

Выявление сортов-доноров путем сочетания аналитических методов для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества

М. Е. Мухордова✉, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующая лабораторией молекулярно-генетических исследований

И. В. Пахотина, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией качества зерна

М. В. Урман, ведущий специалист

ФГБНУ Омский аграрный научный центр

644012, Омская область, г. Омск, Пр-т Королева, 28

✉ mukhordova@anc55.ru

Резюме. В статье представлена оценка перспективности сортообразцов яровой мягкой пшеницы по качественным показателям зерна, которые применяются при подборе пар для скрещивания сортов пшеницы как доноров при разработке нового сорта. Цель исследования – сопоставление комбинаций субъединиц глютеинов в исследуемом пуле яровой мягкой пшеницы, определенных на основе ПЦР-маркирования с качественными показателями, полученных физико-химическими методами для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества. Исследования выполнены в 2021–2023 гг. в ФГБНУ «Омский аграрный научный центр», г. Омск. Материалом для изучения служили 11 образцов яровой мягкой пшеницы. Основываясь на результатах физико-химических анализов и молекулярной идентификации, были выделены сортообразцы, обладающие «высококачественным» молекулярным профилем, а также высокими показателями качества. Такими сортообразцами являются Омская 44 и Омская крепость. Сорт Омская 45 имеет в генетическом профиле гетерозиготное состояние локуса Glu-D1, который не проявляет максимальную экспрессию. Несмотря на высокий Glu-1 – балл (10 баллов), сортообразцы Уралосибирская 3 и Лютесценс 36/17 отличаются средними показателями качества зерна. Велют рекомендуется исследовать в других зонах произрастания, поскольку при наилучшем комплексе аллелей генов Glu-1, он имеет низкие качественные характеристики. Необходимо отметить, что сорта Омская 44 и Омская крепость, имеющие «идеальный» молекулярный профиль (комбинация субъединиц 2* / 7+8 / 5+10), целесообразно использовать как сорта-доноры для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, качество зерна, глютеины, молекулярные маркеры, ПЦР-анализ.

Для цитирования: Мухордова М. Е., Пахотина И. В., Урман М. В. Выявление сортов-доноров путем сочетания аналитических методов для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2024. № 1. (65). С. 74-80. doi:10.18286/1816-4501-2024-1-74-80

Identification of donor varieties by combining analytical methods for further selection for baking qualities

M. E. Mukhordova✉, **I. V. Pakhotina**, **M. V. Urman**

Federal State Budgetary Institution "Omsk ASC"

644012, Russian Federation, Omsk region, Omsk, Koroleva Ave., 28

✉ mukhordova@anc55.ru

Abstract. The article presents assessment of the prospects of spring soft wheat varieties based on grain quality parameters, which are used when selecting pairs for crossing wheat varieties as donors in the development of a new variety. The purpose of the study is to compare combinations of glutenin subunits in the studied pool of spring soft wheat, determined by PCR marking with quality parameters obtained by physicochemical methods for further selection for baking qualities. The research was carried out in 2021–2023 at Omsk Agrarian Research Center, Omsk. The material for the study was 11 samples of spring soft wheat. Based on the results of physicochemical analyzes and molecular identification, varieties with a “high-quality” molecular profile, as well as high quality parameters, were identified. Such varieties are Omskaya 44 and Omskaya Krepost. Omskaya 45 variety has a heterozygous state of Glu-D1 locus in its genetic profile, which does not exhibit maximum expression. Despite high Glu-1 score (10 points), Uralosibirskaya 3 and Lutescens 36/17 varieties are distinguished by average grain quality parameters. Veloute is recommended to be studied in other vegetation zones, since despite the best complex of alleles of Glu-1 genes, it has low quality characteristics. It should be noted that Omskaya 44 and Omskaya Krepost varieties, which have an “ideal” molecular profile (combination of subunits 2* / 7+8 / 5+10), are advisable to be used as donor varieties for further selection for baking qualities.

Keywords: spring soft wheat, grain quality, glutenins, molecular markers, PCR analysis.

For citation: Mukhordova M. E., Pakhotina I. V., Urman M. V. Identification of donor varieties by combining analytical methods for further selection for baking qualities // Vestnik of Ulyanovsk state agricultural academy. 2024;1(65): 74-80 doi:10.18286/1816-4501-2024-1-74-80

Введение

Одна из важнейших отраслей сельского хозяйства в России – возделывание зерновых культур, преимущественно пшеницы. В Западно-Сибирском регионе посевные площади её составляют около 6 млн га и представлены в основном яровой мягкой пшеницей [1].

Белок составляет примерно от 8 до 20 % от общей массы зрелого зерна пшеницы. По растворимости белки в зерне пшеницы можно разделить на четыре класса: альбумины (водорастворимые), глобулины (не растворимы в воде), глиадины (спирторастворимые) и глютеины (щелочерастворимые). Последние два, глиадин и глютеин, являются основными компонентами глютена, которые сходны по содержанию и вместе составляют примерно 80–85 % белка пшеницы [2].

Генетические особенности определяются несколькими генами и их аллелями, контролирующими биосинтез конкретных клейковинных и других белков зерна. Глютеины – белки, которые содержатся в зерне пшеницы, играют ключевую роль в формировании структуры пшеничного теста, влияют на его качественные характеристики и свойства при выпечке. Их в свою очередь делят на высокомолекулярные (HMW-GS) и низкомолекулярные (LMW-GS) глютеины. Наибольший интерес представляют высокомолекулярные глютеины, которые определяются полиморфными локусами Glu-A1, Glu-B1 и Glu-D1, расположенными на хромосомах первой гомеологической группы 1AL, 1BL и 1DL [3, 4].

Ученые добились значительных успехов в изучении полиморфизма аллельного состава локусов Glu-1 и разработали эффективные молекулярно-генетические маркеры для идентификации аллелей генов [5]. Также разработали систему оценки, которая позволяет определить глютеиновый индекс (Glu-score), служащий показателем хлебопекарных качеств [6].

В целях насыщения «низкокачественных» генотипов сортов пшеницы предлагается использовать образцы, отличающиеся лучшей глютеиновой формулой и набором аллелей с максимальным количеством баллов по всем трем локусам [3].

В каждом локусе расположены два близко сцепленных гена: х- и у-типа. Ген х-типа определяет структуру высокомолекулярных субъединиц с большей молекулярной массой, а ген у-типа – с меньшей [7, 8].

Помимо генетических особенностей сортов пшеницы на качество клейковины оказывают влияние условия возделывания и климатические показатели [9].

Сопоставление генотипических результатов на основе ПЦР-маркирования с физико-химическими методами определения качества зерна позволяет

выявить потенциально ценные сортообразцы и значительно повысить эффективность селекционной работы [10].

Цель исследования – сопоставление комбинаций субъединиц глютеинов в исследуемом пуле яровой мягкой пшеницы, определенных на основе ПЦР-маркирования с качественными показателями, полученных физико-химическими методами для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества.

Материалы и методы

Исследования выполнены в 2021-2023 гг в ФГБНУ «Омский аграрный научный центр».

Материалом для изучения служили 11 образцов яровой мягкой пшеницы (табл. 1).

Таблица 1. Сорта и селекционные гибриды яровой мягкой пшеницы для эксперимента

Образец	Происхождение
Омская 44	Лют. 248/97-11 / Омская 38
Омская 45	Лют.242/97-2-45 / Лют.220/03-52
Омская крепость	Омская 35/ Лют. 111/03-3
Лидер 80	И.о. из ШТРУ/ Р-29
Уралосибирская 3	Лютесценс 403/02-2 / Лютесценс 219/03-10
Лютесценс 46/10-17	Лют.310/00-10 / Лют. 207/05-13
Сигма 5	Уралосибирская 2/Т. dicoccoides
Лютесценс 36/17	Лют.82/09-7 / Уралосибирская 2
Линия 410	Новосибирская 40 / линия 21-4
Линия 446	Филатовка / Тулайковская 10
Велют	Селекционная линия Лютесценс / линия 21-4

Метеорологические данные (2021-2023 гг.)

Вегетационный период май–сентябрь 2021 г. характеризовался высокой изменчивостью метеопоказателей по месяцам и по декадам. Основная сумма выпавших осадков, 135 % от среднемноголетних показателей, приходилась на первую-вторую декады июня. Колебания температуры в июне были очень контрастными и значительно отличались от среднемноголетних. В конце июля-начале августа отмечался дефицит увлажнения –41,5 % от нормы. ГТК вегетационного периода составил 0,58.

В 2022 г. период вегетации пшеницы характеризовался повышенными значениями температуры воздуха и крайне неравномерным поступлением осадков, ГТК за май-август составил 1,02 (слабозасушливые условия). В июне осадки носили эпизодический характер: выпадающие дожди грозового типа были кратковременными и локализованными на отдельных участках. Длительные периоды с высокими температурами воздуха и отсутствием осадков, а также короткие периоды с ливневыми дождями провоцировали рост сорняков и распространение грибных болезней.

Характеризуя метеоусловия периода вегетации 2023 г., можно отметить понижение температуры воздуха с середины до конца июня и дальнейшее ее повышение на протяжении остального летнего сезона. В начале лета наблюдались условия с недостаточным увлажнением (80 % от нормы), а в середине вегетационного периода они превышали средне-многолетние значения (ГТК=0,78).

Методика изучения сортообразцов пшеницы мягкой яровой с помощью физико-химических методов

Идентифицированы количественные и качественные характеристики клейковины. Содержание белка в зерне определяли на приборе Инфра Люм ФТ - 12 с просыпным модулем. Количество и качество клейковины в зерне изучали по ГОСТу Р 54478-2011 с отмывкой клейковины механизированным методом, качество клейковины оценивали и по показателю индекс глютена (ГОСТ ISO 21415-2-2019 Часть 2), а также параметрам SDS седиментации с дифференциацией образцов по шкале: очень сильная – более 66 мл, сильная – 65...55 мл, средняя – 54...45 мл, удовлетворительная – 44...40 мл. Растяжимость и эластичность сырой клейковины изучали на приборе Глютограф Е.

Экспериментальный материал статистически обработан по Б.А. Доспехову (корреляционный анализ) [11].

Методика изучения генотипов пшеницы мягкой яровой с использованием ДНК-маркеров

Для идентификации субъединиц генов глютенина использовались методы молекулярной диагностики. Пробоподготовка образцов осуществлялась при помощи гомогенизатора TissueLyser LT. Геномная ДНК выделялась из 3-х дневных проростков зерен пшеницы с помощью готового набора реактивов «Экстран 3» (ООО «Синтол», Россия).

Полимеразную цепную реакцию проводили с использованием праймеров к SSR-маркеру генов Glu A1 и Glu D1, разработанных Liu S. с соавторами [12], Glu B1 – с помощью праймеров, разработанных W. Ma с соавторами [13].

Для проведения ПЦР был использован набор БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (2x). объемом 50 мкл.

Аmplификацию осуществляли в термоциклере T100 («Bio-Rad», США).

Таблица 2. Условия ПЦР-реакции для выявления аллелей генов

Наименование аллеля	Условия реакции
Glu A1	Denaturation: 94 °C – 4 min; Amplification: 40 cycles (94°C 30s, 60°C 30s, 72°C 30s) Extention: 72°C 5 min
Glu D1	
Glu B1	Denaturation: 94°C 5 min Amplification: 35 cycles (94°C 30 sec; 55°C 30s; 72°C 50 s) Extention: 72°C 5 min

Аmplифицированные фрагменты ДНК фракционировали методом горизонтального электрофореза в 1,5 % агарозном геле в 1xTBE буфере в течение 60 минут при напряжении в 130В. Гель окрашивали с помощью интеркалирующего агента *Ethidiumbromide*. Результаты детектированы в системе гель документации *GelDoc XR+* с помощью ПО *Bio-Rad ImageLab5.1*.

Глютениновый индекс (Glu-score) оценивали по модифицированной методике Lukow et al., 1989 (Lukow O. M., Payne P. I., Tkachuk R. *The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality // J. Sci. Food Agric. 1989. Vol. 46. P. 451–460.*) Так, аллелям локуса Glu-A1 – Glu-Ax2*, Glu-Ax1 и Null-аллель присвоены баллы согласно степени их влияния на хлебопекарные качества: 3, 1 и 1 соответственно. Лocus Glu-B1 имеет пять аллелей с различными баллами оценки: Vx7+Vy8 (3 балла); Vx7+Vy9 (2 балла); Vx6+Vy8 (1 балл); Vx17+Vy18 (3 балла); Vx7 (1 балл). Лocus Glu-D1 имеет четыре аллеля: D5+Dy10 (4 балла); Dx2+Dy12 (2 балла); Dx3+Dy12 (2 балла); Dx4+Dy12 (2 балла).

Результаты

Для того, чтобы оценить технологические качества зерна пшеницы, был проанализирован ряд показателей, представленных в табл. 3.

Таблица 3. Содержание белка, количество клейковины в зерне и её качественные показатели

Образец	Белок, %	Клейковина, %	ИДК, е.п.	Индекс глютена, е.п.	SDS, мл	Растяжимость, ВU	Растяжимость, с	Эластичность, ВU
Омская 44	18,69	35,3	65	65,5	70,0	430,3	125,2	60,4
Омская 45	20,32	39,1	68	63,5	66,0	493,5	125,2	100,8
Омская крепость	20,78	39,7	72	60,5	66,2	450,9	125,2	103,8
Лидер 80	18,81	40,3	78	43,9	61,4	800,0	50,2	190,3
Уралосибирская 3	19,70	38,3	70	69,3	66,9	513,2	125,2	100,3
Лют. 46/10-17	20,92	39,8	73	56,7	60,3	482,3	125,2	103,8
Сигма 5	20,05	39,6	74	61,1	64,3	659,2	125,2	142,1
Лют. 36/17	20,49	39,2	66	63,8	66,5	590,0	125,2	119,7
Линия 410	17,94	40,5	81	26,8	56,8	800,0	55,8	201,5
Линия 446	18,60	41,5	67	44,8	71,2	583,2	125,2	138,5
Велют	18,70	36,3	75	49,6	55,7	693,2	125,2	131,9

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (сельскохозяйственные науки)

Оценивая качественные показатели, следует отметить, что хорошей (1 группа качества) и более крепкой клейковиной отличались Омская 44, Омская 45 и Уралосибирская 3 (65...70 е.п.); удовлетворительно слабой (2 группы качества) – Лидер 80 и Линия 410.

По показателю индекса глютена выделились сорта с сильной клейковиной: Уралосибирская 3, Омская 44, Лют. 36/17, Омская 45, Омская крепость и Сигма 5 (69,3...60,5 е.п.); слабое качество клейковины показали образцы Лидер 80 и Линия 410.

Очень сильную клейковину по набуханию белковых структур в кислоте имели образцы Линия 446, Омская 44, Омская крепость, Л 36/17, Уралосибирская 3 и Омская 45 (74,7...66,2 мл). Остальные

сортаобразцы отличались сильной клейковиной (55,7...64,3 мл).

По растяжимости и эластичности сорта можно разделить на четыре группы. Очень крепкую (430,3 BU за 125,2 с) и эластичную (60,4 BU) клейковину имел сорт Омская 44. Сорта Омская 45, Омская крепость, Уралосибирская 3 и Линия 46/10-17 отличались сильной (450,9...513,2 BU за 125,2 с) и эластичной клейковиной (100,8...103,8 BU). В третью группу объединили сорта Сигма 5, Линия 36/17 и Линия 446 и Велют с более слабой (685,7590,0-693,2 BU за 125,2 с) и менее эластичной клейковиной (119,7...142,1 BU). Наиболее слабой (800,0 BU за 50,2 и 55,8 с) и менее эластичной (190,3 и 201,5 BU) клейковиной характеризовались сорта Лидер 80 и Линия 410.

Таблица 4. Взаимосвязи количественных и качественных показателей клейковины

Показатель качества	Белок	Клейковина	ИДК	Индекс глютена	SDS	Растяжимость, BU	Растяжимость, с	Эластичность, BU
Белок	0	0,19	-0,28	0,49	0,10	-0,45	0,47	-0,44
Клейковина	-	0	0,64*	-0,56	0,20	0,52	-0,46	0,63*
ИДК	-	-	0	-0,90*	-0,38	0,83*	-0,84*	0,92*
Индекс глютена	-	-	-	0	0,27	-0,79*	0,80*	-0,89*
SDS	-	-	-	-	0	-0,42	0,25	-0,36
Растяжимость, BU	-	-	-	-	-	0	-0,78*	0,95*
Растяжимость, с	-	-	-	-	-	-	0	-0,79*
Эластичность, BU	-	-	-	-	-	-	-	0

Приложение: * при 5 %-ном уровне значимости $r = 0,60$

Анализ корреляционных взаимосвязей позволяет сделать заключение, что высокое содержание белка положительно сказывается на силе клейковины (корреляция с ИДК и индексом глютена: $r = -0,28$ и $0,49$ соответственно). Образцы с более высокими параметрами белка отличались менее растяжимой клейковиной. Высокое содержание клейковины с определённого уровня способствует ухудшению её качественных показателей. Тесная связь между индексом деформации клейковины и индексом глютена может указывать на взаимозаменяемость этих показателей при оценке образцов на качество клейковины. Низкие значения ИДК положительно сказываются на эластичности клейковины и отрицательно на ее растяжимости, на что указывают корреляционные связи индекса деформации клейковины с параметрами Глютографа на уровне сильных. Наоборот, высокие значения индекса глютена указывают на более крепкую, малорастяжимую и эластичную клейковину. Корреляционная связь содержания белка и клейковины в зерне с величиной седиментационного осадка оказалась слабо положительной, таким образом SDS седиментация больше характеризует качество клейковинного комплекса, чем его количество. Связь параметра SDS с упруго-эластичными свойствами клейковины, определенными на Глютографе, оказалась слабой, но предсказуемой. Высокий седиментационный

осадок характеризует менее растяжимую, эластичную клейковину.

В последнее время молекулярный метод идентификации генотипов пшеницы мягкой яровой в связи с ее хлебопекарными качествами получает все более широкое применение.

Таблица 5. Результаты ПЦР-анализа ВМС глутенинов в сортаобразцах

Образец	Комбинация высокомолекулярных субъединиц глутенинов			Glu-1 - балл
	Геном А (GluA1)	Геном В (GluB1)	Геном D (GluD1)	
Омская 44	2*	7+8	5+10	10
Омская 45	2*	7+8	(5+10) + (2+12)	6
Омская крепость	2*	7+8	5+10	10
Лидер 80	1	7+8	5+10	8
Уралосибирская 3	2*	7+8	5+10	10
Лютесценс 46/10-17	1	7+8	5+10	8
Сигма 5	2*	7+8	2+12	8
Лютесценс 36/17	2*	7+8	5+10	10
Линия 410	2*	7+8	2+12	8
Линия 446	1	7+8	2+12	6
Велют	2*	7+8	5+10	10

Примечание: Glu-1 балл качества складывается из суммы оценок Glu-A1 + Glu-B1 + Glu-D1

В результате молекулярно-генетической оценки на предмет идентификации генотипов по аллельным вариантам Glu1-локусов HMW субъединиц глютеинов установлено, что 5 проанализированных сортообразцов яровой мягкой пшеницы имели максимальное количество баллов (10), а именно Омская 44, Омская крепость, Уралосибирская 3, Лютеценс 36/17 и Велют. Сочетание высокомолекулярных субъединиц глютеинов (2*) + (7+8) + (5+10) свидетельствует о том, что данные образцы могут являться донорами высокого качества. Другие наборы субъединиц характеризуются недостаточным эффектом в отношении хлебопекарных свойств и имеют более низкую оценку. В таблице 5 можно обнаружить, что четыре образца – Лидер 80, Лютеценс 46/10-17, Сигма 5 и Линия 410 получили 8 баллов, а минимальные баллы имели два сорта Омская 45 и Линия 446.

Обсуждение

Современные методологии позволяют усовершенствовать традиционные методы селекции, интегрируя молекулярно-генетические технологии. Это выводит процесс создания новых сортов на новый уровень эффективности, позволяя ускорить и повысить точность селекции. В работах ряда авторов на основе сочетания различных методик скорректированы программы алгоритмов маркерной селекции [14, 15, 16]. Используя этот алгоритм и сопоставив результаты анализов молекулярной диагностики и физико-химических методов, было выявлено, что сортообразцы, имеющие максимальные оценки по высокомолекулярным субъединицам глютеинов, обладают высококачественным молекулярным профилем, а также соответствуют высоким показателям качества. Такими сортообразцами являются Омская 44, Омская крепость и Уралосибирская 3. Аналогичные исследования были проведены в работах [9, 17]. Сорт Омская 45 имеет в генетическом профиле

гетерозиготное состояние локуса Glu-D1, которое не проявляет максимальную экспрессию. Несмотря на высокий Glu-1 – балл (10 баллов), сортообразец Лютеценс 36/17 отличается средними показателями качества зерна, а Велют – низкими. По-видимому это связано с влиянием климатических условий зоны Омской области, а также данный эффект может регулироваться агротехническими факторами.

В исследованиях российских и зарубежных авторов было установлено, что гены, ответственные за синтез высокомолекулярных субъединиц глютеинов, могут быть неактивны из-за повреждения мобильными элементами или стоп-кодонами [18, 19]. В нашем исследовании у сортов Омская 44, Омская крепость и Уралосибирская 3 эти гены активны, а у сортообразца Велют они «молчат», поэтому рекомендуется данный образец исследовать в других зонах произрастания.

Считаем, что интеграция молекулярно-генетических методов в селекцию на хлебопекарные качества позволяет целенаправленно подбирать родительские формы для скрещивания. Это дает возможность создавать генотипы с желаемыми свойствами, что повышает эффективность селекционного процесса и ускоряет получение новых сортов с улучшенными хлебопекарными качествами.

Заключение

Отбор по показателям качества и идентификация аллелей локусов Glu-1 на основе молекулярно-генетического анализа необходимы на ранних этапах селекции на повышение технологических показателей качества зерна яровой мягкой пшеницы.

Сорта Омская 44, Омская крепость и Уралосибирская 3, имеющие «идеальный» молекулярный профиль (комбинация субъединиц), целесообразно использовать как сорта-доноры для дальнейшей селекции на хлебопекарные качества.

Литература

1. Мухордова М. Е., Белан И. А., Россеева Л. П. Использование молекулярных маркеров в селекции пшеницы мягкой яровой в Омском аграрном научном центре // Достижения науки и техники АПК. 2022. Т. 36, № 6. С. 5-10. doi: 10.53859/02352451_2022_36_6_5.
2. High-Molecular-Weight Glutenin Subunits: Genetics, Structures, and Relation to End Use Qualities / Y. Li, J. Fu, Q. Shen, D. Yang // Int. J. Mol. Sci. –2021. Vol. 22. P. 184. doi: 10.3390/ijms22010184.
3. Мухордова М. Е., Урман М. В. Скрининг образцов озимой пшеницы на наличие генов Glu и waxy генов методом ПЦР-анализа // Инновационные направления научных исследований для интенсификации сельскохозяйственного производства : материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием и Всероссийской Школы молодых учёных, посвященным 300-летию Российской академии наук и празднованию 100-летия со дня рождения Дважды Героя Социалистического труда В.Я. Горина, Белгород, 21–23 июня 2022 года. – Белгород: Общество с ограниченной ответственностью "КОНСТАНТА", 2022. – С. 286-291.
4. Обухова Л. В., Шумный В. К. Состав высокомолекулярных субъединиц глютеина у сортов и перспективных линий мягкой пшеницы // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 316-325. doi: 10.7868/S0016675818030049.
5. Фомина Е. А., Дмитриева Т. М., Урбанович О. Ю. Использование молекулярных маркеров в селекционном процессе озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) для выделения образцов, перспективных по аллельному составу генов, оказывающих влияние на хлебопекарное качество зерна и высоту растения // Молекулярная и прикладная генетика. 2019. Т. 26. С. 19-33.

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (сельскохозяйственные науки)

6. Оценка качества зерна сортов яровой пшеницы с фиолетовой окраской зерна в условиях ЦРНЗ / И. Н. Ворончихина, В. С. Сидоренко, В. С. Рубец и др. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2022. № 6. С. 54-66. doi: 10.26897/0021-342X-2022-6-54-66.
7. Трайбер Р. С., Тоболова Г. В. Проламины зерна и их влияние на хлебопекарные качества пшеницы // Мир Инноваций. 2022. № 1(20). С. 22-28.
8. Effects of Glu-D1 gene introgressions on soft white spring durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum) quality / A. M. Kizsonas, M. I. Ibba, J. D. Jr. Boehm et al. // Cereal Chemistry. 2021. Vol. 98. No.5. P. 1–11. doi: 10.1002/cche.10459
9. Разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютеина и оценка генетического сходства яровой мягкой пшеницы, созданной в различных селекционных учреждениях / М. У. Утебаев, Н. А. Боме, Е. С. Земцова и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021. Т. 182. № 1. С. 99-109. doi: 10.30901/2227-8834-2021-1-99-109.
10. Применение нового молекулярного маркера и метода SDS-PAGE для установления взаимосвязи аллельного состава генов глютеинов с качественными показателями зерна тритикале / А. С. Пырских, С. В. Сыксин, Н. А. Милюкова и др. // Кормопроизводство. 2022. № 9. С. 27-33.
11. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. Москва. 1973. 416 с.
12. Liu S., Chao S., Anderson J. A. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2008. Vol. 118. No.1. P. 177–183. doi: 10.1007/s00122-008-0886-0.
13. Ma W., Zhang W., Gale K. R. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat // Euphytica. 2003. Vol. 134. No.1. P. 51–60. doi: 10.1023/a:1026191918704
14. К использованию алгоритмов маркерной селекции для улучшения сортов озимой пшеницы / С. Д. Каракотов, Г. И. Карлов, А. И. Прянишников и др. // Вестник ОрелГАУ. 2022. №3 (96). С.8-17.
15. Zhang J. Glu-A1a encoded 1Ax1 subunit enhances gluten physicochemical properties and molecular structures that confer superior breadmaking quality / J. Zhang, F. Luo, H. Sun et al. // International Journal of Biological Macromolecules. 2023. Vol. 225. P. 701-714. doi:10.1016/j.ijbiomac.2022.11.134.
16. SNP markers for early identification of high molecular weight glutenin subunits (HMW-GSs) in bread wheat / C. Ravel, A. Faye, S. Ben-Sadoun et al. // Theor Appl Genet. 2020. Vol. 133. P. 751–770. doi:10.1007/S00122-019-03505-Y
17. Чебатарева М. В., Лепехов С. Б. Роль аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов мягкой пшеницы в улучшении качественных показателей её зерна // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2022. № 5 (211). С. 10-15. doi: 10.53083/1996-4277-2022-211-5-10-15.
18. Обухова Л. В. Высокомолекулярные субъединицы глютеина у образцов пшениц – доноров иммунитета к грибным инфекциям // Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 734-739.
19. Payne P. I., Lawrence G. J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1 which code for high- molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat // Cereal Res. Commun. 1983. Vol. 11. P. 29–35.