

4. Korobeinikov N.I., Valekzhanin V.S., Penner I.N. Rezultaty selektsii korotkostebelnykh sortov miagkoi iarovoi pshenitsy intensivnogo tipa v Altaiskom krae // Dostizheniia nauki i tekhniki APK. – 2020. T. 34. No. 7. – S. 62-67.

5. Dospikhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezultatov issledovaniy). – Moskva: Agropromizdat, 1985. – 351 s.

6. Koishybaev M., Mumindzhanov Kh. Metodicheskie ukazaniia po monitoringu boleznei, vreditelei i sornykh rastenii na posevakh zernovykh kultur. – Ankara – FAO-SEK. – 2014. – 61 s.

7. <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29838&month=6&year=2020> (data obrashcheniia 17.11.2021 g.).

8. Korobeinikov N.I. Obosnovanie napravlenii selektsii i osnovnykh parametrov modelei sortov

iarovoi miagkoi pshenitsy dlia uslovii lesostepi Altaiskogo kraia // Sovremennye problemy i dostizheniia agrarnoi nauki v zemledelii, selektsii i zhivotnovodstve: sb. nauch. tr. – Barnaul: Altaiskii NIISKH, 2005. – S. 183-218.

9. Leontev S.I. Osnovnye parametry modelei sortov iarovoi pshenitsy intensivnogo tipa dlia stepi i lesostepi Zapadnoi Sibiri. – Omsk: SibNIISKhoz, 1988. – 57 s.

10. Korobeinikov N.I. Modifikatsionnaia izmenchivost priznakov produktivnosti i otbor u pshenitsy // Voprosy zemledeliia na Altae: sb. nauch. tr. – Barnaul, 1981. – S. 73-78.

11. Nettevich, E.D., Maksimenko V.P. Sovremennye metody selektsii zernovykh kultur i mnogoletnikh trav v Shvetsii. – Moskva: VNIITEISKH, 1974. – 68 s.



УДК 633.111.1

DOI: 10.53083/1996-4277-2022-211-5-10-15

М.В. Чебатарева, С.Б. Лепехов  
M.V. Chebatareva, S.B. Lepikhov

## РОЛЬ АЛЛЕЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ВЫСОКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ ГЛЮТЕНИНОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УЛУЧШЕНИИ КАЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЕЁ ЗЕРНА

### ROLE OF THE ALLELIC STATE OF HIGH-MOLECULAR GLUTENINS OF SOFT WHEAT IN IMPROVING GRAIN QUALITY INDICES

**Ключевые слова:** пшеница, белок, клейковина, SDS-седиментация, глютеин, аллель, субъединица, локус, качество, зерно.

Тенденция снижения высококачественного зерна пшеницы во всем мире открывает широкие перспективы использования молекулярных маркеров в селекции растений. Так, в настоящее время во многих зарубежных странах активно ведутся исследования в области молекулярной генетики по изучению высокомолекулярных субъединиц глютеина (HMW-GS), как одних из основных маркерных детерминант высококачественного зерна пшеницы. Общеизвестно, что каждый из трех локусов глютеина, расположенный на гомеологичной группе хромосом 1AL, 1BL и 1DL, несёт 1-2 лучшие субъединицы, значительно превосходящие другие по изучаемому признаку. Эти сведения легли в основу написания многих научных работ как зарубежных, так и российских авторов и несли неоспоримое преимущество. В Алтайском крае весь селекционный процесс по отбору и созданию сорта базируется на давно проверенных традиционных методах, что вызывает особый интерес в их усовершенствовании за счет проведения ДНК-диагностики растений. Целью работы являлось изучение влияния аллелей HMW-GS на основные пока-

затели качества зерна у 27 сортов мягкой яровой пшеницы с уже известными формулами глютеинов. Эксперимент проведён на опытном поле ФГБНУ ФАНЦА в 2020-2021 гг. Сорта были изучены по комплексу морфологических признаков и основных показателей качества зерна. Сорта с субъединицей *Glu-A1(2\*)* превосходили сорта с субъединицей *Glu-A1(1)* по содержанию белка в зерне на 0,6%; сорта с субъединицей *Glu-B1(17+18)* превосходили сорта с субъединицами *Glu-B1(7+8)* и *Glu-B1(7+9)* по содержанию клейковины в зерне на 1,8 и 3,5% соответственно; сорта с субъединицей *Glu-B1(7+8)* превосходили сорта с субъединицей *Glu-B1(17+18)* по показателю SDS-седиментации на 7 см; сорта с субъединицей *Glu-D1(5+10)* превосходили сорта с субъединицей *Glu-D1(2+12)* по содержанию клейковины в зерне на 2,1%.

**Keywords:** wheat, protein, gluten, sodium dodecyl sulfate (SDS) sedimentation, glutenin, allele, subunit, locus, quality, grain.

The declining trend of high-quality wheat grain all over the world opens up broad prospects for the use of molecular markers in plant breeding. So, currently, many foreign countries are actively conducting research in the field of

molecular genetics to study high-molecular subunits of glutenin (HMW-GS) as one of the main marker determinants of high-quality wheat grain. It is known that each of the three glutenin loci located on the homoeologous group of chromosomes 1AL, 1BL and 1DL carries 1-2 best subunits that are significantly superior to the others regarding the studied character. This information formed the basis for the writing of many scientific papers by both foreign and Russian authors and carried an undeniable advantage. In the Altai Region, the entire plant breeding process for the selection and development of varieties is based on long-proven traditional methods, and it is of particular interest to improve them by DNA diagnostics of plants. The research goal was to study the influence of HMW-GS alleles on the main grain quality indices in 27 varieties of spring soft wheat with already known glutenin formulas. The experi-

ment was carried out in the experimental field of the Federal Altai Scientific Center of Agro-Biotechnologies in 2020 and 2021. The varieties were studied regarding a complex of morphological features and the main indices of grain quality. The varieties with the *Glu-A1(2\*)* subunit outperformed the varieties with the *Glu-A1(1)* subunit in terms of protein content in grain by 0.6%; the varieties with *Glu-B1* subunit (17+18) outperformed the varieties with *Glu-B1* subunit (7+8) and *Glu-B1(7+9)* in grain gluten content by 1.8% and 3.5%, respectively; the varieties with *Glu-B1* subunit (7+8) outperformed the varieties with *Glu-B1* subunit (17+18) in terms of SDS sedimentation by 7 cm; the varieties with *Glu-D1* subunit (5+10) outperformed the varieties with *Glu-D1* subunit (2+12) in terms of gluten content in grain by 2.1%.

**Чебатарева Мария Васильевна**, мл. науч. сотр., ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агроботехнологий», г. Барнаул, Российская Федерация, e-mail: masha.vorotintseva@yandex.ru.

**Лепехов Сергей Борисович**, к.с.-х.н., вед. науч. сотр., ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агроботехнологий», г. Барнаул, Российская Федерация, e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru.

**Chebatareva Mariya Vasilevna**, Junior Researcher, Federal Altai Scientific Center of Agro-Biotechnologies, Barnaul, Russian Federation, e-mail: masha.vorotintseva@yandex.ru.

**Lepekhov Sergey Borisovich**, Cand. Agr. Sci., Leading Researcher, Federal Altai Scientific Center of Agro-Biotechnologies, Barnaul, Russian Federation, e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru.

### Введение

Изучение целого комплекса физико-химических показателей качества зерна у пшеницы, наряду с ее генотипическими особенностями, позволяет уже на начальных этапах селекции дать более полную оценку качеству зерна [1, 2].

Запасные белки пшеницы – глютеины – являются основными биохимическими маркерами в идентификации сортов с «сильной» и «слабой» по качеству клейковине. Белковые компоненты глютена с высокой молекулярной массой (HMW-GS) кодируются тремя полиморфными локусами *Glu-1*, расположенными на хромосомах первой гомеологичной группы хромосом 1AL, 1BL и 1DL [3]. Каждая из аллелей локусов *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* тесно связана с качеством хлеба и, согласно методике Раупе, имеет определенный балл качества. Сорта пшеницы, отличающиеся лучшей глютеиновой формулой и набором аллелей с максимальным количеством баллов по всем трем локусам ( $Glu-A1a/b+Glu-B1b/i+Glu-D1d=36+36+46=106$ ), представляют особую ценность для «слабых» генотипов, нуждающихся в повышении своих хлебопекарных свойств [4]. Имеются сведения и о том, что такие аллели могут дублироваться в разных локусах HMW-GS у так называемых изогеомеаллельных линий пшеницы [5].

В Алтайском крае селекция пшеницы с использованием молекулярных маркеров на качество зерна пока не развита, хотя местные сорта, отбираемые в первую очередь по параметрам продуктивности, нуждаются в повышении питательной ценности зерна [6]. Важным остается то, что генетические маркеры могут стать действенным орудием улучшения изучаемого признака у возделываемой пшеницы [7].

**Целью** исследований являлось определение взаимосвязи отдельных субъединиц глютеинов локуса *Glu-1* с основными показателями качества зерна у фенотипически однородных групп сортов яровой мягкой пшеницы.

### Материал и методика исследования

Исследования проведены на двадцати семи сортах яровой мягкой пшеницы с известным составом HMW-GS: AC Vista, Timgalen, Quarna, Roxo, CalifaSur, Сударыня, Bonanza, Krichauff, Karee, Eradu, Gatcher, BuckYapeyu, Sunstate, Sunstar, Eufrates, Turaco, Elssavet, MC Kenzie, Bastian, Злата, Napayo, Bacanora, Lillimur, Darter, Tammin, Yarralinka, Tigre.

Опыт проведён на паровому предшественнику на опытном поле ФГБНУ ФАНЦА в 2020-2021 гг. Посев делянок площадью 0,36 м<sup>2</sup> осуществлялся ручной сеялкой СР-1М в первой декаде мая. В фазу полной спелости пшеницы

уборка проведена вручную с последующим обмолотом снопов.

Коллекция сортообразцов пшеницы изучена по комплексу хозяйственно-ценных признаков: длительность периода «всходы – колошение», высота и биомасса растения, коэффициент продуктивной кустистости, общее количество колосков и озернённость главного колоса, масса 1000 зёрен, продуктивность главного колоса и растения, урожайность, Кхоз, содержание белка и клейковины в зерне, SDS-седиментация. Основные элементы структуры урожая изучали по 10 растениям каждого генотипа. Показатели качества зерна измерены в двукратной повторности: содержание белка и клейковины – методом

инфракрасной спектроскопии («ИнфраЛЮМ ФТ-10»), объем шрота – методом додецилсульфатной седиментации в модификации В.М. Бебякина и М.В. Бунтиной [8].

Погодные условия в вегетационные периоды 2020 и 2021 г. были схожи по температуре, но различались по количеству атмосферных осадков (табл. 1). В оба года начало лета имело более низкие температуры воздуха в сравнении со среднемноголетними данными. Большой недостаток влаги в 2020 г. растения испытывали в первой половине лета, чем во второй. Иная закономерность прослеживалась в 2021 г., где июнь отличался высокой увлажненностью, а июль и август – ее дефицитом.

Таблица 1

Метеорологические условия вегетационного периода 2020 и 2021 гг.

Период	2020 г.	2021 г.	Среднемноголетние данные
Среднемесячная температура воздуха, °С			
Май	16,8	15,6	12,1
Июнь	17,5	16,9	17,7
Июль	20,0	20,1	19,9
Август	18,8	18,3	17,0
Осадки, мм			
Май	31,4	18,6	42,0
Июнь	25,2	87,1	47,0
Июль	67,7	25,0	64,0
Август	53,3	28,0	49,0

Статистическую обработку опытных данных вели методами дисперсионного анализа [9] с использованием MS Excel.

### Результаты и их обсуждение

Прежде чем оценить зависимость основных показателей качества зерна от HMW-GS по каждому из *Glu-1* локусов, следует отметить, что результаты корреляционного анализа по всем исследуемым признакам показали у всех 27 сортов пшеницы среднюю корреляционную связь содержания белка и клейковины от Кхоз ( $r=-0,54$  и, соответственно,  $r=-0,50$ ) и периода всходы-колошение ( $r=+0,58$  и, соответственно,  $r=+0,50$ ). Чтобы исключить возможное влияние этих признаков на параметры качества зерна, сорта с наличием альтернативных аллелей группировались таким образом, чтобы средние

значения Кхоз и периода всходы-колошение у сравниваемых групп отличались незначительно.

На основе этого внутри каждой из трех групп сортов пшеницы проведен сравнительный анализ аллелей для каждого локуса *Glu-1*. В первую группу вошли сорта, отличающиеся аллелями по локусу ***Glu-A1*** (Quarna, Roxo, Сударыня, Bonanza, Krichauff, Karee – *a* аллель; Sunstar, Eufrates, Elssavet, MC Kenzie, Bastian, Bacanora – *b* аллель), во вторую – аллелями по локусу ***Glu-B1*** (AC Vista, Quarna, Eufrates – *b* аллель; Сударыня, Bonanza, MC Kenzie – *c* аллель; Gatcher, Buck Yapeyu, Yarralinka – *i* аллель) и в третью – аллелями по локусу ***Glu-D1*** (AC Vista, Timgalen, Сударыня, Eradu, Turaco, Elssavet, Lillimur, Tammin – *a* аллель; Quarna, Roxo, Krichauff, Buck Yapeyu, Napayo, Bacanora, Yarralinka, Tigre – *b* аллель).

**Группа сортов различных по аллелям *Glu-A1*.** Содержание белка и клейковины в зерне в среднем за два года отличалось у двух сравниваемых групп сортов пшеницы разных по субъединицам локуса *Glu-A1* (табл. 2). Наибольший положительный эффект на данные показатели оказывала аллель *b*, чем аллель *a*. Согласно зарубежным источникам, с генами локуса *Glu-A1* проводились различные генные манипуляции: удаление *a* либо *b* аллелей в генотипе пшеницы, снижение процентного содержания белка в зерне и ухудшение стабильность теста [10], повторное дублирование субъединицы 2\* в 1A и 1D хромосомах, наоборот, повышало эластичность и стабильность теста у изогеоаллельных линий пшеницы [5]. Таким образом, наличие в генотипе пшеницы хотя бы одной из указанных субъединиц глютеина вносит весомый вклад в качество зерна в сравнении с генотипами, имеющими *null* аллель по этому локусу. Явным примером служат первые работы по замене аллеля *c(null)* у сорта Chinese Spring на аллель *b* от сорта Cheyenne [11]. В нашем случае сорта пшеницы с наличием *null* аллеля отсутствовали.

**Группа сортов различных по аллелям *Glu-B1*.** По локусу *Glu-B1* уровень белковых компонентов зерна (содержание белка, клейковины) только в одной из трех групп сортов пшеницы достоверно отличался лишь по показате-

лю содержания клейковины в зерне (табл. 3). По силе влияния на качественные показатели зерна три варианта аллелей приняли следующий порядок: *Glu-B1i>Glu-B1b>Glu-B1c* (содержание клейковины в зерне), *Glu-B1i=Glu-B1b=Glu-B1c* (содержание белка в зерне) и *Glu-B1i<Glu-B1b=Glu-B1c* (показатель SDS-седиментация). Отсутствие какой-либо закономерности в данном случае не дает преимущество ни одной из представленной аллели по изучаемому признаку, ввиду их более сходного влияния на качество зерна, которое по балльной оценке Payne оценивается в 2 и 3 балла. Причиной тому может быть и их сходство в структуре построения белка. Так, исходя из работ зарубежных авторов [12], наличие в структурах субъединиц 17+18, 7+8 и 7+9 большего количества остатков цистеина, в сравнении с субъединицами Vx20+Vy20 или Vx26+Vy27, повышает прочность теста и улучшает качество выпечки. Большая частота встречаемости субъединицы 7 у-типа *b* и *c* аллелей во многих сортах пшеницы является тому подтверждением [13]. Исключением не являются и исследованные нами сорта. Подобно локусу *Glu-A1*, сравнить качественный эффект указанных по локусу *Glu-B1* субъединиц с им альтернативными не удалось. Причиной тому стало отсутствие в коллекционном материале сортов с аллелями *a*, *d*, *e* локуса *Glu-B1*.

Таблица 2

**Показатели качества зерна у групп сортов яровой мягкой пшеницы с различным набором аллелей по локусу *Glu-A1***

Аллель/субъединица	Количество сравниваемых сортов	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в зерне, %	SDS-седиментация, мм
<i>Glu-A1a/1</i>	6	15,6	29,8	83,0
<i>Glu-A1b/2*</i>	6	16,2	31,2	82,2
HCP <sub>05</sub>		0,5	1,41	5,6

Таблица 3

**Показатели качества зерна у групп сортов яровой мягкой пшеницы с различным набором аллелей по локусу *Glu-B1***

Аллель/субъединица	Количество сравниваемых сортов	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в зерне, %	SDS-седиментация, мм
<i>Glu-B1b/7+8</i>	3	15,7	31,2	88,0
<i>Glu-B1c/7+9</i>	3	15,6	29,5	86,0
<i>Glu-B1i/17+18</i>	3	16,1	33,0	80,0
HCP <sub>05</sub>		1,0	1,6	7,0

**Группа сортов различных по аллелям *Glu-D1*.** Достоверных различий во влиянии субъединиц 5+10 и 2+12 локуса *Glu-D1* на показатели содержания белка в зерне и SDS-седиментацию не наблюдалось (табл. 4). По всем трём показателям качества наличие субъединицы 5+10 в изученных сортах пшеницы повышало пищевую ценность зерна, но достоверно лишь по показателю содержания клейковины

в зерне. По субъединице 2+12, как и следовало ожидать, наблюдался противоположный эффект. Предполагается, что эти различия тесно связаны с влиянием на свойства теста разного количества остатков цистеина в структурной архитектуре построения субъединиц: пять – у субъединицы 1Dx5 и четыре – у субъединицы 1Dx2 [12].

Таблица 4

**Показатели качества зерна у групп сортов яровой мягкой пшеницы с различным набором аллелей по локусу *Glu-D1***

Аллель/субъединица	Количество сравниваемых сортов	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в зерне, %	SDS-седиментация, мм
<i>Glu-D1a/2+12</i>	8	15,8	30,5	79,6
<i>Glu-D1d/5+10</i>	8	16,2	32,6	82,6
HCP <sub>05</sub>		0,5	0,9	3,4

**Выводы**

В изученных сортах яровой мягкой пшеницы выделен лучший аллельный состав глютенинов, находящихся в более тесной связи с основными показателями качества зерна, описан следующей формулой глютенинов: *Glu-A1b* (содержание белка в зерне) + *Glu-B1i* (содержание клейковины в зерне, SDS-седиментация) + *Glu-D1d* (содержание клейковины в зерне).

**Библиографический список**

1. Третьяков, М. Н. Качество зерна мягкой яровой пшеницы умеренно-засушливой колочной степи Алтайского края / М. Н. Третьяков, Г. В. Матвеева. – Текст: непосредственный // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2003. – № 2 (10). – С. 166-171.
2. Гулаева, Н. В. Практическое применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы (обзорная) / Н. В. Гулаева, Ю. В. Чесноков, С. Н. Шевченко [и др.]. – Текст: непосредственный // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – № 2-4 (20). – С. 726-731.
3. Payne P.I., Lawrence G.J. (1983). Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*. 11: 29-35.
4. Payne, P.I., Seekings, J.A., Worland, A.J., Jarvis, M.G., Holt, L.M. (1987). Allelic variation of

glutenin subunits and gliadins and its effect on breadmaking quality in wheat: Analysis of F5 progeny from Chinese Spring × Chinese Spring (Hope 1A). *Journal of Cereal Science*. 6. 103-118. DOI: 10.1016/S0733-5210(87)80047-4.

5. Dumur J., et al. (2009). Development of novel HMW-GS gene combinations within bread wheat by means of homoeologous recombination. *Gluten proteins*. 7: 170.

6. Квасник, Е. В. Особенности формирования качества зерна и урожайности мягкой яровой пшеницы в зависимости от агроэкологических условий в Алтайском крае / Е. В. Квасник, Н. И. Коробейников – Текст: непосредственный // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2007. – № 1. – С. 16-19.

7. Чесноков, Ю. В. Молекулярно-генетические маркеры и их использование в предселекционных исследованиях / Ю. В. Чесноков. – Санкт-Петербург: АФИ, 2013. – С. 116. – Текст: непосредственный.

8. Бебякин, В. М. Эффективность оценки качества зерна яровой мягкой пшеницы по SDS-тесту / В. М. Бебякин, М. В. Бунтина. – Текст: непосредственный // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1991. – № 1. – С. 66-70.

9. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 351 с. – Текст: непосредственный.

10. Gao X., Liu T.H., Ding M.Y., et al. (2018). Effects of HMW-GS Ax1 or Dx2 absence on the glutenin polymerization and gluten micro structure of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Food Chem.* 240: 626–633. DOI: 10.1016/j.foodchem.2017.07.165.

11. Mansur, L., Qualset, C., Kasarda, D., Morris, R. (1990). Effects of 'Cheyenne' Chromosomes on Milling and Baking Quality in 'Chinese Spring' Wheat in Relation to Glutenin and Gliadin Storage Proteins. *Crop Science.* 30. DOI: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030026x.

12. Pirozi, M.R., Margiotta, B., Lafiandra, D., MacRitchie, F. (2008) Composition of polymeric proteins and bread-making quality of wheat lines with allelic HMW-GS differing in number of cysteines. *J. Cereal Sci.* 48: 117–122. DOI: dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2007.08.011.

13. Lookhart, G., Hagman, K., Kasarda, D. (2006). High-Molecular-Weight Glutenin Subunits of the Most Commonly Grown Wheat Cultivars in the U.S. in 1984. *Plant Breeding.* 110. 48-62. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00568.x.

### References

1. Tretiakov M.N., Matveeva G.V. Kachestvo zerna miagkoi iarovoi pshenitsy umerenno-zasushlivoi kolochnoi stepi Altaiskogo kraia // Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2003. – No. 2 (10). – S. 166-171.

2. Gulaeva N.V., Chesnokov Iu.V., Shevchenko S.N., Zueva A.A., Menibaev A.I. Prakticheskoe primeneniye molekuliarnykh markerov v selektsii pshenitsy (obzornaia) // Izvestiia Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. – 2018. – No. 2-4 (20). – S. 726-731.

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

4. Payne, P.I., Seekings, J.A., Worland, A.J., Jarvis, M.G., Holt, L.M. (1987). Allelic variation of glutenin subunits and gliadins and its effect on breadmaking quality in wheat: Analysis of F5 progeny from Chinese Spring × Chinese Spring (Hope

1A). *Journal of Cereal Science.* 6. 103-118. DOI: 10.1016/S0733-5210(87)80047-4.

5. Dumur J., et al. (2009). Development of novel HMW-GS gene combinations within bread wheat by means of homoeologous recombination. *Gluten proteins.* 7: 170.

6. Kvasnik E.V., Korobeinikov N.I. Osobennosti formirovaniia kachestva zerna i urozhnosti miagkoi iarovoi pshenitsy v zavisimosti ot agroekologicheskikh uslovii v Altaiskom krae // Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2007. – No. 1. – S. 16-19.

7. Chesnokov Iu.V. Molekuliarno-geneticheskie markery i ikh ispolzovanie v predselektsionnykh issledovaniyakh / Iu.V. Chesnokov. – Sankt-Peterburg: AFI, 2013. – S. 116.

8. Bebiakin V.M., Buntina M.V. Effektivnost otsenki kachestva zerna iarovoi miagkoi pshenitsy po SDS-testu // Vestnik selskokhoziaistvennoi nauki. – 1991. – No. 1. – S. 66-70.

9. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezultatov issledovaniy). – Moskva: Agropromizdat, 1985. – 351 s.

10. Gao X., Liu T.H., Ding M.Y., et al. (2018). Effects of HMW-GS Ax1 or Dx2 absence on the glutenin polymerization and gluten micro structure of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Food Chem.* 240: 626–633. DOI: 10.1016/j.foodchem.2017.07.165.

11. Mansur, L., Qualset, C., Kasarda, D., Morris, R. (1990). Effects of 'Cheyenne' Chromosomes on Milling and Baking Quality in 'Chinese Spring' Wheat in Relation to Glutenin and Gliadin Storage Proteins. *Crop Science.* 30. DOI: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030026x.

12. Pirozi, M.R., Margiotta, B., Lafiandra, D., MacRitchie, F. (2008) Composition of polymeric proteins and bread-making quality of wheat lines with allelic HMW-GS differing in number of cysteines. *J. Cereal Sci.* 48: 117–122. DOI: dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2007.08.011.

13. Lookhart, G., Hagman, K., Kasarda, D. (2006). High-Molecular-Weight Glutenin Subunits of the Most Commonly Grown Wheat Cultivars in the U.S. in 1984. *Plant Breeding.* 110. 48-62. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00568.x.

