

РЕАЛИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ: СОВРЕМЕННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ УЛУЧШЕНИЯ КАЧЕСТВА ЗЕРНА И ХЛЕБОПЕКАРНОЙ ПРОДУКЦИИ*

(обзор)

Е.К. ХЛЕСТКИНА^{1, 2}, Е.В. ЖУРАВЛЕВА³, Т.А. ПШЕНИЧНИКОВА¹,
Н.И. УСЕНКО², Е.В. МОРОЗОВА¹, С.В. ОСИПОВА⁴, М.Д. ПЕРМЯКОВА⁴,
Д.А. АФОННИКОВ^{1, 2}, Ю.С. ОТМАХОВА^{2, 5}

Анализ современного состояния отечественного рынка хлебобулочной продукции, принятый в настоящем междисциплинарном исследовании, показывает, что объемы производства хлеба уменьшаются, а качество изделий ухудшается. Среди причин этого следует выделить низкие технологические характеристики муки, что негативно влияет на реологические свойства теста. На предприятиях для корректировки качества муки все чаще применяют химические улучшители. Они повышают технологичность процесса, но в то же время утрачивается традиционный вкус и изменяются свойства хлеба, что отрицательно сказывается на его потреблении. Альтернативный подход к решению проблемы — естественное улучшение исходных характеристик муки благодаря реализации генетического потенциала сортов мягкой пшеницы. В последние годы накоплены данные, которые позволили существенно продвинуться в понимании сложного взаимодействия систем и механизмов, лежащих в основе формирования свойств зерна и определяющих количество и качество производимой из него муки. Неотъемлемой компонентой здесь выступают экологические факторы, под влиянием которых модулируются физиологические и биохимические процессы и изменяется реализация генетической информации. В статье обобщены сведения об эффекте различных средовых факторов на технологические свойства муки и теста и описаны возможности IT-сопровождения селекционного процесса, облегчающие оценку количественных признаков и учет взаимосвязи между генотипом, фенотипом и условиями внешней среды. Обсуждаются достижения в идентификации генетических факторов, влияющих на технологические свойства муки и теста, и источники полезных вариантов этих генов. Отмечено значение озимой мягкой пшеницы для повышения производства высококачественного зерна. Приведены результаты поиска доноров полезных генов среди стародавних сортов яровой мягкой пшеницы, в частности выделены сорта с высоким содержанием сырой клейковины (Тарская 2 — 43,8 %, Аленьякая — 40,9 %) и высокой эластичностью теста. Уделено внимание использованию данных о влиянии генетических и средовых факторов на формирование технологических свойств муки и теста в селекции. Обоснована необходимость получения сортов с генетически детерминированной высокой силой муки как натурального улучшителя слабой муки взамен применяемых химических добавок. Эти меры важны для расширения как внутреннего зернового рынка, так и его экспортного потенциала.

Ключевые слова: пшеница, *Triticum aestivum* L., хлеб, качество, технологические свойства муки, внутренний и экспортный потенциал, генетические, биохимические и физиологические механизмы формирования признаков качества, экологические факторы, ДНК-маркеры, биоинформатика, селекция.

Окультуривание пшеницы, сделавшее ее основным продуктом питания для миллионов людей, — один из этапов в развитии цивилизации. Высокая питательная ценность хлеба связана с содержанием важных нутриентов (полисахариды, белки, значительное количество макро- и микроэлементов, витаминов группы В — В₁, В₂, В₅, В₉, РР, в ржаном также витамины А и Е), которые хорошо усваиваются. Однако в настоящее время его популярность снижается (1). Целью настоящего междисциплинарного исследования стал анализ отечественного рынка хлеба и хлебопродуктов, факторов, влияющих на его состояние, и способов повышения питательной ценности хлебобулочных изделий на основе знаний о генетическом потенциале сортов, биохимических, физиологических и экологических механизмах его реализации, биоинформатических подходов и селекции.

* Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН № 0324-2016-0001 (анализ физиологических, биохимических и генетических аспектов улучшения качества зерна и хлеба) и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-29-12877; анализ тенденций производства зерна и хлеба).

Тенденции производства и потребления хлеба. Проблема качества. В 1925 году среднедушевое потребление пшеничного и ржаного хлеба относительно говядины, свинины, баранины и сала составляло 1,80, в целом превышая потребление мясных продуктов в 4,86 раза. Согласно информации Росстата (<http://www.gks.ru/>), в пересчете на муку и мясо соотношение потребления хлебо- и мясопродуктов в 2009 и 2013 годах составило по данным бюджетных обследований соответственно 1,36 и 1,13, по продовольственным балансам — 1,78 и 1,57, по выборочному наблюдению рациона в 2013 году — 1,01. То есть тенденция к росту доли мясопродуктов и снижению — хлебопродуктов сохраняется, несмотря на разницу в зависимости от способа расчета, либо показатели примерно равны (при выборочном обследовании годовое потребление мяса и мясопродуктов составило 88,2 кг, хлеба и хлебопродуктов — 89,4 кг). Группа «хлебные продукты» включает, кроме хлеба, муку, крупу, бобовые, поэтому потребление собственно хлеба и хлебобулочных изделий значительно ниже (табл.). В аналитических публикациях часто приводятся агрегированные показатели, что искажает реальные данные и ведет к необъективным выводам.

Динамика среднедушевого потребления основных продуктов в России (кг/год, данные Росстата, <http://www.gks.ru/>)

Наименование	Год						
	2008	2009	2010	2011	2012	2013 год	
						всего	к 2008, %
Хлеб и хлебобулочные изделия (в пересчете на муку)	59,9	57,6	57,4	55,2	53,6	51,3	85,6
в том числе:							
хлеб пшеничный	38,9	36,6	36,5	34,7	33,3	31,7	81,5
хлеб ржаной	17,9	17,8	17,4	16,8	16,5	15,8	88,8
хлебобулочные изделия	3,1	3,2	3,5	3,7	3,8	3,8	122,5
Мясопродукты (в пересчете на мясо)	75	73	79	81	83	85	113
Соотношение хлеб:мясопродукты	0,79	0,78	0,73	0,68	0,65	0,60	75,9

Пр и м е ч а н и е. Вследствие того, что при пересчете хлеба на муку Росстатом используются специальные коэффициенты, для готовой продукции значения показателей несколько завышены.

Так, с 2008 по 2013 год росло потребление только хлебобулочных изделий, тогда как пшеничного хлеба — снизилось до 81,5 % относительно 2008 года. Удельный вес хлеба в структуре потребления наибольший (65 % в 2008 году и 62 % — в 2013 году), что и определяет общую тенденцию. Соотношение хлебо- и мясопродуктов при этом снизилось с 0,79 до 0,60, что обусловлено сокращением среднедушевого потребления хлеба и его доли относительно мясопродуктов. Новые модели потребительского поведения населения России модифицируют структуру питания (2).

Линейность связи между развитием конкуренции и повышением качества продукции в последнее время все чаще оспаривается (3). Так, в текущем году в Красноярске по результатам экспертизы основного ассортимента с дегустации было снято 40 % образцов, причем только в категории хлеба из пшеничной муки первого сорта — 5 из 10 (4). Изменение вкуса и структуры мякиша, пустоты в хлебе и толстые корки, повышенная крошимость и склонность к плесневению приводят к отказу или уменьшению потребления хлеба частью населения, из-за чего сокращается производство — с 9,005 млн т в 2009 году до 6,539 млн т в 2014 году (5, 6). Снижение качества в основном определяется свойствами муки и, как следствие, ухудшением реологических показателей теста. Все чаще применяются улучшители повышают технологичность производства, но утрачивается традиционный вкус и ряд потребительских свойств хлеба. Альтернативный подход — естественное улучшение характеристик муки за счет реализации генетического потенциала сортов и учета экологических фак-

торов, влияющих на формирование хлебопекарных свойств муки.

Роль селекции мягкой пшеницы на качество зерна и муки. В России на озимую и яровую пшеницу приходится по 17 % посевных площадей, на остальные зерновые и зернобобовые — 25 %, на другие культуры — 41 % (данные Минсельхоза РФ, весна 2015 года). Пшеница почти на треть обеспечивает суточную потребность человека в энергетическом материале и почти на четверть — в белке. На внешний рынок с июня 2015 по июнь 2016 года Россия поставила 24,5 млн т продовольственного зерна пшеницы, став его ведущим экспортером.

В селекционных программах под постоянным контролем находится сочетание высокой урожайности, качества зерна, устойчивости к абиотическим и биотическим факторам с высокой сортовой пластичностью и адаптивностью, что обеспечивает наиболее полную реализацию генетического потенциала. Среди актуальных направлений доминирует адаптивное улучшение, усиление способности сортов проявлять максимальную продуктивность в определенных экологических условиях. В настоящее время в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений Российской Федерации внесено 219 сортов озимой и 175 — яровой мягкой пшеницы (8). В зависимости от складывающихся погодных условий в одних регионах преимущество по качеству может иметь яровая пшеница, в других — озимая (9). Более высоким биологическим потенциалом продуктивности обладает озимая пшеница: ее средняя урожайность в России почти вдвое выше, чем у яровой (10). Одна из актуальных задач — получение короткостебельных, устойчивых к полеганию сортов озимой пшеницы с повышенной урожайностью. Проблема в том, что практически все короткостебельные сорта имеют небольшую массу 1000 зерен, низкое качество муки, кроме того, между короткостебельностью и зимостойкостью существует обратная связь. В значительной мере задачу решили благодаря прерывающимся насыщающим скрещиваниям (11). В результате созданы короткостебельные сорта интенсивного типа, превосходящие высокорослые стандарты по урожайности на 15 ц/га и не уступающие им по массе 1000 зерен и качеству муки.

В последние десятилетия качество зерна пшеницы имеет тенденцию к снижению (2). Формирование качества происходит в поле и определяется как наследственными особенностями, так и комплексом почвенно-климатических и агротехнических условий. Во многом сила пшеницы зависит от генотипа, поэтому большое внимание уделяется выведению сортов, сочетающих хорошее качество зерна, высокую урожайность и другие хозяйственно ценные признаки. Один из подходов — создание сортов, способных в разные по климатическим условиям годы формировать зерно, пригодное для производства хлебобулочных изделий и зернопродуктов.

Пример современных селекционно-генетических изысканий — программы WHEALBI стран Евросоюза (www.whealbi.eu/) и BREEDWHEAT во Франции (<http://www.breedwheat.fr/>). Такие проекты реализуются на основе государственно-частного партнерства. Например, в BREEDWHEAT вовлечены 15 научных лабораторий, 10 частных компаний, специализирующихся на селекции, семеноводстве и производстве зерна, инновационный кластер и компания по трансферу технологий. Планируется оптимизировать использование генетического и экофизиологического адаптационного потенциала пшеницы с учетом почвенно-климатических факторов и агротехнологических приемов, разработать и реализовать стратегии селекции на основе ДНК-маркерных и геномных технологий. Часть этого амбициозного проекта — крупномасштабное фенотипирование более 4,5 тыс. сортов и линий пшеницы по всем селекционно значимым признакам на

48 тыс. опытных участках в 15 эколого-географических зонах в течение 9 лет. Реализация столь масштабных проектов предполагает анализ массивов данных. Кроме того, для оценки большого числа параметров в крупных выборках нужны высокопроизводительные методы фенотипирования.

Автоматизация оценки фенотипа и учета взаимосвязи между генотипом, фенотипом и условиями внешней среды. Для быстрого сбора точной информации о селекционно значимых признаках, в первую очередь урожайности и устойчивости к засухе, используется автоматическое определение фенотипических характеристик растений (12) с компьютерным анализом изображений. В селекции пшеницы наиболее важны признаки, связанные с продуктивностью: масса 1000 зерен и число зерен в колосе. Их определение вручную — трудоемкий процесс. Предложенные программные и инженерные решения позволяют с высокой точностью оценивать форму и размеры зерновок (12, 13), учитывать их число. В основном это распознавание объектов на цифровом изображении (как правило, на светлом фоне). Чаще всего форму зерен описывают длиной и шириной (14). Некоторыми методами можно определять десятки параметров — особенности формы, размера, цвет зерен и на этой основе классифицировать их не только по сортам, но и по месту произрастания растений (15).

Кроме идентификации морфометрических характеристик, для селекционера важно оценить качество и безопасность зерна (отсутствие заболеваний). Для этого применяются технологии на основе спектроскопии в ближнем инфракрасном диапазоне ($\lambda = 401-1000$ нм) и гиперспектральных изображений. Такие методы позволяют анализировать химический состав зерна, в частности содержание белка, крахмала (16) или клетчатки (17), степень поражения насекомыми (18), плесенью (19). Для исследования большого числа зерен на основе изображений разрабатываются технологии непрерывного круглосуточного анализа. Подобная система предложена для зерен риса (20). Она позволяет обмолачивать зерна, определять их количество, размеры (длину, ширину), массу 1000 зерен; суточная производительность системы — свыше 1400 растений с ошибкой в пределах 1-3 %.

При фенотипировании признаков, связанных с устойчивостью к засухе, физиологические характеристики (эффективность использования воды, устьичная проводимость и т.п.) существенно дополняются данными обработки тепловизионных изображений (21) с количественной оценкой температуры листовой поверхности. Так, было показано, что у трансгенных растений пшеницы с геном альдозоредуктазы люцерны при засухе температура листьев ниже, чем у исходной линии (22). В полевых условиях используют инфракрасные спектры или гиперспектральные изображения с камер дронов либо небольших самолетов (23), что позволяет контролировать содержание воды в растениях на больших площадях, отслеживая ответ на засушливые условия среды, полив или агротехнологические мероприятия.

Следовательно, современные методы массового фенотипирования растений позволяют учитывать взаимосвязи между генотипом, фенотипом и условиями внешней среды для эффективного отбора стабильных генотипов пшеницы, у которых формирование признаков качества зерна и муки наименее подвержено неблагоприятному воздействию экологических факторов (24). Эти данные также используются при автоматизированном контроле возделывания сорта, что позволяет своевременно применять комплекс мер для обеспечения максимально высокого качества зерна.

Влияние средовых факторов на технологические свойства муки и теста. К основным факторам, от которых зависит реализация генетической информации, определяющей технологические свойства

муки и теста, относятся влагообеспеченность, температурный режим, состав химических элементов в почве (включая внесенные удобрения) и изменения в составе атмосферного воздуха.

Влагообеспеченность и температурный режим. Абиотический стресс в виде высокой температуры после опыления ограничивает доступность крахмала для отложения в запас. В результате формируется мелкое зерно с низким выходом муки (25). Температурный стресс во время налива зерна увеличивает содержание белка и силу муки, однако при температуре более 30 °С изменяется состав белков и крахмала, что существенно влияет на физические свойства теста, причем биосинтез крахмала уменьшается значительно, белка — незначительно (26). Одновременно модифицируются функциональные свойства крахмала и белка (27). Высокие температуры влияют на соотношения амилозы с амилопектином, что приводит к уменьшению эластичности теста. Также при этом в эндосперме происходит иное распределение крахмальных гранул (28). Высокая температура воздуха (даже в течение нескольких дней) в период налива зерна уменьшает соотношение глюteniны:глиадины, а также долю высокомолекулярных полимеров в клейковине, содержание которых коррелирует с силой муки. Это происходит вследствие снижения активности ферментов, поддерживающих образование дисульфидных связей, активирования биосинтеза белков теплового шока, которые превалируют в зерне и ослабляют эластичность клейковины, нарушая ее полимеризацию (29, 30).

Содержание макро- и микроэлементов в почве. Азотные удобрения — неотъемлемый элемент агротехнологий. Они необходимы для роста фотосинтетически активной биомассы листьев, из которой около 80 % азота ремобилизуется в созревающую зерновку (31). Повышение дозы азота увеличивает содержание белка в зерне. Это приводит к увеличению объема зерновки и выхода муки. Рост количества белка и клейковины связаны, что положительно коррелирует с физическими свойствами теста. Кроме того, усиливается биосинтез высокополимерных фракций клейковины, которые придают тесту эластичность (32-34). Особенно благоприятно позднее внесение азотных удобрений, а также их применение в виде внекорневых подкормок. При этом улучшаются реологические свойства теста и внешний вид хлеба, увеличивается его объем. Известно, что водный дефицит в фазу завязывания и налива зерна ухудшает все характеристики качества. Применение повышенных доз азота в этих условиях позволяет их улучшить (35). Современные сорта из Италии по сравнению со стародавними намного эффективнее используют почвенный азот для увеличения урожайности и формирования высокого качества зерна и муки как при низких, так и при высоких дозах азота (36).

Высокое содержание азота при дефиците серосодержащих удобрений может приводить к тому, что доступной серы становится недостаточно для нормального развития зерновки (37). Действие этого макроэлемента связано с существенной ролью дисульфидных связей в образовании полимерных форм клейковины, обеспечивающих ее реологические свойства. Сера входит в состав серосодержащих аминокислот, образующих дисульфидные связи. Дефицит серы изменяет состав клейковины, увеличивая долю S-бедных белков (ω -глиадины, высокомолекулярные глюteniны) за счет S-богатых (низкомолекулярные глюteniны) (38). Внесение серосодержащих удобрений положительно влияло на урожайность и некоторые показатели качества клейковины в условиях Средиземноморья (39). В Пакистане этот агрономический прием уменьшал соотношение N:S и увеличивал содержание белка в зерне при значительном положительном влия-

нии на хлебопекарные показатели (40). Увеличение содержания серосодержащих аминокислот, сырой клейковины, повышение ее качества и улучшение всех главных хлебопекарных свойств наблюдали у озимых сортов в Эстонии при внесении серосодержащих удобрений (41).

Внекорневая обработка микроэлементами в комплексе с минеральными удобрениями достоверно увеличивала содержание мономерного глиаина и полимерного глютенина. Это, в свою очередь, приводит к образованию большего числа дисульфидных связей и более высокой степени полимеризации клейковинного комплекса. Добавление Mn повышало содержание белка в зерне, клейковины, показатель седиментации, степень твердозерности, Zn — содержание высокомолекулярного глютенина. Под влиянием Zn и Cu в клейковине достоверно увеличивалась фракция высоко- и низкомолекулярного глютенина (42). Описанные эффекты связаны с тем, что микроэлементы служат кофакторами многих клеточных ферментов, которые обеспечивают метаболические пути биосинтеза белков в жизненно важных процессах, включая образование зерновки.

Состав атмосферного воздуха. К последствиям глобальных изменений климата Земли относится повышение концентрации углекислого газа в атмосфере. В ряде стран изучается ее влияние на формирование технологических свойств муки и теста (25, 43-45). В отдельных исследованиях, кроме свойств, оценены изменения протеома зерна под действием повышенной концентрации CO₂ (45, 46). Установлено, что в целом увеличение количества CO₂ в атмосфере существенно сказывается на содержании клейковины и приводит к ухудшению хлебопекарных свойств: снижается объем хлеба и сила муки, увеличивается продолжительность замеса. Однако растяжимость теста и его стабильность такому эффекту не подвержены. Эти данные хорошо согласуются с результатами протеомного анализа, который показал, что основные изменения затрагивают экспрессию генов высокомолекулярных субъединиц глютенина (HMW-GS). Известно, что физические и смешительные свойства муки и теста существенно зависят от содержания высокомолекулярных субъединиц глютенина (47-49). В условиях повышенного содержания углекислого газа (50) также наблюдали сдвиги в соотношении между основными белковыми фракциями клейковины — глютенинов и глиадинов. Напротив, повышенная концентрация CO₂ не снижает экспрессию низкомолекулярных глютенинов (45) или уменьшает их количество не столь сильно, как высокомолекулярных (46). Именно с низкомолекулярными глютенинами связаны такие реологические свойства, как растяжимость теста и его стабильность (51). Увеличение концентрации CO₂ уменьшает содержание белка в зерне при одновременном снижении содержания S, Ca, Fe и Zn (52). При индуцированной высокой концентрации CO₂ изменяется время и скорость ремобилизации азота из листьев в зерно пшеницы в процессе увядания. Поэтому изменение динамики накопления азота в листьях может приводить к уменьшению количества белка в зерне (53).

Механизмы влияния средовых факторов на формирование белкового и углеводного комплексов зерна пшеницы. Изменяющиеся условия среды могут влиять на формирование вязко-эластичных свойств белкового комплекса клейковины через лабильную систему изомераз и оксидоредуктаз. Они способны модифицировать процессы фолдинга запасных белков, их посттрансляционной модификации, полимеризации субъединиц глютенина, отложения белка в запас и, вероятно, участвуют в формировании текстуры зерна. Полимеризация глютениновых субъединиц — наиболее важный этап в формировании белковой решетки клейковины, а распределение молекулярных масс белковых полимеров составляет молекулярную основу вязко-

упругих свойств клейковины (54).

У 11 изученных сортов и 5 гибридов мягкой пшеницы, выращенных в восьми различных географических точках, 60-84 % стабильности параметров хлебопекарного качества были обусловлены стабильностью распределения молекулярных масс полимеров глютеина, при этом факторы среды значительно влияли на молекулярную массу полимерной фракции (55). Проламины могут взаимодействовать с фолдазами, например с дисульфидпротеинизомеразой (ДСИ), катализирующей реакции изомеризации дисульфидных связей (26, 56). Значительное уменьшение доли нерастворимых макрополимеров глютеина после добавления бацитрацина (ингибитор ДСИ) позволяет предположить, что эндогенные белки семейства ДСИ в муке подавляют деполимеризацию глютеиновых полимеров (57).

Если развитие пшеницы происходило при высоких температурах (37/28 °С, день/ночь), то увеличивалась экспрессия белков теплового шока (28). Один из них локализовался на поверхности белковых тел (58), ускоряя свертывание и агрегацию проламинов внутри них.

Тиол-протеиндисульфидоксидоредуктаза (ТПДО), выделенная из созревающей зерновки пшеницы и классифицированная как глутаредоксин-подобный белок, катализирует разрушение дисульфидных связей в белках клейковины и снижала их способность к агрегации (59). Модельный эксперимент по добавлению этого фермента к муке различных по качеству сортов пшеницы приводил к существенному увеличению растяжимости (от 17 до 49 %). Это говорит о значительной роли ТПДО в разрушении дисульфидных связей высокополимерного глютеина (60).

Картирование локусов количественных признаков (QTL) для активности ТПДО и физических свойств теста (сила муки, эластичность, водопоглощительная способность), проведенное с помощью картирующей популяции ITMI, выявило их колокализацию (61). Это, по-видимому, отражает взаимосвязь генетического контроля активности ТПДО и качества клейковины. Существуют доказательства тесной связи между содержанием восстановленного глутатиона, которое поддерживается глутатионредуктазой, и SS/SH-статусом запасных белков (62). Восстановленный глутатион, связанный с SH-группами глютеиновых субъединиц, блокирует образование дисульфидных связей, тем самым препятствуя полимеризации. Увеличение количества белков, связанных с глутатионом, отрицательно коррелировало с молекулярными массами полимеров, а в клейковине низкого качества таких белков всегда было больше (63).

Помимо ферментов, катализирующих разрушение S-S-связей, в зерновке пшеницы в значительных количествах присутствует липоксигеназа (ЛОГ) — ключевой фермент липоксигеназного сигнального каскада. Его продукты (гидроперекиси жирных кислот) могут окислять SH-группы запасных белков с образованием S-S-связей, тем самым способствуя их полимеризации. Корреляционный анализ, выполненный для трех наборов замещенных и рекомбинантных линий пшеницы (64), выявил тесную связь между активностью эндогенной ЛОГ в зерновке и такими из 15 технологических параметров, как сила муки, упругость и смесительные свойства теста. При этом высокая активность ЛОГ отрицательно коррелировала с основными параметрами качества, низкая — положительно, то есть характер связи зависел от активности фермента. Был сделан вывод, что положительное влияние ЛОГ на клейковину заключается в блокировании избытка реологически активных тиоловых групп в запасных белках. Это способствует укреплению клейковины и уменьшению растяжимости теста (64). Однако высокая активность приводит к образованию большого числа S-S-

связей и потере оптимальной вязкости теста, что снижает качество. Влияние ЛОГ на качество зерна, по-видимому, может быть связано и с ее участием в липид-белковых взаимодействиях на границе раздела между поверхностью крахмальных гранул и белковых тел, во многом определяющих текстуру зерна. С помощью рекомбинантных интрогрессированных линий *Triticum aestivum/Aegilops tauschii* на хромосоме 5D был выявлен QTL для активности ЛОГ (65), совпадающий с позицией главного гена твердозерности *Ha*, определяющего текстуру эндосперма (66, 67). Успешное использование гена ЛОГ в качестве мишени для геномного редактирования пшеницы (68) открывает перспективу для уточнения влияния мутаций в указанном гене на свойства зерна и муки при использовании полученных моделей. В свою очередь, экспрессия ЛОГ меняется под действием средовых факторов (69, 70), поэтому один из механизмов, опосредующих влияние окружающей среды на технологические свойства муки и теста, может быть связан с ЛОГ.

Еще один механизм воздействия факторов среды — через фотосинтетические системы растения. Влияние структурной организации процессов фотосинтеза на качество и количество клейковины изучали на примере высокорослых и короткостебельных сортов озимой пшеницы (71). Была обнаружена положительная корреляция между активным фотосинтетическим потенциалом, пропорциональным биомассе (через площадь ассимилирующей поверхности), и содержанием клейковины в зерне. Однако между коэффициентом энергетической эффективности и качеством клейковины (по измерению деформации клейковины — ИДК) была обнаружена сильная отрицательная корреляция. Оказалось, что короткостебельные сорта накапливают больше клейковины, но худшего качества.

Таким образом, влияние факторов среды на технологические свойства зерна и муки проявляется через различные молекулярные механизмы и клеточные процессы, вовлеченные в формирование белкового и углеводного комплексов при созревании зерна. Несмотря на общие тенденции при ответе разных генотипов на одни и те же факторы, существуют генетически детерминированные различия, определяющие максимальную реализацию потенциала сорта по признакам качества в тех или иных условиях.

Гены и источники генов для улучшения технологических свойств муки и теста. Хлебопекарное качество — интегральный признак и зависит как от генотипа сорта, так и от условий внешней среды. К настоящему времени картированы более 40 генов и локусов количественных признаков, влияющих на технологические свойства муки и теста, описаны тесно сцепленные с ними ДНК-маркеры (2, 9). Более половины из них отвечают за реологические свойства (сила муки, упругость, растяжимость, водопоглощительная способность, время образования теста, стабильность, разжижение). Остальные картированные локусы отвечают за мукомольные свойства (8 локусов), содержание белка и сырой клейковины (5 локусов), свойства крахмала (3 локуса), цвет муки (3 локуса) (2, 9). Интегральная характеристика хлебопекарных свойств (объем выпеченного хлеба) в разной степени коррелирует с отдельными упомянутыми выше технологическими характеристиками. Он, в частности, определяется составом белков клейковины, который контролируется генами синтеза глиадина и глютелина, локализованными в хромосомах 1-й и 6-й гомеологических групп. Однако объем хлеба определяется и отдельными генетическими факторами, в частности, геном *Lv11*, расположенным в районе маркера *Xgwm480* в длинном плече хромосомы 3A (72). Недавно был обнаружен и секвенирован ген *wbm* с усиленной экспрессией в развивающейся зерновке (73). У 54 яровых сортов из коллекции CIMMYT (International Maize and

Wheat Improvement Center, Мексика) разные аллели этого гена ассоциированы с низкими либо с высокими хлебопекарными свойствами (74).

Среди доноров желательных аллелей генов, влияющих на технологические свойства, выделяются как современные коммерческие сорта мягкой пшеницы, так и линии с фрагментами геномов, интрогрессированными от сородичей пшеницы (2, 75). Отдельного внимания заслуживают сравнительные оценки технологических свойств муки и теста у современных сортов по сравнению с сортами пшеницы, возделываемыми до 1960-1970 годов. В качестве переломных рассматривают именно 1960-е годы как период «зеленой» революции и бурного послевоенного развития науки и экономики, реиндустриализации сельского хозяйства. Исследование 14 итальянских сортов мягкой пшеницы, возделываемых с 1916 по 1994 годы, а также двух популяций, культивируемых в 1900-е годы, показало, что для сортов, используемых после 1970 года, характерна более высокая сила муки и более высокое соотношение упругости и растяжимости теста (36). Авторы сделали заключение, что даже для органического земледелия интерес представляют именно современные сорта, которые способны лучше усваивать азот и демонстрируют более высокую продуктивность и качество в условиях его дефицита. Отмечается и низкое качество немецких сортов довоенного и раннего послевоенного периода (76).

Гораздо большим потенциалом обладают российские стародавние сорта. Так, 45 сибирских сортов разных периодов селекции проанализировали по следующим признакам: масса 1000 зерен (влияет на выход муки), стекловидность зерна и размер частиц муки (определяют назначение производимой муки), содержание сырой клейковины в зерне (обуславливает назначение и питательную ценность муки), сила муки, растяжимость теста и упругость теста (определяют хлебопекарные свойства), а также соотношение упругости и растяжимости (влияет на эластичность теста) (77). По массе 1000 зерен современные сорта оказались разнообразнее и в среднем лучше, чем стародавние. По этому показателю особенно выделяются сорта Алтайская 50 (32,6 г), Фора (31,9 г) и Иртышанка 10 (29,4 г). По стекловидности разнообразнее были стародавние сорта, однако в среднем более высокой стекловидностью обладают современные сорта: наибольшие показатели имели сорта Новосибирская 89 (96,4 %), Новосибирская 67 (93,9 %) и Алтайская 60 (92,3 %), а также стародавние сорта Цезиум 94 (93,8 %) и Крохинская 10 (92,2 %). Содержание сырой клейковины в зерне в среднем существенно выше у стародавних сортов, они же характеризовались большим разнообразием по этому признаку. Выделились сорта с наибольшим содержанием сырой клейковины — Тарская 2 (43,8 %) и Аленькая (40,9 %). По силе муки, растяжимости и упругости теста современные сорта превосходили стародавние. Установлены ДНК-маркеры, предположительно связанные с генетическими факторами, которые определяют высокие показатели по изученным признакам (77). Наибольшее число таких маркеров обнаружили у стародавних сортов для мукомольных признаков и содержания клейковины в зерне. Эти маркеры могут после дальнейшей проверки использоваться в селекционном процессе.

Таким образом, среди стародавних сибирских сортов мягкой пшеницы выявлены потенциальные доноры ценных генов, которые могут быть вовлечены в создание современных сортов с заданными технологическими свойствами. После расшифровки первичной структуры выявленных генетических факторов их можно использовать в качестве мишеней для направленной модификации по технологии геномного редактирования CRISPR/Cas. Этот перспективный метод, позволяющий создавать нетранс-

генные модифицированные варианты сортов растений, уже используется для улучшения урожайности и устойчивости пшеницы (78).

Итак, данные о молекулярных, биохимических, физиологических механизмах, опосредующих влияние среды, и генетическом контроле признаков служат основой для оптимизации взаимодействия генотип × условия возделывания, например создания сорта в комбинации с агротехнологией для максимальной реализации биологического потенциала по урожайности и качеству. Изучение роли генетических факторов в формировании технологических свойств муки и теста позволит разрабатывать диагностические ДНК-маркеры, применение которых ускоряет селекционный процесс и повышает точность отбора при создании сортов с генетически детерминированной высокой силой муки. Такая мука может стать натуральным улучшителем слабой муки взамен химических добавок для повышения качества хлебной продукции. Кроме того, производство зерна с высокими технологическими свойствами расширит экспортный потенциал России.

ЛИТЕРАТУРА

1. Усенко Н.И., Позняковский В.М., Отмахова Ю.С. Структурные и качественные трансформации на рынке хлеба (анализ современного состояния и проблем развития). ЭКО (Всероссийский экономический журнал), 2016, 1: 109-124.
2. Хлесткина Е.К., Пшеничникова Т.А., Усенко Н.И., Отмахова Ю.С. Перспективные возможности использования молекулярно-генетических подходов для управления технологическими свойствами зерна пшеницы в контексте цепочки «зерно—мука—хлеб». Вавиловский журнал генетики и селекции, 2016, 20(4): 511-527 (doi: 10.18699/VJ15.140).
3. Розмайнский И.И. Почему «развитие капитализма» сопровождается ухудшением качества товаров? Terra Economicus, 2011, 9(1): 8-16.
4. Эксперты Красноярского ЦСМ сняли с рейтинговой оценки 40 процентов исследованных образцов хлеба. Режим доступа: <http://www.prodнадзор.info/news/chast-hleba-snjali-s-proverki-eksperty-soobshhili-kakoj-hleb-kachestvennyj.html>. Дата обращения: 01.10.2016.
5. Российский статистический ежегодник. М., 2014.
6. Россия в цифрах. М., 2015.
7. Прогноз структуры посевных площадей (2016). Режим доступа: http://www.mcх.ru/documents/document/v7_show/34609. Дата обращения: 01.10.2016.
8. Государственный реестр охраняемых селекционных достижений. М., 2016.
9. Кгурнова О.В. A comparison of grain quality in spring and winter wheats associated with market classes (review). Agricultural Biology, 2013, 1: 15-25 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.15eng).
10. Темпы роста. 2014. Режим доступа: <http://mcх.ru/news/news/show/31716.355.htm>. Дата обращения: 25.03.2017.
11. Сандухадзе Б.И., Кочетыгов В.Г., Рыбакова М.И., Бугрова В.В., Коровушкина М.С., Гусева Н.Ю., Морозов А.А., Сандухадзе Э.К. Особенности селекционного улучшения озимой пшеницы в центре Нечерноземья. Зернобобовые и крупяные культуры, 2013, 2(6): 19-23.
12. Афонников Д.А., Генаев М.А., Дорошков А.В., Комышев Е.Г., Пшеничникова Т.А. Методы высокопроизводительного фенотипирования растений для массовых селекционно-генетических экспериментов. Генетика, 2016, 52(7): 788-803 (doi: 10.7868/S001667581607002X).
13. Huang M., Wang Q.G., Zhu Q.B., Qin J.W., Huang G. Review of seed quality and safety tests using optical sensing technologies. Seed Sci. Technol., 2015, 43(3): 337-366 (doi: 10.15258/sst.2015.43.3.16).
14. Tanabata T., Shibaya T., Hori K., Ebana K., Yano M. Smart Grain: high-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis. Plant Physiol., 2012, 160(4): 1871-1880 (doi: 10.1104/pp.112.205120).
15. Smykalova I., Grillo O., Bjelkova M., Pavelek M., Venora G. Phenotypic evaluation of flax seeds by image analysis. Ind. Crop. Prod., 2013, 47: 232-238 (doi: 10.1016/j.indcrop.2013.03.001).
16. Yang X., Wang L., Zhou X., Shuang S., Zhu Z., Li N., Li Y., Liu F., Liu S., Lu P., Ren G., Dong C. Determination of protein, fat, starch, and amino acids in foxtail millet *Setaria italica* (L.) Beauv. by Fourier transform near-infrared reflectance spectroscopy. Food Sci. Biotechnol., 2013, 22: 1495-1500 (doi: 10.1007/s10068-013-0243-1).
17. Armstrong P.R., Tallada J.G., Hurburgh C., Hildebrand D.F., Specht J.E. Development of single-seed near-infrared spectroscopic predictions of corn and soybean constituents using bulk reference values and mean spectra. Transactions of the ASABE, 2011, 54:

- 1529-1535 (doi: 10.13031/2013.39012).
18. Singh C.B., Jayas D.S., Paliwal J., White N.D.G. Fungal damage detection in wheat using shortwave near-infrared hyperspectral and digital colour imaging. *International Journal of Food Properties*, 2012, 15: 11-24 (doi: 10.1080/10942911003687223).
 19. Shahin M.A., Symons S.J., Hatcher D.W. Quantification of mildew damage in soft red winter wheat based on spectral characteristics of bulk samples: A comparison of visible-near-infrared imaging and near-infrared spectroscopy. *Food Bioprocess Technol.*, 2014, 7: 224-234 (doi: 10.1007/s11947-012-1046-8).
 20. Duan L., Yang W., Huang C., Liu Q. A novel machine-vision-based facility for the automatic evaluation of yield-related traits in rice. *Plant Methods*, 2011, 7(1): 1-13 (doi: 10.1186/1746-4811-7-44).
 21. Munns R., James R.A., Sirault X.R., Furbank R.T., Jones H.G. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *J. Exp. Bot.*, 2010, 61(13): 3499-3507 (doi: 10.1093/jxb/erq199).
 22. Fehér-Juhász E., Majer P., Sass L., Lantos C., Csizsár J., Turóczy Z., Mihály R., Mai A., Horváth G.V., Vass I., Dudits D., Pauk J. Phenotyping shows improved physiological traits and seed yield of transgenic wheat plants expressing the alfalfa aldose reductase under permanent drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(3): 663-673 (doi: 10.1007/s11738-013-1445-0).
 23. Gonzalez-Dugo V., Hernandez P., Solis I., Zarco-Tejada P.J. Using high-resolution hyperspectral and thermal airborne imagery to assess physiological condition in the context of wheat phenotyping. *Remote Sens.*, 2015, 7(10): 13586-13605 (doi: 10.3390/rs71013586).
 24. Lopes M.S., Rebetzke G.J., Reynolds M. Integration of phenotyping and genetic platforms for a better understanding of wheat performance under drought. *J. Exp. Bot.*, 2014, 65(21): 6167-6177 (doi: 10.1093/jxb/eru384).
 25. Nuttall J.G., O'Leary G.J., Panozzo J.F., Walker C.K., Barlow K.M., Fitzgerald G.J. Models of grain quality in wheat — a review. *Field Crop Res.*, 2017, 202: 136-145 (doi: 10.1016/j.fcr.2015.12.011).
 26. DuPont F.M., Hurkman W.J., Tanaka C.K., Chan R. BiP, HSP70, NDK and PDI in wheat endosperm. I. Accumulation of mRNA and protein during grain development. *Physiologia Plantarum*, 1998, 103: 70-79.
 27. Farooq M., Bramley H., Palta J.A., Siddique K.H.M. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 2011, 30: 1-17 (doi: 10.1080/07352689.2011.615687).
 28. Hurkman W.J., Vensel W.H., Tanaka C.K., Whitehand L., Altenbach S.B. Effect of high temperature on albumin and globulin accumulation in the endosperm proteome of the developing wheat grain. *J. Cereal Sci.*, 2009, 49: 12-23 (doi: 10.1016/j.jcs.2008.06.014).
 29. Blumenthal C.S., Barlow E.W.R., Wrigley C.W. Growth environment and wheat quality: the effect of heat stress on dough properties and gluten proteins. *J. Cereal Sci.*, 1993, 18: 3-21.
 30. Blumenthal C.S., Stone P.J., Gras P.W., Bekes F., Clarke B., Barlow E.W.R., Appels R., Wrigley C.W. Heat-shock protein 70 and dough-quality changes resulting from heat stress during grain filling in wheat. *Cereal Chem.*, 1998, 75: 43-50.
 31. Hawkesford M.J. Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production. *J. Cereal Sci.*, 2014, 59: 276-283 (doi: 10.1016/j.jcs.2013.12.001).
 32. Peltonen J., Virtonen A. Effect of nitrogen fertilizers differing in release characteristics on the quantity of storage proteins in wheat. *Cereal Chem.*, 1994, 71: 1-5.
 33. Thomason W.E., Phillips S.B., Pridgen T.H., Kenner J.C., Griffey C.A., Beahm B.R., Seabourn B.W. Managing nitrogen and sulfur fertilization for improved bread wheat quality in humid environments. *Cereal Chem.*, 2007, 84: 450-462 (doi: 10.1094/CCHEM-84-5-0450).
 34. Xue Ch., Schulte auf'm Erley G., Rossmann A., Schuster R., Koehler P., Mühling K.-H. Split nitrogen application improves wheat baking quality by influencing protein composition rather than concentration. *Front. Plant Sci.*, 2016, 7: 738 (doi: 10.3389/fpls.2016.00738).
 35. Massoudifar O., Kodjouri F.D., Mohammadi G.N., Mirhadi M.J. Effect of nitrogen fertilizer levels and irrigation on quality characteristics in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2014, 60: 925-934 (doi: 10.1080/03650340.2013.856004).
 36. Guarda G., Padovan S., Delogu G. Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *Eur. J. Agron.*, 2004, 21: 181-192 (doi: 10.1016/j.eja.2003.08.001).
 37. Skerrett J.H., Lew P.H., Castle S.L. Accumulation of gliadin and glutenin polypeptides during development of normal and Sulphur-deficient wheat seed: Analysis using specific monoclonal antibodies. *J. Exp. Bot.*, 1988, 39(203): 723-737.
 38. Shewry P.R., Tatham A.S. Disulfide bonds in wheat gluten protein. *J. Cereal Sci.*, 1997, 25: 135-146.
 39. Erekul O., Götz K.-P., Koca Y.O. Effect of sulphur and nitrogen fertilization on bread-making quality of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties under Mediterranean climate condi-

- tions. *J. Appl. Bot. Food Qual.*, 2012, 85: 17-22.
40. Shahsavani S., Gholami A. Effect of sulfur fertilization on breadmaking quality of three winter wheat varieties. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2008, 11: 2134-2138.
 41. Järvan M., Edesi L., Adamson A., Lukme L., Akk A. The effect of sulphur fertilization on yield, quality of protein and baking properties of winter wheat. *Agronomy Research*, 2008, 6(2): 459-469.
 42. Stepien A., Wojtkowiak K. Effect of foliar application of Cu, Zn, and Mn on yield and quality indicators of winter wheat grain. *Chilean J. Agric. Res.*, 2016, 76(2): 220-227 (doi: 10.4067/S0718-58392016000200012).
 43. Kimball B.A., Morris C.F., Pinter P.J., Wall G.W., Hunsaker D.J., Adamsen F.J., LaMorte R.L., Leavitt S.W., Thompson T.L., Matthias A.D., Brooks T.J. Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality. *New Phytologist*, 2001, 150: 295-303.
 44. Högy P., Wieser H., Köhler P., Schwadorf K., Breuer J., Franzaring J., Muntiferer R., Fangmeier A. Effects of elevated CO₂ on grain yield and quality of wheat: results from a three-year FACE experiment. *Plant Biol.*, 2009, 11(Suppl. 1): 60-69 (doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00230.x).
 45. Fernando N., Panozzo J., Tausz M., Norton R., Fitzgerald G., Khan A., Seneweera S. Rising CO₂ concentration altered wheat grain proteome and flour rheological characteristics. *Food Chem.*, 2015, 170: 448-454.
 46. Högy P., Zörb C., Langenkämper G., Betsche T., Fangmeier A. Atmospheric CO₂ enrichment changes the wheat grain proteome. *J. Cereal Sci.*, 2009, 50(2): 248-254 (doi: 10.1016/j.jcs.2009.06.002).
 47. MacRitchie F. Evaluation of contributions from wheat protein fractions to dough mixing and bread making. *J. Cereal Sci.*, 1987, 6: 259-268 (doi: 10.1016/S0733-5210(87)80063-2).
 48. MacRitchie F., Kasarda D.D., Kuzmicky D.D. Characterization of wheat protein fractions differing in contributions to bread-making quality. *Cereal Chem.*, 1991, 68: 122-130.
 49. Uthayakumar S., Newberry M., Keentok M., Stoddard F.L., Bekes F. Basic rheology of bread dough with modified protein content and glutenin-to-gliadin ratio. *Cereal Chem.*, 2000, 77: 744-749 (doi: 10.1094/CCHEM.2000.77.6.744-749).
 50. Wieser H., Manderscheid R., Erbs M., Weigel H.J. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on the quantitative protein composition of wheat grains. *J. Agr. Food Chem.*, 2008, 56(15): 6531-6535.
 51. Panozzo J.F., Eagles H.A., Wootton M. Changes in protein composition during grain development in wheat. *Aust. J. Agr. Res.*, 2001, 52(4): 485-493.
 52. Fernando N., Panozzo J., Tausz M., Norton R., Fitzgerald G., Seneweera S. Rising atmospheric CO₂ concentration affects mineral nutrient and protein concentration of wheat grain. *Food Chem.*, 2012, 133(4): 1307-1311 (doi: 10.1016/j.foodchem.2012.01.105).
 53. Taub D.R., Miller B., Allen H. Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: a meta-analysis. *Glob. Change Biol.*, 2008, 14: 565-575.
 54. Shewry P.R., Underwood C., Wan Y., Lovegrove A., Bhandan D., Toole G., Mills C.E.N., Dehyer K., Mitchell R.A.C. Storage product synthesis and accumulation in developing grains of wheat. *J. Cereal Sci.*, 2009, 50: 106-112 (doi: 10.1016/j.jcs.2009.03.009).
 55. Lemelin E., Branlard G., Salvo L., Lein V., Aussenac T., Dayde J. Bread-making stability of wheat flour: Relation between mixing properties and molecular weight distribution of polymeric glutenins. *J. Cereal Sci.*, 2005, 42(3): 317-326.
 56. Takemoto Y., Coughlan S.J., Okita T.W., Satoh H., Ogawa M., Kumamaru T. The rice mutant *esp2* greatly accumulates the glutelin precursor and deletes the protein disulfide isomerase. *Plant Physiol.*, 2002, 128(4): 1212-1222 (doi: 10.1104/pp.010624).
 57. Koh A., Nishimura K., Urade R. Relationship between endogenous protein disulfide isomerase family proteins and glutenin macropolymer. *J. Agric. Food Chem.*, 2010, 58(24): 12970-12975 (doi: 10.1021/jf103347p).
 58. Li X., Wu Y., Zhang D.Z., Gillikin J.W., Boston R.S., Franceschi V.R., Okita T.W. Rice prolamin protein body biogenesis: a BiP-mediated process. *Science*, 1993, 262: 1054-1056.
 59. Осипова С.В., Пермьяков А.В., Митрофанова Т.Н., Дударева Л.В., Труфанов В.А. Характеристика тиол:протеиндисульфидоксидоредуктазы из зерна пшеницы *Triticum aestivum* L. *Биохимия*, 2005, 70(8): 1130-1136.
 60. Осипова С.В., Пермьяков А.В., Митрофанова Т.Н., Труфанов В.А., Ермакова М.Ф., Чистякова А.К., Пшенникова Т.А. GSH-dependent protein disulfide oxidoreductase of wheat grain: activity in maturing wheat kernels and relationship with rheological properties of dough. *Cereal Res. Commun.*, 2007, 35(3): 1477-1486 (doi: 10.1556/CRC.35.2007.3.12).
 61. Пшеничкова Т.А., Осипова С.В., Пермьякова М.Д., Митрофанова Т.Н., Лохвассер (QTL), ассоциированных с активностью дисульфидредуктазы и липоксигеназы в зерне мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Генетика*, 2008, 44(5): 654-662.
 62. Rhazi L., Cazalis R., Lemelin E., Aussenac Y. Changes in the glutathione thiol-disulfide status during wheat grain development. *Plant Physiol. Bioch.*, 2003, 41: 895-902 (doi: 10.1016/S0981-9428(03)00134-7).

63. Li W., Tsiami A.A., Bollecker S.S., Schofield J.D. Glutathione and related thiol compounds. II. The importance of protein bound glutathione and related protein-bound compounds in gluten proteins. *J. Cereal Sci.*, 2004, 39: 213-224 (doi: 10.1016/j.jcs.2003.08.003).
64. Пермякова М.Д., Труфанов В.А., Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф. Роль липоксигеназы в определении качества зерна пшеницы. *Прикладная биохимия и микробиология*, 2010, 46(1): 96-102.
65. Пермякова М.Д., Пермяков А.В., Осипова С.В., Пшеничникова Т.А., Шишпарёнок А.А., Рудиковская Е.Г., Рудиковский А.В., Верхотуров В.В., Бёрнер А. Хромосомные области, ассоциированные с активностью липоксигеназы в геноме *D. Triticum aestivum* L. при водном дефиците. *Физиология растений*, 2017, 64(1): 1-14 (doi: 10.7868/S0015330317010110).
66. Law C.N., Young C.F., Brown J.W.S., Snape J.W., Worland A.J. The study of grain protein control in wheat using whole chromosome substitution lines. In: *Seed protein improvement by nuclear techniques*. International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria, 1978: 483-502.
67. Morris C.F., DeMacon V.L., Giroux M.J. Wheat grain hardness among chromosome 5D homozygous recombinant substitution lines using different methods of measurement. *Cereal Chem.*, 1999, 76(2): 249-254 (doi: 10.1094/CCHEM.1999.76.2.249).
68. Zhang Y., Liang Z., Zong Y., Wang Y., Liu J., Chen K., Qiu J.-L., Gao C. Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA. *Nature Communications*, 2016, 7: 1261 (doi: 10.1038/ncomms12617).
69. Veronico P., Giannino D., Melillo M.T., Leone A., Reyes A., Kennedy M.W., Blevé-Zacheo T. A novel lipoxygenase in pea roots. Its function in wounding and biotic stress. *Plant Physiol.*, 2006, 141(3): 1045-1055 (doi: 10.1104/pp.106.081679).
70. Пермякова М.Д., Пермяков А.В., Осипова С.В., Пшеничникова Т.А. Липоксигеназа листьев пшеницы, выращенной в условиях разного водообеспечения. *Прикладная биохимия и микробиология*, 2012, 48: 1-6.
71. Петрова Л.Н., Ерошенко Ф.В. Структурная организация фотосинтетического аппарата и качество зерна озимой пшеницы. *Научный журнал КубГАУ*, 2006, 24(8): 1-10.
72. Law C.N., Bhandari D.G., Salmon S.E., Greenwell P.W., Foot I.M., Cauvain S.P., Sayers E.J., Worland A.J. Novel genes on chromosome 3A influencing bread making quality in wheat, including a new gene for loaf volume, *Lvl 1*. *J. Cereal Sci.*, 2005, 41: 317-326 (doi: 10.1016/j.jcs.2004.11.003).
73. Furtado A., Bundock P.C., Banks P.M., Fox G., Yin X., Henry R.J. A novel highly differentially expressed gene in wheat endosperm associated with bread quality. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10446 (doi: 10.1038/srep10446).
74. Guzmán C., Xiao Y., Crossa J., González-Santoyo H., Huerta J., Singh R., Dreisigacker S. Sources of the highly expressed wheat bread making (*wbm*) gene in CIM-MYT spring wheat germplasm and its effect on processing and bread-making quality. *Euphytica*, 2016, 209: 689-692 (doi: 10.1007/s10681-016-1659-5).
75. Митрофанова О.П., Хакимова А.Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2016, 20(4): 545-554 (doi: 10.18699/VJ16.177).
76. Hagel I. Sulfur and baking-quality of bread making wheat. *Landbauforschung Völkenrode*, 2005, Special Issue 283: 23-36.
77. Morozova E.V., Pshenichnikova T.A., Simonov A.V., Shchukina L.V., Chistyakova A.K., Khlestkina E.K. A comparative study of grain and flour quality parameters among Russian bread wheat cultivars developed in different historical periods and their association with certain molecular markers. *Proc. 16th Int. EWAC Conf. (24-29 May, 2015, Lublin, Poland)*. European Cereal Genetics Co-operative (EWAC) Newsletter (Gatersleben), 2016, 16: 49-56.
78. Короткова А.М., Герасимова С.В., Шумный В.К., Хлесткина Е.К. Гены сельскохозяйственных растений, модифицированные с помощью системы CRISPR/Cas. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2017, 21(2): 250-258 (doi: 10.18699/VJ17.244).

¹ФГБУН ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН, Поступила в редакцию
630090 Россия, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, 2 апреля 2017 года

e-mail: khlest@bionet.nsc.ru, wheatpsh@bionet.nsc.ru,
emorozova@bionet.nsc.ru, ada@bionet.nsc.ru;

²ФГАОУ ВО Новосибирский национальный

исследовательский государственный университет,

630090 Россия, г. Новосибирск, ул. Пирогова, 2,
e-mail: n.i.usenko@yandex.ru;

³Федеральное агентство научных организаций,

109028 Россия, г. Москва, ул. Солянка, 14,
e-mail: zhuravleva@fano.gov.ru;

⁴ФГБУН Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН,

664033 Россия, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
e-mail: svetlanaosipova2@mail.ru, marperm@rambler.ru;

MODERN OPPORTUNITIES FOR IMPROVING QUALITY OF BAKERY PRODUCTS VIA REALIZING THE BREAD WHEAT GENETIC POTENTIAL-BY-ENVIRONMENT INTERACTIONS (review)

*E.K. Khlestkina^{1, 2}, E.V. Zhuravleva³, T.A. Pshenichnikova¹, N.I. Usenko²,
E.V. Morozova¹, S.V. Osipova⁴, M.D. Permyakova⁴, D.A. Afonnikov^{1, 2}, Yu.S. Otmakhova^{2, 5}*

¹*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 10, prosp. Akademika Lavrent'eva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail khlest@bionet.nsc.ru (corresponding author), wheatpsh@bionet.nsc.ru, emorozova@bionet.nsc.ru, ada@bionet.nsc.ru;*

²*Novosibirsk State University, 2, ul. Pirogova, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail n.i.usenko@yandex.ru;*

³*Federal Agency of Scientific Organizations, 14, ul. Solyanka, Moscow, 109028 Russia, e-mail zhuravleva@fano.gov.ru;*

⁴*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 132, ul. Lermontova, Irkutsk, 664033 Russia, e-mail svetlanaosipova2@mail.ru, marperm@rambler.ru;*

⁵*Institute of Economics and Industrial Engineering SB RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 17, prosp. Akademika Lavrent'eva, Novosibirsk, 630090 Russia*

ORCID: Khlestkina E.K. orcid.org/0000-0002-8470-8254

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Carried out under the ICG SB RAS budget project № 0324-2016-0001. Supported by Russian Foundation for Basic Research (grant № 16-29-12877)

Received April 2, 2017

doi: 10.15389/agrobiol.2017.3.501eng

Abstract

The purpose of this interdisciplinary research is to analyze the available data on the domestic market of bakery products, assess the factors resulting in increase of the bread consumption, and opportunities of improvement of technological properties of flour and dough through the realization of the genetic potential of bread wheat varieties, taking into account environmental factors. In modern conditions, in the bakery products market of such negative tendencies are observed as decrease in volumes of bread production and deterioration of quality of the products. Among the various factors influencing the formation of these trends, one can point out the poor quality of flour, accompanied by deterioration in the rheological properties of the dough. In the practice, the correction of flour of inadequate quality is increasingly being made through the introduction of chemical improvers, which contributes to improving the technological process. At the same time there is a loss of traditional taste and a change in the consumer characteristics of bread, which leads to the refusal or reduction of consumption of bread by a part of the population of our country. This review summarizes data on the dynamics of average per capita consumption of bread and bakery products and the change in the ratio of these indicators to the consumption of meat products. An alternative approach to solving the problems of flour quality can be attributed to the possibilities of natural improvement of its initial characteristics through the realization of the genetic potential of bread wheat varieties, taking into account environmental factors that ultimately influence the formation of technological properties of flour and dough. In recent years, data have been accumulated that have made significant progress in understanding the complex interaction of various genetic systems and biochemical processes underlying the formation of grain properties that affect the quantity and quality of the flour. Integral components in this complex interaction are the environmental factors, under the influence of which the physiological and biochemical processes are modulated, and the mode of realization of genetic information is changing. The article summarizes the data on the influence of various environmental factors on the technological properties of flour and dough and describes the possibilities of modern IT-support of the selection process, facilitating the evaluation of quantitative characteristics and taking into account the relationship between genotype, phenotype and environmental conditions. Advances in the identification of genetic factors affecting the technological properties of flour and dough are discussed and sources of useful variants of these genes are considered. The importance of the use of winter bread wheat for increasing the share of production of high-quality nutritive grains is emphasized, as well as the results of the search for donors of useful genes among the old varieties of spring bread wheat. Among the latter, varieties with a high content of raw gluten and high elasticity of the dough have been identified. In conclusion, the ways of applying data on the influence of genetic and environmental factors on the formation of technological properties of flour and dough in a selection experiment are discussed, and the importance of obtaining varieties with genetically determined high strength of flour as a source of natural improver of weak flour is replaced in place of widely used chemical additives.

Keywords: wheat, bread, technological properties, bread-making quality, genes, genetics, physiological processes, biochemical characteristics, ecological factors.