


Пятая международная научная конференция PlantGen2019

## Изучение линий мягкой пшеницы селекции Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко по аллельным вариантам генов *Waxy*

Э.Р. Давоян , Л.А. Беспалова, Р.О. Давоян, Е.В. Агаева, Г.И. Букреева, Ю.С. Зубанова, Д.С. Миков, Д.М. Болдаков

Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия


 e-mail: davayan@rambler.ru

В статье представлены результаты изучения с помощью молекулярных маркеров линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по аллельным вариантам генов *Wx*. Исследование проводили в рамках работ по передаче нуль-аллелей генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* в сорта мягкой пшеницы и созданию селекционного материала с измененной активностью основных ферментов, участвующих в биосинтезе амилозы. Линии получены в отделе селекции и семеноводства пшеницы и тритикале Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко в результате скрещивания мутантных форм – носителей неактивных (нуль-аллелей) генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* с коммерческими сортами мягкой пшеницы. Отобранные для работы молекулярные маркеры позволили выявить ценный селекционный материал, имеющий в своем геноме как единичные нуль-аллели генов *Wx*, так и их комбинации. Сочетание двух нуль-аллелей (*Wx-A1b* + *Wx-D1b*) обнаружено у 30 линий. Наличие трех нуль-аллелей (*Wx-A1b* + *Wx-B1b* + *Wx-D1b*), что соответствует полностью *Wx*-пшеницам, обнаружено у одной линии. Отобрано 37 линий, сочетающих присутствие аллеля *Wx-B1e* с нуль-аллелями *Wx-A1b* и *Wx-D1b*. У 26 линий идентифицирована комбинация (*Wx-A1b* + *Wx-B1e*), 24 линии имели сочетание аллелей (*Wx-B1e* + *Wx-D1b*). Идентифицировано, что мутантные формы PI619381, PI619384, PI619386 – носители функционального аллеля *Wx-B1e*. Аллели *Wx-A1b* и *Wx-B1e* могли быть переданы в изучаемые линии как от используемых доноров, так и от сортов Старшина и Коротышка соответственно. Донорами привнесения в линии аллелей *Wx-B1b* и *Wx-D1b* служат использованные в скрещиваниях мутантные формы. Применение отобранных нами молекулярных маркеров для идентификации аллельного состояния генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* может стать эффективной основой для селекции с помощью молекулярных маркеров (MAS) по данному признаку. Отобранные линии с идентифицированными в них нуль-аллелями генов *Wx* представляют интерес для селекционных программ, направленных на улучшение технологических качеств зерна и получение сортов мягкой пшеницы с новыми свойствами крахмала.


Ключевые слова: мягкая пшеница; молекулярные маркеры; гены *Wx*.

**Для цитирования:** Давоян Э.Р., Беспалова Л.А., Давоян Р.О., Агаева Е.В., Букреева Г.И., Зубанова Ю.С., Миков Д.С., Болдаков Д.М. Изучение линий мягкой пшеницы селекции Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко по аллельным вариантам генов *Waxy*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(7):910-915. DOI 10.18699/VJ19.566

## Allelic variants for *Waxy* genes in common wheat lines bred at the Lukyanenko National Grain Center

E.R. Davoyan , L.A. Bespalova, R.O. Davoyan, E.V. Agaeva, G.I. Bukreeva, Yu.S. Zubanova, D.S. Mikov, D.M. Boldakov

National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

 e-mail: davayan@rambler.ru

This article presents the results of a molecular marker-assisted study of allelic variants of *Wx* genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) lines. The study was carried out as part of the work on the transfer of null alleles of the genes *Wx-A1*, *Wx-B1*, and *Wx-D1* to soft wheat the varieties and creation of breeding material with modified activities of the main enzymes involved in amylose biosynthesis. The lines were obtained at the Department of Breeding and Seed Production of Wheat and Triticale, Lukyanenko National Grain Center, by crossing mutant forms carrying inactive (null) alleles of genes *Wx-A1*, *Wx-B1*, and *Wx-D1* to bread wheat cultivars. The molecular markers selected for the study allowed identification of valuable breeding material carrying both single null alleles of *Wx* genes and their combinations in its genome. A combination of two null alleles (*Wx-A1b* + *Wx-D1b*) was detected in 30 lines. The presence of three null alleles (*Wx-A1b* + *Wx-B1b* + *Wx-D1b*), which corresponded to fully *Wx* wheat, was found in one line. We selected 37 lines that combined the presence of the *Wx-B1e* allele with the *Wx-A1b* and *Wx-D1b* null alleles. The *Wx-A1b* + *Wx-B1e* combination was identified in 26 lines, and 24 lines carried the combination of alleles *Wx-B1e* + *Wx-D1b*. The mutant forms PI619381, PI619384, and PI619386 were identified as carriers of the functional *Wx-B1e* allele. The *Wx-A1b* and *Wx-B1e* alleles could have been transferred to the studied lines from the donors used or from the Starshina and Korotyshka varieties, respectively. The mutant forms

used in the crosses are donors of the *Wx-B1b* and *Wx-D1b* alleles. The use of molecular markers chosen by us for identification of the allelic state of the *Wx-A1*, *Wx-B1*, and *Wx-D1* genes can provide grounds for marker-assisted selection for this trait. Selected lines found to possess null alleles of the *Wx* genes are applicable in breeding programs aimed at the improvement of technological qualities of grain and raise of bread wheat varieties with modified starch properties.

Key words: common wheat; molecular markers; *Wx* genes.

**For citation:** Davoyan E.R., Bepalova L.A., Davoyan R.O., Agaeva E.V., Bukreeva G.I., Zubanova Yu.S., Mikov D.S., Boldakov D.M. Allelic variants for *Waxy* genes in common wheat lines bred at the Lukyanenko National Grain Center. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7): 910-915. DOI 10.18699/VJ19.566 (in Russian)

## Введение

Создание сортов с улучшенными технологическими качествами зерна – актуальная задача селекции мягкой пшеницы.

Фракция крахмала, составляющая около 70 % от общего количества сухого вещества в зерне пшеницы, может значительно влиять на качество конечного использования муки из мягкой пшеницы (Zeng et al., 1997). Активное применение пшеничного крахмала в химической и пищевой промышленности объясняется его свойствами. К ним относятся: гигроскопичность; нейтральность вкусовых качеств; хорошая стойкость в случае термообработки; умеренная вязкость; стабилизация эмульсий (Maningat, Seib, 1997). Одно из интересных свойств – способность зерен набухать при нахождении в жидкости с повышенной температурой. Кроме того, его отличительной особенностью можно назвать возможность формировать клейстеры, отличающиеся стабильностью при термическом воздействии и долгом хранении (Maningat et al., 2009).

Качество крахмала тесно связано с соотношением амилозы к амилопектину – двух основных макромолекул, образующих крахмал. Связанная с гранулами крахмалсинтаза (GBSSI) – это фермент, ответственный за синтез амилозы в зерне пшеницы. Поскольку некоторые важные технологические свойства крахмала, такие как желатинизация, склеивание и гелеобразование, зависят от соотношения амилоза/амилопектин (Zeng et al., 1997), то в последние годы фермент GBSSI, или белок *Waxy*, был объектом многих исследований. У мягкой пшеницы этот фермент кодируется тремя гомологичными генами *Waxy* (*Wx*), расположенными на хромосомах 7A (локус *Wx-A1*), 7D (*Wx-D1*) и 4A (*Wx-B1*), (Shure et al., 1983; Chao et al., 1989; Yamamori et al., 1994). Каждый из генов *Wx* имеет несколько аллельных вариантов. Наиболее часто встречаются аллели дикого типа, получившие название *Wx-A1a*, *Wx-B1a* и *Wx-D1a* (Yamamori et al., 1994; Nakamura et al., 1995). Эти аллели не несут мутации и активно экспрессируют белок GBSSI. Другой тип аллеля (нуль-аллель) – нефункциональный, встречается реже и приводит к снижению содержания амилозы в крахмале. Известно, что наибольшее влияние на содержание амилозы в крахмале мягкой пшеницы оказывает ген *Wx-B1*, затем *Wx-D1* и *Wx-A1* (Yamamori et al., 1994). Выделены также функциональные аллели, отличные от аллелей дикого типа, однако их влияние остается малоизученным. Наличие трех нуль-аллелей по генам *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* приводит к полной элиминации GBSSI, блокированию синтеза амилозы и формированию крахмала амилопектинового типа (Nakamura et al., 2002).

В последнее время широкое распространение получили методы молекулярного маркирования для идентификации аллельного состояния генов *Wx*. Они позволяют обнаруживать различные аллели генов *Wx*, в том числе и нуль-аллели, и могут использоваться в качестве основы для селекционных программ, направленных на производство мягкой пшеницы с модифицированным соотношением амилозы и амилопектина (Nakamura et al., 1995; Kiribuchi-Otobe et al., 1997).

Ранее с помощью молекулярных маркеров было изучено 99 сортов и линий мягкой пшеницы селекции Национального центра зерна (НЦЗ) им. П.П. Лукьяненко по аллельному составу генов *Wx*. Установлено, что у большинства из них присутствуют аллели дикого типа, не снижающие содержание амилозы в крахмале (Климушина и др., 2012). Полученные данные послужили началом работ по передаче нуль-аллелей генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* в сорта мягкой пшеницы селекции НЦЗ им. П.П. Лукьяненко и созданию селекционного материала с измененной активностью основных ферментов, участвующих в биосинтезе амилозы.

В настоящей статье представлены результаты изучения с помощью молекулярных маркеров линий мягкой пшеницы  $F_6$  по аллельным вариантам генов *Wx*. Цель работы заключалась в отборе ценных генотипов, несущих как отдельные нуль-аллели так и их комбинации, для последующего вовлечения их в селекционный процесс, направленный на получение сортов с улучшенными технологическими качествами зерна.

## Материалы и методы

Объектами исследования стали 502 линии мягкой пшеницы поколения  $F_6$ , полученные в отделе селекции и семеноводства пшеницы и тритикале НЦЗ им. П.П. Лукьяненко в результате скрещивания носителей неактивных (нуль-аллелей) генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* с коммерческими сортами мягкой пшеницы. В качестве доноров нуль-аллелей использовали мутантные формы PI619381, PI619384, PI619376, PI619386, PI619377, PI619378, у которых синтез функционального белка *Waxy* отсутствует. Эти формы пшеницы были получены из отделения СИММУТ (Турция) в рамках сотрудничества по обмену селекционным материалом. Мутантные формы созданы в Национальном центре по исследованию гермоплазмы мелкозерновых культур (USDA-ARS, США) в результате скрещивания сортов мягкой пшеницы Bai Huo китайской селекции, носителя нуль-аллеля гена *Wx-D1*, и сортов Kanto 107 и Ike селекции США, носителей нуль-аллелей генов *Wx-A1* и *Wx-B1*. В качестве реципиентов приме-

**Таблица 1.** Комбинации скрещивания изучаемых линий (2012 г.)

| № комбинации скрещивания | Комбинация скрещивания                |
|--------------------------|---------------------------------------|
| 54                       | (PI 619381/Коротышка) × Старшина      |
| 55                       | (PI 619384/Коротышка) × Старшина      |
| 56                       | (PI 619376/Васса) × Васса             |
| 58                       | (PI 619384/Утриш) × Утриш             |
| 59                       | (PI 619384/Коротышка) × Сила          |
| 60                       | (Есаул/PI 619386//Васса) × Васса      |
| 61                       | Табор × (PI619381/Коротышка/Старшина) |
| 62                       | Гром × (PI619378/Коротышка/Старшина)  |
| 70                       | (Есаул/PI 619381) × Есаул             |
| 71                       | (Есаул/PI 619377) × Кума              |

няли сорта Старшина, Васса, Утриш, Сила, Есаул, Кума селекции НЦЗ им. П.П. Лукьяненко и сорт Коротышка селекции Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства. Комбинации скрещивания изучаемых линий приведены в табл. 1.

ДНК выделяли из 5–7-дневных этиолированных проростков пшеницы по методу Плашке с коллегами (Plaschke et al., 1995). Оценку линий на аллельное состояние генов *Wx* осуществляли с использованием полимеразной цепной реакции (ПЦР). Праймеры отбирали на основании литературных данных, их названия и условия амплификации представлены в табл. 2. Реакционная смесь объемом 25 мкл содержала 1× буфер для Taq-ДНК-полимеразы (50 мМ KCl, 20 мМ трис-HCl, pH 8.4, 2–5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0.01 % твин-20), 2 мМ MgCl<sub>2</sub>, по 0.2 мМ каждого dNTP, 12.5 мМ каждого праймера, 50 нг ДНК и 1 ед. Taq-полимеразы.

Амплификацию вели согласно условиям, указанным в табл. 2. Продукты ПЦР разделяли с помощью электрофореза в агарозном геле с 0.5× буфером TBE (трис-боратный буфер). Концентрация геля варьировала от 1.5 до 2.0 % в зависимости от размера амплифицированного фрагмента.

Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете с помощью фотобокса Infiniti 1000. В качестве маркера молекулярной массы использовали ДНК-маркер М 24 100 bp «СибЭнзим».

## Результаты

С применением молекулярных маркеров проведен анализ 502 линий мягкой пшеницы поколения F<sub>6</sub> на аллельное состояние генов *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1*. Число изученных образцов по каждой комбинации скрещивания, а также количество выявленных аллелей приведены в табл. 3.

Изучение линий на аллельное состояние гена *Wx-A1* проводили при помощи кодоминантного маркера, разработанного Т. Nakamura с коллегами (2002). Нуль-аллель гена *Wx-A1* был идентифицирован во всех комбинациях скрещивания, за исключением № 59 и 60. Всего идентифицировано 122 линии, несущие *Wx-A1b*, в остальных был аллель *Wx-A1a* (дикий тип). Присутствие нуль-аллеля *Wx-A1b* подтверждено во всех используемых донорах, мутантных по генам *Wx-A1*, *Wx-B1*, и *Wx-D1* линиях.

Для идентификации аллельного состояния гена *Wx-B1* на первом этапе использовали маркер, разработанный А. McLauchlan с коллегами (2001), далее образцы с выявленными нуль-аллелями *Wx-B1b* были подвергнуты повторному скринингу с помощью маркера, предложенного L.S. Vanzetti с коллегами (2009) (рисунок). Эти авторы показали, что с помощью молекулярного маркера, разработанного А. McLauchlan с коллегами (2001), невозможно различить аллель *Wx-B1e* и нуль-аллель *Wx-B1b*. В то же время при использовании второго маркера в случае нуль-аллеля амплификация отсутствует, что может приводить к ошибкам при некачественном выделении ДНК и ингибировании ПЦР в отдельных образцах (Климушина и др., 2013).

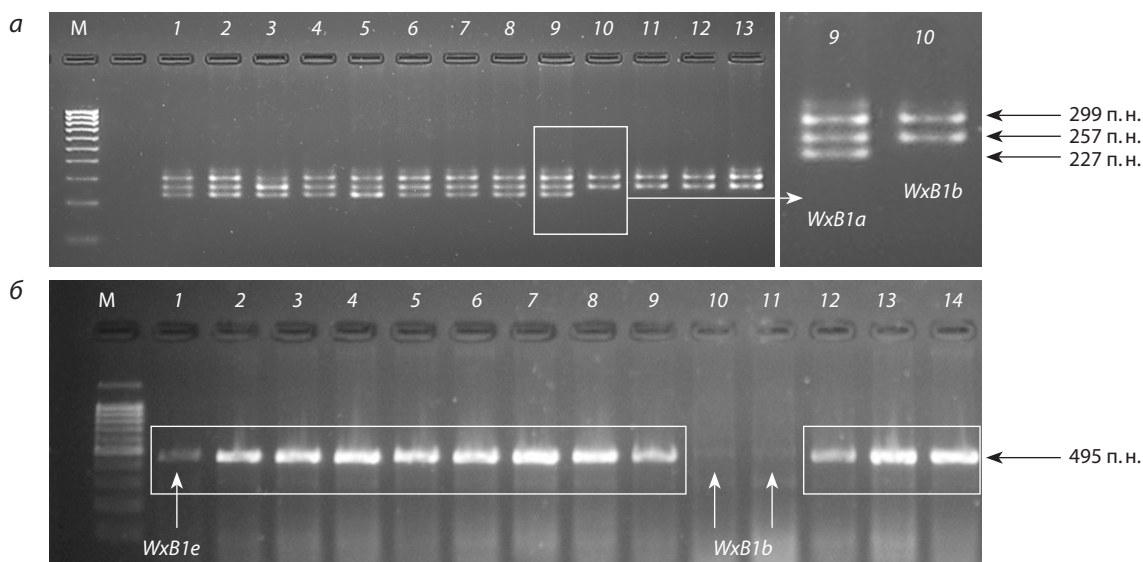
Нуль-аллель *Wx-B1b* обнаружен в одной линии, полученной из комбинации скрещивания № 56, четырех линиях комбинации № 62 и пяти линиях комбинации № 71. Установлено также, что из шести используемых в качестве доноров мутантных форм аллель *Wx-B1b* несут только три: PI619376, PI619377, PI619378. Присутствие функционального аллеля *Wx-B1e*, отличного от *Wx-B1a*, идентифицировано в 108 линиях. В комбинациях № 56, 59, 62, 71 этот аллель не обнаружен.

**Таблица 2.** Условия ПЦР и названия праймеров, используемых для идентификации соответствующих аллелей генов *Wx*

| Ген         | Праймеры                                       | Температура отжига, °С | Аллель        | Размер фрагмента, п. н.    |
|-------------|--|------------------------|---------------|----------------------------|
| <i>WxA1</i> | AFC и AR2 (Nakamura et al., 2002)              | 65                     | <i>Wx-A1a</i> | 389                        |
|             |  |                        | <i>Wx-A1b</i> | 370                        |
| <i>WxB1</i> | 4F и 4R (McLauchlan et al., 2001)              | 65                     | <i>Wx-B1a</i> | 3 фрагмента, 299, 257, 227 |
|             |  |                        | <i>Wx-B1b</i> | 2 фрагмента, 299, 257      |
|             | Wx-B1L и Wx-B1R (Vanzetti et al., 2009)        | 65                     | <i>Wx-B1a</i> | 461                        |
|             |  |                        | <i>Wx-B1b</i> | Отсутствие фрагмента       |
| <i>WxD1</i> | Wx-D1-2-F и Wx-D1-2-R (Shariflou et al., 2001) | 55                     | <i>Wx-D1a</i> | 900                        |
|             |  |                        | <i>Wx-D1b</i> | 279                        |
|             |  |                        |               |                            |

**Таблица 3.** Номер комбинации скрещивания и количество линий с идентифицированными нуль-аллелями *Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b* и аллелем *Wx-B1e*

| № комбинации скрещивания | Кол-во линий | Кол-во линий с выявленными аллелями |               |               |               |
|--------------------------|--------------|-------------------------------------|---------------|---------------|---------------|
|                          |              | <i>Wx-A1b</i>                       | <i>Wx-B1b</i> | <i>Wx-B1e</i> | <i>Wx-D1b</i> |
| 54                       | 26           | 26                                  |               | 22            | 17            |
| 55                       | 45           | 27                                  |               | 20            | 4             |
| 56                       | 27           | 11                                  | 1             |               |               |
| 58                       | 43           | 22                                  |               | 1             | 17            |
| 59                       | 33           |                                     |               |               |               |
| 60                       | 62           |                                     |               | 5             | 1             |
| 61                       | 47           | 17                                  |               | 13            | 4             |
| 62                       | 60           | 9                                   | 4             |               | 3             |
| 70                       | 100          | 3                                   |               | 47            | 42            |
| 71                       | 59           | 7                                   | 5             |               | 12            |
|                          | 502          | 122                                 | 10            | 108           | 100           |



Электрофореграмма продуктов ПЦР с праймерами:

*a* – 4F и 4R (McLauchlan et al., 2001). 1–12 – линии комбинации скрещивания № 54; 13 – К+ (мутантная форма PI619381); *b* – *Wx-B1L* и *Wx-B1R* (Vanzetti et al., 2009). 1 – К+ (мутантная форма PI619381); 2–9; 12–14 – линии комбинации скрещивания № 54; 10 – мутантная форма PI619377; 11 – мутантная форма PI619378. М – маркер молекулярного веса.

Нефункциональный аллель *Wx-D1b* обнаружен у 100 линий во всех комбинациях скрещивания, за исключением № 56 и 59. Наибольшее число линий с этим аллелем идентифицировано в комбинации скрещивания № 70. В результате проведенного анализа отобраны линии с комбинациями нуль-аллелей генов *Wx* (табл. 4).

Сочетание двух нуль-аллелей (*Wx-A1b* + *Wx-D1b*) обнаружено у 19 линий из комбинации скрещивания № 58, у трех линий в комбинациях № 61 и № 62, у двух линий комбинации № 70 и у одной линии в комбинации № 71. Наличие трех нуль-аллелей (*Wx-A1b* + *Wx-B1b* + *Wx-D1b*), что соответствует полностью *Wx*-пшеницам, выявлено в линии 56-12Mc4, полученной от скрещивания мутантной формы PI 619376 с сортом Васса (комбинация скрещива-

ния № 56). Отобрано 37 линий, сочетающих присутствие аллеля *Wx-B1e* с нуль-аллелями *Wx-A1b* и *Wx-D1b*. У 26 линий идентифицирована комбинация (*Wx-A1b* + *Wx-B1e*), 24 линии несли сочетание аллелей (*Wx-B1e* + *Wx-D1b*).

### Обсуждение

С помощью отобранных молекулярных маркеров выявлены линии мягкой пшеницы, несущие как единичные нуль-аллели генов *Wx*, так и их комбинации. Применение молекулярных маркеров для идентификации аллельного состояния генов *Wx-A1*, *Wx-B1* и *Wx-D1* может стать эффективной основой для селекции с помощью молекулярных маркеров по данному признаку. На начальных этапах отбора для изучения аллельного состояния гена

**Таблица 4.** Номер комбинации скрещивания и количество линий с выявленным сочетанием аллелей генов *Wx*

| № комбинации скрещивания | Кол-во линий с выявленным сочетанием аллелей генов <i>Wx</i> |                               |                               |   |   |
|--------------------------|--|-------------------------------|-------------------------------|---|---|
|                          | <i>Wx-A1b</i> + <i>Wx-B1e</i>                                | <i>Wx-A1b</i> + <i>Wx-D1b</i> | <i>Wx-B1e</i> + <i>Wx-D1b</i> | <i>Wx-A1b</i> + <i>Wx-B1e</i> + <i>Wx-D1b</i> | <i>Wx-A1b</i> + <i>Wx-B1b</i> + <i>Wx-D1b</i> |
| 54                       | 9  |                               |                               | 15  |   |
| 55                       | 17   | 2                             |                               | 22  |   |
| 56                       |  |                               |                               |   | 1   |
| 58                       |  | 19                            |                               |   |   |
| 61                       | 5  | 3                             | 1                             |   |   |
| 62                       |  | 3                             |                               |   |   |
| 70                       |  | 2                             |                               |   |   |
| 71                       |  | 1                             | 23                            |   |   |
| Общее кол-во линий       | 26   | 30                            | 24                            | 37  | 1   |

*Wx-B1* целесообразно дополнительно проводить скрининг с кодоминантным маркером, разработанным М. Saito с коллегами (2009), который позволяет идентифицировать гетерозиготные растения. Однако работа с этим маркером требует проведения электрофореза с высоким разрешением для более точного разделения между фрагментами ПЦР аллелей *Wx-B1e* и *Wx-B1a*. Привнесение нуль-аллеля *Wx-A1b* в линии комбинации скрещивания № 54, 55, 61, 62 могло произойти как от используемых в качестве доноров мутантных форм PI619381, PI619384 и PI619378, так и от сорта Старшина. По данным М.В. Климушиной с коллегами (2012), этот сорт служит носителем нуль-аллеля *Wx-A1b*. В случае линий, полученных при комбинации скрещивания № 56, 58, 70, 71, аллель *Wx-A1b* передан от доноров PI619376, PI619384, PI619381 и PI619377 соответственно. Показано, что сорт мягкой пшеницы Коротышка, в котором ранее ошибочно был идентифицирован нуль-аллель *Wx-B1b*, служит носителем функционального аллеля *Wx-B1e* (Дивашук и др., 2011). Следовательно, этот сорт может быть донором передачи аллеля *Wx-B1e* в линиях, полученных с его участием (комбинации скрещивания № 54, 55, 61). В мутантных формах PI619381, PI619384 и PI619386 нами был идентифицирован функциональный аллель *Wx-B1e*. Аллель *Wx-B1e* также мог быть передан от PI619381 и PI619384, а в случае комбинации скрещивания № 70 – только от PI619381. Участвовавшие в скрещиваниях сорта не являются носителями нуль-аллелей генов *Wx-B1* и *Wx-D1*. Таким образом, донорами привнесения аллеля *Wx-B1b* у 10 отобранных линий служат мутантные формы PI619376, PI619377 и PI619378, а в случае аллеля *Wx-D1b* – PI619381, PI619384, PI619386, PI619377, PI619378.

Отобранные линии с идентифицированными в них аллелями генов *Wx* представляют интерес для селекционных программ, направленных на улучшение технологических качеств зерна и получение сортов мягкой пшеницы с новыми свойствами крахмала. Линии с нуль-аллелем *Wx-B1b* перспективны для производства специальных видов лапши, таких как удон или рамен. Это связано с высокими показателями объема набухания и пиковой вязкости склеивания, которые наблюдаются у пшеницы с пониженным содержанием амилозы. Так, например, при-

годность австралийских сортов мягкой пшеницы для производства японской лапши удон частично обусловлена низким уровнем амилозы в этих сортах (Oda et al., 1980; Toyokawa et al., 1989). Установлено, что у большинства из них отсутствует белок *Wx-B1* (Yamamori et al., 1994). Свойства крахмала полностью *Wx*-пшениц, несущих нуль-аллели *Wx-A1b*, *Wx-B1b*, *Wx-D1b*, не подходят для использования в производстве лапши, но могут быть полезны для промышленных целей. Применение полностью *Wx*-пшениц в смесях обычной муки увеличивает весовой выход продукта и объем испеченного хлеба, а мука, полученная из сортов *Wx*-пшеницы в чистом виде, имеет низкий удельный объем и липкую структуру мякиша и не подходит для выпечки хлебобулочных изделий (Hayakawa et al., 2004). Максимальное содержание муки *Wx*-пшеницы без существенных отрицательных изменений качества хлебобулочного изделия составляет 30 %. В то же время мука *Wx*-пшеницы обладает потенциалом улучшителя, а также способствует длительному хранению готовой продукции (Hayakawa et al., 2004).

### Заключение

Изучение аллельных вариантов генов *Wx* является важным этапом для селекции сортов мягкой пшеницы с измененным составом крахмала без его химической модификации. В результате проведенной работы отобран ценный исходный материал для селекции мягкой пшеницы с улучшенными технологическими качествами зерна.

### Список литературы / References

- Дивашук М.Г., Климушина М.В., Карлов Г.И. Молекулярно-генетическая характеристика аллеля *Wx-B1e* мягкой пшеницы и применимость ДНК-маркеров для его идентификации. Генетика. 2011;47(12):1611-1615.  
[Divashuk M.G., Klimushina M.V., Karlov G.I. Molecular genetic characteristics of the *Wx-B1e* allele from common wheat and applicability of the DNA markers for its identification. Russ. J. Genet. 2011;47(12):1428-1432.]  
Климушина М.В., Гладких Н.И., Дивашук М.Г., Беспалова Л.А., Васильев А.В., Карлов Г.И. Распределение аллелей генов *Wx* в коллекции мягкой пшеницы Краснодарского НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):187-192.

- [Klimushina M.V., Gladkih N.I., Divashuk M.G., Bespalova L.A., Vasilyev A.V., Karlov G.I. Distribution of allelic variants of *Wx* genes in the common wheat collection made at the Krasnodar Lukyanenko Research Institute of Agriculture. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(1):187-192. (in Russian)]
- Chao S., Sharp P.J., Worland A.J., Warham E.J., Koeber R.M.D., Gale M.D. RFLP-based genetic maps of wheat homeologous group 7 chromosomes. *Theor. Appl. Genet.* 1989;78(4):495-504.
- Hayakawa K., Tanaka K., Nakamura T., Endo S., Hoshino T. End use quality of waxy wheat flour in various grain-based foods. *Cereal Chem.* 2004;81(5):666-672.
- Kiribuchi-Otobe C., Nagamine T., Yanagisawa T., Phnishi M., Yamaguchi I. Production of hexaploid wheats with waxy endosperm character. *Cereal Chem.* 1997;74:72-74.
- Maningat C.C., Seib P.A. Update on wheat starch and its uses. In: *Proc. Int. Wheat Quality Conf.* J.L. Steele, O.K. Chung (Eds.). Manhattan, KS.: Grain Industry Alliance, 1997;261-284.
- Maningat C.C., Seib P.A., Bassi S.D., Woo K.S., Lasater G.D. Wheat starch: Production, properties, modification, and uses. In: *BeMiller J., Whistler R. (Eds.). Starch Chemistry and Technology.* New York: Academic Press, 2009;441-510.
- McLauchlan A., Ogbonnaya F.C., Hollingsworth B. Development of robust PCR-based DNA markers for each homeoallele of granule-bond starch synthase and their application in wheat breeding programs. *Aust. J. Agric. Res.* 2001;52:1409-1416.
- Nakamura T., Jamamori M., Hirano H., Hidaka S. Production of waxy (amylase-free) wheat. *Mol. Gen. Genet.* 1995;248:253-259.
- Nakamura T., Vrinten P., Saito M., Konda M. Rapid classification of partial waxy wheats using PCR-based markers. *Genome.* 2002;45:1150-1156.
- Oda M., Yasuda Y., Okazaki S., Yamauchi Y., Yokoyama Y. A method of flour quality assessment for Japanese noodles. *Cereal Chem.* 1980;57:253-259.
- Plaschke J., Ganai M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 1995;91:1001-1007.
- Saito M., Vrinten P., Ishikawa G., Graybosch R., Nakamura T. A novel codominant marker for selection of the null *Wx-B1* allele in wheat breeding programs. *Mol. Breed.* 2009;23:209-217.
- Shariflou M.R., Hassani M.E., Sharp P.J. A PCR-based DNA marker for detection of mutant and normal alleles of the *Wx-D1* gene of wheat. *Plant Breed.* 2001;120(2):121-124.
- Shure M., Wessler S., Fedoroff N. Molecular identification and isolation of the *Waxy* locus in maize. *Cell.* 1983;35(1):225-233.
- Toyokawa H., Rubenthaler G.L., Powers J.R., Schanus E.G. Japanese noodle qualities. 2. Starch components. *Cereal Chem.* 1989;66:387-391.
- Vanzetti L.S., Pflüger L.A., Rodríguez-Quijano M., Carrillo J.M., Helguera M. Genetic variability for waxy genes in Argentinean bread wheat germplasm. *Electronic J. Biotechnol.* 2009;12:1-9.
- Yamamori M., Nakamura T., Endo T.R., Nagamine T. Waxy protein deficiency and chromosomal location of coding genes in common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89:179-184.
- Zeng M., Morris C.F., Batey I.I., Wrigley C.W. Sources of variation for starch gelatinization, pasting, and gelation properties in wheat. *Cereal Chem.* 1997;74:63-71.

---

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.05.2019. После доработки 19.07.2019. Принята к публикации 22.07.2019.