

РОЛЬ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И СРЕДЫ В ФОРМИРОВАНИИ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

В.П. Нецветаев

Белгородский федеральный аграрный научный центр РАН
Поступила в редакцию 06.08.2024 г.

Аннотация. В течение трех лет исследовали образцы озимой мягкой пшеницы по урожайности, реологическим свойствам шрота, качеству клейковины в условиях Белгородской области (п. Гонки). Образцы группировали в соответствии с аллелями β -Аму-А1а и β -Аму-А1b и оценили количественные признаки. В наиболее урожайный год (2020 г.) носители аллеля β -Аму-А1а существенно превосходили генотипы с фактором β -Аму-А1b по этому показателю, но одновременно значительно уступили по водопоглотительной способности (ВПС). По другим показателям качества выделенные группы образцов не отличались. Дополнительное деление по глинам позволило оценить влияние ржаных белков в геноме пшеницы на формирование качества. Так, индекс деформации клейковины (ИДК) генотипов β -Аму-А1а без белков ржи составил $78,53 \pm 2,33$ ед., а образцы несущие факторы β -Аму-А1а+Gld 1A17 – $87,78 \pm 1,12$ ед. Соответственно, первая группа пшеницы имела существенно большее количество дисульфидных связей белкового комплекса, чем носители ржаного фактора Gld 1A17. В 2021 году по количеству дисульфидных связей в муке и качеству клейковины (ИДК) различий между выделенными группами образцов не проявилось. В 2022 году образцы с аллелем β -Аму-А1b значительно уступили по качеству теста (замес) носителям альтернативного гена. По качеству клейковины (ИДК) и количеству дисульфидных связей в муке эти генотипы также существенно уступали носителям аллеля β -Аму-А1а. Присутствие белков ржи в погодно-климатических условиях 2022 гола также приводило к значительному ухудшению показателей качества зерна. Наследственные различия по качеству зерна пшеницы в наибольшей степени проявились на фоне внешней среды, не способствующей агрегации белкового комплекса с помощью дисульфидных связей и при формировании не высокого качества клейковины. Напротив, существенные различия генотипов по урожайности наблюдались в год, способствующий формированию высокой продуктивности.

Ключевые слова: озимая мягкая пшеница, локус Аму-А1, аллели, бета-амилаза, изоферменты, глиадины, урожайность, качество зерна

Бета-амилаза у мягкой пшеницы контролируется тремя локусами: *b*-Аму-А1, *b*-Аму-В1 и *b*-Аму-Д1, расположенными соответственно в хромосомах 5AL, 4BL и 4DL [1-3]. Локус *b*-Аму-А1 расположен в хромосоме 5AL на расстоянии $5,56 \pm 1,90\%$ рекомбинации от генов *B1/b1* (Безостость vs. остистость) [4]. Среди районированных сортов озимой мягкой пшеницы российской селекции доминируют сорта, различия между которыми обусловлены аллелями β -Аму-А1b и β -Аму-А1а, но идентичны по аллелям других локусов, обозначенных как β -Аму-В1а и β -Аму-Д1а [4]. Учитывая, что данные различия между такими формами обусловлены аллелями β -Аму-А1b и β -Аму-А1а, но идентичны по аллелям других локусов обозна-

ченных как β -Аму-В1а и β -Аму-Д1а, имеется возможность оценить действие факторов β -Аму-А1b и β -Аму-А1а на формирование селекционно-ценных количественных признаков. В качестве таких признаков выступали урожайность и ряд показателей качества зерна: ВПС (водопоглотительная способность), замес, глютен⁺, вязкость, амилаза, ретроградация, Количество дисульфидных связей в навеске муки и сухой клейковине, ИДК (индекс деформации клейковины). Уровень выраженности количественных признаков зависит как от влияния наследственных факторов, так и факторов внешней среды. Для выявления роли наследственности в формировании таких признаков возникает необходимость оценивать их в течение нескольких вегетационных сезонов. В предыдущих исследованиях показано, что на перечисленные признаки

оказывают влияние погодные условия года [5]. Из наследственных факторов наибольшая информация о влиянии на качество зерна пшеницы связана с запасными белками [6-13]. Роль бета-амилазы в формировании качества зерна пшеницы остается открытой. Целью настоящего исследования явилась оценка влияния аллелей локуса β -Amy-A на фоне факторов β -Amy-B1a и β -Amy-D1a других локусов, контролирующих изоферменты бета-амилазы и влияние климатических параметров: количество осадков и температура на формирование указанных количественных признаков.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Материалом исследования служили селекционные образцы озимой мягкой пшеницы конкурсного испытания (КСИ) урожая 2020-2022 годов. Образцы группировали по аллелям, контролирующим синтез бета-амилазы (рис. 1) и вариантам глиадина, являющимися маркерами ржаных транслокаций 1RS.1BL (*Gld 1B3*) и 1RS.1AL (*Gld 1A17*)(рис. 2).

Дополнительная дифференциация пшеницы по глиадинам обусловлена тем, что ржаные белки, контролируемые этими транслокациями, влияют на проявление признаков качества зерна пшеницы [14-15]. Особенности погодных условий вегетационного периода также действуют на формирование показателей качества пшеницы [15]. В связи с этим, проводили трехлетнее испытание образцов этой культуры по данным количественным признакам на опытном поле ФГБНУ «Белгородский ФПНЦ РАН», п. Гонки, Белгородского района. Урожайность определяли с делянок размером 18 кв. м высеванных в 4-х кратной повторности с нормой 4,5 млн. семян на га.

Для определения реологических свойств шрота зерна использовали прибор Mixolab компании CHORIN (Франция) стандарт ICC173. Количество дисульфидных связей между пептидами белкового комплекса эндосперма пшеницы определяли по прописи [16].

Для характеристики особенностей сложившихся погодно-климатических условий за период испытания растительного материала учитывали динамику температуры и влагообеспеченности. В 2020 и 2022 годах перезимовка озимой пшеницы была удовлетворительной и не выявила различий между образцами. В 2021 году наблюдалась дифференциация по перезимовке исследуемого материала. Лимитирующим фактором в этот период была температура. Так, температура почвы 23-24

декабря и 18-20 января опускалась до -17 -20°C [17]. Наиболее сильно в данном случае пострадал ряд сортов южной селекции на делянках, которых остались единичные растения.

Выделение и электрофоретическое разделение бета-амилазы вели в соответствии с методикой описанной ранее [4]. При выделении бета-амилазы из зерна растворителями без восстанавливающих агентов и электрофоретическом разделении этого фермента образуются множественные молекулярные формы данного фермента [18]. Это связано с тем, что молекулы бета-амилазы в своем составе несут цистеин, что в частности показано на ржи [19]. SH-группы цистеина в составе белков способны образовывать межмолекулярные -S-S- связи. В результате образуются множественные молекулярные формы, обусловленные разной степенью агрегации молекул этого фермента. При добавлении восстанавливающих агентов (дитиотреитола или бета-меркаптоэтанола) в экстрагирующий раствор, которые разрывают эти связи на зимограмме остается один основной компонент с наибольшей подвижностью [18]. В данном случае использовался бета-меркаптоэтанол.

Для выделения глиадинов раздавленная плоскогубцами зерновка переносилась в эпендорфную пробирку и заливалась двухкратным (по объёму) количеством 55% пропанола и оставлялась на ночь. На следующий день производилось перемешивание содержимого пробирки металлической палочкой и центрифугирование в течение 5 мин. при 2000 об./мин. Приготовление полиакриламидного геля производили по прописи Ф.А. Поперели [6]. Надосадочная белковая жидкость отбиралась пипеткой (20 мкл) в чистые пробирки. К ней добавлялось 20 мкл раствора, содержащего 0,5М CH_3COOH + 6М мочевины + 20 г сахарозы в 100 г исходного раствора+ пиронин G (до ярко оранжевой окраски). После перемешивания полученную смесь наносили на гель (10 мкл). Электрофорез вели при напряжении 300 в. Электрофорез прекращается после выхода 2,5-3 меток пиронина G. Белки фиксировали и окрашивали в течение ночи в растворе следующего состава: 125 мл ацетона, 125 мл воды, 0,5 г кумаси бриллиантового синего R250, 250 мл 60% ТХУ (1 кг трихлоруксусной кислоты и 666 мл воды) и доводили объём до 2,5 л смесью в которой содержалось 1,75 л воды (дистиллированной), 125 мл ацетона и 125 мл уксусной кислоты. Гели отмывали от краски обычной водопроводной водой в течение суток.

Электрофорез глиадинов и символика обозначения аллелей, контролирующих эти белки, проводились в соответствии с описанием Ф.А. Поперели [6].

Существенность различий между выделенными группами образцов по количественным признакам определяли по критерию Стьюдента. Дисперсионный анализ вели в программе Статнов (ВИУА, Москва, 1991).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На рис. 1 представлены наиболее часто встречающиеся среди сортов отечественной селекции озимой мягкой пшеницы изоферменты бета-амилазы, обусловленные аллелями *b-Amy-A1a*, *b-Amy-A1b* и *b-Amy-A1c*. Для анализа различий по количественным признакам образцы конкурсного испытания пшеницы группировали по факторам *b-Amy-A1a* и *b-Amy-A1b*. По аллелям локусов *b-Amy-B1* и *b-Amy-D1* исследованные формы не отличались и несли аллели *b-Amy-B1a* и *b-Amy-D1a*.

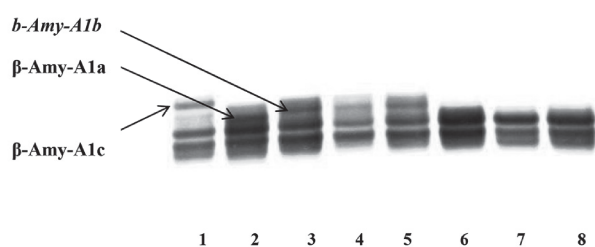


Рис. 1. Зимограммы бета-амилазы некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. 1-2 – Дар Зернограда, 3-5 – Донской маяк, 6-8 – Станичная, являющихся носителями следующих аллелей локуса *b-Amy-A1*: 1 - *A1c*, 3-5 - *A1b*, 2, 6-8 - *A1a*

За период исследования урожайность изученного материала варьировала от 28 (2021) до 77 ц/га (2020) (табл. 1). Более низкая урожайность наблюдалась в 2021 году, что связано с неблагоприятной перезимовкой в этот холодный период. Основным лимитирующим фактором зимостойкости в 2021 году были низкие температуры [17]. В этих условиях различия в урожайности между выделенными группами образцов находились в пределах ошибки опыта.

Погодные условия в период май-июль по количеству осадков за месяц были близки к норме (171,3 мм при норме 179 мм). Температурные условия превысили среднемноголетнее значение в этот период на 1,9°/мес. (19,4°С при норме 17,5°С в месяц). В то же время, при наиболее благоприятных условиях среды для формирования урожайности (2020

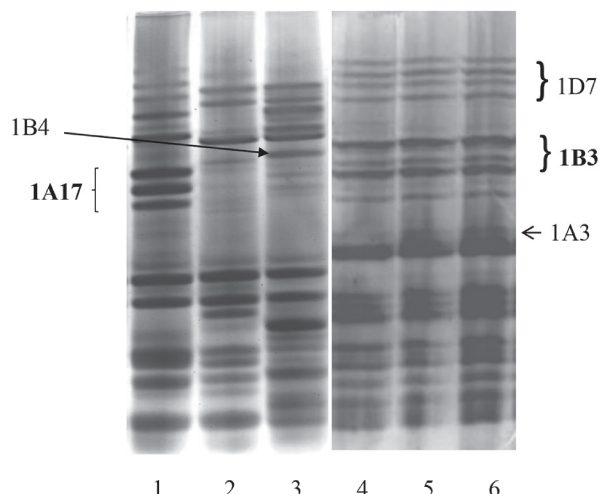


Рис. 2. Типы электрофореграмм глиадина: Богданка – 1; № 9/20 - 2-3; Тимирязевская 150 – 4-6. Жирным шрифтом выделены компоненты белков, обусловленные ржаными транслокациями 1RS.1AL (*Gld 1A17*) и 1RS.1BL (*Gld 1B3*)

год) проявились существенные различия между сформированными группами генотипов. Так, по зерновой продуктивности носители аллеля *b-Amy-A1a* имели урожайность равную 77,4±0,9 ц/га, а образцы с аллелем *b-Amy-A1b* – 70,9±2,2 ц/га ($t=2,69$; $P<0,05$). Следует отметить, что период формирования урожая зерна пшеницы (май-июль) в этот год отличался высоким количеством осадков 249,4 мм при норме 179 мм за этот период. Среднемесячная температура (17,9°С) за данное время была близка к средней многолетней величине в 17,5°С. В 2022 году тенденция в пользу образцов с фактором *b-Amy-A1a* сохранилась, но находилась в пределах ошибки опыта. В данном случае, количество осадков за анализируемый период составило 130,2 мм, что ниже нормы. В то же время, и среднемесячная температура за данный период была ниже нормы на 0,7° (16,8°С при норме 17,5°С), что частично нивелировало недостаток влаги. Таким образом, в условиях Белгородской области преимуществом по урожайности имели генотипы, несущие аллель *b-Amy-A1a* по сравнению с носителями фактора *b-Amy-A1b*. Это согласуется с результатами оценки частот встречаемости данных аллелей среди районированных сортов Европейской части России [4], где показано существенное доминирование аллеля *b-Amy-A1a* по сравнению с альтернативным аллелем *b-Amy-A1b* в ЦЧР и более северных регионах РФ. Аллель *b-Amy-A1b*, вероятно, имеет адаптивное значение в южных регионах страны (Северный Кавказ, юг Ростовской области) где его встречаемость существенно выше среди районированных

сортов этой зоны возделывания культуры озимой мягкой пшеницы по сравнению с генотипами, несущими аллель β -Amy-1Aa. Влияние сложившихся условий внешней среды 2020 и 2021 годов на формирование урожайности показало значительные различия между сравниваемыми генотипами под действием среды в данные годы испытания. Так, генотипы β -Amy-1Aa в 2020 г. имели урожайность $77,4 \pm 0,9$ ц/га, в 2021 г. - $28,1 \pm 0,8$ ц/га. Различия в $49,3$ ц/га существенны ($t = 41,1$; $P < 0,001$). Подобные отличия наблюдались по генотипам β -Amy-1Ab. В 2020 г. они имели урожайность $70,9 \pm 2,2$ ц/га, а в 2021 г. - $28,9 \pm 2,0$ ц/га. Различия в $42,0$ ц/га существенны. ($t = 14,1$; $P < 0,001$). Как видно, влияние среды оказало более значимое влияние на урожайность, чем генотипические различия. В данном случае низкая урожайность 2021 г. была связана, прежде всего, с недостаточно хорошей перезимовкой озимой пшеницы. В связи с этим сравнили урожайность зерна в годы более благоприятные для роста и развития растений озимой пшеницы. В 2020 г. генотипы β -Amy-1Aa сформировали урожайность в $77,4 \pm 0,9$ ц/га, а в 2022 г. - $69,0 \pm 1,2$ ц/га. Различия составили $8,4$ ц/га и оказались значимы ($t = 5,6$; $P < 0,001$). В то же время сравнение урожайности по генотипу β -Amy-1Ab в эти годы оказались не существенны. Так, в данном случае различия составляли $3,1$ ц/га что не существенно ($t = 1,2$; $P > 0,05$). В тоже время сравнение данных по урожайности, представленных генотипов за 2021 и 2022 гг., демонстрирует значимость различий по этому показателю под действием условий внешней среды.

Реологические показатели качества зерна определяли на приборе Миксолаб. Результаты анализов за прошедший период представлены в табл. 1.

Как видно, в 2020 году обнаружено положительное влияние аллеля β -Amy-1Ab на показатель ВПС. По другим индексам реологических свойств зерна различий между носителями аллелей β -Amy-1Aa и β -Amy-1Ab не проявилось. По количеству дисульфидных связей белкового комплекса зерна между носителями аллелей β -Amy-1Aa и β -Amy-1Ab в 2020 году различий не выявлено. Обнаружилась лишь тенденция в пользу более качественной клейковины по показателю ИДК у образцов, имевших аллель β -Amy-1Aa, но различия находились в пределах ошибки опыта (табл. 2). В то же время, дополнительное деление по глинам (рис. 2) позволило оценить влияние ржаных белков в геноме пшеницы на формирование качества клейковины и количество дисульфидных связей белкового комплекса зерна этой культуры (табл. 2). Так, показатель ИДК генотипов β -Amy-1Aa без белков ржи составляло величину в $78,53 \pm 2,33$, а образцы несущие факторы β -Amy-1Aa+Gld 1A17 – $87,78 \pm 1,12$. Различия в $9,25$ ед. значимы ($t = 3,58$; $P < 0,001$). Следовательно, ржаные белки транслокации 1RS.1AL в геноме пшеницы значительно ухудшают качество клейковины. Эти изменения связаны с агрегирующей способностью белков к образованию белкового комплекса с помощью дисульфидных связей. Сравнение генотипов β -Amy-1Aa без белков ржи с группой, несущей β -Amy-1Aa+Gld 1A17 по количеству -S-S- связей в муке составляло,

Таблица 1

Сравнение сопряженности аллелей локуса β -Amy-1 с некоторыми количественными признаками на основе анализа КСИ озимой мягкой пшеницы

Аллели β -Amy-1	Выборка	Показатели качества зерна на основе анализа на приборе Миксолаб, баллы							Урожайность, ц/га
		ВПС, %	ВПС	Замес	Глютен ⁺	Вязкость	Амилаза	Ретроградация	
КСИ-20									
β -Amy-1Aa	35	$60,7 \pm 0,3$	$4,1 \pm 0,4$	$6,3 \pm 0,2$	$6,0 \pm 0,4$	$6,7 \pm 0,4$	$6,5 \pm 0,4$	$6,6 \pm 0,5$	$77,4 \pm 0,9$
β -Amy-1Ab	23	$61,7 \pm 0,4$	$5,6 \pm 0,5$	$6,4 \pm 0,2$	$6,1 \pm 0,4$	$6,4 \pm 0,5$	$6,7 \pm 0,6$	$6,3 \pm 0,6$	$70,9 \pm 2,2$
t	-	2,04*	2,02	0,75	0,16	0,52	0,32	0,34	2,69*
КСИ-21									
β -Amy-1Aa	43	$64,6 \pm 0,3$	$8,2 \pm 0,1$	$4,4 \pm 0,2$	$3,5 \pm 0,3$	$5,7 \pm 0,2$	$4,8 \pm 0,4$	$6,0 \pm 0,3$	$28,1 \pm 0,8$
β -Amy-1Ab	16	$64,9 \pm 0,4$	$7,9 \pm 0,3$	$4,9 \pm 0,2$	$2,5 \pm 0,3$	$5,6 \pm 0,5$	$5,2 \pm 0,6$	$5,7 \pm 0,6$	$28,9 \pm 2,0$
t	-	0,58	0,87	1,76	2,18*	0,16	0,53	0,42	0,40
КСИ-22									
β -Amy-1Aa	58	$64,3 \pm 0,4$	$8,1 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,2$	$3,8 \pm 0,3$	$5,8 \pm 0,4$	$1,8 \pm 0,3$	$3,6 \pm 0,3$	$69,0 \pm 1,2$
β -Amy-1Ab	29	$64,7 \pm 0,6$	$8,1 \pm 0,2$	$2,6 \pm 0,2$	$3,9 \pm 0,4$	$4,6 \pm 0,6$	$1,3 \pm 0,3$	$2,5 \pm 0,5$	$67,8 \pm 1,3$
t	-	0,58	0,04	2,52*	0,25	1,71	1,29	1,90	0,75
β -Amy-1Aa	За 3 года	64,3	6,0	4,7	4,4	6,1	4,4	5,3	58,2
β -Amy-1Ab	За 3 года	63,8	7,2	4,6	4,2	5,5	4,4	4,8	55,9
НСР _{0,05}	-	0,9	2,4	1,5	1,5	1,5	1,2	0,9	9,4

Примечание: звездочкой и жирным шрифтом выделены значимые величины ($P < 0,05$) между сравниваемыми группами генотипов

Таблица 2

Вклад аллелей бета-амилазного локуса β -Аmy-A1 и глиадинкодирующих локусов Gld 1A17 и Gld 1B3 в величину формирования -S-S-связей белкового комплекса эндосперма и качества клейковины

Символы аллелей	Кол-во образцов	Кол-во дисульфидных связей в муке, усл. ед.	t	Кол-во образцов	Кол-во дисульфидных связей в сух. клейк, усл. ед.	t	Кол-во образцов	ИДК, ед.	t
КСИ-20									
β-Amy-A1a	53	57,73±1,16	1,59	27	5,59±0,16	1,21	18	78,53±2,33	1,97
β-Amy-A1b	33	54,26±1,84		14	5,21±0,26		14	84,38±1,84	
β-Amy-A1a+Gld 1A17	3	53,27±0,72	0,55	4	6,30±0,34	1,88	4	87,78±1,12	0,11
β-Amy-A1b+ Gld 1A17	4	49,52±6,74		-	-	-	4	87,33±3,45	
КСИ-21									
β-Amy-A1a	22	64,16±1,64	0,46	20	4,99±0,17	0,21	19	85,86±1,88	0,68
β-Amy-A1b	5	66,48±4,77		4	5,08±0,38		4	82,50±4,55	
β-Amy-A1a+Gld 1A17	13	55,90±2,97	0,14	12	4,58±0,32	0,46	12	92,08±1,93	0,60
β-Amy-A1a+Gld 1B3	10	55,27±3,15		10	4,38±0,32		10	93,90±2,34	
β-Amy-A1b+ Gld 1A17	10	56,54±3,61	-	11	4,78±0,28	-	10	93,63±2,23	-
КСИ-22									
β-Amy-A1a	31	43,20±1,37	2.49*	26	4,06±0,17	1,95	34	91,20±1,42	2,79*
β-Amy-A1b	12	32,56±4,06		10	3,26±0,37		13	96,85±1,44	
β-Amy-A1a+Gld 1A17	8	38,98±3,73	0,93	8	3,81±0,37	1,76	7	101,55±3,03	0,28
β-Amy-A1a+Gld 1B3	7	33,39±4,32		7	2,90±0,35		4	100,43±2,76	
β-Amy-A1b+ Gld 1A17	10	31,02±2.78	0,82	9	3,18±0,21	1,11	8	96,39±2,72	0,82
β-Amy-A1b+ Gld1B3	6	27.77±2.85		5	2,62±0,45		7	103,24±2,96	
β-Amy-A1a	За 3 года	55,03	НСР0,05 15,95		4,88	НСР0,05 2,01		85,20	НСР0,05 13,06
β-Amy-A1b	За 3 года	51,10			4,52			87,91	
β-Amy-A1a+Gld 1A17	За 3 года	49,38	5,63		4,90	1,50		93,80	5,31

соответственно, $57,73 \pm 1,16$ и $53,27 \pm 0,72$ усл. ед. (табл. 2). Различия в 4,46 усл. ед. значимы ($t = 3,28$; $P < 0,01$). Следовательно, наличие белков ржаного локуса *Gld 1A17* существенно ухудшает качество зерна, уменьшая число дисульфидных связей в белковом комплексе эндосперма пшеницы.

В условиях 2021 года, отличавшегося низкой урожайностью, обнаружено существенное превышение показателя глютен+ у образцов имеющих аллель β -Amy-*Ala*, по сравнению с носителями фактора β -Amy-*Alb* (табл. 1). Это свидетельствует о том, что формы, несущие аллель *Amy-Ala* характеризовались в условиях этого года большим количеством водородных связей между пептидами белкового комплекса, чем генотипы с фактором β -Amy-*Alb*. Действительно, индекс замес проявил тенденцию к более высокому значению у носителей фактора β -Amy-*Alb*, но различия между выделенными группами образцов находились в пределах ошибки опыта. По количеству дисульфидных связей в белке, муке и качеству клейковины (ИДК) различий между выделенными группами образцов не было (табл. 2). В то же время, роль белков ржи и в этом опыте проявилась. Образцы, несущие аллель β -Amy-*Ala*, но свободные от ржаных белков имели $64,16 \pm 1,64$ усл. ед. -S-S- связей в муке, а генотипы с β -Amy-*Ala*+*Gld 1A17* имели $55,90 \pm 2,97$ усл. ед. -S-S- связей. Различия в 8,26 усл. ед. существенны ($t = 2,44$; $P < 0,05$)

Подобная закономерность прослеживалась и при сравнении групп β -Amy-*Ala* и β -Amy-*Ala*+*Gld 1B3*. В этом случае различия были связаны с наличием/отсутствием ржаных белков транслокации 1RS.1BL (табл. 2). Наличие белков ржи локуса *Gld 1B3* уменьшало количество дисульфидных связей в муке на 8,89 усл. ед., что существенно ($t = 2,50$; $P < 0,05$). Таким образом, и в 2021 году также проявился эффект влияния ржаных белков на агрегирующую способность белкового комплекса с помощью -S-S- связей. Результатом этого явилось изменение качества клейковины (ИДК-показатель). В этом случае ржаные белки локуса *Gld 1B3* значительно ухудшили качество клейковины на 8,04 ед. ($t = 2,68$; $P < 0,05$). Подобная закономерность наблюдалась при сравнении генотипов с аллелем β -Amy-*Ala* имевшими ИДК в $85,86 \pm 1,88$ ед., с формами, несущими β -Amy-*Ala*+*Gld 1A17* с транслокацией 1RS.1AL и сформировавшими ИДК величиной в $92,08 \pm 1,93$ ед. Различия в 6,22 ед. значимы ($t = 2,31$; $P < 0,05$). Таким образом, ржаные белки как одной, так и другой транслокации, несущие разные варианты ржаных белков, ухудшают качество клейко-

вины путем снижения агрегирующей способности белкового комплекса зерна пшеницы.

В более благоприятных условиях 2022 года для формирования урожая зерна проявились значительные различия между сравниваемыми группами образцов по индексу замес. В данном случае носители аллеля β -Amy-*Ala* формировали более высокие показатели замеса, чем генотипы с фактором β -Amy-*Alb*. По остальным реологическим свойствам (вязкость, амилаза, ретроградация) различий между носителями аллелей β -Amy-*Ala* и β -Amy-*Alb* не было (табл. 1). Характерно, что этот год по сравнению с предшествующими характеризовался наиболее низкими величинами индекса замес. Напротив, качество клейковины (ИДК) под влиянием погодных условий в период созревания зерна в 2022 году отличалось большими величинами, свидетельствующими о более слабой клейковине по сравнению с предшествующими годами. В данном случае проявились наследственные различия по индексу ИДК между носителями аллелей β -Amy-*Ala* и β -Amy-*Alb* (табл. 2). Соответственно, носители аллеля β -Amy-*Ala* также имели сравнительно более качественную клейковину ($91,20 \pm 1,42$ ед.), чем образцы с фактором β -Amy-*Alb* ($96,85 \pm 1,44$ ед.). Различия в 5,62 ед. существенны ($t = 2,79$; $P < 0,05$). Данные условия способствовали дифференциации образцов по качеству клейковины обусловленные наличием/отсутствием ржаных белков. Так, если генотипы β -Amy-*Ala* без ржаных белков имели клейковину с ИДК $91,20 \pm 1,42$ ед., то образцы, несущие факторы β -Amy-*Ala*+*Gld 1A17* характеризовались ИДК величиной в $101,55 \pm 3,03$ ед. Различия в 10,35 ед. ИДК значимы ($t = 3,09$; $P < 0,01$). Аналогичная закономерность наблюдалась при сравнении генотипов β -Amy-*Ala* с β -Amy-*Ala*+*Gld 1B3*. В данном случае различия между сравниваемыми группами составили 9,23 ед. ИДК, что значимо: $t = 2,95$; $P < 0,01$. Отличия по качеству зерна (замес и ИДК) обусловлены разницей в агрегации полипептидов зерна пшеницы на основе дисульфидных связей, об этом свидетельствуют данные табл. 2. Наличие ржаных белков в геноме пшеницы также способствовало уменьшению агрегирующей способности белкового комплекса и ухудшению качества клейковины и зерна. Так, сравнение генотипов β -Amy-*Ala* и β -Amy-*Ala*+*Gld 1B3* показало уменьшение числа дисульфидных связей в белковом комплексе, при наличии ржаного гена *Gld 1B3*, на 9,91 усл. ед., что существенно ($t = 2,19$; $P < 0,05$).

Следует отметить, что представленное действие генов, контролирующих изоферменты бета-амилазы и варианты глиадинов, затрагивало коли-

чественные признаки качества зерна связанные с белковой частью эндосперма (замес, глютен+), но не затрагивало качество, обусловленное углеводной составляющей семени (вязкость, амилаза, ретроградация) (табл. 1). Характерно, что среда оказывала значимое влияние на качество углеводной составляющей. Так, различия по индексам амилаза и ретроградация по аллелю β -Amy-*Ala* между 2020 и 2022 годом составили соответственно 4,9 и 3,0 баллов ($t=4,90$ и $5,17$; $P<0,001$ и $P<0,001$). На фоне аллеля β -Amy-*Alb* эти различия составляли 5,4 и 3,8 баллов ($t=8,06$ и $4,87$; $P<0,001$ и $P<0,001$).

В то же время, факторы внешней среды могут маскировать наследственные различия по качеству, обусловленные локусами β -Amy-*Al*, *Gld 1B* и *Gld 1A*. Анализ реакции показателей качества зерна на условия среды свидетельствует о том, что наследственные различия, связанные с бета-амилазой и глиадинами, наиболее четко проявляются, когда количественное выражение показателей качества (замес, количество дисульфидных связей) имеют низкие значения, а ИДК – высокие (табл. 1 и 2). Такие условия при созревании зерна складывались в 2022 году. Так, в период созревания средняя температура июля была на $0,3^{\circ}\text{C}$ ниже нормы, и осадков выпало на 25 мм ниже нормы. В то же время 21,5 мм влаги выпало после 20 июля, уборка с 1 августа. Эти условия не способствовали укреплению клейковины. Наоборот, повышенные температуры и дефицит влаги при созревании способствуют агрегации пептидов в белковый комплекс с помощью межмолекулярных дисульфидных связей, а это приводит к укреплению клейковины, улучшает качество зерна и нивелирует наследственную изменчивость.

Анализ вклада внешней среды и наследственности в вариацию некоторых показателей качества за данный трехлетний период показал доминирование внешней среды. Так, на качество клейковины (ИДК) доля вклада генотипа составила 29,37%, а внешней среды 61,04% при случайных отклонениях в 9,59%. Количество -S-S-связей на 15,31% определялось наследственностью и на 77,38% зависело от условий внешней среды. Случайные отклонения составили 7,32%. Соответственно, например, носители аллеля β -Amy-*Ala* в 2020 году по качеству клейковины (ИДК) имели величину в 78,53 ед., а в 2021 году эти генотипы характеризовались индексом в 85,86 ед (табл. 2). Различия, связанные с условиями среды в 7,33 ед. значимы ($t=2,51$; $P<0,05$). Подобная зависимость от внешней среды отмечалась и при сравнении

2021 года с 2022. Так, у образцов по другому аллелю β -Amy-*Alb* в 2021 году ИДК составил 82,50 ед., а в 2022 – 96,85 ед. (табл. 2). Различия в 14,35 ед. существенны ($t=3,01$; $P<0,01$). Подобное влияние факторов среды наблюдалось и по другим количественным признакам (табл. 1 и 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях Белгородской области образцы с аллелем β -Amy-*Ala* имеют преимущество по качеству зерна и урожайности по сравнению с генотипами с фактором β -Amy-*Alb*. Присутствие белков ржи также приводит к значительному ухудшению показателей качества зерна. Наследственные различия по качеству зерна пшеницы в наибольшей степени проявляются на фоне внешней среды, не способствующей агрегации белкового комплекса с помощью дисульфидных связей, что приводит к формированию клейковины не высокого качества.

За исследованный период наблюдались контрастные условия внешней среды, что привело к доминированию этого фактора на формирование количественных признаков качества и урожайности. Наследственные различия по урожайности проявились в год наиболее благоприятный для получения высокого урожая. Наследственные различия по качеству белкового комплекса наблюдались в условиях способствующих не высокому формированию этих показателей. Наследственных различий, связанных с генами, определяющими качество клейковины, не проявилось по количественным признакам, влияющим на показатели, обусловленные особенностями углеводного комплекса зерна (вязкость, амилаза, ретроградация).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ainsworth C.C. The genetics of beta-amylase isozymes in wheat. Allelic variation among hexaploid varieties and intrachromosomal gene locations / C.C. Ainsworth, M.D. Gale, S. Baird // Theor. Appl. Genet. – 1983. – V. 66. – P. 39–49.
2. Dabrowska T. Studies on chromosomal location of genes involved in beta-amylase isozymes in wheat kernels (*Triticum aestivum* L.) / T. Dabrowska // Genetica Polonica. – 1983. – V. 24. – P. 9–19.
3. McIntosh R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 12th Intern. / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. J Dubcovsky Rogers. , C. Morris, R. Appels and X.C. Xia // Wheat Genetics Symp. 8–13 September 2013, Japan: Yokohama. – 2013. – P. 1–167.
4. Нецветаев В.П. Хромосомная локализация гена β -Amy-*Al* и распространение его аллелей в

культуре озимой мягкой пшеницы / В.П. Нецветаев, Я.О. Козелец, А.П. Ащеулова, А.В. Петренко, О.В. Акиншина // Генетика. – 2023. – Том 59, №8. – С. 929–937. (doi: 10.31857/S001667582307007X)

5. Нецветаев В.П. Наследственная и средовая вариация качества зерна озимой мягкой пшеницы в условиях Белгородской области / В.П. Нецветаев, Т.А. Рыжкова, Л.С. Бондаренко, И.П. Моторина, А.В. Петренко, О.Е. Нерубенко // Зерновое хозяйство России. – 2016. – № 4. – С. 11–14.

6. Попереля Ф.А. Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці. / Ф.А. Попереля // Реалізація потенційних можливостей сортів та гібрид в Селекційно-генетичного інституту в умовах України (збірник наукових праць). – Одеса. – 1996. – С. 117–132.

7. Копусь М.М. Экспресс методы оценки селекционного материала пшеницы по качеству зерна / М.М. Копусь, В.П. Нецветаев, Е.М. Копусь, А.Р. Маркарова, О.В. Нецветаева // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – № 1. – С. 19–22.

8. Неудачин В.П. Связь глиадиновых компонентов с качеством клейковины озимой пшеницы в условиях Краснодарского края / В.П. Неудачин, В.Г. Зима, Г.И. Букреева // В сб.: Пшеница и триитикале. – Краснодар. – 2001. – С. 367–374.

9. Pogna N.E. Association between gliadin electrophoretic bands and quality in common wheat. / N.E. Pogna, G. Bogini, M. Corbelini, M. Cattaneo., and A. Dal Belin Peruffo // Canad. J. Plant Sci. – 1982. – V. 62. – P. 913–918.

10. Flaete N. Association allelic variation at the combined Gli-1, Gli-3 loci and protein quality in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / N. Flaete, A. Uhlem // Journal of Cereal Sci. – 2003. – V. 37. – P. 129–137.

11. Lukov O. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality / O. Lukov, P. Payne, R. Tkachuk // Journal Science Food Agric. – 1989 – V. 46. – P. 451–460.

12. Uthayakumaran S. Basic rheology of bread dough with modified protein content and glutenin-

to-gliadin ratios / S. Uthayakumaran, M. Newberry, M. Keentok, F.L. Stoddard, F. Bekes // Cereal Chem. – 2000. – V. 77. – P. 744–749. doi: 10.1094/CCHEM.2000.77.6.744.

13. Barak S. Biochemical and functional properties of wheat gliadins: a review / S. Barak, D. Mudgil, B.S. Khatkar // Crit Rev Food Sci Nutr. – 2015. – V. 55. – No 3. – P. 357–368.

14. Рыжкова Т.А. Потенциал продуктивности и качества сортов озимой мягкой пшеницы с ржаными транслокациями в ФГБНУ «Белгородский НИИСХ» / Т.А. Рыжкова, В.П. Нецветаев // Инновационные технологии возделывания белого люпина и других зерновых культур (Сб. матер. Всеросс. научно-практ. конференции с междунар. участием. – Белгород. – 13–15 июня 2017). – Белгород. – БелНИИСХ. – 2017. – С. 351–354.

15. Нецветаев В.П. Качество мягкой пшеницы: генетика и селекция / В.П. Нецветаев, Т.А. Рыжкова, М.Ю. Третьяков // Белгород.- Отчий край.- 2015. – 160 с.

16. Нецветаев В.П. Оценка качества зерна мягкой пшеницы SDS-седиментацией / В.П. Нецветаев, О.В. Лютенко, Л.С. Пашенко, И.И. Попкова // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – № 3. – С. 63–70.

17. Нецветаев В.П. Дифференциация сортов озимой мягкой пшеницы по морозостойкости в полевых условиях / В.П. Нецветаев, А.В. Петренко, Ю.М. Филиппова // Матер. Всеросс. научно-практ. конф. 21-23 июня 2022 г. «Инновац. направл. науч. исслед. для интенс. с.-х. производс». – Белгород. – 2022. – С. 292–298.

18. Нецветаев В.П. Расположение В-амилазного локуса (*Bmy 1*) в хромосоме 4 ячменя / В.П. Нецветаев // Цитология и генетика. – 1993. – Т.27. – №5. – С.74–78.

19. Sadowski J. Nucleotide Sequence of a cDNA Clone Encoding Ubiquitous, 6-Amylase in Rye (*Secale cereale* L.) / J.Sadowski, T. Rorat, R. Cooke, and M. Delseny // Plant Physiol. – 1993. –V. 102. – P. 315–316.

ФГБНУ «Белгородский федеральный аграрный научный центр Российской академии наук»

Нецветаев Владимир Павлович, доктор биологических наук, профессор, эксперт по растениеводству и семеноводству

E-mail: v.netsvetaev@yandex.ru

FGBNU "Belgorod Federal Agrarian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences"

Netsvetaev Vladimir P., PhD., DSci., Full Professor, Expert on plant production and seed production

E-mail: v.netsvetaev@yandex.ru

THE ROLE OF HEREDITY AND ENVIRONMENT IN THE FORMATION OF SOME QUANTITATIVE TRAITS IN COMMON WHEAT

V.P. Netsvetaev

Belgorod Federal Agrarian Scientific Center Russian Academy of Sciences

Abstract. For three years, samples of winter common wheat were studied for yield, rheological properties of meal, and gluten quality in the conditions of the Belgorod region (v. Gonki). Samples were grouped according to β -Amy-1A and β -Amy-1B alleles and quantitative traits were assessed. In the most productive year (2020), carriers of the β -Amy-1A allele significantly surpassed genotypes with the β -Amy-1B factor in this indicator, but at the same time were significantly inferior in water absorption capacity (WAP). The selected groups of samples did not differ in other quality indicators. Additional division by gliadins made it possible to evaluate the influence of rye proteins in the wheat genome on the formation of quality. Thus, the gluten deformation index (IDK) of the β -Amy-1A genotypes without rye proteins was 78.53 ± 2.33 units, and the samples carrying the β -Amy-1A + Gld 1A17 factors were 87.78 ± 1.12 units. Accordingly, the first group of wheat had a significantly larger number of disulfide bonds of the protein complex than carriers of the rye factor Gld 1A17. In 2021, there were no differences between the selected groups of samples in terms of the number of disulfide bonds in flour and gluten quality (GQ). In 2022, samples with the β -Amy-1B allele were significantly inferior in test quality (Mixing) to carriers of the alternative gene. In terms of gluten quality (GQ) and the number of disulfide bonds in flour, these genotypes were also significantly inferior to carriers of the β -Amy-1A allele. In terms of gluten quality (GQ) and the number of disulfide bonds in flour, these genotypes were also significantly inferior to carriers of the β -Amy-1A allele. The presence of rye proteins in the weather and climatic conditions of 2022 also led to a significant deterioration in grain quality indicators. Hereditary differences in the quality of wheat grain are most pronounced against the background of an external environment that is not conducive to the aggregation of the protein complex using disulfide bonds and during the formation of low-quality gluten. On the contrary, significant differences of genotypes in yield were observed in the year contributing to the formation of high productivity.

Keywords: Alleles, locus β -Amy-1A, isoenzymes of beta-amylase, winter common wheat, yield, rheological properties of the flour, Belgorod region

REFERENCES

1. Ainsworth C.C. The genetics of beta-amylase isozymes in wheat. Allelic variation among hexaploid varieties and intrachromosomal gene locations / C.C. Ainsworth, M.D. Gale, S. Baird // *Theor. Appl. Genet.* – 1983. – V. 66. – P. 39–49.
2. Dabrowska T. Studies on chromosomal location of genes involved in beta-amylase isozymes in wheat kernels (*Triticum aestivum* L.) / T. Dabrowska // *Genetica Polonica.* – 1983. – V. 24. – P. 9–19.
3. McIntosh R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 12th Intern. / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. J. Dubcovsky Rogers, C. Morris, R. Appels and X.C. Xia // *Wheat Genetics Symp.* 8–13 September 2013, Japan: Yokohama. – 2013. – P. 1–167.
4. Netsvetaev V. P. Chromosomal Location of the β -Amy-1A Gene and Distribution of its Alleles in a Winter Common Wheat Culture / V.P. Netsvetaev, Ya.O. Kozelets, A.P. Ashcheulova, A.V. Petrenko, O.V. Akinshina // *Russian Journal of Genetics.* – 2023. – V. 59. – No. 8. – P. 808–816.
5. Netsvetaev V.P. The hereditary and environmental variance of grain quality of winter common wheat in the Belgorod region / V.P. Netsvetaev, T.A. Ryzhkova, L.S. Bondarenko, I.P. Motorina, A.V. Petrenko, O.E. Nerubenko // *Zernovoe Khoziasstvo Russia.* – 2016. – No. 4. – P. 11–14. (In Russ.).
6. Poperelia F.A. Three main genetic quality systems for winter common wheat grain / *Realizatsia potentsiynykh mozhlivostey sortiv ta gibrid v Seleksionno-genetichnogo institute v umovakh Ukrainy (zbirnik naukovykh prats).* – Odesa. – 1996. – P. 117–132. (In Ukrai.).
7. Kopus M.M. Express methods for evaluating wheat breeding material by grain quality / M.M. Kopus, V.P. Netsvetaev, E.M. Kopus, A.R. Markarova, O.V. Netsvetaeva // *Dostizhenia nauki i tekhniki APK.* – 2010. – No. 1. – P. 19–22. (In Russ.).
8. Neudachin V.P. Connection of gliadin components with the quality of winter wheat gluten in the Krasnodar Territory / V.P. Neudachin,

- V.G.Zima, G.I. Bukreeva // V sb. Pshenitsa i tritikale. – Krasnodar. – 2001. – P. 367–374. (In Russ.).
9. Pogna N.E. Association between gliadin electrophoretic bands and quality in common wheat. / N.E. Pogna, G. Bogini, M. Corbelini, M. Cattaneo., and A. Dal Belin Peruffo // *Canad. J. Plant Sci.* – 1982. – V. 62. – P. 913–918.
10. Flaete N. Association allelic variation at the combined Gli-1, Gli-3 loci and protein quality in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / N. Flaete, A. Uhlem // *Journal of Cereal Sci.* – 2003. – V. 37. – P. 129–137.
11. Lukov O. The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality / O. Lukov, P. Payne, R. Tkachuk // *Journal Science Food Agric.* – 1989 – V. 46. – P. 451–460.
12. Uthayakumaran S. Basic rheology of bread dough with modified protein content and glutenin-to-gliadin ratios / S. Uthayakumaran, M. Newberry, M. Keentok, F.L. Stoddard, F. Bekes // *Cereal Chem.* – 2000. – V. 77. – P. 744–749. doi: 10.1094/CCHEM.2000.77.6.744.
13. Barak S. Biochemical and functional properties of wheat gliadins: a review / S. Barak, D. Mudgil, B.S. Khatkar // *Crit Rev Food Sci Nutr.* – 2015. – V. 55. – No 3. – P. 357–368. doi: 10.1080/10408398.2012.654863.
14. Pyzhkova T.A. Productivity potential and quality in varieties of winter common wheat with rye translocations in the FGBNU "Belgorod Research Institute of Agricultural Sciences" / T.A. Pyzhkova, V.P. Netsvetaev // *Innovatsionnye tekhnologii vozdeliyvaniya belogo lupina i drugikh zernovykh kultur* (Sb. mater. Vseross. nauchno-prakt. konferentsii s mezhdunar. uchastiem). – Belgorod. – 13–15 June 2017). – Belgorod. – BelNIISKh. – 2017. – P. 351–354. (In Russ.).
15. Netsvetaev V.P. Quality of common wheat: genetics and breeding / V.P. Netsvetaev, T.A. Ryzhkova, M.Yu. Tretyakov // Belgorod. – Otchiy kray. – 2015. – 160 p. (In Russ.).
16. Netsvetaev V.P. Estimation of common wheat grain quality by SDS-sedimentation / V.P. Netsvetaev, O.V. Lutenko, L.S. Pashchenko, I.I. Popkova // *Selskokhozyaistvennaya biologiya.* – 2010. – No 3. – P. 63–70. (In Russ.).
17. Netsvetaev V.P. Differentiation of winter common wheat varieties by frost resistance under field conditions / V.P. Netsvetaev, A.V. Petrenko, Yu.M. Filippova // *Mater. All-Russian Scientific and Practical Conf. June 21–23, 2022. "Innovats. napravl. nauch. issled. dlya intens. s.-kh. proizvods."* – Belgorod. – 2022. – P. 292–298. (In Russ.).
18. Netsvetaev V.P. The location of the B-amylase locus (Bmy 1) on chromosome 4 in barley / V.P. Netsvetaev // *Cytology and Genetics.* – 1993. – V. 27. – No. 5. – P.74–78. (in Russ.).
19. Sadowski J. Nucleotide Sequence of a cDNA Clone Encoding Ubiquitous, 6-Amylase in Rye (*Secale cereale* L.) / J.Sadowski, T. Rorat, R. Cooke, and M. Delseny // *Plant Physiol.* – 1993. – V. 102. – P. 315–316.