклеотидів кількісних ознак (QTN) із навколишнім середовищем відіграє все важливішу роль у генетичному аналізі полігенних ознак рослин, і поміж тим якості зерна.

При поліпшенні якості злакових культур вкрай актуальною проблемою для селекціонерів є виявлення наявних і створення нових генетичних джерел цінних ознак. Ними є елітна зародкова плазма злаків, що зберігається в національних генетичних банках і колекціях, міжвидові та міжродові гібриди, клоновані гени рослин. Інтрогресія в пшеницю генетичного різноманіття віддалених видів триває вже не одне десятиліття, але й досі дикорослі злаки залишаються важливим джерелом цінних генів для поліпшення якості зерна та створення нових сортів культури [8]. Дикорослі родичі пшениці мають велику генетичну різноманітність ознак якості, таких як вміст білка та мікроелементів [44]. У світових колекціях зародкової плазми дикорослих видів, із різним рівнем плідності, знайдено досить багато джерел із вмістом білка в зерні 23–27 % [67].

Важливі ознаки якості зерна, як-от склад крохмалю, жирнокислотний склад і концентрація полісахаридів у диких родичів пшениці, майже не вивчені, тому дослідження у них варіацій цих сполук можуть бути корисними для подальшої селекції на якість зерна. Наразі недостатньо досліджений вплив специфічних генів, що кодують глютен, на певні хлібопекарські якості пшениці, оскільки мінливість цих генів дуже велика [125]. Однак це відкриває простір для подальшої роботи з генотипування та дослідження кореляції окремих локусів і фізико-хімічних й органолептичних показників пшениці та продукції з неї.

Основним напрямом досліджень у селекції на якість є створення високоврожайних сортів, які б поєднували високі продуктивність і якість зерна, головними показниками якої є вміст білка, пружність клейковини, сила борошна, об'єм хліба, загальна хлібопекарська оцінка. І лише за спільних зусиль генетиків, селекціонерів, молекулярних біологів і господарників, які забезпечуватимуть реалізацію генетичного потенціалу створених сортів і гібридів, у нашій країні зросте виробництво продовольчого зерна злакових культур. Впровадження високоякісних нових сортів забезпечить виробництво зерна й борошна високого гатунку, що посилить експортний потенціал України.

REFERENCES

1. Erenstein, O., Jaleta, M., Mottaleb, K., Sonder, K., Donovan, J. & Braun, H. (2022). Global trends in wheat production, consumption and trade. *Wheat Improv.*, 5, pp. 47-66. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_4

2. Mitura, K., Cacak-Pietrzak, G., Feledyn-Szewczyk, B., Szablewski, T. & Studnicki, M. (2023). Yield and grain quality of common wheat (*Triticum aestivum* L.) depending on the different farming systems (organic vs. integrated vs. conventional). *Plants*, 12(5), 1022. <https://doi.org/10.3390/plants12051022>
3. Lachutta, K. & Jankowski, K.J. (2024). The quality of winter wheat grain by different sowing strategies and nitrogen fertilizer rates: A case study in northeastern Poland. *Agricult.*, 14(4), 552. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040552>
4. Guzmán, C., Ammar, K., Govindan, V. & Singh, R. (2019). Genetic improvement of wheat grain quality at CIMMYT *Front. Agr. Sci. Eng.*, 6(3), pp. 265-272 <https://doi.org/10.15302/J-FASE-201926>
5. Reynolds, M.P., Slafer, G.A., Foulkes, J.M., Griffiths, S., Murchie, E.H., Carmo-Silva, E., Asseng, S., Chapman, S.C., Sawkins, M., Gwyn, J. & Flavell, R.B. (2022). A wiring diagram to integrate physiological traits of wheat yield potential. *Nat. Food*, 3, pp. 318-324. <https://doi.org/10.1038/s43016-022-00512-z>
6. Khalid, A., Hameed, A. & Tahir, M.F. (2023). Wheat quality: A review on chemical composition, nutritional attributes, grain anatomy, types, classification, and function of seed storage proteins in bread making quality. *Front. Nutr.*, 10. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1053196>
7. Łaba, S., Cacak-Pietrzak, G., Łaba, R., Sulek, A. & Szczepanski, K. (2022). Food losses in consumer cereal production in Poland in the context of food security and environmental impact. *Agricult.*, 12(5), 665. <https://doi.org/10.3390/agriculture12050665>
8. Morgun, V.V., Rybalka, O.I. & Dubrovna, O.V. (2021). Genetic improvement of plants: main scientific achievements and innovative developments. *Fiziol. rosl. genet.*, 53(2), pp. 112-127 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.02.112>
9. Garutti, M., Nevola, G., Mazzeo, R., Cucciniello, L., Totaro, F., Bertuzzi, C.A., Caccialanza, R., Pedrazzoli, P. & Puglisi, F. (2022). The impact of cereal grain composition on the health and disease outcomes. *Front. Nutr.*, 9, 888974. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.888974>
10. Biel, W., Kazimierska, K. & Bashutska, U. (2020). Nutritional value of wheat, triticale, barley and oat grains. *Acta Sci. Pol. Zootech.*, 19(2), pp. 19-28. <https://doi.org/10.21005/asp.2020.19.2.03>
11. Guzmán, C., Ibbá, M.I., Álvarez, J.B., Sissons, M. & Morris, C. (2022). Wheat quality. In: Reynolds, M.P., Braun, H.J. (Eds.). *Wheat improvement food security in a changing climate* (pp. 177-193). Cham, Switzerland: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_11
12. Ma, W.J., Yu, Z.T., She, M.Y., Zhao, Y. & Islam, S. (2019). Wheat gluten protein and its impacts on wheat processing quality. *Front. Agr. Sci. Eng.* 6, pp. 279-287. <https://doi.org/10.15302/J-FASE-2019267>
13. Scherf, K.A., Koehler, P. & Wieser, H. (2015). Gluten and wheat sensitivities—An overview. *J. Cereal Sci.*, 67, pp. 2-11. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.07.008>
14. Kaur, A., Shevkani, K., Katyal, M., Singh, N., Ahlawat, A.K. & Singh, A.M. (2016). Physicochemical and rheological properties of starch and flour from different durum wheat varieties and their relationships with noodle quality. *J Food Sci. Technol.*, 53(4), pp. 2127-2138. <https://doi.org/10.1007/s13197-016-2202-3>
15. Brankovic, G., Dodig, D., Pajic, V., Kandic, V., Knezevic, D., Duric, N. & Zivanovic, T. (2018). Genetic parameters of *Triticum aestivum* and *Triticum durum* for technological quality properties in Serbia. *Zeml.-Agric.*, 105(1), pp. 39-48. <https://doi.org/10.13080/Z-A.2018.105.006>
16. Kiszonas, A.M. & Morris, C.F. (2018). Wheat breeding for quality: a historical review. *Cereal Chem.*, 95(1), pp. 17-34. <https://doi.org/10.1094/CCHEM-05-17-0103-FI>
17. Ceseviciene, J., Gorash, A., Liatukas, Z., Armoniene, R., Ruzgas, V., Statkeviciute, G., Jaskune, K. & Brazauskas, G. (2022). Grain yield performance and quality characteristics of waxy and non-waxy winter wheat cultivars under high and low-input farming systems. *Plants*, 11(7), 882. <https://doi.org/10.3390/plants11070882>
18. Pei, H., Li, Y., Liu, Y., Liu, P., Zhang, J., Ren, X. & Lu, Z. (2023). Chromatin accessibility landscapes revealed the subgenome-divergent regulation networks during wheat grain development. *aBIOTECH*, 4(1), pp. 8-19. <https://doi.org/10.1007/s42994-023-00095-8>

19. Zhi, J., Zeng, J., Wang, Yaqiong, Zhao, H., Wang, G., Guo, J., Wang, Yuesheng, Chen, M., Yang, G., He, G., Chen, X., Chang, J. & Li, Y. (2023). A multi-omic resource of wheat seed tissues for nutrient deposition and improvement for human health. *Sci.*, 10, 269. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02133-y>
20. Li, N., Miao, Y., Ma, J., Zhang, P., Chen, T., Liu, Y., Che, Z., Shahinnia, F. & Yang, D. (2023). Consensus genomic regions for grain quality traits in wheat revealed by Meta-QTL analysis and in silico transcriptome integration. *Plant Genom.*, 16(2). <https://doi.org/10.1002/tpg2.20336>
21. Victorio, V.C.M., Alves, T.O., Souza, G.H.M.F., Gutkoski, L.C., Cameron, L.C. & Ferreira, M.S.L. (2021). NanoUPLC-MSE reveals differential abundance of gluten proteins in wheat flours of different technological qualities. *J. Prot.*, 239, 104181. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2021.104181>
22. Afzal, M., Sielaff, M., Distler, U., Schuppan, D., Tenzer, S. & Longin, C.F.H. (2023). Reference proteomes of five wheat species as starting point for future design of cultivars with lower allergenic potential. *NPJ Sci. Food*, 7(1), 9. <https://doi.org/10.1038/s41538-023-00188-0>
23. Min, B., Salt, L., Wilde, P., Kosik, O., Hassall, K., Przewieslik-Allen, A., BurrIDGE, A.J., Poole, M., Snape, J., Wingen, L., Haslam, R., Griffiths, S. & Shewry, P.R. (2020). Genetic variation in wheat grain quality is associated with differences in the galactolipid content of flour and the gas bubble properties of dough liquor. *Food Chem.*, 6(7), 100093. <https://doi.org/10.1016/j.fochx.2020.100093>
24. Sinto, A., Sathee, L., Singh, D., Jha, S.K., Chinnusamy, V. & Singh, M.P. (2022). Interactive effect of elevated CO₂ and nitrogen dose reprograms grain ionome and associated gene expression in bread wheat. *Plant Physiol. Biochem.*, 179, pp. 134-143. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.017>
25. Sharma, A., Garg, S., Sheikh, I., Vyas, P. & Dhaliwal, H.S. (2020). Effect of wheat grain protein composition on end-use quality. *J. Food Sci. Technol.*, 57(8), pp. 2771-2785. <https://doi.org/10.1007/s13197-019-04222-6>
26. Safdar, L.B., Dugina, K., Saeidan, A., Yoshicawa, G.V., Caporaso, N., Gapare, B., Umer, J.M., Bhosale, R.A., Searle, I.R., Foulkes, M.J., Boden, S.A. & Fisk, I.D. (2023). Reviving grain quality in wheat through non-destructive phenotyping techniques like hyperspectral imaging. *Food and Energy Secur.*, 12(5), 498. <https://doi.org/10.1002/fes3.498>
27. Taneva, K., Bozhanova, V. & Petrova, I. (2019). Variability, heritability and genetic advance of some grain quality traits and grain yield in durum wheat genotypes. *Bulg. J. Agric. Sci.*, 25(2), pp. 288-295.
28. Warechowska, M., Markowska, A., Warechowski, J., Mis, A. & Nawrocka, A. (2016). Effect of tempering moisture of wheat on grinding energy, middlings and flour size distribution, and gluten and dough mixing properties. *J. Cer. Sci.*, 69, pp. 306-312. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2016.04.007>
29. Brinton, J. & Uauy, C. (2019). A reductionist approach to dissecting grain weight and yield in wheat. *J. Int. Plant Biol.*, 61(3), pp. 337-358. <https://doi.org/10.1111/jipb.12741>
30. Wang, K. & Fu, B.X. (2020). Inter-relationships between test weight, thousand kernel weight, kernel size distribution and their effects on durum wheat milling, semolina composition and pasta processing quality. *Foods*, 9(9), 1308. <https://doi.org/10.3390/foods9091308>
31. Newberry, M., Zwart, A.B., Whan, A., Mieog, J.C., Sun, M., Leyne, E., Pritchard, J., Daneri-Castro, S.N., Ibrahim, K., Diepeveen, D., Howitt, C.A. & Ral, J.-P.F. (2018). Does late maturity alpha-amylase impact wheat baking quality? *Front. Plant Sci.*, 9, 1356. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01356>
32. Caporaso, N., Whitworth, M.B. & Fisk, I.D. (2018). Protein content prediction in single wheat kernels using hyperspectral imaging. *Food Chem.*, 240, pp. 32-42. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.07.048>
33. Shewry, P.R. & Hey, S.J. (2015). The contribution of wheat to human diet and health. *Food Energy Secur.*, 4(3), pp. 178-202. <https://doi.org/10.1002/fes3.64>
34. Cauvain, S.P. (2020). *Breadmaking: improving quality*. Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition.
35. Iqbal, M.J., Shams, N. & Fatima, K. (2022). Nutritional quality of wheat. In: Ansari M.R. (Eds.). *Wheat*. London: Intech Open. <https://doi.org/10.5772/intechopen.104659>

36. Rybalka, O.I. (2011). Wheat quality and its improvement. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
37. Thorwarth, P., Piepho, H.P., Zhao, Y., Ebmeyer, E., Schacht, J., Schachschneider, R., Kazman, E., Reif, J.C., Würschum, T. & Longin, C.F.H. (2018). Higher grain yield and higher grain protein deviation underline the potential of hybrid wheat for a sustainable agriculture. *Plant Breed.*, 137(4), pp. 326-337. <https://doi.org/10.1111/pbr.12588>
38. Yang, Y., Chai, Y., Zhang, X., Lu, S., Zhao, Z., Wei, D., Chen, L. & Hu, Y.-G. (2020). Multi-locus GWAS of quality traits in bread wheat: mining more candidate genes and possible regulatory network. *Front Plant Sci.*, 11, 1091. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01091>
39. Shewry, P. (2019). What is gluten-why is it special? *Front Nutr.*, 6, 101. <https://doi.org/10.3389/fnut.2019.00101>
40. Wieser, H., Koehler, P. & Scherf, K.A. (2023). Chemistry of gluten proteins: quantitative composition. *Cereal Chem.*, 100(1), pp. 36-55. <https://doi.org/10.1002/cche.10553>
41. Shang, Q., Wang, Y., Tang, H., Sui, N., Zhang, X. & Wang, F. (2021). Genetic, hormonal, and environmental control of tillering in wheat. *The Crop J.*, 9(5), pp. 986-991. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.03.002>
42. Yu, Z., She, M., Zheng, T., Diepeveen, D., Islam, S., Zhao, Y., Zhang, Yingquan, Tang, G., Zhang, Yujian, Zhang, Jinguan, Blanchard, C.L. & Ma, W. (2021). Impact and mechanism of sulphur-deficiency on modern wheat farming sustainability and gliadin content. *Commun. Biol.*, 4(1), 945. <https://www.nature.com/articles/s42003-021-02458-7>
43. Zhou, Z., Liu, C., Qin, M., Li, W., Hou, J., Shi, X., Dai, Z., Yao, W., Tian, B., Lei, Z., Li, Y. & Wu, Z. (2022). Promoter DNA hypermethylation of TaGli- γ -2.1 positively regulates gluten strength in bread wheat. *J. Adv. Res.*, 36, pp. 163-173. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.06.021>
44. Zeibig, F., Kilian, B. & Frei, M. (2022). The grain quality of wheat wild relatives in the evolutionary context. *Theor. Appl. Genet.*, 135, pp. 4029-4048. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-04013-8>
45. Shewry, P.R., Wood, A.J., Hassall, K.L., Pellny, T.K., Riche, A., Hussain, A., Shi, Z., Mosleth, E.F., Charlton, M., Poole, M., Jones, S., Newton, K., Penson, S., Tucker, G., Griffiths, S. & Hawkesford, M.J. (2023). Identification of traits underpinning good breadmaking performance of wheat grown with reduced nitrogen fertilisation. *J. Sci. Food Agric.*, 103(15), pp. 7664-7672. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12848>
46. Guo, X., Sun, X., Zhang, Y., Wang, R. & Ya, X. (2018). Interactions between soy protein hydrolyzates and wheat proteins in noodle making dough. *Food Chem.*, 245, pp. 500-507. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.10.126>
47. Barak, S., Mudgil, D. & Khatkar, B.S. (2015). Biochemical and functional properties of wheat gliadins: a review. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 55(3), pp. 357-368. <https://doi.org/10.1080/10408398.2012.654863>
48. Huo, N., Zhu, T., Altenbach, S., Dong, L., Wang, Y., Mohr, T., Liu, Z., Dvorak, J., Luo, M.C. & Gu, Y.Q. (2018). Dynamic evolution of alpha-gliadine prolamin gene family in homeologous genome of hexaploid wheat. *Sci. Rep.*, 8, 5181. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23570-5>
49. Metakovsky, E., Melnik, V., Rodriguez-Quijano, M., Upelniek, V. & Carrillo J.M. (2018). A catalog of gliadin alleles: Polymorphism of 20th-century common wheat germplasm. *The Crop J.*, 6(6), pp. 628-641. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.02.003>
50. Pour-Aboughadareh, A., Kianersi, F., Poczai, P. & Moradkhani, H. (2021). Potential of wild relatives of wheat: ideal genetic resources for future breeding programs. *Agron.*, 11(8), 1656. <https://doi.org/10.3390/agronomy11081656>
51. Li, Y., Fu, J., Shen, Q. & Yang, D. (2020). High-molecular-weight glutenin subunits: genetics, structures, and relation to end use qualities. *Int. J. Mol. Sci.*, 22(1), 184. <https://doi.org/10.3390/ijms22010184>
52. Branlard, G., Faye, A., Rhazi, L., Tahir, A., Lesage, V.S. & Aussenac, T. (2020). Genetic and environmental factors associated to glutenin polymer characteristics of wheat. *Foods*, 9(5), 683. <https://doi.org/10.3390/foods9050683>
53. Yu, Z., Peng, Y., Islam, S., She, M., Lu, M., Lafiandra, D., Roy, N., Juhasz, A., Yan, G. & Ma, W. (2019). Molecular characterization and phylogenetic analysis of active y-

- type high molecular weight glutenin subunit genes at Glu-A1 locus in wheat. *J. Cereal Sci.*, 86(9), pp. 9-14. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.01.003>
54. Roy, N., Islam, S., Al-Habbar, Z., Yu, Z., Liu, H., Lafiandra, D., Masci, S., Lu, M., Sultana, N. & Ma, W. (2021). Contribution to breadmaking performance of two different HMW glutenin 1Ay alleles expressed in hexaploid wheat. *J. Agr. Food Chem.*, 69(1), pp. 36-44. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c03880>
 55. Lee, J.Y., Beom, H.R., Altenbach, S.B., Lim, S.H., Kim, Y.T., Kang, C.S., Yoon, U.H., Gupta, R., Kim, S.T., Ahn, S.N. & Kim, Y.M. (2016). Comprehensive identification of LMW-GS genes and their protein products in a common wheat variety. *Funct. Integr. Genomics*, 16(3), pp. 269-279. <https://doi.org/10.1007/s10142-016-0482-3>
 56. Payne, P.I. (1987). Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on breadmaking quality. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 38, pp. 141-153. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.38.060187.001041>
 57. Gao, Y., An, K., Guo, W., Chen, Y., Zhang, R., Zhang, X., Chang, S., Rossi, V., Jin, F., Cao, X., Xin, M., Peng, H., Hu, Z., Guo, W., Du, J., Ni, Z., Sun, Q. & Yao Y. (2021). The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improve wheat grain quality. *The Plant Cell*, 33(3), pp. 603-622. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa040>
 58. Makai, S., Eva, C., Tamas, L. & Juhasz, A. (2015). Multiple elements controlling the expression of wheat high molecular weight glutenin paralogs. *Funct. Integr. Genomics*, 15(6), pp. 661-672. <https://doi.org/10.1007/s10142-015-0441-4>
 59. Boudet, J., Merlino, M., Plessis, A., Gaudin, J.-C., Dardevet, M., Perrochon, S., Alvarez, D., Rizacher, T., Martre, P. & Ravel, C. (2019). The bZIP transcription factor SPA Heterodimerizing protein represses glutenin synthesis in *Triticum aestivum*. *Plant J.*, 97(5), pp. 858-871. <https://doi.org/10.1111/tpj.14163>
 60. Zhu, J.T., Fang, L.L., Yu, J.Q., Zhao, Y., Chen, F.G. & Xia, G.M. (2018). 5-Azacytidine treatment and TaPBF-D over-expression increases glutenin accumulation within the wheat grain by hypomethylating the Glu-1 promoters. *Theor. Appl. Genet.*, 131, pp. 735-746. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-3032-z>
 61. Sun, F., Liu, X., Wei, Q., Liu, J., Yang, T., Jia, L., Wang, Y., Yang, G. & He, G. (2017). Functional characterization of TaFUSCA3, a B3-superfamily transcription factor gene in the wheat. *Front. Plant Sci.*, 8, 1133. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01133>
 62. Filip, E. (2018). Composition of high molecular weight glutenin subunits in polish common wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *J. Food Qual.*, 3, pp. 1-8. <https://doi.org/10.1155/2018/2473420>
 63. Giraldo, P., Rodriguez-Quijano, M., Simon, C., Vazquez, J.F. & Carrillo, J.M. (2010). Allelic variation in HMW glutenins in Spanish wheat landraces and their relationship with bread quality. *Span. J. Agric. Res.*, 8(4), pp. 1012-1023. <https://doi.org/10.5424/sjar/2010084-1394>
 64. Sandetska, N.V. & Radchenko, O.M. (2022). Diversity of alleles of storage protein loci of wheat varieties. *Fact. Exper. Evolut. Organ.*, 30, pp. 24-29 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v30.1456>
 65. Gao, X., Appelbee, M.J., Mekuria, G.T., Chalmers, K.J. & Mather, D.E. (2012). A second 'overexpression' allele at the Glu-B1 high-molecular weight glutenin locus of wheat: Sequence characterisation and functional effects. *Theor. Appl. Genet.*, 124(2), pp. 333-343. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1708-3>
 66. Bekes, F., Cavanagh, C.R., Martinov, S., Bushuk, S. & Wrigley, C.W.F. (2008). PART II. Composition table for the HMW subunits of glutenin. In *The Gluten Composition of Wheat Varieties and Genotypes*; AACC International: St. Paul, MN, USA.
 67. Rybalka, O.I., Morgun, B.V. & Polishchuk, S.S. (2018). Gpc-B1 (NAM-B1) gene as a new genetic resource in wheat breeding to increase the content of protein in grain and microelements. *Fiziol. rosl. genet.*, 50(4), pp. 279-298 [in Ukrainian]. <http://jnas.nbu.gov.ua/article/UJRN-0000957313>
 68. Yakymchuk, R.A. (2020). Grain quality of productive mutants of *Triticum aestivum* L. induced by technogenic environmental pollution. *Fiziol. rosl. genet.*, 52(2), pp. 140-151 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.02.140>
 69. Yakymchuk, R.A. (2022). Improvement of economically valuable traits of winter wheat under the action of technogenic mutagenic environmental factors. *Fiziol. rosl. genet.*, 54(1), pp. 65-84 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.01.065>

70. Venegas, J., Graybosh, R.A., Wienhold, B., Rose, D., Waters, B.M., Baenziger, P.S., Eskridge, K., Bai, G. & Amand, P.St. (2018). Biofortification of hard red winter wheat by genes conditioning low phytate and high grain protein concentration. *Crop Sci.*, 58(5), pp. 1942-1953. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.03.0175>
71. Singh, C., Srivastava, P., Sharma, A., Kaur, H., Sohu, V.S. & Bains, N.S. (2019). Gpc-B1 mediated grain protein enhancement in wheat is compatible with high grain protein weight at moderated yield thresholds. *Ind. J. Genet. Breed.*, 79(2), pp. 494-498. <https://doi.org/10.31742/IJGPB.79.2.14>
72. Morgun, B.V., Sandetska, N.V. & Velykozhon, L.H. (2023). The effect of the Gpc-B1 gene on the protein content of soft winter wheat grain against the background of genetic environment of Ukrainian varieties. *Sci. Inn.*, 19(6.) pp. 31-39 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/scine19.06.031>
73. Zi, Y., Cheng, D., Li, H., Guo, J., Ju, W., Wang, C., Humphreys, D.G., Liu, A., Cao, X., Liu, C., Liu, J., Zhao, Z. & Song, J. (2022). Effects of the different waxy proteins on starch biosynthesis, starch physicochemical properties and Chinese noodle quality in wheat. *Mol. Breed.*, 42(4), 23. <https://doi.org/10.1007/s11032-022-01292-x>
74. Li, Y., Karim, H., Wang, B., Guzman, C., Harwood, W., Xu, Q., Zhang, Y., Tang, H., Jiang, Y., Qi, P., Deng, M., Ma, J., Lan, J., Wang, J., Chen, G., Lan, X., Wei, Y., Zheng, Y. & Jiang, Q. (2022). Regulation of amylose content by single mutations at an active site in the Wx-B1 gene in a tetraploid wheat mutant. *Int. J. of Mol. Sci.*, 23(15), 8432. <https://doi.org/10.3390/ijms23158432>
75. Sung, E., Chung, W.Y. & Lee, D. (2023). Factors that affect consumer trust in product quality: a focus on online reviews and shopping platforms. *Hum. and Soc. Sci. Commun.*, 10(1), pp. 1-10. <https://doi.org/10.1057/s41599-023-02277-7>
76. Graybosh, R.A. (1998). Waxy wheat: origin, properties and prospects. *Trends Food Sci. Technol.*, 9, pp. 135-142. [https://doi.org/10.1016/S0924-2244\(98\)00034-X](https://doi.org/10.1016/S0924-2244(98)00034-X)
77. Rybalka, O.I., Morgun, V.V., Morgun, B.V. & Polishchuk, S.S. (2019). Genetic foundations of a new direction of breeding original in grain quality wheat (*Triticum aestivum* L.) and triticale (x *Triticosecale* Whittmack). *Fiziol. rosl. genet.*, 51(3), pp. 207-240 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.03.207>
78. Ikeda, T.M., Ohnishi, N., Nagamine, T., Oda, S., Hisatomi, T. & Yano, H. (2005). Identification of new puroindoline genotypes and their relations hip to flour texture among wheat cultivars. *J. Cereal Sci.*, 41(1), pp. 1-6.
79. Lesage, V.S., Bouchet, B., Rhazi, L., Elmorjani, K., Branlard, G. & Mario, D. (2011). New insight into puroindoline function inferred from their subcellular localization in developing hard and soft near-isogenic endosperm and their relationship with polymer size of storage proteins. *J. Cereal Sci.*, 53(2), pp. 231-238. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.01.002>
80. McIntosh, R.A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, W.J., Morris, C.F, Appels, R. & Xia, X.C. (2013). Catalogue of gene symbols for wheat. In: 12th international wheat genetic symposium, 8-13 September, Yokohama.
81. Chen, F., He, Z.H., Xia, X.C., Xia, L.Q., Zhang, X.Y., Lillemo, M. & Morris, C.F. (2006). Molecular and biochemical characterization of puroindoline a and b alleles in chinese landraces and historical cultivars. *Theor. Appl. Genet.*, 112(3), pp. 400-409. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0095-z>
82. Elmorjani, K., Geneix, N., Dalgalarondo, M., Branlard, G. & Marion, D. (2013). Wheat grain softness protein (Gsp1) is a puroindoline-like protein that displays a specific post-translational maturation and does not interact with lipids. *J. of Cereal Sci.*, 58(1), pp. 117-122 <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.03.012>
83. Hogg, A.C., Stripo, T., Beecher, B., Martin, J.M. & Giroux, M.J. (2004). Wheat puroindolines interact to form friabilin and control wheat grain hardness. *Theor. Appl. Genet.*, 108(6), pp. 1089-1097. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1518-3>
84. Swan, C.G., Meyer, F.D., Hogg, A., Martin, J.M. & Giroux, M. (2006). Puroindoline b limits binding of puroindoline at starch and grain softness. *Crop Sci.*, 46(4), pp. 1656-1665. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI2005.06-0135>
85. Colasuonno, P., Marcotuli, I., Blanco, A., Maccaferri, M., Condorelli, G.E., Tubeorsa, R., Parada, R., Costa de Camargo, A., Schwember, A. & Gadaleta, A. (2019). Carotenoid pigment content in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var durum): an

- overview of quantitative trait loci and candidate genes. *Front. Plant Sci.*, 10, pp. 1-18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01347>
86. Stepanenko, A.I., Troyanovska, A.V., Morgun, B.V., Chugunkova, T.V., Velykozhon, L.G., Rybalka, O.I. & Polishchuk, S.S. (2014). Marker analysis of polyphenol oxidase (PPO) genes in bread wheat varieties. *Fiziol. rosl. genet.*, 46(6), pp. 490-497 [in Ukrainian]. <http://jnas.nbu.gov.ua/article/UJRN-0000714064>
 87. Shevkani, K., Singh, N., Bajaj, R. & Kaur, A. (2017). Wheat starch production, structure, functionality and applications — a review. *Int. J. Food Sci. Technol.*, 52(1), pp. 38-58. <https://doi.org/10.1111/ijfs.13266>
 88. Thungo, Z., Shimelis, H., Odindo, A. & Mashilo, J. (2020). Genotype-by-environment effects on grain quality among heat and drought tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *J. Plant Int.*, 15(1), pp. 83-92. <https://doi.org/10.1080/17429145.2020.1748732>
 89. Hernandez-Espinosa, N., Mondal, S., Autrique, E., Gonzalez-Santoyo, H., Crossa, J., Huerto-Espino, J., Singh, R.P. & Guzman, C. (2018). Milling, processing and end-use quality traits of CIMMYT spring bread wheat germplasm under drought and heat stress. *Field Crop Res.*, 215, pp. 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.003>
 90. Poudel, P.B. & Poudel, M.R. (2020). Heat stress effects and tolerance in wheat: A review. *J. Biol. Today's World*, 9(3), pp. 1-6. <https://doi.org/10.35248/2322-3308.20.09.217>
 91. Wang, X. & Liu, F. (2021). Effects of elevated CO₂ and heat on wheat grain quality. *Plants*, 10, 1027. <https://doi.org/10.3390/plants10051027>
 92. Barro, F., Barcelo, P., Lazzeri, P.A., Shewry, P.R., Ballesteros, J. & Martin, A. (2003). Functional properties of flours from field grown transgenic wheat lines expressing the HMW glutenin subunit 1Ax1 and 1Dx5 genes. *Mol. Breed.*, 12(3), pp. 223-229. <https://doi.org/10.1023/A:1026367214120>
 93. Li, Y., Wang, Q., Li, X., Xiao, X., Sun, F., Wang, C., Hu, W., Feng, Z., Chang, J., Chen, M., Wang, Y., Li, K., Yang, G. & He, G. (2012). Coexpression of the high molecular weight glutenin subunit 1Ax1 and puroindoline improves dough mixing properties in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. durum). *PLoS One*, 7(11), 50057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050057>
 94. Gil-Humanes, J., Piston, F., Hernando, A., Alvarez, J.B., Shewry, P.R. & Barro, F. (2008). Silencing of γ -gliadins by RNA interference (RNAi) in bread wheat. *J. Cereal Sci.*, 48(3), pp. 565-568. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.03.005>
 95. Wieser, H., Koehler, P., Folck, A. & Becker, D. (2006, September). Characterization of wheat with strongly reduced α -gliadin content. 9th Annual Gluten Workshop (pp. 13-16), San Francisco.
 96. Altenbach, S.B., Tanaka, C.K. & Seabourn, B.W. (2014). Silencing of omega-5 gliadins in transgenic wheat eliminates a major source of environmental variability and improves dough mixing properties of flour *BMC. Plant Biol.*, 14, 393. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0393-1>
 97. Gil-Humanes, J., Piston, F., Tollefsen, S., Sollid, L.M. & Barro, F. (2010). Effective shutdown in the expression of celiac disease-related wheat gliadin T-cell epitopes by RNA interference. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 107(39), pp. 17023-17028. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007773107>
 98. Sanchez-Leon, S., Gil-Humanes, J., Ozuna, C.V., Gimenez, M.J., Sousa, C., Voytas, D.F. & Barro, F. (2018). Low-gluten, nontransgenic wheat engineered with CRISPR/Cas9. *Plant Biotechnol. J.*, 16(4), pp. 902-910. <https://doi.org/10.1111/pbi.12837>
 99. Wen, S., Wen, N., Pang, J., Langen, G., Brew-Appiah, R.A., Mejias, J.H., Osorio, C., Yang, M., Gemini, R., Moehs, C.P., Zemetra, R.S., Kogel, K.H., Liu, B., Wang, X., von Wettstein, D. & Rustgi, S. (2012). Structural genes of wheat and barley 5-methylcytosine DNA glycosylases and their potential applications for human health. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 109(50), pp. 20543-20548. <https://doi.org/10.1073/pnas.1217927109>
 100. Gasparis, S., Orczyk, W., Zalewski, W. & Nadolska-Orczyk, A. (2011). The RNA-mediated silencing of one of the *Pin* genes in allohexaploid wheat simultaneously decreases the expression of the other, and increases grain hardness. *J. Exp. Bot.*, 62(11), pp. 4025-4036. <https://doi.org/10.1093/jxb/err103>

101. Liu, G., Wu, Y., Xu, M., Gao, T., Wang, P., Wang, L., Guo, T. & Kang, G. (2016). Virus-induced gene silencing identifies an important role of the TaRSR1 transcription factor in starch synthesis in bread wheat. *Int. J. Mol. Sci.*, 17(10), 1557. <https://doi.org/10.3390/ijms17101557>
102. Sestili, F., Janni, M., Doherty, A., Botticella, E., D'Ovidio, R., Masci, S., Jones, H. & Lafiandra, D. (2010). Increasing the amylose content of durum wheat through silencing of the SBEIIa genes. *BMC Plant Biol.*, 10, 144. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-144>
103. Ral, J.-P., Bowerman, A.F., Li, Z., Sirault, X., Furbank, R., Pritchard, J.R., Bloemsma, M., Cavanagh, C.R., Howitt, C.A. & Morell, M.K. (2012). Down-regulation of glucan, water-dikinase activity in wheat endosperm increases vegetative biomass and yield. *Plant Biotechnol. J.*, 10(7), pp. 871-882. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00711.x>
104. Cong, L., Wang, C., Chen, L., Liu, H., Yang, G. & He, G. (2009). Expression of phytoene synthase1 and carotene desaturase crtI genes result in an increase in the total carotenoids content in transgenic elite wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agric. Food Chem.*, 57(18), pp. 8652-8660. <https://doi.org/10.1021/jf9012218>
105. Liang, Z., Chen, K., Li, T., Zhang, Y., Wang, Y., Zhao, Q., Liu, J., Zhang, H., Liu, C., Ran, Y. & Gao, C. (2017). Efficient DNA-free genome editing of bread wheat using CRISPR/Cas9 ribonucleoprotein complexes. *Nat. Commun.*, 8, 14261. <https://doi.org/10.1038/ncomms14261>
106. Wang, W., Simmonds, J., Pan, Q., Davidson, D., He, F., Battal, A., Akhunova, A., Trick, H.N., Uauy, C. & Akhunov, E. (2018). Gene editing and mutagenesis reveal inter-cultivar differences and additivity in the contribution of *TaGW2* homoeologues to grain size and weight in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 131(11), pp. 2463-2475. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3166-7>
107. Liang, Z., Chen, K., Zhang, Y., Liu, J., Yin, K., Qiu, J.-L. & Gao, C. (2018). Genome editing of bread wheat using biolistic delivery of CRISPR/Cas9 in vitro transcripts or ribonucleoproteins. *Nat. Protoc.*, 13(3), pp. 413-430. <https://doi.org/10.1038/nprot.2017.145>
108. Zhao, D., Derkx, A.P., Liu, D.C., Buchner, P. & Hawkesford, M.J. (2015). Overexpression of a NAC transcription factor delays leaf senescence and increases grain nitrogen concentration in wheat. *Plant Biol.*, 17(4), pp. 904-913. <https://doi.org/10.1111/plb.12296>
109. Zhang, S., Zhang, R., Gao, J., Song, G., Li, J., Li, W., Qi, Y., Li, Y. & Li, G. (2021). CRISPR/Cas9-mediated genome editing for wheat grain quality improvement. *Plant Biotechnol. J.*, 19(9), pp. 1684-1686. <https://doi.org/10.1111/pbi.13647>
110. Zhao, X.-G., Nie, X.-L., & Xiao, X.-G. (2013). Over-expression of a tobacco nitrate reductase gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) increases seed protein content and weight without augmenting nitrogen supplying. *PLoS One*, 8(9), 74678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074678>
111. Connorton, J., Jones, E., Rodríguez-Ramiro, I., Fairweather-Tait, S., Uauy, C. & Balk, J. (2017). Wheat vacuolar iron transporter TaVIT2 transports Fe and Mn and is effective for biofortification. *Plant Physiol.*, 174(4), pp. 2434-2444. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00672>
112. Raffan, S. & Halford, N.G. (2019). Acrylamide in food: Progress in and prospects for genetic and agronomic solutions. *Ann. Appl. Biol.*, 175(3), pp. 259-281. <https://doi.org/10.1111/aab.12536>
113. Raffan, S. & Halford, N.G. (2021). Cereal asparagine synthetase genes. *Ann. Appl. Biol.* 178(1), pp. 6-22. <https://doi.org/10.1111/aab.12632>
114. Dixon, L.E., Pasquariello, M., Badgami, R., Levin, K.A., Poschet, G., Ng, P.Q., Orford, S., Chayut, N., Adamski, N.M., Brinton, J., Simmonds, J., Burkhard, S., Searle, I.R., Uauay, C. & Boden, S.A. (2022). MicroRNA-resistant alleles of HOMEBOX DOMAIN-2 modify inflorescence branching and increase grain protein content of wheat. *Sci. Adv.*, 8(19), 5907. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abn5907>
115. Fradgley, N., Gardner, K., Kerton, M., Swarbreck, S. & Bentley, A. (2024). Balancing quality with quantity: A case study of UK bread wheat. *Plants, People, Planet*, 6(5), pp. 1000-1013. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10462>

116. Wang, Z., Huang, L., Wu, B., Hu, J., Jiang, Z., Qi, P., Zheng, Y. & Liu, D. (2018). Characterization of an integrated active Glu-1A γ allele in common wheat from wild emmer and its potential role in flour improvement. *Int. J. Mol. Sci.*, 19(4), 923. <https://doi.org/10.3390/ijms19040923>
117. Roy, N., Islam, S., Yu, Z.T., Lu, M.Q., Lafiandra, D., Zhao, Y., Anwar, M., Mayer, J.E. & Ma, W.J. (2019). Introgression of an expressed HMW 1A γ glutenin subunit allele into bread wheat cv. Lincoln increases grain protein content and breadmaking quality without yield penalty. *Theor. Appl. Genet.* 133(2), pp. 517-528. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03483-1>
118. Rybalka, O.I., Morgun, V.V., Morgun, B.V., Polyshchuk, S.S., Chervonis, M.V. & Sokolov, V.M. (2023). New genetic variation related to wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding for quality. *Cytology and Genet.*, 57, pp. 1-11. <https://doi.org/10.3103/S0095452723010103>
119. Morgun, V.V., Rybalka, O.I. & Morgun, B.V. (2021). New scientific directions in genetic improvement of cereal crops. *Fiziol. rosl. genet.* 2021(3), pp. 187-215 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.03.187>
120. Rybalka, O.I., Morgun, V.V. & Morgun, B.V. (2020). Colored grain of wheat and barley — a new strategy for breeding grain crops with high biological value of grain. *Fiziol. rosl. genet.* 52(2), pp. 95-127 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.02.095>
121. Rybalka, O.I., Morgun, V.V., Polishchuk, S.S., Chervonis, M.V., Morgun, B.V. & Sokolov V.M. (2024). Whole grain products — a global health strategy. *Fiziol. rosl. genet.*, 56(2), pp. 95-129 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2024.02.095>
122. Rybalka, O.I., Polishchuk, S.S., Chervonis, M.V., Morgun, V.V. & Morgun, B.V. (2024). Unique spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L.) with dark purple grains. *Fiziol. rosl. genet.*, 56(5), pp. 419-430 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2024.05.419>
123. Stepanenko, A.I., Morgun, B.V., Chugunkova, T.V., Adamenko, N.I. & Velykozhon, L.G. (2012). Screening of winter bread wheat varieties for the presence of wheat-rye translocation by DNA markers. *Bull. of the Ukrainian Society of Geneticists and Breeders*, 10(2), pp. 311-318 [in Ukrainian].
124. Morgun, V.V. & Kots, S.Ya. (2021). Contribution of scientists of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the NAS of Ukraine to the development of biological science and the country's economy. *Fiziol. rosl. genet.*, 53(2), pp. 95-111 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.02.095>
125. Poladova, G.H., Gasanova, G.M., Mammedova, S.M. & Ibrahimova, Sh.G. (2024). Molecular and genetic basis for improving the quality of soft wheat grain. *Sci. Hor.*, 27(3), pp. 53-63. <https://doi.org/10.48077/scihor3.2024.53>

Received 18.04.2025

CURRENT STATE OF RESEARCH ON WHEAT GRAIN QUALITY

N.V. Sandetska, O.V. Dubrovna

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
 31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
 e-mail: lsnv@ukr.net

Wheat is one of the main food crops in the world, which is grown on more than 17 % of arable land and consumed by approximately one third of the world's population. The grain of this crop is well stored and relatively easily processed into food and feed products, provides more than 20 % of the total calorie content of the human diet, therefore improving the quality of wheat grain is of global importance. This review presents the current state of research on wheat grain quality and the progress that has occurred in recent decades in the field of studying its main indices, as well as methods for genetic improvement of this trait. The main morphological, technological and physicochemical characteristics of wheat grain quality are considered in detail. Modern data on genes and key enzymes of the biosynthesis of the main wheat grain proteins, in particular gluten and non-gluten, are presented, as well

as their composition, structure, function, and their role in the baking properties of flour. Data on the genetics of storage proteins, gene expression, and the prevalence of their alleles are presented. The possibilities of increasing the protein content in wheat grain are analyzed as one of the strategic tasks of modern breeding. The role of starch and grain hardness in determining the technological and baking properties of flour is highlighted. Attention is paid to the genetic control of quality traits and the influence of environmental factors on them. Biotechnological approaches that are currently widely used to improve the wheat grain quality are considered. Information on modern strategies in breeding for the wheat grain quality is presented. Practical achievements of scientists of the Institute of Plant Physiology and Genetics of National Academy of Sciences of Ukraine in improving the wheat grain quality are considered.

Key words: wheat, grain quality, morphological, technological, physicochemical characteristics, genetic improvement.

ORCID

Н.В. САНДЕЦЬКА — N.V. Sandetska <https://orcid.org/0000-0002-0558-2295>

О.В. ДУБРОВНА — O.V. Dubrovna <https://orcid.org/0000-0002-4884-7572>