

**СВЯЗЬ МЕЖДУ АКТИВНОСТЬЮ ЛИПОКСИГЕНАЗЫ И ТЕКСТУРОЙ ЭНДОСПЕРМА ГЕКСАПЛОИДНОЙ ПШЕНИЦЫ**

© М.Д. Пермякова\*, С.В. Осипова\*\*\* А.В. Пермяков\*

\*Сибирский институт физиологии и биохимии растений,  
664033, Российская Федерация, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132

\*\*Иркутский государственный университет»,  
664003, Российская Федерация, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5

*Цель – изучение корреляционной взаимосвязи между активностью липоксигеназы в семенах мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. и параметрами текстуры эндосперма, а именно удельной поверхностью частиц муки, размером частиц муки и стекловидностью. Активность липоксигеназы показала положительную связь с удельной поверхностью частиц муки и отрицательную с размером частиц среди нескольких сортов пшеницы и в двух популяциях замещенных линий пшеницы ( $P \leq 0,01$ ). Изменения уровней параметров текстуры эндосперма при неблагоприятных условиях среды, а именно индексов устойчивости у ЗЛ Диамант 2 (Новосибирская 67) были связаны с индексами устойчивости активности липоксигеназы ( $P \leq 0,05$ ;  $0,01$ ). Текстура эндосперма является важной технологической характеристикой гексаплоидной пшеницы и определяет ее мукомольные характеристики и конечное использование. Твердозерные сорта применяются для хлебопечения, а мягкозерные - для производства кондитерских изделий. Впервые была выявлена отрицательная корреляционная взаимосвязь между активностью липоксигеназы и твердозерностью липоксигеназы пшеничных семян, вероятно, участвует в формировании текстуры эндосперма, способствуя мягкости.*

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum*, липоксигеназа, ферментативная активность, текстура эндосперма, твердозерность.

**Формат цитирования:** Пермякова М.Д., Осипова С.В., Пермяков А.В. Связь между активностью липоксигеназы и текстурой эндосперма гексаплоидной пшеницы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2018. Т. 8, N 3. С. 70–78. DOI: 10.21285/2227-2925-2018-8-3-70-78

**RELATIONSHIP BETWEEN LIPOXYGENASE ACTIVITY AND THE ENDOSPERM TEXTURE IN HEXAPLOID WHEAT**

© M.V. Permyakova\*, S.V. Osipova\*\*\*, A.V. Permyakov\*

\*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry,  
132, Lermontov St., Irkutsk 664033, Russian Federation

\*\*Irkutsk State University,  
5, Sukhe-Bator St., Irkutsk, 640035, Russian Federation

*The aim of the work was to study a correlation relationship between Lipoxygenase activity in the seeds of *Triticum aestivum* l. wheat and their endosperm texture parameters, i.e. the specific surface area of the flour, flour particle size and wheat vitreousness. A comparison between several wheat breeds and two populations of wheat alien substitution lines has shown that Lipoxygenase activity is positively correlated with the specific surface value of flour particles and is negatively correlated with wheat particle size ( $P \leq 0,01$ ). Under unfavourable environment conditions, a change in the endosperm texture parameters, namely the resistance indices of the Diamant 2 (Novosibirskay 67) wheat breed, are found to be correlated with the resistance indices of Lipoxygenase activity ( $P \leq 0,05$ ;  $0,01$ ). The endosperm texture is known to be an important technological characteristic of hexaploid wheat, which determines its milling characteristics and end use. Hard wheat varieties are used for bread-making, while soft ones are suitable for confectionery production. For the first time, a negative correlation between Lipoxygenase activity and grain hardness has been found. Lipoxygenase present in wheat seeds is likely to be involved in the formation of the endosperm texture, promoting its softness.*

**Keywords:** *Triticum aestivum*, lipoxygenase, enzymatic activity, endosperm texture, hardness

**For citation:** Permyakova M.V., Osipova S.V., Permyakov A.V. Relationship between lipoxygenase activity and the endosperm texture in hexaploid wheat. *Izvestia Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya*. [Proceedings of Universitets. Applied Chemistry and Biotechnology]. 2018, vol. 8, no. 3, pp. 70–78. (in Russian). DOI: 10.21285/2227-2925-2018-8-3-70-78

## ВВЕДЕНИЕ

Текстура эндосперма, его твердость или мягкость, является важной технологической характеристикой гексаплоидной пшеницы и определяет ее мукомольные характеристики и конечное использование. Твердозерные сорта применяются для хлебопечения, а мягкозерные - для производства кондитерских изделий.

В настоящее время главная роль в формировании текстуры эндосперма принадлежит пуриноидинам (ПИН), специфическим белкам *Triticum aestivum*, расположенным на поверхности крахмальных гранул эндосперма. Экспрессия генов ПИН дикого типа приводит к образованию мягкого зерна, а твердая текстура формируется, когда один из генов ПИН несет нуль-аллель или имеет мутации [1]. В связи с сильными липид-связывающими свойствами этих белков, предполагают, что их присутствие на поверхности крахмальных зерен опосредовано липидами. Эти липиды происходят, главным образом, из остатков мембран амилопласта, деградировавших в процессе высыхания семени [2]. Адсорбция ПИН в водно-липидной среде может активировать липид-деградирующие ферменты, в том числе липоксигеназу [3].

Липоксигеназа (линолеат: кислород оксидоредуктаза, КФ 1.13.11.12, ЛОГ) катализирует присоединение молекулярного кислорода к полиненасыщенным жирным кислотам, образуя гидропероксиды жирных кислот. У растений линолевая (18:3) и линоленовая (18:2) кислоты - основные субстраты этого фермента. Продукты метаболического пути ЛОГ являются регуляторными и сигнальными молекулами и играют важную физиологическую роль [4].

Известно, что ЛОГ пшеничных семян влияет на качество клейковины и смесительные свойства теста. Характер этого влияния неоднозначен и зависит от вклада её отдельных изоферментов [5] и уровня ферментативной активности [6]. Также ЛОГ способна обесцвечивать каротиноиды муки, что приводит к образованию белого мякиша хлеба [5].

Было показано, что одной из основных жирнокислотных составляющих фосфо- и галактолипидов на поверхности крахмальных гранул является линолевая кислота [7]. Можно предположить участие ЛОГ в формировании текстуры эндосперма пшеничного зерна посредством утилизации поверхностно-крахмальных липидов. Однако до сих пор активность ЛОГ не рассматривали в связи с твердозерностью.

Целью нашей работы было выявление взаимосвязи активности ЛОГ с текстурой эндосперма с применением корреляционного ана-

лиза данных по активности ЛОГ, мукомольным параметрам и стекловидности зерна у нескольких сортов, замещенных и рекомбинантных линий пшеницы, выращенных в разных условиях.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

**Растительный материал.** В работе использовали спелые зерновки пшеницы семи сортов гексаплоидной пшеницы Чайниз Спринг, Диамант 2, Новосибирская 67, Янецкис Пробат, Опата 85, Родина, Саратовская 29 и одного синтетического аллогексаплоида Синтетик W7984; 7 линий с межсортовым замещением пар хромосом (замещенные линии, ЗЛ) Диамант 2 (Новосибирская 67) по хромосомам 1 и 6 гомеологических групп (Дм2(Нов67)); 20 ЗЛ Саратовская 29 (Янецкис Пробат) по всем хромосомам, за исключением 2, 4 и 7 хромосом генома А (С29(ЯП)); 43 рекомбинантных инбредных линии (РИЛ) «International Triticeae Mapping Initiative» (ITMI). Чайниз Спринг, Родина, оба набора ЗЛ и их родительские сорта были выращены на экспериментальных участках института цитологии и генетики (Новосибирск). РИЛ ITMI и их родительские генотипы Опата 85 и Синтетик W7984 были выращены в Лейбниц-Институте генетики растений и исследования возделываемых культур (Гатерслебен, Германия). Семена пшеницы всех генотипов исследовались в течение двух лет вегетации.

**Определение активности ЛОГ.** Зерновки размалывали в лабораторном диспергаторе P/FG-0,3 (Россия) в течение 1 мин. Для получения экстрактов ЛОГ непросеянную муку в течение 30 мин экстрагировали 0,1 М трис-HCl буферным раствором с pH 7,5, содержащим 1 мМ ЭДТА в соотношении 1:10. Гомогенат центрифугировали при 8000 g в течение 30 мин. Супернатант использовали для определения активности фермента и содержания белка по Лоруи. Активность ЛОГ определяли на спектрофотометре Specord S100, Analytic Jena (Германия) при длине волны 234 нм. Измеряли поглощение образующихся конъюгированных пероксидов при добавлении к пшеничному экстракту раствора линолевой кислоты («Sigma», США). Концентрация субстрата в реакционной смеси 92,7 мкМ/мл. Удельная активность выражалась в единицах на мг белка в мл и была представлена как среднее трех экстракций.

**Определение мукомольных параметров и стекловидности зерна.** Для оценки твердозерности использовали мукомольные параметры: удельную поверхность частиц муки (УПЧМ) и размер частиц муки (РЧ), первый из которых обратно пропорционально, а второй прямо пропорционально связаны с твердостью зерна.

**Таблица 1**

**Значения активности ЛОГ и параметров текстуры эндосперма у сортов гексаплоидной пшеницы, выращенных в разные годы**

**Table 1**

**The LOX activity and the endosperm texture parameters value in the hexaploid wheat cultivars grown in different years**

Генотип	Год	Параметры			
		ЛОГ (Е/мг)	УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	РЧ (μм)	Стекловидность (%)
Чайниз Спринг	2010	225,3	3752	10,7	50
	2011	211,5	3555	11,2	50
Диамант 2	1996	133,6	2304	17,5	99
	1999	136,4	1723	23,4	100
Новосибирская 67	1996	111,6	1715	23,6	87
	1999	92,5	1387	29,1	99,3
Янецкис Пробат	1999	187,6	1465	27,3	99,3
	2000	168,2	1462	27,4	96
Опата 85	2003	71,7	1714	23,5	69,5
	2006	129,6	1558	24,7	53,1
Родина	1999	170,2	1915	20,9	85
	2000	192,6	1884	21,4	82
Саратовская 29	1999	102,2	1305	30,6	96
	2000	112,0	1314	30,4	96
Синтетик W7984	2003	173,7	2778	14,5	61
	2006	247,9	2524	16,0	58,5
Размах значений		71,7 – 247,9	1305 – 3752	10,7 – 30,6	50 – 100
Среднее±Ст.отклонение		154,2 ± 50,9	2022 ± 766	22,1 ± 6,5	79,9 ± 19,5

Мукомольные параметры определяли по методике российского государственного сортоиспытания<sup>1</sup> на приборе ПСХ-4, определяющем удельную поверхность порошкообразных материалов, в том числе и муки, основанном на уравнении Козени-Кармана, которое устанавливает зависимость ее величины от скорости фильтрации воздуха через слой дисперсного материала. УПЧМ определяли по формуле:

$$\text{УПЧМ} = K (M \cdot \sqrt{T}) / P,$$

где K – постоянная прибора; M – величина, определяемая в зависимости от высоты слоя и температуры воздуха; T – время прохождения столба жидкости в манометре в секундах; P – масса навески в граммах.

РЧ вычисляли по формуле:

$$\text{РЧ} = K 60000 / \rho \cdot \text{УПЧМ},$$

где ρ – плотность муки в г/см<sup>3</sup> (для муки 70% выхода – 1,41, шрота – 1,50 г/см<sup>3</sup>); УПЧМ – удельная поверхность частиц муки в г/см<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М.: Госагропром. 1988. 122 с.

Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaistvennykh kul'tur [The Technique of State Crop Variety Trials]. Moscow: Gosagroprom Publ., 1988.

Стекловидность выражали как сумму стекловидных и половины частично стекловидных зёрен в процентах. Для анализа использовали 100 семян.

Статистический анализ. Средние значения параметра в выборке, их стандартные отклонения, коэффициенты парной корреляции Пирсона и их значимость, а также значимость различий средних значений были выполнены с использованием Microsoft Excel 2010. Индекс устойчивости отдельных генотипов (ИУ) рассчитывали как отношение значения параметра в неблагоприятных условиях к его значению в благоприятных условиях в %.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Активность ЛОГ, параметры текстуры эндосперма пшеницы и их взаимосвязь у сортов пшеницы.

В табл. 1 показаны значения активности ЛОГ и параметров текстуры эндосперма у 7 сортов *Triticum aestivum* и 1 синтетического гексаплода в течение двух вегетационных сезонов. Наблюдается большой размах значений по всем исследуемым параметрам, минимальные и максимальные значения различались приблизительно в 3 раза для активности ЛОГ, УПЧМ, РЧ и в 2 раза для стекловидности. Два генотипа Чайниз Спринг и Синтетик W7984 отличались очень мягким зерном, низкой стекловидностью и имели очень высокую ферментативную активность. Твердость зерна остальных сортов варьировала от средней

до высокой, а сорт Саратовская 29 был самым твердозерным.

Так как параметр РЧ рассчитывается по формуле с использованием значения параметра УПЧМ, мукомольные параметры УПЧМ и РЧ были связаны между собой тесной отрицательной связью (табл. 2). Стекловидность была связана отрицательно с УПЧМ и положительно с РЧ. Активность ЛОГ показала положительную связь с УПЧМ и отрицательную с РЧ, а также отрицательную связь со стекловидностью.

Таким образом, в выборке из 16 фенотипов гексаплоидной пшеницы, вариабельность исследуемых параметров в которой обусловлена как генетическими, так и средовыми факторами, была обнаружена отрицательная корреля-

ционная связь активности ЛОГ с твердозерностью и стекловидностью.

Корреляционные связи между активностью ЛОГ и параметрами текстуры эндосперма у трех популяций пшеницы. Ранее были изучены корреляционные связи активности ЛОГ с 15 параметрами качества по данным одного года вегетации у популяций 3Л Дм2(Н67), С29(ЯП) и средним значениям за 2 г наблюдения у РИЛ ITMI [5]. У отдельных популяций были обнаружены связи ферментативной активности ЛОГ с Силой муки, Упругостью, М1000 зерен, Содержанием клейковины и ВПС, однако коэффициенты корреляции между активностью ЛОГ и параметрами текстуры зерна оказались статистически незначимыми.

**Таблица 2**  
**Корреляционные взаимосвязи между активностью ЛОГ и параметрами текстуры эндосперма среди сортов гексаплоидной пшеницы**

**Table 2**  
**Correlation relationship between the LOX activity and the endosperm texture parameters within hexaploid wheat cultivars**

Параметры	Коэффициенты корреляции		
	ЛОГ	УПЧМ	РЧ
ЛОГ (Е/мг)	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	0,68**	-	-
РЧ (μм)	-0,68**	-0,96***	-
Стекловидность (%)	-0,51*	-0,73**	0,71**

*Примечание. n=16; \*, \*\*, \*\*\* – значимо при P ≤ 0,05, 0,01 и 0,001 соответственно.*

**Таблица 3**  
**Корреляционные взаимосвязи между активностью ЛОГ и параметрами текстуры эндосперма у трех наборов пшеничных линий**

**Table 3**  
**Correlation relationship between the LOX activity and the endosperm texture parameters in the three wheat lines sets**

Параметры	Среднее ± Ст. отклонение	Коэффициенты корреляции		
		ЛОГ	УПЧМ	РЧ
<b>Дм2(Нов67)</b>				
ЛОГ (Е/мг)	121,8 ± 27,9	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	1858 ± 186	0,65**	-	-
РЧ (μм)	22,1 ± 2,6	-0,57**	-0,98***	-
Стекловидность (%)	90,1 ± 1,9	нз	нз	нз
<b>С29(ЯП)</b>				
ЛОГ (Е/мг)	154,2 ± 9,0	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	1462 ± 100	0,41**	-	-
РЧ (μм)	27,2 ± 2,4	-0,41**	-1,0***	-
Стекловидность (%)	97,0 ± 1,5	нз	нз	нз
<b>ITMI</b>				
ЛОГ (Е/мг)	160,0 ± 70,2	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	2108 ± 753	нз	-	-
РЧ (μм)	21,5 ± 6,8	нз	-0,94***	-
Стекловидность (%)	70,7 ± 15,7	0,33**	-0,58**	0,59**

*Примечание. n: Дм2(Нов67) =36, С29(ЯП) =44, ITMI = 90. \*, \*\*, \*\*\* – значимо при P ≤ 0,05, 0,01 и 0,001 соответственно; нз – незначимо.*

В табл. 3 показаны корреляционные взаимосвязи активности ЛОГ, мукомольных параметров и стекловидности в выборках, включающих все значения этих параметров в течение двух лет наблюдения для каждого из трех наборов линий.

Популяция Дм(Нов67) представлена данными двух местоположений в каждом из двух вегетационных сезонов.

Вариабельность изучаемых признаков в пределах обеих выборок линий пшеницы с замещением хромосом, состоящих из близкородственных генотипов, определялась главным образом изменением условий среды – температурного и водного режимов и не была высокой. Характер корреляционных взаимосвязей был похожим у двух ЗЛ. Как в наборе ЗЛ ДМ2(Нов67), так и среди ЗЛ С29(ЯП) активность ЛОГ отрицательно коррелировала с РЧ и положительно с УПЧМ. Хотя связь между твердостью и стекловидностью зерна встречается часто, стекловидность в данных выборках не обнаружила значимых корреляций ни с одним из исследуемых параметров. Известно, что увеличение твердозерности не всегда сопровождается увеличением стекловидности, так как в основе этих признаков лежат различные биохимические процессы. Стекловидность, в отличие от твердозерности, сильнее зависима от условий окружающей среды в процессе роста [8].

Популяция РИЛ ITMI отличалась широким размахом значений всех признаков. Выборка генотипов этой популяции, включающая данные двух лет наблюдения с контрастными условиями среды, отражает генотипическую и «средовую» вариабельность. В выборке РИЛ ITMI подтвердилась связь твердозерности со стекловидностью (положительная с РЧ и отрицательная с УПЧМ) (табл. 3). Однако активность ЛОГ в этой выборке коррелировала положительно только со стекловидностью, а с мукомольными параметрами значимая связь не проявилась.

Тем не менее, по результатам табл. 3 у всех трех наборов линий гексаплоидной пшеницы, исследованных в течение двух вегетационных сезонов, были обнаружены корреляции ЛОГ с отдельными параметрами, отражающими текстуру эндосперма, что предполагает сопряженность между активностью ЛОГ и текстурой эндосперма.

Корреляционные взаимосвязи параметров в разных условиях выращивания растений. Предположение о связи активности ЛОГ с текстурой эндосперма подтверждает сравнение корреляционных взаимоотношений интересующих нас признаков в пределах ЗЛ ДМ2(Нов67) в течение двух сезонов, резко отличающихся погодными условиями (табл. 4). Благоприятный год был оптимальным по температурному режиму и осадкам, в неблагоприятном году период налива зерна сопровождался высокими дневными температурами. В

неблагоприятных условиях формировалось менее твердое и стекловидное зерно, что согласуется с литературными данными [10], а средняя активность ЛОГ среди ЗЛ несколько уменьшилась. Ферментативная активность отрицательно коррелировала с твердозерностью (положительно с УПЧМ и отрицательно с РЧ) как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях созревания зерна. Корреляционный анализ ИУ, отражающих степень сохранения уровня значений параметра под воздействием неблагоприятных условий, показал, что ИУ активности ЛОГ положительно коррелировал с ИУ РЧ и отрицательно - с ИУ УПЧМ и стекловидности. ИУ стекловидности и активности ЛОГ были взаимосвязаны, несмотря на отсутствие значимых корреляций стекловидности и активности ЛОГ в отдельные годы.

Таким образом, в популяции ЗЛ ДМ2(Нов67) активность ЛОГ была связана с мукомольными параметрами независимо от условий выращивания, но в неблагоприятной среде связи были выражены сильнее. Изменения уровней значений мукомольных параметров и стекловидности в изменяющихся условиях среды были взаимосвязаны с изменением уровня ферментативной активности.

Предполагают, что вариабельность параметров качества пшеницы в различных условиях среды зависит от взаимодействия лабильной системы окислительно - восстановительных ферментов (включая ЛОГ) с запасными белками в развивающемся зерне [10]. Ранее мы показывали, что высокий уровень активности ЛОГ определял отрицательный, а низкий - положительный характер ее корреляционной связи с параметрами качества клейковины и смесительными свойствами теста [6]. Это касается и параметров текстуры эндосперма: отрицательная связь с твердозерностью не проявлялась в выборках генотипов с низкой ферментативной активностью (данные не показаны). Вероятно, влияние внешних условий на твердость зерна может быть опосредовано ЛОГ.

С помощью корреляционного анализа нами была установлена взаимосвязь уровней значений твердозерности и активности ЛОГ среди нескольких сортов и в двух популяциях ЗЛ гексаплоидной пшеницы, а также установлена взаимозависимость их изменения в неблагоприятной среде у ЗЛ ДМ2(Нов67). Все полученные результаты говорят об антагонизме высокой активности ЛОГ и твердозерности, косвенно свидетельствуя о возможности участия фермента в механизме формирования текстуры эндосперма.

Корреляционные тенденции ферментативной активности с параметрами текстуры эндосперма показывают, что ЛОГ может вносить свой вклад в мягкость эндосперма, как и липид-трансферные белки ПИН.

Таблица 4

Корреляционные связи между активностью ЛОГ и параметрами текстуры эндосперма и их индексами устойчивости у замещенных линий пшеницы Диамант 2 (Новосибирская 67), выращенных в контрастных условиях

Table 4

Correlation relationship between the LOX activity and the endosperm texture parameters and their tolerance index within the wheat substitution lines Diamant 2 (Novosibirskaya 67) grown in contrasting conditions

Параметры	Среднее ± Ст. отклонение	Коэффициенты корреляции		
		ЛОГ	УПЧМ	РЧ
Благоприятный год (1999)				
ЛОГ (Е/мг)	142,2 ± 36,0	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	1624 ± 122	0,44*	-	-
РЧ (μм)	25,0 ± 2,0	-0,46*	-0,99***	-
Стекловидность (%)	99,4 ± 1,0	нз	нз	нз
Неблагоприятный год (1996)				
ЛОГ (Е/мг)	122,6 ± 9,0 <sup>a</sup>	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	2160 ± 216 <sup>c</sup>	0,81**	-	-
РЧ (μм)	18,9 ± 2,3 <sup>c</sup>	-0,75**	-0,98***	-
Стекловидность (%)	92,4 ± 6,0 <sup>b</sup>	нз	нз	нз
Индексы устойчивости				
ЛОГ (Е/мг)	91,7 ± 17,4	-	-	-
УПЧМ (см <sup>2</sup> /г)	132,9 ± 6,9	-0,56*	-	-
РЧ (μм)	75,6 ± 4,3	0,67**	-0,97***	-
Стекловидность (%)	93,0 ± 6,0	-0,46*	нз	нз

Примечание: Выборки включают данные двух местоположений; n = 18. \*, \*\*, \*\*\* - значимо при P ≤ 0,05, 0,01, 0,001, соответственно; нз – незначимо. a, b, c – значимость различий средних значений параметра в благоприятном году от значений в неблагоприятном году при P ≤ 0,05, 0,01, 0,001 соответственно.

Известные данные о действии ПИН [11] и ЛОГ [5, 6] на пенообразование в тесте и хлебопекарное качество, показывающие их сходство, также как сильные антигрибные и антипатогенные свойства как ЛОГ [4], так и ПИН [2], позволяют предполагать функциональную связь между липидными переносчиками и липид-деградирующим ферментом в семенах пшеницы. Возможно, они объединены общей биологической функцией, связанной с мобилизацией липидов эндосперма при биотическом и абиотическом стрессе, а также при прорастании семян.

Это предположение подкрепляется результатами геномных исследований. Недавно мы обнаружили локус количественного признака (ЛКП), ассоциированный с активностью ЛОГ проростков [13], в области известного главного локуса твердозерности Na в дистальном конце хромосомы 5D, где солокализованы гены пуоиндолинов PIN-a и PIN-b [13] и ген, регулирующий уровень свободных по-

лярных липидов (Fpl-2) [15]. Более того, ЛКП для активности семенной ЛОГ, идентифицированные нами на длинных плечах хромосом 7B [16] и 7D [12], оказались в сходной позиции с известными локусами твердозерности и вариантных форм ПИН-b [16, 17].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе впервые была выявлена отрицательная корреляционная взаимосвязь между активностью ЛОГ и твердостью пшеничного зерна. Не исключено, что ЛОГ вовлечена в формирование текстуры эндосперма, действуя синергически с ПИН. Однако требуются дальнейшие исследования для подтверждения влияния ЛОГ на мягкость зерна с целью использования фермента для улучшения кондитерских характеристик пшеницы и генетической манипуляции уровнями активности его изоферментов для регуляции твердозерности и хлебного качества.

**Благодарность:** Авторы выражают благодарность за предоставление семян ЗЛ и технологический анализ мукомольных параметров Т. А. Пшеничниковой (Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики

СО РАН, г. Новосибирск), а также А. Бёрнеру (Лейбниц-Институт генетики растений и исследования возделываемых культур, г. Гатерслебен, Германия) за любезное предоставление семян РИЛ ITMI.

**Acknowledgement:** The authors thank T. A. Pshenichnikova (Federal Research Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia) for sup-

plying SLs seeds and technological analysis of milling parameters, as well as A. Börner (Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany) for kindly providing ITMI seeds.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Bhave M., Morris C.F. Molecular genetics of puroindolines and related genes: regulation of expression, membrane binding properties, and applications // *Plant Mol. Biol.* 2008. V. 66, N 3. P. 205–219.

2. Pauly A., Pareyt B., Fierens E., Delcour J.A. Wheat (*Triticum aestivum* L. and *T. turgidum* L. ssp. durum) kernel hardness: I. Current view on the role of puroindolines and polar lipids // *Compr. Rev. Food. Sci. Food Saf.* 2013. V. 12, N 3. P. 413–426.

3. Marion D., Dubreil L., Douliez J.P. Functionality of lipids and lipid-protein interactions in cereal-derived food products. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides.* // *Oléagineux, Corps. Gras, Lipides.* 2003. V. 10, N 1. P. 47–56.

4. Liavonchanka A., Feussner I. Lipoxygenases: occurrence, functions and catalysis // *J. Plant Physiol.* 2006. V. 163, N 3. P. 348–357.

5. Shiiba K., Negishi Y., Okada K., Nagao S. Purification and characterization of lipoxygenase isozymes from wheat germ // *Cer. Chem.* 1991. V. 68, N 2. P. 115–122.

6. Пермякова М.Д., Труфанов В.А., Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф. Роль липоксигеназы в определении качества зерна пшеницы // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2010. Т. 46, N 1. С. 96–102.

7. Finnie S.M., Jeannotte R., Morris C.F., Giroux M.J., Faubion J.M. Variation in polar lipids located on the surface of wheat starch // *Cer. Sci.* 2010. V. 51, N 1. P. 73–80.

8. Turnbull K. M., Rahman S. Endosperm texture in wheat // *Cer. Sci.* 2002. V. 36, N 3. P. 327–337.

9. Li Y., Wu Y., Hernandez-Espinosa N., Peña R.J.J. Genomic mapping of resistance genes in wheat // *Cer. Sci.* 2013. V. 57, N 1. P. 73–78.

10. Osipova S.V., Permyakova M.D., Permyakov A.V. The role of non-prolamine proteins and LMW redox agents in protein folding and polymerization in wheat grains and the influence in baking quality parameters // *Agric. Food Chem.* 2012. V. 60, N 49. P. 12065–12073.

11. Dubreil L., Méliande S., Chiron H., Compoint J.-P., Quillien, L., Branlard G., Marion D. Effect of puroindolines on breadmaking properties of wheat flour // *Cer. Chem.* 1998. V. 75, N 2. P. 222–229.

12. 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 в активностью липоксигеназы в геноме *Triticum aestivum* L. при водном дефиците // *Физиология растений.* 2017. Т. 64, N 1. С. 33–46.

13. Sourdille P., Perretant M.R., Charmet G., Leroy P., Gautier M.F., Jourdrier P., Melson J.C., Sorrels M.E., Bernard M. Linkage between RFLP markers and genes affecting kernel hardness in wheat // *Theor. Appl. Gen.* 1996. V. 93, N 5–6. P. 580–586.

14. Morrison W.R., Law C.N., Wylie L. J., Coventry A.M., Seekings J. The effect of group 5 chromosomes on the free polar lipids and breadmaking quality of wheat // *Cer. Sci.* 1989. V. 9, N 1. P. 41–51.

15. Пшеничникова Т.А., Осипова С.В., Пермякова М.Д., Митрофанова Т.Н., Труфанов В.А., Лохвассер У., Редер М., Бернер А. Картирование локусов количественных признаков (QTL), ассоциированных с активностью дисульфидредуктазы и липоксигеназы в зерне мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. // *Генетика.* 2008. Т. 44, N 5. С. 654–662.

16. Wilkinson M., Wan Y., Tosi P., Leverington M., Snape J., Mitchell R.A.C., Shewry P.R. Identification and genetic mapping of variant forms of puroindoline b expressed in developing wheat grain // *Cer. Sci.* 2008. V. 48, N 3. P. 722–728.

17. Chen F., Xu H.-X., Zhang F.-Y., Xia X.-C., He Z.-H., Wang D.-W., Dong Z.-D., Zhan K.-H., Cheng X.-Y., Cui D.-Q. Physical mapping of puroindoline b-2 genes and molecular characterization of a novel variant in durum wheat (*Triticum turgidum* L.) // *Mol. Breeding.* 2011. V. 28, N 2. P. 153–161.

#### REFERENCES

1. Bhave M., Morris C.F. Molecular genetics of puroindolines and related genes: regulation of expression, membrane binding properties, and applications. *Plant Mol. Biol.*, 2008, vol. 66, no. 3, pp. 205–219.

2. Pauly A., Pareyt B., Fierens E., Delcour J.A. Wheat (*Triticum aestivum* L. and *T. turgidum* L. ssp. durum) kernel hardness: I. Current view on the role of puroindolines and polar lipids. *Compr.*

*Rev. Food. Sci. Food Saf.* 2013, vol. 12, no. 3, pp. 413–426.

3. Marion D., Dubreil L., Douliez J.P. Functionality of lipids and lipid-protein interactions in cereal-derived food products. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides.* 2003, vol. 10, no 1, pp. 47–56.

4. Liavonchanka A., Feussner I. Lipoxygenases: occurrence, functions and catalysis. *J. Plant Physiol.* 2006, vol. 163, no. 3, pp. 348–357.

5. Shiiba K., Negishi Y., Okada K., Nagao S. Purification and characterization of lipoxygenase isozymes from wheat germ. *Cer. Chem.* 1991, vol. 68, no. 2, pp. 115–122.

6. Permyakova M.D., Trufanov V.A., Pshenichnikova, T.A., Ermakova M.F. Role of lipoxygenase in the determination of wheat grain quality. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied Biochemistry and Microbiology]. 2010, vol. 46, no. 1, pp. 87–92. (in Russian)

7. Finnie S.M., Jeannotte R., Morris C.F., Giroux M.J., Faubion J.M. Variation in polar lipids located on the surface of wheat starch. *Cer. Sci.* 2010, vol. 51, no. 1, pp. 73–80.

8. Turnbull K.M., Rahman S. Endosperm texture in wheat. *Cer. Sci.* 2002, vol. 36, no. 3, pp. 327–337.

9. Li Y., Wu Y., Hernandez-Espinosa N., Peña R.J.J. Genomic mapping of resistance genes in wheat. *Cer. Sci.* 2013, vol. 57, no. 1, pp. 73–78.

10. Osipova S.V., Permyakova M.D., Permyakov A.V. The role of non-prolamine proteins and LMW redox agents in protein folding and polymerization in wheat grains and the influence in baking quality parameters. *Agric. Food Chem.* 2012, vol. 60, no. 49, pp. 12065–12073.

11. Dubreil L., Méliande S., Chiron H., Compoint J.-P., Quillien, L., Branlard G., Marion D. Effect of puroindolines on breadmaking properties of wheat flour. *Cer. Chem.* 1998, vol. 75, no. 2, pp. 222–229.

12. Permyakova M.D., Permyakov A.V., Osipova S.V., Pshenichnikova T.A., Shishparenok A.A., Rudikovskaya E.G., Rudikovskiy A.V., Verkhoturov V.V., Börner A. Chromosome regions

associated with the activity of lipoxygenase in the genome D of *Triticum aestivum* L. under water deficit. *Fiziologiya rastenii* [Rus. J. Plant Physiol.]. 2017, vol. 64, no. 1, pp. 28–40. (in Russian)

13. Sourdille P., Perretant M.R., Charmet G., Leroy P., Gautier M.F., Jourdrier P., Melson J.C., Sorrels M.E., Bernard M. Linkage between RFLP markers and genes affecting kernel hardness in wheat. *Theor. Appl. Gen.* 1996, vol. 93, no. 5–6, pp. 580–586.

14. Morrison W.R., Law C.N., Wylie L. J., Coventry A.M., Seekings J. The effect of group 5 chromosomes on the free polar lipids and bread-making quality of wheat. *Cer. Sci.*, 1989, vol. 9, no. 1, pp. 41–51.

15. Pshenichnikova T., Osipova S., Permyakova M., Mitrofanova T., Trufanov V., Lohwasser U., Röder M., Börner A. Mapping of quantitative trait loci (QTL) associated with activity of disulfide reductase and lipoxygenase in grain of bread wheat *Triticum aestivum*. *Genetika* [Rus. J. Gen.]. 2008, vol. 44, no. 5, pp. 567–574. (in Russian)

16. Wilkinson M., Wan Y., Tosi P., Leverington M., Snape J., Mitchell R.A.C., Shewry P.R. Identification and genetic mapping of variant forms of puroindoline b expressed in developing wheat grain. *Cer. Sci.* 2008, vol. 48, no. 3, pp. 722–728.

17. Chen F., Xu H.-X., Zhang F.-Y., Xia X.-C., He Z.-H., Wang D.-W., Dong Z.-D., Zhan K.-H., Cheng X.-Y., Cui D.-Q. Physical mapping of puroindoline b-2 genes and molecular characterization of a novel variant in durum wheat (*Triticum turgidum* L.). *Mol. Breeding.* 2011, vol. 28, no. 2, pp. 153–161.

### **Критерии авторства**

Пермякова М.Д., Осипова С.В., Пермяков А.В. выполнили экспериментальную работу, на основании полученных результатов провели обобщение и написали рукопись. Пермякова М.Д., Осипова С.В., Пермяков А.В. имеют на статью равные авторские права и несут равную ответственность за плагиат.

### **Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**

#### **Принадлежность к организации**

#### **Марина Д. Пермякова**

Сибирский институт физиологии и биохимии растений

К.б.н., ст. научный сотрудник

marperm@rambler.ru

### **Contribution**

Permyakova M.V., Osipova S.V., Permyakov A.V. carried out the experimental work, on the basis of the results summarized the material and wrote the manuscript. Permyakova M.V., Osipova S.V., Permyakov A.V. have equal author's rights and bear equal responsibility for plagiarism.

### **Conflict of interests**

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article

### **AUTHORS' INDEX**

#### **Affiliations**

#### **Marina D. Permyakova**

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS

Ph.D. (Biology), Senior Researcher

marperm@rambler.ru



**Светлана В. Осипова**

Сибирский институт физиологии и биохимии растений  
Д.б.н., ведущий научный сотрудник  
Иркутский государственный университет  
Заведующая кафедрой  
svetlanaosipova@mail.ru

**Алексей В. Пермяков**

Сибирский институт физиологии и биохимии растений  
К.б.н., ст. научный сотрудник  
aperm@sifibr.irk.ru

**Svetlana V. Osipova**

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS,  
Doctor of Biology, Leading Researcher  
Irkutsk State University  
Head of the Department  
svetlanaosipova@mail.ru

**Aleksey V. Permyakov**

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS  
PhD of Biology, Senior researcher  
aperm@sifibr.irk.ru

***Поступила 02.03.2018***

***Received 02.03.2018***