

РАСТЕНИЕВОДСТВО

СОЗДАНИЕ ГЕНОТИПОВ АЛЛОЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ПШЕНИЦЫ С ВЫСОКИМИ КАЧЕСТВЕННЫМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ КЛЕЙКОВИНЫ НА ОСНОВЕ МАРКЕРНОЙ СЕЛЕКЦИИ

О.Г. Семенов¹, М.Г. Дивашук²,
Хайтембу Герхард Шанджешапвако¹,
Мухаммед Тауфик Ахмед Каид¹

¹Департамент техносферной безопасности
Российский университет дружбы народов
ул. Микулухо-Маклая, 8/2, Москва, Россия, 117198

²Центр молекулярной биотехнологии
Российский государственный аграрный университет
МСХА им. К.А. Тимирязева; Тимирязевская ул., 49, Москва, 127550

На основе анализа аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами зерна, созданы путем индивидуального отбора в условиях засухи 2010 г. из гибридных популяций аллоцитоплазматической пшеницы (*T. aestivum* L.) ценные генотипы с цитоплазмой *Triticum timopheevii* L. и *Secale cereale* L., сочетающие хорошие показатели качества клейковины и засухоустойчивость. По результатам скрининга одиннадцати линий АЦПГ, созданных на основе и анализа методом ПЦР их аллельного состояния высокомолекулярных глютенинов, особую ценность представляют три линии АЦПГ: две линии с цитоплазмой *T. timopheevii* и одна линия с цитоплазмой *Secale cereale* L., отличительная особенность которых заключается в наличии у них как субъединиц 5+10 (для локуса Glu-D1), так и субъединицы 2* (для локуса Glu-A1), связанных с хорошими хлебопекарными качествами, что является несомненным преимуществом при селекции на качество зерна. В соответствии с нормативами «силы муки» (метод седиментации) эти три генотипа отнесены к категории сортов, имеющих «сильную» клейковину среди отобранных по этому показателю девяти генотипов. Результаты анализа аллельного состояния высокомолекулярных глютенинов гибридных популяций АЦПГ методом ПЦР позволили значительно ускорить создание перспективных линий (11 линий) в процессе целевой селекции на качество клейковины. Созданные линии представляют ценность как доноры важных качественных свойств зерна и используются как компоненты при создании новых ядерно-цитоплазматических гибридных комбинаций в целевой селекции на качество. Они включены в конкурсное (станционное) сортоиспытание для комплексного изучения в сравнении со стандартными сортами яровой пшеницы.

Ключевые слова: аллоцитоплазматическая пшеница, высокомолекулярные глютенины, гибридная популяция, качество клейковины, чужеродная цитоплазма, ДНК маркеры, хлебопекарные качества пшеницы.

Одной из основных проблем для зернового хозяйства в настоящее время является проблема белковости зерна, от решения которой напрямую зависят его технологическая оценка и стоимость. Из всех типов белков, запасующихся в зерновке пшеницы, наибольшее значение имеет клейковинный белок, который предопределяет технологические свойства зерна и выработанной из него муки. Только при высоком количестве сырой клейковины (25% и выше) и хорошем ее качестве можно получить пышный, вкусный и биологически ценный хлеб. Уникальная способность клейковинных белков образовывать комплекс, называемый клейковиной, предопределила ведущую роль пшеницы среди всех зерновых культур.

Хлебопекарные свойства зерна пшеницы в первую очередь связаны как с наличием клейковины, так и с ее качеством. В соответствии с ГОСТ 9353-90 наличие клейковины определяет следующие классы зерна: зерно высшего класса должно содержать клейковины не менее 36%, 1-го — 32%, 2-го — 28%, 3-го — 23% и 4-го — 18%. Особенно актуальна проблема создания высококачественных сортов для условий Нечерноземной зоны, поскольку качественные показатели зерна снижаются по мере продвижения сортов с востока на запад и с юга на север. В связи с этим необходим поиск новых генетических источников для целевой селекции на качество зерна, что является в настоящее время приоритетным направлением в селекции. Таким источником, расширяющим генетическое разнообразие исходных форм в селекции на качество, являются гибридные популяции аллоцитоплазматической пшеницы (АЦПГ).

Аллоцитоплазматическая яровая пшеница *T. aestivum* L. создана в РУДН путем трансгеноза ядра пшеницы мягкой методом беккроссирования (не менее шести беккроссов) в чужеродную цитоплазму, донорами которой были некоторые виды пшеницы (*Triticum timopheevii* Zhuk), один из видов рода *Aegilops* (*Aegilops ovata*) и рожь зерновая — *Secale cereale* L. (озимый сорт Вятка) [5].

Аллоцитоплазматическая пшеница представляет собой новый синтетический тип пшеницы, в котором ядерный геном *T. aestivum* L. нормально (без ЦМС) функционирует в необычной для нее чужеродной цитоплазме. Чужеродная цитоплазма может обуславливать целый ряд важных биологических и хозяйственных признаков, отсутствующих у используемой отцовской формы пшеницы, при этом проявляется специфика взаимодействия ядерных генов *T. aestivum* L. с цитоплазмой разных, систематически отдаленных форм [3; 5]. Создание ядерно-цитоплазматических генетических систем раскрывает новые возможности изменять функционирование и экспрессию ядерного генома путем замены цитоплазмы как компонента этой системы.

Алло- и изоплазматические линии являются хорошей моделью для изучения вклада генов цитоплазматических органелл в общую генотипическую изменчивость, а также для изучения эффекта взаимодействия генетических систем, который часто бывает значительно выше, чем эффект собственно цитоплазматических генов. Это находит подтверждение в многочисленных исследованиях [1].

Благодаря изучению различных ядерно-цитоплазматических химер были установлены многочисленные факты влияния геномов органелл на ряд важных про-

цессов и свойств растений. В частности, отмечено влияние на экспрессию ядерных генов, контролирующих морфологические и количественные признаки [10; 11]. Многочисленные публикации указывают на влияние генов цитоплазматических органелл на устойчивость к патогенам и другим стрессовым факторам [4; 6].

В целом результаты, полученные при исследовании аллоплазматических линий — ядерно-цитоплазматических химер, созданных методами классической генетики, позволили зафиксировать ряд эпигенетических закономерностей, связанных с экспрессией, рекомбинацией и трансмиссией ядерных генов в чужеродной цитоплазме. У аллоплазматических форм разных генотипов выявлены качественные и количественные признаки, наиболее подверженные модификации при замене органелльных геномов [9], — очевидно, факторы, регулирующие экспрессию их генов, наиболее тесно связаны именно с теми белками органелл, которые кодирует их собственный геном [1].

У форм мягкой пшеницы АЦПГ, созданных на основе отдаленной гибридизации и замещения пшеничной цитоплазмы (*T. aestivum* L.) на чужеродную, особый практический интерес вызывает характеристика хлебопекарных качеств зерна. Эти качества детерминируются рядом факторов, главными из которых являются количественное и качественное состояние клейковины, а также соотношение компонентов крахмала и текстура эндосперма зерновки. Состояние клейковины определяется, главным образом, составом субъединиц высокомолекулярных глютеинов (HMW-GS). Высокомолекулярные глютеины — это запасные белки эндосперма пшеницы, кодируемые локусами *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1*, локализованными на длинных плечах хромосом 1A, 1B и 1D соответственно.

Каждый локус имеет гены, экспрессирующие по две субъединицы, различающиеся по размеру [8; 13]. Согласно электрофоретической подвижности в полиакриламидном геле (SDS-PAGE) их делят на субъединицы α -типа (83-88 kDa) и γ -типа (67-74 kDa) [7].

У различных генотипов пшеницы выделяют 3—5 субъединиц высокомолекулярных глютеинов. Это различие в количестве субъединиц у разных сортов обусловлено специфичными молчащими генами, локализованными в длинном плече хромосом 1A. Так, гены, отвечающие за синтез субъединицы 1A γ , вовсе не экспрессируются во всех сортах пшеницы, а гены, отвечающие за синтез субъединицы 1A α , экспрессируются только в некоторых сортах.

Ранее исследователями была выявлена взаимосвязь между присутствием определенных субъединиц высокомолекулярных глютеинов и силой теста, измеряемой SDS-седиментацией объема теста [12].

Поскольку наибольшее влияние на хлебопекарные качества зерна пшеницы оказывает состав высокомолекулярной фракции глютеинов, в работе была использована балльная оценка хлебопекарных качеств, определяемых аллелями *Glu-1* [12; 14]. Чем выше балл имеет та или иная аллель, тем существеннее влияние этой аллели на хлебопекарные качества (табл. 1). Поэтому самые высокие хлебопекарные качества соответствуют наибольшей величине (4 балла — при наличии субъединиц HMW 5+10) [15].

Таблица 1

Балльная оценка хлебопекарных качеств, определяемых аллелями *Glu-1* [15]

Балл	Хромосома, аллель			Балл	Хромосома, аллель			Балл	Хромосома, аллель		
	1A	1B	1D		1A	1B	1D		1A	1B	1D
4	—	—	5+10	3	—	7+8	—	1	<i>null</i>	—	—
3	1	—	—	3	—	13+16	—	1	—	7	—
3	2	—	—	2	—	7+9	—	1	—	6+8	—
3	—	17+18	—	2	—	—	2+12	1	—	20	—

Данная классификация позволяет оценить хлебопекарные свойства сорта путем сложения трех аллелей, экспрессирующихся в его генотипе. Однако эта оценка определяет лишь потенциальные качества сорта, поскольку хлебопекарные свойства зависят также и от условий выращивания сорта, его агротехники, от степени повреждения клопом-черепашкой.

Анализ аллельного состояния генов, связанных с хлебопекарными качествами зерна у гибридов аллоцитоплазматической пшеницы, обеспечил возможность значительного ускорения отбора потенциально ценных генотипов на ранних стадиях селекции на качество [2].

Результаты анализа аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов методом ПЦР и определения количества и качества (седиментация и ИДК) клейковины у созданных линий АЦПГ представлены в табл. 2.

Таблица 2

**Скрининг одиннадцати линий АЦПГ,
созданных на основе отбора крупных колосьев в 2010 г. с одновременным повторным
анализом аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов методом ПЦР**

Вариант в 2012 г.	Тип цитоплазмы	ПЦР (<i>Glu-D1</i>)		Клейков. сырая из муки, %	ИДК, ед. шк.	Седиментация, мл
		1-ый анализ (популяция)	2-ой анализ (линия)			
8-1/12	<i>S. cereale</i> L. — линия (кассета № 6)	5+10	5+10	29,5	90,8	20
8-2/12	<i>T. timopheevii</i> x озимый сорт Заря	2+12	2+12	30,5	74,6	36
8-3/12	<i>T. aestivum</i> L.	5+10	5+10	28,8	82,2	50
8-4/12	<i>T. timopheevii</i> x озимый сорт Заря	5+10	2+12	30,3	80,0	40
8-5/12	<i>T. timopheevii</i> x озимый сорт Заря	5+10	5+10	28,0	78,2	43
8-6/12	<i>T. timopheevii</i> x озимый сорт Заря	5+10	5+10	25,4	77,6	43
8-7/12	<i>S. cereale</i> L.	2+12	2+12	24,9	71,4	50
8-8/12	<i>T. timopheevii</i> (блок 1.1)	5+10	5+10	30,9	69,4	58
8-9/12	<i>T. aestivum</i> L.	5+10	5+10	31,5	73,7	55
8-10/12*	<i>T. aestivum</i> L.	5+10	5+10 2+12	27,9	65,5	40
8-11/12	<i>S. cereale</i> L. x озимый сорт Заря	5+10	5+10	29,5	83,2	51

Примечание: *гетерозиготное состояние.

Анализ аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов методом ПЦР был проведен дважды: первый анализ — при изучении исходных популяций; второй — индивидуальный анализ зерна у отобранных по продуктивности одиннадцати колосьев в условиях засухи 2010 г. В 2011 г. зерно отобранных колосьев было высеяно отдельно по колосу для создания линий в 2012 г. Индивидуальный посев отобранных колосьев был проведен с одновременным отбором из каждого колоса по 15 зерновок для анализа аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов методом ПЦР, что в значительной степени определило целевое направление отбора на качество клейковины как важнейшей составляющей характеристики технологических свойств зерна.

Как видно из табл. 2, среди одиннадцати создаваемых линий пять генотипов оказались на цитоплазме *T. timopheevii*, среди которых четыре генотипа — гибриды с озимым сортом Заря (F7 — F8), три генотипа имеют цитоплазму *S. cereale* L., один из которых — гибрид с озимым сортом Заря.

Три генотипа имеют цитоплазму обычной пшеницы мягкой *T. aestivum* L., поскольку они были получены в результате обратного скрещивания АЦПГ *T. timopheevii* с яровым сортом *Cosir*, который был взят в качестве материнского компонента скрещиваний в 1988 г.

Сорт Заря, использованный при гибридизации в качестве отцовской формы, отличается крупнозерностью и устойчивостью к некоторым грибным патогенам, что и определило целесообразность использования его для гибридизации с яровыми формами АЦПГ.

У большинства отобранных генотипов результаты двух анализов совпадают. Исключение составляет генотип № 8-10/12, у которого второй анализ выявил наличие аллелей двух типов 5+10 и 2+12 (гетерозиготное состояние). Из одиннадцати генотипов два имеют альтернативные аллели 2+12 (гомозигота) — № 8-2/12 и 8-7/12.

По результатам скрининга одиннадцати линий АЦПГ, созданных на основе отбора из гибридных популяций в условиях засухи 2010 г. и анализа методом ПЦР их аллельного состояния высокомолекулярных глютеинов, особую ценность представляют три линии АЦПГ: две линии с цитоплазмой *T. timopheevii* (№ 8-5/12 и 8-6/12); одна линия (№ 8-11/12) с цитоплазмой *Secale cereale* L., отличительная особенность которых заключается в наличии у них как субъединиц 5+10 (для локуса *Glu-D1*), так и субъединицы 2* (для локуса *Glu-A1*), связанных с хорошими хлебопекарными качествами, что является несомненным преимуществом при селекции на качество зерна.

Анализ содержания клейковины позволил установить, что из одиннадцати линий лишь два генотипа имеют низкое содержание клейковины № 8-7/12 — 24,9% и № 8-6/12 — 25,4%. У остальных генотипов содержание клейковины не ниже 28%. Наиболее высокие показатели содержания клейковины у следующих форм № 8-9/12 — 31,5%, № 8-8/12 — 30,9%; № 8-4/12 — 30,3% и № 8-2/12 — 30,5%. В соответствии с классификационными нормами — это категория «сильных пшениц», хороший улучшитель (содержание клейковины не ниже 28%).

Определение седиментации и ИДК у изучаемых форм позволило получить качественные характеристики клейковины. В соответствии с нормативами «силы» муки седиментация в пределах 60—40 мл это категория «сильной» клейковины. К этой категории относятся следующие девять генотипов: № 8-3/12; 8-4/12; 8-5/12; 8-6/12; 8-7/12; 8-8/12; 8-9/12; 8-10/12 и 8-11/12.

В соответствии с Классификационными нормами, используемыми Центральной лабораторией Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур для характеристики сортов пшеницы по хлебопекарным качествам, к категории «сильных» пшениц относятся сорта, качество клейковины у которых в зерне и муке в условных единицах ИДК составляет от 45 до 75 единиц. Этим требованиям удовлетворяют следующие пять генотипов: № 8-2/12; 8-7/12; 8-8/12; 8-9/12 и 8-10/12. Остальные генотипы по этому показателю отнесены ко второй группе качества.

Выделена также группа из четырех генотипов, у которых высокое качество клейковины отмечено по обоим показателям — ИДК и седиментация (табл. 2).

Из четырех генотипов, имеющих показатели субъединиц HMW 5+10, один генотип № 8-7/12 имеет альтернативные аллели 2+12. Объяснение этого факта, очевидно, лежит в понимании сложности механизма соотношений изучаемых аллелей с другими факторами внутренней генотипической среды организма.

Таким образом, результаты анализа аллельного состояния высокомолекулярных глютенинов гибридных популяций АЦПГ методом ПЦР позволили значительно ускорить создание перспективных линий (11 линий) в процессе целевой селекции на качество клейковины. Созданные линии представляют ценность как доноры важных качественных свойств зерна и используются как компоненты при создании новых ядерно-цитоплазматических гибридных комбинаций в целевой селекции на качество. Они включены в конкурсное (станционное) сортоиспытание для комплексного изучения в сравнении со стандартными сортами яровой пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Даниленко Н.Г. Миры геномов оргanelл. Изд-во Тэхналогія, 2003.
- [2] Климушина М.В. Анализ аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами, у аллоцитоплазматических гибридов пшеницы / М.В. Климушина, М.Г. Дивашук, Т.А.К. Мухаммед, О.Г. Семенов, Г.И. Карлов // Генетика. 2013. Т. 49. № 5. С. 617—625.
- [3] Морозова З.А. Особенности морфогенеза аллоцитоплазматического гибрида пшеницы *T. aestivum* L. на цитоплазме *Ae. ovata* в сравнении с исходными формами / З.А. Морозова, О.Г. Семенов // Вестник Московского ун-та. Сер.16. Биология. 2004. № 2. С. 32—38.
- [4] Одинцова И.Т. Влияние цитоплазмы на устойчивость пшеницы к бурой ржавчине / И.Т. Одинцова, О.А. Гуриели, Н.А. Скурыгин // Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. 1985. Вып. 92. С. 11—15.
- [5] Семенов О.Г. Аллоцитоплазматическая пшеница. Биологические основы селекции: монография. М.: Изд-во РУДН, 2000.
- [6] Banga S.S. *Alternaria* incidence in some alloplasmic lines of Indian mustard / S.S. Banga, K.S. Labana, B.N. Medhi // *Theor. Appl. Gen.* 1984. Vol. 67. P. 195—196.
- [7] Caballero L. Variation of High Molecular Weight Glutenin Subunits in two neglected tetraploid wheat subspecies / L. Caballero, M. Martin Luis and B. Alvarez Juan // *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2008. Vol. 44. P. 140—146.

- [8] Hammer P.E. Four genes from *Pseudomonas fluorescens* that encode the biosynthesis of pyrrolnitrin / P.E. Hammer, D.S. Hill, S.T. Lam et al // *App. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. № 12. P. 2147—2154.
- [9] Jones P. Effects of alien cytoplasmic variation on carbon assimilation and productivity in wheat / P. Jones, E.M. Keane, B. Osborne // *J. Exp. Bot.* 1998. Vol. 49. P. 1519—1528.
- [10] Kinoshita T. Alteration of growth habit and variation of heading time induced by the alien cytoplasm / H. Kihara, K. Tsunewaki // *Wheat Inf. Serv.* 1979. Vol. 50. P. 65—70.
- [11] Maan S.S. Specificity of nucleo-cytoplasmic interactions in *Triticum* and *Aegilops* species // *Wheat Inform. Service.* 1979. Vol. 50. P. 71—79.
- [12] Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1987. V. 38. P. 141—153.
- [13] Rabinovich S.V. High-molecular weight glutenin subunit composition of spring bread wheats grown in the Ukraine and the Russian Federation between 1995-97 and its connection with pedigrees / S.V. Rabinovich, L.A. Panchenko, R.G. Parchomenko, V.N. Bondarenko // *Wheat Newslett.* 1998. Vol. 44. P. 36—251.
- [14] Tanaka H. Diversity of Low-Molecular-Weight glutenin subunit genes in Asian common wheat (*Triticum aestivum* L.) / H. Tanaka, S. Toyoda, H. Tsujimoto // *Breeding Science*, 2005.
- [15] Tatham A.S., Drake A.F., Shewry P.R. Conformational studies of synthetic peptides corresponding to the repetitive region of the high molecular weight (HMW) glutenin subunits of wheat // *J Cereal Sci.* 1990. Vol. 11. P. 189—200.

CREATION OF ALLO CYTOPLASMIC WHEAT GENOTYPES WITH HIGH CHARACTERISTICS OF GLUTEN QUALITY BASED ON DNA MARKER SELECTION

**O.G. Semenov¹, M.G. Divashuk²,
Haitembu Gerhard Shangeshapwako¹,
Tawfeek Ahmed Kaid Mohammed¹**

¹Department of technosphere safety
Russian People's Friendship University
Miklukho-Maklaya str., 6, Moscow, Russia, 117198

²Center of Molecular Biotechnology
Russian State Agrarian University
Timiryazevskaya str., 49, Moscow, Russia, 127550

Based on the analysis of allelic composition of genes related to bread baking quality grains, created through individual selection program in dry conditions of 2010, from the hybrid populations of allo cytoplasmic wheat (*T. aestivum* L.) genotypes with valuable cytoplasm *Triticum timopheevii* L. and *Secale cereale* L., combined good indicators of gluten quality and drought tolerance. According to the results of PCR analysis of high molecular weight glutenin screening of eleven allo cytoplasmic genotypes, three lines (genotypes) showed special value: two lines with a *T. timopheevii* cytoplasm and one line with a *Secale cereale* L. cytoplasm, whose distinguishing features were the presence of both subunits, 5+10 (for locus Glu-D1), as well as subunit 2* (for locus Glu-A1), considered to be of good bread baking properties, which is an advantage in the selection of wheat grain quality. In accordance with the regulations "flour quality" (sedimentation

method), these three genotypes fall under the "strong" gluten category, of which nine genotypes were selected for this indicator. The results of the analysis of high molecular weight glutenin allelic state of the hybrid populations of allo cytoplasmic genotypes, by PCR method enabled significantly accelerate the creation of promising lines (11 lines) in the process of target selection on the quality of gluten. Created lines are valuable as donors of important qualitative properties of the grain and used as ingredients in the creation of new nuclear-cytoplasmic hybrid combinations in the target selection of wheat grain quality. The 11 lines are included in the competitive (station) for the test and variety integration as well as for a comprehensive study in comparison with standard varieties of spring wheat.

Key words: allo cytoplasmic wheat, high molecular weight glutenins, hybrid population, gluten quality, alien cytoplasm, DNA markers, baking quality wheat.

REFERENCES

- [1] Danilenko N. G. *Worlds genomes of organelles* Publishers Tehnologa, 2003.
- [2] Klimushina M.V., Divasac M.G., Mohammed T.A.K., Semenov O.G., Charles G.I. Analysis of allelic composition of genes related to baking, allocatelloppies hybrids of wheat. *Genetics*. 2013. V. 49. No. 5. P. 617—625.
- [3] Morozova Z.A., Semenov O.G. Specific Features of morphogenesis allocatelloppies hybrid of wheat *T. aestivum* L. in the cytoplasm of *Ae. ovata* in comparison with the original forms. *Vestnik Moskovskogo Univ. Ser.16. Biology*. 2004. No. 2. S. 32—38.
- [4] Odintsova T.I., Gurieli O.A., Skurygin N.A. Influence of the cytoplasm in resistance of wheat to leaf rust. *Proc. scientific. Tr. on applied botany, genetics and plant breeding research Institute of crop production*. 1985. Vol. 92. S. 11—15.
- [5] Semenov O.G. *Allocatelloppies wheat. Biological bases of selection: monograph*. M.: Publishing house of PFUR, 2000.
- [6] Banga S.S., Labana K.S., Medhi B.N. *Alternaria* incidence in some alloplasmic lines of Indian mustard. *Theor. Appl. Gen.* 1984. Vol. 67. P. 195—196.
- [7] Caballero L., M. Martin Luis and B. Alvarez Juan. Variation of High Molecular Weight Glutenin Subunits in two neglected tetraploid wheat subspecies. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2008. Vol. 44. P. 140—146.
- [8] Hammer P.E., Hill D.S., Lam S.T. et al. Four genes from *Pseudomonas fluorescens* that encode the biosynthesis of pyrrolnitrin. *App. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. N 12. P. 2147—2154.
- [9] Jones P., Keane E.M., Osborne B. Effects of alien cytoplasmic variation on carbon assimilation and productivity in wheat. *J. Exp. Bot.* 1998. Vol. 49. P. 1519—1528.
- [10] Kinoshita T. Alteration of growth habit and variation of heading time induced by the alien cytoplasm. H. Kihara, K. Tsunewaki. *Wheat Inf. Serv.* 1979. Vol. 50. P. 65—70.
- [11] Maan S.S. Specificity of nucleo-cytoplasmic interactions in *Triticum* and *Aegilops* species. *Wheat Inform. Service*, 1979. Vol. 50. P. 71—79.
- [12] Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1987. V. 38. P. 141—153.
- [13] Rabinovich S.V., Panchenko L.A., Parchomenko R.G., Bondarenko V.N. High-molecular weight glutenin subunit composition of spring bread wheats grown in the Ukraine and the Russian Federation between 1995-97 and its connection with pedigrees. *Wheat Newslett.* 1998. Vol. 44. P. 36—251.
- [14] Tanaka H., Toyoda S., Tsujimoto H. Diversity of Low-Molecular-Weight glutenin subunit genes in Asian common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Breeding Science*, 2005.
- [15] Tatham A.S., Drake A.F., Shewry P.R. Conformational studies of synthetic peptides corresponding to the repetitive region of the high molecular weight (HMW) glutenin subunits of wheat. *J Cereal Sci.* 1990. Vol. 11. P. 189—200.