

ISSN 0002-3558 (print)
УДК 577.15:581.142.02:633.1

Поступила в редакцию 13.10.2016
Received 13.10.2016

**В. И. Домаш¹, О. А. Иванов¹, И. А. Гордей², О. М. Люсиков², И. С. Гордей²,
Т. П. Шарпио¹, С. А. Забрейко¹**

¹*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск,
Республика Беларусь*

²*Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь*

РОЛЬ ГИДРОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В УСТОЙЧИВОСТИ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР К ПРОРАСТАНИЮ ЗЕРНА В КОЛОСЕ

Предуборочное прорастание является одной из причин снижения посевных и технологических свойств зерна, что наносит значительный урон. В связи с этим проведены генетико-биохимические исследования этого процесса с целью выяснения роли гидролитических ферментов в устойчивости злаковых культур к прорастанию зерна в колосе.

Объектами исследования служили ди- и тетраплоидные формы ржи и гексаплоидные формы тритикале и секалотритикум. В ходе исследования отобраны стабильные и урожайные формы злаковых культур для оценки их устойчивости к прорастанию зерна на корню. Показано, что на прорастание зерна на корню влияет плоидность ржи и тип цитоплазмы гетероплазматических тритикале. Установлен различный уровень активности протеолитических и амилитических ферментов у исследованных генотипов злаковых культур. У озимого тритикале отмечен более высокий уровень активности нейтральных, щелочных протеаз и α -амилазы. Уровень активности Na-бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилидазы (БАПАазы) составил 7,15–24,4 ЕА/г абс. сух. массы, α -амилазы – 92–118,7 мг/мл·ч. Показано наличие тесной корреляционной связи между активностью щелочной БАПАазы, α -амилазы и устойчивостью злаковых культур к прорастанию зерна в колосе. Установлена гетерогенность и особенности электрофоретического спектра белков у исследованных генотипов ржи и тритикале. Полученные данные позволили установить причины устойчивости злаковых культур к прорастанию зерна на корню и выявить маркеры для использования в селекции.

Ключевые слова: протеазы, α -амилаза, электрофорез, прорастание, рожь, тритикале.

V. I. Domash¹, O. A. Ivanov¹, I. A. Gordei², O. M. Lyusikov², I. S. Gordei², T. P. Sharpio¹, S. A. Zabreiko¹

¹*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk,
Republic of Belarus*

²*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

THE ROLE OF HYDROLYTIC ENZYMES IN CEREAL RESISTANCE TO GRAIN GERMINATION IN THE EAR

Pre-harvesting germination of grain causes a considerable loss and it is one of the reasons for the decline of sowing and technological properties of grain. In this regard, the aim of this work was to elucidate the role of hydrolytic enzymes in the grain crop sustainability to germination in the ear. The object of the study were di- and tetraploid forms of rye and hexaploid forms of triticale and secalotriticum. The research allowed to select a stable and productive form of cereals to evaluate the resistance to grain germination for assessment of resistance to germination of grain at the root. It is shown that the germination of the grain at the root is affected by the ploidy of rye and the type of cytoplasm from heteroplasmic triticale. It is shown different levels of activity of proteolytic and amylolytic enzymes in the studied genotypes of cereals. Winter triticale had a marked higher level of activity of neutral, alkaline protease and α -amylase. Variation in the level of BAPase activity is 7.15–24.4 EA/g. a. d. m. and α -amylase activity – 92–118.7 mg/ml·h. It is shown the close correlation between the activity of alkaline BAPase, α -amylase and resistance to the cereal grain germination in the ear. Heterogeneity of an electrophoretic range of proteins at the studied genotypes of rye and triticale is shown. The obtained data make a contribution to clarification of the reasons underlying the resistance of cereal cultures to germination of grain at the root and open possibilities of identification of their markers for use in selection.

Keywords: proteases, α -amylase, electrophoresis, germination, rye, triticale.

Введение. Рожь и тритикале являются важнейшими зерновыми культурами в Нечерноземной зоне России и в Беларуси. К сожалению, серьезную проблему представляет характерное для этих культур прорастание зерна в колосе вследствие нарушения периода покоя у созревающих семян, приводящего к активации физиологических процессов и началу роста зародыша.

Установлено, что одна из главных причин прорастания зерна в колосе – повышенная ферментативная активность в условиях повышенной влажности. Увеличение активности гидролаз, осо-

бенно α -амилазы, вызывает декстринизацию крахмала, нарушает его гидратацию и делает зерно дефектным. Предуборочное прорастание зерна наносит значительный урон и считается одной из основных причин снижения посевных и технологических свойств семян в годы частых или избыточных осадков в период уборки, при этом потери урожая зерна могут достигать 20–50 % [1, 2]. Устойчивость к предуборочному прорастанию рассматривается как комплексный признак. Формирование устойчивости мягкой пшеницы (одного из родительских компонентов тритикале) ассоциировано со специфическими генами, которые находятся в локусах QPhsR, охватывающих практически все хромосомы трех геномов пшеницы, и подвержено сильному влиянию окружающей среды [3, 4]. У ржи, второго родительского компонента тритикале, один из основных QTL, влияющих на активность α -амилазы, локализован на длинном плече хромосомы 5R [5]. Признак устойчивости к прорастанию на корню у тритикале контролируется группой полимерных генов, что значительно затрудняет селекцию на его улучшение при использовании классических подходов [6, 7]. Кроме того, определение всех известных показателей оценки устойчивости к прорастанию на корню требует сравнительно большого объема анализируемого материала, что практически невозможно получить на ранних этапах селекционного процесса. В этой связи выявление и применение генетико-биохимических маркеров является одним из оптимальных путей увеличения эффективности отбора и оптимизации селекционного процесса по данному признаку. Существенно ограничивает возможности повышения устойчивости тритикале к предуборочному прорастанию и тот факт, что некоторые селекционно-значимые гены локализованы в хромосомах D-генома пшеницы, который у гексаплоидных тритикале отсутствует. В связи с этим встает вопрос о необходимости тщательного селекционно-генетического изучения основных компонентов устойчивости к прорастанию на корню злаковых культур и в первую очередь тех биохимических процессов, которые лежат в основе прорастания зерна на корню.

Цель работы – изучение роли активности гидролитических ферментов в устойчивости злаковых культур к прорастанию зерна в колосе.

Объекты и методы исследования. Основными объектами исследования служили ди- (RR, $2n = 14$) и тетраплоидные (RRRR, $2n = 28$) формы ржи и гексаплоидные формы гетероплазматических аллополиплоидов ржи с пшеницей – тритикале (V RRAABB, $2n = 6x = 42$), а также секалотритикум (S RRAABB, $2n = 6x = 42$) с идентифицированным с помощью молекулярного анализа ДНК хлоропластов типом цитоплазмы.

Цитологический анализ микроспорогенеза проводили по общепринятой методике на препаратах пыльников соответствующих стадий созревания, окрашенных 2 %-ным раствором ацетокармина в 45 %-ной уксусной кислоте. Анализировали по 200–300 однотипных мейотических клеток на генотип у 3–5 растений [8].

Всхожесть семян определяли по ГОСТ 12038-84 [9], активность нейтральных протеиназ – по методу Ансона [10] в нашей модификации (за единицу активности принимали количество фермента, вызывающего образование 1 мкМ тирозина за 1 мин инкубации), активность Na-бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилидазы (БАПАазы) – по методу Эрлангера [11], амилолитическую активность – по методу Плешкова [12] и по ГОСТ [13], содержание белка – по методу Лоури в модификации Хартри [14] и Бредфорда [15].

Электрофорез белков проводили по методу Лэммли [16]. Для электрофореза использовали 15 %-ную концентрацию разрешающего геля. Катодным буфером являлся 25 мМ трис, 192 мМ глициновый буфер, pH 8,3, содержащий 0,1 % SDS. В лунки вносили по 90 мкг белка. Электрофорез осуществляли при силе тока 25 мА и напряжении 120 В в разрешающем геле. Для окраски гелей использовали 0,125 %-ный Coomassie brilliant blue R-250.

Результаты и их обсуждение. В ходе исследования отобраны перспективные формы гетероплазматических тритикале для оценки на устойчивость к прорастанию зерна в колосе. Подбор перспективных образцов проводили по критериям цитологической стабильности в мейозе и зерновой продуктивности. Установлено, что динамика стабилизации генома и мейотическая стабильность генома секалотритикум обеспечиваются отбором гибридных генотипов, способствующих преимущественно десинаптическому типу образования унивалентов и высокому уровню стабильности мейоза в поколениях. Стабильность генотипов тритикале достигалась путем длитель-

ной селекции на продуктивность за счет достижения более регулярной конъюгации (синапсиса) хромосом и снижения частоты асинаптических унивалентов в мейозе. Реципрокная гибридизация секалотритикум с исходными тритикале как в прямом (гибриды с ржаным типом цитоплазмы), так и в обратном (гибриды с пшеничным типом цитоплазмы) направлении приводила к снижению показателей мейотической стабильности у амфидиплоидов (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Цитологическая стабильность гетероплазматических тритикале и их реципрокных гибридов в мейозе

Table 1. Cytological stability of heteroplasmic triticale and their reciprocal hybrids in meiosis

Тип гексаплоидных гетероплазматических тритикале	К-во клеток с нарушениями в мейозе по стадиям, %					
	MI	AI	MII	AII	Тетрады	В среднем
Секалотритикум	16,9	7,8	10,5	8,6	4,7	9,4
Гибриды секалотритикум × тритикале	16,0	4,6	15,4	14,6	5,7	10,9
Гибриды тритикале × секалотритикум	15,0	6,2	13,9	13,1	8,5	11,5
Тритикале	13,9	16,1	12,2	24,3	10,6	14,6

Примечание. Значения достоверны при $p \leq 0,05$.

На основании приведенных результатов и данных полевых испытаний для оценки на устойчивость к прорастанию зерна в колосе отобраны перспективные (наиболее стабильные и урожайные) формы гетероплазматических гексаплоидных тритикале.

Результаты анализа на устойчивость образцов зерна ржи и тритикале к прорастанию на корню представлены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2. Устойчивость к прорастанию коллекционных образцов ржи и тритикале

Table 2. Resistance to germination in collection samples of rye and triticale

Образец	Всхожесть, %
Секалотритикум (^S RRAABB, 2n = 6x = 42):	
Str B ₈ M	76
Str B ₈ D	84
Str 12	100
Str 39	96
Str 42	100
<i>В среднем</i>	91
Тритикале (^T RRAABB, 2n = 6x = 42):	
Tг Михась	100
Tг Гренадо	100
<i>В среднем</i>	100
Рожь диплоидная (RR, 2n = 14):	
Алькора	96
Валдай × Каупо	96
Зарница	100
Плиса	96
Юбилейная	92
<i>В среднем</i>	96
Рожь тетраплоидная (RRRR, 2n = 28):	
Алькора	92
Валдай × Каупо	96
Зарница	96
Плиса	96
Юбилейная	60
<i>В среднем</i>	88

Результаты исследований показали, что на прорастание зерна оказывает влияние уровень плоидности ржи и тип цитоплазмы у гетероплазматических тритикале. Так, семена некоторых образцов (тетраплоидной ржи Юбилейная, гексаплоидных секалотритикум B₈M и B₈D), а также в целом полиплоидов (тетраплоидов) в сравнении с диплоидами ржи и ржано-пшеничных алло-

полиплоидов (ржаной (S) тип цитоплазмы) в сравнении с семенами пшенично-ржаных (пшеничный (T) тип цитоплазмы) обладают относительно низкой способностью к прорастанию.

Литературные данные [17] свидетельствуют о том, что семена тритикале способны прорасти на разных этапах их формирования, начиная с возраста зерновки 10 сут с момента опыления и заканчивая фазой полной спелости. Причем период покоя очень краток (4–8 сут). Показано, что наиболее чувствительна к преждевременному прорастанию зерна в колосе фаза начала восковой спелости (32–34-е сутки с момента опыления). Нарушение периода покоя у созревающих семян зерновых культур может приводить к преждевременной активации физиологических процессов и к началу развития зародыша – явлению предуборочного прорастания зерна на корню. Основным физиологическим процессом при этом выступает увеличение активности ферментов, в особенности α -амилазы, в условиях повышенной влажности, а в последующем – декстринизация и нарушение гидратации крахмала, рыхлость эндосперма.

Нами изучена роль гидролитических ферментов (протеаз и α -амилазы) в устойчивости семян злаковых культур к прорастанию на корню. Результаты исследований приведены в табл. 3, 4.

Т а б л и ц а 3. Активность протеолитических ферментов в зерне ржи и тритикале

Table 3. Activity of proteolytic enzymes in rye and triticale grain

Сортообразец	Нейтральные протеазы		Щелочная протеаза БАПАаза	
	ЕА/г сырой массы	ЕА/г абс. сух. массы	ЕА/г сырой массы	ЕА/г абс. сух. массы
<i>Озимая рожь</i>				
Плиса 28 хр.	0,9	1,02 ± 0,03	7,70	8,70 ± 0,04
Плиса 14 хр.	1,5	1,69 ± 0,00	8,4	10,57 ± 0,39
Валдай × Каупо 28 хр.	0	0	6,0	6,78 ± 0,00
Валдай × Каупо 14 хр.	0	0	6,7	7,54 ± 0,04
Зарница 28 хр.	1,5	1,70 ± 0,00	12,5	14,07 ± 0,40
Зарница 14 хр.	2,3	2,60 ± 0,07	19,2	21,71 ± 0,00
<i>Озимое тритикале</i>				
Михась	13,5	15,35 ± 0,00	12,20	13,87 ± 0,32
STR В ₈ М	10,3	11,72 ± 0,35	21,4	24,36 ± 0,45
STR В ₈ Д	9,0	10,22 ± 0,00	6,90	7,84 ± 0,00
STR 42	13,1	14,80 ± 0,19	10,6	11,97 ± 0,26
STR 39	8,6	9,98 ± 0,32	6,30	7,15 ± 0,00
STR 12	9,00	10,20 ± 0,00	6,50	7,37 ± 0,19

Примечание. ЕА – единицы активности.

Т а б л и ц а 4. Активность α -амилазы в зерне ржи и тритикале (в миллиграммах гидролизованного крахмала)

Table 4. α -Amylase activity in rye and triticale grain (in milligrams of hydrolyzed starch)

Образец	$\Delta OD_{cp, 595 \text{ нм}}$ (изменение поглощения между опытной и холостой пробой при 595 нм)	Активность, мг/мл·ч
<i>Тритикале</i>		
Михась (СТ)	0,237	118,75 ± 1,76
STR В ₈ М	0,237	92,75 ± 1,77
STR В ₈ Д	0,219	115,53 ± 0,37
STR 7	0,193	96,25 ± 1,77
STR 12	0,222	117,10 ± 1,86
STR 23	0,221	110,5 ± 0,2
STR 24	0,195	100,0 ± 0,0
STR 42	0,237	118,75 ± 1,77
STR 39	0,208	109,48 ± 1,49
Тр Гренадо	0,221	116,58 ± 1,12

Окончание табл. 4

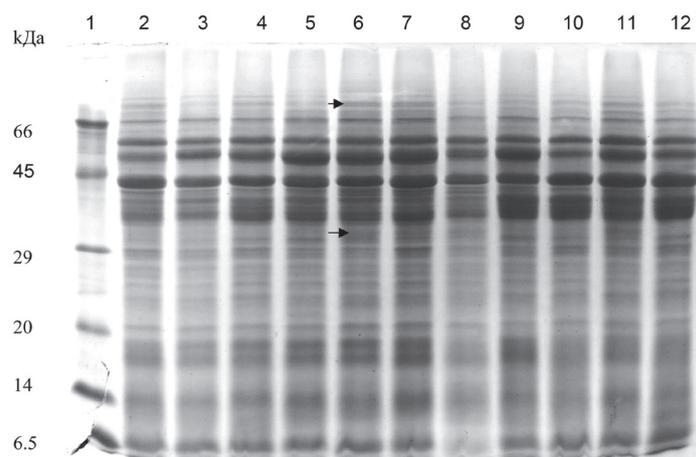
Образец	ΔOD_{595} (изменение поглощения между опытной и холостой пробой при 595 нм)	Активность, мг/мл·ч
<i>Рожь</i>		
Юбилейная 14 хр.	0,162	83,79 ± 2,19
Юбилейная 28 хр.	0,166	75,86 ± 0,00
Алькора 14 хр.	0,162	101,38 ± 0,74
Алькора 28 хр.	0,186	96,20 ± 3,65
Зарница 14 хр.	0,175	90,77 ± 4,02
Зарница 28 хр.	0,165	85,34 ± 3,66
Плиса 14 хр.	0,152	80,27 ± 1,86
Плиса 28 хр.	0,174	91,58 ± 0,75
Валдай × Каупо 14 хр.	0,155	81,85 ± 4,09
Валдай × Каупо 28 хр.	0,148	77,90 ± 2,23

Как видно из табл. 3, у озимого тритикале более высокий уровень активности нейтральных и щелочных протеаз. Уровень активности нейтральных протеаз у исследованных образцов ржи варьируется от 0 до 2,6 ЕА, а щелочной БАПАазы – от 6,78 до 21,71 ЕА/г абс. сух. массы. Установлена высокая корреляционная связь ($r = +0,88$) между активностью щелочной протеазы и прорастанием в колосе зерна озимой ржи. У озимого тритикале коэффициент корреляции (r) равен $-0,61$, что говорит об участии щелочной гидролазы в процессах прорастания зерна на корню.

Данные об активности α -амилазы в зерне ржи и тритикале представлены в табл. 4.

Результаты исследования показали различный уровень активности α -амилазы (77,9–118,7 ЕА) в зерне исследуемых сортообразцов ржи и тритикале. Выявлена тесная корреляционная связь между активностью альфа-амилазы и всхожестью зерна тритикале ($r = +0,81$). Коэффициент корреляции у ржи равен $+0,45$. Полученные результаты согласуются с литературными сведениями [7] и указывают на возможность использования показателя активности α -амилазы в селекции на устойчивость злаковых культур к прорастанию зерна в колосе. Установлено, что образцы, имеющие более низкую активность α -амилазы, отличаются меньшей энергией прорастания и всхожестью зерна, а следовательно, большей устойчивостью к прорастанию на корню. Полученные результаты вносят вклад в выявление маркеров устойчивости зерна злаковых культур к прорастанию в колосе.

Перспективным в селекции на устойчивость к прорастанию зерна в колосе является и метод электрофореза, позволяющий выявить функциональную и физико-химическую неоднородность



Электрофорез белков в ПААГ образцов тритикале и ржи: 1 – молекулярные маркеры AppliChem 66–6,5 кДа; 2 – тритикале, сорт Михась; 3 – образец 1; 4 – образец 4; 5 – образец 12; 6 – образец 23; 7 – образец 42; 8 – рожь 13; 9 – сорт Валдай × Каупо, 28 хромосом; 10 – сорт Зарница, 28 хр.; 11 – сорт Зарница, 14 хр.; 12 – сорт Юбилейная, 28 хр.

PAG electrophoresis of proteins in rye and triticale samples: 1 – molecular markers (AppliChem 66–6.5 kDa); 2 – triticale, cultivar Mihasy; 3 – sample 1; 4 – sample 4; 5 – sample 12; 6 – sample 23; 7 – sample 42; 8 – rye 13; 9 – cultivar Valdai × Kaupo, 28 chromosomes; 10 – cultivar Zarnitsa, 28 chr.; 11 – cultivar Zarnitsa, 14 chr.; 12 – cultivar Uibileinaia, 28 chr.

ферментов амилазного комплекса (см. рисунок). Кроме того, с помощью этого метода можно установить, чем обусловлена активность фермента α -амилазы – процессом прорастания или же необычно высоким эндогенным уровнем энзима в нормальном зерне.

Заклучение. Энзиматический подход к оценке свойств сорта дает возможность установить внутренние закономерности связи биохимических показателей с генетическими особенностями злаковых культур. Получение селекционного материала, сочетающего такие важнейшие агрономические характеристики, как устойчивость к прорастанию на корню и высокая урожайность, позволило отобрать перспективные образцы.

Благодарность

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (договор B15-076).

Acknowledgement

The work was supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (contract B15-076).

Список использованных источников

1. Крупнов, В. А. Генетический контроль покоя и устойчивости к предуборочному прорастанию семян у пшеницы / В. А. Крупнов, С. Н. Сибикеев, О. В. Крупнова // С.-х. биол. – 2011. – № 3. – С. 3–16.
2. Гордей, И. А. Тритикале. Генетические основы создания / И. А. Гордей. – Минск: Наука и техника, 1992. – 287 с.
3. Kato, K. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5 A of wheat / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – Vol. 101, N 7. – P. 1114–1121.
4. Ogonnaya, F. C. Haplotype diversity of pre-harvest sprouting QTLs in wheat / F. C. Ogonnaya, M. Imtiaz, R. M. DePauw // *Genome.* – 2007. – Vol. 50. – P. 107–118.
5. A doubled haploid rye linkage map with a QTL affecting α -amylase activity / T. Tenhola-Roininen [et al.] // *J. Appl. Genet.* – 2011. – Vol. 52, N 3. – P. 299–304.
6. Rybka, K. An approach to identification of rye chromosomes affecting the pre-harvest sprouting in triticale / K. Rybka // *J. Appl. Genet.* – 2003. – Vol. 44, N 4. – P. 491–496.
7. Данилкин, Н. М. Устойчивость линий и гибридов яровой тритикале к прорастанию зерна на корню / Н. М. Данилкин, А. А. Соловьев // *Известия ТСХА.* – 2008. – Вып. 1. – С. 81–85.
8. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М.: Колос, 1970. – 254 с.
9. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести: ГОСТ 12038-84. – Введ. 01.06.86. – М.: Стандартинформ, 2011. – 30 с.
10. Anson, M. Z. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin / M. Z. Anson // *J. Gen. Physiol.* – 1938. – Vol. 22, N 1. – P. 79–89.
11. Erlanger, F. The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin. / F. Erlanger, N. Kokowsky, W. Cohen // *Arch. Biochem. and Biophys.* – 1961. – Vol. 96. – P. 271–278.
12. Плешков, Б. П. Практикум по биохимии растений / Б. П. Плешков. – М.: Колос, 1985. – 255 с.
13. Препараты ферментные. Методы определения амилазной активности: ГОСТ 20264.4-89. – Введ. 01.01.1999. – М.: Гос. ком. СССР по стандартам, 1989. – 7 с.
14. Hartree, E. F. Determination of protein: a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response / E. F. Hartree // *Anal. Biochem.* – 1972. – Vol. 48, N 2. – P. 422–427.
15. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. M. Bradford // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.
16. Laemmli, U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage / U. K. Laemmli // *Nature.* – 1970. – Vol. 227. – P. 680–685.
17. Рубец, В. С. Покой и предуборочное прорастания зерна в колосе озимой гексаплоидной тритикале / В. С. Рубец, В. В. Пыльнев, Л. В. Кондрашина // *Достижения науки и техники АПК.* – 2012. – № 11. – С. 14–19.

References

1. Krupnov, V. A., Sibikeev, S. N. and Krupnova, O. V. (2011), “Genetic control of dormancy and resistance to pre-harvest sprouting in wheat seeds”, *Selskochoziaistvennaia biologia* [Agricultural biology], no. 3, pp. 3–16.
2. Gordey, I. A. (1992), *Tririkale. Geneticheskie osnovy sozdaniia* [Tririkale. Genetic bases of selection], Science and Technology, Minsk, BY.
3. Kato, K., Miura, H. and Sawada, S. (2000), “Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5 A of wheat”, *Theoretical and Applied Genetics*, vol. 101, no. 7, pp. 1114–1121.
4. Ogonnaya, F. C., Imtiaz, M. and DePauw, R. M. (2007), “Haplotype diversity of pre-harvest sprouting QTLs in wheat”, *Genome*, vol. 50, pp. 107–118.
5. Tenhola-Roininen, T., Kalendar, R., Schulman, A. and Tanhuanpa, P. (2011), “A doubled haploid rye linkage map with a QTL affecting α -amylase activity”, *Journal of Applied Genetics*, vol. 52, no. 3, pp. 299–304.
6. Rybka, K. (2003), “An approach to identification of rye chromosomes affecting the pre-harvest sprouting in triticale”, *Journal of Applied Genetics*, vol. 44, no. 4, pp. 491–496.

7. Danilkin, N. M. and Soloviov, A. A. (2008), “Different lines and hybrids of spring triticale grain and its resistance to germinate at the root”, *Isvestia TSCA* [TSCA News], no. 1, pp. 81–85.
8. Pauscheva, S. P. (1970), *Praktikum po citologii rastenij* [Plant cytology practicum]. Kolos, Moscow, RU.
9. The USSR State Committee on Standards (2011), *GOST 12038-84: Semena selskokochoziaistvennykh kultur. Metody opredelenia vschozhesti* [State Standard 12038-84: Agricultural seeds. Methods for determining the germination], Standartinform, Moscow, RU.
10. Anson, M. Z. (1938), “The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin”, *Journal of General Physiology*, vol. 22, no. 1, pp. 79–89.
11. Erlanger, F., Kokowsky, N. and Cohen, W. (1961), “The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin”, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, vol. 96, pp. 271–278.
12. Pleshkov, B. P. (1985), *Praktikum po biochimii rastenii* [Plant Biochemistry Protocols], Kolos, Moscow, RU.
13. The USSR State Committee on Standards (1989), *GOST 20264.4-8: Preparaty fermentnye. Metody opredeleniia amilpliticheskoi aktivnosti* [GOST 20264.4-8: Enzyme preparations. Methods for determination of amylolytic activity], Gosudarstvennyj komitet SSSR po standartam, Moscow, RU.
14. Hartree, E. F. (1972), “Determination of protein: a modification of the Lowry method that gives a linear photometric response”, *Analytical Biochemistry*, vol. 48, no. 2, pp. 422–427.
15. Bradford, M. M. (1976), “A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding”, *Analytical Biochemistry*, vol. 72, pp. 248–254.
16. Laemmli, U. K. (1970), “Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage”, *Nature*, vol. 227, pp. 680–685.
17. Rubec, V. S., Pylnev, L. V. and Kondrashina, L. V. (2012), “Rest and Pre-harvest sprouting of grain in the ear of winter hexaploid triticale”, *Dostizhenia nauki i tehniki APK* [Advances in science and technology AIC], no. 11, pp. 14–19.

Информация об авторах

Домаш Валентина Иосифовна – д-р биол. наук, заведующий сектором. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: valdomash@mail.ru

Иванов Олег Александрович – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: heleg-zero@mail.ru

Гордей Иван Андреевич – д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: I.Gordej@igc.by

Люсиков Олег Михайлович – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Lyusikov@igc.by

Гордей Игорь Станиславович – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: I_Gordej777@mail.ru

Шарпио Тамара Петровна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Забрейко Светлана Алексеевна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Для цитирования

Роль гидролитических ферментов в устойчивости злаковых культур к прорастанию зерна в колосе / В. И. Домаш [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2017. – № 1. – С. 77–83.

Information about the authors

Domash Valentina Iosifovna – D. Sc. (Biol.), Head of Department. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: valdomash@mail.ru

Ivanov Oleg Aleksandrovich – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: heleg-zero@mail.ru

Gordei Ivan Andreevich – D. Sc. (Biol.), Professor, Chief scientific employee. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: I.Gordej@igc.by

Lyusikov Oleg Mihailovich – Scientific employee. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: O.Lyusikov@igc.by

Gordei Igor Stanislavovich – Junior scientific employee. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: I_Gordej777@mail.ru

Sharpio Tamara Petrovna – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Zabreiko Svetlana Alekseevna – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaja Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

For citation

Domash, V. I., Ivanov, O. A., Gordei, I. A., Lyusikov, O. M., Gordei, I. S., Sharpio, T. P. and Zabreiko, S. A. (2017), “The role of hydrolytic enzymes in cereal resistance to grain germination in the ear”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, biological series*, no. 1, pp. 77–83.