



**МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ПИЩЕВЫХ И
КОРМОВЫХ КАЧЕСТВ ЗЕРНА РЖИ (*Secale cereale*)**

¹Ибрагимова З.А., ^{1,2}Кулуев Б.Р.

¹Башкирский государственный университет, 450074, ул. З. Валиди, 32, Уфа

²Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450054, Проспект Октября, 71, Уфа, E-mail: kuluev@bk.ru

Резюме

Рожь (*Secale cereale* L.) – важная сельскохозяйственная культура России, отличающаяся стабильным урожаем в зонах рискованного земледелия, высокой стрессоустойчивостью и способностью произрастать на малоплодородных почвах. Важным показателем качества зерна ржи является низкое содержание пентозанов (арабиноксиланов), так как они оказывают негативный эффект на процессы пищеварения у сельскохозяйственных животных. Сорта ржи с низким содержанием пентозанов отличаются хорошими кормовыми качествами, при этом сорта ржи с высоким содержанием пентозанов в зерне характеризуются хорошими хлебопекарными качествами. В связи с тем, что использование ржи для хлебопечения как в РФ, так и в других странах с каждым годом уменьшается, наиболее актуальным становится создание низкопентозановых сортов ржи. Содержание пентозанов может зависеть от условий произрастания, но более существенное влияние оказывает генотип, что предполагает возможность целенаправленного создания сортов ржи с низким содержанием пентозанов. Целью данного обзора является рассмотрение молекулярных основ хлебопекарных и кормовых качеств зерна ржи, в том числе генетических детерминант, которые могут быть связаны с содержанием пентозанов в зерне ржи. Содержание арабиноксиланов в зерне ржи зависит, в первую очередь, от функционирования как ферментов их биосинтеза, например, гликозилтрансфераз, так и ферментов их деградации – ксиланаз. У растений в биосинтез арабиноксиланов (пентозанов) вовлечены гликозилтрансферазы семейств 8, 43, 47 и 75, гены которых секвенированы у мягкой пшеницы, ячменя и некоторых других злаковых, однако у ржи пока остаются неизученными. В связи с тем, что рожь является близким родственником *Triticum aestivum*, при исследовании генов гликозилтрансфераз ржи могут быть использованы аннотированные нуклеотидные последовательности мягкой пшеницы.

Ключевые слова: рожь, *Secale cereale*, пентозаны, арабиноксиланы, ксиланазы, гликозилтрансферазы

Цитирование: Ибрагимова З.А., Кулуев Б.Р. Молекулярные основы пищевых и кормовых качеств зерна ржи (*Secale cereale*) // Биомика. 2020. Т.12(1). С. 8-26. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-2

© Автор(ы)

MOLECULAR BASIS OF FOOD AND FEED QUALITIES OF RYE (*Secale cereale*) GRAIN

¹Ibragimova Z.A., ^{1,2}Kuluev B.R.

¹Bashkir State University, Ufa, 450074, Z. Valdi, 32

²Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054, Prospect Oktyabrya 71, E-mail: kuluev@bk.ru

Resume

Rye (*Secale cereale* L.) is the most important agricultural crop in Russia, characterized by a stable harvest in temperate zone, high stress tolerance and the ability to grow on low-fertile soils. An important indicator of the quality of rye grain is the low content of pentosans (arabinoxylans), since they have a negative effect on the digestion processes in farm animals. Therefore, rye varieties with a low content of pentosans are characterized by good feed qualities, whereas rye varieties with a high content of pentosans in the grain are characterized by good baking qualities. Due to the fact that the use of rye for baking both in the Russian Federation and in other countries is decreasing every year, the creation of low-pentosan rye varieties becomes most urgent. The content of pentosans may depend on the growing conditions, but the genotype has a more significant effect, which suggests the possibility of the targeted creation of rye varieties with a low content of pentosans. The purpose of this review is to consider the molecular basis of the baking and fodder qualities of rye grain, including genetic determinants that may be associated with the content of pentosans in rye grain. The content of arabinoxylans in rye grain depends, first of all, on the functioning of both the enzymes of their biosynthesis, for example, glycosyltransferases, and the enzymes of their degradation - xylanases. In plants, glycosyltransferases of families GT8, 43, 47, and 75 are involved in the biosynthesis of arabinoxylans (pentosans), the genes of which are sequenced in common wheat, barley, and some other cereals, however, they still remain unstudied in rye. Due to the fact that rye is a close relative of *Triticum aestivum*, annotated nucleotide sequences of common wheat can be used in the study of rye glycosyltransferase genes.

Keywords: rye, *Secale cereale*, pentosans, arabinoxylans, xylanases, glycosyltransferases

Citation: Ibragimova Z.A., Kuluev B.R. Molecular basis of food and feed qualities of rye (*Secale cereale*) grain. *Biomcs*. 2020. V.12(1). P. 8-26. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-2

© The Author(s)

Введение

Рожь (*Secale cereale* L.) – однолетнее или двулетнее культурное травянистое растение, выращиваемое в основном в Северном полушарии, имеющее важное значение в сельскохозяйственном производстве Поволжья и Урала. Имеются сведения, что первоначально рожь была сорным растением, произрастающим на пшеничных полях. Но при продвижении озимой пшеницы и некоторых других культур на север, восток и дальше вглубь евразийского континента, рожь благодаря большей неприхотливости и выносливости вытесняла пшеницу и в результате постоянного отбора человеком постепенно становилась культурным растением [Тиунов и др. (Tiunov et al.), 1969]. Ни одна из древних земледельческих цивилизаций рожь не возделывала, однако уже за 1 тысячелетие до нашей эры данная культура выращивалась в Среднем Преднепровье, откуда она распространилась по всей северо-восточной Европе и древней Руси. Интересно отметить, что для всех традиционных злаковых культур в татарском языке имеются свои названия схожие во многих тюркских языках. Но слово «рожь» на татарском языке не имеет общетюркских корней и называется «арыш», что явно восходит к общему русскому корню. Эти размышления, а также данные

палеоботанических исследований показывают, что рожь в отличие от полбы, просо, пшеницы и некоторых других культур проникла в Поволжье и Урал довольно поздно и не из южных районов, а из западных, где проживали славяне [Пичугин (Pichugin), 2016]. Основным преимуществом ржи перед мягкой пшеницей являются более низкая температура прорастания, более высокая усваивающая способность корневой системы, высокая зимостойкость, что и обусловило его распространение на окраинах земледельческих цивилизаций, откуда рожь впоследствии попала и в основные сельскохозяйственные районы нашей страны.

По данным Продовольственной и Сельскохозяйственной Организации Объединенных наций (англ. Food and Agriculture Organization of the United Nation, FAO) [<http://www.fao.org/home/ru/>] в 2017 году лидирующие позиции по объему производства зерна ржи занимали Германия (2,74 млн тонн), Польша (2,67 млн тонн) и Россия (2,55 млн тонн), причем на долю этих стран приходится более 60% всего мирового производства ржи. Также довольно много ржи выращивается в Китае, Дании, Белоруссии и Украине.

По данным экспертно-аналитического центра агробизнеса "АБ-Центр" в 2019 году лидирующую

позицию в валовом сборе зерна ржи по федеральным округам России занимает Приволжский, за ним располагаются Центральный и Сибирский Федеральные Округа. Что касается возделывания ржи в регионах России, то по данным Росстата в 2019 году наибольший валовый сбор ржи был отмечен в Республиках Башкортостан и Татарстан, а также в Оренбургской области (табл. 1).

Таблица 1.

Валовый сбор ржи по регионам РФ в 2019 г.
[<https://news.myseldon.com/ru/news/index/221769444>].

Регион РФ	Валовый сбор ржи, тыс. тонн	% от общих сборов в РФ
Республика Башкортостан	229,3	16,0
Республика Татарстан	199,5	11,0
Оренбургская область	120,7	8,5
Кировская область	91,1	6,4
Саратовская область	90,0	6,3
Брянская область	87,1	6,1
Волгоградская область	75,8	5,3
Алтайский край	62,0	4,3
Удмуртская Республика	51,2	3,6
Красноярский край	39,3	2,7
Воронежская область	33,2	2,3
Кемеровская область	31,7	2,2
Курганская область	31,5	2,2
Республика Марий Эл	27,4	1,9
Нижегородская область	26,8	1,9
Новосибирская область	24,5	1,7
Ульяновская область	18,3	1,3
Самарская область	17,4	1,2
Рязанская область	15,1	1,1
Пермский край	13,6	1,0
Другие регионы РФ	143,1	10,0

Table 1.

Gross rye harvest by regions of the Russia in 2019
[<https://news.myseldon.com/ru/news/index/221769444>].

Russian district	Gross rye harvest, thousand tons	% of total harvest in Russia
Republic of Bashkortostan	229,3	16,0
Republic of Tatarstan	199,5	11,0
Orenburg Oblast	120,7	8,5
Kirov Oblast	91,1	6,4
Saratov Oblast	90,0	6,3
Bryansk Oblast	87,1	6,1
Volgograd Oblast	75,8	5,3
Altai Krai	62,0	4,3
Udmurt Republic	51,2	3,6
Krasnoyarsk Krai	39,3	2,7
Voronezh Oblast	33,2	2,3
Kemerovo Oblast	31,7	2,2
Kurgan Oblast	31,5	2,2
Mari El Republic	27,4	1,9
Nizhny Novgorod Oblast	26,8	1,9
Novosibirsk Oblast	24,5	1,7
Ulyanovsk Oblast	18,3	1,3
Samara Oblast	17,4	1,2
Ryazan Oblast	15,1	1,1
Perm Krai	13,6	1,0
Other regions of the Russian Federation	143,1	10,0

На сегодняшний день озимая рожь является ведущей продовольственной культурой по валовым сборам зерна и своему значению прежде всего в Республиках Башкортостан (РБ) и Татарстан (РТ). Однако в РБ как и во многих других регионах России в последние годы наблюдается резкое уменьшение как площади клена, так и валового сбора зерна ржи. К примеру, в 2016 и 2017 гг. в РБ было собрано 450 тыс. тонн зерна ржи, тогда как в 2019 году этот показатель уменьшился до 229,3 тыс. тонн (табл. 1). Такое снижение производства ржи связано, в первую

очередь, с уменьшением использования ржаной муки для хлебопечения, тогда как доля ржи в составе кормов увеличивается не в достаточной степени [Уткина (Utkina), 2017].

Рожь используют для производства хлебопекарной муки, из зерна изготавливают квас, из свежих стеблей готовят корм для скота, зерно ржи также используется в качестве корма. Озимая рожь имеет следующие преимущества относительно других культур: засухоустойчивость, зимо- и морозостойкость, она способна произрастать на малоплодородных почвах и позволяет собирать стабильный урожай даже в неблагоприятные годы - именно поэтому, озимую рожь относят к культурам низкого экономического риска, особенно в суровых условиях Средней полосы России, Поволжья, Урала и Сибири [Кунакбаев (Kunakbaev), 1961; Бахтизин (Bakhtizin), 1972]. На сегодняшний день основными направлениями селекции ржи являются урожайность, зимостойкость, устойчивость к полеганию, устойчивость к болезням, качество зерна, устойчивость к алюмоокислому стрессу [Уткина (Utkina), 2017]. Важнейшим показателем качества зерна ржи является содержание пентозанов. Сорты ржи с высоким содержанием пентозанов характеризуются хорошими хлебопекарными качествами [Исмагилов, Гайсина (Ismagilov, Gaisina), 2014], а сорта с низким содержанием пентозанов отличаются хорошими кормовыми качествами [Исмагилов (Ismagilov), 2012; Исмагилов, Гайсина (Ismagilov, Gaisina), 2015]. Считается, что именно пентозаны создают основные проблемы при использовании зерна ржи на кормовые цели [Кобылянский, Солодухина (Kobylyansky, Solodukhina), 2013]. В связи с тем, что использование ржи для хлебопечения как в РФ, так и в других странах уменьшается с каждым годом, возрастает актуальность создания низкопентозановых кормовых сортов ржи [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2017]. Особенно это актуально для РФ с обширными территориями, где не возделываются такие традиционные мировые кормовые культуры, как соя и кукуруза. Содержание пентозанов может зависеть от условий произрастания, но также имеются данные о влиянии генотипа [Пономарева и др. (Ponomareva et al.), 2017], что предполагает возможность целенаправленного создания кормовых сортов ржи с низким содержанием пентозанов [Кобылянский, Солодухина (Kobylyansky, Solodukhina), 2015]. Для более быстрого и точного выявления ценных генотипов ржи могут быть использованы подходы маркер-ориентированной селекции [Сухарева, Кулуев (Sukhareva, Kuluev), 2018]. Однако для этого необходимы знания о генах, влияющих на содержание пентозанов. К сожалению, в литературе пока

отсутствует информация о целевых генах и их аллелях, вовлеченных в регуляцию содержания пентозанов в зерне ржи. Поэтому целью данной обзорной статьи является рассмотрение хлебопекарных и кормовых качеств и потенциальных молекулярных маркеров, которые могут быть связаны с содержанием пентозанов в зерне ржи.

Хлебопекарные и кормовые качества зерна ржи

В Российской Федерации за основной параметр качества зерна ржи, который характеризует состояние углеводно-амилазного комплекса принят показатель «число падения». Этот показатель вполне подходит для зерна пшеницы, но не полностью характеризует хлебопекарные свойства ржи, так как не отражает количество водорастворимых пентозанов, которых у последней больше, чем у других зерновых культур. К примеру, в зерне ржи водорастворимых пентозанов содержится в 5-7 раз больше по сравнению с пшеницей [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2014]. Ржаное тесто в отличие от пшеничного не имеет губчатого эластичного каркаса из клейковины. Роль последней в ржаном тесте выполняют слизистые вещества, основу которых составляют пентозаны. Крахмал и пентозаны придают ржаному хлебу рыхлость и определенную эластичность [Исмагилов и др. (Ismagilov et al.), 2001]. Химический состав ржаной муки определяет особенности приготовления ржаного теста. В ржаной муке содержится α -амилаза, которая гидролизует крахмал в декстрины, а также β -амилаза, которая гидролизует декстрин до мальтозы. В ржаной муке содержится 2-3% водорастворимых пентозанов, которые препятствуют образованию клейковины и обеспечивают вязкость теста. Белковые вещества теста при замесе пептизируются, переходя в вязкий коллоидный раствор, приводящий к увеличению водной фазы, которая отвечает за физические свойства теста.

Водорастворимые пентозаны это полисахариды, состоящие из пентоз, в основном D-ксилоз и L-арабиноз [Izydorczyk et al., 1995; Vinkx et al., 1996; Bach Knudsen et al., 2010]. В биологии эта группа полисахаридов известна также под названием ксиланов и гетероксиланов [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 20096], входящих в состав связующих гликанов (гемиллелюлоз) клеточных стенок растений [Кулуев, Сафиуллина (Kuluev, Safiullina), 2015]. Связующие гликаны растений можно разделить на четыре подгруппы: ксиланы, β -глюканы, маннаны и ксилотглюканы, причем каждая подгруппа существенно различается по моносахариду основной цепи [Денисенко (Denisenko), 2018]. Ксиланы состоят из β -1-4-D-ксилопиранозных звеньев, ксилотглюканы из остатков D-глюкопиранозы. У злаков в отличие от двудольных растений и других

однодольных связующие гликаны клеточных стенок содержат очень мало ксилоглюканов и преимущественно состоят из гетероксиланов, к которым относятся арабиноксиланы [Ebringerova' et al., 2000, Burton, Fincher, 2014]. Арабиноксиланы (AX) или глюкуроноарабиноксиланы (GAX) (арабиноглюкуроноксиланы) это гетерополисахариды, основная цепь которых построена из 1,4- β -D-ксилопиранозных звеньев, а боковые группы представляют собой 4-О-метил-D-глюкуроновую кислоту и L-арабинофуранозу, соединенных с основной цепью в основном α -1,2-связью. Высокое содержание боковых арабинозных заместителей обуславливает высокую вязкость арабиноксиланов данного типа [Денисенко (Denisenko), 2018]. Таким образом, так называемые водорастворимые пентозаны ржи преимущественно представлены арабиноксиланами.

Широко известно, что в обеспечении хлебопекарных качеств зерна мягкой пшеницы наибольшее значение имеют углеводный компонент (соотношение амилозы и амилопектина в крахмале), белковый компонент (глиадины и глютелины) и комплекс ферментов амилаз (α -амилаза и β -амилаза). При формировании каркаса ржаного хлеба, в отличие от пшеничного, более существенное значение имеет способность водорастворимых пентозанов образовывать вязкие растворы [Гончаренко и др. (Goncharenko et al.), 2005]. Также пентозаны связывают воду при замесе теста [Исмагилов (Ismagilov), 2013]. Это объясняется их гидрофильностью, они способны поглощать в 8-10 раз больше воды, чем собственный вес, формируют высоковязкие растворы при относительно низкой концентрации [Weipert et al., 1980; Исмагилов (Ismagilov), 2013]. Чем больше в зерне водорастворимых пентозанов, тем лучше формоустойчивость хлеба [Исмагилов (Ismagilov), 2012], следовательно, с увеличением содержания пентозанов улучшаются также хлебопекарные качества зерна ржи. В то же время наличие большого числа антипитательных веществ, представленных водорастворимыми пентозанами (арабиноксиланами), входящими в состав некрахмалистых полисахаридов зерна ржи является основным ограничивающим фактором его использования в кормовых целях. Это связано в первую очередь с тем, что арабиноксиланы в кишечнике животных образуют вязкие гели (слизи), которые ограничивают доступ пищеварительных ферментов к питательным веществам зерна [Marquardt, 1996]. Водорастворимые пентозаны не расщепляются ферментами животных, и, проходя через пищеварительную систему, не меняют биохимический состав и физическое состояние [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2009a].

Проходя по кишечнику моногастричных животных (свины, куры), они покрывают его слизью, что ухудшает всасывание [Bogos et al., 2007]. У жвачных животных арабиноксиланы могут расщепляться ферментами микрофлоры рубца и не создают столь серьезных препятствий нормальному протеканию процессов пищеварения.

Несмотря на высокое содержание антипитательных компонентов рожь очень важна для рациона животных. По сравнению с пшеницей зерно ржи содержит больше метионина и лизина, меньше клетчатки. Его белок соответствует белку казеина на 83%, тогда как пшеницы лишь на 41% [Кобылянский (Kobylyansky), 1982]. Однако в настоящее время в РФ зерно ржи используется менее чем в 10% кормов в сочетании с кукурузой, пшеницей, овсом и ячменем [Голомолзин и др. (Golomolzin et al.), 2006; Зверкова (Zverkova), 2007; Гридин и др. (Gridin et al.), 2012]. В европейских странах рожь для этих целей используется в гораздо больших количествах, так как при включении ржи в состав корма животным и птицам дополнительно добавляют гидролитические ферменты, которые значительно улучшают перевариваемость и всасывание продуктов гидролиза белков, крахмала и жиров. Но использование таких добавок приводит к удорожанию корма на 30% [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2013]. В литературе широко обсуждается и другой подход для решения этой проблемы – это селекция и выведение низкопентозановых сортов ржи [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2014]. Имеются сведения о довольно широком диапазоне содержания пентозанов в зависимости от сорта ржи. К примеру, в одном исследовании отмечалось наибольшее содержание водорастворимых пентозанов в зерне сорта Ирина (3,50%), наименьшее – у сорта Саратовская 7 (2,12 %) [Исмагилов (Ismagilov), 2012]. В другой работе путем целенаправленной селекции были выведены 6 низкопентозановых сортов ржи: Новая Эра, Янтарная, Подарок, Берегиня, Вавиловская, Красноярская универсальная [Кобылянский, Солодухина (Kobylyansky, Solodukhina), 2015]. В настоящее время это направление в селекции озимой ржи на качество зерна развивается довольно интенсивно. Основные исследования в нашей стране сосредоточены в Московском НИИСХ «Немчиновка» под руководством академика А.А. Гончаренко [Гончаренко и др. (Goncharenko et al.), 2011], в Башкирском государственном аграрном университете под руководством член-корреспондента АН РБ, проф. Р.Р. Исмагилова [Исмагилов и др. (Ismagilov et al.), 2007], во Всероссийском НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова [Кобылянский, Солодухина (Kobylyansky, Solodukhina), 2013], а также в

Татарском НИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН [Пономарев и др. (Ponomarev et al.), 2015].

Включение в рацион питания животных низкопентозановой ржи [Кобылянский и др., (Kobylyansky et al.), 2014, 2015; Потапова (Potapova), 2017] приводит к увеличению прироста живой массы, снижению потребления корма и, как следствие, снижению затрат на закупку корма. Таким образом, актуальным можно считать два направления селекции ржи, в сторону увеличения содержания пентозанов для улучшения хлебопекарных качеств и в сторону уменьшения содержания пентозанов с целью улучшения кормовых качеств. Причем с учетом того, что как в России, так и в мире идет уменьшение потребления ржи для хлебопекарных целей, более актуальным является направление селекции в сторону меньшего содержания пентозанов. Особенно это направление селекции актуально для РБ, где по объективным причинам около 64% сельскохозяйственного производства связано с животноводством и имеется нехватка собственных кормов [https://www.gks.ru/bgd/regl/b13_14p/IssWWW.exe/Stg/d1/01-01]. Более того, накапливается успешный опыт использования зерна низкопентозановых (кормовых) сортов ржи и для хлебопечения [Солодухина и др. (Solodukhina et al.), 2018]. То есть основным направлением селекции ржи должно стать выведение низкопентозановых сортов, которые могут быть пригодны и для хлебопечения. Однако при отборе низкопентозановых форм ржи необходимо тщательно контролировать все другие хозяйственно-ценные признаки, так как они при этом могут теряться. Нельзя исключать того, что высокое природное содержание пентозанов у ржи лежит в основе ее более высокой устойчивости к внешним воздействиям, чем у других злаковых культур.

Данные о влиянии пентозанов ржи на организм человека противоречивые. Предполагается, что для человека пентозаны в пищевых продуктах могут быть полезными, так как они наряду с лигнином и целлюлозой составляют комплекс пищевых растительных волокон, которые не перевариваются организмом человека и могут считаться пребиотиками. Эти балластные вещества необходимы человеку для осуществления перистальтического эффекта, связывания токсичных веществ и уменьшения их воздействия на организм. С другой стороны, ржаной хлеб запрещен к употреблению для людей с диспептическим синдромом, в том числе, больных хроническими формами гастрита и язвы желудка [https://www.kp.ru/guide/funktsional-naja-dispepsija-zheludka.html]. Это говорит о том, что арабиноксиланы, также как и у животных могут ухудшать процессы пищеварения, по крайней мере, у

больных диспепсией. Также имеются рекомендации не употреблять часто ржаной хлеб даже для здоровых людей [https://gazetacrimea.ru/news/belii-opasen-dlya-serdca-a-chernii-dlya-jelydka-18403].

Так как при оценке качества зерна ржи важнейшим параметром является содержание пентозанов, были разработаны соответствующие методы их быстрого определения. К примеру, польскими авторами [Boros et al., 1993] была установлена связь между содержанием арабиноксиланов (водорастворимых пентозанов) и вязкостью водного экстракта зернового шрота. Они сравнивали различные способы экстрагирования пентозанов, проводя анализ вязкости озимой и яровой ржи, тритикале и пшеницы. В результате этих работ было доказано, что вязкость водного экстракта может быть важным показателем для определения кормовых и хлебопекарных качеств зерна ржи. В последующем ряд других авторов экспериментально подтвердили надежность данного подхода [Суран, 2001; Исмагилов (Ismagilov), 2006; Гончаренко и др. (Goncharenko et al.), 2011; Исмагилов (Ismagilov), 2012]. Процедура определения вязкости водного экстракта состоит в следующем: к 0,25 г измельченного зерна добавляют 5 мл 0,1М буфера HCl-KCl или дистиллированной воды. Суспензию перемешивают в течение часа, а затем центрифугируют в течение 5 минут при 13 тыс. оборотах при температуре 5°C. Полученные растворы перемешивают и анализируют их вязкость при 25°C с использованием вискозиметра Уэллса-Брукфилда [Izydorczyk et al., 1991]. Используя такой подход было показано, что сорта ржи характеризуются довольно высоким диапазоном изменения вязкости водного экстракта. В одной работе было показано, что наиболее низкой вязкостью водного экстракта характеризуются сорта Огонек, Радонь, Безенчукская 87, Саратовская 6, Антарес [Пономарева и др. (Ponomareva et al.), 2015]. В дальнейших своих исследованиях эти авторы смогли выделить российские сорта Марусенька, Огонек, Чулпан 7 с наименьшим количеством водорастворимых пентозанов в муке и шроте [Пономарева и др. (Ponomareva et al.), 2017]. Уровень вязкости водного экстракта и соответственно содержание водорастворимых пентозанов обуславливаются генотипом, но зависит и от экологических факторов среды [Gan et al., 1997]. Причиной изменчивости содержания пентозанов в разных сортах озимой ржи объясняется тем, что макромолекулы пентозанов зерновок сортов с высокой вязкостью зерна отличаются большей молекулярной массой, чем сортов со средней и низкой вязкостью. Фенотипическая изменчивость содержания пентозанов зависит от технологии возделывания почв; типа почв; количества осадков, выпавших после

колошения; времени созревания урожая; условий его хранения [Исмагилов и др. (Ismagilov et al.), 2007]. Пономарева и др. (Ponomareva et al.) [2015] выявили, что в годы с жаркими условиями увеличиваются гидродинамические свойства набухания и вязкость водного экстракта, вследствие высокой водопоглотительной способности пентозанов. Во влажные годы ферменты ржи ухудшают вязкие свойства пентозанов, уменьшают их водоудерживающую способность и способность к набуханию. Поэтому рожь, выращенная в жаркие годы, наиболее пригодна для хлебопечения, а во влажные годы – для кормовых целей.

Селекционеры разрабатывают также различные морфологические подходы для быстрого первичного скрининга низкопентозановых форм ржи. К примеру, было показано, что чем тоньше оболочка зерна, тем меньше в нем арабиноксиланов, исходя из чего предлагается проводить поиск форм ржи с тонкопокровным зерном [Кобылянский, Солодухина (Kobylyansky, Solodukhina), 2013]. Рядом авторов отмечено, что чем меньше размер зерна, тем больше в нем содержатся пентозанов [Бушук (Bushuk), 1980; Кобылянский (Kobylyansky), 1982]. Это обусловлено большей долей оболочек в мелких зернах, в которых содержание пентозанов достигает 30-35%.

В зависимости от местонахождения и функций водорастворимые пентозаны клеточной стенки можно разделить на две группы - пассивные и активные [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2013]. Активные арабиноксиланы локализируются в клеточных стенках и межклетниках алейронового слоя и являются строительным материалом для клеточных стенок в период прорастания и возобновления деления клеток. При набухании зерна под действием ферментов пентозаны алейронового слоя переходят из полимерного состояния в мономерное и участвуют в обмене веществ, формировании клеток, в которых синтезируются новые пентозы для образования клеток растущего зародыша. Пассивные пентозаны локализируются в клеточных стенках плодовых и семенных покровов зерновок. Плодовая и семенная оболочки обеспечивают набухание зерновки. Особенность семенной оболочки состоит в том, что она проницаема для воды, которая при набухании зерна поступает диффузно к эндосперму и зародышу, и непроницаемая для других жидкостей. В процессе хранения и механического перемещения зерна оболочка может повреждаться, осыпаться, отшелушиваться. Данные действия приводят к уменьшению количества арабиноксиланов за счет утраты части покрова зерна. Также, некоторое число пассивных пентозанов вымываются при промывке зерна и в ходе

приготовления его к помолу [Кобылянский и др. (Kobylyansky et al.), 2013].

Ксиланолитическая система ферментов и применение ферментных препаратов для деструкции пентозанов зерна

Содержание водорастворимых пентозанов в зерне ржи зависит, в первую очередь, от функционирования как ферментов биосинтеза, так и ферментов деградации соответствующих арабиноксиланов - ксиланаз. Важную регуляторную роль играют также белковые ингибиторы ксиланаз. Наиболее известными ингибиторами ксиланаз в зернах злаковых являются TAXI (*T. aestivum* Xylanase Inhibitor) и XIP (Xylanase Inhibiting Protein), причем последнего особенно много в зерне ржи [Денисенко (Denisenko), 2018]. Не вызывает сомнений то, что арабиноксиланы клеточной стенки ржи выполняют важные биологические функции, возможно их большое содержание именно в зерне ржи как раз и объясняет высокую устойчивость этой культуры к стрессовым факторам абиотической и биотической природы. Можно полагать, что пентозаны клеточной стенки важны для обеспечения устойчивости при действии стрессовых факторов, вызывающих дефицит влаги, так как их накапливается больше в жаркие годы [Пономарева и др. (Ponomareva et al.), 2015]. Поэтому попытки уменьшения содержания пентозанов путем увеличения уровня экспрессии и функциональной активности собственных (эндогенных) ферментов ксиланаз может оказать множественные негативные эффекты на параметры роста, продуктивности и стрессоустойчивости ржи. Эндогенные ингибиторы ксиланаз тоже важны самому растению, так как защищают зерно злаков от патогенных грибов, которые выделяют большое количество гидролитических ферментов при инфицировании растений. Что характерно, для ржи, по сравнению с другими культурами, показано более высокое содержание белковых ингибиторов ксиланаз [Денисенко (Denisenko), 2018], что может обуславливать ее более высокий уровень устойчивости к грибным заболеваниям. Таким образом, селекция на уменьшение активности ингибиторов ксиланаз может привести к уменьшению устойчивости ржи к грибным патогенам. На сегодняшний день отсутствует какая-либо информация о селекции ржи с высокой активностью эндогенных ксиланаз или низкой активностью ингибиторов ксиланаз с целью получения низкопентозановых сортов. В литературе обычно рассматривается возможность использования таких ферментов для экзогенной обработки зерна перед их использованием в качестве кормовых добавок. Обычно в рацион моногастричных животных

включают такие гидролитические ферменты, как ксиланазы, целлюлазы, β -глюканазы, пектиназы, маннаназы и др. которые используются как индивидуально, так и в виде мультиэнзимных комплексов [Феоктистова и др. (Feoktistova et al.), 2018]. Однако надо учитывать, что эндогенные белковые ингибиторы ксиланаз злаков сильно ограничивают возможности применения ферментных препаратов в кормовой и пищевой промышленности.

Из-за неоднородности и сложности структуры ксиланов их ферментативный гидролиз требует системы кооперативно действующих ферментов, которые можно отнести к так называемой ксиланолитической системе [Денисенко (Denisenko), 2018]. Данная система состоит, в первую очередь, из эндо-1,4- β -ксилаза, β -ксилозидаз, α -L-арабинофуранозидаз и некоторых других ферментов. Эндо-1,4- β -ксилазы гидролизуют гликозидные связи основной цепи ксилана, образуя короткие фрагменты ксилоолигосахаридов. β -ксилозидазы гидролизуют концевые связи с невосстанавливающего конца короткого ксилоолигосахарида и образуют ксилопиранозу.

α -L-арабинофуранозидазы катализируют отщепление боковых остатков L-арабинофуранозы, присоединенных α -1,2- или α -1,3-связями к основной цепи арабиноксиланов [Денисенко (Denisenko), 2018]. Ферменты ксиланолитической системы секретируются главным образом микроорганизмами и участвуют в разрушении клеточных стенок растений, наряду с другими ферментами, которые гидролизуют полисахариды, входящие в состав клеточной стенки, а также гидролизуют ксилан во время созревания семян. Ксиланазы также были обнаружены в морских водорослях, простейших, ракообразных, насекомых, улитках и в семенах растений. Среди всех источников ксиланаз для биотехнологического производства особенно интересны мицелиальные грибы, поскольку они секретируют эти ферменты во внешнюю среду, и уровни экспрессии ксиланаз на порядки выше, чем у дрожжей и бактерий. В бактериях ксиланазы экспрессируются со значительно более низкими уровнями активности, чем в грибах, и также ограничены внутриклеточными или периплазматическими фракциями клетки [Денисенко (Denisenko), 2018].

Как уже говорилось выше, в европейских странах включение зерна ржи в кормовые смеси домашним животным и птице сопровождается добавками ксиланаз и других гидролитических ферментов. Это значительно повышает переваримость и усвоение продуктов гидролиза белков, жиров и крахмала. Несмотря на то, что затраты на предварительную обработку зерна хлебопекарной ржи приводят к удорожанию корма на 30% [Кобылянский

и др. (Kobylyansky et al.), 2014], этот подход остается перспективным и для России с целью уменьшения содержания арабиноксиланов в зерне ржи. В производстве продуцентами таких гидролитических ферментов являются многочисленные виды грибов и бактерий. К примеру, грибы рода *Trichoderma* являются продуцентами эндо-1,4- β -ксилаза и эндо-1-3(4)- β -глюканаза, которые обладают высокой секреторной способностью. Данные ферменты используются в сельскохозяйственном производстве для переработки растительного сырья [Марков и др. (Markov et al.), 2006]. Так при добавлении ксиланаз и целлюлаз грибов рода *Trichoderma* в состав корма происходит гидролиз антипитательных полимеров, что в последующем снижает их негативное влияние. Морозова и др. (Morozova et al.) [2013] в своем исследовании проводили гидролиз зерновой смеси (ячмень - 50%, рожь - 40%, овес - 10%) ферментами штамма *Trichoderma reesei* M.18.2. в сочетании с коммерческим препаратом «Термамил». Гидролиз проводился при 60°C. В результате работы ксиланаз, амилаз и целлюлаз повышалось содержание в растворе арабинозы, ксилозы, мальтозы и глюкозы, что говорит о гидролизе крахмала и гетероксиланов. Из исследования был сделан вывод, что добавка целлюлаз и ксиланаз приводит в растворимое состояние до 42–43% зерна.

Микроорганизмы, разрушающие некрахмалистые полисахариды, широко распространены в природе и представлены микроскопическими грибами родов *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Rhizopus*, *Fusarium*, бактериями - *Bacillus*, *Erwinia*, *Cellulomonas*, *Clostridium* и др. [Lynd et al., 2002; Sharma et al., 2016]. В промышленных масштабах используются продуценты-микромикеты родов *Trichoderma*, *Aspergillus* и *Penicillium* [Sharma et al., 2016]. Ферменты, расщепляющие некрахмальные полисахариды, гидролизуют полисахариды клеточных стенок до олигосахаридов, способствуют росту нормальной микрофлоры кишечника животных [Bedford et al., 2012; Kiarie et al., 2013; Khadem et al., 2016]. Так, например, образуемые под действием ксиланаз, арабиноксилоолигосахариды стимулируют рост бифидобактерий [Park и др., 2016]. Также на фоне приема ксиланаз снижается количество патогенных бактерий рода *Salmonella* [Amerah et al., 2012]. Базидиомицет *Cerrena unicolor* BKM F3196 в условиях глубинного культивирования способен продуцировать ксиланазу и целлюлазу. Методами ионообменной и гидрофобной хроматографии были выделены препараты ксиланазы и целлюлазы, которыми обрабатывали растительные субстраты (рожь, пшеничные отруби, овес). Образование ксилоолигосахаридов указывает на то, что ксиланаз *C. unicolor* проявляет эндоксилазную активность.

Гидролиз проводили при pH 4.0 при температуре 40°C на протяжении 4 часов. Продуктами гидролиза ксиланазы *C. unicolor* были ксилотетраоза, ксилобиоза, в меньшей степени ксилоза. В небольших количествах были обнаружены ксилопентаоза и ксилотриоза, их количество постепенно убывало, к 24 часам реакции исчезало полностью. Белова и др. (Belova et al.) [2014] предполагают, что эти соединения подвергались дальнейшему гидролизу ксиланазой. Косвенно на это указывает накопление ксиланазы спустя 2 часа после начала реакции. Обработка растительных субстратов исследуемыми ферментами и их смесями приводила к получению восстанавливающих сахаров. Таким образом, авторы исследования рекомендуют использовать ксиланазу для осахаривания кормов, содержащих пшеничные отруби и рожь.

Перечень коммерческих кормовых ферментных препаратов довольно большой. К примеру, ксиланаза является активным компонентом препаратов Ронозим WX, Ксибетен-Ксил, Хостазим X-50, Эконаза ХТ 25 и других. Ксиланаза также входит в ряд мультиферментных кормовых препаратов: Натугрейн TS, Эндофид, Агроцел, Ахтра ХАР и другие. Имеются также мультиферментные комплексы российского производства, к примеру, МЭК-СХ-1 производимый ООО ПО «Сиббиофарм», в состав которого также входит ксиланаза [Феоктистова и др. (Feoktistova et al.), 2018]. Причем препарат МЭК-СХ-1, в отличие от других препаратов данной компании, предназначен для использования в составе комбикормов с повышенным содержанием зерна ржи. В научно-хозяйственном опыте, проведенном на лактирующих коровах с годовым удоем около 5000 кг, было установлено, что добавка МЭК-СХ-1 в комбикорма с рожью (50% по массе) повышала среднесуточный удой молока 4%-ной жирности на 1,7 кг, или на 8,8%, по сравнению с животными контрольной группы, получавшими тот же комбикорм, но без добавки фермента [http://vfermer.ru/rubrics/zhivotnovodstvo/zhivotnovodstvo_61.html]. К сожалению, многие ферментные препараты для обработки зерна ржи производятся за рубежом и стоят довольно дорого, поэтому актуальность представляет производство таких ферментов в нашей стране. Положительным примером в этой связи является компания ООО ПО «Сиббиофарм», производящая кроме МЭК-СХ-1 множество других ферментных препаратов для животноводства. Также в этой сфере работает ООО «Агрофермент» (Россия, Тамбовская обл.), мощности которого позволяют выпускать в год до 1000 тонн сухих ферментных препаратов. Данная компания выпускает Агроксил и Агроцелл, в состав которых входит ксиланаза и опыт данной компании является,

безусловно, уникальным для России [<http://agroferment.ru>]. В то же время есть также российские фирмы, являющиеся дистрибьюторами иностранных ферментных препаратов, к примеру, компания «ТЕХВЕТ» работает с концерном Framelco из Нидерландов [<https://tekhvet.ru/o-kompanii>].

Ферменты биосинтеза ксиланов и их гены

Основные связующие гликаны вторичных клеточных стенок растений представлены ксиланами, состоящими из линейного полимера β -(1,4)-связанных остатков ксилозы, замещенной салициловой кислотой, глюкуроновой кислотой (GlcA), 4-О-метилглюкуроновой кислотой (Me-GlcA), и остатками арабинозы. Существуют различия между ксиланами разных видов тканей одного растения. У двудольных растений ксиланы обнаружены во вторичных клеточных стенках, в первичных - не обнаружены [Bromley et al., 2013]. Предполагается, что ксиланы покрывают и связывают друг с другом целлюлозные микрофибриллы с помощью водородных связей. Ксиланы могут связываться и с другими полимерами - с лигнином через сложноэфирные связи с глюкуроновой кислотой (GlcA) и эфирные связи с ксилозой или арабинозой (ara) [Imamura et al., 1994; Balakshin et al., 2011].

Ксиланы являются важной частью клеточных стенок злаков и помимо прочего защищают растение от патогенных микроорганизмов. Очевидно, что растения имеющие очень небольшое содержание ксиланов будут характеризоваться уменьшением устойчивости к внешним воздействиям. Поэтому при селекции низкопентозановых форм ржи необходимо отбраковывать мутанты, имеющие из-за низкого содержания арабиноксиланов существенные дефекты в развитии. На содержание арабиноксиланов в ржаной муке могут оказывать влияние ферменты, расщепляющие эти соединения, однако повышение активности эндогенных ксиланаз может иметь отрицательные последствия для растения в целом. Поэтому при поиске низкопентозановых сортов может представлять интерес отбор форм с изменениями в нуклеотидных последовательностях генов многочисленных ферментов биосинтеза пентозанов, которые представлены, в первую очередь, гликозилтрансферазами. Также большой интерес представляет определение их экспрессионной активности. Можно полагать, что небольшое уменьшение содержания пентозанов из-за недостаточно эффективного функционирования гликозилтрансфераз может не иметь существенного отрицательного эффекта на другие хозяйственно-ценные признаки ржи.

У *A. thaliana* для синтеза каркаса ксилана необходимы две формы гликозилтрансфераз

семейства 43 (GT43) – *IRX9/IRX9L* (IRREGULAR XYLEM) и *IRX14/IRX14L*, а также одной формы семейства гликозилтрансфераз 47 (GT47) – *IRX10*, кодирующие предполагаемые ксилотрансферазы. *IRX9L* и *IRX10L* специализирующиеся на синтезе ксилана первичной клеточной стенки могут функционально отличаться от *IRX9* и *IRX10*, специализирующихся на синтезе ксилана вторичной клеточной стенки [Jenny Mortimer et al., 2015]. Мутации в этих генах вызывают снижение содержания ксилана [Lee et al., 2007; Brown et al., 2007], что может стать основой для поиска и отбора низкопентозановых форм ржи. Такой мутантный ксилан имеет более короткую длину цепи по сравнению с диким типом, однако олигосахарид восстановительного конца присутствует [Peña et al., 2007; Wu et al., 2007; Brown et al., 2009]. Гены *IRX9*, *IRX10* и *IRX14* играют доминирующую роль в регуляции синтеза ксиланового остова, а мутации в каждом гене приводят к снижению содержания ксилана и к некоторым ростовым дефектам, что, к сожалению, может оказаться определенной проблемой при селекции низкопентозановой ржи. Напротив, *IRX9*, *IRX10L* и *IRX14L* выполняют частично избыточные роли вместе со своими гомологами, поскольку потеря функции этих генов не имеет явного проявления в фенотипе, они лишь частично дополняют мутантные гены *IRX9*, *IRX10* и *IRX14*. Двойные мутации в каждой паре генов усиливают мутантный фенотип [Brown et al., 2007; Wu et al., 2009; Lee et al., 2010; Wu et al., 2010]. Однако недавние исследования показали, что эти пары генов играют эквивалентную роль в биосинтезе ксилана. *IRX9* и *IRX10* не участвуют в синтезе ксилана первичной клеточной стенки, но функционально могут обмениваться с *IRX9L* и *IRX10L* [Mortimer JC et al., 2015]. Два белка – *IRX15* и *IRX15L*, имеют домен DUF579, необходимый для удлинения ксиланового остова [Jensen et al., 2011; Brown et al., 2011]. Jensen et al. [2011] получили нокаутные линии *A. thaliana* генов *IRX15* и *IRX15L* и проанализировали их нижние стебли на наличие изменения состава моносахаридов. Никаких изменений у мутантов не обнаружилось. Двойной мутант в генах *IRX15* и *IRX15L* продемонстрировал снижение содержания ксиланов в стебле. Дальнейшая характеристика этого двойного мутанта показала нерегулярное строение вторичной клеточной стенки в клетках волокна и более низкую степень полимеризации ксилана. Таким образом, исследователи пришли к выводу, что *IRX15* и *IRX15L* функционируют избыточно и принимают участие в биосинтезе ксилана. Для биосинтеза олигосахарида с восстановительным концом необходимы гены

IRX7/IRX7L из семейства GT47, а также гены *IRX8* и *PARVUS* из семейства GT8. Мутации в этих генах ведут к почти полной потере тетрасахарида глюкуроноксила (GX), что сопровождается снижением содержания ксиланов, однако характер удлинения ксиланового остова никак не нарушается [Zhong et al., 2005; Peña et al., 2007; Persson et al., 2007; Lee et al., 2007; Lee et al., 2009].

Недавние биохимические и генетические исследования привели к идентификации генов, которые необходимы для модифицирования ксилана с боковой цепью. Было обнаружено, что глюкуроноксиламетилтрансфераза (GXMT-glucuronoxylan methyltransferase) 1, доменный белок DUF579 ответственны за 4-О-метилирование остатков глюкуроновой кислоты (GlcA) в метилглюкуроноксила (GX-(methyl)glucuronoxylan) [Urbanowicz и др., 2014]. Ферменты GUX 1, GUX2, GUX4 и GUX5 из семейства GT8, как предполагается, катализируют присоединение глюкуроновой кислоты (GlcA) к боковой цепи и 4-О-метилглюкароновой кислоты (MeGlcA) к остову метилглюкуроноксила [Lee et al., 2012; Rennie et al., 2012; Bromley et al., 2013; Mortimer et al., 2015]. Некоторые ксиланарабинозилтрансферазы, а также белки семейства GT61 риса и пшеницы, ответственны за перенос остатков арабинозы на ксилановый остов [Anders et al., 2012; Chiniquy et al., 2012].

На сегодняшний день геном ржи не секвенирован, более того в GenBank имеется лишь очень небольшое число опубликованных последовательностей ДНК для данной культуры. Среди злаковых культур рожь остается одним из самых малоизученных в генетическом отношении. Гены гликозилтрансфераз у ржи пока еще не секвенированы, в связи с чем изучение генов GT представляет определенные трудности. В то же время у злаковых ряд генов гликозилтрансфераз секвенирован, к примеру, у ближайших родственников ржи – *T. aestivum* и *Hordeum vulgare* (табл. 2). Также в GenBank опубликованы последовательности ряда генов гликозилтрансфераз семейств 43, 47 и 75 и у других злаковых – *Aegilops tauschii*, *Brachypodium distachyon*, *Lolium multiflorum*, *Oryza sativa*, *Panicum hallii*, *Setaria italica*, *Sorghum bicolor*, *Zea mays* и др. Можно полагать, что используя эти нуклеотидные последовательности можно подобрать универсальные праймеры для секвенирования и определения профиля экспрессии генов гликозилтрансфераз ржи. Полученные знания могут быть использованы при разработке подходов для маркер-ориентированной селекции ржи на низкое содержание пентозанов в зерне.

Таблица 2.

Некоторые гены мягкой пшеницы и ячменя, кодирующих гликозилтрансферазы семейств 43, 47 и 75, вовлеченных в биосинтез арабиноксиланов

Table 2. Some genes of bred wheat and barley encoding glycosyltransferases of families 43, 47 and 75, which are involved in the biosynthesis of arabinoxylans

Вид растения Plant species	Название гена Gene name	Номер доступа Accession number GenBank	Семейство белков Protein family	Ссылки References
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT43_2A</i>	HF913569.1	семейство 43 family 43	Lovegrove et al., 2013
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT43_2B</i>	HF913568.1	семейство 43 family 43	Lovegrove et al., 2013
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT43_2D</i>	HF913567.1	семейство 43 family 43	Lovegrove et al., 2013
<i>H. vulgare</i>	<i>HvGT43</i>	KT881118.1	семейство 43 family 43	Yang et al., 2017
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT47_2A</i>	HF913572.1	семейство 47 family 47	Lovegrove et al., 2013
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT47_2B</i>	HF913570.1	семейство 47 family 47	Lovegrove et al., 2013
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT47_2D</i>	HF913571.1	семейство 47 family 47	Lovegrove et al., 2013
<i>H. vulgare</i>	<i>HvGT47</i>	AK366860.1	семейство 47 family 47	Matsumoto et al., 2011
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT75-1</i>	HM236488.1	семейство 75-1 family 75-1	Zeng et al., 2010
<i>T. aestivum</i>	<i>TaGT75-4</i>	HM236489.1	семейство 75-4 family 75-4	Zeng et al., 2010
<i>H. vulgare</i>	Нет названия No name	AK357733.1	семейство 75-1 family 75-1	Matsumoto et al., 2011
<i>H. vulgare</i>	Нет названия No name	AK251821.1	семейство 75-1 family 75-1	Sato et al., 2009
<i>H. vulgare</i>	Нет названия No name	AK251667.1	семейство 75-4 family 75-4	Sato et al., 2009

Заключение

Важнейшим направлением селекции ржи является отбор его низкопентозановых форм. На сегодняшний день молекулярные маркеры низкого содержания пентозанов в зерне злаковых не определены. В биосинтезе пентозанов принимают участие гены гликозилтрансфераз семейств GT8, GT43, GT47 и GT75. Уменьшение содержания пентозанов в зерне ржи может быть связано с мутациями в этих генах. Поэтому представляет большой интерес секвенирование генов гликозилтрансфераз ржи у сортов ржи контрастно отличающихся по содержанию пентозанов в зерне. Выявленные мутации могут стать основой тест-систем для маркер-ориентированной селекции ржи на низкое содержание пентозанов в зерне.

Интерес к данной теме вызван исследованиями в рамках государственного задания №АААА-А19-119021190011-0 проводимых совместно с коллегами из Башкирского государственного аграрного университета под рук. проф. Р.Р.Исмагилова.

Литература

1. Бахтизин Н.Р. Озимая рожь. Уфа, Башкиргоиздат, 1972. 260 с.
2. Белова О.В., Лисов А.В., Винокурова Н.Г., Костеневич А.А., Сапунова Л.И., Лобанок А.Г., Леонтьевский А.А. Ксиланаза и целлюлаза гриба *Cerrena unicolor* ВКМ F 3196: получение, свойства, применение для осахаривания растительного сырья // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2014. Т. 50. № 2, С. 171–176.
3. Бушук В. Рожь: производство, химия и технология / В. Бушук, У. Кэмбел, Э. Древис. - М.: Колос, 1980. 247 с.
4. Голомолзин В.Д., Гридин В.Ф., Лебедева И.А. Корма и комбикорма для сельскохозяйственных животных. Екатеринбург. 2006. С. 142.
5. Гончаренко А.А., Исмагилов Р.Р., Беркутова Н.С., Ванюшина Т. Н., Аюпов Д. С. Оценка хлебопекарных качеств зерна озимой ржи по вязкости водного экстракта // *Доклады РАСХН*. 2005. №1. С. 6-13.

6. Гончаренко А.А., Ермаков С.А., Макаров А.В., Семенова Т.В., Точилин В.Н., Цыганкова Н.В. Использование дивергентного отбора по вязкости водного экстракта в селекции озимой ржи // *Зерновое хозяйство России*. 2011. № 5. С. 11–19.
7. Гридин В.Ф., Гафаров Ш.С. Организация полноценного кормления дойных коров в условиях Среднего Урала. Екатеринбург: Уральское аграрное издательство. 2012. С. 76.
8. Денисенко Ю.А. Белковая инженерия грибных ксиланаз 10-й семьи гликозидгидролаз // *Диссертация на соискание степени кандидата химических наук*. 2018. Москва. 138 с.
9. Зверкова З.Н. Зоотехническая оценка использования консервирования зерна озимой ржи в рационах лактирующих коров // *Кормопроизводство*. М. 2010. Декабрь. С. 40–43.
10. Исмагилов Р.Р., Нурлыгаянов Р.Б., Ванюшина Т.Н. Качество и технология производства продовольственного зерна озимой ржи. Академия Наук Республики Башкортостан. Москва. 2001.
11. Исмагилов Р.Р., Ванюшина Т.Н., Аюпов Д.С. Пентозаны ржи. Уфа: Изд-во БГАУ, 2006. 113 с.
12. Исмагилов Р.Р., Ахиярова Л.М. Кормовые качества зерна различных сортов озимой ржи // *Достижения науки и техники АПК*. 2007. № 11. С. 16–17.
13. Исмагилов, Р.Р. Изменчивость содержания водорастворимых пентозанов в зерне озимой ржи // *Достижения науки и техники АПК*. 2012. №6. С.35–36.
14. Исмагилов Р.Р., Назаров М.Р., Гайсина Л.Ф. Изменение качества зерна озимой ржи в зависимости от его размера // *Российский электронный научный журнал*. 2013. №6. С. 161–168.
15. Исмагилов Р.Р., Гайсина Л.Ф. Зависимость формоустойчивости ржаного хлеба от содержания в зерне пентозанов // *Вестник Башкирского государственного аграрного университета*. 2014. №2. С. 21–24.
16. Исмагилов Р.Р., Гайсина Л.Ф. Хлебопекарные качества зерна гибридов F1 озимой ржи // *Достижения науки и техники АПК*. 2015. Т. 29. №1. С. 24–26.
17. Кобылянский Д.В. Рожь. Генетические основы селекции. М., 1982.
18. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Основы селекции малопентозановой ржи // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. СПб: ВИР. 2009а. Т. 166. С. 112–118
19. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Перспективы селекции малопентозановой зернофуражной озимой ржи // *Озимая рожь: селекция, семеноводство, технология и переработка. Материалы Всероссийской научно-практической конференции; 1-3 июля. – г. Уфа: ГНУ БашНИИСХ*. 2009б. 248 с.
20. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Теоретические основы селекции зернофуражной ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов // *Сельскохозяйственная биология*. 2013. №2. С. 31–39.
21. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В., Потапова Г.Н., Ткаченко И.В., Галимов К.А. Изучение инновационной зернофуражной низкопентозановой озимой ржи // *Пермский вестник*. 2014. № 1. С. 10–16.
22. Кобылянский Д.В., Солодухина О.В. Использование доноров ценных признаков растений в селекции новых сортов озимой ржи // *Достижение науки и техники АПК*. 2015. Т. 29. №7. С. 7–12.
23. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В., Лунегова И.В., Новикова С.П., Хлопук М.С., Макаров В.И. Создание низкопентозановой ржи и возможности ее использования на корм животным // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017. Т. 178. №1. С. 31–40.
24. Кунакбаев С.А. Гарантийная культура (озимая рожь) // *Сельское хозяйство Башкирии*. 1961. № 2. С. 8–10.
25. Кулуев Б.Р., Сафиуллина М.Г. Регуляция роста клеток растяжением в растениях // *Успехи современной биологии*. 2015. Т. 135. №2. С. 148–163.
26. Марков А.В., Гусаков А.В., Дзедзюля Е.И., Устинов Б.Б., Антонов А.А., Окунев О.Н., Беккаревич А.О., Синицын А.П. Свойства гemicеллюлаз ферментного комплекса *Trichoderma longibrachiatum* // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2006. Т. 42. №46. С. 654–664.
27. Морозова Ю.А., Скворцов Е.В., Алимова Ф.К. Ксиланазы *Trichoderma reesei*- биосинтез и применение для гидролиза зерновых кормов // *Ученые записки Казанского университета*. 2013. Т. 55, кн. 2. С. 126–137.
28. Пичугин А.Б. Бортничество и земледелие Волжской Булгарии: к истории заимствований в материальной культуре // *Вестник Костромского государственного университета*. 2016. Т. 22. №3. С. 65–67.
29. Пономарева М.Л., Пономарев С.Н., Гильмуллина Л.Ф., Маннапова Г.С. Фенотипическая оценка содержания пентозанов в ржаном шроте методом определения вязкости водного экстракта // *Достижения науки и техники АПК*. 2015. Т. 29. № 11. С. 32–35.

30. Пономарева М.Л., Пономарев С.Н., Тагиров М.Ш., Гильмуллина Л.Ф., Маннапова Г.С. Генотипическая изменчивость содержания пентозанов в зерне озимой ржи // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. Т. 52. №5. С. 1041–1048.
31. Потапова Г.В., Ткаченко И.В., Галимов К.А. Новый зернофуражный сорт озимой ржи Янтарная // *Теория и практика мировой науки*. 2017. № 10. С. 66–69.
32. Солодухина О.В., Кобылянский В.Д., Кузнецова Л.И., Лавренyteва Н.С., Тимина М.А. Перспективы использования низкопентозановой ржи для хлебопекарных целей // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2018. №6. С. 3–5.
33. Сухарева А.С., Кулуев Б.Р. ДНК-маркеры для генетического анализа сортов культурных растений // *Biomcs*. 2018. Т. 10. №1. С. 69–84. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-15
34. Уткина Е.И. Селекция озимой ржи в условиях Волго-Вятского региона // *Диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук*. 2017. Киров. 343 с.
35. Феоктистова Н.В., Марданова А.М., Лутфуллин М.Т., Богомольная Л.М., Шарипова М.Р. Биопрепараты микробного происхождения в птицеводстве // *Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки*. 2018. Т. 160. №3. С. 395–418.
36. Amerah A.M., Mathis G., Hofacre C.L. Effect of xylanase and a blend of essential oils on performance and Salmonella colonization of broiler chickens challenged with Salmonella Heidelberg // *Poult. Sci*. 2012. V. 91. No 4. P. 943–947. doi: 10.3382/ps.2011- 01922
37. Anders N., Wilkinson M.D., Lovegrove A., Freeman J., Tryfona T., Pellny T.K., Weimar T., Mortimer J.C., Stott K., Baker J.M. Glycosyl transferases in family 61 mediate arabinofuranosyl transfer onto xylan in grasses // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012. V. 109. P. 989–993. doi: 10.1073/pnas.1115858109
38. Bach Knudsen K.E., Lærke H.N. Rye arabinoxylans: Molecular structure, physicochemical properties and physiological effects in the gastrointestinal tract // *Cereal Chem*. 2010. V. 87. P. 353–362. doi: 10.1094/CCHEM-87-4-0353
39. Balakshin M., Capanema E., Gracz H., Chang H., Jameel H. Quantification of lignin-carbohydrate linkages with high-resolution NMR spectroscopy // *Planta* 2011. V. 233. P. 1097–1110.
40. Bedford M.R., Cowieson A.J. Exogenous enzymes and their effects on intestinal microbiology // *Anim. Feed Sci. Technol*. 2012. V. 173. P. 76–85. doi: 10.1016/j.anifeedsci.2011.12.018
41. Boros D., Marquardt R.R., Slominski B.A., Guenter W. Extract viscosity as an indirect assay for water-soluble pentosans content in rye // *Cereal Chem*. 1993. V. 70. P. 575–580.
42. Boros D. Quality aspects of winter rye for feed purpose // *Proceedings of International Symposium on Rye Breeding and Genetics*. 28-30 June 2006. Vort. Pflanzenucht. 2007. P. 80–85.
43. Bromley J.R., Busse-Wicher M., Tryfona T., Mortimer J.C., Zhang Z., Brown D.M., Dupree P. GUX1 and GUX2 glucuronyltransferases decorate distinct domains of glucuronoxylan with different substitution patterns // *Plant J*. 2013. V. 74. P. 423–434.
44. Brown D., Wightman R., Zhang Z.N., Gomez L.D., Atanassov I., Bukowski J.P., Tryfona T., McQueen-Mason S.J., Dupree P., Turner S. Arabidopsis genes *IRREGULAR XYLEM (IRX15)* and *IRX15L* encode DUF579-containing proteins that are essential for normal xylan deposition in the secondary cell wall // *Plant J*. 2011. V. 66. P. 401–413. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04501.x
45. Brown D.M., Goubet F., Wong V.W., Goodacre R., Stephens E., Dupree P., Turner S.R. Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis // *Plant J*. 2007. V. 52. P. 1154–1168. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03307.x
46. Brown D.M., Zhang Z.N., Stephens E., Dupree P., Turner S.R. Characterization of IRX10 and IRX10-like reveals an essential role in glucuronoxylan biosynthesis in Arabidopsis // *Plant J*. 2009. V. 57. P. 732–746.
47. Burton R.A., Fincher G.B. Evolution and development of cell walls in cereal grains // *Front Plant Sci*. 2014. 5:456. doi: 10.3389/fpls.2014.00456
48. Chiniquy D., Sharma V., Schultink A., Baidoo E.E., Rautengarten C., Cheng K., Carroll A., Ulvskov P., Harholt J., Keasling J.D. XAX1 from glycosyltransferase family 61 mediates xylosyltransfer to rice xylan // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012. V. 109. P. 17117–17122. doi: 10.1073/pnas.1202079109
49. Cyran M., Cygankiewicz J. Content and composition of non-starch polysaccharide of rye flour in relation to its baking quality // *Proceeding of the Eucarpia Rye Meeting*. Radzikow. 2001. P. 291–298.
50. Ebringerova' A, Heinze T. Xylan and xylan derivatives – biopolymers with valuable properties, 1. Naturally occurring xylyans structures, isolation procedures and properties // *Macromol Rapid Commun*. 2000. V. 21. P. 542–556. doi:

- 10.1002/1521-3927(20000601)21:9<542::AID-MARC542>3.0.CO;2-7
51. Gan Y.T., McLeod J.G., Scoles G.L., Campbell G.L. Extract viscosity of winter rye: variation with temperature and precipitation // *Canad. J. Plant Sc.* 1997. V. 77. № 4. P. 555–560.
52. Imamura T., Watanabe T., Kuwahara M., Koshijima T. Ester linkages between lignin and glucuronic acid in lignin–carbohydrate complexes from *Fagus crenata* // *Phytochemistry*. 1994. V. 37. P. 1165–1173.
53. Izydorczyk M., Biliaderis C.G., Bushuk W. Physical properties of water-soluble pentosans from different wheat varieties // *Cereal Chem.* 1991. V. 68:145.
54. Izydorczyk M.S., Biliaderis C.G. Cereal arabinoxylans advances in structure and physicochemical properties // *Carbohydr. Polym.* 1995. V. 28: P. 33–48. doi: 10.1016/0144-8617(95)00077-1
55. Jensen J.K., Kim H., Cocuron J.C., Orler R., Ralph J., Wilkerson C.G. The DUF579 domain containing proteins IRX15 and IRX15-L affect xylan synthesis in Arabidopsis // *Plant J.* 2011. V. 66. P. 387–400. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2010.04475.x
56. Khadem A., Lourenzo M., Delezie E., Maertens L., Goderis A., Mombaerts R., Höfte M., Eeckhaut V., Van Immerseel F., Janssens G.P. Does release of encapsulated nutrients have an important role in the efficacy of xylanase in broilers? // *Poult. Sci.* 2016. V. 95. P. 1066–1076. doi: 10.3382/ps/pew002
57. Kiarie E., Romero L.F., Nyachoti C.M. The role of added feed enzymes in promoting gut health in swine and poultry // *Nutr. Res. Rev.* 2013. V. 26. P. 71–88. doi: 10.1017/S0954422413000048
58. Lee C., O'Neill M.A., Tsumuraya Y., Darvill A.G., Ye Z.-H. The irregular xylem9 mutant is deficient in xylan xylosyltransferase activity // *Plant Cell Physiol.* 2007. V. 48. P. 1624–1634.
59. Lee C., Zhong R., Richardson E.A., Himmelsbach D.S., McPhail B.T., Ye Z.H. The *PARVUS* gene is expressed in cells undergoing secondary wall thickening and is essential for glucuronoxylan biosynthesis // *Plant Cell Physiol.* 2007. V. 48. P. 1659–1672. doi: 10.1093/pcp/pcm155
60. Lee C., Teng Q., Huang W., Zhong R., Ye Z.H. The F8H glycosyltransferase is a functional paralog of FRA8 involved in glucuronoxylan biosynthesis in Arabidopsis // *Plant Cell Physiol.* 2009. V. 50. P. 812–827. doi: 10.1093/pcp/pcp025
61. Lee C., Teng Q., Huang W., Zhong R., Ye Z.H. The Arabidopsis family GT43 glycosyltransferases form two functionally nonredundant groups essential for the elongation of glucuronoxylan backbone // *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 526–541. doi: 10.1104/pp.110.155309
62. Lee C., Teng Q., Zhong R., Ye Z.H. Arabidopsis GUX proteins are glucuronyltransferases responsible for the addition of glucuronic acid side chains onto xylan // *Plant Cell Physiol.* 2012. V. 53. P. 1204–1216. doi: 10.1093/pcp/pcs064
63. Lovegrove A., Wilkinson M.D., Freeman J., Pellny T.K., Tosi P., Saulnier L., Shewry P.R., Mitchell R.A. RNA interference suppression of genes in glycosyl transferase families 43 and 47 in wheat starchy endosperm causes large decreases in arabinoxylan content // *Plant Physiol.* 2013. V. 163. P. 95–107. doi: 10.1104/pp.113.222653
64. Lynd L.R., Weimer P.J., van Zyl W.H., Pretorius I.S. Microbial cellulose utilization: Fundamentals and biotechnology // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2002. V. 66. P. 506–577.
65. Marquardt R., Brenes A., Zhang Z., Boros D. Use of enzyme to improve nutrient availability in poultry feedstuffs // *Animal Feed Science and Technology*. 1996. August. Bd. 60. P. 321–330.
66. Matsumoto T., Tanaka T., Sakai H., Amano N., Kanamori H., Kurita K., Kikuta A., Kamiya K., Yamamoto M., Ikawa H., Fujii N., Hori K., Itoh T., Sato K. Comprehensive sequence analysis of 24,783 barley full-length cDNAs derived from 12 clone libraries // *Plant Physiol.* 2011. V. 156(1). P. 20–28. doi: 10.1104/pp.110.171579
67. Mortimer J.C., Faria-Blanc N., Yu X., Tryfona T., Sorieul M., Ng Y.Z., Zhang Z., Stott K., Anders N., Dupree P. An unusual xylan in Arabidopsis primary cell walls is synthesised by *GUX3*, *IRX9L*, *IRX10L* and *IRX14* // *Plant J.* 2015. V. 83. P. 413–426. doi: 10.1111/tpj.12898
68. Park Y.H., Hamidon F., Rajangan Ch., Soh K.P., Gan Ch.Yu., Lim Th.S., Abdullah W.N.W., Liong M.T. Application of probiotics for the production of safe and high-quality poultry meat // *Korean J. Food Sci. Anim. Resour.* 2016. V. 36. P. 567–576. doi: 10.5851/kosfa.2016.36.5.567
69. Peña M.J., Zhong R.Q., Zhou G.K., Richardson E.A., O'Neill M.A., Darvill A.G., York W.S., Ye Z.H. Arabidopsis irregular xylem8 and irregular xylem9: implications for the complexity of glucuronoxylan biosynthesis // *Plant Cell.* 2007. V. 19. P. 549–563.
70. Persson S., Caffall K.H., Freshour G., Hilley M.T., Bauer S., Poindexter P., Hahn M.G., Mohnen D., Somerville C. The Arabidopsis irregular xylem8 mutant is deficient in glucuronoxylan and homogalacturonan, which are essential for secondary cell wall integrity // *Plant Cell.* 2007. V. 19. P. 237–255.

71. Rennie E.A., Hansen S.F., Baidoo E.E., Hadi M.Z., Keasling J.D., Scheller H.V. Three members of the Arabidopsis glycosyltransferase family 8 are xylan glucuronosyltransferases // *Plant Physiol.* 2012. V. 159. P. 1408–1417. doi: 10.1104/pp.112.200964
72. Sato K., Shin-I T., Seki M., Shinozaki K., Yoshida H., Takeda K., Yamazaki Y., Conte M., Kohara Y. Development of 5006 full-length CDNAs in barley: a tool for accessing cereal genomics resources // *DNA Res.* 2009. V. 16. P. 81–89. doi: 10.1093/dnares/dsn034
73. Sharma A., Tewari R., Rana S.S., Soni R., Soni S.K. Cellulases: Classification, methods of determination and industrial applications // *Appl. Biochem. Biotechnol.* 2016. V. 179. P. 1346–1380. doi: 10.1007/s12010-016-2070-3
74. Urbanowicz B.R., Pena M.J., Moniz H.A., Moremen K.W., York W.S. Two Arabidopsis proteins synthesize acetylated xylan *in vitro* // *Plant J.* 2014. V. 80. P. 197–206. doi: 10.1111/tpj.12643
75. Vinkx C.J.A., Delcou J.A. Rye (*Secale cereale* L.) arabinoxylans: A critical review // *Journal of Cereal Science.* 1996. V. 24. P. 1–14. doi: 10.1006/jcrs.1996.0032
76. Weipert D., Zwingelberg H. Quellstoff – Starkeverhältnis bei unterschiedlichen Roggenqualität // *Getreid, Mehl und Brot.* 1980, Bd. 34. No. 4. P. 97–100.
77. Wu A.M., Hornblad E., Voxeur A., Gerber L., Rihouey C., Lerouge P., Marchant A. Analysis of the Arabidopsis IRX9/IRX9-L and IRX14/IRX14-L pairs of glycosyltransferase genes reveals critical contributions to biosynthesis of the hemicellulose glucuronoxylan // *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 542–554. doi: 10.1104/pp.110.154971
78. Wu A.M., Rihouey C., Seveno M., Hornblad E., Singh S.K., Matsunaga T., Ishii T., Lerouge P., Marchant A. The Arabidopsis IRX10 and IRX10-LIKE glycosyltransferases are critical for glucuronoxylan biosynthesis during secondary cell wall formation // *Plant J.* 2009. V. 57. P. 718–731. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03724.x
79. Yang P., Habekuß A., Hofinger B.J., Kanyuka K., Kilian B., Graner A., Ordon F., Stein N. Sequence diversification in recessive alleles of two host factor genes suggests adaptive selection for bymovirus resistance in cultivated barley from East Asia // *Theor Appl Genet.* 2017. V. 130. P. 331–344. doi: 10.1007/s00122-016-2814-z
80. Zeng W., Jiang N., Nadella R., Killen T.L., Nadella V., Faik A. A glucurono(arabino)xylan synthase complex from wheat contains members of the GT43, GT47, and GT75 families and functions cooperatively // *Plant Physiol.* 2010. V. 154. P. 78–97. doi: 10.1104/pp.110.159749
81. Zhong R., Pena M.J., Zhou G.K., Nairn C.J., Wood-Jones A., Richardson E.A., Morrison W.H., Darvill A.G., York W.S., Ye Z.H. Arabidopsis fragile fiber8, which encodes a putative glucuronyltransferase, is essential for normal secondary wall synthesis // *Plant Cell.* 2005. V. 17. P. 3390–3408. doi: 10.1105/tpc.105.035501

References

1. Amerah A.M., Mathis G., Hofacre C.L. Effect of xylanase and a blend of essential oils on performance and Salmonella colonization of broiler chickens challenged with Salmonella Heidelberg. *Poult. Sci.* 2012. V. 91. No 4. P. 943–947. doi: 10.3382/ps.2011-01922
2. Anders N., Wilkinson M.D., Lovegrove A., Freeman J., Tryfona T., Pellny T.K., Weimar T., Mortimer J.C., Stott K., Baker J.M. Glycosyl transferases in family 61 mediate arabinofuranosyl transfer onto xylan in grasses. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2012. V. 109. P. 989–993. doi: 10.1073/pnas.1115858109
3. Bach Knudsen K.E., Lærke H.N. Rye arabinoxylans: Molecular structure, physicochemical properties and physiological effects in the gastrointestinal tract. *Cereal Chem.* 2010. V. 87. P. 353–362. doi: 10.1094/CCHEM-87-4-0353
4. Bakhtizin N.R. Winter rye. Ufa, Bashknigoizdat, 1972. 260 p. (In Russian).
5. Balakshin M., Capanema E., Gracz H., Chang H., Jameel H. Quantification of lignin-carbohydrate linkages with high-resolution NMR spectroscopy. *Planta* 2011. V. 233. P. 1097–1110.
6. Bedford M.R., Cowieson A.J. Exogenous enzymes and their effects on intestinal microbiology. *Anim. Feed Sci. Technol.* 2012. V. 173. P. 76–85. doi: 10.1016/j.anifeedsci.2011.12.018
7. Belova O.V., Lisov A.V., Vinokurova N.G., Kostenevich A.A., Leontievsky A.A., Sapunova L.I., Lobanok A.G. Xylanase and cellulase of fungus *Cerrena unicolor* VKM F-3196: Production, properties, and applications for the saccharification of plant material. *Applied Biochemistry and Microbiology.* 2014. V. 50. № 2. P. 148–153.
8. Boros D., Marquardt R.R., Slominski B.A., Guenter W. Extract viscosity as an indirect assay for water-soluble pentosans content in rye. *Cereal Chem.* 1993. V. 70. P. 575–580.
9. Boros D. Quality aspects of winter rye for feed purpose. *Proceedings of International Symposium on Rye Breeding and Genetics.* 28-30 June 2006. Vort. Pflanzenucht. 2007. P. 80–85.
10. Bromley J.R., Busse-Wicher M., Tryfona T., Mortimer J.C., Zhang Z., Brown D.M., Dupree P.

- GUX1 and GUX2 glucuronyltransferases decorate distinct domains of glucuronoxylan with different substitution patterns. *Plant J.* 2013. V. 74. P. 423–434.
11. Brown D., Wightman R., Zhang Z.N., Gomez L.D., Atanassov I., Bukowski J.P., Tryfona T., McQueen-Mason S.J., Dupree P., Turner S. Arabidopsis genes *IRREGULAR XYLEM (IRX15)* and *IRX15L* encode DUF579-containing proteins that are essential for normal xylan deposition in the secondary cell wall. *Plant J.* 2011. V. 66. P. 401–413. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2011.04501.x
 12. Brown D.M., Goubet F., Wong V.W., Goodacre R., Stephens E., Dupree P., Turner S.R. Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis. *Plant J.* 2007. V. 52. P. 1154–1168. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2007.03307.x
 13. Brown D.M., Zhang Z.N., Stephens E., Dupree P., Turner S.R. Characterization of IRX10 and IRX10-like reveals an essential role in glucuronoxylan biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J.* 2009. V. 57. P. 732–746.
 14. Burton R.A., Fincher G.B. Evolution and development of cell walls in cereal grains. *Front Plant Sci.* 2014. 5:456. doi: 10.3389/fpls.2014.00456
 15. Bushuk V. Rye: production, chemistry and technology / V. Bushuk, W. Campbell, E. Drews. - M.: Kolos, 1980. 247 p. (In Russian).
 16. Chiniquy D., Sharma V., Schultink A., Baidoo E.E., Rautengarten C., Cheng K., Carroll A., Ulvskov P., Harholt J., Keasling J.D. XAX1 from glycosyltransferase family 61 mediates xylosyltransfer to rice xylan. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2012. V. 109. P. 17117–17122. doi: 10.1073/pnas.1202079109
 17. Cyran M., Cygankiewicz J. Content and composition of non-starch polysaccharide of rye flour in relation to its baking quality. *Proceeding of the Eucarpia Rye Meeting.* Radzikow. 2001. P. 291–298.
 18. Denisenko Yu.A. Protein engineering of mushroom xylanases of the 10th family glycosidhydrolase. *The dissertation for the degree of candidate of chemical sciences.* 2018. Moscow. 138 p. (In Russian).
 19. Ebringerova' A., Heinze T. Xylan and xylan derivatives – biopolymers with valuable properties, 1. Naturally occurring xylans structures, isolation procedures and properties. *Macromol Rapid Commun.* 2000. V. 21. P. 542–556. doi: 10.1002/1521-3927(20000601)21:9<542::AID-MARC542>3.0.CO;2-7
 20. Feoktistova N.V., Mardanova A.M., Lutfullin M.T., Bogomolnaya L.M., Sharipova M.R. Biological products of microbial origin in poultry. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki.* 2018. V. 160. No. 3. P. 395–418. (In Russian).
 21. Gan Y.T., McLeod J.G., Scoles G.L., Campbell G.L. Extract viscosity of winter rye: variation with temperature and precipitation. *Canad. J. Plant Sc.* 1997. V. 77. № 4. P. 555–560.
 22. Golomolzin V.D., Gridin V.F., Lebedeva I.A. Feed and compound feeds for farm animals. Ekaterinburg. 2006. P. 142. (In Russian).
 23. Goncharenko A.A., Ismagilov R.R., Berkutova N.S., Vanyushina T.N., Ayupov D.S. Evaluation of the baking qualities of winter rye grain by the viscosity of the water extract. *Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences.* 2005. No. 1. P. 6–13. (In Russian).
 24. Goncharenko A.A., Ermakov S.A., Makarov A.V., Semenova T.V., Tochilin V.N., Tsygankova N.V. The use of divergent selection by viscosity of an aqueous extract in the selection of winter rye. *Grain Farm of Russia.* 2011. No. 5. P. 11–19. (In Russian).
 25. Gridin V.F., Gafarov Sh.S. Organization of full-fledged feeding of dairy cows in the conditions of the Middle Urals. Yekaterinburg: Ural Agricultural Publishing House. 2012. P. 76. (In Russian).
 26. Imamura T., Watanabe T., Kuwahara M., Koshijima T. Ester linkages between lignin and glucuronic acid in lignin-carbohydrate complexes from *Fagus crenata*. *Phytochemistry.* 1994. V. 37. P. 1165–1173.
 27. Ismagilov R.R., Nurlygayanov R.B., Vanyushina T.N. Quality and production technology of food grain of winter rye. *Academy of Sciences of the Republic of Bashkortostan.* Moscow. 2001. (In Russian).
 28. Ismagilov R.R., Vanyushina T.N., Ayupov D.S. Pentosans rye. Ufa: Publishing House of BGAU, 2006. 113 p. (In Russian).
 29. Ismagilov R.R., Akhiyarova L.M. Feed quality of grain of various varieties of winter rye. *Achievements of science and technology of the agro-industrial complex.* 2007. No. 11. P. 16–17. (In Russian).
 30. Ismagilov R.R. Variability of the content of water-soluble pentosans in winter rye grain. *Achievements of science and technology of the agro-industrial complex.* 2012. No. 6. P. 35–36. (In Russian).
 31. Ismagilov R.R., Nazarov M.R., Gaysina L.F. Change in grain quality of winter rye depending on its size. *Russian Electronic Scientific Journal.* 2013. No. 6. P. 161–168. (In Russian).
 32. Ismagilov R.R., Gaysina L.F. The dependence of

- the form stability of rye bread on the content of pentosans in the grain. *Bulletin of the Bashkir State Agrarian University*. 2014. No. 2. P. 21-24. (In Russian).
33. Ismagilov R.R., Gaysina L.F. Bakery grain qualities of winter rye F1 hybrids. *Achievements of science and technology of the agro-industrial complex*. 2015. V. 29. No. 1. P. 24-26. (In Russian).
 34. Izydorczyk M., Biliaderis C.G., Bushuk W. Physical properties of water-soluble pentosans from different wheat varieties. *Cereal Chem.* 1991. V. 68:145.
 35. Izydorczyk M.S., Biliaderis C.G. Cereal arabinoxylans advances in structure and physicochemical properties. *Carbohydr. Polym.* 1995. V. 28. P. 33–48. doi: 10.1016/0144-8617(95)00077-1
 36. Jensen J.K., Kim H., Cocuron J.C., Orlor R., Ralph J., Wilkerson C.G. The DUF579 domain containing proteins IRX15 and IRX15-L affect xylan synthesis in Arabidopsis. *Plant J.* 2011. V. 66. P. 387–400. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2010.04475.x
 37. Khadem A., Lourenzo M., Delezie E., Maertens L., Goderis A., Mombaerts R., Höfte M., Eeckhaut V., Van Immerseel F., Janssens G.P. Does release of encapsulated nutrients have an important role in the efficacy of xylanase in broilers? *Poult. Sci.* 2016. V. 95. P. 1066–1076. doi: 10.3382/ps/pew002
 38. Kiarie E., Romero L.F., Nyachoti C.M. The role of added feed enzymes in promoting gut health in swine and poultry. *Nutr. Res. Rev.* 2013. V. 26. P. 71–88. doi: 10.1017/S0954422413000048
 39. Kobylansky D.V. Rye. Genetic basis of selection. M. 1982. (In Russian).
 40. Kobylansky V.D., Solodukhina O.V. Fundamentals of selection of low pentosan rye. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. SPb: VIR. 2009a. T. 166. P. 112–118. (In Russian).
 41. Kobylansky V.D., Solodukhina O.V. Prospects for selection of low-pentosan grain feed rye. *Winter rye: selection, seed production, technology and processing. Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference*. July 1-3. - Ufa: GNU BashNIIISH, 2009b. 248 p. (In Russian).
 42. Kobylansky V.D., Solodukhina O.V. The theoretical basis of the selection of feed rye with a low content of water-soluble pentosans. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2013. No. 2. P. 31–39. (In Russian).
 43. Kobylansky V.D., Solodukhina O.V., Potapova G.N., Tkachenko I.V., Galimov K.A. Studying innovative grain-fed low-pentosan winter rye. *Perm Bulletin*. 2014. No. 1. P. 10–16. (In Russian).
 44. Kobylansky D.V., Solodukhina O.V. The use of donors of valuable plant traits in breeding new varieties of winter rye. *Achievements of Science and Technology of AICis*. 2015. V. 29. No. 7. P. 7-12. (In Russian).
 45. Kobylansky V.D., Solodukhina O.V., Lunegova I.V., Novikova S.P., Khlopyuk M.S., Makarov V.I. The creation of low-pentosan rye and the possibility of its use in animal feed. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017. V. 178. No. 1. P. 31–40. (In Russian).
 46. Kuliev B.R., Safiullina M.G. 2015. Regulation of cell expansion in plants. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 135 (2): 148–163. (In Russian).
 47. Kunakbaev S.A. Guaranteed culture (winter rye). *Agriculture of Bashkiria*. 1961. No. 2. P. 8–10. (In Russian).
 48. Lee C., O'Neill M.A., Tsumuraya Y., Darvill A.G., Ye Z.H. The irregular xylem9 mutant is deficient in xylan xylosyltransferase activity. *Plant Cell Physiol.* 2007. V. 48. P. 1624–1634.
 49. Lee C., Teng Q., Huang W., Zhong R., Ye Z.H. The Arabidopsis family GT43 glycosyltransferases form two functionally nonredundant groups essential for the elongation of glucuronoxylan backbone. *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 526–541. doi: 10.1104/pp.110.155309
 50. Lee C., Teng Q., Huang W., Zhong R., Ye Z.H. The F8H glycosyltransferase is a functional paralog of FRA8 involved in glucuronoxylan biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 2009. V. 50. P. 812–827. doi: 10.1093/pcp/pcp025
 51. Lee C., Teng Q., Zhong R., Ye Z.H. Arabidopsis GUX proteins are glucuronyltransferases responsible for the addition of glucuronic acid side chains onto xylan. *Plant Cell Physiol.* 2012. V. 53. P. 1204–1216. doi: 10.1093/pcp/pcs064
 52. Lee C., Zhong R., Richardson E.A., Himmelsbach D.S., McPhail B.T., Ye Z.H. The PARVUS gene is expressed in cells undergoing secondary wall thickening and is essential for glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 2007. V. 48. P. 1659–1672. doi: 10.1093/pcp/pcm155
 53. Lovegrove A., Wilkinson M.D., Freeman J., Pellny T.K., Tosi P., Saulnier L., Shewry P.R., Mitchell R.A. RNA interference suppression of genes in glycosyl transferase families 43 and 47 in wheat starchy endosperm causes large decreases in arabinoxylan content. *Plant Physiol.* 2013. V. 163. P. 95–107. doi: 10.1104/pp.113.222653
 54. Lynd L.R., Weimer P.J., van Zyl W.H., Pretorius I.S. Microbial cellulose utilization: Fundamentals and biotechnology. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2002. V. 66. P. 506–577.

55. Markov A.V., Gusakov A.V., Dzedzyulya E.I., Ustinov B.B., Antonov A.A., Sinitsyn A.P., Okunev O.N., Bekkarevich A.O. Properties of hemicellulases of the enzyme complex from *Trichoderma longibrachiatum*. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2006. V. 42. No. 6. P. 573-583.
56. Marquardt R., Brenes A., Zhang Z., Boros D. Use of enzyme to improve nutrient availability in poultry feedstuffs. *Animal Feed Science and Technology*. 1996. August. Bd. 60. P. 321-330.
57. Matsumoto T., Tanaka T., Sakai H., Amano N., Kanamori H., Kurita K., Kikuta A., Kamiya K., Yamamoto M., Ikawa H., Fujii N., Hori K., Itoh T., Sato K. Comprehensive sequence analysis of 24,783 barley full-length cDNAs derived from 12 clone libraries. *Plant Physiol*. 2011. V. 156(1). P. 20-28. doi: 10.1104/pp.110.171579
58. Morozova Yu.A., Skvortsov E.V., Alimova F.K. Xylanases *Trichoderma reesei*- biosynthesis and use for the hydrolysis of grain feed. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta*. 2013. V. 55, P. 126-137.
59. Mortimer J.C., Faria-Blanc N., Yu X., Tryfona T., Sorieul M., Ng Y.Z., Zhang Z., Stott K., Anders N., Dupree P. An unusual xylan in *Arabidopsis* primary cell walls is synthesised by *GUX3*, *IRX9L*, *IRX10L* and *IRX14*. *Plant J*. 2015. V. 83. P. 413-426. doi: 10.1111/tpj.12898
60. Park Y.H., Hamidon F., Rajangan Ch., Soh K.P., Gan Ch.Yu., Lim Th.S., Abdullah W.N.W., Liong M.T. Application of probiotics for the production of safe and high-quality poultry meat. *Korean J. Food Sci. Anim. Resour*. 2016. V. 36. P. 567-576. doi: 10.5851/kosfa.2016.36.5.567
61. Peña M.J., Zhong R.Q., Zhou G.K., Richardson E.A., O'Neill M.A., Darvill A.G., York W.S., Ye Z.H. *Arabidopsis irregular xylem8* and *irregular xylem9*: implications for the complexity of glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell*. 2007. V. 19. P. 549-563.
62. Persson S., Caffall K.H., Freshour G., Hilley M.T., Bauer S., Poindexter P., Hahn M.G., Mohnen D., Somerville C. The *Arabidopsis irregular xylem8* mutant is deficient in glucuronoxylan and homogalacturonan, which are essential for secondary cell wall integrity. *Plant Cell*. 2007. V. 19. P. 237-255.
63. Pichugin A.B. Bortnichestvo and agriculture of the Volga Bulgaria: to the history of borrowing in material culture. *Bulletin of the Kostroma State University*. 2016. V. 22. No. 3. P. 65-67. (In Russian).
64. Ponomareva M.L., Ponomarev S.N., Gilmullina L.F., Mannapova G.S. Phenotypic assessment of the content of pentosans in rye meal by determining the viscosity of the aqueous extract. *Achievements of Science and Technology of AICis*. 2015. V. 29. No. 11. P. 32-35. (In Russian).
65. Ponomareva M.L., Ponomarev S.N., Tagirov M.Sh., Gilmullina L.F., Mannapova G.S. Genotypic variability of the content of pentosans in winter rye grain. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 2017. V. 52. No. 5. P. 1041-1048.
66. Potapova G.V., Tkachenko I.V., Galimov K.A. A new grain variety of winter rye Amber. *Theory and practice of world science*. 2017. No. 10. P. 66-69. (In Russian).
67. Rennie E.A., Hansen S.F., Baidoo E.E., Hadi M.Z., Keasling J.D., Scheller H.V. Three members of the *Arabidopsis* glycosyltransferase family 8 are xylan glucuronosyltransferases. *Plant Physiol*. 2012. V. 159. P. 1408-1417. doi: 10.1104/pp.112.200964
68. Sato K., Shin-I T., Seki M., Shinozaki K., Yoshida H., Takeda K., Yamazaki Y., Conte M., Kohara Y. Development of 5006 full-length cDNAs in barley: a tool for accessing cereal genomics resources. *DNA Res*. 2009. V. 16. P. 81-89. doi: 10.1093/dnares/dsn034
69. Sharma A., Tewari R., Rana S.S., Soni R., Soni S.K. Cellulases: Classification, methods of determination and industrial applications. *Appl. Biochem. Biotechnol*. 2016. V. 179. P. 1346-1380. doi: 10.1007/s12010-016-2070-3
70. Solodukhina O.V., Kobylansky V.D., Kuznetsova L.I., Lavrentyeva N.S., Timina M.A. Prospects for the use of low pentosan rye for baking purposes. *Russian Agricultural Science*. 2018. No. 6. P. 3-5. (In Russian).
71. Sukhareva A.S., Kuluev B.R. DNA markers for genetic analysis of crops. *Biomics*. 2018. 10(1). P. 69-84. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-15 (In Russian).
72. Urbanowicz B.R., Pena M.J., Moniz H.A., Moremen K.W., York W.S. Two *Arabidopsis* proteins synthesize acetylated xylan *in vitro*. *Plant J*. 2014. V. 80. P. 197-206. doi: 10.1111/tpj.12643
73. Utkina E.I. Selection of winter rye in the Volga-Vyatka region. *The dissertation for the degree of Doctor of Agricultural Sciences*. 2017. Kirov. 343 p. (In Russian).
74. Vinkx C.J.A., Delcou J.A. Rye (*Secale cereale* L.) arabinoxylans: A critical review. *Journal of Cereal Science*. 1996. V. 24. P. 1-14. doi: 10.1006/jcrs.1996.0032
75. Weipert D., Zwingelberg H. Quellstoff – Starkeverhältnis bei unterschiedlichen Roggenqualität. *Getreid, Mehl und Brot*. 1980. Bd. 34, No. 4. P. 97-100.
76. Wu A.M., Hornblad E., Voxeur A., Gerber L., Rihouey C., Lerouge P., Marchant A. Analysis of the *Arabidopsis* IRX9/IRX9-L and IRX14/IRX14-L

- pairs of glycosyltransferase genes reveals critical contributions to biosynthesis of the hemicellulose glucuronoxylan. *Plant Physiol.* 2010. V. 153. P. 542–554. doi: 10.1104/pp.110.154971
77. Wu A.M., Rihouey C., Seveno M., Hornblad E., Singh S.K., Matsunaga T., Ishii T., Lerouge P., Marchant A. The Arabidopsis IRX10 and IRX10-LIKE glycosyltransferases are critical for glucuronoxylan biosynthesis during secondary cell wall formation. *Plant J.* 2009. V. 57. P. 718–731. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03724.x
78. Yang P., Habekuß A., Hofinger B.J., Kanyuka K., Kilian B., Graner A., Ordon F., Stein N. Sequence diversification in recessive alleles of two host factor genes suggests adaptive selection for bymovirus resistance in cultivated barley from East Asia. *Theor Appl Genet.* 2017. V. 130. P. 331–344. doi: 10.1007/s00122-016-2814-z
79. Zeng W., Jiang N., Nadella R., Killen T.L., Nadella V., Faik A. A glucurono(arabino)xylan synthase complex from wheat contains members of the GT43, GT47, and GT75 families and functions cooperatively. *Plant Physiol.* 2010. V. 154. P. 78–97. doi: 10.1104/pp.110.159749
80. Zhong R., Pena M.J., Zhou G.K., Nairn C.J., Wood-Jones A., Richardson E.A., Morrison W.H., Darvill A.G., York W.S., Ye Z.H. Arabidopsis fragile fiber8, which encodes a putative glucuronyltransferase, is essential for normal secondary wall synthesis. *Plant Cell.* 2005. V. 17. P. 3390–3408. doi: 10.1105/tpc.105.035501
81. Zverkova Z.N. Zootechnical assessment of the use of canning of winter rye grain in the diets of lactating cows. LLC. *Kormoproizvodstvo.* M. 2010. P. 40–43. (In Russian).