

ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ И РОЛЬ В ЭТОМ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ФАКТОРОВ, СВЯЗАННЫХ С УГЛЕВОДНЫМ КОМПЛЕКСОМ ЭНДОСПЕРМА

© 2020 г. В. П. Нецветаев¹*, Я. О. Козелец¹, А. П. Ащеулова¹,
О. Е. Нерубенко¹, О. В. Акиншина¹

¹Белгородский федеральный аграрный научный центр Российской академии наук, Белгород, 308001 Россия

*e-mail: v.netsvetaev@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.

После доработки 13.04.2020 г.

Принята к публикации 29.06.2020 г.

Исследовали особенности показателей качества зерна мягкой озимой пшеницы под действием генов *ha/Ha* (hard vs. Soft), обуславливающих твердозерность vs. мягкозерность, а также генотипов по генам *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1*, формирующих амилозный или амилопектиновый тип крахмала эндосперма. Установлено влияние внешних условий среды в период созревания зерна на формирование этих показателей у разных генотипов пшеницы. Показано, что мягкозерность в сравнении с твердозерностью и амилопектиновыми формами приводит к значительному уменьшению водопоглотительной способности зерна (ВПС). Среда сказывается на вариации этого признака у амилозных генотипов, но не оказывает влияния на ВПС у амилопектиновых форм. Различия по твердозерности влияли на показатель “глютен”, но продемонстрировали отсутствие реакции на внешнюю среду. Не обнаружено наследственного воздействия на этот индекс генотипов, отличающихся генами *Wx*. На формирование данного индекса обнаружено действие внешней среды. Вязкость и ретроградация имеют существенно более низкие показатели у амилопектиновых форм по сравнению с амилозными в годы благоприятные для созревания зерна пшеницы. При повышенной влажности в этот период различия между данными группами генотипов нивелируются и имеют очень низкие индексы вязкости и ретроградации. Различия в твердозерности не сказывались на данных показателях качества, в отличие от факторов среды. Индекс “амилаза” у амилопектиновых форм был стабильным по годам и не варьировал в этой группе генотипов, а также не отличался от амилозных генотипов. Группы сортов амилозного типа по этому показателю реагировали на условия среды. Для идентификации амилопектиновых генотипов можно использовать индекс “вязкость” в годы, когда период созревания зерна озимой пшеницы по погодным условиям благоприятен.

Ключевые слова: озимая мягкая пшеница, твердозерность, амилопектиновый крахмал, амилозный крахмал, качество зерна, реологические свойства теста, влияние среды.

DOI: 10.31857/S0016675820120115

У мягкой пшеницы известны локусы *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1*, ответственные за формирование в эндосперме амилозного или амилопектинового типа крахмала. Они расположены соответственно в хромосомах 7AS, 4AL, 7DS [1–9]. Доминантное состояние одного или всех локусов ведет к синтезу амилозного типа крахмала. Гомозоготное состояние по неактивным аллелям по всем трем факторам приводит к формированию амилопектинового крахмала. В результате зерно теряет стекловидность и становится восковидным (*waxy*).

Другая группа генов, затрагивающая крахмал эндосперма, определяет твердость зерна. В связи с этим мягкая пшеница делится на две разновидности: твердозерная (*hard*) и мягкозерная (*soft*).

Для хлебопекарных целей используются твердозерные сорта этой культуры, а мягкозерные предпочтительны при изготовлении печенья, кексов и т.п. Так, среди генетических факторов, связанных с углеводным комплексом, известен локус *Ha*, расположенный в коротком плече хромосомы 5D [10, 11]. Он обуславливает наследственные различия по твердости эндосперма. Доминантное состояние по фактору *Ha* приводит к мягкозерности. Локус *Ha* контролирует синтез двух пуриноидинов А и В, обусловленных генами *Pina-D1* и *Pinb-D1*. Гены *Pina-D1* и *Pinb-D1*, контролирующие синтез этих белков, наследуются сцепленно. Расстояние между данными генами составляет 4.3 сМ [12]. Делеции или мутации по этим генам приводят к формированию твердого эндосперма

Таблица 1. Условия погоды в предуборочный и уборочный периоды вегетации озимых (июль–август) по годам, п. Гонки

Декады	Осадки, мм					Температура, °С				
	2016	2017	2018	2019	средне-много.	2016	2017	2018	2019	средне-много.
I	10.8	0.7	6.0	22.4	21.1	23.0	20.9	22.4	19.7	–
II	42.0	19.8	217.1	3.2	22.8	30.0	22.8	21.7	20.5	–
III	44.5	33.2	24.3	41.9	25.1	23.7	25.1	25.4	22.8	–
Июль	97.3	53.7	247.4	67.5	69.0	25.6	22.9	23.2	21.0	19.9
I	5.0	3.0	0	2.6	19.3	26.3	26.5	24.7	19.2	–
II	64.0	0	0	0	20.0	21.5	28.0	24.0	23.3	–
III	16.0	22.0	0	0	16.7	23.4	20.1	23.3	21.3	–
Август	85.0	25.0	0	2.6	56.0	23.7	24.8	24.0	21.3	18.7

[13]. Аллели *Pinb-D1b*, *Pinb-D1c*, *Pinb-D1d*, *Pinb-D1e*, *Pinb-D1f* и *Pinb-D1g* обуславливают твердость зерна пшеницы [12, 14, 15]. Достаточно детальный анализ формирования признака мягко/твердозерности у пшеницы представлен в обзоре Хакимовой и Митрофановой [16]. Campbell et al. [17] показали, что маркером PINB локуса, контролирующего пуриноидлин В в хромосоме 5DS, объясняется более 60% фенотипической вариации в структуре эндосперма. Кроме этого, на твердость зерна как количественный признак определенное влияние оказывали хромосомы 1A, 2B, 2D, 3B, 7A и 7B.

Целью исследования было оценить влияние указанных наследственных факторов и факторов среды на формирование ряда показателей качества зерна озимой мягкой пшеницы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве растительного материала использовали сорта и гибриды озимой мягкой пшеницы, отличающиеся генами, обуславливающими различие по восковидности (вакси) и твердости эндосперма (Мягкозерности). Полевые опыты с источниками указанных наследственных факторов проводили в 2014–2019 гг. С группами сортообразцов, сформированных по твердозерности и мягкозерности, а также с повышенным количеством амилопектина в крахмале эндосперма в сравнении с образцами амилозного типа опыты вели в 2018–2019 гг. Исследования проводились в селекционном севообороте опытного поля отделения № 2 ФГБНУ “Белгородский ФАНЦ РАН”, расположенного в западном агроклиматическом районе Белгородской области (п. Гонки). Площадь делянки 18 м², повторность четырехкратная. Норму высева семян по всем сортам определяли из расчета 4.5 млн/га. Предшественником для озимой пшеницы в исследуемые годы служил черный

пар. Весной в начале мая (фаза кущения) проводили прикорневую подкормку посевов озимой пшеницы аммиачной селитрой с помощью рядовой сеялки при норме расхода удобрения 2 ц/га (в туках). Основное удобрение не применялось.

Уборка посевов велась с помощью комбайна Сампо-130. В 2016 г. дата уборки приходилась на 4–5 августа, в 2017 г. – на 27–28 июля, в 2018 г. – с 29 июля и в 2019 г. – с 17 июля. На показатели качества зерна значительное влияние оказывают погодные условия в период созревания и уборки зерновых [18]. В табл. 1 приведены подекадные данные температуры и осадков в июле–августе за исследуемые годы.

В качестве носителей доминантных аллелей *Wx* и признака твердозерности (рецессив *ha*) использовали сорта озимой мягкой пшеницы хлебопечкарного направления: Ариадна, Альмера, Богданка, Синтетик, Везёлка, Корочанка, Льговская 4, Ермак, Hoff. Сорт Софийка и потомки с его участием (48/19 = 60/18, 49/19 = 64/18, 84/19 = 61/18) имеют восковидный эндосперм и отличаются амилопектиновым типом крахмала, обусловленным гомозиготным состоянием по трем рецессивным генам *wx*. Родительские формы Волжская 100, 228/12 и их потомства – мягкозерные (Soft), т.е. являются доминантами по локусу *Ha*. Для установления сопряженности указанных генетических факторов с вариацией показателей качества зерна анализировали сорта с указанными локусами в течение шести лет (2014–2019). Учитывая возможное влияние неидентифицированных наследственных факторов на количественные признаки качества зерна, исследовали группы образцов с указанными признаками, включающие 4–9 генотипов.

Для оценки реологических свойств зерна использовали прибор Миксолаб (Франция), позволяющий охарактеризовать шесть показателей качества. Эти показатели выражаются в баллах и отражают качество, связанное как с белковой, так и

углеводной частью эндосперма. СДС седиментацию и количество дисульфидных связей определяли по прописи Невцветаева и др. [19].

Полученные результаты подвергали однофакторному и двухфакторному дисперсионным анализам с помощью программы Statnov. Различия между средними оценивали по критерию Стьюдента [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа реологических свойств шрота зерна сортов, различающихся локусами *Ha/ha* (Мягкозерность vs. твердозерность) и генами *wx*: *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1*, представлены в табл. 2. Сорт Ариадна является твердозерной формой, несущей крахмал амилозного типа. Сорт Волжская 100 обладает мягкозерностью [21] и является гетерогенным по генам *Wx*. Отдельные растения Волжской 100 несут один, два или три доминантных гена *Wx* [18]. Эти генотипы формируют амилозный тип крахмала. Сорт Софийка имеет восковидный эндосперм и формирует крахмал амилопектинового типа, обусловленного рецессивностью по трем генам *Wx*. Он создан в Селекционно-генетическом институте, Одесса [18, 22]. В табл. 2 представлены результаты анализа реологических свойств зерна перечисленных сортов за последние 6 лет. Как видно, амилопектиновый сорт пшеницы (Софийка) по водопоглотительной способности (ВПС) существенно превосходит остальные формы. Это свидетельствует о том, что при одинаковой навеске муки выход массы конечного продукта будет значительно выше по сравнению с мягкозерным и твердозерным сортами с амилозным типом крахмала. В то же время наименьшим индексом ВПС обладал мягкозерный сорт Волжская 100. В связи с этим он наиболее пригоден для использования при приготовлении печенья. Характерно, что формирование данного свойства в наибольшей степени связано с наследственностью, а не с факторами среды (табл. 2). Некоторое влияние среды на этот индекс обнаружено у мягкозерного генотипа Волжская 100. Так, в 2017 г., отличавшемся наименьшим количеством осадков в июле, ВПС у этого образца был наибольшим (5 баллов). Что касается амилопектинового сорта, то в данном случае вариация среднего фактора вообще никак не сказалась на показателе ВПС. Следует отметить, что наибольшее снижение ВПС у твердозерных и мягкозерных генотипов наблюдалось в 2018 г. Он отличался наибольшим количеством выпавших осадков в период налива и созревания зерна пшеницы (табл. 2). В 2016 и 2019 гг. в третьей декаде июля выпало соответственно на 77 и 67% влаги больше по сравнению

со среднемноголетними данными для этого периода вегетации. Это также повлияло на снижение значений индексов ВПС у сортов Ариадна и Волжская 100 (табл. 2). Таким образом, в отличие от амилопектиновой формы (Софийка) мягкозерный и твердозерный образцы значимо реагируют на условия влагообеспеченности в период созревания зерна. Наследственные различия, связанные с признаком “твердозерность/мягкозерность”, определяли 73.2% изменчивости этого индекса, условия года обеспечивали 22.8% вариации и случайные отклонения составили 4.0%. В целом оценка влияния наследственности и среды при сравнении трех сортов по данному показателю представлена в табл. 2. Следующим показателем качества зерна является индекс “замес”. Он определяется, в первую очередь, белковой частью зерна [18]. Как видно, взятые сорта существенно не различались по этому показателю (табл. 2). Наследственная, связанная с твердозерностью/мягкозерностью (Ариадна/Волжская 100), обнаружила лишь 23.2% изменчивости данного индекса. Условия года оказали значимое влияние на вариацию исследуемого признака между сортами Ариадна и Волжская 100 – 43.5% (случайные отклонения – 33.3%). Волжская 100 по данному индексу наиболее сильно реагировала на изменчивость внешней среды (табл. 2).

Индекс “глютен” отражает число водородных связей между органическими молекулами зерна. Как видно, твердозерный сорт Ариадна имеет существенно более высокий показатель глютена по сравнению с сортами Волжская 100 и Софийка. Софийка характеризуется наименьшим индексом глютена, но несущественно отличается от Волжской 100. В целом условия внешней среды не оказывали значимого влияния на вариацию этого количественного признака. Основное варьирование по нему было обусловлено генотипом – 56.0% (случайные отклонения – 25.3%) (табл. 2).

Следующие индексы характеризуют особенности углеводной части зерна. Так, наименьшей вязкостью теста (0 баллов) при нагревании обладал амилопектиновый сорт Софийка, который значимо отличался от мягкозерного и твердозерного сортов. Волжская 100 уступала по этому показателю Ариадне, но различия находились в пределах ошибки опыта (табл. 2). В целом генотип имел доминирующее влияние на этот признак (42.3%), но влияние среды тоже было значимо – 34.0% (случайные отклонения – 23.7%). Так, в годы с повышенной влажностью в период созревания (2016, 2018) твердозерный и мягкозерный образцы показали наименьшую вязкость теста (1–0 баллов) (табл. 2).

Таблица 2. Анализ различий по реологическим свойствам шрота по годам у носителей генов, затрагивающим углеводный комплекс зерна мягкой пшеницы

Носители генов	ВПС, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	8	8	7	8	4	6	6.8
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	2	2	1	5	0	1	1.9
<i>wx1 wx2 wx3 ha</i> (Hard)	Софийка	9	9	9	9	9	9	9.0
НСР _{0,95}								1.4

Доля влияния: генотипа – 85.5%, года – 8.2%, случайные откл. – 6.3%

Носители генов	Замес, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	5	6	6	4	4	6	5.2
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	6	5	2	4	2	4	3.8
<i>wx1 wx2 wx3, ha</i> (Hard)	Софийка	5	5	7	4	6	5	5.3
НСР _{0,95}								1.7

Доля влияния: генотипа – 26.1%, года – 18.6%, случайные откл. – 55.3%

Носители генов	Глютен, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	6	4	2	7	4	5	4.7
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	2	1	4	3	3	3	2.7
<i>wx1 wx2 wx3, ha</i> (Hard)	Софийка	2	1	1	3	1	1	1.5
НСР _{0,95}								1.5

Доля влияния: генотипа – 56.0%, года – 18.7%, случайные откл. – 25.3%

Носители генов	Вязкость, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	7	7	1	7	1	7	5.0
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	7	1	0	6	0	6	3.4
<i>wx1 wx2 wx3, ha</i> (Hard)	Софийка	0	0	0	0	0	0	0.0
НСР _{0,95}								2.6

Доля влияния: генотипа – 42.3%, года – 34.0%, случайные откл. – 23.7%

Носители генов	Амилаза, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	7	4	4	6	4	8	5.5
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	6	3	4	5	5	7	5.0
<i>wx1 wx2 wx3, ha</i> (Hard)	Софийка	4	4	4	5	5	5	4.5
НСР _{0,95}								1.2

Доля влияния: генотипа – 10.0%, года – 62.2%, случайные откл. – 27.8%

Носители генов	Ретроградация, балл							
	Сорт	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Среднее
<i>ha</i> (Hard)	Ариадна	8	7	2	8	2	9	6.0
<i>Ha</i> (Soft)	Волжская 100	7	1	1	7	1	8	4.2
<i>wx1 wx2 wx3, ha</i> (Hard)	Софийка	2	2	2	2	2	3	2.2
НСР _{0,95}								2.6

Доля влияния: генотипа – 28.3%, года – 46.1%, случайные откл. – 25.6%

Различия по амилазной активности (индекс “амилаза”) в исследуемые годы между представленными сортами находились в пределах ошибки опыта (табл. 2). В данном случае основное влияние на данный показатель оказывали факторы среды (62.2%), генотип определял 10.0% изменчивости (случайные отклонения – 27.8%). Это связано с тем, что избыточное увлажнение во время созревания зерна приводит к повышению амилазной активности и прорастанию зерна (табл. 3, 4). Это, в свою очередь, сказывается на индексе вязкости теста. Так, в табл. 3 приводятся данные по количеству проросших семян в 2018 и 2019 гг. Как видно, в год с высоким количеством осадков в период созревания (2018) значительно увеличивается число проросших зерен. Характерно, что признак “твердозерность/мягкозерность” не влиял на способность семени к прорастанию.

Ретроградация связана с интенсивностью кристаллизации крахмала при охлаждении и отражает степень черствения хлеба [18]. По этому признаку наибольшее значение показал твердозерный сорт Ариадна, который значительно превосходил амилопектиновый – Софийка, но несущественно превышал мягкозерную форму – Волжская 100 (табл. 2). В данном случае доминирующее влияние на формирование индекса ретроградации связано с условиями среднего фактора (46.1%). Генотип также оказывал определенное влияние (28.3%). Случайные отклонения составили 25.6%.

Таким образом, условия среды оказывали значительное влияние на формирование признаков качества, связанное с углеводной частью зерна. В то же время генотип доминировал по показателям: ВПС, замес, глютен. В этом случае влияние среды оказалось менее значимым.

Различия между исследуемыми сортами могут быть обусловлены и другими наследственными факторами, которые способны влиять на формирование указанных показателей качества. В связи с этим сформировали группы образцов из случайно отобранных твердозерных, мягкозерных и амилопектиновых форм озимой мягкой пшеницы. Результаты представляют табл. 3 и 4.

Сравнение девяти твердозерных с девятью мягкозерными образцами мягкой пшеницы в течение 2018 и 2019 гг. по ВПС представлены в табл. 3. В обоих случаях – при оценке в процентах и баллах доминирующее влияние оказывал генотип. Влияние года также было значимо. Характерно, что избыточное увлажнение в период созревания, которое привело к прорастанию зерна в колосе (2018 г.), уменьшило показатели ВПС как у твердозерных, так и мягкозерных генотипов. Взаимодействие факторов генотип–среда было несуще-

ственно. В целом твердозерные формы обладали лучшими показателями по этому свойству, что важно при хлебопечении. Полученные результаты по ВПС совпадают с данными, представленными в табл. 2.

Следующим важным показателем качества зерна является замес. В данном случае роль твердозерности/мягкозерности была малозначима. В то же время неблагоприятные условия 2018 г. значительно ухудшили этот индекс как в группе твердозерных, так и мягкозерных генотипов (табл. 3). Полученные результаты корректируют данные табл. 2, где роль генотипа и среды была малозначима. Взаимодействие обоих факторов было незначительно.

Твердозерные генотипы показали более высокие индексы глютена по сравнению с мягкозерными (табл. 3). Условия года не оказали существенного влияния на данный признак. Полученные результаты не противоречат данным табл. 2, где основную роль в вариации данного индекса играл генотип.

Вязкость не зависела от генотипа, связанного с признаком “твердозерность/мягкозерность”, но обнаружила значительное влияние среды (табл. 3). Так, в неблагоприятный 2018 г. этот показатель имел существенно более низкие значения по сравнению с 2019 г. В табл. 2 роль генотипа была значима, что обусловлено слабой реакцией амилопектинового сорта на меняющиеся условия среды. Это подтверждается табл. 4, где индекс вязкости амилопектиновых генотипов находился в пределах 0.5–0 и не зависел от влияния как генотипов, так и среды.

Амилазная активность не показала связи с генотипом, но обнаружила значительное влияние среды (табл. 3). Так, в 2018 г. индекс “амилаза” имел низкие значения, что свидетельствует о более высокой активности амилазы в 2018 г. по сравнению с 2019 г. Эти данные совпадают с результатами табл. 2, где роль условий года имела ведущее значение в вариации данного показателя.

Ретроградация – важный показатель качества, отражающий интенсивность черствения хлеба. Признак “твердозерность/мягкозерность” не обнаружил значимого влияния на данный индекс (табл. 3). Основное влияние на ретроградацию оказали условия года. Так, избыточная влажность в период созревания зерна (2018 г.) резко снижала данный показатель. Характерно, что амилопектиновые генотипы по сравнению с амилозными имеют более низкие значения этого индекса во все годы исследований (табл. 2, 3).

Седиментация является одним из экспрессных методов оценки качества зерна пшеницы в про-

Таблица 3. Показатели качества образцов, различающихся генами, затрагивающими углеводный комплекс эндосперма мягкой пшеницы (объем выборки – по девять образцов в каждой группе)

Носители генов	2019	2018	Среднее
ВПС, балл			
<i>ha</i> (Hard)	5.1	3.0	4.1
<i>Ha</i> (Soft)	2.3	0.6	1.5
Среднее	3.7	1.8	2.8
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 22.24 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 12.26 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 0.12 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.6	
ВПС, %			
<i>ha</i> (Hard)	61.2	60.0	60.6
<i>Ha</i> (Soft)	59.2	56.6	57.9
Среднее	60.2	58.3	59.3
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 24.00 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 11.97 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 1.61 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.9	
Замес, балл			
<i>ha</i> (Hard)	5.6	4.3	5.0
<i>Ha</i> (Soft)	4.9	2.8	3.9
Среднее	5.3	3.6	4.5
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 4.00 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 9.01 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 0.64 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.6	
Глютен, балл			
<i>ha</i> (Hard)	5.8	3.9	4.9
<i>Ha</i> (Soft)	2.6	3.0	2.9
Среднее	4.2	3.5	3.8
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 14.31 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 1.80 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.1	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 4.56 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.6	
Вязкость, балл			
<i>ha</i> (Hard)	4.3	0.8	2.6
<i>Ha</i> (Soft)	4.4	0.3	2.4
Среднее	4.4	0.6	2.5
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 0.10 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.3	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 37.69 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.3	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 0.25 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.8	
Амилаза, балл			
<i>ha</i> (Hard)	6.6	3.9	5.2
<i>Ha</i> (Soft)	5.6	4.1	4.8
Среднее	6.1	4.0	5.0
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 0.81 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 0.9	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 22.53 > F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 0.9	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 1.99 < F_{\text{табл}} 4.26$		НСР _{0.95} = 1.3	

Таблица 3. Окончание

Носители генов	2019	2018	Среднее
Ретроградация, балл			
<i>ha</i> (Hard)	7.3	2.2	4.8
<i>Ha</i> (Soft)	7.0	1.1	4.1
Среднее	7.2	1.7	4.4
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 3.64 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 0.8$	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 211.15 > F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 0.8$	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 1.06 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 1.1$	
Седиментация, мл			
<i>ha</i> (Hard)	83.1	77.5	80.3
<i>Ha</i> (Soft)	73.6	60.2	66.9
Среднее	78.3	68.8	73.6
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 23.57 > F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 5.7$	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 11.89 > F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 5.7$	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 1.97 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 8.0$	
–S–S–, усл. ед.			
<i>ha</i> (Hard)	63.0	54.1	58.5
<i>Ha</i> (Soft)	51.6	45.5	48.6
Среднее	57.3	49.8	53.6
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 6.62 > F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 8.0$	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 3.79 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 8.0$	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 0.14 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 11.3$	
Проросших зерен, %			
<i>ha</i> (Hard)	0.3	19.9	10.1
<i>Ha</i> (Soft)	0.5	27.6	14.1
Среднее	0.4	23.8	12.1
Роль Hard–Soft, фактор А – $F_{\text{факт}} 1.48 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 7.2$	
Год, фактор В – $F_{\text{факт}} 42.0 > F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 7.2$	
Взаимодействие факторов АВ – $F_{\text{факт}} 1.37 < F_{\text{табл}} 4.26$		$\text{НСР}_{0.95} = 7.2$	

цессе селекции. Величина этого показателя зависела от генотипа и факторов среды (табл. 3). Неблагоприятный период созревания зерна (2018 г.) привел к значительному ухудшению этого показателя. Характерно, что на фоне амилопектиновости роль среды становится малозначимой, а роль генотипа занимает лидирующие позиции (табл. 4).

Количество дисульфидных связей (–S–S–) в зерне отражает качество и количество белка в эндосперме [19]. Как видно (табл. 3), число этих связей зависело от генотипа пшеницы, связанного с признаком “твердозерность/мягкозерность”. Твердозерные формы обладали лучшими значениями этого индекса. Факторы среды оказали малозначимое влияние на данный показатель. Характерно, что в группе амилопектиновых форм не

прослеживалась связь числа –S–S– с генотипом. Неблагоприятные условия (2018 г.) способствовали меньшей агрегации белков, но различия между годами по этому показателю находились в пределах ошибки опыта.

Анализируя реакцию показателей качества в группе генотипов с крахмалом амилопектинового типа (табл. 4), следует отметить, что индексы реологии, связанные с углеводной частью зерна (ВПС-балл, вязкость, амилаза, ретроградация), не изменялись под влиянием средового фактора за исследуемый период. Это совпадает с результатами табл. 2. Генотипических различий, не связанных с генами вакси, также не обнаружено. В то же время влияние наследственности проявилось на показателях: ВПС (%), замес, седиментация. Замес и седиментация зависят от количества и ка-

Таблица 4. Показатели качества образцов ($n = 4$), с крахмалом амилопектинового типа по годам

Год урожая		Различия	НСР _{0,95}	Среднее за два года
2019	2018			
ВПС, балл				
8.8	8.5	-0.3	1.5	8.7
Доля влияния: года – 6.7%, генотипа – 20.0%, случайные откл. – 73.3%				
ВПС, %				
67.5	67.1	-0.4	4.5	67.3
Доля влияния: года – 0.6%, генотипа – 74.1%, случайные откл. – 25.3%				
Замес, балл				
6.0	5.3	-0.7	2.7	5.7
Доля влияния: года – 9.5%, генотипа – 53.70%, случайные откл. – 36.8%				
Глютен, балл				
2.5	1.0	-1.5	2.1	1.8
Доля влияния: года – 47.4%, генотипа – 26.3%, случайные откл. – 26.3%				
Вязкость, балл				
0.5	0	-0.5	0.8	0.3
Доля влияния: года – 32.7%, генотипа – 33.7%, случайные откл. – 33.7%				
Амилаза, балл				
5.0	4.3	-0.7	1.5	4.7
Доля влияния: года – 29.0%, генотипа – 35.5%, случайные откл. – 35.5%				
Ретроградация, балл				
4.0	1.5	-2.5	3.8	2.8
Доля влияния: года – 53.2%, генотипа – 10.6%, случайные откл. – 36.2%				
Седиментация, мл				
77.3	73.6	-3.7	10.9	75.5
Доля влияния: года – 7.7%, генотипа – 74.7%, случайные откл. – 17.6%				
–S–S–, усл. ед.				
61.7	50.9	-10.8	17.7	56.3
Доля влияния: года – 52.0%, генотипа – 6.9%, случайные откл. – 41.1%				
Проросших зерен, %				
0.0	15.5	+15.5	9.3	7.8
Доля влияния: года – 78.1%, генотипа – 10.9%, случайные откл. – 11.0%				

Таблица 5. Сравнение образцов по реологическим свойствам зерна (баллы), имеющих амилозный тип крахмала ($n = 18$), с формами амилопектинового типа ($n = 4$) по годам

Показатель	2019			2018		
	амилоз	амилоп	различия	амилоз	амилоп	различия
ВПС	3.8 ± 0.5	8.8 ± 0.3	+5.0***	2.0 ± 0.5	8.5 ± 0.3	+6.5***
Замес	5.2 ± 0.4	6.0 ± 0.6	+0.8	3.6 ± 0.4	5.3 ± 0.8	+1.7
Глютен	4.2 ± 0.5	2.5 ± 0.6	-1.7*	3.4 ± 0.4	1.0 ± 0.2	-2.4***
Вязкость	4.4 ± 0.5	0.5 ± 0.2	-3.9***	0.5 ± 0.2	0.0 ± 0.2	-0.5
Амилаза	6.1 ± 0.4	5.0 ± 0.4	-1.1	4.0 ± 0.1	4.3 ± 0.3	+0.3
Ретроградация	7.2 ± 0.3	4.0 ± 0.9	-3.2**	1.7 ± 0.2	1.5 ± 0.3	-0.2

Примечание. *, **, *** Различия существенны соответственно при $P > 0.95$, > 0.99 > 0.999 .

чества белковой части зерна [9]. На ВПС белковая часть также оказывает определенное влияние.

В целом, сравнивая амилозные и амилопектиновые генотипы мягкой пшеницы, следует отметить, что носители рецессивных гомозигот вакси по показателю “вязкость” не реагировали на условия среды (табл. 2, 4, 5). В то же время доминанты по этим генам сильно реагировали по индексу “вязкость” на внешнюю среду (табл. 2, 3, 5). Так, при благоприятных условиях погоды в период созревания (2019 г.) дифференциация по вязкости между амилозными и амилопектиновыми формами была значительная (табл. 5). В условиях повышенной влажности в этот период различия нивелируются и по этому показателю нельзя различить рассматриваемые генотипы. Таким образом, данный индекс можно использовать для идентификации генотипов, определяющих признак “амилоза/амилопектин”, только в годы благоприятные в период созревания зерна. В неблагоприятные годы (2018) показатель вязкости неприменим для тестирования генотипического состава пшеницы по генам вакси. Более стабильный количественный признак, позволяющий различать эти генотипы в разные годы, – ВПС. Он имеет ограничения, когда сравниваются твердозерные амилозные и амилопектиновые формы. В этом случае различия менее значимые и возможны ошибки в их идентификации (табл. 2). В годы с повышенной влажностью целесообразнее такие генотипы тестировать по окраске пыльцы цветущих растений на раствор йода [23]. Таким образом, мягкозерность по сравнению с твердозерностью и амилопектиновыми формами у пшеницы приводит к значительному уменьшению водопоглотительной способности зерна. Среда также влияет на вариацию этого признака у амилозных генотипов,

но не оказывает влияния на ВПС у амилопектиновых генотипов. Индекс “замес” не связан с различиями генотипов по твердозерности зерна, но показал влияние внешней среды. На фоне амилопектиновых форм проявляется влияние наследственности на этот показатель и отсутствие среднего компонента. Различия по твердозерности связаны с индексом “глютен”, но продемонстрировали отсутствие реакции его на внешнюю среду. Не обнаружено наследственного влияния по этому индексу между генотипами, различающимися генами Вакси. Характерно, что в данном случае на формирование этого индекса обнаружено действие внешней среды.

Вязкость и ретроградация имеют существенно более низкие показатели у амилопектиновых форм по сравнению с амилозными в годы благоприятные в период созревания зерна пшеницы. В случае повышенной влажности в этот период различия между данными группами генотипов нивелируются и имеют очень низкие индексы вязкости и ретроградации. Различия в твердости зерна не оказывают влияния на данные показатели качества, в отличие от действия факторов среды.

Индекс “амилаза” у амилопектиновых форм был стабильным по годам и генотипам, а также не отличался от амилозных генотипов. Группы сортов амилозного типа, отличающиеся твердозерностью, реагировали на условия среды. Повышенное количество осадков в период созревания приводило у них к повышению активности амилазы (низкий индекс амилазы).

Седиментация и число дисульфидных связей несущественно варьировали по годам в группе амилопектиновых генотипов. В то же время эти показатели проявили генотипическую вариацию в группах, отличающихся твердостью зерна, а по

седиментации обнаружили также воздействие среды.

Для идентификации амилопектиновых генотипов целесообразно использовать индекс “вязкость” в годы, когда период созревания благоприятен для формирования урожая. Для выявления мягкозерных форм можно использовать показатель ВПС.

Работа выполнена по госзаданию: № 007-00489-18-00.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Chao S., Sharp P.J., Worland A.J. et al.* RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosomes // *Theor. and Applied Genet.* 1989. V. 78. Issue 4. P. 495–504.
2. *Nakamura T., Yamamori M., Hirano H. et al.* Identification of three Wx proteins in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Biochem. Genet.* 1993. V. 31. Issue 1–2. P. 75–86.
3. *Yamamori M., Nakamura T., Endo T.R. et al.* Waxy protein and chromosomal location of coding genes in common wheat // *Theor. and Applied Genet.* 1994. V. 89. Issue 2–3. P. 179–184.
<https://doi.org/10.1007/BF00225138>
4. *Hayakawa H., Tanaka M., Nakamura K. et al.* Quality characteristics of waxy hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.): Properties of starch gelatinization and retrogradation // *Cereal Chem.* 1997. V. 74. P. 576–580.
5. *Clark J.R., Robertson M., Ainsworth C.C.* Nucleotide sequence of a wheat (*Triticum aestivum* L.) cDNA encoding the waxy protein // *Plant Mol. Biol.* 1991. V. 16. P. 1099–1101.
6. *Murai J., Taira T., Ohta D.* Isolation and characterization of the three *Waxy* genes encoding the granule-bound starch synthase in hexaploid wheat // *Gene.* 1999. V. 234. Issue 1. № 24. P. 71–79.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(99\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(99)00178-X)
7. *Vrinten P.L., Nakamura T.* Wheat granule-bound starch synthase I and II are encoded by separate genes that are expressed in different tissues // *Plant Physiol.* 2000. V. 122. P. 255–263.
<https://doi.org/10.1104/pp.122.1.255>
8. *Guzmán C., Ortega R., Yamamori M. et al.* Molecular characterization of two novel *nullwaxy* alleles in Mexican bread wheat landraces // *J. Cereal Sci.* 2015. V. 62. P. 8–14.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2014.11.003>
9. *Рыжкова Т.А., Третьяков М.Ю., Моторина И.П. и др.* Влияние генов *wx* на хлебопекарные качества мягкой пшеницы // *Достижения науки и техники АПК.* 2012. № 4. С. 21–23.
10. *Law C.N., Young C.F., Brown J.W.S. et al.* The study of grain protein control in wheat using whole chromosome substitution lines // *Seed Protein Improvement by Nuclear Techniques.* Vienna, Austria: I.A.E.A., 1978. P. 483–502.
11. *Bhave M., Morris C.F.* Molecular genetics of puroindolines and related genes: allelic diversity in wheat and other grasses // *Plant Mol. Biol.* 2008. V. 66. P. 205–219.
<https://doi.org/10.1007/s11103-007-9263-7>
12. *Giroux M.J., Morris C.F.* A glycine to serine change in puroindoline b is associated with wheat grain hardness and low levels of starch-surface friabilin // *Theor. and Applied Genet.* 1997. V. 95. P. 857–864.
13. *Morris C.F.* Puroindolines: the molecular genetic basis of wheat grain hardness // *Plant Mol. Biol.* 2002. V. 48. P. 633–647.
<https://doi.org/10.1023/A:1014837431178>
14. *Lillemo M., Morris C.F.* Aleucine to proline mutation in puroindoline b is frequently present in hard wheats from Northern Europe // *Theor. and Applied Genet.* 2000. V. 100. P. 1100–1107.
<https://doi.org/10.1007/s001220051392>
15. *Morris C.F., Lillemo M., Simeone M.C. et al.* Prevalence of puroindoline grain hardness genotypes among historically significant North American spring and winter wheats // *Crop Sci.* 2001. V. 41. P. 218–228.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2001.411218x>
16. *Хакимова А.Г., Митрофанова О.П.* Пуроиндолины в связи с перспективами селекции мягкой пшеницы нв качество и устойчивость (обзор иностранной литературы) // *С.-х. биология.* 2009. № 1. С. 3–15.
17. *Campbell K.G., Bergman C.J., Gualberto D.G. et al.* Quantitative trait loci associated with kernel traits in a soft 3 hard wheat cross // *Crop Sci.* 1999. V. 39. P. 1184–1195.
18. *Нецветаев В.П., Рыжкова Т.А., Третьяков М.Ю.* Качество мягкой пшеницы: генетика и селекция / Монография. Белгород: Отчий край, 2015. 160 с.
19. *Нецветаев В.П., Лютенко О.В., Пащенко Л.С. др.* Оценка качества зерна мягкой пшеницы SDS-седиментацией // *С.-х. биология.* 2010. № 3. С. 63–70.
20. *Доспехов Б.А.* Методика опытного дела. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
21. *Тупицын Н.В., Тупицын В.Н.* Волжские сорта озимой пшеницы и ячменя // *Аграрная наука.* 2012. № 7. С. 18–20.
22. *Державний реєстр сортів рослин. придатних для поширення в Україні на 2016 рік.* Київ, 2016. 17 с.
23. *Нецветаев В.П., Третьяков М.Ю., Козелец Я.О. и др.* Реологические свойства зерна в потомстве озимой мягкой пшеницы от гибридизации с амилопектиновым сортом // *Науч. ведом. БелГУ. Серия естеств. науки.* Белгород: БГУ, 2018. Т. 42. № 1. С. 30–37.
<https://doi.org/10.18413/2075-4671-2018-42-1-30-37>

Indicators of Grain Quality in Winter Common Wheat and the Role in This Hereditary Factors Related to the Carbohydrate Complex of Endosperm

V. P. Netsvetaev^{a,*}, Ya. O. Kozelets^a, A. P. Ashcheulova^a, O. E. Nerubenko^a, and O. V. Akinshina^a

^aBelgorod Federal Agrarian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Belgorod, 308001 Russia

*e-mail: v.netsvetaev@yandex.ru

The features of grain quality indicators in common winter wheat under the influence of the *ha/Ha* (hard vs. Soft) genes, which determine hard vs. soft grain, as well as genotypes for the *Wx-A1*, *Wx-B1*, *Wx-D1* genes forming the amylose or amylopectin type of starch in endosperm, were studied. The influence of external environmental conditions during the grain maturation on the formation of these indicators in different wheat genotypes is established. It is shown that soft-grain in comparison with hard-grain and amylopectin forms leads to a significant decrease in the water absorption capacity of grain (WAC). The environment affects the variation of this trait in amylose genotypes, but does not affect the WAC in amylopectin forms. Differences in hardness affected gluten, but showed a lack of response to the external environment. At the same time, no hereditary effect on this index of genotypes differing in *Wx* genes was found. The action of the external environment was detected on the formation of this index. Viscosity and retrogradation have significantly lower rates in amylopectin forms compared to amylose in years, favorable for ripening wheat grains. With increased humidity during this period, differences between these groups of genotypes are leveled and have very low viscosity and retrograde indices. Differences in hardness did not influence these quality indicators, in contrast to environmental factors. The amylase index in amylopectin forms was stable over the years and did not vary in this group of genotypes, and also did not differ from amylose genotypes. Varietygroups of amylose type according to this indicator reacted to environmental conditions. To identify amylopectin genotypes, one can use the viscosity index in years when the ripening period of winter wheat grains is favorable under weather conditions.

Keywords: winter common wheat, hardness, amylopectin starch, amylose starch, grain quality, rheological properties of the dough, influence of the environment.