

ИЗОФЕРМЕНТЫ БЕТА-АМИЛАЗЫ У ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ И ИХ РОЛЬ В АГРЕГАЦИИ БЕЛКОВ ЗЕРНА

М.К. АХТАРИЕВА^{1,1}, Я.О. КОЗЕЛЕЦ^{2,2}, Ю.М. ФИЛИПОВА^{2,3}, В.П. НЕЦВЕТАЕВ^{2,4}

¹ Государственный аграрный университет Северного Зауралья, ул. Республики, 7, г. Тюмень, 625003, Россия,

² Белгородский федеральный аграрный научный центр Российской академии наук, ул. Октябрьская, 58, г. Белгород, 308001, Россия,

E-mail: marina-che@mail.ru¹, ya.o.kozelets@mail.ru²; j-1506@yandex.ru³, v.netsvetaev@yandex.ru⁴

Изучен полиморфизм яровой мягкой пшеницы по изоферментам бета-амилазы среди сортов, культивируемых в условиях Северного Зауралья. Среди 42 сортообразцов выявлено четыре зимотипа. Из них наибольшей встречаемостью отличались изозимы А, С и А, доля которых, соответственно, составляла $64,6 \pm 7,3$ %; $22,0 \pm 3,7$ % и $12,2 \pm 3,7$ %. В течение 2011–2013 гг. исследована агрегирующая способность белков зерна с помощью -S-S- связей между группами сортов, несущими варианты бета-амилазы А и С. Установлено, что наличие изоэнзима С способствует большей агрегации полипептидов зерна в сравнении с носителями бета-амилазы А, но не влияло на формирование урожайности. Различия по бета-амилазе не оказывало влияние на показатель число падения, связанное с амилазной активностью.*

Ключевые слова: изоферменты бета-амилазы, яровая мягкая пшеница, дисульфидные связи, число падения, урожайность.

Введение. Основная масса бета-амилазы зерна злаковых находится в связанной форме. При прорастании семени происходит освобождение этого фермента в результате протеолитического действия одной или нескольких SH-протеиназ [1]. Соответственно, это приводит к уменьшению ее молекулярной массы на 5000 дальтон по сравнению с бета-амилазой, извлекаемой дитиотреитолом. По изоферментному составу этот энзим мягкой пшеницы отличается определенным внутривидовым полиморфизмом [2–5]. Установлено, что встречаемость разных изоферментов бета-амилазы в озимой культуре не одинакова. Так, зимотипы А, В и С среди озимых сортов пшеницы Украины и России имели следующие величины распространения, соответственно: $51,7 + 4,7$ %, $30,7 + 3,8$ % и $11,9 + 2,5$ % [5]. Кроме данных вариантов фермента было найдено еще пять

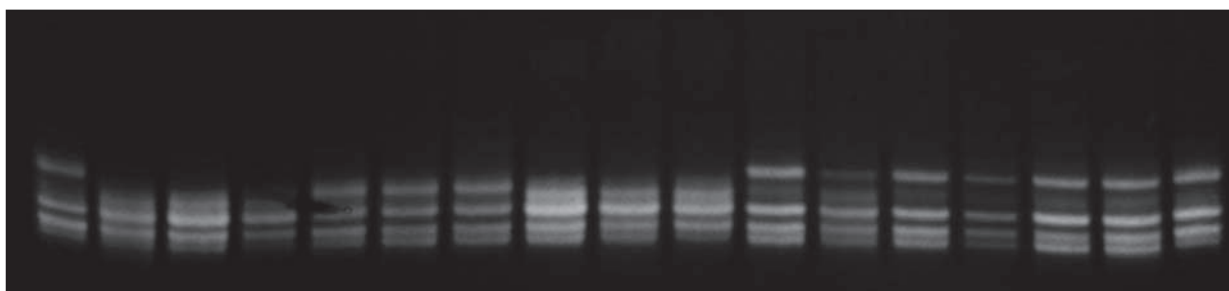
зимотипов бета-амилаз. Встречаемость их варьировала в пределах 0,6–3,4 %. Полиморфизм бета-амилазы в яровой культуре мягкой пшеницы не исследован. Учитывая способность бета-амилазы к агрегации с помощью дисульфидных связей ранее была оценена роль его разных электрофоретических вариантов в формировании качества зерна озимой мягкой пшеницы, обусловленной его белковой частью [5–7]. В то же время остается открытым вопрос о роли изоэнзимов этого фермента в формировании качества зерна яровой мягкой пшеницы.

Целью исследования являлась оценка распространения изоферментов бета-амилазы в культуре яровой мягкой пшеницы Северного Зауралья и влияние наследственных вариантов энзима на формирование показателей качества зерна и урожайности.

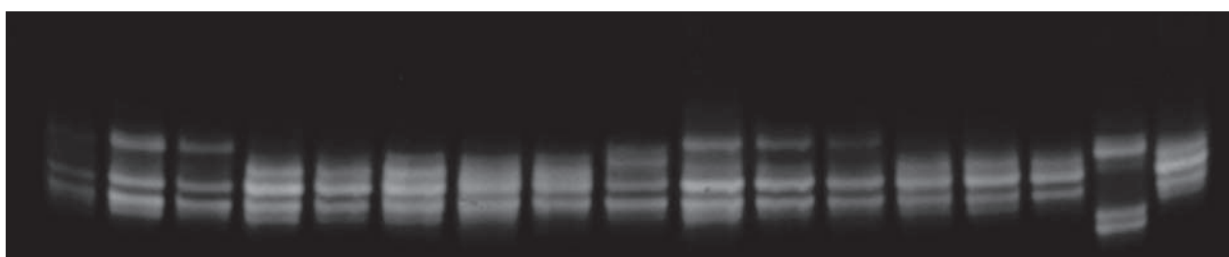
Материал и методы. В качестве растительного материала использовался набор из 41 сорта яровой мягкой пшеницы районированных или созданных в Западной Сибири. В течение 2011–2013 гг. исследовались показатели качества зерна, связанные с белковой и углеводной частью зерновки, а также урожайность в условиях Тюмени.

Содержание сырой клейковины в зерне определяли ручным методом (ГОСТ 31699-2012), качество клейковины – на приборе ИДК. Активность амилолитических ферментов по величине числа падения определяли на приборе Хагберга-Пертена (ГОСТ 27676 ИСО 5529:1992). Количество дисульфидных связей белкового комплекса определяли по методике Нецветаева и др., 2009 [8]. Содержание общего азота получали микро методом Кьельдаля, сырого белка – путем пересчета: $N \times 5,7$.

Для идентификации изоэнзимов этого фермента используются следующие электрофоретические методы анализа: изоэлектрофокусирование [2, 3], SDS-электрофорез [4], электро-



C A A A A* A* A* A A A C C C C C C C
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17



C C C A A A A A* C C C A A A I A
18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34

Зимотипы β-амилазы, встречающиеся среди сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири: 1 – Новосибирская 15, 2–4 – Новосибирская 29, 5–7 – Новосибирская 31, 8–10 – Мелодия, 11–13 – Серебристая, 14–17 – Свирель, 18–20 – Авиада, 21–23 – Геракл, 24–26 – Маргарита, 27–29 – Тюменская 29, 30–32 – ОмГАУ-90, 33–34 – ШТРУ-051911

форез в трис-глициновой системе полиакриламидного геля при pH 8,3 [5]. Для исследования изоферментов бета-амилазы использовали последний вариант разделения этого энзима.

Вертикальный полиакриламидный гель-электрофорез проводился на пластинах размером 190X105X1 мм. С этой целью использовался прибор [9], изготовленный в Селекционно-генетическом институте УААН (Одесса), позволяющий формировать две пластины геля соответствующих размеров. Для определения гомо или гетерогенности сорта по изоферментам амилазы использовали электрофорез отдельных зерен. Для этого анализировалось от 3 до 5 отдельных зерновок из каждого образца. β-амилазу выделяли из эндосперма отдельных зрелых, предварительно раздавленных плоскогубцами, зерен. В пробирки с раздавленными зерновками добавляли по 250 мкл 3 % раствора Na₂SO₃ и оставляли на ночь. После измельчения зерен в пробирках палочкой из нержавеющей стали, полученную суспензию центри-

фугировали 4 мин при 10000 об./мин. Затем в чистые пробирки отбирали по 10 мкл надосадочной жидкости и в них приливали по 10 мкл раствора, содержащего 2 % β-меркаптоэтанола, 40 % сахарозы и 0,03 % бромфенолового синего. В стартовые ячейки геля наносили 5 мкл экстракта. Условия электрофореза и состав компонентов геля подобны ранее описанным для ячменя [10]. Электрофорез вели при напряжении 300 в. Деление прекращали после выхода 1,5 меток красителя (1,5 ч). Инкубацию, окрашивание и обозначение вариантов бета-амилаз мягкой пшеницы проводили в соответствии с ранее изложенной методикой [5].

Для оценки поколения отбора родоначальника сорта в процессе селекции на основе встречаемости изоферментов β-амилаз использовали χ². Оценку различий средних определяли по критерию Стьюдента [11, 12]. Оценка частот встречаемости изоэнзимов осуществляли по Ч. Ли [13]. Дисперсионный анализ вели в программе StatNov (ВИУА).

Результаты исследований и их обсуждение.

При анализе изоферментов бета-амилазы у сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири выявлено 4 варианта энзимов: А, А*, С, I (рисунок).

Перечень сортов, несущих тот или иной изофермент бета-амилазы представлен в табл. 1.

Среди 41 сорта пшеницы 5 оказались гетерогенными (12,2 %). Остальные исследованные формы являлись образцами, представляющими гомозиготные популяции по генетическим факторам, определяющим изоферменты бета-амилазы. Учитывая наличие гетерогенных сортов пшеницы по изоферментам бета-амилаз и зная их частоту можно оценить в каком поколении самоопыления проходил отбор родоначального растения в процессе селекции. Существование гетерогенного сорта свидетельствует о том, что родоначальное растение было ге-

терозиготным по данному качественному признаку. Так, известно, что во F₂ соотношение гомозигот к гетерозиготам по аллелям одного локуса близко к 1 : 1, в F₃ это отношение равно 3 : 1, в F₄ – 7 : 1. Результаты такой оценки представлены в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что отбор родоначального растения в процессе селекции российских сортов яровой мягкой пшеницы проходит не во втором поколении самоопыления, а в третьем или четвертом поколениях (р, соответственно, >0,05 и >0,90).

Процент встречаемости разных зимотипов бета-амилазы среди яровых сортов неодинаков. Преобладает зимотип А, доля которого составляет более 64 % (табл. 3). Следующим по распространению идет зимотип С – более 20 %. Около 1 % встречаемости приходится на зимотип I. Третье место по распространению зани-

Таблица 1. Сорта яровой мягкой пшеницы, сгруппированные по зимотипам бета-амилазы

Зимотипы бета-амилазы	Перечень сортов яровой мягкой пшеницы	Количество сортов	Встречаемость, %
А	Памяти Леонтьева, Красноуфимская 100, Тюменская 30, Черныява 13, Сибирская 17, Челябинская степная, Сударушка, Ирень, Тюменская 31, Ильинская, Радуга, ШТРУ-062272, Новосибирская 29, Мелодия, Геракл, ОмГАУ-90, Тюменская 25, ЛП-588-1-06, Тюменская 27, Баганская 51, Кампанин, Диаблон, Лютеценс 70, Казахстанская 10	24	58,5
А*	Икар, Новосибирская 31, Черноземноуральская, Омская 36	4	9,8
А + А*	Маргарита, Тюменская 28	2	4,9
А + С	Омская 38, Скэнт 3	2	4,9
С	Новосибирская 18, Сертори, Новосибирская 15, Серебристая, Свирель, Авиада, Тюменская 29, Тепсей	8	19,5
А + I	ШТРУ-051911	1	2,4
Итого		41	100

Примечание: А + А* и т.д. – гетерогенные сорта, несущие соответствующие изоэнзимы бета-амилазы.

Таблица 2. Поколение отбора родоначального растения при селекции яровой пшеницы

Количество генотипов		Исследовано сортов	При отборе в поколении		
гомогенных	гетерогенных		F ₂ χ ² _{1:1}	F ₃ χ ² _{3:1}	F ₄ χ ² _{7:1}
36	5	41	23,4	3,5	0,01
	p		<0,05	>0,05	>0,90

мает изоэнзим А* (12,2 %). В целом, существенное превышение встречаемости зимотипа А (табл. 3) над остальными изоэнзимами может свидетельствовать о более интенсивном отборе в условиях Северного Зауралья в пользу этого варианта β-амилазы.

Характерно, что в озимой культуре мягкой пшеницы Украины и Европейской части России по бета-амилазам также доминирует А тип энзима [5]. В то же время, вторым по распространению в этом случае являлся зимотип В, процент которого составлял $30,7 \pm 3,8$. Как видно (табл. 3), в яровой культуре пшеницы Северного Зауралья данный фенотип не был найден. Тип С в озимой культуре составлял $11,9 \pm 2,5$ %, что существенно меньше ($t = 2,26$; $p > 0,95$) в сравнении с его встречаемостью в сортах яровой пшеницы (табл. 3). Следовательно, яровая пшеница Северного Зауралья отличается по спектру встречаемости вариантов бета-амилазы по сравнению с сортами озимой мягкой пшеницы Украины и Европейской части России.

Учитывая обнаруженную ранее сопряженность изоферментов бета-амилазы с показателями качества зерна в озимой культуре мягкой пшеницы [6, 7], оценили варианты А и С этого фермента со способностью их к агрегации в белковом комплексе эндосперма и ассоциацию с индексом деформации клейковины (ИДК). Результаты за 3 года в яровой культуре в условиях Тюмени представлены в табл. 4.

Как видно, в 2011 году различия между выделенными группами сортов по количеству -S-

S-связей в муке отличались незначительно. В 2012 году различия по этому показателю между носителями вариантов С и А были значимы (табл. 4). Характерно, что в исследуемый период сорта, имевшие бета-амилазу типа С, отличались большей агрегирующей способностью за счет дисульфидных связей по сравнению с группой, несущих вариант А. Такая же тенденция наблюдалась и в следующем, 2013 году, но в этом случае различия были незначительными. В целом, за три года при оценке представленных данных с помощью дисперсионного анализа, различия по количеству дисульфидных связей между выделенными группами подтвердили их значимость (табл. 4). Различия по физическим свойствам клейковины (ИДК) за трехлетний период между исследованными группами сортов находились в пределах ошибки опыта. В течение 2012 и 2013 годов наблюдалась тенденция к улучшению ка-

Таблица 3. Встречаемость зимотипов β-амилазы среди сортов яровой мягкой пшеницы Северного Зауралья (n = 41)

Зимотипы бета-амилазы	Встречаемость, %	± к А типу бета-амилазы	Оценка различий в величинах встречаемости, t/p
А	$64,6 \pm 7,3$	—	—
А*	$12,2 \pm 3,7$	-52,4	6,41/>0,999
С	$22,0 \pm 3,7$	-42,6	5,21/>0,999
І	$1,2 \pm 1,2$	-63,4	8,57/>0,999

Таблица 4. Варианты бета-амилаз и показатели качества белкового комплекса зерна яровой мягкой пшеницы (Тюменский р-н, Тюмень)

Типы бета-амилаз	Количество сортов	2011		2012		2013		Среднее	
		-S-S-	ИДК	-S-S-	ИДК	-S-S-	ИДК	-S-S-	ИДК
С	8	$34,6 \pm 5,4$	$85,0 \pm 3,8$	$74,6 \pm 1,4$	$82,5 \pm 2,3$	$45,3 \pm 3,5$	$66,9 \pm 4,2$	51,5	78,1
А	24	$30,9 \pm 2,7$	$84,6 \pm 1,9$	$70,6 \pm 0,9$	$86,3 \pm 0,9$	$41,7 \pm 1,5$	$70,0 \pm 2,2$	47,5	80,3
Различия между А и С		3,7	0,4	4,0*	-3,8	3,6	-3,1	4,0*	-1,9
Критерий t		0,69	0,09	2,36	1,50	0,94	0,65	—	—
НСР _{0,95}								0,7	5,6

Примечание. -S-S- — число дисульфидных связей, мл; ИДК — индекс деформации клейковины, усл. ед.; * — различия существенны при $p < 0,05$.

чества клейковины в пользу группы пшениц несущих вариант С. Характерно, что ведущее влияние на вариацию показателей агрегирующей способности белкового комплекса и физических свойств клейковины оказывали условия года. Так, влияние года по данным количественным признакам определяло более 90 % изменчивости, генотип по бета-амилазам определял около 2 %. В то же время, случайные отклонения составляли менее 1 %, что свидетельствует о значимости влияния сорта на проявления указанных признаков. Следовательно, изоферменты бета-амилазы влияют на агрегирующую способность белкового комплекса зерна яровой мягкой пшеницы. Вариант этого фермента типа С обладает более высокой способностью к образованию межмолекулярных -S-S- связей белкового комплекса зерна по сравнению с изоэнзимом А. Следует заметить, что представленные в табл. 4 данные по качеству клейковины между выделенными группами сортов не убедительны. Незначительные различия по качеству клейковины могут быть связаны с использованием стандартного метода отмывки клейковины и ограниченностью выборки. В частности известно [14–16], что в этом случае на показатель ИДК значительное влияние оказывают условия среды, а это увеличивает ошибку опыта. В то же время известно, что модифицированный метод отмывки клейковины, описанный Нецветаевым и др. [14–16], уменьшает влияние средовой изменчивости и увеличивает долю влияния наследственности в формировании индекса деформации клейковины (ИДК). Учитывая представленные замечания, исследовали качество клейковины 95 сортообразцов мягкой

пшеницы урожая 2017 г. (КСИ-17) в соответствии с модифицированной методикой его отмывки и определяли количество дисульфидных связей в белке зерна. В результате получена значительная корреляционная связь между этими показателями (r) равная $-0,314^{***}$ ($n = 95$; $p < 0,001$). В данном случае корреляция между количеством дисульфидных связей в муке и белке зерна составила $0,683^{***}$ ($n = 95$; $p < 0,001$).

Таким образом, изоферменты бета-амилазы влияют на агрегирующую способность белкового комплекса зерна мягкой пшеницы. Вариант этого фермента типа С обладает более высокой способностью к образованию межмолекулярных -S-S- связей белкового комплекса зерна по сравнению с изозимом А и способен улучшать физические свойства клейковины.

Число падения – это показатель, характеризующий состояние углеводно-амилазного комплекса зерна. Он характеризует устойчивость пшеницы к прорастанию зерна на корню. Это связано с активностью α -амилазы, под действием которого крахмал гидролизуеться с образованием водорастворимых веществ – декстринов и сахаров. Учитывая, что бета-амилаза также участвует в гидролизе крахмала, исследовали выделенные группы сортов по этому показателю (табл. 5).

Представленные результаты свидетельствуют о том, что данные варианты фермента, если и действуют, то одинаково на показатель число падения.

В 2011 году урожайность образцов с бета-амилазой типа С была $4,63 \pm 0,20$ т/га ($n = 8$), а с изоферментом типа А – $4,71 \pm 0,13$ ($n = 24$). Различия по урожайности между изученными

Таблица 5. Оценка числа падения между носителями разных изоферментов бета-амилазы у яровой мягкой пшеницы

Типы бета-амилаз	Количество сортов	Число падения, с			
		2011	2012	2013	Среднее за три года
С	8	$392,8 \pm 42,3$	$334,5 \pm 28,6$	$589,9 \pm 41,1$	439,1
А	24	$431,6 \pm 21,4$	$331,4 \pm 14,7$	$574,4 \pm 28,5$	445,8
Критерий t		0,820	0,096	0,309	–
$НСР_{0,95}$					70,6

группами сортов были не значимы, $t = 0,349$; $p > 0,05$. Анализ урожайности групп сортов, разделенных по изоферментам бета-амилазы в 2012 году, подтвердил предшествующие значения данных показателей. Так, урожайность сортов с вариантом этого энзима С составляла $0,81 \pm 0,06$ т/га, а с зимотипом А — $0,91 \pm 0,03$ т/га ($t = 1,629$; $p > 0,05$). Подобные результаты получены также по результатам 2013 года. В этом случае группа сортов с изоферментом С дала урожай зерна величиной в $4,73 \pm 0,23$ т/га, а с вариантом А — $4,52 \pm 0,14$ т/га. Различия в $0,21$ т/га несут существенны ($t = 0,812$; $p > 0,05$).

Выводы. В целом оценив представленные данные за три года, используя дисперсионный анализ, получены следующие результаты: группа сортов с вариантом фермента С дала урожайность $3,39$ т/га, а с вариантом А — $3,38$ т/га ($НСР_{0,95} = 0,43$ т/га). Таким образом, разделенные группы сортов не отличаются по зерновой продуктивности, обусловленной генами, контролирующими синтез изоферментов А и С. Вариация между сортами по урожайностью в данном случае обуславливалась исключительно средовой изменчивостью по годам, что выражается величиной вклада в этот показатель в $99,84$ % (ошибка равна $0,16$ %).

Таким образом, в культуре яровой мягкой пшеницы Северного Зауралья по бета-амилазе преобладают изоферменты А и С. Вариант этого фермента типа С обладает более высокой способностью к образованию межмолекулярных -S-S-связей белкового комплекса зерна по сравнению с изозимом А и способен улучшать физические свойства клейковины. Улучшение качества зерна яровой мягкой пшеницы путем введения в культуру бета-амилазы типа С, способную улучшить качество белка, не ухудшит зерновую продуктивность новых сортов пшеницы. Не обнаружено различий по «числу падения», между образцами, несущими изоферменты А и С данного фермента.

Соответствие этическим стандартам. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют никакого конфликта интересов нет.

Финансирование. Это исследование не получало какого-либо конкретного гранта от финансирующих учреждений в государственном, коммерческом или некоммерческом секторах.

BETA-AMYLASE ISOZYMES IN SPRING COMMON WHEAT AND THEIR ROLE IN THE AGGREGATION OF GRAIN PROTEIN

M.K. Akhtariyeva, Ya.O. Kozelets, Yu.M. Filippova, V.P. Netsvetaev

State Agrarian University of Northern Trans-Ural, Belgorod Federal, Republic Street, 7, Tyumen, 625003, Russia

Agricultural Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Oktyabrskaya Street, Belgorod, 308001 Russia

E-mail: marina-che@mail.ru, ya.o.kozelets@mail.ru, j-1506@yandex.ru, v.netsvetaev@yandex.ru

Beta-amylase isoenzymes polymorphism of spring common wheat among varieties cultivated in the conditions of the Northern Trans-Urals was studied. Among the 41 accessions identified four variants of the enzyme. A, C and A* isozymes differed most frequently, the share of which, respectively, was $64,6 \pm 7,3$; $22,0 \pm 3,7$ and $12,2 \pm 3,7$ %. During 2011–2013 the aggregating ability of grain proteins were studied using -S-S-bonds between groups of varieties carrying variants of beta-amylase A and C. It was established that the presence of isoenzyme C promotes greater aggregation of grain polypeptides in comparison with beta-amylase A carriers, but did not affect the formation of yield. Differences in beta-amylase did not affect the rate of fall a number associated with amylase activity.

ИЗОФЕРМЕНТИ БЕТА-АМИЛАЗИ У ЯРОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ТА ЇХ РІЛЬ В АГРЕГАЦІЇ БІЛКІВ ЗЕРНА

М.К. Ахтарієва, Я.О. Козелець, Ю.М. Філіпова, В.П. Нецветасєв

Вивчали поліморфізм ізоферментів бета-амилази серед сортів ярої м'якої пшениці, що культивуються в умовах Північного Зауралля. Серед 42 сортівразків виявлено чотири зимотипи. З них найбільшою зустрічністю відрізнялися ізозими А, С і А*, частка яких, відповідно, становила $64,6 \pm 7,3$; $22,0 \pm 3,7$ та $12,2 \pm 3,7$ %. Протягом 2011–2013 рр. досліджено агрегувальну здатність білків зерна за допомогою -S-S-зв'язків між групами сортів, що несуть варіанти бета-амилази А і С. Встановлено, що наявність ізоензима С сприяє більшій агрегації поліпептидів

зерна в порівнянні з наявністю бета-амілази А, але не впливає на формування врожайності. Відмінність по бета-амілазі не впливає на показник число падіння, пов'язаний з амілазною активністю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sopanen, T., Laugiege, C., Release and activity of bound β -amylase in a germinating barley grain. *Plant Physiol.*, 1989, vol. 89, 244–9. doi: 0032-0889/89/89/0244/06/\$01.00/0.
2. Joudrier, P.M., Bernard, M., Responsibility du genome D sur certaines isozymes β -amylase du grain de ble tender, *Ann. amelior. Plantes*, 1977, vol. 27, p. 35.
3. Rybalka, A.I., The quality of wheat and its improvement, Kiev: Logos, 2011, p. (in Ukrainian).
4. Gupta, R.B., Shepherd, K.W., and MacRitchie, F., Genetic control and biochemical properties of some high molecular weight albumins in bread wheat, *J. Cer. Sci.*, 1991, vol. 13, is. 3, pp. 221–35. doi: org/10.1016/S0733-5210(09)80002-7.
5. Netsvetaev V.P., Akinshina O.V., Bondarenko L.S., Motorina I.P. The β -amylase polymorphism of winter common wheat grains, *Russian J. Genet.*, 2012, vol. 48, no. 2, pp. 146–51. doi: 10/1134/S10227-9541202010X.
6. Netsvetaev, V.P., Akinshina, O.V., and Bondarenko, L.S., Use of the common winter wheat homozygous population for genetic analysis of beta-amylase and evaluation of its aggregation ability, *Russian J. Genet.*, 2014, vol. 50, no. 11, pp. 1156–60. doi: 10/1134/S1022795414110106.
7. Netsvetaev, V.P., Nerubenko, O.E., Bondarenko, L.S., Akinshina, O.V. et al. Heterogeneity of the Wheat Variety as the Basis for Its Improvement in the Primary Seed Production, *Achievements Sci. Technol. Agro-Industrial Complex*, 2017, vol. 31, no. 6, pp.43–6. (in Russian)
8. Netsvetaev, V.P., Lutenko, O.V., Pashchenko, L.S., and Popkova, I.I., Sedimentation methods and evaluation of the quality in common wheat gluten. *Sci. Bulletin of BelGU. Series of Natural Sciences*, Belgorod, 2009, no. 11(66), is. 9/1, pp. 56–64. (in Russian).
9. Poperelya, F.A., Asyka, Yu.A., and Lazarev, Yu.D., The device for electrophoresis of proteins in the gel, Author. Witness The USSR, 1991, no. 1682899 of 10/07/1991. (in Russian).
10. Netsvetaev, V.P., Position of the β -amylase locus, Bmy 1, on barley chromosome 4, *Cytol. Genet.*, 1993, vol. 27, no. 5, pp.74–8.
11. Rokitsky, P.F., Biological statistics, Minsk: Vysheyshaya Shkola, 1973, 319 p. (in Russian).
12. Rokitsky, P.F., Introduction to statistical genetics, Minsk: Vysheyshaya Shkola, 1974, 442 p. (in Russian).
13. Lee, Ch., Introduction to population genetics, M: Mir, 1978, 365 p. (in Russian).
14. Netsvetaev, V.P., Motorina, I.P., and Petrenko, A.V., Comparison of methods for determining the quality of grains gluten in common wheat by the device IDK-1, *Reports of the RAAS*, 2005, no. 4, pp. 14–6. (in Russian).
15. Netsvetaev, V.P., Motorina, I.P., and Petrenko, A.V., Modification of the method for determining the quality of wheat gluten on an IDK-1 device. *Scientific Bulletin of BelGU. Series of Natural Sci.*, Belgorod, 2006, no. 23/4(3): pp. 141–4. (in Russian).
16. Netsvetaev, V.P., Ryzhkova, T.A., and Tretyakov, M.Yu., Quality of common wheat: genetics and breeding. Monograph, Belgorod: Otchiy Kray, 2015, 160 p. (in Russian).

Поступила в редакцию 27.11.18
После доработки 07.01.19
Принята к публикации 18.07.19