

Національна академія аграрних наук України
Інститут захисту рослин

Національна академія наук України
Державна установа «Інститут харчової біотехнології та геноміки
Національної академії наук України»

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Козуб Наталія Олександрівна

УДК 575+577.1: 633.1

ДИСЕРТАЦІЯ

**Різноманітність та ефекти кластерів проламінових генів *Triticum aestivum* L.
та споріднених видів**

03.00.22 — молекулярна генетика
біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____  _____ Н.О.Козуб

Науковий консультант Блюм Ярослав Борисович, доктор біологічних наук,
професор, академік НАН України

Київ –2020

АНОТАЦІЯ

Козуб Н.О. Різноманітність та ефекти кластерів проламінових генів *Triticum aestivum* L. та споріднених видів. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.22 — молекулярна генетика – Інститут захисту рослин Національної академії аграрних наук України – Державна установа «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України», Київ, 2020.

Робота присвячена вивченню різноманітності кластерів проламінових генів (алелів проламінових локусів) *Triticum aestivum* L. та культивованих і дикорослих споріднених видів, ролі рекомбінації, мутацій і інтрогресій у збільшенні їх різноманітності та дослідженню ефектів присутності певних проламінових алелів.

Досліджували проламінові локуси хромосом першої гомеологічної групи, зокрема, гліадинові локуси *Gli-1* та локуси високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-1*, а також секалінові локуси хромосоми 1R. Особливістю роботи було комплексне дослідження різноманітності алелів запасних білків у гексаплоїдних пшениць *T. aestivum* та *T. spelta* L. (BBAADD), тетраплоїдних пшениць *T. durum* Desf. та *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. (BBAA), а також гексаплоїдного тритикале X *Triticosecale* Wittmack (BBAARR), що дало змогу виявити спільні алелі в їх генофонді. Дикорослі види були представлені *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy (VV) та *Aegilops biuncialis* Vis. (UUMM).

У результаті аналізу колекцій сортів пшениці м'якої, гібридного матеріалу, мутагенезу (гамма-опромінення сухих зерен) ідентифіковано нові алелі, що виникли в результаті внутрішньолокусної рекомбінації (*Gli-B1fg** *Gli-A1ag*, *Glu-B1er*), мутацій (*Gli-B1b1**, нуль-алелі за локусами *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, нуль-алель за локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS, індуковані і спонтанні мутації алеля *Gli-B1b*, пов'язані з втратою одного і двох компонентів гліадинового блоку, кодованого цим алелем; індукована мутація алеля

Gli-B1l (секалінового алеля *Gli-R1* в складі 1BL.1RS), пов'язана зі зміною рухливості секалінового компонента, спонтанна мутація *Gli-B1l*, пов'язана з підсиленням синтезом секалінового компонента), алелі рекомбінантно-інтрогресивного походження (два рекомбінантні алелі локусу *Gli-D1* з участю генів *T. aestivum* і *Ae. cylindrica*; алель *Gli-B1bLast* у сорту Ластівка одеська, що містить гени від алеля *Gli-B1b* та, найбільш ймовірно, від *Ae. variabilis*), алелі *Gli-B1x* та *Gli-A3e*, які також ідентифіковано у *T. dicocum*. Частота мутацій гліадинових локусів, індукована гамма-опроміненням сухих зерен дозою 200 Гр, становила 7,4%, в контролі частота спонтанних мутацій була 0,5%. Виявлено, що мутації за локусом *Gli-R1*, які викликали зміну рухливості або підсилення синтезу секалінового компонента, та мутація алеля *Gli-B1b*, пов'язана з відсутністю синтезу γ -гліадину і мінорного ω -гліадину, привели до зниження твердозерності.

Встановлено генетичну відстань $0,65 \pm 0,18$ сМ між групами генів локусу *Gli-D1* – геном, що кодує ω -гліадин j_5 блоку “j”, і генами, що кодують решту ω -гліадинів (j_{1-4}), цього алеля. Визначено відстань $0,27 \pm 0,14\%$ сМ між групами генів алеля *cl* локусу *Gli-D1* *Ae. cylindrica* та їх розміщення відносно гена кольору колоскових лусок (*Rg-D1c* – *Gli-D1cl₁₋₃* – *Gli-D1cl_{4,5}* – центромера). Показано, що присутність алеля *Gli-D1cl* при вирощуванні в зоні Лісостепу не приводила до зниження рівня прояву ознак продуктивності, проте виявлено епістатичні взаємодії локусу *Gli-ID* з деякими іншими локусами запасних білків.

З використанням аналізу проламінових локусів вперше ідентифіковано носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo серед сортів *T. aestivum* української і російської селекції. На житньому плечі 1RS ідентифіковано новий секаліновий локус, позначений *Sec-N*, прокартовано його дистально від локусу *Sec-1* (*Gli-R1*) на відстані 10–20 сМ та зроблено припущення, що *Sec-N* є гомеологічним локусам *Gli-1* пшениці. Ідентифіковано 4 алелі локусу *Sec-N*. Ідентифіковано транслокацію 1BL.1RS з секаліновими алелями локусів *Sec-1* та *Sec-N* типу Amigo у сорту MV Táltos, нову транслокацію 1BL.1RS з новими алелями секалінових локусів у сорту Вишиванка, створено лінію CWX з транслокацією 1BL.1RS з секаліновими

алелями від жита Воронежське СГП. Створено популяцію F₆ рекомбінантно-інбредних ліній пшениці від схрещування між носіями 1RS від жита Petkus та Insave в складі 1BL.1RS і 1AL.1RS (Б-16 × 7086 AR). З використанням алелів проламінових локусів ідентифіковано лінії з рекомбінантними плечима 1RS у складі транслокацій. Визначено частоту рекомбінації між 1RS у складі 1AL.1RS та 1BL.1RS – $7 \pm 1\%$ (за *Gli-R1*).

Міжвидовою гібридизацією (пряме схрещування та беккросування) та маркерним добором створено матеріал *T. aestivum* з інтрогресіями хромосоми 1U *Ae. biuncialis* або лише її довгого плеча, з синтезом у зерні специфічного блоку високомолекулярних субодиниць глютенінів та гліадинів у носіїв цілої хромосоми або лише блоку високомолекулярних субодиниць глютенінів у носіїв 1UL. Визначено частоту поперечного розщеплення за центромерою у гібридів *T. aestivum*, моносомних за 1U *Ae. biuncialis*: $9,04 \pm 1,42\%$. Виявлено більшу частоту втрати пліч 1US, ніж 1UL. Визначено, що присутність інтрогресованого алеля локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis* в геномі *T. aestivum* пов'язана з високим значенням показника седиментації SDS30, ефект цього алеля є близьким до ефекту алеля *Glu-B1a1*.

Частота транслокацій з участю плеча 1RS серед українських озимих сортів *T. aestivum* – 23% є істотно вищою, ніж серед ярих сортів, 8,8%. З використанням алелів проламінових локусів виявлено, що показники перезаплення збільшуються зі збільшенням дози житнього плеча 1RS у складі 1BL.1RS в геномі *T. aestivum* при сприятливих для цього погодних умовах під час цвітіння (в умовах посухи). Вперше показано що, для транслокації 1AL.1RS типу Amigo не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот *T. aestivum* за її присутністю, на відміну від 1BL.1RS типу Кавказ. Виявлено позитивний ефект присутності транслокації 1AL.1RS типу Amigo на прояв ознак продуктивності, порівняно з наявним плечем 1AS в умовах Лісостепу та відсутність відмінностей в зоні Степу. За допомогою аналізу генотипів за проламіновими локусами з врахуванням дози гена виявлено, що гамма-опромінення сухих зерен F₁ *T. aestivum* дозою 200 Гр приводило до відносного підвищення частоти пилкових зерен з транслокацією

1BL.1RS, які взяли участь у формуванні зернівок F₂, порівняно з контролем. Виявлено, що у варіанті з гамма-опроміненням у дозі 200 Гр (або відповідній дозі за рівнем зниження виживання – 20–30%) зерен F₂ найменше знижує ознаки продуктивності відносно свого значення у контролі гомозигота за 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації. Виявлено, що одночасна присутність двох транслокацій 1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ у гібридів *T. aestivum* приводить до зниження озерненості, причому сорт Миронівська 67 несе фактори, які підсилюють зниження озерненості у гібридів з двома різними транслокаціями. Показано можливість гетерозису у гібридів з двома транслокаціями 1AL.1RS і 1BL.1RS, незважаючи на зниження озерненості, однак прояв гетерозису залежить від генетичного тла. За допомогою маркерного добору створено лінії пшениці м'якої озимої з транслокацією 1BL.1RS, зчепленою зі алелем *Glu-B1a1*, та визначено, що вони мають показник SDS-седиментації на рівні сорту Безоста 1 при наявності аналогічного алеля *Glu-D1d*.

Досліджено різноманітність алелів проламінових локусів колекцій українських та грецьких сортів пшениці м'якої, грецьких сортів та місцевих популяцій пшениці твердої, українських і грецьких зразків тритикале, колекцій зразків *T. spelta* та *T. dicoccum* з Національного центру генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ).

Визначено алельний склад локусів запасних білків та генетичну різноманітність груп українських озимих сортів *T. aestivum* різного походження. У групах цих сортів виявлено не випадкові асоціації алелів локусів *Gli-B1*, *Gli-A3*, *Gli-D1* та ДНК-маркерів генів стійкості проти збудників хвороб: гена *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* стійкості проти низки біотрофних фітопатогенів, гена *TDF_076_2D* помірної стійкості проти збудників фузаріозу колоса, гена *Tsn1* чутливості до токсинів А грибів-збудників піренофорозу та септоріозу колоса. Відмічено формування не випадкових асоціацій алелів локусів запасних білків у групах сортів, створених після 1996 р.: особливістю групи сортів Правобережного Лісостепу України є поєднання алелів *Gli-A1w* (маркер транслокації 1AL.1RS типу Amigo), *Glu-B1d*, для групи сортів зони Степу України – це поєднання алелів *Gli-*

Alg, Glu-B1a1. Відмічено зміни в популяційній структурі за локусами запасних білків для групи сортів Селекційно-генетичного інституту (СГІ), створених після 2010 р, порівняно з групами сортів СГІ, створених у попередні періоди, на відміну від однотипної популяційної структури сортів Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла (МПП) у три періоди селекції (до 1996 р., з 1996 по 2010, після 2010 р). Для груп сортів СГІ і МПП різних періодів створення показано поступові зміни частот деяких алелів локусів запасних білків, які корелюють з підвищенням температури. Можна припустити, що алелі локусів запасних білків, частота яких істотно зросла за останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими хромосомними ділянками, зокрема, пов'язаними з реакцією на підвищену температуру.

У колекції грецьких зразків *T. durum* виявлено більшу генетичну різноманітність за локусами запасних білків у місцевих популяцій, ніж у комерційних сортів. Більшість комерційних грецьких сортів *T. durum* мають фіксовану асоціацію алелів *Gli-A1r, Gli-B1h, Glu-A1c, Glu-B1u*. Найбільш ймовірною причиною формування такої стабільної асоціації є пов'язаність цих алелів з високим рівнем якості пасти. Існування аналогічної переважної асоціації трьох алелів у місцевих популяцій – *Gli-A1r, Gli-B1h, Glu-A1c* вказує на можливість формування коадаптивної асоціації алелів, яка може бути пов'язана зі стійкістю до стресових факторів під час вегетації.

У зразка *T. spelta* var. *duhamelianum* UA0300306 ідентифіковано новий алель *Gli-B1ps**. Гібридологічним аналізом визначено, що у *T. spelta* var. *caeruleum* темний колір колоса визначається геном на хромосомі 1A, зчепленим з алелем *Gli-A1j*.

Аналіз алелів проламінових локусів зразків колекції *T. dicoccum* показав, що переважні алелі локусу *Gli-B1* пов'язані з належністю *T. dicoccum* до певного підвиду: алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є характерними для європейських полб, *Gli-B1x* – для східних полб, *Gli-B1g* – для ефіопських полб. Більшість переважних алелів локусів запасних білків в колекції *T. dicoccum* також зустрічаються у гексаплоїдних пшениць. У результаті дослідження вищенаведених колекцій виявлено спільні алелі за локусами запасних білків у різних видів пшениці

і тритикале. Вперше ідентифіковано спільні алелі *g*, *h*, *x* локусу *Gli-B1* у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць. Вперше показано, що алель *Gli-A3e* є спільним для *T. dicoccum* і *T. aestivum*. Зроблено припущення, що спільні алелі є найбільш «архаїчними» алелями і генотипи тетраплоїдної пшениці з подібними алелями були предковими формами гексаплоїдної пшениці.

Запропоновано аналіз ω-гліадинів на SDS-електрофореграмі як маркер *Gli-V1* для дослідження популяцій *D. villosum*, який можливо застосовувати одночасно з аналізом високомолекулярних субодиниць глютенінів. Визначено переважні алелі локусів *Glu-V1* та *Gli-V1* та виявлено істотні відмінності популяцій *D. villosum* Берегового і Херсонеса за частотами алелів цих локусів.

У *Ae. biuncialis* вперше ідентифіковано алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і локусів гліадинів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*: 11 алелів локусу *Glu-U1*, 19 алелів *Glu-M^b1*, 21 алель *Gli-U1*, 12 *Gli-M^b1*. Різноманітність ідентифікованих алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis*, виявлена на матеріалі з незначної, маргінальної частини ареалу виду – з Кримського півострова, перевищує відому різноманітність алелів у його диплоїдних попередників *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*. За результатами мультилокусного аналізу різними методами показано, що кримські популяції *Ae. biuncialis* діляться на два кластери, один з яких включає популяції західного регіону, інший – популяції з південного і східного регіонів Кримського півострова. Найбільшу генетичну різноманітність виявлено в популяціях західного регіону та в популяції південного заходу із заповідника Херсонес Таврійський. В популяціях *Ae. biuncialis* ідентифіковано підвищену частоту 18 поєднань алелів за 4 маркерними локусами, що може свідчити про адаптивне значення таких поєднань. Популяція із заповідника Херсонес Таврійський, що є географічно ближчою до популяцій західної частини півострова, виявилась генетично ближчою до популяцій півдня і сходу, очевидно, через подібність ґрунтових умов. Оскільки серед генотипів популяції Херсонеса за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини, можна припустити, що поліморфізм за *Gli-*

M^b1 має менше адаптивне значення в популяції HS, ніж за *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і є результатом близької географічної відстані до популяцій західного регіону Криму. Частота перезаплення в кримських популяціях *Ae. biuncialis* в середньому становить $4,10 \pm 0,12\%$. Виявлено географічну диференціацію за швидкістю виколошування-цвітіння у *Ae. biuncialis* – найбільш ранньостиглими є зразки із східної частини ареалу виду на Кримському півострові, які є найбільш зручними в міжвидовій гібридизації з культурними пшеницями.

У відповідності з М-стратегією створення корової колекції, створено генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», яку зареєстровано в НЦГРРУ. В колекції зафіксовано від 47 до 100% різноманітності алелів за локусами *Gli-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* українських популяцій *Ae. biuncialis*. Збереження зразків *Ae. biuncialis* в колекції НЦГРРУ дозволить використовувати їх як стандарти алелів для дослідження та моніторингу природних популяцій світового генофонду виду та у міжвидовій гібридизації як джерело нових корисних генів для розширення генофонду культурної пшениці.

Ключові слова: алелі, кластери генів, гліадини, високомолекулярні субодиниці глютенінів, проламіни, внутрішньолокусна рекомбінація, мутації, інтрогресія, різноманітність, 1BL.1RS, 1AL.1RS, *Triticum aestivum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. dicocum*, *Triticosecale*, *Dasyphyrum villosum*, *Aegilops biuncialis*

Статті у фахових і міжнародних журналах:

1. Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54(4), pp.305-317. DOI: 10.3103/S0095452720040076 (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, опрацювання і аналіз отриманих даних, разом зі співавторами - планування та проведення експерименту, написання статті).
2. Kozub, N.O., Sozinova, O.I., and Blume Ya.B., 2020. Variation of storage proteins in Crimean populations of *Dasyphyrum villosum*. *Cytology and Genetics*, 54(2), pp.91-95. DOI:10.3103/S0095452720020097 (Особистий внесок здобувача:

планування експерименту, участь у зборі рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, разом зі співавторами – проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

3. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на показники якості зерна пшениці м'якої. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.94-99. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1309> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

4. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Чайка, В.М., Бідник, Г.Я, Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Янсе, Л.А., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2020. Популяційна структура *Triticum aestivum* L. Степу України за локусами запасних білків у різні періоди селекції. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.239-244. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1333> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

5. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2020. Особливості передачі маркерів хромосоми 1U *Aegilops biuncialis* Vis. у гібридів пшениці м'якої. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*, 3, с.20-25. DOI: 10.18523/2617-4529.2020.3.20-25 (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавтором – проведення експерименту, написання статті).

6. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Мутанти за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 24, с.109-114. DOI: 10.7124/FEEO.v24.1088 (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

7. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Дослідження матеріалу пшениці м'якої від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за допомогою маркерів хромосоми 1U. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 25, с.55-59. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v24.1088> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).
8. Xynias, I.N., Mavromatis, A.G., Korpetis, E.G., Pankou, C.I., and Kozub, N.O., 2019. Description and characterization of Hellenic wheat germplasm for agronomical and seed quality parameters using phenotypical, biochemical and molecular approaches. *Cytology and Genetics*, 53(4), pp.337-347. <https://doi.org/10.3103/S0095452719040108> (Особистий внесок здобувача: разом з іншими співавторами – опрацювання, аналіз отриманих даних, написання статті).
9. Kozub, N., Sozinov, I., Karelov, A., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., Blume, Ya., and Sozinov, A., 2018. Studying recombination between the 1RS arms from the rye Petkus and Insave involved in the 1BL.1RS and 1AL.1RS translocations using storage protein loci as genetic markers. *Cytology and Genetics*, 52 (6), pp.440-447. <https://doi.org/10.3103/S0095452718060063>(Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, опрацювання і аналіз отриманих даних, разом з іншими співавторами проведення експерименту, написання статті).
10. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2018. Створення і дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 23, с.297-301. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v23.1031> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

11. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2017. Порівняння груп сортів *Triticum aestivum* L. Степу і Лісостепу України за маркерами господарчо-важливих генів *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.193-198. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v21.834> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).
12. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б., та Созінов, О.О., 2017. Перехресне запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.143-147. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v21.824> (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).
13. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2017. Оцінка зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за часом цвітіння. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, с.134-138. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v20.750> (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, розробка методики оцінки за часом цвітіння, разом зі співавторами –написання статті).
14. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020050> (Особистий внесок здобувача ідентифікація алелів і асоціацій генів: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
15. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Niniyeva, A.K., Tverdokhle, Ye.V., Blume, Ya.B., and Boguslavskii, R.L., 2016. Genetic marking of glume color in *Triticum spelta* L. var. *caeruleum* using gliadins. *Cytology and Genetics*, 50(3), pp.168-172.

<https://doi.org/10.3103/S0095452716030075> (Особистий внесок здобувача ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

16. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Озерненість та інші ознаки продуктивності рослин F₁ пшениці м'якої від схрещування форм з транслокаціями 1BL/1RS і 1AL/1RS. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 18, с.154-158. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій. аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

17. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Генетична колекція *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 18, с.181-185. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

18. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Ксиніас, І.Н., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поліморфізм високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 17, с.308-312. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

19. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б., Созінов, О.О., 2015. Дослідження реакції рослин пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS на гамма-опромінення *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 16, с.152-155. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

20. Kozub, N.A., Boguslavskii, R.L., Sozinov, I.A., Tverdokhleba, Ye.V., Xynias, I.N., Blume Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Alleles at storage protein loci in

Triticum spelta L. accessions and their occurrence in related wheats, *Cytology and Genetics*, 48(1), pp.33-41. <https://doi.org/10.3103/S0095452714010046> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз і узагальнення отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

21. Varzakas, T., Kozub, N., and Xynias, I.N., 2014. Quality determination of wheat: genetic determination, biochemical markers, seed storage proteins - bread and durum wheat germplasm. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(14), pp.2819-2829. DOI: 10.1002/jsfa.6601 (Особистий внесок здобувача: разом з іншими співавторами – опрацювання і аналіз власних даних, порівняння з літературними даними, написання статті).

22. Kozub, N.A., Motsnyi, I.I., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Mapping a new secalin locus on the rye 1RS arm, *Cytology and Genetics*, 48(4), pp.203–207. <https://doi.org/10.3103/S0095452714040021> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

23. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2013. Study of the effects produced by gamma-irradiation of common wheat F₁ seeds using gliadins as genetic markers, *Cytology and Genetics*, 47(1), pp.13-19. <https://doi.org/10.3103/S0095452713010040> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

24. Нінієва, А.К., Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Рибалка, О.І., Леонов, О.Ю., Твердохліб, О.В. та Богуславський, Р.Л., 2013. Характеристика зразків *Triticum spelta* L. за показниками якості зерна та електрофоретичними спектрами запасних білків. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 1(1), с.96-105. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

25. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д. и Нецветаев, В.П., 2012. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*, 3, с.68–74. doi: 10.15389/agrobiology.2012.3.68rus (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
26. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2012. Identification of alleles at the gliadin loci *Gli-U1* and *Gli-M^b1* in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 48(4), pp.390–395. DOI: 10.1134/S1022795412030052 (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, збір рослинного матеріалу, створення гібридного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – написання статті).
27. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Xynias, I.N., and Sozinov, A.A., 2011. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 47(9), pp.1078–1083. DOI: 10.1134/S1022795411090092 (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, збір рослинного матеріалу, створення гібридного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – написання статті).
28. Xynias, I.N., Kozub, N.A., and Sozinov, I.A., 2011. Analysis of Hellenic durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) germplasm using gliadin and high-molecular-weight glutenin subunit loci. *Cereal Research Communications*, 39(3), pp.415-425. <https://doi.org/10.1556/CRC.39.2011.3.11> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
29. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д., и Нецветаев, В.П., 2010. Идентификация ржаных транслокаций у сортов озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*, 15 (86)(12), с.47-54. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та транслокацій, разом зі співавторами –

планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

30. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.55-62. <https://doi.org/10.3103/S0095452709010101> (Особистий внесок здобувача: розробка методики електрофорезу, ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

31. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2008. Dependence of out-crossing indices on genotypic features in common wheat. *Cytology and Genetics*, 42(3), pp.210-215. <https://doi.org/10.3103/S0095452708030080> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та перезапилення, розробка показників перезапилення, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

32. Kozub, N.O., Хуніас, І.Н., and Sozinov, I.A., 2007. Diversity in seed storage proteins in substituted hexaploid triticale cultivars (\times *Triticosecale* Wittmack). *Cereal Research Communications*, 35(3), pp.1469-1476. <https://doi.org/10.1556/CRC.35.2007.3.11> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

33. Хуніас, І.Н., Kozub, N.O., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2007. Biochemical markers in wheat breeding. *International Journal of Plant Breeding*, 1(1), pp.1-9. (Разом зі співавторами – аналіз літературних даних та власних даних, написання статті)

34. Kozub, N., Хуніас, І.Н., Sozinov, I., Lisova, G., Zamani, I.A., Gouli-Vavdinoydi, E., and Roupakias, D.G., 2006. Screening of high-quality bread wheat dihaploid lines by the use of biochemical markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 53(3), pp.396-400. <https://doi.org/10.1134/S1021443706030162> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами –

планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

35. Xynias, I.N., Kozub, N.O., and Sozinov, I.A., 2006. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars. *Plant Breeding*, 125, pp.408-410. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

36. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Собко, Т.О. та Созінов, О.О., 2005. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції. *Цитология и генетика*, 39(4), с.20-24. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

37. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2004. Effect of an introgression from *Aegilops cylindrica* Host on manifestation of productivity traits in winter common wheat F₂ plants. *Russian Journal of Genetics*, 40(12), pp.1378-1382. DOI: 10.1007/s11177-005-0008-x (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

38. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2003. Частота рекомбинации в локусе *Gli-D1* мягкой пшеницы *T. aestivum* L. *Цитология и генетика*, 37(5), с.80–83. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, виведення формул для оцінки частоти рекомбінації, аналіз даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

39. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Лісова, Г.М., Созінов, О.О., Ксиніас, І.Н., Гоулі-Вавдіноуді, Е., та Роупакіас, Д.Г., 2003. Алельний склад за локусами запасних білків групи грецьких сортів ярої м'якої пшениці. *Цитология и генетика*, 37(6), с.39-40. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків,

разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

40. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A. 2003. Recombination of gliadin genes of chromosome 1D in the common wheat hybrid carrying the introgression from *Aegilops cylindrica*. *Plant Breeding*, 122, pp.86-88. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, рекомбінантів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

41. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2001. Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum*. *Цитология и генетика*, 35(5), с.74-80. (Аналіз і узагальнення літературних даних, разом зі співавторами – написання статті).

42. Козуб, Н.А. и Созинов, И.А., 2000. Особенности расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 34(2), с.69-76. (Особистий внесок здобувача: розробка методики електрофорезу в кислому середовищі; разом зі співавтором – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

Статті в наукових збірниках і журналах:

43. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем *Gli-B1a1*. *Захист і карантин рослин*, 63, с.77-85. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

44. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з рекомбінантним плечем 1RS як джерела нових поєднань генів стійкості до збудників хвороб і шкідників. *Захист і карантин рослин*, 62, с.143-150. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і

транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

45. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS у гібридів пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантним плечем 1RS. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*, 27(67), с.117-125. *(Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).*

46. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Карелов, А.В., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поширеність пшенично-житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS у сортів пшениці м'якої озимої української селекції. *Захист і карантин рослин*, 61, с.148-155. *(Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).*

47. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2010. Ідентифікація сортів м'якої пшениці, потенційно стійких до раси стеблової іржі UG99, за допомогою біохімічних маркерів. *Захист і карантин рослин*, 56, с.74-81. *(Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).*

48. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Кириленко, В.В., Дергачов, О.Л., та Васильківський, С.П., 2015. Ідентифікація вихідного матеріалу пшениці озимої миронівської селекції за електрофоретичними спектрами запасних білків. *Агробіологія*, 2, с.46-53. *(Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).*

49. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2014. Вплив гамма-опромінення на ознаки продуктивності м'якої пшениці в залежності від генотипу і умов вирощування

Фактори експериментальної еволюції організмів, 14, с.39-43. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

50. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Різноманітність за локусами запасних білків популяцій *Aegilops biuncialis* Vis. західного побережжя Криму *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.156-160. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

51. Заика, Е.В., Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Созинов, А.А. и Стариченко, В.Н., 2014. Анализ генотипов сортов озимой мягкой пшеницы НИЦ «Институт земледелия НААН» по аллелям локусов запасных белков. *Вестник Белорусской Государственной Сельскохозяйственной Академии*, 4, с.53–57. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

52. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2013. Реєстрація зразків-стандартів алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 13, с.65-69. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

53. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2013. Вплив гамма-опромінення сухих зерен на продуктивність рослин м`якої пшениці, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 12, с.42-46. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

54. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Созінов, О.О., 2012. Вплив гама-опромінення зерен F_1 на частоту передачі житньої 1BL/1RS транслокації через гамети у м'якої пшениці. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.99-104. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

55. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В. та Созінов, О.О., 2012. Мутації за гліадиновими локусами, індуковані гама-опроміненням зерен F_1 м'якої пшениці, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.198-203. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і мутацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

56. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2012. Разнообразие крымских популяций дикого сородича пшеницы *Aegilops biuncialis* Vis. по локусам запасных белков *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, с.455-459. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

57. Козуб, Н.А., Созинов, И.А, Бидный, А.Я., Демьянова, Н.А, Собко, Т.А., Колочий, В.Т., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2011. Идентификация сортов мягкой пшеницы с эффективным геном устойчивости Sr1RSAmigo к расе стеблевой ржавчины UG99 *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 10, с.243-247. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і траснлокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

58. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2009. Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Aegilops lorenti*, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 6, с.140-144. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

59. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2008. Особенности передачи ржанных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.163-168. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

60. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. та Созинов, А.А., 2007. Частота перекрестного опыления у мягкой пшеницы. *Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Збірник наукових праць*, 2, Київ: Логос, с.104-108. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, аналіз отриманих даних, ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

61. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Колючий, В.Т. и Созинов, А.А., 2006. Сорты мягкой пшеницы украинской селекции с ржаными 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокациями. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, Київ: Логос, с.216-220. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

Монографії і розділи в монографіях:

62. Karelov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Sozinova, O., Mavromatis, A.G., and Xynias, I.N., 2019. Molecular detection of resistance to biotic stress conditions in spring bread wheat cultivars. In: A. Theodoridis, et al., eds., *Innovative approaches and applications for sustainable rural development*. Springer Nature Switzerland AG: Springer Earth System Sciences, pp.305-324. (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, ідентифікація транслокацій, опрацювання і аналіз відповідних даних; разом з іншими співавторами – узагальнення результатів; написання розділу).

63. Мінняйло А.А., Чайка В.М., Рибалко Ю.В., Гавей І.В., Павленко А.В., Козуб Н.О., Зана Мухаммед Махмуд, та Мінняйло Н.В., 2019. *Збереження біорізноманіття. Монографія*. А.А. Мінняйло ред. Київ, 2019. (Особистий внесок

здобувача: планування та проведення експерименту, опрацювання і аналіз отриманих даних, написання розділу).

Тези:

64. Kozub, N., Sozinov, I., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., and Blume, Ya., 2020. Identification of the introgressive-recombinant allele at the *Gli-B1* locus in the common wheat cultivar Lastivka Odeska. В: *Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин*. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, 21 жовтня 2020 р., Одеса, СГІ-НЦНС, с.53-54.

65. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Аналіз показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. В: *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали ІХ Міжнародної наукової конференції, 19 березня 2020 р., Умань, с.70-75.

66. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Стариченко, В.М. та Заїка, Є.В., 2019. Генотипи нових сортів пшениці м'якої озимої селекції ННЦ «Інститут землеробства» НААН за локусами запасних білків. В: В.Ф. Камінського, ред. *Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора Івана Вікторовича Яшовського*. Матеріали міжнародної наукової конференції, 14–15 серпня 2019 р., Чабани, Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», с.36-37.

67. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Созінова, О.І., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Тищенко, В.М., Гусенкова, О.В., Кучерявий, І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Генотипування сортів пшениці м'якої полтавської селекції за локусами запасних білків та за геном *Tsn1* чутливості до токсину А *Pyrenophora tritici-repentis*. В: *Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 90-річчю з дня народження генетика, селекціонера, професора М.М. Чекаліна, 18–19 квітня 2019 р., Полтава, с.100-101.

68. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2019. Частоти алелів мінорного локусу *Gli-A3* в групах українських сортів пшениці м'якої озимої і асоціації з його участю. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи*

розвитку. Матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції, 7 червня 2019 р., м. Київ, с.31-32.

69. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Богуславський Р.Л., 2019. Ідентифікація нових гліадинових алелів у сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна. В: *Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах*. Збірник тез міжнародної наукової конференції, присвяченої пам'яті і науковій спадщині видатного вченого Василя Яковича Юр'єва, яка відбулася 3–5 липня 2019 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Харків, с.214-215.

70. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 р. Умань, с.77-81.

71. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Аналіз матеріалу пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за локусами запасних білків як генетичних маркерів хромосоми 1U. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 року, Умань, с.81-85.

72. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Созінова, О.І., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2018. Секалінові локуси як маркери для ідентифікації рекомбінантних плечей 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій пшениці м'якої. В: *Біотехнологія – інноваційний шлях розвитку селекції рослин*. Тези доповідей Міжнародної наукової конференції, Одеса, 8-10 жовтня 2018 р., Одеса: Агропринт, с.128-129.

73. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2018. Створення ліній пшениці м'якої озимої з алелем локусу *Glu-U1* від *Aegilops biuncialis* Vis., пов'язаним з високою якістю зерна. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали IV Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю сортовипробування в Україні, 7 червня 2018 р., м. Київ,

Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.36–38.

74. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Частота перехресного запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. Матеріали VI міжнародної наукової конференції Умань: Видавець «Сочінський», 2017, с.101-105.

75. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2017. Ідентифікація нових алелів запасних білків пшениці м'якої. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю створення Українського інституту експертизи сортів рослин, 7 червня 2017 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.46-48.

76. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Характеристика генетичної колекції дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта*. Матеріали міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2016 р., с.123-125.

77. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2016. Деякі ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS в геномі пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантними транслокаціями. В: *Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці*. Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 100-річчю селекції пшениці в Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннезнавства і сортовивчення, Одеса, 1-3 червня 2016 р., НААН, СГІ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.94–95.

78. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем надвисокої якості

Glu-B1a1. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали II Міжнародної науково-практичної конференції, 3 листопада 2016 р., Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: Нілан-ЛТД, с.45-47.

79. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Колекція зразків-стандартів алелів запасних білків для збереження та контролю різноманіття генетичних ресурсів дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. *Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві*. Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, Київ, 1–3 липня 2015р., с.88-91.

80. Созінова, О.І., Козуб, Н.О. та Пірко, Н.М., 2014. Аналіз різноманітності запасних білків *Dasyurum villosum* В: *Збагачення генетичного різноманіття рослин*. Тези Міжнародної наукової наради, Харків, 8-9 жовтня 2014 р, с.128-129.

81. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Створення колекції зразків-стандартів алелів локусів запасних білків *Aegilops biuncialis* В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Генетика і селекція: досягнення та проблеми*. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2014 р., с. 51-52.

82. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов А.А., 2012. Эффекты присутствия ржаной 1AL/1RS транслокации в геноме мягкой пшеницы. *Биологизация адаптивно-ландшафтной системы земледелия – основа повышения плодородия почвы, роста продуктивности сельскохозяйственных культур и сохранения окружающей среды*. Материалы Всерос. научно-практ. конференции БелНИИСХ Россельхозакадемии, Белгород, 12–13 июля 2012 г., Белгород: Отчий край, с.283-288.

83. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Рябчун, В.К. та Созінов, О.О., 2010. Запасні білки як генетичні маркери для аналізу зразків тритикале. В: *Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 7–10 вересня 2010 р., Одеса, с 56

84. Kozub, N.A., Sozinov, I.A. and Sozinov, A.A., 2010. Out-crossing in common wheat. In: Abstracts of oral and poster presentations of the 8th International Wheat Conference, 1–4 June 2010, St. Petersburg, Russia, pp.53-54.

85. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2010. Сорты мягкой пшеницы украинской и российской селекции с геном устойчивости к стеблевой ржавчине Sr1RS^{Amigo}. В: *Управление продукционным процессом в агротехнологиях 21 века: реальность и перспективы*. Материалы Международной научно-практической конференции, посвящ. 35-летию образования Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства. 15–16 июля 2010 г., Белгород: «Отчий край», с.222-225.

86. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінов, О.О. та Колючий, В.Т., 2006. Сорти з житніми транслокаціями в миронівській генетичній колекції озимої м'якої пшениці. В: *Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 13–16 листопада, 2006 р., Київ, с.185-186.

SUMMARY

Kozub N.O. Diversity and effects of prolamin gene clusters in *Triticum aestivum* L. and related species. – Manuscript.

Thesis for the scientific degree of Doctor of Science in Biology, the speciality 03.00.22 – Molecular Genetics. – Institute of Plant Protection of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine. – Institute of Food Biotechnology and Genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The thesis is devoted to the study of the diversity of prolamin gene clusters (alleles at prolamin loci) in *Triticum aestivum* L. and its cultivated and wild relatives, the role of recombination, mutations and introgressions in increasing their diversity, as well as effects of certain prolamin alleles.

The prolamin loci of homoeologous group 1 chromosomes were studied, in particular the *Gli-1* loci encoding gliadins and the *Glu-1* loci for high-molecular-weight glutenin subunits, as well as the secalin loci on chromosome 1R. The diversity of storage protein alleles in the hexaploid wheats *T. aestivum* and *T. spelta* L. (BBAADD), the tetraploid wheats *T. durum* Desf. and *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. (BBAA) and the hexaploid triticale × Triticosecale Wittmack (BBAARR) was studied, which made it possible to identify common alleles in their gene pools. Wild species were represented by *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy (VV) and *Aegilops biuncialis* Vis. (UUMM).

As a result of the analysis of collections of common wheat varieties, hybrid material, mutagenesis (gamma-irradiation of dry seeds), a number of new prolamin alleles were identified: alleles resulting from intralocus recombination (*Gli-B1fg**, *Gli-A1ag*, and *Glu-B1er*), mutations (*Gli-B1b1**, null-alleles at *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, and at *Gli-R1* involved in the wheat-rye translocation 1BL.1RS, induced and spontaneous mutations of the allele *Gli-B1b* associated with the loss of one or two gliadin components, the induced mutation of the *Gli-B1l* allele (the secalin allele at *Gli-R1* involved in 1BL.1RS) causing changed mobility of a secalin component, and the spontaneous mutation of *Gli-B1l* causing the enhanced synthesis of a secalin component), alleles of recombinant-introgressive origin (two recombinant alleles at *Gli-D1* involving the genes from

T. aestivum and *Ae. cylindrica*; the allele *Gli-B1bLast* in the variety Lastivka Odeska involving genes from the allele *Gli-B1b* and most probably from *Ae. variabilis*), as well as the alleles *Gli-B1x* and *Gli-A3e*, which were also identified in *T. dicoccum*. The frequency of mutations at gliadin loci induced by gamma-irradiation of dry seeds at a dose of 200 Gy was 7.4%, whereas in the control variant the frequency of spontaneous mutations was 0.5%. It was found that the mutations at the *Gli-R1* locus that manifested themselves in changes in mobility or increased synthesis of the secalin component, as well as the mutation of the allele *Gli-B1b* causing the absence of synthesis of the γ -gliadin and the minor ω -gliadin, led to a decrease in grain hardness.

The genetic distance of 0.65 ± 0.18 cM between the groups of genes at the *Gli-D1* locus, the gene encoding the ω -gliadin j_5 of the block “j”, and the genes of this allele encoding the rest of ω -gliadins (j_{1-4}), was determined. The distance of $0.27 \pm 0.14\%$ cM between the groups of genes within the allele *Gli-D1cl* of *Ae. cylindrica* was revealed and their arrangement relative to the glume color gene was inferred (*Rg-D1c* - *Gli-D1cl*₁₋₃ - *Gli-D1cl*_{4,5} - centromere). It was shown that the presence of the *Gli-D1cl* allele did not lead to a decrease in the level of productivity under conditions of the Forest-Steppe zone, but it was involved in epistatic interactions with some other storage protein loci.

Using analysis of prolamin loci, carriers of the 1AL.1RS translocation of the Amigo type were first found among *T. aestivum* cultivars of Ukrainian and Russian breeding. A new secalin locus designated *Sec-N* was identified on the rye 1RS arm. It was mapped distally from the *Sec-I* (*Gli-R1*) locus at a distance of 10–20 cM. The *Sec-N* locus was assumed to be homoeologous to the wheat *Gli-I*. Four alleles were identified at the *Sec-N* locus. Several new 1BL.1RS translocations were revealed: the 1BL.1RS translocation with secalin alleles at the *Sec-I* and *Sec-N* loci of the Amigo type in the cultivar MV Táltos, the 1BL.1RS translocation with new alleles at the secalin loci in the cultivar Vyshivanka, as well as the 1BL.1RS translocation from the Voronezhske SGI rye in the line CWX developed by marker-assisted selection. The F₆ population of wheat recombinant inbred lines was developed from crossing between carriers of the 1BL.1RS and 1AL.1RS translocations with 1RS from the Petkus and Insave rye (the cross B-16 ×

7086 AR). Using alleles at prolamin loci, lines with recombinant 1RS arms involved in the translocations were identified. The recombination frequency between 1RS within 1AL.1RS and 1BL.1RS was determined to be $7 \pm 1\%$ (based on the *Sec-1* locus).

Via interspecific hybridization (direct crossing and backcrossing) and marker-assisted selection, we developed *T. aestivum* material with introgressions of complete *Ae. biuncialis* chromosome 1U or only its long arm, with the synthesis of specific blocks of high-molecular-weight glutenin subunits and gliadins in the grain of carriers of the whole chromosome or only a block of high-molecular-weight glutenin subunits in carriers of 1UL. The frequency of centric misdivision in *T. aestivum* hybrids with univalent *Ae. biuncialis* chromosome 1U was determined: $9.04 \pm 1.42\%$. A higher frequency of the loss of the 1US arm than 1UL was detected. The presence of the introgressed *Ae. biuncialis* *Glu-U1* allele in the genome of *T. aestivum* turned out to be associated with a high value of the SDS30 sedimentation volume, the effect of this allele being similar to the effect of the allele *Glu-B1al*.

The frequency of carriers of translocations involving the 1RS arm among Ukrainian winter common wheat cultivars (23%) is significantly higher than that among spring cultivars (8.8%). Using alleles at prolamin loci, we revealed an increase in the outcrossing indices with increasing the dose of 1BL.1RS in the genome of *T. aestivum* under weather conditions that were favorable for outcrossing (drought during flowering). It was detected that the 1AL.1RS translocation of the Amigo type does not show a reduced frequency of transmission through gametes in *T. aestivum* heterozygotes for its presence, in contrast to 1BL.1RS of the Kavkaz type. We revealed a positive effect of the presence of 1AL.1RS of the Amigo type on the manifestation of productivity traits in comparison with the presence of "wheat" arm 1AS under the Forest-Steppe conditions and the absence of differences in the Steppe zone. Analysis of *T. aestivum* genotypes at the prolamin loci with consideration for gene dosage permitted us to reveal that gamma-irradiation of dry F₁ seeds with a dose of 200 Gy led to a relative increase in the frequency of pollen grains with 1BL.1RS that participated in the formation of F₂ grains, as compared with the control. In the variant with gamma-irradiation of F₂ seeds at a dose of 200 Gy (or the corresponding dose with respect to the level of reduced survival, by 20-30%), the

homozygote for 1BL.1RS of the Kavkaz type showed the least reduction in productivity traits relative to its value in the control, as compared with the heterozygote and the homozygote without the translocation. It was found that the simultaneous presence of two different translocations, 1AL.1RS of the Amigo type and 1BL.1RS of the Kavkaz type, in *T. aestivum* hybrids leads to a decrease in seed set, and the cultivar Myronivska 67 carries factors enhancing the decrease in seed set in such hybrids. Despite the decrease in seed set, the possibility of heterosis in hybrids with two translocations 1AL.1RS and 1BL.1RS has been shown, but the manifestation of heterosis depends on the genetic background. Using marker-assisted selection, winter common wheat lines with 1BL.1RS of the Kavkaz type linked to the allele *Glu-B1a1* were developed. Their SDS-sedimentation volume was found to be on the level of the cultivar Bezostaya 1 provided they carry the same allele *Glu-D1d*.

The diversity of alleles at storage protein loci was studied in collections of Ukrainian and Hellenic common wheat cultivars, Hellenic durum wheat cultivars and local populations, Ukrainian and Hellenic triticale, collections of *T. spelta* and *T. dicoccum* accessions from the National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine (NCPGRU).

The allelic composition at storage protein loci and genetic diversity of groups of Ukrainian winter common wheat cultivars of different origin were determined. In the groups of these cultivars, we revealed nonrandom associations of alleles at the *Gli-B1*, *Gli-A3*, *Gli-D1* loci and DNA markers for disease resistance genes: the *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* for resistance to a number of biotrophic phytopathogens, the *TDF_076_2D* gene for moderate resistance to Fusarium head blight, the *Tsn1* gene for sensitivity to toxin A of the necrotrophic fungi *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Dreches and *Parastagonospora nodorum*. The formation of prolamin allele associations was noted in groups of cultivars developed after 1996: a special feature of the group of varieties of the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine is a combination of the allele *Gli-A1w* (a marker for 1AL.1RS of the Amigo type) and *Glu-B1d* whereas this is a combination of alleles *Gli-A1g* and *Glu-B1a1* for the group of cultivars of the Steppe zone of Ukraine. Changes in the population structure based on alleles at the storage protein loci were revealed for the group of varieties of the Plant Breeding and Genetics Institute

(PBGI) developed after 2010, as compared with the groups of PBGI cultivars developed in the previous periods, whereas the same population structure was retained in groups of cultivars developed at the Myronivka Remeslo Institute of Wheat (MIW) in three periods of breeding (before 1996, from 1996 to 2010, after 2010). For groups of PBGI and MIW cultivars of different periods of breeding, gradual changes in frequencies of some prolamin alleles, which correlated with the increase in annual temperature, were shown. It is possible that storage protein alleles whose frequency significantly increased during the last two decades are linked to chromosome segments of adaptive value, in particular with those associated with response to elevated temperature.

The Hellenic *T. durum* local populations showed a higher genetic variation at the storage protein loci in comparison with the commercial varieties. The majority of Hellenic commercial *T. durum* cultivars possess a fixed association of the alleles *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, and *Glu-B1u*. This is most probable due to their relationship with a high level of pasta quality. The existence of the similar prevailing association of three alleles in the local populations, *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, and *Glu-A1c*, implies the formation of a coadaptive association of alleles, which may be associated with tolerance to stress factors during vegetation.

A new allele *Gli-B1ps** was identified in *T. spelta* var. *duhamelianum* accession UA0300306. Using hybridological analysis, dark glume color in *T. spelta* var. *caeruleum* was shown to be determined by the gene on chromosome 1A linked to the allele *Gli-A1j*.

Analysis of storage protein alleles of *T. dicoccum* accessions revealed that the predominant alleles at *Gli-B1* are subspecies-specific: the *Gli-B1h* allele and related alleles (*ha**, *hb**, *hs**) are characteristic of the subsp. *dicoccum*, *Gli-B1x* – for the subsp. *asiaticum* Vav., and *Gli-B1g* – for the subsp. *abyssinicum* Vav. Most of the predominant storage protein alleles in the *T. dicoccum* collection are also found in hexaploid wheats. The study of the above *Triticum* collections revealed common alleles at the storage protein loci in different wheat species and triticale. For the first time it was shown that the alleles *g*, *h*, *x* at *Gli-B1* are common for hexaploid and tetraploid wheats. It was also shown that the allele *Gli-A3e* is common to *T. dicoccum* and *T. aestivum*. It is possible

that common alleles are the most "archaic" ones, and tetraploid wheat genotypes with similar alleles were ancestral forms for hexaploid wheat.

The analysis of ω -gliadins on SDS-electrophoregrams was offered as a marker for *Gli-VI* for studying *D. villosum* populations simultaneously with analysis of the locus *Glu-VI*. The predominant alleles at the *Glu-VI* and *Gli-VI* loci were determined and significant differences in allelic frequencies between the *D. villosum* populations from Beregove and Tauric Chersonese National Reserve were revealed.

In *Ae. biuncialis*, alleles at the storage protein loci were identified: 11 alleles at the *Glu-UI* locus, 19 at *Glu-M^b1*, 21 at *Gli-UI*, and 12 at *Gli-M^b1*. The diversity of alleles at the loci for high-molecular-weight glutenin subunits in *Ae. biuncialis* detected on the material from the Crimean Peninsula, a small, marginal part of the species area, exceeds the previously reported diversity of alleles in its diploid ancestors *Ae. umbellulata* and *Ae. comosa*. According to the results of multilocus analysis by various methods, it was shown that the Crimean populations of *Ae. biuncialis* are divided into two clusters, one of which includes populations of the western region, the other involves populations from the southern and eastern regions of the Crimean Peninsula. The highest genetic variation was found in the populations of the western region and in the single population from the southwestern region – from the Tauric Chersonese National Reserve. In the *Ae. biuncialis* populations, we revealed an increased frequency of 18 combinations of alleles at 4 marker loci implying the adaptive value of such combinations. The Chersonese population, which is geographically closer to the populations of the west of the peninsula, turned out to be genetically closer to the populations of the south and east, apparently due to the similarity of soil conditions. In the Chersonese population, the predominant alleles at the loci *Gli-UI*, *Glu-UI*, and *Glu-M^b1* are those typical for the eastern part of the area, and only at the *Gli-M^b1* locus the predominant allele is typical for the western part. This implies that polymorphism at *Gli-M^b1* is of less adaptive value in this population than at *Gli-UI*, *Glu-UI*, and *Glu-M^b1* and results from the close geographical distance to the populations of the western region. The frequency of cross-pollination in the Crimean populations averages $4.10 \pm 0.12\%$. The geographical differentiation of *Ae. biuncialis* by the flowering rate was revealed: the earliest are samples from the eastern part of the area of

the species in the Crimean Peninsula. Such samples are the most convenient for interspecific hybridization with cultivated wheat.

In accordance with the M-strategy of establishing a core collection, a genetic collection of *Ae. biuncialis* «Collection of *Aegilops biuncialis* Vis. accessions with respect to alleles at the storage protein loci *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, and *Gli-M^b1*», was developed and registered at NCPGRU. The collection represents from 47 to 100% of diversity of alleles at these loci in the Ukrainian populations. Conservation of the *Ae. biuncialis* accessions in the NCPGRU collection will permit their use as allele standards for research and monitoring of natural populations of the global gene pool of the species and in interspecific hybridization as a source of new useful genes for expanding the gene pool of cultivated wheat.

Key words: alleles, gene clusters, gliadins, high-molecular-weight glutenin subunits, prolamins, intralocus recombination, mutations, introgression, diversity, 1BL.1RS, 1AL.1RS, *Triticum aestivum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, *Triticosecale*, *Dasypyrum villosum*, *Aegilops biuncialis*

ЗМІСТ

	ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	41
	ВСТУП	43
РОЗДІЛ 1	ПРОЛАМІНИ ПШЕНИЦІ І ЖИТА, ЇХ ХАРАКТЕРИСТИКА, ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ, ПОЛІМОРФІЗМ І ПОВ'ЯЗАНІСТЬ З ПРОЯВОМ ОЗНАК	57
1.1	Загальна характеристика запасних білків пшениці	59
1.2	Генетичний контроль запасних білків пшениці	66
1.3	Проламінові білки у жита та їх генетичний контроль.	72
1.4	Різноманітність алелів проламінових локусів у пшениці і споріднених видів	76
1.5	Пов'язаність алелів локусів запасних білків пшениці з проявом якісних і кількісних ознак	83
1.6	Різноманітність колекцій пшениці м'якої та споріднених видів за проламіновими локусами	91
1.7	Пшенично-житні транслокації з участю плеча 1RS в геномі пшениці м'якої та ефекти їх присутності	97
РОЗДІЛ 2	МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ	114
2.1	Рослинний матеріал	114
2.1.1	Колекції зразків <i>T. aestivum</i> , <i>T. durum</i> , <i>T. spelta</i> , <i>T. dicoccum</i> , тритикале	114
2.1.2	Майже ізогенні лінії пшениці м'якої за гліадиновими локусами	117
2.1.3	Гібридний матеріал пшениці м'якої	118
2.1.4	Гібридний матеріал <i>T. spelta</i> , <i>T. dicoccum</i>	126
2.1.5	Матеріал <i>D. villosum</i>	126
2.1.6	Матеріал егілопсів	127
2.1.7	Матеріал від гібридизації пшениці м'якої з <i>Ae. biuncialis</i>	129

2.2	Гібридизація пшениці та <i>Ae. biuncialis</i>	130
2.3	Електрофорез гліадинів у кислому середовищі	131
2.4	SDS-електрофорез білків зерна	133
2.5	Ідентифікація алелів локусів запасних білків	134
2.6	Виділення ДНК	137
2.7	Використані маркери, праймери і умови ПЛР	137
2.8	Детекція перезапилення та його показники	141
2.9	Ранжування зразків <i>Ae. biuncialis</i> за часом цвітіння	142
2.10	Оцінка кількісних показників	143
2.11	Аналіз даних	143
2.12	Кліматичні дані	147
РОЗДІЛ 3	ІДЕНТИФІКАЦІЯ НОВИХ АЛЕЛІВ ЗАПАСНИХ БІЛКІВ ТА ЗБІЛЬШЕННЯ ЇХ РІЗНОМАНІТНОСТІ У ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ (РЕКОМБІНАЦІЯ, МУТАЦІЇ, ІНТРОГРЕСІЯ)	149
3.1	Ідентифікація нових алелів гліадинових локусів при аналізі колекцій сортів пшениці м'якої	149
3.2	Оцінка частоти рекомбінації в локусі <i>Gli-D1</i> у <i>T. aestivum</i>	156
3.3	Рекомбінантні алелі локусу <i>Gli-D1</i> з участю генів <i>T. aestivum</i> і <i>Ae. cylindrica</i>	161
3.4	Пов'язаність присутності рекомбінантних алелів локусу <i>Gli-D1</i> з участю генів <i>T. aestivum</i> та <i>Ae. cylindrica</i> і кольору колоскової луски	167
3.5	Вплив інтрогресії від <i>Ae. cylindrica</i> на прояв ознак продуктивності у рослин F ₂ пшениці м'якої озимої	168
3.6	Ідентифікація інтрогресивно-рекомбінантного алеля локусу <i>Gli-B1</i> у сорту <i>T. aestivum</i> Ластівка одеська	174
3.7	Рекомбінантний алель локусу <i>Glu-B1</i>	177

3.8	Ідентифікація спонтанних та індукованих мутацій за гліадиновими локусами при аналізі гібридного матеріалу	178
3.8.1	Частота мутацій за гліадиновими локусами, індукованих гамма-опроміненням.	178
3.8.2	Лінії з мутаціями за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1	182
3.8.3	Вплив мутацій в алелях <i>Gli-B1b</i> та <i>Gli-B1l</i> на деякі показники якості зерна пшениці м'якої	187
3.8.4	Спонтанні мутанти за гліадиновими локусами, відібрані серед рослин F ₂ Одеська червоноколоса × Б-16	192
3.9	Ідентифікація пшенично-житньої транслокації 1AL.1RS типу Amigo у сортів української і російської селекції	193
3.10	Ідентифікація нового секалінового локусу <i>Sec-N</i> на плечі 1RS	195
3.11	Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій, замаркеровані локусами запасних білків	204
3.11.1	Створення лінії пшениці м'якої CWX із секалінами від жита Воронезьке СГІ	203
3.11.2	Ідентифікація транслокації 1BL.1RS з секалінами як у сорту Amigo	204
3.11.3	Ідентифікація алеля <i>Sec-N</i> у носіїв плеча 1RS як у сорту Amigo	204
3.11.4	Ідентифікація нової транслокації 1BL.1RS у сорту пшениці м'якої Вишиванка	206
3.12	Дослідження рекомбінації між плечима 1RS від жита Retkus та Insave в складі транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS з використанням алелів запасних білків як генетичних маркерів та створення набору ліній пшениці м'якої з рекомбінантними 1RS	208

3.13	Створення ліній пшениці м'якої з інтрогресіями від <i>Ae. biuncialis</i> , замаркерованими локусами <i>Gli-U1</i> і <i>Glu-U1</i> , та дослідження ефектів їх присутності	218
3.13.1	Створення ліній пшениці м'якої з інтрогресованими алелями локусів <i>Gli-U1</i> і <i>Glu-U1</i> <i>Ae. biuncialis</i>	218
3.13.2	Оцінка частоти поперечного розщеплення унівалента 1U <i>Ae. biuncialis</i> у гібридів пшениці	227
3.13.3	Дослідження показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з <i>Ae. biuncialis</i> з інтрогресіями 1U	231
	Висновки до розділу 3	235
РОЗДІЛ 4	ЕФЕКТИ ПРИСУТНОСТІ ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ТРАНСЛОКАЦІЙ З УЧАСТЮ ПЛЕЧА 1RS У ГЕНОМІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ	242
4.1	Поширеність транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS серед українських сортів пшениці м'якої	242
4.1.1	Поширеність пшенично-житніх транслокацій серед різних груп озимих сортів пшениці м'якої української селекції	242
4.1.2	Поширеність пшенично-житніх транслокацій серед українських сортів пшениці м'якої ярої	246
4.2	Дослідження частоти перехресного запилення у гібридних популяціях пшениці, що несуть транслокацію 1BL.1RS типу Кавказ, за допомогою запасних білків як генетичних маркерів	247
4.3	Дослідження передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети у гетерозигот	256
4.4	Ефекти гамма-опромінення гібридного матеріалу пшениці, створеного з участю лінії з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ	260

4.4.1	Вплив гамма-опромінення сухих зерен на виживання та ознаки продуктивності рослин F_1 , гетерозиготних за присутністю транслокації 1BL.1RS типу Кавказ	260
4.4.2	Вплив гамма-опромінення сухих зерен F_1 на частоту передачі транслокації 1BL.1RS через гамети.	262
4.4.3	Вплив гамма-опромінення на прояв ознак продуктивності у популяціях F_2 пшениці м'якої, що розщеплюються за присутністю транслокації 1BL.1RS	264
4.5	Вплив присутності 1AL.1RS типу Amigo на урожайність рослин F_2	282
4.6	Дослідження ознак продуктивності рослин F_1 від схрещування сортів і ліній з пшенично-житніми транслокаціями 1BL.1RS та 1AL.1RS	285
4.7	Створення озимих ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, зчепленої з алелем <i>Glu-B1a1</i> за допомогою маркерного добору та аналіз їх якості	293
Висновки до розділу 4		297
РОЗДІЛ 5	РІЗНОМАНІТНІСТЬ КОЛЕКЦІЙ <i>T. aestivum</i> , <i>T. spelta</i> , <i>T. durum</i> , <i>T. dicocum</i> ТА ТРИТИКАЛЕ ЗА ПРОЛАМІНОВИМИ ЛОКУСАМИ	303
5.1	Різноманітність та популяційна структура українських озимих сортів пшениці м'якої за локусами запасних білків	303
5.1.1	Різноманітність за локусами запасних білків груп українських озимих сортів пшениці м'якої різного походження	304
5.1.2	Аналіз асоціацій алелів локусів запасних білків та генів стійкості до збудників хвороб	314

5.1.3	Аналіз частот алелів локусів запасних білків у групах українських озимих сортів пшениці м'якої, створених у різні періоди часу	317
5.1.3.1	Характеристика загальних груп сортів пшениці м'якої МП і СГІ за частотами алелів локусів запасних білків	318
5.1.3.2	Дослідження груп сортів МП і СГІ методами мультилокусного аналізу	321
5.1.3.3	Зміни набору і частот алелів локусів запасних білків з часом у групах сортів СГІ та МП та їх кореляція з кліматичними змінами	331
5.2	Різноманітність алелів локусів запасних білків грецьких сортів і ліній пшениці м'якої ярої	340
5.3	Різноманітність колекцій тритикале за локусами запасних білків	353
5.3.1	Різноманітність алелів локусів запасних білків у грецьких гексаплоїдних тритикале	354
5.3.2	Аналіз зразків тритикале з колекції НЦГРРУ	360
5.4	Різноманітність грецьких комерційних та місцевих сортів пшениці твердої за локусами запасних білків	370
5.5	Різноманітність колекції зразків <i>T. spelta</i> за локусами запасних білків	385
5.6	Дослідження генетичного контролю кольору колоскових лусок у <i>T. spelta</i> var. <i>caeruleum</i> з використанням гліадинів як генетичних маркерів	395
5.7	Спільні алелі локусів запасних білків у тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць	401
	Висновки до розділу 5	415
РОЗДІЛ 6	АНАЛІЗ РІЗНОМАНІТНОСТІ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ДИКОРΟΣЛИХ РОДИЧІВ ПШЕНИЦІ	420

6.1	Різноманітність алелів запасних білків у популяціях <i>Dasyphyrum villosum</i> з Кримського півострова	420
6.2	Дослідження генетичної різноманітності <i>Ae. biuncialis</i>	426
6.2.1	Ідентифікація алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів <i>Ae. biuncialis</i>	427
6.2.2	Ідентифікація алелів гліадинових локусів <i>Ae. biuncialis</i>	436
6.2.3	Аналіз різноманітності природних популяцій <i>Ae. biuncialis</i> Кримського півострова за локусами запасних білків	444
6.2.3	Різноманітність зразків <i>Ae. biuncialis</i> за часом цвітіння	481
6.2.4	Створення колекції зразків <i>Ae. biuncialis</i> для збереження різноманітності <i>ex-situ</i>	485
	Висновки до розділу 6	492
	РОЗДІЛ 7 УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕННЯ	496
	ВИСНОВКИ	528
	Практичні рекомендації	534
	СПИСОК ПОСИЛАНЬ	535
	ДОДАТКИ	610

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

- ДНК - дезоксирибонуклеїнова кислота
- БЦДС – Білоцерківська дослідна станція Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків
- ІЗ – Національний науковий центр «Інститут землеробства»
- ІР – інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва
- ІФРiГ – Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
- ІЯД – Інститут ядерних досліджень
- кДа – кілодальтон
- М67 – Миронівська 67
- МІЛ – майже ізогенні лінії
- МІП – Миронівський інститут пшениці ім. Ремесла
- НАН України – Національна академія наук України
- НААН – Національна академія аграрних наук України
- НІР – найменша істотна різниця
- НЦГРРУ – Національний центр генетичних ресурсів рослин України
- ОКК – Одеська червоноколоса
- ПААГ – поліакриламідний гель
- ПДАА – Полтавська державна аграрна академія
- п.н. – пар нуклеотидів
- ПСА – персульфат амонію
- ПСДСП – приватне сільськогосподарське дослідно-селекційне-підприємство
- ПЛР – полімеразна ланцюгова реакція
- РІЛ – рекомбінантно-інбредні лінії
- СГІ – Селекційно-генетичний інститут - Національний центр насіннезнавства та сортовивчення
- сорті СП – сорти Сходу і Півдня України
- т.п.н. – тисяч пар нуклеотидів
- Тріс – тріс(гідроксиметил)амінометан

ЦЛС – Центральний Лісостеп

AMOVA (analysis of molecular variance) – аналіз молекулярної дисперсії

AR – лінія 7086 AR

BAC (bacterial artificial chromosome) – штучна бактеріальна хромосома

CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center) – Міжнародний центр покращення кукурудзи і пшениці

cM – сантиморганіда

GRIS (Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale) – інформаційна систем про генетичні ресурси пшениці і тритикале

ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) – Міжнародний центр сільськогосподарських досліджень в аридній зоні

NJ (neighbor-joining) method – метод об'єднання найближчих сусідів

OC – частота перезапилення

OCI – інтенсивність перезапилення

Ocplant – частка рослин, на яких відбулося перезапилення

ORF (open reading frame) – відкрита рамка зчитування

QTLs (quantitative trait loci) – локуси кількісних ознак

SDS (sodium dodecyl sulfate) – додецилсульфат натрію

SE (standard error) – стандартна похибка

TEMED (tetramethylethylenediamine) – тетраметилетилендіамін

ВСТУП

Der liebe Gott steckt im Detail.

Aby Warburg

Обґрунтування вибору теми дослідження. Проламіни (мономерні білки гліадини і полімерні глютеніни) є основними запасними білками зерна пшениці та інших видів триби Triticeae (Shewry, 2019). Запасні білки були першими високополіморфними генетичними маркерами, що використовувались для дослідження різноманітності культивованих і дикорослих видів Triticeae (Созинов, 1985; Nevo et al., 2002) та не втратили свого значення, незважаючи на появу великої кількості різноманітних ДНК-маркерів. Локуси запасних білків містять кластери генів, причому, в основних проламінових локусах хромосом першої гомеологічної групи власне проламінові гени розміщені нерівномірно («острівками») і перемежуються з іншими генами, зокрема з генами стійкості до хвороб, в локусах *Gli-1* і тісно зчепленими з ними локусами *Glu-3* на дистальних ділянках коротких пліч цих хромосом (Wicker et al., 2003; Gao et al., 2007; Dong et al., 2010; Anderson et al., 2012). Блоки запасних білків, в першу чергу, гліадинів, є маркерами кластерів генів, розміщених на достатньо великій ділянці хромосоми – до 3100 т.п.н. для проламінових локусів на короткому плечі 1DS *Aegilops tauschii* Coss. (Anderson et al., 2012), для їхньої ідентифікації недостатньо аналізу за одним ПЛР-маркером. Тому аналіз запасних білків електрофорезом у поліакриламідному гелі залишається найбільш ефективним методом аналізу різноманітності гліадинів та високомолекулярних субодиниць глютенінів при значних обсягах генотипів, що досліджуються (Metakovsky et al., 2018a; Branlard et al., 2020). Визначальна роль у дослідженні різноманітності та генетичного контролю гліадинів пшениці належить науковій школі О.О. Созінова (Созинов и др., 1978; Рыбалка и Созинов, 1979; Созинов и Попереля, 1979; Собко, 1984; Собко та Попереля, 1986; Metakovsky, 1991), глютенінів – дослідженням Пейна (Payne and Lawrence, 1983; Payne, 1987). На основі досліджень великої кількості сортів різних країн і селекційних центрів було показано, що групи сортів, створених в різних селекційних центрах або

країнах, мають характерний набір алелів, який є результатом добору в специфічних ґрунтово-кліматичних умовах певного регіону (Sozinov et al., 1999; Metakovsky et al., 2018a). Було показано зміни з часом у частотах і наборі переважних алелів локусів запасних білків, зокрема для ярих сортів пшениці м'якої різних країн та регіонів (Metakovsky et al., 2019b). Для українських сортів певних селекційних центрів було проаналізовано зміни з часом у складі алелів запасних білків для сортів, створених до 1996 р. (Sozinov et al., 1999). Актуальним завданням було продовження таких досліджень – дослідження появи нових невідповідних поєднань алелів цих маркерних локусів та змін частот алелів у зв'язку з глобальним потеплінням, про яке свідчить постійне збільшення середньорічної температури повітря в Україні (Boychenko et al., 2016).

Якщо поліморфізм запасних білків пшениці інтенсивно досліджувався в таких країнах як Франція (Branlard et al. 2003), Італія (Metakovsky et al, 1994), Іспанія (Metakovsky et al., 2000) тощо, то генофонд грецьких сортів пшениці м'якої, твердої, тритикале за локусами запасних білків залишався невивченим. Для гексаплоїдних (ВВААДД) і тетраплоїдних пшениць (ВВАА) було показано існування спільних алелів локусів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Gli-A1* (наприклад, Xu et al., 2009; Metakovsky, 2015) тоді як для локусу *Gli-B1* повідомлялось про відсутність таких алелів (Метаковський, 2015), за винятком алеля *d*. Тому дослідження колекцій різних видів гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць та тритикале (одним з компонентів при створенні тритикале є пшениця тверда), крім аналізу різноманітності алелів запасних білків, давало можливість перевірки існування спільних алелів, у першу чергу, локусу *Gli-B1* у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць. Для цього дуже цінним матеріалом були колекції зразків спельти, полби, тритикале українського генбанку – Національного центру генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ) (м. Харків).

Згадана вище структура основних проламінових локусів (кластерна організація, нерівномірне розміщення генів) на коротких плечах хромосом першої гомеологічної групи визначає механізми утворення великої різноманітності алелів – через внутрішньолокусну рекомбінацію та мутації в окремих генах кластеру

(Метаковский, 2015). В цьому контексті важливим завданням є дослідження внутрішньолокусної рекомбінації, що дозволяє, крім отримання нових варіантів алелів, вивчати порядок розміщення генів в кластері. Щодо ролі мутагенезу як основного механізму утворення нових алелів запасних білків (Метаковский, 2015), важливим завданням було дослідження частоти мутацій в гліадинових локусах при гамма-опроміненні сухих зерен. При цьому, як у випадку внутрішньолокусної рекомбінації, так і мутагенезу, особливе значення має не тільки фіксація факту утворення нового алеля, а збереження такого алеля – розмноження відповідного матеріалу пшениці і створення ліній з новими рекомбінантними і мутантними алелями.

До джерел нових алелів запасних білків у генофонді пшениці м'якої можна віднести також інтрогресію. Ще в перші каталоги гліадинових алелів (Созинов и Попереля, 1979; Созинов, 1985) було включено алель, кодований блоком GLD 1B3, який пізніше назвали *Gli-B11* (Metakovsky, 1991). Цей алель кодує блок секалінів і є маркером присутності плеча 1RS від жита *Petkus* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS. Таке позначення цілого плеча 1RS як гліадинового алеля було цілком правомірним, оскільки рекомбінація між плечима 1RS і гомеологічними короткими плечима пшениці відсутня і це плече передається нащадкам як єдиний «суперген» (Рибалка, 2011). Транслокація 1BL.1RS є найбільш поширеною чужиною інтрогресією серед комерційних сортів пшениці м'якої (Rabinovich, 1988; Schlegel, 2016), однак ефекти її присутності в геномі пшениці залишаються недостатньо вивченими – про це свідчать неоднозначні висновки про її вплив на урожайність (див. розділ 2).

Ще одним поширеним «супергеном» є інша транслокація – 1AL.1RS від жита *Insave* як у сорту *Amigo*, маркером якої є інший секаліновий алель, який ми позначили *Gli-A1w* (Kozub et al., 2009). Перший сорт з такою транслокацією 1AL.1RS в Україні було створено ще в 1996 р. (Експромт), проте до публікації нашої статті (Козуб та інш., 2005) присутність цієї транслокації не було встановлено. Найбільш важливою властивістю присутності вказаних пшенично-житніх транслокацій у геномі пшениці є наявність генів стійкості до збудників

хвороб, у першу чергу, генів стійкості до збудника стеблової іржі – *Sr31*, *Sr^{Amigo}*, які є ефективними проти різного набору рас стеблової іржі – *Sr31* – до всіх рас, крім небезпечної раси UG99 та її біотипів, *Sr^{Amigo}* – до всіх біотипів UG99, проте неефективний до деяких інших рас (Singh et al., 2015). Про важливість гена *Sr31*, особливо для сортів європейських країн, свідчить спалах стеблової іржі в різних країнах Європи та поява нових високовірулентних рас, в тому числі «сицилійської», яку правильніше було б назвати «грузинською», оскільки вона виникла в Грузії в 2014 р (Olivera Firpo et al., 2017; Saunders et al., 2019; Olivera et al., 2019). У вказаних роботах було виявлено, що *Sr31* – один з небагатьох генів, що є ефективним проти нових європейських рас стеблової іржі. Поки невідомо, чи гени *Sr31* та *Sr^{Amigo}* є алельними (Mago et al., 2015), у випадку неалельності – поєднання цих генів на одному плечі могло б забезпечити стійкість до практично всього спектру рас стеблової іржі. Підходом до цього може бути одержання генотипів з рекомбінантним плечем 1RS. Відомо, що *Sr31* знаходиться на відстані 5,8–6,6 сМ дистально від секалінового локусу *Sec-1* (Lukaszewski, 2000; Sharma et al., 2009). Тому одним із завдань роботи було створення і відбір носіїв рекомбінантних пліч 1RS у складі транслокацій з використанням секалінів як генетичних маркерів. Для цього застосовували схрещування генотипів з різними транслокаціями 1BL.1RS і 1AL.1RS. Як і передбачалось в нашому огляді 2001 р. (Козуб и др., 2001), аналіз сучасних літературних даних (розділ 1) свідчить, що перспективним напрямком є створення пшенично-житніх транслокацій з 1RS від інших сортів жита та рекомбінантних транслокацій (наприклад, Molnár-Láng et al., 2010; Lu et al., 2014; Ren et al., 2018; Szakács et al., 2020) як носіїв нових генів стійкості до збудників хвороб та їх нових поєднань. Генетичним маркерами для пошуку таких нових транслокацій можуть бути алелі локусів запасних білків жита – секалінів у поєднанні з гліадиновими алелями для визначення положення транслокації.

Омега-секаліни кодуються локусом *Sec-1* на плечі 1RS (Shewry et al., 1984), він також позначається *Gli-R1* (Carrillo et al., 1992; McIntosh et al., 2013). Однак останнє позначення може вказувати на гомеологічність цього локусу мажорним гліадиновим локусам коротких пліч хромосом першої гомеологічної групи

пшениці *Gli-1*, що, як виявилось, не відповідає дійсності (Rogowsky et al., 1991; Lukaszewski, 2000). За припущенням Lukaszewski (2000) локус *Sec-1 (Gli-R1)* може бути гомеологічним «пшеничним» локусам *Gli-3*. Це вказує на необхідність подальшого вивчення генетичного контролю секалінових компонентів електрофоретичного спектру.

Актуальним напрямком збагачення генофонду пшениці новими генами, що впливають на якість зерна, є інтрогресії алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів від диких споріднених видів, зокрема, егілопсів (наприклад, Zhou et al., 2016; Garg et al., 2016; Wang et al., 2018, див розділ 1). Одним з таких видів є тетраплоїдний вид *Aegilops biuncialis* Vis., що поширений на Кримському півострові (van Slageren, 1994). Поліморфізм запасних білків цього виду залишався не вивченим. Крім того, актуальним завданням було дослідження популяційної структури цього виду на Кримському півострові та створення колекції цього виду для збереження в генбанку (НЦГРРУ) *ex-situ* різноманітності цього виду з Кримського півострова, оскільки в НЦГРРУ на час реєстрації нашої колекції, було зареєстровано лише шість українських зразків *Ae. biuncialis*. Крім того залишався недослідженим за локусами запасних білків інший вид триби Triticeae, що зустрічається на Кримському півострові – *Dasyphyrum villosum* Candarg.

У природі основна роль запасних білків – забезпечення рослини поживними речовинами при проростанні зерна (Pernollet and Mosse, 1983). Важливість дослідження різноманітності запасних білків визначається такими практичними питаннями – 1) запасні білки безпосередньо визначають хлібопекарну якість зерна, різні алельні варіанти пов'язані з різним рівнем якості (Payne, 1987, Branlard et al., 2020); 2) певні проламінові алелі пов'язані з генами стійкості до хвороб та шкідників в ген-багатих ділянках (Sourdille et al., 1999; Dilbirli et al., 2004; Gao et al., 2007); запасні білки викликають целіакію у чутливих людей та окремі групи проламінів – різні види алергії (Waga et al., 2013; Sharma et al., 2020); 4) гліадин розглядається як перспективний агент у фармацевтиці для доставки терапевтичних агентів через гліадинові наночастинки (Mehanna and Mneimneh, 2020). Важливість дослідження різноманітності запасних білків та вказані вище недостатньо вивчені

питання зумовили вибір теми досліджень, формулювання мети та завдань даної роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Роботу виконано у відповідності з тематиками фундаментальних робіт Інституту агроєкології і біотехнології Української академії аграрних наук (ІАБ) у рамках Проблеми «Теоретично обґрунтувати і застосувати на практиці засоби та методи генетики, екології та біотехнології для цілеспрямованого формування генетичної компоненти та біорізноманітності сталих агроєкосистем» (№ ДР 0101U003297, 2001-2004 рр.), за проектами ІАБ з Міністерством освіти і науки України «Популяційно-генетична структура диких і культурних видів рослин СНД» (№ ДР 0198U003634, 1998-2003 рр.), «Отримання дигаплоїдних ліній м'якої пшениці методикою схрещування з кукурудзою та дослідження грецьких дигаплоїдних ліній за допомогою молекулярних маркерів» (№ ДР 0101U007233, 2001-2004 рр.), у рамках бюджетних НДР Державної установи «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України» «Вивчення біорізноманітності егілопсів та пшениць за допомогою молекулярно-генетичних маркерів», № ДР 0107U003582, 2007-2011 рр.), «Дослідження впливу гамма-опромінення на генетичну структуру гібридних популяцій пшениці з використанням молекулярно-генетичних маркерів» (№ ДР 0110U000249, 2010-2012 рр.), «Дослідження генетичних ресурсів дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* та створення генетичної колекції, що репрезентує його різноманіття за молекулярно-генетичними маркерами» (№ ДР 0112U001598, 2012-2017 рр.), «Ефекти гамма-опромінення гібридного матеріалу пшениці на ознаки продуктивності та частоту мутацій за маркерними локусами» (№ ДР 0113U004048, 2013-2015 рр.), «Ідентифікація та дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis.» (№ ДР 0117U000910, 2017-2020 рр.), «Дослідження мутацій в гліадинкодуєчих локусах та їх ефектів на прояв господарчо-важливих ознак пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.)» (№ ДР 0119U101720, 2019–2020 рр.), Інституту захисту рослин Національної академії аграрних наук України «Визначення впливу на фенотип інтрогресій в геномі м'якої пшениці та дослідження за маркерними локусами диких родичів пшениці як

потенційного джерела генів стійкості» (№ ДР 0106U002708, 2006-2010), «Ідентифікувати генофонд м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.), тритикале (х *Triticosecale* Wittmack.) та видів роду *Aegilops* L. за допомогою генетичних маркерів» (№ ДР 0106U004932, 2006-2010 рр.), «Ефекти присутності інтрогресій в геномі пшениці та її різноманіття за маркерними локусами та генами стійкості» (№ ДР 0111U004582, 2010-2015 рр.), «Ідентифікація нових алелів локусів запасних білків в генофонді м'якої пшениці та її родичів» (№ ДР 0111U004591, 2010-2015 рр.), «Дослідження генів стійкості до хвороб та шкідників у пшениці та інших сільськогосподарських культур з використанням молекулярно-генетичних маркерів» (№ ДР 0116U003523, 2016–2020 рр.).

Мета і завдання досліджень. Метою роботи була характеристика різноманітності кластерів проламінових генів (алелів) колекцій *Triticum aestivum* L. та її культивованих і дикорослих родичів, дослідження ефектів присутності певних алелів та ролі рекомбінації, мутацій і інтрогресій у збільшенні їхньої різноманітності.

Для досягнення цієї мети було поставлено такі завдання:

– розробити методику електрофорезу гліадинів у поліакриламідному гелі в кислому середовищі, що забезпечує високу роздільну здатність і є простою та відтворюваною;

– визначити генотипи за проламіновими локусами колекцій українських та грецьких сортів сортів *T. aestivum*, проаналізувати показники генетичної різноманітності колекцій; зміни частот алелів у різні періоди селекції, не випадкові асоціації алелів локусів запасних білків і генів стійкості до збудників хвороб, визначених з використанням ДНК-маркерів;

– провести аналіз генотипів за проламіновими локусами сортів і місцевих популяцій *T. durum*, гексаплоїдного тритикале, колекцій *T. spelta*, *T. dicoccum*, визначити показники генетичної різноманітності колекцій за даними локусами; порівняти алельний склад за проламіновими локусами досліджених видів;

– дослідити генотипи нащадків після гамма-опромінення сухих зерен *T. aestivum* для оцінки частоти появи мутацій за гліадиновими локусами та розмножити генотипи з мутантними алелями;

– провести аналіз гібридного матеріалу від схрещування сортів і ліній пшениці для визначення генетичного контролю проламінових компонентів; провести маркерний добір генотипів для створення ліній *T. aestivum* з новими алелями запасних білків та бажаними поєднаннями алелів; оцінити ефекти певних алелів на показники продуктивності, якості, пов'язаність з кольором колоса;

– дослідити частоту передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo з використанням запасних білків як генетичних маркерів у гетерозигот *T. aestivum* за цією транслокацією;

– проаналізувати вплив гамма-опромінення сухих зерен F₂ на ознаки виживаності та продуктивності різних генотипів *T. aestivum* за присутністю пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS типу Кавказ, вплив гамма-опромінення сухих зерен F₁ на частоту передачі транслокації 1BL.1RS через гамети з використанням запасних білків як генетичних маркерів;

– дослідити ознаки продуктивності у гібридів F₁ пшениці м'якої від схрещування генотипів з 1AL.1RS типу Amigo і з 1BL.1RS типу Кавказ; створити популяцію рекомбінантно-інбредних ліній (PII) *T. aestivum* покоління F₆ від такого схрещування, провести генотипування PII за локусами запасних білків для пошуку ліній з рекомбінантними плечима 1RS;

– зібрати матеріал *Dasyphyrum villosum* з популяцій Кримського півострова та дослідити різноманітність популяцій за локусами запасних білків;

– зібрати колекцію зразків з різних популяцій *Ae. biuncialis* Кримського півострова, провести схрещування *Ae. biuncialis* і гібридологічний аналіз зерен F₂ для визначення генетичного контролю проламінових компонентів, ідентифікувати алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і локусів гліадинів *Gli-U1*, *Gli-M^b1* *Ae. biuncialis*; проаналізувати вибірки зразків з різних популяцій Кримського півострова, за проламіновими локусами, дослідити показники різноманітності і популяційну структуру *Ae. biuncialis*; оцінити зразки

Ae. biuncialis за швидкістю виколошування; створити і зареєструвати в НЦГРРУ колекцію зразків *Ae. biuncialis* за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*;

– провести схрещування пшениці м'якої з кримськими зразками *Ae. biuncialis* та відібрати лінії з інтрогресіями алелів запасних білків; дослідити особливості їхнього успадкування та ефекти на якість зерна.

Об'єкт дослідження – різноманітність кластерів проламінових генів (алелів проламінових локусів) пшениці м'якої та споріднених видів та ефекти певних алелів.

Предмет дослідження – ідентифікація алелів проламінових локусів пшениці м'якої та споріднених видів, генетичний контроль проламінових компонентів, внутрішньолокусна рекомбінація, частоти мутацій за гліадиновими локусами, ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS та певних проламінових алелів у геномі пшениці, популяційна структура та показники різноманітності колекцій пшениці м'якої та споріднених видів за проламіновими локусами.

Методи дослідження. Молекулярно-генетичні (виділення білків, виділення ДНК, ПЛР-ампліфікація, електрофорез проламінів у поліакриламідному гелі (ПААГ) в кислому середовищі, електрофорез білків у ПААГ в присутності додецилсульфату натрію, електрофорез ДНК в агарозному гелі), гібридизація рослин, генетичний аналіз, маркерний добір, статистичний аналіз даних.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше ідентифіковано низку нових алелів проламінових локусів. У пшениці м'якої ідентифіковано нові алелі локусів запасних білків: *Gli-B1fg**, *Gli-A1ag*, *Glu-B1er* (рекомбінантного походження); *Gli-B1bl** (мутантного походження); *Gli-B1x* та *Gli-A3e*, (останні два алелі також ідентифіковано у *T. dicoccum*); два рекомбінантні алелі локусу *Gli-D1* з участю генів *T. aestivum* і *Ae. cylindrica*; алель *Gli-B1bLast* у сорту Ластівка одеська (рекомбінантно-інтрогресивне походження); індуковані і спонтанні мутації алеля *Gli-B1b*, пов'язані з втратою одного або двох компонентів гліадинового блоку, кодованого цим алелем; індукована мутація алеля *Gli-B1l* (у складі

транслокації 1BL.1RS), пов'язана зі зміною рухливості секалінового компонента, спонтанна мутація алеля *Gli-B1l*, пов'язана з підсиленням синтезом секалінового компонента.

Вперше ідентифіковано новий секаліновий локус *Sec-N* на житньому плечі 1RS, його картовано дистально від локусу *Sec-I* на відстані, в середньому, 15 сМ та визначено його алелі.

Для груп українських сортів пшениці м'якої зони Степу і Правобережного Лісостепу вперше виявлено поступові зміни з часом частот деяких алелів локусів запасних білків, які корелюють з підвищенням середньорічної температури повітря. Вперше виявлено не випадкові асоціації певних алелів гліадинових локусів та ДНК-маркерів генів стійкості проти збудників хвороб у групі українських озимих сортів пшениці м'якої. Вперше показано наявність спільних алелів локусу *Gli-B1* у *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, *T. durum*. Вперше виявлено, що переважні алелі локусу *Gli-B1* пов'язані з приналежністю *T. dicoccum* до певного підвиду: алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є переважними у групі європейських полб, *Gli-B1x* – підвиду східних полб, *Gli-B1g* – для ефіопських полб.

Вперше ідентифіковано алелі запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1* *Ae. biuncialis*; визначено генетичну різноманітність і популяційну структуру *Ae. biuncialis* Кримського півострова за цими локусами; виявлено географічну диференціацію за швидкістю виколошування-цвітіння у *Ae. biuncialis*; створено колекцію кримських зразків *Ae. biuncialis* за різноманітністю алелів локусів запасних білків, відповідно до М-стратегії створення корової колекції.

Вперше ідентифіковано носіїв пшенично-житньої транслокації 1AL.1RS від жита *Insave* типу *Amigo* серед сортів пшениці м'якої української і російської селекції, транслокацію 1BL.1RS з секаліновими алелями локусів *Sec-I* та *Sec-N* типу *Amigo* у угорського сорту *MV Táltos*, створено лінію *CWX* з 1BL.1RS з секаліновими алелями від жита *Воронезьке СГІ*, ідентифіковано транслокацію 1BL.1RS з новими секаліновими алелями у сорту *Вишиванка*, створено популяцію рекомбінантно-інбредних ліній пшениці з рекомбінантними плечима 1RS у складі

транслокацій 1AL.1RS типу Amigo та 1BL.1RS типу Кавказ, промаркованими секаліновими локусами.

Вперше визначено частоту мутацій гліадинових локусів, індуковану гамма-опроміненням сухих зерен пшениці м'якої дозою 200 Гр, яка складає 7,4%.

Вперше виявлено такі ефекти наявності транслокації 1BL.1RS від жита Petkus типу Кавказ: залежність здатності до перехресного перезапилення у пшениці м'якої від дози транслокації 1BL.1RS; відносне збільшення частоти чоловічих гамет з 1BL.1RS, які взяли участь у формуванні зернівок F₂, порівняно з контролем, після гамма-опромінення зерен F₁ пшениці м'якої, гетерозиготних за 1BL.1RS; у варіанті з гамма-опроміненням сухих зерен пшениці м'якої у дозі з рівнем зниження виживаності 20–30% найменше знижує ознаки продуктивності відносно свого значення у контролі гомозигота за 1BL.1RS, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації. Вперше показано, що для транслокації 1AL.1RS типу Amigo пшениці м'якої не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот за її присутністю. Вперше визначено частоту рекомбінації між 1RS у складі транслокацій 1AL.1RS та 1BL.1RS (7 % за *Sec-1*) у гібридів пшениці м'якої.

Вперше встановлено генетичну відстань між групами генів локусу *Gli-D1 Aegilops cylindrica* та зчеплення окремих груп генів цього локусу з кольором колоса.

Вперше створено лінії пшениці м'якої з алелями локусів *Glu-U1* і *Gli-U1* від кримських зразків *Ae. biuncialis* і показано позитивний вплив алеля *Glu-U1b* на показник якості. Вперше визначено частоту розщеплення по центромєрі у гібридів пшениці м'якої, моносомних за хромосомою 1U *Ae. biuncialis* (9%), та виявлено більшу частоту втрати пліч 1US, ніж 1UL.

Вперше запропоновано аналіз ω-гліадинів на SDS-електрофореграмі як маркер *Gli-V1* для дослідження популяцій *D. villosum*, та визначено показники різноманітності за локусами *Glu-V1* та *Gli-V1* кримських популяцій *D. villosum*.

Практичне значення отриманих результатів. Зразки *Ae. biuncialis* передано в НЦГРРУ і зареєстровано під номерами UA0400157–UA0400171, UA0400187–

UA0400195. Зареєстровано в НЦГРРУ генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», Свідоцтво № 262 від 20 лютого 2017 р. Озимі лінії пшениці м'якої, з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, зчепленою з алелем *Glu-B1a1*, використовуються в селекційній роботі наукових установ України.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є самостійною науковою працею, в якій висвітлені власні результати дослідження автора, що дали змогу вирішити поставлені завдання. Безпосередньо автором розроблено концепцію і структуру роботи, здійснено інформаційний пошук та аналіз літературних даних за темою дисертації, лабораторні і польові дослідження, зокрема, підбір та створення матеріалу дослідження (гібридизація, вирощування рослинного матеріалу, збір зразків дикорослих видів), розробка методики електрофорезу гліадинів, ідентифікація алелів маркерних локусів, аналіз даних, формулювання узагальнень та висновків. Обговорення наукових результатів при підготовці публікацій проводилось разом з науковим консультантом д.б.н. професором Я.Б. Блюмом. Співавторами наукових праць є науковий консультант та науковці, спільно з якими проведено дослідження. У наукових працях, опублікованих у співавторстві, дисертантові належить фактичний матеріал і основний творчий доробок. Усі наукові узагальнення, положення, результати та висновки, викладені у дисертації, сформульовано автором особисто.

Апробація результатів дисертації. Основні результати роботи викладено та обговорено на наукових конференціях: міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів» (Алушта, 25-28 вересня 2006 р., 22-26 вересня 2008 р., 21-25 вересня 2009 р., 20-24 вересня 2010 р., 26-30 вересня 2011 р., 23-27 вересня 2013 р.; Умань, 22-26 вересня 2014 р., 2–6 жовтня 2017 р.; Чернівці, 14–18 вересня 2015 р.; Одеса, 12–16 вересня 2016 р.; Яремче, 17–21 вересня 2018 р., Київ, 15–20 вересня 2019 р.), міжнародна науково-практична конференція «Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи» (Київ, 13–16 листопада, 2006 р.), з'їзд Українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова (Алушта, 24-28 вересня 2007 р., 24–28 вересня 2012 р.), 8th International Wheat

Conference (St. Petersburg, Russia, 1–4 June 2010), міжнародна науково-практична конференція «Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety» (Одеса, 7–10 вересня 2010 р.), Международная научно-практическая конференция, посвященная 35-летию образования Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства (Белгород, 15–16 липня 2010 р.), Всероссийская научно-практическая конференция Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства Россельхозакадемии (Белгород, 12–13 липня 2012 р.), міжнародна наукова конференція «Генетика і селекція: досягнення та проблеми» (Умань, 18-20 березня 2014 р.), міжнародна науко-практична конференція «Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві» (Київ, 1–3 липня 2015 р.), міжнародна науково-практична конференція «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку» (Київ, 3 листопада 2016 р., 7 червня 2017 р., 7 червня 2018 р., 7 червня 2019 р.), міжнародна конференція «Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці» (Одеса, 1-3 червня 2016 р.), міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта» (Умань, 18-20 березня 2016 р., 15-17 березня 2017 р., 19-21 березня 2018 р., 18-20 березня 2019 р., 18-20 березня 2020 р.), міжнародна наукова конференція «Біотехнологія – іноваційний шлях розвитку селекції рослин», (Одеса, 8-10 жовтня 2018 р.), Всеукраїнська науково-практична конференція «Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі» (Умань, 26 червня 2018 р., 26 червня 2019 р., 15 жовтня 2020 р.), міжнародна наукова конференція «Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах» (Харків, 3–5 липня 2019 р.), міжнародна науково-практична конференція «Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату» (Полтава, 18–19 квітня 2019 р.), міжнародна наукова конференція «Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора Івана Вікторовича Яшовського» (Чабани, 14–15 серпня 2019 р.), міжнародна наукова конференція «Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин» (Одеса, 21 жовтня 2020 р.).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 716 сторінках машинописного тексту, складається зі вступу, 7 розділів, висновків,

списку використаних джерел та 14 додатків. Обсяг основного тексту дисертації складає 475 сторінок друкованого тексту. Робота ілюстрована 145 таблицями, 136 рисунками. Список використаних джерел містить 649 найменувань, з них 526 латиницею та 123 кирилицею.

РОЗДІЛ 1

ПРОЛАМІНИ ПШЕНИЦІ І ЖИТА, ЇХ ХАРАКТЕРИСТИКА, ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ, ПОЛІМОРФІЗМ І ПОВ'ЯЗАНІСТЬ З ПРОЯВОМ ОЗНАК

Триба Triticeae включає такі найважливіші злакові культури як пшениця м'яка *T. aestivum* L., пшениця тверда *T. durum* Desf., ячмінь *Hordeum vulgare* L., жито *Secale cereale* L., штучний злак тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack) та біля 350 інших видів, зокрема, види роду *Aegilops* L. (Barkworth and von Bothmer, 2009; Bernhardt, 2015). Виділяють більше 20 видів егілопсів (Hammer, 1980; Witcombe, 1983; van Slageren, 1994; Kimber and Feldman, 1987; Yen and Yang, 2020). Більшість видів егілопсів – алополіплоїди (Kihara, 1954). За деякими систематиками види родів *Triticum* та *Aegilops* об'єднуються в один рід *Triticum* (Kimber and Feldman, 1987; Yen and Yang, 2020). Латинські назви деяких представників триби Triticeae, що розглядаються в даній роботі, згідно різних класифікацій наведено в табл. 1.1.

На основі спільного геному алополіплоїдні види родів *Aegilops* і *Triticum* поділяють на три кластери – A, D і U (Zohary and Feldman, 1962; Kimber, 1988; Feldman et al., 2015). До U-кластера з базовим диплоїдним видом *Ae. umbellulata* Zhuk. (геномна формула UU) відносяться вісім алополіплоїдних видів. Згідно з закономірністю геномної асиметрії, ці алополіплоїди з основним (незміненим) геномом (U-геномом), в загальному, нагадують диплоїдний вид з цим геномом (*Ae. umbellulata*) (Zohary and Feldman, 1962; Kimber, 1988). До U-кластера належить і тетраплоїдний вид *Ae. biuncialis* Vis. (UUMM) (синоніми *Ae. lorentii* Hochst., *Ae. macrochaeta* Schuttl. et Huet, *T. lorentii* (Hochst), *T. macrochaetum* (Schuttl. et Huet) K. Richt, *T. biunciale* K. Richt). За класифікацією Yen and Yang (2020) *Ae. biuncialis* та інший вид з геномною формулою (MMUU), *Ae. geniculata* Roth (Hammer 1980; Witcombe, 1983; van Slageren, 1994) (*T. ovatum* за Kimber and Feldman (1987)), об'єднано в один вид, та *Ae. biuncialis* розглядається як різновид *T. ovatum* (L.) Raspail var. *biunciale* (Vis.) Yen et J. L. Yang. *Ae. biuncialis* та *Ae. geniculata* відрізняються за цитоплазмою: у *Ae. biuncialis* цитоплазма подібна до *Ae.*

umbellulata, тоді як у *Ae. geniculata* – до *Ae. comosa* (M) (Kimber and Feldman, 1987; Tsunewaki, 1988).

Таблиця 1.1

Латинські назви деяких представників триби Triticeae, що досліджувались у даній роботі

Вид (геномна формула)	Латинська назва виду	Класифікація за
Пшениця м'яка (ВВААDD)	<i>T. aestivum</i> L.	Дорофеев и др. (1979)
	<i>T. aestivum</i> L. ssp. <i>aestivum</i> ('vulgare' (Vill.) МК)	Mac Key (2005)
Пшениця спельта (ВВААDD)	<i>T. spelta</i> L.	Дорофеев и др. (1979)
	<i>T. aestivum</i> (L.) Thell ssp. <i>spelta</i> (L.) Thell.	Mac Key (2005)
Пшениця тверда (ВВАА)	<i>T. durum</i> Desf.	Дорофеев и др. (1979)
	<i>T. turgidum</i> (L.) Thell. ssp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.	Mac Key (2005)
Полба (двозернянка) (ВВАА)	<i>T. dicocum</i> (Schrank) Schuebl.	Дорофеев и др. (1979)
	<i>T. turgidum</i> (L.) Thell. ssp. <i>dicoccon</i> (Schrank) Thell.	Mac Key (2005)
Полба дикоросла (ВВАА)	<i>T. dicoccoides</i> (Koern. ex Aschers. et Graeb.) Schweif.	Дорофеев и др. (1979)
	<i>T. turgidum</i> (L.) Thell. ssp. <i>dicoccoides</i> (Körn. ex Asch. et Graebn.) Thell.	Mac Key (2005)
Егілопс дводюймовий (UUMM)	<i>Aegilops biuncialis</i> Vis.	van Slageren (1994)

Тетраплоїдні і гексаплоїдні пшениці, серед яких *T. aestivum* L., *T. turgidum* (L.) Thell., *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., *T. zhukovskyi* Men. et Ericz. (за класифікацією Mac Key J (2005)) відносяться до А кластера, в якому види мають спільний геном, гомологічний геному диплоїдного виду *T. urartu* Tum. ex Gand.

Пшениця м'яка *T. aestivum* (*T. aestivum* L. ssp. *aestivum*, геномна формула ВВААDD, $2n=6x=42$, далі *T. aestivum*) – важлива сільськогосподарська культура, що виникла близько 8000 років тому в результаті гібридизації культивованих (голозерних) форм тетраплоїдної пшениці (ВВАА) з диким злаком *Ae. tauschii* Coss. (DD) на території сучасної південно-східної Туреччини (Dubcovsky and Dvorak, 2007; Matsuoka 2011; Dvorak et al., 2012; Pont et al. 2019).

Саме *T. aestivum* є найпоширенішою культурною пшеницею і складає майже 95% пшениці, що вирощується у світі, більша частина урожаю якої (до 80%) використовується саме для харчування. Урожай пшениці у світі становить більше 700 млн тон на рік: зокрема, в 2018/2019 р. світовий врожай пшениці оцінювався 730 млн тон, у тому числі 26,98 млн тон в Україні (WASDE, 2020). На думку Shewry (2009), широке поширення пшениці пояснюється її високою урожайністю, пристосованістю до широкого спектру умов навколишнього середовища та унікальними властивостями тіста, які значною мірою визначаються комплексом запасних білків зерна. Пшениця залишається важливим джерелом білку для харчування населення багатьох країн світу (Grigg, 1995; Shewry and Hey, 2015, Flambeau et al., 2017). Наприклад, споживання хліба забезпечує 11% білку середнього денного раціону дорослого населення Великобританії (Shewry and Hey, 2015).

1.1 Загальна характеристика запасних білків пшениці

Зерно пшениці містить біля 10-15% білку від сухої маси (Shewry and Hey, 2015). Вміст білку, крім фактору генотипу і кількості внесених азотних добрив, залежить температури під час цвітіння добрив (Wang et al. 2020). У двох норвезьких сортів Vjarne і Betserk та у китайського сорту Chinese Spring, який є референсним у багатьох генетичних дослідженнях, Juhász et al. (2018) показано, що підвищення

температури під час цвітіння приводило до збільшення вмісту білку в зерні на 1–3%, а знижена температура приводила до зменшення вмісту білку в зерні, порівняно з нормальними умовами. Дослідження вибірки 60 німецьких сортів, що представляють різні періоди селекції, зареєстрованих між 1891 і 2010 рр. (по 5 сортів кожного десятиліття), показало, що вміст білку в борошні практично не змінювався в різні періоди часу (Pronin et al., 2020). Аналіз даних вмісту білку в зерні (і відповідно, вмісту глютену) у пшениці м'якої 20 і 21 століття в США також не виявив істотних змін у вмісті білку з часом (Kasarda, 2013). Водночас, дослідження британських сортів, створених у різні періоди селекції, показало поступове зниження вмісту білку в зерні (Shewry et al., 2016).

Класифікацію білків зерна пшениці, яка залишається актуальною до теперішнього часу, було розроблено американським біохіміком Т.Б. Осборном (Thomas Burr Osborne, 1859 – 1929) (Osborne, 1907). Вона базується на екстракції білків зерна різними розчинами. Осборн (Osborne, 1907) виділяв такі фракції: альбуміни (екстрагуються водою, він їх ще називав лейкозинами (leucosin)); глобуліни – екстрагуються нейтральними сольовими розчинами (10% хлорид натрію); гліадини – екстрагуються розведеними спиртами; глютеніни (екстрагуються розведеними розчинами кислот або лугів). За допомогою двовимірного електрофорезу білки борошна сорту пшениці м'якої Butte 86 розділено на 476 білкових плям, з яких тандемною мас-спектрометрією ідентифіковано 233 плями, що складали 93% від всієї кількості білку (Dupont et al., 2011). Основними запасними білками зерна пшениці є гліадини і глютеніни: вміст гліадинів і глютенінів (глютенових білків) становить більше 80% загального білку (Osborne, 1907; Созинов, 1985; Vereijken et al., 2000). Гліадини – мономерні білки, тоді як глютеніни – великі агрегати субодиниць, зв'язаних дисульфідними зв'язками (Созинов, 1985; Payne, 1987). Гліадини і глютеніни, представлені у зерні в приблизно рівних співвідношеннях за даними Vereijken et al. (2000), за іншими даними співвідношення гліадинів і глютенінів може варіювати від 0,5 до 1 у різних сортів (DuPont et al., 2005; Zilich et al., 2011; Schalk et al., 2017). Вже згадане дослідження вибірки німецьких сортів, зареєстрованих між 1891 і 2010 рр.,

показало, що, частка гліадинів істотно знизилась з часом і варіювала від 62% до 45,7%, і, відповідно, частка глютенінів з часом збільшилась, з варіацією від 17,1% до 33,1% (Pronin et al., 2020).

Гліадини розділяються електрофорезом у кислому середовищі на групи компонентів, позначених Woychik et al. (1960) як α -, β -, γ -, і ω -гліадини (у порядку зменшення рухливості). Позначення цих зон на електрофореграмі гліадинів показано на рис. 1.1. Пізніше α - і β - гліадини стали об'єднувати в групу α - гліадинів (Shewry and Halford, 2002, Shewry, 2019).

Гель-електрофорез спирторозчинних білків зернівки – основний метод аналізу гліадинів. Для аналізу гліадинів спочатку використовували методику електрофорезу в крохмальному гелі з алюміній-лактатним буфером (рН 3,1–3,3) (Jones et al., 1959) з модифікаціями (Autran et Bourdet, 1975; Wrigley and Shepherd, 1974; Созинов и Попереля, 1974, 1978). Ця методика була відносно недорогою, використовувала нетоксичні реагенти, мала добру роздільну здатність. На зміну цій методиці прийшла методика електрофорезу в поліакриламідному гелі в алюміній-лактатному буфері в різних модифікаціях (Bushuk and Zillman, 1978). Вона практично витіснила методику електрофорезу в крохмальному гелі, завдяки більшій продуктивності та зручності маніпуляцій з гелем. Для електрофорезу проламінів було розроблено низку методик в поліакриламідному гелі з іншими буферними системами (Clements, 1988; Brzezinski and Mendelewski, 1989; Kraic et al., 1995; Попереля, 1996; Watry et al., 2020). Використання певної методики, крім таких пріоритетних вимог як роздільна здатність та відтворюваність, значною мірою залежить від традицій лабораторії, де вона застосовується, та мети застосування. Нами розроблено методику, яка має високу роздільну здатність, є відтворюваною, зручною, технологічною, відносно недорогою (Козуб и Созинов, 2000; Kozub et al., 2009) (див. розділ 2.3).

Двовимірним електрофорезом (рН 3,2 в одному напрямку, рН 9,2 – в другому) у сортів пшениці м'якої Cheyenne та Chinese Spring було ідентифіковано 35 гліадинових компонентів (Lafiandra et al., 1984). Двовимірним електрофорезом, що включав ізоелектрофокусування та SDS-електрофорез (електрофорез у присутності

додецилсульфату натрію), з подальшим аналізом мас-спектрометрією у сорту пшениці м'якої Xiaoyan 81 виявлено 82 гліадинові плями (Wang et al., 2017). Гліадиновий екстракт сорту пшениці м'якої Keumkang подібним чином було поділено на 98 плям, з яких тандемною мас-спектроскопією 60 було ідентифіковано як гліадини (Cho et al. 2018). Деякі компоненти електрофоретичного спектру гліадинів можуть бути продуктами пост-трансляційного процесингу, на що вказують дослідження DuPont et al. (2004): ω -гліадини, у яких N-кінцева послідовність починається з KEL є продуктами посттрансляційного розщеплення апарегініл ендопротеазою. Для ω -гліадинів було введено позначення, відповідно до N-кінцевої послідовності білка ω -2-гліадини починаються з AEQ або ARE, ω -5-гліадини – з SRL, ω -1-гліадини – з KEL (результат вищезгаданого посттрансляційного розщеплення апарегініл ендопротеазою) (Shewry et al., 1984a; Tatham and Shewry, 2012, DuPont et al., 2004). Зони розміщення цих омега-гліадинів показано на рис 1.1.

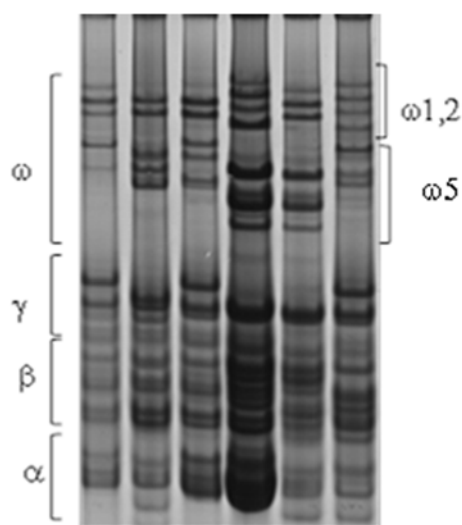


Рис. 1.1 Зони α -, β -, γ -, і ω -гліадинів на електрофореграмі гліадинів зразків пшениці м'якої в 10% ПААГ, розділених за методикою, наведеною в розділі 2.3 (власне фото).

Високомолекулярні та низькомолекулярні субодиниці глютенінів формують за допомогою дисульфідних зв'язків полімерну сітку глютенінів (Payne, 1987). Основний метод розділення високомолекулярних та низькомолекулярних субодиниць глютенінів – SDS-електрофорез за Лемлі (Laemmli, 1970). Серед відновлених білків зерна, розділених SDS-електрофорезом, звичайно, присутні 4–5 різних високомолекулярних субодиниць глютенінів (Payne, 1987) а кількість різних низькомолекулярних субодиниць глютенінів є значно більшою – біля 30 (Dupont et

al., 2011). Однак треба з обережністю ставитись до висновків про кількість білків певного класу, визначене на основі електрофорезу, в тому числі і двовимірного, як це видно на прикладі ідентифікації 43 плям високомолекулярних субодиниць глютенінів (Dupont et al., 2011), які, очевидно, є результатом посттрансляційної модифікації.

Shewry запропоновано класифікацію запасних білків, яка враховує структуру цих білків і спільність походження (Mifflin et al., 1983; Shewry and Tatham, 1990; Shewry and Halford, 2002; Shewry, 2019), згідно з якою і гліадини і глютеніни віднесено до однієї групи проламінів. За цією класифікацією серед проламінів виділяють високомолекулярні проламіни, багаті на сірку проламіни та бідні на сірку проламіни.

Багаті на сірку проламіни До багатих на сірку проламінів (S-багаті проламіни) відносяться білки гама-гліадини, альфа(/бета)-гліадини, низькомолекулярні субодиниці глютенінів В та С-типу, а також відносно недавно відкрита нова група гліадинів – дельта-гліадини (Anderson et al., 2012; Wan et al., 2013). Ці білки мають молекулярну масу 30–45 кДа та складають основну масу глютенівих білків (70–80%), містять 30–40% глютаміну, 15–20% – проліну, 2–3% цистеїну (Shewry, 2019). Загальна структура гамма-гліадинового поліпептиду включає сигнальний поліпептид з 20 амінокислотних залишків, який видаляється в результаті процесингу, та 5 доменів: короткий унікальний домен I, домен з повтореннями II та ще три унікальні домени (III-V). В домені III знаходяться 6 цистеїнів, в домені V – 2 цистеїни, які можуть формувати 4 внутрішньомолекулярні дисульфідні зразки, в домені IV містяться ланцюжки глютамінових повторів (наприклад в гамма-гліадинах сорту Chinese Spring – від 3 до 31 тандемних повторів Gln) та ще одна 9-амінокислотна ділянка, багата на глютамін (Anderson et al., 2013). Домен II містить 16–22 повтори (дані для сорту Chinese Spring), які приблизно описуються мотивом PFPQ₁₋₂(PQQ)₁₋₂, тобто складених, переважно, з пролінових і глютамінових залишків, серед яких спостерігається внутрішньогенна і міжгенна варіація всередині гена; довжина повного амінокислотного ланцюга гамма-гліадинів – приблизно 300 амінокислотних залишків (Anderson and Hsia, 2001). Відмінності за

молекулярною масою гамма-гліадинів (довжиною поліпептида) визначаються відмінностями у кількості повторів повторюваного домена II та довжиною поліглутамінового тракта в домені IV (Anderson and Hsia, 2001). У структурі альфа-гліадинів виділяють сигнальний пептид, домен з повтореннями, поліглутаміновий домен, другий поліглутаміновий домен та ще один унікальний домен (зріла молекула альфа-гліадину містить біля 250 амінокислотних залишків) (Anderson and Greene, 1997; van Herpen et al., 2006). В публікації Anderson et al. (2012) у альфа-гліадинів перед повторюваним доменом виділено короткий унікальний домен. Альфа-гліадини містять шість цистеїнових залишків, що формують внутрішньомолекулярні дисульфідні зв'язки, 4 в першому унікальному домені і 2 – в другому. Повторюваний домен PF/YQ₀₋₁PQ₁₋₂ (Anderson and Greene, 1997) також багатий на пролін і глутамін. Різноманітність довжин альфа-гліадинів визначається, в основному, різницею в довжинах поліглутамінових трактів (van Herpen et al., 2006; Huo et al., 2019). Структура низькомолекулярних субодиниць глютенінів є подібною до гамма-гліадинів: сигнальний пептид, короткий унікальний домен I, домен з повторами, консервативний домен III, домен IV, багатий на глутамін, та унікальний консервативний домен V (Cassidy et al., 1998). У домені I знаходиться один 1 залишок, у домені III – 5, по 1 в доменах IV і V, з яких, вважається, 6 формують внутрішньомолекулярні зв'язки, а 2 – міжмолекулярні (Masci et al., 1998) Повторюваний мотив домена II, також близький до мотиву у гамма-гліадинів (P₁₋₂FP/sQ₂₋₆). В залежності від того, з якого амінокислотного залишку починається зрілий білок – метіонінового, серинового чи ізолейцинового, низькомолекулярні субодиниці глютенінів відносять до трьох типів (m, s, i) (D'Ovidio and Masci, 2004). Дельта-гліадини, які були відкриті практично одночасно групами Андерсона і Шьорі, проте з використанням різних підходів (Anderson et al., 2012; Wan et al., 2013) мають таку ж структуру, як і гамма-гліадини, проте їх послідовності мають ідентичність лише 45%, вони відрізняються також і за повторюваним мотивом.

Бідні на сірку проламіни. До бідних на сірку проламінів відносяться омега-гліадини та низькомолекулярні субодиниці глютенінів D-типу. Ці білки мають

молекулярну масу 30-75 кДа (Shewry, 2019) (40–51 кДа згідно з Dupont et al. (2011)) та їх частка становить 10-20% глютенівих білків. Вони також мають великий вміст глютаміну (40–50%), проліну (20-30%). Омега-гліадини не мають цистеїнових залишків (Anderson et al., 2009). Низькомолекулярні субодиниці глютенівих D-типу мають один цистеїновий залишок (Masci et al., 1999; Gianibelli et al., 2002b). За припущенням Masci et al. (1993), D-субодиниці глютенівих утворились в результаті мутації омега-гліадинових генів, що привела до утворення цистеїнових кодонів. Структура омега-гліадинів виявилась простішою, ніж у багатих на сірку проламінів: сигнальний пептид з 19 амінокислотних залишків, короткий унікальний N-кінцевий домен, повторюваний домен, що займає 90–96% білка, короткий унікальний C-кінцевий домен; повторюваний мотив є близьким до мотиву у гамма-гліадинів (PFPQ₁₋₂PQQ₁₋₂) (Hsia and Anderson, 2001)

Високомолекулярні проламіни. Цей клас білків включає високомолекулярні субодиниці глютенівих, що формують полімерну сітку за рахунок дисульфідних зв'язків. Молекулярна маса цих білків – 65–90 кДа, вони складають лише 6-10% глютенівих білків, проте є найбільш важливими для визначення хлібопекарної якості борошна – їх вклад у варіацію за цим показником складає 45-70% (Payne, 1987; Shewry et al., 2002; Shewry et al., 2016). Виділяють високомолекулярні субодиниці x-типу і у-типу (Payne, 1987). Обидва типи субодиниць мають N-кінцевий повторюваний домен (81–104 амінокислотних залишки), довгий повторюваний домен (481–696 амінокислотних залишки), унікальний C-кінцевий домен довжиною 42 амінокислотні залишки. В N-кінцевому домені субодиниці x-типу знаходяться 3 цистеїнові залишки, а у-типу – 5 залишків. В C-кінцевому домені знаходиться 1 цистеїновий залишок, у деяких субодиниць є 1–2 додаткові цистеїнові залишки в повторюваному домені. Повторюваними консенсусними мотивами є GYYPTSLQQ та GHYPASLQQ для у-субодиниць та GYYPTSPQQ для x-субодиниць (Shewry et al., 2002, Mihálik et al., 2012).

Крім вищезгаданих білків, що складають основну масу білків зерна, до надродини проламінів зараз включають також інші низькомолекулярні білки з гомологією до глютенівих білків: фариніни (авенін-подібні білки) і пуриніни

(низькомолекулярні гліадини або глобуліни), інгібітори альфа-амілази і трипсину, пууроіндоліни (Kasarda et al., 2013; Furtado et al., 2015; Shewry, 2019; Zhang et al., 2020).

До глобулінів пшениці відносяться тритицини або триплетні білки (Singh and Shepherd, 1985; Singh et al., 1988). Ці білки є тетрамерами, що складаються з субодиниць D (58 кДа), δ (22 кДа), A (52 кДа), α (23 кДа), зв'язаних дисульфідними зв'язками, а їх структура є подібною до 11-12S глобулінів – запасних білків бобових та деяких злаків (рис, овес) білки (Singh and Shepherd, 1985; Singh et al., 1988).

1.2 Генетичний контроль запасних білків пшениці

Гліадини пшениці м'якої кодуються шістьма основними (мажорними) локусами, *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-B2* і *Gli-D2*, розміщеними дистально на коротких плечах хромосом 1 і 6 гомеологічних груп (Рыбалка и Созинов, 1979; Dvorak and Chen, 1984; Payne, 1987; Singh and Shepherd, 1988a). О.І Рыбалка та О.О. Созінов (Рыбалка и Созинов, 1979) першими картували мажорний гліадиновий локус – *Gli-B1*. В локусах *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* знаходяться кластери генів γ -, і ω -гліадинів (Payne, 1987) та лише один ген дельта-гліадина (Anderson et al., 2012). Дослідження вчених наукової школи О.О. Созінова показали, що деякі компоненти омега- і гамма-гліадинів успадковуються як єдиний блок (Созинов и др., 1978; Созинов, 1985), що відповідає кластерній природі локусів *Gli-1*. З цими локусами тісно зчеплені локуси, які кодують більшість низькомолекулярних субодиниць гліадинів (В, С-субодиниці) (*Glu-3A*, *Glu-3B* та *Glu-3D*) (Singh and Shepherd, 1988a). У тетраплоїдній пшениці *T. turgidum* (AABB) Liu and Shepherd (1995) виявили рекомбінацію між генами деяких низькомолекулярних В субодиниць глютенінів з частотою 3,7% та прокартували один ген проксимально від решти генів локусів *Glu-B3* та *Gli-B1*. За результатами дослідження пшениці твердої локуси низькомолекулярних субодиниць глютенінів прокартовано на відстані 1,4 сМ та 2,1 сМ проксимально від гліадинових локусів *Gli-A1* та *Gli-B1* (Ruiz et al., 1993). З використанням аналізу поліморфізму довжин рестрикційних фрагментів (RFLP) у сорту пшениці м'якої Chinese Spring було визначено, що в локусі *Gli-A1*

знаходяться 5–7 гамма-гліадинових генів, 4–9 омега-гліадинових генів та 8–10 генів низькомолекулярних субодиниць глютенінів, в локусі *Gli-B1* – 7–16, 2–5, і 3–12 відповідних генів, а в *Gli-D1* – 4–18, 2–10 та 11–17, відповідно, однак, було припущено, що частина з них є псевдогенами (Sabelli and Shewry, 1991).

На дистальних ділянках коротких пліч хромосом 6A, 6B, 6D знаходяться локуси *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*, що містять кластери генів α - гліадинів (Payne, 1987). За допомогою секвенування бібліотек ВАС (bacterial artificial chromosome) клонів (клонів штучних бактеріальних хромосом) було визначено, що кількість копій альфа-гліадинових генів становить 25–150, залежно від генотипу, та показано нерівномірне розміщення цих генів в *Glu-2* локусах (Anderson and Greene, 1997; Gu et al., 2004b).

Локуси високомолекулярних субодиниць глютенінів (*Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*), знаходяться на довгих плечах хромосом першої гомеологічної групи (Payne, 1987; Singh and Shepherd, 1988b). В цих локусах знаходяться по два тісно зчеплених гени, що контролюють субодиниці x- і y-типу, з яких x-субодиниця має меншу рухливість на SDS-електрофореграмах відновлених білків ендосперму. Субодиниці, контрольовані певним локусом високомолекулярних субодиниць глютенінів, успадковуються як єдиний блок і випадки рекомбінації між цими генами є дуже рідкісними. Локуси *Glu-D1*, *Glu-B1*, *Glu-A1* у пшениці м'якої кодують 2, 1-2, і 0–1 субодиниці, відповідно (Payne, 1987). Ген високомолекулярних субодиниць глютенінів у-типу в локусі *Glu-A1* є завжди неактивним у пшениці м'якої, проте механізми його інактивації можуть відрізнитись у різних сортів: у сорту Chinese Spring – це вставка ретроелемента Wis 2-1A, у сорту Cheyenne – це точкова мутація, що привела до формування стоп-кодона (Gu et al., 2004a).

На хромосомах першої гомеологічної групи, крім мажорних локусів гліадинів, *Gli-1*, знаходяться мінорні гліадинові локуси. Собко (1984) першою прокартувала мінорний гліадиновий локус *Gli-A3*, що контролює один омега-гліадин, на хромосомі 1A на відстані біля 30% рекомбінації від мажорного гліадинового локусу *Gli-A1*. Пізніше, в різних дослідженнях було одержано частоту рекомбінації

від 13% до 35% між цими локусами (Metakovsky et al., 1986; 1996). Мінорний локус *Gli-B3 (Glu-B2)* прокартовано на відстані біля 22–28 сМ проксимально від *Gli-B1* (Galili and Feldman, 1984; Jackson et al, 1985). Деякі з білків, що кодуються генами локусу *Gli-B3 (Glu-B2)* – ω -гліадини, інші відносяться до D-субодиниць глютенінів (Galili and Feldman, 1984; Jackson et al, 1985; Nieto-Taladriz et al., 1998), однак вони є спорідненими, оскільки, згідно з Masci et al. (1993) D-субодиниці глютенінів утворились у результаті мутації ω -гліадинових генів, яка привела до утворення цистеїнових кодонів. На хромосомі 1D, на відміну від хромосом 1A та 1B, гени D-субодиниць виявились тісно зчепленими з локусом *Gli-D1* (Payne, 1987). Подальші дослідження показали ще більшу складність локусів запасних білків, розміщених на коротких плечах хромосом 1 і 6 гомеологічної груп. Metakovsky et al. (1997) ідентифікували білки з властивостями D-субодиниць у локусі *Gli-B1*. В цій же роботі виявлено, що деякі білки з біохімічними характеристиками низькомолекулярних субодиниць глютенінів С-типу кодуються локусом *Gli-B2*, розміщеним на хромосомі 6В. Крім того, в роботі Felix et al. (1996) ідентифіковано низькомолекулярні субодиниці глютенінів С-типу, що кодуються локусом на хромосомному плечі 6DS. У роботі Nieteo-Taladriz and Carrillo (1996) виявлено, що локус *Gli-A3* кодує також γ -гліадини. У *T. turgidum* Liu and Shepherd (1995) прокартували ген, що кодує низькомолекулярну субодиницю глютенінів В-типу на відстані 20,0 сМ від мажорного локусу *Gli-B1*; цей ген міститься в мінорному локусі *Gli-B3 (Glu-B2)*.

Мінорний локус *Gli-A5* прокартовано дистально від *Gli-A1* на відстані біля 2 сМ, а локус *Gli-A6* – також дистально від *Gli-A1* на відстані біля 2-5 сМ (Metakovsky et al., 1996). Мінорний локус *Gli-B5*, що кодує два омега-гліадини, локалізовано на відстані біля 1,4 сМ дистально від локусу *Gli-B1* (Pogna et al., 1993). Іспанськими вченими (Rodriguez-Quijano and Carrillo, 1996) прокартовано мінорний локус *Gli-D5*, що кодує ω -гліадини, на відстані 3,7 сМ дистально від локусу *Gli-D1*, а локус *Gli-D4*, що кодує гліадин γ -типу – проксимально від *Gli-D1* на відстані 10,1 сМ. Було визначено відстань між геном, що кодує омега-гліадин з найвищою

рухливістю блоку *Gli-D1j* та генами, що кодують решту омега-гліадинів цього блоку: в середньому 0,71 сМ для двох комбінацій схрещування пшениці м'якої (Козуб и др., 2003а) та 0,27 сМ між двома групами омега-гліадинових генів локусу *Gli-D1 Aegilops cylindrica* Host (Kozub et al., 2003).

Локалізацію локусів запасних білків (проламінів і тритицинів), визначену з використанням електрофоретичного аналізу білків у гібридного матеріалу, було підтверджено з використанням RFLP аналізу у диплоїдній, тетраплоїдній та гексаплоїдній пшениці (Dubcovsky et al., 1997). У цій же роботі виявлено рекомбінацію в локусі *Gli-A1* (відстань між генами в локусі – 1,2 сМ) та прокартовано ген низькомолекулярних субодиниць глютенінів проксимально від гліадинового локусу (*XGli-1*) на відстані 2,8 сМ.

В дослідженні Ibba et al. (2017) виявлено внутрішньолокусну рекомбінацію в локусі *Glu-3* пшениці м'якої. При дослідженні популяції рекомбінантно-інбредних ліній (PIL) Brundage × Coda в локусі *Glu-A3* визначено відстані між генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів 0,8 і 1,3 сМ. В цій же популяції в локусі *Glu-B3* два гени прокартовано на відстані 2,7 сМ, а в локусі в локусі *Glu-D3* – на відстані 3,1 сМ. В інших популяціях в локусі *Glu-D3* виявлено дещо інші частоти рекомбінації між генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів, що відповідали відстаням 0,6 і 6,7 сМ для Louse × Yumai та 4,8 сМ для Butte × ND 2603. Більше того, в останній популяції виявлено відстань між генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів аж 17,5 сМ, що вказує на те, що цей ген розміщений в локусі *Glu-B2 (Gli-B3)*. Результати цієї роботи також показують недостатню точність маркерних систем, що базуються на ідентифікації з використанням полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) алелів локусів *Glu-3* з залученням лише однієї пари праймерів на алель, де вважалось, що всі низькомолекулярні глютеніни певного локусу успадковуються як єдиний блок (Wang et al., 2009, 2010).

Гени, що кодують тритицини (*Tri-1*), розміщені на коротких плечах хромосом 1A та 1D біля центромери на відстані біля 55 сМ від *Gli-A1* та *Gli-D1* (Singh and Shepherd, 1988a).

Локуси *Gli-1* та *Glu-3* можуть розглядатись як комплексна проламінова хромосомна ділянка. Порядок та характер розміщення генів хромосоми 1D *Ae. tauschii* в проламіновій ділянці розміром 3100 т.п.н. було досліджено Anderson et al. (2012) секвенуванням 28 ВАС клонів, що перекриваються. Було виявлено, що гени запасних білків розміщені нерівномірно та між генами запасних білків розміщено багато інших непроламінових генів. Було виявлено наступний порядок розміщення (у напрямку до центромери): псевдоген та ген омега-гліади́на, розміщені поруч, далі знаходиться кластер генів, де розміщені ген гамма-гліади́на, ген дельта-гліади́на, псевдоген дельта-гліади́на, три гени гамма-гліади́нів, псевдоген та ген інгібітора альфа-амілази, кластер омега-гліади́нових генів (очевидно, псевдогенів), два гени низькомолекулярних субодиниць глютенінів та віддалені від них три поодинокі гени низькомолекулярних субодиниць глютенінів (Anderson et al., 2012).

Gao et al. (2007) секвенували ділянки з проламіновими генами у пшениці твердої *T. durum*. ВАС клон ділянки хромосоми 1А довжиною 158 т.п.н. містить 13 генів, розміщених двома кластерами, з яких 6 відносяться до проламінових генів. У першому кластері (30 т.п.н.) розміщено 8 генів (2 гамма-гліади́нових гени, гамма-гліади́новий псевдоген, ген циклофілін-подібного білка, гамма-гліади́новий псевдоген, ген низькомолекулярного гліади́на, два непроламінові гени, через 19 т.п.н знаходиться кластер 5 генів довжиною 26 т.п.н., 4 з яких – непроламінові, п'ятий – псевдоген низькомолекулярних субодиниць глютенінів. На послідовності ВАС клону, що перекривається на відстані 100 т.п.н. від псевдогена низькомолекулярних субодиниць глютенінів знаходиться ген низькомолекулярних субодиниць глютенінів, поруч з яким – ген стійкості до хвороб TdLRR-1A.

На ділянці 140 т.п.н ВАС клону проламінового регіону хромосоми 1В ідентифіковано 12 генів, з яких 9 проламінових генів (з них 6 псевдогенів) та 2 генів стійкості до хвороб: омега-гліади́новий псевдоген, ген омега-гліади́на, омега-гліади́новий псевдоген, ген омега-гліади́на, 4 омега-гліади́нові псевдогени, ген GPI-зв'язаного білка, ген стійкості до хвороб TdLRR-1A, ген TdRGL-1B (аналог гена стійкості *Pm3*) (Gao et al., 2007).

Розміщення аналогів генів стійкості поруч з генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів та розміщення інших генів між генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів було показано і при секвенуванні ВАС клонів ділянок хромосоми 1A *T. durum* та *T. monococcum* (AA), (Wicker et al., 2003) та хромосом 1A, 1B, 1D сорту пшениці м'якої Xiaoyan 54 (Dong et al., 2010). В останній роботі показано нерівномірне розміщення генів (острівками) в межах локусу та виявлено рекомбінацію між генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів: визначено відстань 1,7 сМ між геном *Glu-A3-1* та дистально розміщеними трьома генами (*A3-2/A3-3/A3-4*), 0,6 сМ між *Glu-B3-1* та дистально розміщеними трьома генами (*B3-2/B3-3*), від 0,3 до 4,9 сМ між генами і групами генів низькомолекулярних субодиниць глютенінів локусу *Glu-D3* (разом сім генів низькомолекулярних субодиниць глютенінів локусу *Glu-D3* займали 4,9 сМ). Отже, секвенування повних ділянок з проламіновими генами, показало, що гени запасних білків розміщені нерівномірно, на ділянці між генами запасних білків розміщено багато інших непроламінових генів, в тому числі є гени стійкості до хвороб. Вважається, що такий порядок генів є результатом тандемних дуплікацій/делецій генів та сегментних дуплікацій/делецій. Подальше секвенування ВАС клону з послідовністю частини локусу *Gli-B1*, де розташовані омега-гліадини, сорту пшениці твердої Langdon виявило 8 омега-гліадинових послідовностей, з яких активними виявилось лише 2, решта – 2 псевдогени і 4 фрагменти генів, генів (Anderson et al., 2009).

Проламінові локуси на коротких плечах хромосом 1 гомеологічної групи знаходяться в ділянках з високим рівнем рекомбінації. Так, відношення фізичної відстані до генетичної у ділянці проламінових генів хромосоми 1DS у *Ae. tauschii* складає лише 20 т.п.н./сМ, тоді як середнє значення для пшеничного геному складає 3000 т.п.н./сМ (Spielmeier et al., 2000).

Секвенування ВАС клонів, що містять гени високомолекулярних субодиниць глютенінів геномів А і В *T. turgidum*, D геному *Ae. tauschii* показало консервативний порядок розміщення генів: ген рецепторної протеїнкінази, ген глобуліна, ген високомолекулярних субодиниць глютенінів у-типу, знову ген

глобуліна, ген високомолекулярних субодиниць глютенінів х-типу, серин-треонінова протеїнкіназа (Gu et al., 2004a, 2006). Відповідні хромосомні ділянки гомеологічних хромосом відрізняються за довжиною міжгенних ділянок, зокрема, після гена у-субодиниці високомолекулярних глютенінів та перед другим глобуліновим геном (41, 85, 179 т.п.н. для, відповідно, геномів D, B, A) (Gu et al., 2004a). Деякі з цих 6 генів виявились псевдогенами: гени рецепторної протеїнкінази, високомолекулярних субодиниць глютенінів, другого глобуліна на хромосомі 1A дослідженого зразка *T. turgidum*, перший глобуліновий ген на досліджених хромосомах 1B та 1D.

Xu and Messing (2009) на основі того, що високомолекулярні проламіни є більш подібними до непроламінових білків (альфа-глобулінів) ніж до інших проламінів, зробили наступні припущення: високомолекулярні проламіни можуть бути найстарішими проламіновими білками і попередниками інших проламінів; високомолекулярні проламіни та альфа-глобуліни мали спільний предковий ген, але проламіни зазнали більших змін в структурі і ступені ампліфікації генів ніж глобуліни. До такого ж висновку про паралогічні зв'язки між генами глобулінів та високомолекулярних субодиниць практично одночасно прийшли Gu et al. (2010) на основі порівняння послідовностей великих ортологічних геномних ділянок, де знаходяться гени високомолекулярних субодиниць глютенінів у восьми видів злаків.

1.3 Проламінові білки у жита та їх генетичний контроль

Серед проламінів жита виділяють наступні групи білків: високомолекулярні проламіни, що формують агрегати, зв'язані дисульфідними зв'язками (молекулярною масою субодиниць більше 90 кДа при визначенні SDS-електрофорезом), ω -секаліни (бідні на сірку проламіни з молекулярною масою біля 50 кДа) і багаті на сірку проламіни – 40К γ -секаліни (40 кДа) та 75К γ -секаліни (75 кДа) (Mifflin et al., 1983). ω - та 40К γ -секаліни – мономерні білки, а 75К γ -секаліни присутні в зерні у складі агрегатів завдяки формуванню міжмолекулярних дисульфідних зв'язків (Shewry et al., 1984b).

Гени, що кодують субодиниці високомолекулярних проламінів (локус *Sec-3* або *Glu-R1*), прокартовано на довгому плечі хромосоми 1R, а гени ω - та γ -секалінів знаходяться на короткому плечі хромосоми 1R (локус *Sec-1* або *Gli-R1*) (Shewry et al., 1984b; Lawrence and Shepherd 1981). Частота рекомбінації між *Sec-1* і *Sec-3*, в залежності від досліджуваного матеріалу, становить від 21,6 до 40,8% (відстань від 23,1 до 57,4 сМ) (Lawrence and Appels, 1986; Carrillo et al., 1990, 1992; Shewry et al., 1984b; Venito et al., 1990). 75К γ -секаліни кодуються генами локусу *Sec-2* (*Gli-R2*), розміщеного дистально на короткому плечі хромосоми 2R (Shewry et al., 1984b; Malyshev et al., 1998). При використанні ліній пшениці з пшенично-житніми транслокаціями 1BL.1RS виявлено різну відстань між центромерою і локусом *Sec-1* в залежності від проаналізованого матеріалу (11,5 сМ при дослідженні гібридного матеріалу від схрещування лінії з 1BL.1RS від жита Petkus та лінії з цілою хромосомою 1R від жита King II та 26,1 сМ для гібридного матеріалу від схрещування лінії з 1BL.1RS від жита Imperial та лінії з 1R від жита King II (Singh et al. 1990)). В роботі Wang et al. (1991) визначено ще більшу відстань між *Sec-1a* (генами гамма секалінів) та центромерою – 72 сМ. Подальше картування з використанням житньо-пшеничних рекомбінантних ліній, створених А. Лукашевським, визначило, відстань від центромери до *Sec-1* складає 33,6–36,4 сМ (Lukaszewski, 2000; Sharma et al., 2009). Причиною значних розходжень у генетичній відстані між локусами, можуть бути відмінності в генетичному фоні (Lukaszewski, 1992). зокрема, в субтеломерних гетерохроматинових ділянках 1RS, які впливають на ремоделювання хроматину та, що, в свою чергу, впливає на кон'югацію і рекомбінацію (Colas et al., 2008). Було виявлено поодинокі випадки рекомбінації між генами, що кодують ω -секаліни і 40К γ -секаліни (0,25% рекомбінації (Carrillo et al., 1990)). Venito et al. (1990) прокартовано гени омега-секалінів (*Sec-1b*) на відстані 0,33 сМ проксимально від генів 40К γ -секалінів (*Sec-1a*), в роботі Carrillo et al. (1992) одержано відстань 0,68 сМ.

В цій же роботі Carrillo et al. (1992) повідомили про ідентифікацію ще одного локуса, що кодує два ω -секаліни (53 і 45 кДа), і знаходиться на хромосомі 1R між

локусами *Sec-3* і *Sec-1*, ближче до останнього (на відстані 8-12% рекомбінації проксимально відносно *Sec-1*). Цей локус вони позначили *Gli-R3* (або *Sec-4*) та припустили, що він є гомеологічним *Gli-A3* і *Gli-B3*.

Вивчення матеріалу з рекомбінантними хромосомами жита і пшениці, створеними з використанням мутації *ph1b*, яка дозволяє рекомбінацію між гомеологічними хромосомами, показало, що локус *Sec-1* (або *Gli-R1*) не є гомеологічним локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*. Першими про це повідомили Rogowsky et al. (1991), які створили різні пшенично-житні рекомбінанти за коротким плечем хромосоми 1, зокрема, такі, які мали локус *Sec-1* (*Sec-R1* за позначенням авторів) і, одночасно, *Gli-D1*. А. Лукашевським (Lukaszewski, 2000) створено набір пшенично-житніх рекомбінантів, з участю пліч 1RS та 1BS також за допомогою індукції гомеологічної рекомбінації мутацією *ph1b*. В цій роботі за допомогою аналізу 103 гомеологічних рекомбінантів на консенсусній генетичній карті пліч 1RS та 1BS *Sec-1* прокартовано проксимально від *Gli-1/Glu-3* на відстані 13,1 сМ. У пізнішій роботі надано відстань 15,4 сМ між *Sec-1* та *Gli-1/Glu-3*. (Sharma et al., 2009). Отже, дослідження Rogowsky et al. (1991) та Lukaszewski (2000) показали, що локуси *Sec-1* та *Gli-1/Glu-3* є негомеологічними та розміщуються в різних позиціях на відповідних коротких плечах хромосом 1 гомеологічної групи. Lukaszewski (2000) припустив, що *Sec-1* може бути гомеологічним локусу *Gli-B3*. У нашому дослідженні при вивченні розщеплення за присутністю варіантів запасних білків у гібридного матеріалу F₂ від схрещування лінії з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ та лінії з цілою хромосомою 1R від жита Воронежське СГІ картовано новий секаліновий локус, позначений *Sec-N*, на відстані 22,9 сМ дистально відносно локуса *Sec-1* (Kozub et al., 2014b) та зроблено припущення, що саме локус *Sec-N* може бути гомеологічним *Gli-1*. Інший алель локусу *Sec-N* виявлено у носіїв плеча 1RS як у сорту Amigo; при схрещуванні ліній пшениці з транслокаціями плеча 1RS типу Amigo та від жита Воронежське СГІ одержано меншу відстань – 10,1 сМ (Kozub et al., 2018). Секалін, кодований алелем *Sec-Na* у транслокації типу Amigo, очевидно, є аналогічним компоненту *Sec-II*, ідентифікованому Mater et al. (2004), для якого було прокартовано ген, що його

кодує, дистально від локусу *Sec-1* на відстані 2 сМ. Graybosch et al. (2019) також вказали на присутність такого ж секаліна масою 70 кДа у носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo, який вони назвали T107 70K. Пептидна послідовність цього білка, досліджена мас-спектрометрією, виявилась несхожою на відомі послідовності секалінів. Інший алель локусу *Sec-N*, ймовірно, несе сорт Вишиванка (Karelov et al., 2019).

Було визначено, що гени омега-секалінів локусу *Sec-1* (1,1 т.п.н) розміщені тандемно (голова до хвоста) і розділені спейсерними послідовностями довжиною 8,1 т.п.н, частина омега-секалінових генів у локусі є псевдогенами за допомогою секвенування лямбда-клонів (Clarke et al., 1999). За допомогою флуоресцентної гібридизації *in situ* (FISH) було показано, що у жита Imperial локус *Sec-1* містить кластер з 15 копій омега-гліадинових генів (Yamamoto and Mukai, 2005). Велику кількість псевдогенів було виявлено при секвенуванні омега-секалінових генів з жита і тритикале: з-поміж 62 омега-секалінових генів тільки 19 мали повномірні відкриті рамки зчитування, які можуть експресуватись у функціональні білки (Jiang et al., 2010). У результаті секвенування ВАС клонів сорту Shimai 15 з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ (від жита Petkus) було побудовано фізичну карту кластера ω -секалінових генів на ділянці 195 т.п.н. (Li et al., 2016a). На 1RS від жита Petkus було виявлено 18 омега-секалінових генів, розміщених голова до хвоста зі спейсерами 8,2–21,6 т.п.н. З цих 18 генів в процесі розвитку зернівки експресувалось лише 8 генів. Серед омега-секалінових генів переважали гени з відкритою рамкою зчитування (ORF) 1074 п.н., а серед експресованих генів були 6 таких генів та 2 з делеціями в повторюваній послідовності. Інсерції, делеції точкові мутації 1074 п.н. ORF привели до зсувів рамки зчитування, стоп-кодонів та делецій амінокислот у інших омега-секалінових генах. Порівняння послідовностей дозволило авторам припустити, що члени родини ω -секалінових генів можуть походити від попередника з 1074-п.н. ORF.

Секвенування за технологією Roche 454FLX плеча 1RS від жита Imperial виявило 400 прочитань послідовностей, пов'язаних з секаліновими генами. Більшість з них (316) відносились до омега-секалінових генів, 45 – до гамма-

секалінових генів, ще 39 не могли бути віднесеними до гамма або омега-секалінів через високий рівень гомології послідовностей в певних ділянках цих двох секалінів (Fluch et al., 2012).

Секвенування плеча 1RS у лінії Aikang58 з транслокацією як у сорту Кавказ показало в межах генних ділянок повну синтенію з 1BS пшениці Chinese Spring. В цій роботі було ідентифіковано 19 гамма-секалінових генів, з яких 18 були розміщені одним кластером на 1RS між позиціями 8 722 719 п.н та 8 904 808 п.н., а через майже 9 000 т.п.н виявлено кластер з 18 омега-секалінових генів (Ru et al., 2020). Раніші публікації з секвенування ділянок з локусом *Sec-1* (Clarke et al., 1996; Clarke and Appels, 1999), повідомляли лише про послідовності омега-секалінових генів в цих локусах. Судячи з відстані між кластерами гамма і омега-секалінів, одержаними Ru et al. (2020) при секвенуванні за технологією Illumina HiSeq, ці кластери розміщені в окремих локусах, омега-секаліни – в проксимально розміщеному локусі *Sec-1*, гамма-секаліни – в окремому дистальному локусі. Якщо припустити, що відношення фізичної до генетично відстані менше 1000 т.п.н/сМ, особливо враховуючи наявність ген-багатих ділянок, то генетична відстань між цими локусами – не менше 10 сМ. Тому ідентифікований нами локус *Sec-N* (Kozub et al., 2014b) може збігатись, або бути зчепленим з локусом, де знаходиться кластер гамма-гліадинів.

1.4 Різноманітність алелів проламінових локусів у пшениці і споріднених видів

Характерною особливістю локусів запасних білків є множинний алелізм. У результаті дослідження великої кількості сортів пшениці м'якої та гібридних комбінацій було складено перші каталоги блоків гліадинів, кодованих алелями основних локусів запасних білків, з використанням крохмального гелю для розділення гліадинів (Sozinov and Popereleya, 1980; Созинов, 1985; Собко та Попереля, 1986) наведено 17 гліадинових блоків, кодованих *Gli-A1 (Gld 1A)*, 16 блоків, кодованих *Gli-B1 (Gld 1B)*, 10 блоків, кодованих *Gli-D1 (Gld 1D)*, по три блоки, кодовані *Gli-A2 (Gld 6A)* та *Gli-B2 (Gld 6B)*, 8 блоків, контрольованих *Gli-*

D2 (Gld 6D). В ці каталоги також було включено блоки, кодовані секаліновими алелями у складі пшенично-житніх транслокацій (*GLD 1B3* у носіїв транслокації *1BL.1RS* як у сорту Кавказ, *GLD 1A17* у носіїв транслокації *1AL.1RS* як у сорту *Amigo*). Гліадинові блоки включали від 1 до 8 компонентів. Для мінорного локусу *Gli-A3 (Gld 2-1A)* в цих каталогах було представлено три алельні варіанти, що кодували по одному гліадиновому компоненту. Всі наступні каталоги блоків гліадинів було складено з використанням розділення гліадинів в поліакриламідному гелі. В каталозі (Metakovsky et al., 1984) наведено 16 гліадинових блоків, кодованих *Gli-A1*, 18 блоків, кодованих *Gli-B1*, 9 блоків, кодованих *Gli-D1*, 13 блоків, кодованих *Gli-A2*, 11 блоків, кодованих *Gli-B2*, та 10 блоків, контрольованих *Gli-D2*. У каталозі, складеному Ф.О. Поперелею для розробленої ним методики електрофорезу в поліакриламідному гелі, наведено гліадинові спектри для 10 алелів *Gli-A1* та *Gli-B1*, 7 алелів *Gli-D1*, 4 алелів *Gli-A2*, 6 алелів *Gli-B2*, 7 алелів *Gli-D2* та три *Gli-A3 (Gld 2-1A)* (Попереля, 1996). У вищенаведених каталогах варіанти гліадинових блоків позначали цифрами.

У каталозі Metakovsky (1991) позначення гліадинових блоків і відповідних алелів, що їх кодують, наведено буквами, у відповідності до міжнародних позначень генетичних символів (McIntosh et al., 2013). Цей каталог включав алелі *a-r* локусу *Gli-A1*, *a-p* для *Gli-B1*, *a-l* для *Gli-D1*, *a-x* для *Gli-A2*, *a-v* для *Gli-B2*, та *a-s* для *Gli-D2*. Подальші дослідження сортів і ліній дозволили доповнити гліадинові каталоги новими алелями (Metakovsky and Branlard, 1998; Metakovsky et al., 2000, 2018; Kozub et al., 2009; 2017, 2020). Через тісне зчеплення відповідних основних і мінорних локусів різноманітність за мінорними локусами *Gli-A5b* *Gli-A6* та *Gli-B5* враховується при ідентифікації алелів локусів *Gli-A1* і *Gli-B1* (Metakovsky et al., 2018a). За локусом *Gli-A5* відомо два варіанти: нуль-алель *Gli-A5a* та *Gli-A5b*, що кодує омега-гліадини як у сортів з широко поширеним алелем *Gli-A1m* (McIntosh et al., 2013). За локусом *Gli-A6* в каталозі McIntosh et al. (2013) наведено три варіанти: *a-c*, де *Gli-A6a* – нуль-алель, *Gli-A6b*, кодує омега гліадин як у сорту Безенчукская 98, а *Gli-A6c* має сорт Миронівська 808 з широко поширеним алелем *Gli-A1f*. Однак у роботі Метаковського (Metakovsky et al.,

2018a) згадується лише два алелі цього локусу: *Gli-A6a* – нуль-алель та *Gli-A6b*, що кодує омега гліадин, як у сорту Миронівська 808, що дозволяє зробити висновок про фактично два алелі за цим мінорним локусом.

У каталозі Metakovsky et al. (2018a) наведено більше 180 алелів за шістьма основними гліадиновими локусами, зокрема 29 алелів *Gli-A1*, 26 алелів *Gli-B1*, 16 алелів *Gli-D1*. Крім цього, є деякі гліадинові алелі (блоки компонентів, які вони кодують), які розрізняються іншими авторами, проте не наведені в цьому каталозі. Так, в цей каталог не включено алель, позначений *Gli-A1x* (Kozub et al., 2009, 2017), що кодує блок GLD 1A9 (Собко та Попереля, 1986). Цей алель кодує гамма-гліадин, що має трохи меншу рухливість, ніж гамма гліадин, кодований алелями *Gli-A1f* та *Gli-A1af*. Аналогічно, в каталог також не включено алель *Gli-A1w* (кодує блок секалінів у складі транслокації 1AL.1RS типу Amigo, раніше позначений GLD 1A17), хоча в каталоги гліадинових алелів включено алель *Gli-B1l*, що також кодує блок секалінів.

Гліадинові блоки можна згрупувати в родини, що містять подібні блоки, які могли виникнути через мутації одного предкового алеля, як наприклад родина алелів *e, m, n, p, r* локусу *Gli-A1*, *i, j, a*, локусу *Gli-A1*, *e, f, g, j, b* локусу *Gli-B1*, *i, k, m, o, p* локусу *Gli-B1* тощо (Metakovsky, 1991; Метаковский, 2015).

За локусом *Gli-A3* в каталозі McIntosh et al. (2013) було описано чотири алелі *a–d*, з-поміж яких *d* є нуль-алелем, а алелі *a–c* кодують по одному омега-гліадину, що відрізняються за рухливістю. У нашому дослідженні було ідентифіковано ще один алель *Gli-A3*, який кодує не один, а два омега-гліадини (Козуб та інш., 2019f; Kozub et al., 2020b).

Zhang et al. (2003) було розроблено алель специфічні ПЛР-маркери для генів гамма-гліадинів, що входять в склад алелів локусів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* (по дві пари праймерів для кожного локусу: *GliA1.1*, *GliB1.1*, *GliD1.1*, *GliA1.2*, *GliB1.2*, *GliD1.2*). З використанням цих маркерів, при аналізі 14 сортів м'якої пшениці та шести ліній виявлено таку відповідність даних ПЛР-аналізу та даних електрофорезу запасних білків: ПЛР-алель *GliA1.2* відповідав алелям *Gli-A1o* та *Gli-A1m*, визначеним електрофорезом гліадинів, ПЛР-алель *GliA1.1* відповідав

алелям *Gli-Alf*, *Gli-Alb*, *Gli-Alc*, ПЛР-алель *GliB1.1* відповідав алелям *Gli-B1b*, *Gli-B1d*, а ПЛР-алель *GliB1.2* – гліадиновим блокам, кодованим алелями *Gli-B1e*, *Gli-B1g*, *Gli-B1c*, у лінії з блоком гліадинів, кодованим алелем *Gli-B1o* виявлено новий алель за ПЛР з праймерами до маркера *GliB1.1* локусу *Gli-B1* (Поліщук та інш., 2010). Пізніше було показано, що з використанням молекулярних маркерів *GliB1.2* та *GliB1.1* можна відрізнити 7 варіантів ПЛР-алелів серед 19 алелів, визначених електрофорезом гліадинів (Porovych et al., 2020). З використанням маркера *GliB1.1* ПЛР-продукт довжиною 369 п.н. давали носії алеля *Gli-B1b*, ПЛР-продукт довжиною 400 п.н. відповідав семи алелям (*i*, *k*, *m*, *o*, *p*, *r*, *j*) цього локусу; амплікон довжиною 372 п.н. мали носії алелів *n*, *q* та *s*. З використанням маркера *GliB1.2* показано, що ПЛР-продукт довжиною 409 п.н. є характерним для алеля *Gli-B1d*, фрагмент, довжиною 397 п.н. спостерігався у носіїв алелів *c*, *e*, *f*, *g*, тоді як серед носіїв алеля *Gli-B1h* виявлено три варіанти фрагментів: довжиною 401, 402 та 403 п.н.

RFLP з гамма-гліадиновим зондом (K32) дозволив диференціювати всі алелі *Gli-B1* та *Gli-D1* та виділити дві групи алелів *Gli-B1*: подібні до *Gli-B1b* та *Gli-B1e* (Vaccino and Metakovsky, 1995; Metakovsky et al., 2018b). В останній роботі за використання двовимірного електрофорезу (1 напрям – електрофорез в кислих умовах, 2 напрям – SDS електрофорез) було виявлено, що в ряду алелів *Gli-Alj*, *Gli-Ali*, *Gli-A1a*, *Gli-Alk*, *Gli-Alf* зростає електрофоретична рухливість і зменшується молекулярна маса γ -гліадина, кодованого цими алелями (40,0, 39,2, 38,8, 37,7 та 35,5 кДа). Це дозволило авторам припустити, що алелі локусу *Gli-A1*, з різною рухливістю γ -гліадина, могли виникнути один з одного в результаті мутації цього γ -гліадинового гена, що змінила число повторів у другому домені білка.

Дослідження різноманітності алелів гліадинових локусів з використанням різних методів дозволили узагальнити механізми утворення нових алелів проламінових локусів: внутрішньолокусна рекомбінація і/або генна конверсія, невеликі делеції/інсерції, сайленсинг генів та ампліфікація генів. Зокрема, до зміни числа повторюваних одиниць в проламіновому білку (це стосується гліадинів і глютенінів) можуть приводити мутації, викликані нерівним кросинговером,

помилками реплікації через проковзування в районі повторів (slip-strand mispairing), «незаконною» рекомбінацією (Метаковський, 2015; Clarke and Appels, 1999; Zhang et al., 2008; Liu et al., 2009; Yuan et al., 2011; Jiang et al., 2012). Завдяки великій кількості глютамінових кодонів (CAA, CAG), існує відносно висока ймовірність інактивації проламінових генів через транзиції C→T у першій основі кодона (CAA→TAA, CAG→TAG) з утворенням стоп-кодонів (Anderson and Greene, 1997; Anderson et al., 2013). Особливо високий відсоток глютамінових кодонів мають гени омега-гліадинів, що пов'язано з більшою ймовірністю інактивації омега-гліадинових генів через утворення стоп-кодонів. Також було помічено, що у генів високомолекулярних і низькомолекулярних субодиниць глютенінів, альфа- і гамма-гліадинів співвідношення CAA/ CAG становить біля 2:1, тоді як у омега гліадинів – 7:1. На думку Anderson et al. (2009), висока частота одного виду кодону у гомополімерних тяжках може приводити до збільшеної можливості нерівної рекомбінації та/або проковзування при реплікації, що, в свою, чергу призведе до змін однієї повторюваної одиниці або до делецій/дуплікацій великих ділянок повторюваного домена

Базовим каталогом блоків високомолекулярних субодиниць глютенінів пшениці м'якої, кодованих різними алелями локусів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, є каталог, складений Пейном і Лоуренсом (Payne and Lawrence, 1983). Початковий каталог включав алелі локусу *a-c* *Glu-A1*, алелі *a-k* локусу *Glu-B1*, алелі *a-g* локусу *Glu-D1*. Подальші дослідження сортів та лендрас пшениці м'якої різного походження, а також тетраплоїдних пшениць показали значно ширшу різноманітність алелів цих локусів (Waines and Payne, 1987; Payne et al., 1984b). Так в каталозі McIntosh et al. (2013) наведено алелі *a-u* локусу *Glu-A1*, алелі *a-ce* локусу *Glu-B1* з врахуванням алелів тетраплоїдних пшениць, алелі *a-bw* локусу *Glu-D1* з врахуванням алелів *Ae. tauschii*. Деякі позначення алелів згодом було уточнено. Згідно з Wrigley et al. (2009), Baracskaï et al. (2011), для алеля, який раніше позначали *Glu-B1b* (він кодує х-субодиницю 7* з рухливістю як у х-субодиниці, кодованої *Glu-B1c* як у сорту Безоста 1 (7*+9) (Marchylo et al., 1992), що трохи більша за рухливість субодиниці 7 (як у алелів *a*, *al*, та власне *b* сорту Chinese

Spring)), змінено позначення алеля на *Glu-B1u* (7*+8). Для ідентифікації деяких алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів розроблено ПЛР-маркери (Schwarz et al., 2004; Liu et al., 2008; Dong et al., 2013; 2017), а також SNP (KASP)-маркери (Rasheed et al., 2016). Для високомолекулярних субодиниць глютенінів також складено каталог алельних варіантів при розділенні в ПААГ в кислому середовищі (Попереля, 1996).

Спектри низькомолекулярних субодиниць глютенінів, як і спектри гліадинів, є складними і включають 1–8 компонентів. Першим каталогом алелів низькомолекулярних субодиниць глютенінів був каталог Gupta and Sphepherd (1990). У цьому каталозі було 6 алелів локусу *Glu-A3* (*a–f*), 9 алелів *Glu-B3* (*a–i*), 5 алелів *Glu-D3* (*a–e*). У наступних роботах було ідентифіковано нові алелі цих локусів (Singh et al., 1991; Liu et al., 2010). У каталозі McIntosh et al. (2013) для гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць наведено алелі *a–s* локусу *Glu-A3*, *a–ad* локусу *Glu-B3*, *a–m* локусу *Glu-D3*. Для ідентифікації алелів локусів *Glu-A3* та *Glu-B3* розроблено набори алель-специфічних та ген-специфічних праймерів: 7 ПЛР-маркерів для алелів *a, b, c, d, e, f* та *g* локусу *Glu-A3* та 10 ПЛР-маркерів для алелів *a, b, c, d, e, f, g, h* та *i* локусу *Glu-B3* (Wang et al., 2009; 2010; Zhang et al., 2013). Для деяких алелів локусів *Glu-A3* та *Glu-B3* також було розроблено 16 SNP-маркерів (алель-специфічний KASP-аналіз) (Dreisigacker et al., 2020).

Каталоги гліадинових алелів складено для інших видів пшениць та деяких видів егілопсів. Спельта *T. spelta* L. або *T. aestivum* L. ssp. *spelta* (L.) Thell. за різними класифікаціями (Goncharov, 2011) – плівчаста гексаплоїдна пшениця (Szabó and Hammer, 1995). У *T. spelta* виявлено високу різноманітність блоків гліадинів. У результаті аналізу 80 зразків спельти російськими вченими ідентифіковано 23 алелі локусу *Gli-A1*, 26 алелів локусу *Gli-B1*, 17 алелів локусу *Gli-D1*, 45 алелів локусу *Gli-A2*, та 30 алелів локусу *Gli-D2* (Брежнева и др., 2009; Брежнева и Упелниек, 2010; Карпова, 2012). Серед алелів гліадинів спельти є алелі, ідентичні алелям м'якої пшениці (позначені ідентичними латинськими літерами), та нові алелі, притаманні лише спельтам. Було ідентифіковано наступні спільні алелі локусів *Gli-1* для спельти і пшениці м'якої: алелі *a, b, e-j, m-o* локусу *Gli-A1*,

алелі *b*, *c*, *e-g*, *k-n* локусу *Gli-B1* та алелі *a*, *b*, *f-l* локусу *Gli-D1*. Специфічні для спельти алелі позначено цифрами з індексом 's' (наприклад, 7^s).

Базовий каталог блоків гліадинів та відповідних алелів локусів запасних білків пшениці твердої (ВВАА) склав Кудрявцев (2007). У базовий каталог входили блоки, кодовані 10 алелями локусу *Gli-A1^d*, 12 алелями *Gli-B1^d*, 20 алелями *Gli-A2^d*, та 20 алелями *Gli-B2^d*, а також 2 алелями мінорного локусу *Gli-B5^d*, з яких один – нуль-алель. Алелі позначено латинськими буквами, однак позначення алелів не мають ніякої відповідності з позначеннями алелів для пшениці м'якої. Дослідження 700 сортів пшениці твердої з 45 країн світу дозволили ідентифікувати більшу кількість алелів основних гліадинових локусів: 16 алелів локусу *Gli-A1^d*, 19 алелів локусу *Gli-B1^d*, 41 алель *Gli-A2^d*, та 55 алелів *Gli-B2^d* (Melnikova et al., 2012). Як і в пшениці м'якої, гліадинові алелі пшениці твердої можна об'єднати в родини за подібністю блоків, які вони кодують, які, ймовірно, виникли з предкового алеля, наприклад, алелі *e*, *ea*, *eb*, *ec* локусу *Gli-A1*, *c*, *ca*, *cd*, *b*, *cb* локусу *Gli-B1^d*, тощо (Melnikova et al., 2012). Позначення алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів у *T. spelta*, твердої пшениці *T. durum*, культурної полби *T. dicoccum* та дикої еммеровської пшениці *T. dicoccoides* (ВВАА) повністю відповідають існуючим позначенням алелів у каталогах пшениці м'якої, а специфічні алелі доповнюють цей каталог (латинські літери або цифри, або ж за поєднаннями позначень х- та у-субодиниць, які вони кодують) (McIntosh et al., 2013). Так, серед 91 зразка *T. dicoccum* є носії алелів *a-c*, *I* локусу *Glu-A1*, алелів *a*, *b*, *d-i*, *k*, *I*, *III*, *IV* локусу *Glu-B1*, серед 142 зразків *T. durum* – носії алелів *a-c*, *I* локусу *Glu-A1*, алелів *a*, *b*, *d-f*, *h*, *I*, локусу *Glu-B1*, серед 162 зразків *T. spelta* ідентифіковано алелі *a*, *c* локусу *Glu-A1*, алелі *b*, *d*, *e*, *6*+8**, *6.1+22.1* локусу *Glu-B1*, алелі *a* та *d* локусу *Glu-D1* (Xu et al., 2009). Різноманітність цих алелів було доповнено алелями *h*, *j*, *o*, *q* локусу *Glu-A1*, *n-r*, *ag*, *be*, *bm*, *cd*, *cf* локусу *Glu-B1* у *T. dicoccum*, алелем *j* локусу *Glu-A1*, алелями *a*, *b*, *d-f*, *n-p*, *r*, *cb* локусу *Glu-B1* у *T. durum* (Riefolo et al., 2011). В іншій роботі у *T. dicoccum* виділено 34 алелі локусу *Glu-B1* та 6 алелів локусу *Glu-A1* (Li et al., 2006).

Для позначення алелів локусів *Glu-R1* та *Gli-R2* гексаплоїдних тритикале (\times Triticosecale) (BBAARR) номенклатуру розроблено Amour et al. (2002a, b), які виділили спектри компонентів, кодованих алелями *a-g* локусу *Glu-R1* та алелями *a-e* локусу *Gli-R2*, на SDS-електрофореграмах.

Зона SDS-електрофореграм з омега-гліадинами також використовується для характеристики різноманітності гліадинових алелів у пшениці, жита, тритикале, *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy (Ribeiro et al., 2011a, b; Nieto-Taladriz et al., 1994; Igrejas et al., 1999a, b; Kozub et al., 2020a).

Різнманітність алелів високомолекулярних глютенінів перехреснозипильного диплоїдного виду *D. villosum* (геномна формула VV) першими дослідили Zhong et al. (1993): каталог алелів локусу *Glu-V1* включає алелі *a-m*. Rodriguez-Quijano et al. (2001) дослідили різноманітність алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів та склали каталог блоків субодиниць, які вони кодують, для трьох диплоїдних видів егілопсів: *Ae. umbellulata* Zhuk. (UU), *Ae. comosa* Sibth. et Sm (MM) та *Ae. markgrafii* (Greuter) Hammer (синонім *Ae. caudata* L.) (CC). Ці автори ідентифікували для локусу *Glu-U1* *Ae. umbellulata* 8 алелів, для локусу *Glu-M1* *Ae. comosa* – 11 алелів, а для локусу *Glu-C1* *Ae. markgrafii* – лише 4. Каталог алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1* і *Glu-M^b1* та гліадинів *Gli-U1*, *Gli-M^b1* тетраплоїдного виду *Ae. biuncialis* (UUMM) вперше складено в наших дослідженнях (Kozub et al., 2011, 2012). Різнманітність алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-M1* та *Glu-U1* *Ae. geniculata*, іншого виду з подібною геномною формулою (MMUU), було згодом досліджено Medouri et al. (2014, 2015b). При дослідженні різноманітності гліадинів *Ae. geniculata* ці автори не ідентифікували алелі, а оцінювали загальні гліадинові спектри (Medouri et al., 2015a).

1.5 Пов'язаність алелів локусів запасних білків пшениці з проявом якісних і кількісних ознак

Природною функцією запасних білків зернівки є забезпечення амінокислотами або азотом при проростанні та рості паростка (Pernollet and Mosse,

1983). Pernollet and Mosse (1983) припустили, що консервативність структури запасних білків при одночасно високому поліморфізмі (мікрогетерогенності) пояснюється вимогами до максимального пакування запасних білків в білкових тілах. Не дивлячись на успіхи в біоінформатичному моделюванні білків, проламінові білки залишаються недостатньо вивченими з цієї точки зору через те, що вони мають великий розмір, в нативній формі вони є внутрішньо неупорядкованими і нерозчинними у воді, їх структура міняється при розчиненні, та через їх агрегацію в полімери (Rasheed et al., 2020).

При дослідженні сортів пшениці м'якої ярої було висловлено припущення, що різні варіанти запасних білків пов'язані з різною адаптивністю генотипів, найбільш адаптивними є сорти, у яких протеоліз починається рано і проходить активно, а можливими маркерами адаптивності є гліадинові алелі *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-D1b* (Upelniek et al., 2003).

З практичної точки зору найбільш важливою характеристикою проламінових білків є їх пов'язаність з рівнем хлібопекарної якості. Проламінові білки безпосередньо визначають хлібопекарну якість борошна (Payne et al., 1987). При дослідженні тіста з пшениці з нуль-алелями за деякими локусами високомолекулярних або низькомолекулярних субодиниць глютенінів скануючою електронною мікроскопією та імуноелектронною мікроскопією було показано, що високомолекулярні субодиниці глютенінів відіграють основну роль у формуванні білкової сітки навколо крохмальних гранул; гліадини рівномірно розподіляються в тісті, тоді як низькомолекулярні субодиниці глютенінів з непарною кількістю цистеїнів, які виступають як термінатори ланцюга, розміщені кластеризовано, на відміну від субодиниць з парною кількістю цистеїнів, які продовжують ланцюги (Lindsay and Skerritt, 1999). В загальному, вважається, що глютеніни визначають еластичні властивості тіста, а гліадини відповідають за його розтяжливість та липкість (Branlard et al., 2001; Wrigley et al., 2009)

У дослідженнях наукової школи О.О. Созінова було виявлено пов'язаність різних гліадинових блоків з різним проявом ознак якості борошна (Созинов, 1985). У результаті багаточисленних досліджень Ф.О. Попереля (Созинов и Попереля,

1979) проранжував гліадинові блоки за їх ступенем впливу на хлібопекарну якість зерна (табл. 1.2), де в таблиці в дужках відповідні алелі за каталогом Metakovsky (1991) наведено за Xunias et al. (2007).

У випадку гліадинів, кодованих локусами *Gli-1*, ефект їх алелів на якість може пояснюватись тісним зчепленням з алелями низькомолекулярних субодиниць глютенінів, які вносять значний вклад в розтяжливість тіста (Wrigley et al., 2009). Однак, дослідження локусів *Gli-2* прямо показують ефекти різних гліадинових алелів на показники якості. При вивченні показників якості 162 європейських сортів Branlard et al. (2001) встановили ефекти алелів цих локусів на силу і розтяжність тіста (табл. 1.2).

Різні ефекти алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів було визначено в дослідженнях Пейна та інш. (Payne et al., 1984b), і, в підсумку, проранжовано вплив блоків (алелів) високомолекулярних субодиниць глютенінів на якість (табл. 1.2). У вже згаданому дослідженні Branlard et al. (2001) було одержано такі ж результати для сили тіста для алелів локусів *Glu-A1* та *Glu-D1*, та уточнено дані для деяких алелів *Glu-B1* (табл. 1.2).

Для оцінки якості зразків пшениці велике значення має показник сили борошна, з яким тісно корелює інший показник – SDS-седиментації (показник якості, що базується на осадженні шроту (Axford et al., 1979), зокрема, найбільш ефективним сучасним варіантом якого є показник SDS-30, розроблений д.б.н. О.І. Рибалкою (Рибалка та інш., 2006; Рибалка, 2011).

На основі порівнянь показників якості (за об'ємом SDS-седиментації) та складу високомолекулярних субодиниць глютенінів Пейн розробив бальну оцінку внеску блоків високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованих певними алелями в якість (*Glu-1* quality score), у тому числі з врахуванням присутності транслокації 1BL.1RS типу Кавказ, що дозволило описати 55–57% варіації хлібопекарної якості (Payne et al., 1987). Подальші дослідження дозволили модифікувати цю бальну оцінку та ввести бали для нових алелів (Wrigley et al., 2009). Зокрема, найвищий внесок в силу тіста (бал 5) робить алель *Glu-B1a1* (надекспресований алель, що містить дуплікацію генів α -субодиниці) (Ragupathy et

al., 2008). Пізніше було виявлено, ще один надекспресований алель *Glu-B1br*, носії якого, однак, не мають видатних реологічних властивостей. Цей алель відрізняється від *Glu-B1a1* чотирма однонуклеотидними замінами, одна з яких приводить до появи додаткового цистеїну в одній з субодиниць (Gao et al., 2012).

Таблиця 1.2

Ранжування алелів проламінових локусів *T. aestivum* за впливом на хлібопекарну якість

Локус	Алелі	Посилання
<i>Gli-A1</i>	$7 > 4 > 2 > 5 > 3 > 1 \geq 6$ (- $b > o > c > f > m$ -)*	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-B1</i>	$1 > 2 \geq 7 > 5 > 4 > 3 > 6$ ($b > d > - h > e > l > a$)	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-D1</i>	$4 > 5 > 1 > 2 > 3$ ($j > g > b > f > a$)	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-A2</i>	$3 > 1$	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-B2</i>	$2 > 1$	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-D2</i>	$2 > 1 > 3$	Созинов и Попереля, 1979
<i>Gli-A2</i>	$t \geq k=r=f=g=j \geq l = b=p$	Branlard et al., 2001
<i>Gli-B2</i>	$m > b \geq r \geq h=o=g \geq ae=l=a$	Branlard et al., 2001
<i>Gli-D2</i>	$m=e \geq a=h=v=gn = n$	Branlard et al., 2001
<i>Glu-A1</i>	$a = b > c$	Payne et al., 1984b
<i>Glu-B1</i>	$i; g; b > c > a > = d$	Payne et al., 1984b
<i>Glu-D1</i>	$d > a = b > c$	Payne et al., 1984b
<i>Glu-B1</i>	$i \geq f \geq c = u \geq a = d$	Branlard et al., 2001

Примітка * Позначення цифрами – за Созинов и Попереля (1979), позначення буквами – за Metakovsky (1991)

Крім випічки «класичного» хліба, пшениця м'яка використовується для виробництва інших продуктів – кондитерських виробів, нудлів тощо. Було

показано, що різні алелі є «кращими» для різних потреб (Payne et al., 1987, Рибалка, 2011).

На формування якості зерна генотипів з певними алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів значний вплив мають умови вирощування. Кліматичні зміни, в першу чергу підвищення температури, приводять до скорочення періоду наливу зерна та, відповідно, до змін його технологічних характеристик. Так в дослідженні Branlard et al. (2020) показано, що вплив алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів у фенотипічну мінливість за реологічними показниками різко зменшився в останні 20 років. Крім того, алелі, які вважались гіршими з точки впливу на якість (*Glu-B1d*, *Glu-D1a*, присутність 1BL.1RS) в цих дослідженнях мали позитивний вплив на об'єм хліба.

У *T. durum* маркером високої якості клейковини є присутність γ -гліадину 45, кодованого *Gli-B1*, а γ -гліадин 42, кодований цим локусом – маркер низької якості (Payne et al., 1984a); однак, в даному випадку, гліадини є маркерами алелів низькомолекулярних субодиниць глютенінів, які безпосередньо визначають рівень якості: висока якість прямо залежить від наявності алельного варіанту LMW-2, кодованого *Glu-B3* (Feillet et al., 1988; Pogna et al., 1990). Подальші дослідження підтвердили найбільш вагомий ефект локусу *Glu-B3* на силу глютену у пшениці твердої (Santis et al., 2017; Giraldo et al., 2020).

У багатьох роботах досліджено вплив інтрогресованих алелів локусів запасних білків на хлібопекарну якість *T. aestivum*. Так, показано позитивний ефект присутності локусів запасних білків від *D. villosum* (De Pace et al., 2001; Vaccino et al., 2010; Zhao et al., 2010). Інтрогресія генів високомолекулярних субодиниць глютенінів від різних видів егілопсів в багатьох випадках значно покращувала показники хлібопекарної якості пшениці м'якої. Китайськими вченими створено часткові амфіплоїди пшениці і *Ae. biuncialis* та лінії з доданими хромосомами та у певних інтрогресивних ліній показано позитивний вплив доданої хромосоми 1U з експресією характерних високомолекулярних субодиниць глютенінів на показники хлібопекарної якості та вміст білку (лінія 12-5-2) (Tan et al., 2009; Zhou et al., 2014). Позитивний ефект спостерігався і при заміні хромосоми 1B у сорту Chuannong 19

на хромосому 1M *Ae. biuncialis* (Zhou et al., 2016). Заміна хромосоми 1B на 1S¹ від *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. у сорту пшениці м'якої Chinese Spring підвищувала хлібопекарну якість – показник SDS седиментації на 44% і об'єм хліба на 27% (Wang et al., 2013). Також підвищення хлібопекарної якості спостерігалось у ліній Chinese Spring з доданою хромосомою 1S¹, або заміщенням 1A на 1S¹ (Garg et al., 2014). Заміна хромосоми 1B у сорту Chinese Spring на 1S^s від *Ae. searsii* істотно покращувала показники якості китайського парового хліба (Du et al., 2018).

Дослідження ліній Chinese Spring з доданими хромосомами від *Ae. geniculata* показало, що глютеніни, кодовані генами на хромосомі 1M^g, підвищували силу тіста, тоді як додавання 1U^g мало негативний ефект на цю ознаку (Garg et al., 2016). Додавання хромосом 1U^g та 1M^g від *Ae. geniculata* підвищувало вміст полімерних глютенінів у ліній на основі Chinese Spring, тоді як додавання хромосоми 1U^b від *Ae. biuncialis* приводило до його зниження (Rakszegi et al., 2017). До покращення показників якості тіста приводила інтрогресія генів низькомолекулярних субодиниць глютенінів хромосоми 1U *Ae. umbellulata* у лінії CNU609 на основі сорту Chinese Spring (Wang et al., 2018). Реологічні властивості тіста також підвищувало додавання цілої хромосоми 1U *Ae. umbellulata* у лінії GN05, створеної від схрещування Chinese Spring зі зразком егілопса Y361 (Du et al., 2019). Водночас у дослідженнях О.І. Рибалки (Рибалка, 2011) виявлено негативний вплив присутності високомолекулярних субодиниць глютенінів від *Ae. umbellulata* на якість, відносно якості сорту Одеська напівкарликова. Це може пояснюватись різними ефектами різних алелів локусу *Glu-UI* *Ae. umbellulata*, а також вищим рівнем якості сорту Одеська напівкарликова порівняно з Chinese Spring. Дослідження послідовностей гена високомолекулярної субодиниці глютенінів від *Ae. comosa* показало її потенціальну цінність для селекції на якість (Du et al., 2019). У дослідженнях О.І. Рибалки показано позитивний вплив інтрогресії алеля локусу *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* на показники якості зерна (Рибалка та інш., 1997; Рибалка, 2008, 2011).

Як зазначено в підрозділі 1.2, гліадинові локуси *Gli-1* знаходяться на дистальних ділянках коротких плеч хромосом першої гомеологічної групи, що є

ген-багатими ділянками (Shandhu et al., 2002; Qi et al., 2004; Dilbirligi et al., 2004), а в самих локусах *Gli-1/Glu-3* знаходяться гени стійкості (Gao et al., 2007). У багатьох дослідженнях показано зчеплення генів стійкості до хвороб із гліадиновими локусами *Gli-1*. Було виявлено зчеплення локусу *Gli-D1* з геном стійкості до бурої іржі *Lr21* з частотою рекомбінації 5,6% (Jones et al., 1990). Huang et al. (2003) прокартували *Lr21* на 4,2 сМ дистальніше від локусу *Gli-D1*. Ген *Lr60* прокартовано також на 1DS дистальніше від *Lr21* (Hielbert et al., 2008; Juliana et al., 2018). З локусом *Gli-D1* зчеплений ген стійкості до стеблової іржі *Sr33* від *Ae. tauschii* з частотою рекомбінації 5,6–9% (Jones et al., 1991; Czarnecki et al., 1992; Periyannan et al., 2013). Приблизно на такій же відстані від *Gli-D1* локалізовано ген стійкості до бурої іржі *Lr42*, перенесений також від *Ae. tauschii* (Cox et al., 1994; Gill et al., 2019). Дистальніше від *Sr33* прокартовано ген стійкості до збудника септоріозу *Zymoseptoria tritici Stb19* (Yang et al., 2018). На відстані 5 сМ від локусу *Gli-B1* Payne et al. (1986) прокартували ген стійкості до жовтої іржі *Yr10*. Біля локусу *Gli-A1* і тісно зчеплених з ним локусів *Gli-A5* та *Glu-A3* знаходяться гени стійкості до борошнистої роси *Pm3* (зокрема, алель *Pm3g* розміщений на відстані 5сМ від *Gli-A5*) (Sourdille et al., 1999), *Lr10* – на відстані 2,9 сМ від *Gli-A1* (Howes et al., 1986) або 8 сМ від *Glu-A3* (Feuillet et al., 1997) На короткому плечі хромосоми 1A локалізовано мажорний QTL (локус кількісної ознаки), пов'язаний зі стійкістю до піренофорозу (збудник – *Pyrenophora tritici-repentis* (Died) Drechs.), *QTsc.ndsu-1A* (Faris et al., 1997; Effertz et al., 2001). Тому алель локусу *Gli-A1* синтетичного гексаплоїда W-7984 (*T. durum* + *Ae. tauschii*) може бути маркером цього QTL стійкості до піренофорозу (індукція хлорозу). Алелі секалінових локусів є маркерами присутності відповідних генів стійкості на пшенично-житніх транслокаціях з участю плеча 1RS (McIntosh et al., 2013), що буде розглянуто в підрозділі 1.7.

З локусами *Gli-1* зчеплені гени морфологічних ознак колоса. З локусом *Gli-A1* тісно зчеплений ген *Hg* опушення колоскових лусок (Панин и Нецветаев, 1986; Собко и Созинов, 1993, 1997; Khlestkina et al., 2006; Luo et al., 2016). У пшениці твердої було визначено відстань 3,9 сМ між *Gli-A1* і геном опушення колоскових

лусок (Панин и Нецветаев, 1986). В іншій роботі (Собко и Созинов, 1997) було визначено, що ген *Hg* знаходиться дистально від *Gli-A1* і частота рекомбінації між цими локусами – 0,3–2,2%. В цьому ж дослідженні прокартовано ген червоного кольору колоскових лусок *Rg3* (алель *Rg-A1b*) також дистально від локусу *Gli-A1* з частотою рекомбінації 1,1%. У пшениці твердої виявлено відстань 4 сМ між геном чорного забарвлення *Bg* (алель *Rg-A1c*) і локусом *Gli-A1* (Blanco et al., 1998). У пшениці твердої також визначено відстань 0,8 сМ між алелем червоного кольору колоскових лусок *Rg-B1b* та локусом *Gli-B1* (Blanco et al., 1998). Попереля та інш. першими виявили пов'язаність червоного кольору колоса з блоком гліадинів GLD1B8 (Попереля и др., 1980). Пізніше було показано пов'язаність червоного кольору колоскових лусок з іншими алелями *Gli-B1* (Собко и Созинов, 1993). Для таких алелів характерна експресія двох ω -гліадинів (Metakovsky, 1991), що кодуються тісно зчепленим мінорним локусом *Gli-B5*, що знаходиться між локусами *Gli-B1* і *Rg-B1*: *RgB1* (*Rg-B1b*) прокартовано на відстані 2 сМ від *Gli-B1* та 0,6 сМ від *Gli-B5* (Pogna et al., 1993). Jones et al. (1990) визначили, що ген червоного кольору колоса *Rg2* (*Rg-D1b*) зчеплений з локусом *Gli-D1* з частотою рекомбінації 1,4%. Дистальне розміщення локусу *Rg-B1* відносно *Gli-B1* (молекулярний маркер MW1B002) було показано і в роботі Khlestkina et al. (2009). Однак, на сучасних консенсусних картах, наприклад на карті, створеній в роботі Quraishi et al., (2017), на консенсусній карті Wheat_Consensus_2018, наведеній в додатку 1 роботи Soriano and Alvaro (2019) локуси *Rg-1* розміщуються проксимальніше *Gli-1* та *Glu-3*.

Аналіз робіт з картування локусів кількісних ознак (QTL) показує, що локуси запасних білків є зчепленими з QTL багатьох агрономічно-важливих ознак, зокрема, елементів урожайності та адаптивності. QTL таких ознак, як вміст хлорофілу, водний індекс, зниження температури листового покриву, що пов'язуються зі стійкістю до посухи, ідентифіковано на плечах 1AS та 1BS в хромосомних ділянках, що перекриваються з розміщенням гліадинових локусів (Diab et al., 2008). У дистальній частині коротких пліч хромосом 1 гомеологічної групи, де знаходяться локуси *Gli-1/Glu-3*, прокартовано QTL ознак урожайності,

наприклад, урожаю зерна, числа колосків в колосі тощо (Xu et al., 2017). QTL довжини листка, тривалості періоду до виколошування, тривалості періоду наливу зерна, маси 200 зерен ідентифіковано біля *Glu-B3*, тісно зчепленого з *Gli-B1*, QTL ширини листка прокартовано біля *Glu-B1*, а QTL довжини колоса – біля локусів *Glu-A1* і *Glu-D1* (El-Feki et al., 2018). QTL, що визначають концентрацію водорозчинних вуглеводів у стеблі, прокартовано на хромосомах 1 гомеологічної групи, зокрема, на 1D поруч з *Glu-D1* (Ovenden et al., 2017). Поблизу гліадинових локусів хромосом 1A, 1B, 1D визначено QTL низки ознак розвитку кореневої системи, які є важливими для адаптації пшениці до посухи: зокрема, поблизу *Gli-A3* (*XGli3*) ідентифіковано *Root_MQTL_2*, (16 QTL, що відповідають за довжину, кількість, напрямок (кут) коренів, поблизу *XGli3.2* (*Gli-B3*) також знаходиться комплекс з 15 QTL ознак кореневої системи – *Root_MQTL_8* (Soriano and Alvaro, 2019).

1.6 Різноманітність колекцій пшениці м'якої та споріднених видів за проламіновими локусами

Численні дослідження алелів локусів запасних білків показали, що групи сортів пшениці м'якої, створені в різних селекційних центрах або країнах, характеризуються певним набором алелів, що є результатом добору в специфічних ґрунтово-кліматичних умовах певного регіону (Созинов, 1985; Sozinov et al., 1999; Metakovsky et al., 2018a). Крім того, існують відмінності в наборі і частотах алелів сортів певного регіону в різні періоди часу (Sozinov et al., 1999). В роботі Собко та Поперелі (1986) повідомлено про складання каталогу гліадинових алелів 719 сортів (алелів у конкретних сортів не наведено) світової колекції пшениці м'якої озимої. На основі цих досліджень станом на 1986 р. було визначено відмінності в частотах алелів між різними агрокліматичними зонами та за переважними алелями: наприклад, частота переважного алеля *Cld1A4* (*Gli-A1b*) – 51,24% на Півдні України проти 32,86% у Лісостепу України, де також відмічено високу частоту алелів *Gld1A3* (*Gli-A1f*) – 17,86% та *Gld1A5* (*Gli-A1c*) – 21,23%, алелі *Gld1B1* (*Gli-B1b*) *Gld1B4* (*Gli-B1e*) домінують в обох зонах з перевагою *Gli-B1b*. За локусом *Gli-*

D1 переважним алелем був *Gld1D1* (*Gli-D1b*) в обох зонах; у Лісостепу домінував алель *Gld1D5* (*Gli-D1g*). Дослідження озимих сортів пшениці м'якої, рекомендованих для вирощування в Україні в 1998 р. (Собко и Созинов, 1999), показало переважання в цій вибірці (тут наведено позначення гліадинових алелів за Метаковським (Metakovsky, 1991)) алелів *Gli-A1b* (50%), *Gli-A1o* (18%), *Gli-A1f* (14%), *Gli-B1b* (68%), *Gli-B1l* (18%), *Gli-D1b* (40%), *Gli-D1j* (21%), *Gli-D1g* (25%), *Glu-A1a* (38%), *Glu-A1b* (57%), *Glu-B1b* (31%), *Glu-B1c* (63%), *Glu-A1d* (91%). Дослідження нових українських 85 сортів (наведено генетичні формули 22 сортів) станом на 2004 р. (Благодарова та інш., 2004) також показало переважання алеля (тут наведено позначення гліадинових алелів за Метаковським (Metakovsky, 1991)) *Gli-A1b* (72–75%) у групах сортів основних селекційних центрів, а також алеля *Gli-A1f* для груп сортів Лісостепу України (25%), *Gli-B1b* для Півдня і Лісостепу (84 і 50%, відповідно), *Gli-B1l* для Лісостепу (25%), за *Gli-D1* з приблизно однаковими частотами переважали алелі *b*, *g*, *j* проте відрізнялись від попередніх даних алелі і частоти у групах сортів Лісостепу, за локусом *Gld2-1A* (*Gli-A3*) у сортів Степу та Лісостепу переважав алель 3 (*a*). В наших дослідженнях проаналізовано істотні відмінності в частотах алелів різних груп сортів пшениці м'якої озимої, зокрема, створених після 2004 р. та зафіксовано появу групи сортів з пшенично-житньою транслокацією 1AL.1RS типу *Amigo* (алелем *Gli-A1w*) в асоціації з алелями запасних білків інших локусів та істотні зміни частот алелів з часом (Kozub et al., 2009; 2017, 2020). Водночас, відмічено збереження основного набору переважних алелів, виявлених в попередніх дослідженнях (Собко и Созинов, 1999; Благодарова та інш., 2004).

Переважні набори гліадинових алелів, визначені для вибірки російських сортів пшениці м'якої озимої з різних селекційних центрів, виявились подібними до переважних алелів у сортів української селекції: *Gli-A1b* (36%), *Gli-A1f* (27%), *Gli-B1b* (70%), *Gli-B1l* (12%), *Gli-D1g* (45%), *Gli-D1b* (22%) (Novoselskaya-Dragovich et al., 2015). Дослідження краснодарських сортів (генотипи сортів в статті не наведено) показало зростання частоти носіїв транслокації 1BL.1RS до 44% у 2014

р. та появу сортів з транслокацією 1AL.1RS при збереженні аналогічного набору переважних алелів (Мельникова и др., 2016).

Різноманітність гліадинових алелів пшениці м'якої було вивчено для багатьох вибірок європейських сортів. Серед сортів Великобританії поширеними алелями є *Gli-A1b*, *Gli-A1f (af)*, *Gli-A1o*, *Gli-B1f* (45%), *Gli-B1g* (28%), *Gli-B1l* (13%), *Gli-D1b* (69%) (Chernakov and Metakovsky, 1994). Високий рівень різноманітності виявлено для сортів Франції, де переважали алелі *Gli-A1f*, *Gli-A1o*, *Gli-B1b*, *Gli-B1f* та *Gli-D1b* (Metakovsky and Branlard, 1998). Ще вищу різноманітність гліадинових алелів визначено у іспанських сортів ($H=0,868$, де H – генетична різноманітність за He) (Metakovsky et al., 2000). Генотипи за гліадиновими локусами 970 сортів пшениці м'якої різних країн світу згруповано в базі даних (Metakovsky et al., 2006). В публікації Metakovsky et al. (2018a) наведено алелі за гліадиновими локусами 1060 сортів з різних країн світу, в тому числі 36 українських сортів та визначено переважні алелі для різних країн та різних селекційних центрів.

Для вибірки китайських озимих сортів було визначено дещо інший набір переважних алелів: *Gli-A1a*, *Gli-A1o*, *Gli-B1l*, *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, *Gli-D1f*, *Gli-D1g* (Novoselskaya-Dragovich et al., 2011). У корейських сортів пшениці м'якої переважним алелем був також *Gli-A1a*, але на відміну від всіх раніше досліджених вибірок сортів інших країн за локусом *Gli-B1* переважав алель *Gli-B1h*, а за локусом *Gli-D1* виявлено широку різноманітність алелів (Kim et al., 2016).

Характерний для селекційного центру набір алелів було виявлено при аналізі саратовських ярих сортів пшениці м'якої, районованих у 1924–2000 рр.: у всі періоди селекції переважали алелі *Gli-B1e*, *Gli-D1a*, до середини 70-х років домінував алель *Gli-A1f* (до 70%), пізніше його частота знизилась до 20%. (Новосельская-Драгович и др., 2003). Ці ж алелі були переважними для сортів, створених в Омську та Челябінську, хоча їх частоти відрізнялись (Chernakov and Metakovsky, 1994). Дослідження ярих сортів пшениці м'якої Північного Казахстану показало, що з найбільшими частотами також зустрічаються алелі *Gli-A1f*, *Gli-Be*, *Gli-D1a* (Utebayev et al., 2016, 2019). Узагальнення досліджень різноманітності за локусами запасних білків ярих сортів пшениці м'якої з різних країн світу показало

значну різноманітність світового генофонду пшениці ярої ($H = 0,85$), відмінності за набором алелів в групах пшениць різних країн і регіонів, а також зміни частот деяких алелів з часом (Metakovsky et al., 2019a, b). Дослідження генотипів за гліадиновими локусами дозволили зробити висновок, що диференціація сортів пшениці за цими локусами є результатом різноспрямованого природного добору в різних ґрунтово-кліматичних умовах, в яких проходить селекція і розмноження генотипів (Sozinov et al., 1999).

Дослідження різноманітності колекцій сортів пшениці м'якої різних країн світу за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів є набагато чисельнішими, в першу чергу, через більшу простоту ідентифікації алелів. В електронному ресурсі (Bekes et al., 2006) наведено дані про алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів у 7807 сортів пшениці з різних країн світу. Аналіз публікацій та цієї підбірки, що їх включає, показує відмінності за набором алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів серед груп сортів різних країн світу. Так серед проаналізованих французьких сортів переважали алелі *Glu-A1c*, *Glu-B1b(u)*, *Glu-B1d*, *Glu-B1a*, *Glu-B1c*, *Glu-D1a* (Branlard et al., 2003). У цій же роботі визначено домінування алелів низькомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A3a*, *Glu-B3g*, *Glu-D3c*, що тісно зчеплені з відповідними гліадиновими алелями. Серед групи аргентинських сортів переважають інші алелі: *Glu-A1b*, *Glu-A1a*, *Glu-B1c*, *Glu-B1al*, *Glu-D1d* та алелі низькомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A3c*, *Glu-A3f*, *Glu-B3j*, *Glu-B3b*, *Glu-D3b*, *Glu-D3c* (Lerner et al., 2009). Серед озимих сортів США, створених після 1991 р., переважали алелі *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-B1 b(u)*, *Glu-D1d* та *Glu-A3c*, *Glu-B1g*, *Glu-D3a*, *Glu-D3b*, *Glu-D3c* (Shan et al., 2007). В українських сортах переважними алелями є *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d*. (Собко и Созинов, 1999). Аналіз вибірки європейських ярих сортів показав переважання алелів *Glu-A1a*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d* (Nucia et al., 2019). Серед старих польських сортів з однаковими частотами були представлені алелі з позитивним (*Glu-A1a*, *Glu-D1d*) та негативним (*Glu-A1c*, *Glu-D1a*) ефектом на якість та 5 алелів за локусом *Glu-B1* (*b*, *c*, *d*, *e*, *k*) з незначною перевагою алеля *c* (Filip, 2018). У вже згаданій вибірці китайських сортів переважали алелі *Glu-A1a*,

Glu-B1b, *Glu-D1a* (Novoselskaya-Dragovich et al., 2011). Марокканські пшениці характеризуються високою частотою алелів високої якості – у них переважають алелі *i*, *c*, *u* локусу *Glu-B1* та алель *Glu-A1b* (Henkrar et al., 2017). Серед мексиканських креольських лендрас (завезених з Іспанії в 16–18 ст.) переважають алелі *b* та *c* локусу *Glu-A1*, алелі *b*, *i*, *e* локусу *Glu-B1*, а також алель *Glu-D1a* (Caballero et al., 2010). Водночас, серед сучасних мексиканських сортів переважають алелі, що забезпечують високий рівень хлібопекарної якості: *Gli-A1a* (56%), *Gli-A1b* (44%), *Gli-B1i* (60%), *Gli-D1d* (98%) (Martínez-Cruz et al., 2010). Основним фактором відмінностей між групами сортів за складом високомолекулярних субодиниць глютенінів, очевидно, є вимоги до рівня хлібопекарної якості.

Аналіз гліадинів показав відмінності за складом і частотами алелів між азіатськими і європейськими спельтами, а також між ярими і озимими зразками азіатської спельти (Карпова, 2012). У групі європейських спельт переважними були алелі *Gli-A1f*, *Gli-A1-9^s*, *Gli-B1b*, *Gli-B1-17^s*, *Gli-D1a*, *Gli-D1-6^s*, а також *Gli-A1-7^s* у ярих зразків та *Gli-B1-15^s* у озимих. Дослідження 270 зразків європейської спельти показало, що переважними алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів є *Glu-A1a*, *Glu-B1f*, специфічний для спельт алель *Glu-B1be*, що кодує субодиниці 6.1+22.1, та *Glu-D1a* (An et al., 2005). У дослідженні (Xu et al., 2009) визначено такі ж переважні алелі, за винятком *Glu-B1be*, що кодує субодиниці 6.1+22.1: його було визначено як *Glu-B1d* (6 + 8).

У дослідженні Melnikova et al. (2010) наведено найбільш поширені алелі серед сортів пшениці твердої за каталогом Кудрявцева (2007): *c*, *g*, *b* локусу *Gli-A1* та *c*, *a*, *b* локусу *Gli-B1*. Вибірки сортів різних країн відрізнялись за переважними алелями. Наприклад, серед італійських сортів з частотою 71% були представлені алелі *Gli-A1c* та *Gli-B1c*, серед сортів Росії і України переважали алелі *Gli-A1g*, *Gli-B1a*, *Gli-B1c*, серед сортів Туреччини – *Gli-A1b*, *Gli-A1c*, *Gli-B1b*, *Gli-B1c*.

Branlard et al. (1989) дослідили 502 сорти пшениці твердої з 23 країн світу та показали, що у пшениці твердої переважають алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1c*, *Glu-B1e*, *Glu-B1b*, *Glu-B1d*. Три перші алелі є

частими також у півчастої тетраплоїдної пшениці *T. dicoccum*. У проаналізованій колекції тетраплоїдних пшениць не зустрічалось найбільш поширеного у пшениці м'якої алеля *Glu-B1c*. Серед колекції іспанських ландрас *T. durum* переважали алелі *Glu-A1c* та *Glu-B1d* (Aguiriano et al., 2008). Дослідження колекції 152 ландрас пшениці твердої зі світової колекції (з 31 країни) виявило, що найбільш частими алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів є *Glu-A1c* (70%), *Glu-A1a* (23%), *Glu-B1e* (31%), *Glu-B1b* (23%), *Glu-B1d* (18%), проте також не зустрічалось алеля *Glu-B1c* (Janni et al., 2018). Алель *Glu-B1e* був переважним алелем у зразків з Південної Європи, зокрема серед грецьких зразків, де також часто зустрічався алель *Glu-A1a*. Ці дослідження показали особливості пшениць певних регіонів за складом високомолекулярних субодиниць глютенінів та дозволили припустити диверсифікацію пшениці твердої в трьох місцевостях: на території Плодючого Півмісяця, Північній Африці та у Високогір'ї Ефіопії. Також схожість генотипів за цими локусами дозволили припустити, що пшениця тверда була завезена в Італію з Північної Африки. Серед марокканських сортів пшениці твердої переважають алелі *Glu-A1c*, *Glu-B1b*, *Glu-B1e* (Henkrar et al., 2017). В іншому дослідженні серед марокканських ландрас виявлено, крім цих алелів, також високу частоту більш рідкісного алеля *Glu-B1aq* (Chegdali et al., 2020). Алелі *Glu-A1c*, *Glu-B1b*, *Glu-B1e* та *Glu-B1d* були найбільш поширеними алелями серед алжирських зразків пшениці твердої (Bellil et al., 2014).

Серед алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів колекції 91 зразка *T. dicoccum* переважали алелі *Glu-A1c*, *Glu-B1b*, *Glu-B1e*, як у пшениці твердої, а також алель *Glu-B1-IV* (Xu et al., 2009).

Серед колекції 134 сортів гексаплоїдного тритикале переважали алелі *Glu-B1r*, *Glu-B1s*, *Glu-R1c*, *Gli-R2c*, тоді як за локусом *Glu-A1* з приблизно однаковими частотами були представлені алелі *a*, *b*, *c*. Водночас, було виявлено значні відмінності за складом і частотами алелів між групами сортів з різних країн світу, хоча алелі *Glu-R1c*, *Gli-R2c* все ж мали найбільші частоти у майже всіх вибірках (Amiour et al., 2002a, b; Bellil et al., 2010).

Для дикої еммеровської пшениці *T. dicoccoides* було виявлено кореляцію між різноманітністю і частотами алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів та ґрунтово-кліматичними умовами, що дозволило стверджувати, що генетична структура за цими локусами є результатом відбору на основі факторів навколишнього середовища (Nevo and Payne, 1987; Nevo et al., 2002).

1.7 Пшенично-житні транслокації з участю плеча 1RS в геномі пшениці м'якої та ефекти їх присутності

Споріднені види є джерелом інтрогресій цінних генів для збагачення генофонду пшениці м'якої (Friebe et al., 1996; Gill et al., 2011; Johansson et al., 2020; Hao et al., 2020; Lukaszewski, 2015).

Серед широко поширених та найбільш успішних інтрогресій у комерційних сортів – центричні пшенично-житні транслокації з участю плеча 1RS: 1BL.1RS (транслокація короткого плеча хромосоми 1R жита на довге плече хромосоми 1B пшениці) та 1AL.1RS (транслокація короткого плеча хромосоми 1R жита на довге плече хромосоми 1A пшениці) (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2016).

У переважної більшості комерційних сортів з транслокацією 1BL.1RS 1RS походить від жита (*Secale cereale* L.) Petkus через лінію Riebesel 47-51, створену Г. Рібезелем (Riebesel) у 30-ті роки 20 століття (Rabinovich, 1998). Першими широко відомими сортами з транслокацією 1BL.1RS були краснодарські сорти пшениці озимої м'якої Аврора і Кавказ. Другою житньою транслокацією за розповсюдженістю після 1BL.1RS є транслокація 1AL.1RS, у якої житнє плече походить від аргентинського жита Insave (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2016). Першим сортом м'якої пшениці з 1AL.1RS став озимий сорт Amigo, що був районований у США в 1976 році. Цей сорт одержав коротке плече хромосоми 1R через сорт октоплоїдного тритикале Gaucho (сорт м'якої пшениці Chinese Spring, Китай / жито Insave) (Sebesta et al., 1994). Третьою важливою пшенично-житньою транслокацією є транслокація 1RS від жита Imperial на довге плече хромосоми 1D (1DL.1RS) або на 1B, одержана Шепердом у 1973 р. (Koebner and Shepherd, 1986). Про комерційні сорти з цією транслокацією не повідомлялось, проте відомо, що

плече 1RS від жита Imperial у вигляді транслокацій 1DL.1RS або 1BL.1RS застосовується в селекційних програмах Австралії (Singh et al., 2012).

Для ідентифікації пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS запропоновано багато різних методів (див. Козуб и др., 2001). Серед них електрофоретичний аналіз запасних білків зерна (електрофорез спирторозчинних білків зерна в кислому середовищі з ідентифікацією омега-секалінів (Созинов и Попереля, 1977; Попереля и Созинов, 1977; Sasek a Bartos, 1980); SDS-електрофорез спирторозчинних білків зерна (Graybosch et al., 1999) з фарбуванням гелів сріблом або водорозчинних білків (Hussain and Lukow, 1994); високоефективний капілярний електрофорез (Lookhart et al., 1996); високоефективна рідинна хроматографія (Lookhart et al., 1991); зворотньофазова ультраефективна рідинна хроматографія (Zhou et al., 2013); аналіз інгібітора субтилізіна за допомогою ізоелектричного фокусування (Javornik et al., 1991); цитологічний аналіз (диференційне фарбування мітотичних хромосом – С-фарбування (Gill and Kimber, 1977; Bennet and Smith, 1975; Lukaszewski, 1990) та N-фарбування (Javornik et al., 1991), С-фарбування в поєднанні з аналізуючим схрещуванням з подвійною дителосомною лінією сорту Chinese Spring за хромосомою 1В (Cai and Liu, 1989); флуоресцентна гібридизація *in situ* зі загальною геномною ДНК жита (Islam-Faridi and Mujeeb-Kazi, 1995); імуоферментний аналіз за допомогою моноклональних антитіл до γ -гліадину 45 (Howes et al., 1989), моноклональних антитіл до секалінів (Seo et al., 1995); ПЛР-аналіз, зокрема з використанням праймерів до гена, що кодує низькомолекулярні субодиниці глютенінів хромосоми 1В м'якої пшениці, та праймерів до послідовності ω -секаліна, яка знаходиться на короткому плечі хромосоми 1R (Froidmont et al., 1998), з праймерами на основі повторюваної послідовності жита (Katto et al., 2004), мікросателітні маркери Mago et al., 2002; Lee and Seo, 2015). Для рутинної ідентифікації присутності транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS все ж найпростішим та найбільш інформативним методом є електрофорез спирторозчинних запасних білків зерна в кислому середовищі за широким спектром методик (Созинов и Попереля, 1977; Попереля и Созинов, 1977; Sasek a Bartos, 1980). Цей метод

дозволяє одночасно визначити розміщення 1RS у складі транслокації – на довгому плечі хромосоми 1A чи 1B без додаткових досліджень – за відсутністю блоків, кодованих *Gli-A1* або *Gli-B1*. Як приклад цього може бути помилкова ідентифікація пшенично-житньої транслокації в угорського сорту MV Táltos як 1AL.1RS з використанням ПЛР-маркерів (Schneider and Molnár-Láng, 2009), і навіть *in situ* гібридизації (Szakacs et al., 2004). З використанням електрофорезу гліадинів, за присутністю гліадинів, кодованих локусом *Gli-A1*, відсутністю гліадинів, кодованих *Gli-B1*, та присутністю характерного блоку секалінів у цього сорту ідентифіковано нетипову транслокацію 1BL.1RS, у складі якої є матеріал 1RS від жита Insave як у сорту Amigo (Kozub et al., 2018).

Згідно з Schlegel (2016) у 2011 році було відомо про 1050 сортів з транслокацією 1BL.1RS та біля 100 сортів з 1AL.1RS. Частота сортів з 1BL.1RS становила 36 % серед аргентинських сортів (Lerner et al., 2009), 13% у вибірці сортів Великобританії, 27% в об'єднаній вибірці сортів Німеччини та Нідерландів, 23% у австралійських сортів (частоти розраховано за Bekes et al., 2006). Частота сортів з 1BL.1RS складала 24% у сортів, зареєстрованих в Угорщині, та у 31% сортів власне угорської селекції, причому серед сортів, створених в Мартонвашарі в період з 1992 по 2000 р., частота цієї транслокації була більше 90% і лише в 2004 р. зменшилась до 50% (Purnhauser et al., 2011). Транслокацію 1BL.1RS було ідентифіковано у 21% іранських сортів, а 1AL.1RS типу Amigo – лише у одного іранського сорту (1,5%) (Tabibzadeh et al., 2013). Серед 107 турецьких сортів і лендрас лише 4% мали 1BL.1RS та не було виявлено жодного генотипу з 1AL.1RS типу Amigo (Yediau et al., 2010). Транслокацію 1BL.1RS типу Кавказ мають біля 64% сортів півночі Китаю (Zhang et al., 2011). Транслокація 1BL.1RS була надзвичайно поширеною серед ліній, створених в CIMMIT (International Maize and Wheat Improvement Center): на одному з етапів частота ліній з 1BL.1RS досягала 70%, проте пізніше зменшилась до 30% (Singh et al., 2006). Серед грецьких сортів пшениці м'якої частка носіїв транслокації 1BL.1RS становить 18% (Хуніас et al., 2006; Varzakas et al., 2014). За даними Лукашевського, станом на 1989 р., серед 207 американських пшениць 7,1% мали транслокацію 1BL.1RS і 4,3% мали 1AL.1RS (Lukaszewski, 1990). Через 30

років ситуація змінилась на користь транслокації 1AL.1RS: серед сортів Великої Рівнини США, зареєстрованих у 1993–2018 р., частка сортів з 1BL.1RS становила 7,2%, а частка сортів з 1AL.1RS – 11,3% (Graybosch et al., 2019). Транслокацію 1BL.1RS несуть біля 14% українських сортів пшениці м'якої озимої, переважно це сорти зони Правобережного Лісостепу (Козуб та інш., 2015b; Kozub et al., 2017), де частка таких сортів, створених в останні 20 років, становить 38%. Так, частота транслокації 1BL.1RS залишається високою серед селекційних ліній та серед зареєстрованих сортів Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААН (МІП) останнього десятиліття (Созінов та інш., 2015; Kozub et al., 2020). В Україні створено біля 20 сортів з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo, першими з яких були Експромт і Раствавиця (Козуб та інш., 2005, 2010c; Kozub et al., 2017, 2020), більшість з яких створено також в селекційних установах Правобережного Лісостепу України. Також ідентифіковано перший російський сорт з 1AL.1RS типу Amigo – Богданка (Козуб и др. 2010a, b, 2011, 2012b). Серед українських ярих сортів пшениці м'якої частота носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo становить 2,2%, а носіїв 1BL.1RS – 6,6% (Karelov et al., 2019).

Одним з факторів широкого розповсюдження сортів з транслокацією 1BL.1RS є наявність генів стійкості проти збудників хвороб пшениці. Плече 1RS від жита *Petkus* у складі транслокації 1BL.1RS несе низку генів стійкості до патогенів. Це гени стійкості *Pm8* – проти збудника борошнистої роси (*Erysiphe graminis* (DC)), *Sr31* – проти збудника стеблової іржі (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.), *Lr26* – проти збудника бурої іржі (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob ex Desm.) та *Yr9* – проти збудника жовтої іржі (*Puccinia striiformis* West.) (McIntosh et al., 2013). Гени стійкості *Lr26*, *Yr9* та *Pm8* загалом втратили свою ефективність через нетривалий час після масового вирощування сортів з 1BL.1RS на великих площах (McIntosh et al., 1995; Limpert et al., 1987; Parks et al., 2008). Водночас, ген стійкості *Sr31*, розміщений на 1BL.1RS, залишається ефективним проти всіх відомих рас стеблової іржі, крім особливо небезпечної раси стеблової іржі Ug99. Цю расу, вірулентну до гена *Sr31*, було вперше ідентифіковано в 1999 році в Уганді (Pretorius, 2000) і було названо Ug99 за місцем та роком виявлення, а потім

позначено ТТКСК за американською номенклатурою (Wanyera et al., 2006). Раса Ug99 виявилась вірулентною не тільки до гена *Sr31*, а також до більшості *Sr* генів пшеничного походження та гена *Sr38*, інтрогресованого від *Ae. ventricosa* Tausch, який несуть низка європейських, австралійських сортів пшениці та нових сортів CIMMIT (Singh et al., 2015). Пізніше цю расу або її біотиби (ТТКСТ, ТТКСК, РТКСК, РТКСТ) було виявлено в Кенії, Ефіопії, Судані, Ємені, Танзанії, Еритреї, Руанді, Єгипті, Південно-Африканській республіці та Ірані (Singh et al., 2015). Динаміка поширення раси Ug99 та можливості випадкового переносу на далекі відстані (урединіоспори гриба можуть переноситись вітром на далекі відстані і випадати з дощем, також випадково потрапляти в різні частини світу, наприклад, на одязі мандрівників) свідчить про її потенційну загрозу виробництву пшениці у світі (Leonard and Szabo, 2005). Однак, ген *Sr31* залишається важливим, зокрема, для європейських країн. Це було продемонстровано при виникненні спалаху високовірулентної раси стеблової іржі ТТТТФ (пізніше її було названо ТТРТФ) в Сицилії (Bhattacharya, 2017). Було виявлено, що ця раса має комплексну вірулентність, проте є авірулентною до гена стійкості *Sr31* (Anonymous, 2017). Варто відмітити, що в останні роки стеблова іржа стає небезпечною проблемою для Європи: її появу після довгої перерви також зафіксовано у Великобританії, Німеччині, Швеції (Saunders et al., 2019; Olivera Firpo et al., 2017). Більше того, виявилось, що територія Грузії є гарячою точкою появи нових рас стеблової іржі через статеву рекомбінацію (Olivera et al., 2019). Дослідження показали, що ген *Sr31* є ефективним до всіх виявлених там в останні роки рас стеблової іржі, зокрема, і до раси ТТРТФ. ТТРТФ –раса стеблової іржі, вперше виявлена в 2014 р у Грузії, має широкий спектр вірулентності, у тому числі і до таких важливих генів стійкості як *Sr13b*, *Sr35*, та *Sr37* та помірну вірулентність навіть до *Sr50* (Olivera et al., 2019). Цю расу також було виявлено в Еритреї в 2016 р. та на півдні Ірану в 2019 р. (Patroux et al., 2020). *Sr31* також забезпечував стійкість до рас стеблової іржі, виявлених в останні роки в Німеччині (Olivera Firpo et al., 2017). Отже ген *Sr31* залишається важливим геном, що забезпечує стійкість до збудника стеблової іржі для європейських країн.

Плече 1RS у складі транслокації 1AL.1RS як у сорту Amigo несе гени стійкості *Gb2* проти біотипів В та С попелиці *Schizaphis graminum* (Rondani) (Porter et al., 1993), *Cm3* проти кліща *Aceria tosicheilla* (Keifer) (Sebesta et al., 1994), проти збудника борошнистої роси *Pm17* (Heun et al., 1990), проти збудника стеблової іржі *Sr1RS^{Amigo}* (McIntosh et al., 2013). Якщо ген *Pm17* був подоланий в багатьох регіонах (Parks et al., 2008), то ген *Sr1RS^{Amigo}* залишається важливим, оскільки він є ефективним проти всіх відомих біотипів раси стеблової іржі Ug99 (Singh et al., 2015). Водночас, вірулентність до *Sr1RS^{Amigo}* існує в інших расах *P. graminis*, відмінних від Ug99 (зокрема TRTTF, ТККТР) (Mago et al., 2015). Аналогічно, ген *Sr50*, що знаходиться на плечі 1RS від жита Imperial, є ефективним проти всіх біотипів раси Ug99 (Mago et al., 2015). Водночас, раса TTRTF виявилась помірно вірулентною до цього гена (Olivera et al., 2019). Досі невідомо, чи гени *Sr31*, *Sr50*, *Sr1RS^{Amigo}* є алельними (Hurni et al., 2013; Mago et al., 2015).

Біохімічним маркером супресора гена стійкості проти збудника борошнистої роси *Pm8*, *SuPm8*, виявився гліадиновий алель *Gli-A1a*, однак він не впливав на стійкість носіїв гена *Pm17*, що знаходиться на 1RS від жита Insave (Ren et al., 1996). Пізніше було висловлено припущення, що супресію викликає продукт експресії гена локусу *Pm3*, тісно зчепленого з локусом *Gli-A1* (McIntosh et al., 2011; Hao et al., 2012). Супресію було пов'язано з *QSuPm.uga-1AS* та постульовано, що він і є локусом *Pm3a* (Hao et al., 2012). Невдовзі було показано, що житній ген *Pm8* та пшеничний ген *Pm3* є ортологічними, та білки, які вони кодують, розпізнають ті ж самі ефектори патогена (Hurni et al., 2013). Порівняння послідовностей генів *Pm8* та *Pm17* показало, що вони є алельними або близькими паралогами (Singh et al., 2018).

Першою роботою, де було прокартовано гени стійкості до іржастих хвороб на плечі 1RS, була робота Singh et al. (1990). Для цього досліджували зернівки від тесткросу гетерозиготи IBL.IRS/IR (F₁ між лініями з 1BL.1RS від жита Petkus типу Кавказ (Egret/Kavkaz IBL.1RS) або від жита Imperial (Gabo 1BL.1RS) і пшенично-житньою заміщеною лінією з хромосомою 1R від жита King II (CS/Holdfast 1R(1B)) та дителоцентрика 1BL сорту Chinese Spring. Було визначено, що гени

Lr26/Sr31/Yr9 розміщені дистально від секалінового локусу *Sec-1* на відстані $5,4 \pm 1,7$ сМ від нього. Ген *SrR* (який пізніше назвали *Sr50*) був прокартований на відстані $7,1 \pm 3,1$ сМ дистально від *Sec-1*. Mago et al. (2005) за допомогою мутагенезу та картування з використанням молекулярних маркерів популяції F_2 від схрещування лінії з 1BL.1RS від жита Petkus та лінії з аналогічною транслокацією, у якій дистальний фрагмент з локусом *Sec-1* походить від жита King II і має чутливий гаплотип за *Sr31*, *Lr26* та *Yr9*, показали, що *Sr31*, *Lr26* та *Yr9* є окремими тісно зчепленими генами, а ген *Lr26* знаходиться на відстані 0,06 сМ дистально від *Sr31* та *Yr9*. Hsam et al. (1997, 2000) досліджували гібридні потомства від схрещування сорту Helios з 1BL.1RS від жита Petkus з лінією Helami-105 з іншою транслокацією 1BL.1RS, що походить від схрещування Helios з Amigo та має *Pm17* та секаліни як у Amigo (тобто несе плече 1RS або його дистальний фрагмент від жита Insave). Було показано, що стійкості до збудника борошнистої роси *Pm17* та *Pm8* є алельними (Hsam et al., 1997; Singh et al., 2018). Крім того, ген *Pm17* було прокартовано на відстані 3 сМ дистально від *Sec-1*, а *Lr26* на відстані 6,1 сМ дистально від *Pm17* (Hsam et al. 2000). Однак, такий порядок розміщення генів стійкості не підтвердився в інших дослідженнях.

Mater et al. (2004) досліджували беккросні родини від схрещування носіїв різних транслокацій 1AL.1RS: 1AL.1RS як у сорту Amigo та з 1AL.1RS, де плече 1RS – як у сорту Кавказ (від Petkus). У цьому дослідженні ген *Pm17* було прокартовано на відстані 20 сМ дистально від *Sec-1*, а ген стійкості до попелиці *S. graminum* *Gb2* – на відстані 2,7 сМ проксимально від *Sec-1*.

З використанням рекомбінантів між плечима 1RS від жита Petkus та пшеничним плечем 1BS, індукованими відсутністю локусу *Ph1*, було визначено інший порядок розміщення генів стійкості до збудників хвороб на 1RS: ген *Pm8* було прокартовано на відстані 10,2 сМ дистально від локусу *Sec-1*, а гени *Sr31*, *Lr26* та *Yr9* – теж дистально, але ближче до *Sec-1* на відстані 5,8 сМ від останнього (Lukashewski, 2000). У пізнішому дослідженні з таким матеріалом пшениці було одержано трохи більші відстані: гени стійкості були розміщені дистально від *Sec-1*, *Pm8* – на відстані 13,2 сМ, а *Sr31*, *Lr26* та *Yr9* – на відстані 6,6 сМ від *Sec-1*

(Sharma et al., 2009). Узагальнені карти з розміщеннями генів стійкості та *Sec-1* на 1RS наведено в роботі Liu et al. (2014). Згідно з цими картами, ген стійкості до кліща *A. tosicheilla Cmc3* знаходиться на відстані 7 сМ дистально від *Sec-1*, а ген стійкості проти попелиці *S. graminum Gb2* – на відстані 4 сМ проксимально від *Sec-1*.

Mago et al. (2002) розробили ПЛР-маркер *iag95* для ідентифікації генів *Sr31*, *Yr9* і *Lr26*, який прокартовано дистально від них. Для гена *Pm8* розроблено ПЛР-маркер *sfr43*, який прокартовано проксимально від маркера *iag95* на відстані 0,7 сМ та дистально від генів *Sr31*, *Yr9* і *Lr 26*, на відстані 1,7 сМ від них (Hurni et al., 2013). Для гена *SrR (Sr50)* розроблено маркер *IB-267* (Mago et al., 2002). Клонування гена *Sr50* дозволило створити прямі маркери для його ідентифікації (Mago et al., 2015). Очевидно, такі праймери будуть розроблені і для генів стійкості на плечі 1RS жита Petkus, у результаті секвенування цього плеча (Ru et al., 2020).

Відомим ефектом присутності транслокації 1BL.1RS від жита Petkus є її негативний вплив на хлібопекарну якість борошна. Так, у дослідженнях, проведених в СГІ, з використанням алелів запасних білків як генетичних маркерів було показано її негативний вплив на показник седиментації, величину питомої деформації тіста та об'єм хліба та виявлено, що її присутність пов'язана з істотним збільшенням частки фракції солерозчинних білків та зменшенням частки фракції лугорозчинних білків (глютенінів) (Созинов, 1985). Подібний ефект присутності транслокації на показники якості зерна та вміст білкових фракцій (зниження вмісту глютенінів та підвищений вміст соле-водорозчинних білків було показано при аналізі групи американських селекційних ліній озимої пшениці) (Lee et al., 1995). Асоціативний аналіз показав, що 1BL.1RS істотно погіршувала показники замішування тіста (Zheng et al., 2009). Дослідження канадських ярих сортів показали, що група ліній з 1BL.1RS мала нижчий вміст білку, меншу силу змішування тіста, меншу розтягливість тіста, вищий ступінь липкості тіста та менший об'єм хліба (Finn et al., 1994). Негативний ефект 1BL.1RS на показники хлібопекарної якості борошна виявлено і при дослідженні китайських РІЛ пшениці з цією транслокацією та без неї (Zhao et al., 2012). Дослідження 272 зразків *T. aestivum* різного походження показало, що присутність транслокації 1BL.1RS

пов'язана з нижчим показником SDS-седиментації, силою глютену (Vancini et al., 2019). Вважається, що негативний ефект транслокації обумовлений не синтезом секалінів, а відсутністю синтезу інших продуктів, зокрема, низькомолекулярних субодиниць глютенінів (Wieser et al., 2000). Lukashewski (2000) на основі сорту пшениці м'якої Pavon 76 створив лінії з транслокацією 1BL.1RS з модифікованим плечем 1RS. За допомогою гомеологічної рекомбінації з використанням мутації *ph1b* на плечі 1RS він створив лінію 1RS44:38 із заміною житнього фрагмента, де знаходиться локус *Sec-1*, на пшеничний фрагмент хромосоми 1BS, лінію 1RS40:9 із заміною фрагмента житньої хромосоми на *Gli-B1/Glu-B3* від пшениці, та лінію MA1, що має плече 1RS з цими двома інтеркалярними сегментами плеча 1BS, один з яких вносить локуси *Gli-B1/Glu-B3*, інший видаляє локус *Sec-1*. Дослідження показника SDS-мікроседиментації у таких ліній і у сорту Pavon 76, показало, що збільшення показника якості, порівняно з лінією Pavon 76 з інтактною транслокацією, спостерігається як у лінії з MA1 з двома заміщеннями, так і у лінії 1RS44:38 з лише видаленим локусом *Sec-1*, яка може бути більш перспективною формою з точки зору адаптивності (Kaur et al., 2017), як буде обговорено далі. Присутність *Gli-B1/Glu-B3* не впливала на величину показників якості (Sharma et al., 2018).

Негативний вплив на якість у генотипів форм з транслокацією можливо компенсувати присутністю у сортів алелів інших локусів запасних білків, зокрема алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів, які забезпечують високу якість зерна (Sharma et al., 2018). Це, в першу чергу, стосується, введення алеля *Glu-B1a1*, що пов'язаний зі збільшенням сили тіста. Відомо, що локуси *Glu-1* знаходяться на довгих плечах хромосом першої гомеологічної групи на відстані біля 10% рекомбінації від центромери (Raune, 1987). Нами створено низку ліній пшениці м'якої озимої, що поєднують переваги присутності житньої транслокації 1BL.1RS типу Кавказ (наявність відповідних генів стійкості) та алель надвисокої якості зерна *Glu-B1a1*, пов'язаний з покращеною силою тіста. Ці лінії мають показник SDS-седиментації на рівні величини у сорту Безоста 1, який характеризується високою хлібопекарною якістю (Козуб та інш., 2016а; 2017d).

Сорти з таким поєднанням складають 7% серед ярих сортів *T. aestivum*, що вирощуються в Аргентині (8 з 119) (Lerner et al., 2009). Про озимі сорти *T. aestivum* з таким поєднанням інформації немає.

При дослідженні сестринських ліній від схрещування озимої лінії TX81V6610 з 1AL.1RS типу Amigo і сорту Siouxland з 1BL.1RS типу Кавказ було виявлено, що присутність 1AL.1RS має менш негативний вплив на показники хлібопекарної якості зерна, ніж 1BL.1RS (Graybosch et al., 1993). Для м'якозерної пшениці, навпаки, негативний ефект 1AL.1RS на показники якості був більш виражений, ніж 1BL.1RS (McKendry et al., 2001). У результаті дослідження сортів-носіїв транслокацій Литвиненко та Топал (2015) показали, що обидві транслокації негативно впливають на якість зерна і хлібопекарські властивості борошна та не виявили суттєвої різниці між їх ефектами. Крім того, в цій роботі показано, що у сортів із 1AL.1RS та 1BL.1RS спостерігається покращення хлібопекарських властивостей борошна при зниженні вмісту глютенінів і підвищенні гліадинів. Негативний ефект 1AL.1RS на показники якості було виявлено при вивченні популяції P1L від схрещування TAM 107-R7/'Arlin' при різних умовах вирощування (Zheng et al., 2010).

Дані про вплив присутності 1BL.1RS на урожайність та ознаки адаптивності суперечливі. Так, є дані, що присутність 1BL.1RS типу Кавказ підвищує урожайність та екологічну стабільність форм пшениці. Carver and Rayburn (1994) досліджували урожайність майже-ізогенних ліній, гомозиготних за 1BL.1RS або за 1B, від двох схрещувань OK83398 × Chisholm та Ok83398 × Arkan, при вирощуванні в трьох середовищах. Присутність 1BL.1RS, в середньому, приводила до підвищення урожаю зерна на 9–10%, надземної біомаси – на 11–12% та ваги зерна – на 4–6%. Позитивний вплив транслокації на ознаки продуктивності також було показано при порівнянні групи ліній з 1BL.1RS, з пшеничною 1B хромосомою та гетерогенних ліній 1B:1BL.1RS від схрещування Siouxland/Ram, вирощених в семи місцевостях (Moreno-Sevilla et al., 1995). Урожай групи ліній з транслокацією був більший на 9% ніж у групах з 1B та гетерогенних ліній, в основному за рахунок більшої маси зерна, особливо в низьковрожайних середовищах, на думку авторів,

завдяки стійкості до стресів в період після цвітіння. Дослідження гібридного матеріалу різних поколінь, створеного з участю сорту *Bovictus* (носія 1BL.1RS типу Кавказ) також показало перевагу носіїв цієї транслокації у двох схрещуваннях при вирощуванні в різних умовах за урожайністю, масою 1000 зерен, числом зерен з колоса та з колоска (Schlegel and Meinel, 1994). Дослідження ліній від схрещування *Nacozari*'/Seri 82 в умовах з різним рівнем поливу показало позитивний вплив транслокації на урожайність, наземну біомасу, число зерен з колоса, масу тисячі зерен (Villareal et al., 1995). При дослідженні селекційних ліній CIMMYT, показано позитивний вплив присутності транслокації на вагу надземної біомаси, кількість колосів на квадратний метр, масу 1000 зерен, проте відмінності за урожайністю були неістотні (Villareal et al., 1991). Дослідження популяції РІЛ від схрещування сортів *Weimai 8* (носії 1BL.1RS,) та *Jimai 20* при вирощуванні в 4 місцевостях в Китаї показали, що присутність 1BL.1RS бу пов'язана зі збільшенням числа колосків в колосі та висоти рослини та зменшення маси 1000 зерен та твердозерності, тоді як випробування вибірки РІЛ з транслокацією і без неї показало вищі значення урожаю зерна, наземної біомаси, висоти рослини, числа зерен з колоса та числа колосків в колосі у носіїв транслокації, проте їх маса 1000 зерен була меншою, ніж у групі генотипів без 1BL.1RS (Zhao et al., 2012).

В інших дослідженнях не виявлено позитивного ефекту присутності транслокації на ознаки урожайності, або показано негативний ефект. Дослідження біотипів двох американських озимих ліній м'якозерної пшениці, що відрізняються за присутністю 1BL.1RS, не виявило відмінностей за урожайністю, числом продуктивних стебел, колосків в колосі та зерен з колоска (McKendry et al., 1996). Водночас дослідження майже-ізогенних ліній на основі сорту *Seri 82* показало меншу урожайність носіїв 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з лініями з хромосомою 1B (Singh et al., 1998). В цій роботі було показано, що присутність транслокації збільшувала час викалошування. В іншому дослідженні популяції РІЛ від схрещування *Seri M82* (носія транслокації) з сортом *Baбах* також було виявлено подібні ефекти присутності 1BL.1RS типу Кавказ на ознаки урожайності: вона зменшувала число зерен і колосів з одиниці площі, але збільшувала масу зернівки,

однак, на відміну від попереднього дослідження, присутність транслокації сприяла більш ранньому цвітінню (McIntyre et al., 2010). При дослідженні урожайності майже-ізогенних ліній, що вирощувались в Мексиці в умовах поливу і без нього, негативний ефект 1BL.1RS типу Кавказ було виявлено за відсутності поливу та не виявлено істотних відмінностей у носіїв транслокації та генотипів без неї в умовах поливу. Присутність транслокації була пов'язана з більшим вмістом хлорофілу та з більшим рівнем скручування листка (Monneveux et al., 2003). При вирощуванні популяції РІЛ від схрещувань в різних місцевостях Австралії Hartog × Seri M82, Hartog × Genaro, Banks × Seri M82 (Seri M82 та Genaro – носії 1BL.1RS типу Кавказ) було показано, що в несприятливих посушливих умовах присутність 1BL.1RS була пов'язана зі зниженням урожайності, зокрема числа зерен з одиниці площі, водночас, в сприятливих умовах, зокрема, в умовах поливу, все ж спостерігався позитивний вплив її присутності на урожайність, проте він залежав від генетичного фону та проявлявся не завжди (в деяких варіантах не було істотної різниці) (Peake et al., 2011). Негативний ефект присутності 1BL.1RS типу Кавказ на агрономічні ознаки було показано іранськими вченими при вирощуванні РІЛ від схрещування SeriM82 × Vabax. В умовах станції Дараб, при тепловому стресі, посушливих умовах, а також у випадку поливу, присутність 1BL.1RS знижувала урожай зерна, кількість зерен з колоса і одиниці площі, однак підвищувала масу 1000 зерен, вміст хлорофілу (Tahmasebi et al., 2015).

Гетерозис за ознаками продуктивності у рослин, гетерозиготних за 1BL.1RS типу Кавказ, був вперше показаний І.О. Созиновим та О.М. Хохловим (Созинов и Хохлов, 1987) при вивченні рослин F₂ від схрещування Обрій та лінії Б-16 (носія 1BL.1RS). У цьому дослідженні рослини, гетерозиготні за транслокацією, переважали гомозиготні рослини за всіма елементами продуктивності, крім маси 1000 зерен — за числом продуктивних стебел, урожаєм зерна, біомасою, числом зернівок на рослині. В роботі Owuoshe et al. (2003) досліджували гетерозис за присутністю 1BL.1RS типу Кавказ, 1AL.1RS типу Amigo та одночасно двох транслокацій. Виявилось, що гетерозис за урожаєм зерна спостерігався у 2 з 3 досліджених гібридів за присутністю 1AL.1RS, не спостерігався у гібридів з

1BL.1RS та був у 1 з 3 за одночасною присутністю двох різних транслокацій. Дослідження споріднених ліній показало, що транслокація 1AL.1RS підвищувала урожай зерна, наземну біомасу, кількість стебел з одиниці площі в умовах поливу та за його відсутності (Villareal et al., 1996).

На рівень продуктивності носіїв плеча 1RS як у сорту Кавказ суттєво впливає його положення – на плечі 1AL, 1BL, чи 1DL, що було показано з використанням ліній на основі сорту Pavon 76: найбільша урожайність була у генотипу з 1BL.1RS, а найменша – з 1DL.1RS (Kumlay et al., 2003). Дослідження цих же ліній при вирощуванні в умовах теплиці з двома режимами водозабезпечення показало, що серед цих трьох ліній лінія з 1BL.1RS мала найбільший індекс урожайності (відношення маси зерна до загальної сухої наземної біомаси), найменшу біомасу коренів і стебел в обох умовах. При достатньому водозабезпеченні біомаса стебел і коренів була найвищою у лінії з транслокацією на 1AL. Однак у даному дослідженні відмінності від сорту без Pavon 76 транслокації за показниками продуктивності у більшості випадків були неістотними (Karki et al., 2014). В іншому дослідженні з цими лініями було виявлено, що в умовах посухи і в умовах достатнього вологозабезпечення присутність 1RS збільшувала урожай зерна, індекс урожайності, число зерен з одиниці площі, особливо в умовах достатнього вологозабезпечення та збільшувала біомасу коренів. (Ehdaie et al., 2003).

Дослідження ліній індукованих рекомбінантів за плечима 1RS (як у сорту Кавказ) та 1BS показало, що за більший розвиток кореневої системи відповідають термінальні 15% житнього плеча 1RS (Sharma et al., 2009). Вивчення майже-ізогенних ліній з пшенично-житніми рекомбінантними хромосомами (Lukashewski, 2000) на основі мексиканських сортів Hahn and Attila показало, що саме дистальний фрагмент плеча 1RS розміром 2,4 сМ, відповідав за більшу урожайність та водний статус листя, зокрема збільшення провідності продихів (Howell et al., 2014). Цей фрагмент відсутній у ліній з модифікованою транслокацією 1RS.1BL, у яку введено пшеничний фрагмент з локусами *Gli-B1/Glu-B3* (позначену в цій статті як 1RSRW). Пізніше було показано, що лінії з інтактним плечем 1RS мають довші корені, ніж лінії 1RSRW в польових умовах і при вирощуванні на гідропоніці (Howell et al.,

2019). У ліній 1RSRW менша довжина первинних коренів була викликана зупинкою розвитку кореневої апікальної меристеми: через 10 днів після проростання у первинних коренів ліній 1RSRW поступово знижувалась швидкість елонгації і ріст зупинявся через 7 днів, а через 17 днів після проростання в коренях таких ліній спостерігались змінені градієнти активних форм кисню та поява латеральних коренів поблизу апікальної меристеми. Такі лінії мали меншу біомасу і урожай зерна при різних умовах вирощування – при нормальному, надмірному або недостатньому зволоженні. В дослідженні Sharma et al. (2018) показано більшу довжину коренів у ліній з транслокацією 1RS.1BL, включаючи рекомбінантні варіанти, ніж у сорту Pavon 76.

Серед інших відомих ефектів присутності 1RS.1BL як у сорту Кавказ – позитивний вплив на регенераційну здатність в культурі пиляків (Henry and de Buysse, 1985) та підвищена схильність форм з 1R хромосомою або з її фрагментом до перезапилення до спонтанного перезапилення (Колучий и др., 1987). Центричні транслокації з участю 1RS в гомозиготному стані передаються з 100% частотою (Perníčková et al., 2019), однак у гетерозигот 1DL.1RS від жита Imperial або 1BL.1RS від жита Petkus частота передачі цієї транслокації є зниженою через чоловічі гамети (Koebner and Shepherd, 1986; Rayburn and Mornhinweg, 1988; Козуб и др., 1993, 2000) та у деяких випадках і через жіночі гамети (Созинов и др. 1994). В дослідженні Rubio et al. (1999) також виявлено знижену частоту передачі через гамети у гібридів і транслокації 1AL.1RS типу Amigo.

Подальше вивчення ефектів транслокацій з участю плеча 1RS в геномі пшениці м'якої дозволить використати їх переваги та компенсувати недоліки при створенні сортів та гібридів пшениці. Актуальним напрямком є збільшення їх різноманітності за рахунок створення рекомбінантних транслокацій та одержання нових транслокацій з участю 1RS від нових джерел (Козуб и др., 2001).

Угорськими вченими створено рекомбінантну транслокацію, що виникла в результаті рекомбінації плеча 1RS від жита Petkus як у сорту Кавказ з плечем 1RS сорту багаторічного жита Kriszta, що походить від схрещування між *S. cereale* і диким видом жита *S. montanum* (Molnár-Láng et al., 2010). Лінія з цією

транслокацією має стійкість до збудників жовтої та бурої іржі, високу здатність до кушіння та високий вміст арабіноксилану (Szakács et al., 2020). Велику кількість ліній з новими пшенично-житніх транслокаціями створено китайськими вченими. Ren et al. (2009) створили лінію R14 з новою транслокацією 1BL.1RS від лінії L155, відібраної з жита Petkus. На відміну від «класичної» транслокації 1BL.1RS типу Кавказ, ця транслокація має ефективні гени стійкості до збудників жовтої іржі та борошнистої роси *YrCn17* and *PmCn17*. На основі схрещування сортів пшениці м'якої Mianyang 11 та A42912 з трьома китайськими місцевими сортами жита Aigan, Weiling та Baili створено 21 лінію з транслокаціями 1BL.1RS (Ren et al., 2012). Серед них відмічено 12 ліній з 1BL.1RS, що несе ефективний ген стійкості до збудника жовтої іржі (Yang et al., 2014). На основі схрещування сорту пшениці W770B з мексиканським житом створено нову транслокацію 1AL.1RS з новим геном стійкості до збудника борошнистої роси, що відрізняється від *Pm8* та *Pm17* (Lu et al., 2014). Лінія 26-4-27-3 з новою транслокацією 1BL.1RS, одержана від схрещування сорту пшениці Mianyang 11 з китайським житом Weining, має високі показники продуктивності та стійкість до збудників жовтої іржі та борошнистої роси (Ren et al., 2016). На основі такого ж схрещування створено ще дві лінії з новими 1BL.1RS RT828-10 та RT828-11, які також мали стійкість до місцевих патотипів збудників жовтої іржі та борошнистої роси, що долають *Yr9* та *Pm8*, а остання лінія мала також високі агрономічні ознаки (Ren et al., 2017). На основі схрещування лінії пшениці A42912 та китайського жита Baili створено ще 5 нових транслокацій з такими ж господарсько корисними властивостями (Ren et al., 2018). Ще одну лінію K13-868 з новою транслокацією 1BL.1RS одержано від тритикале Zhongsi 828 через складний пшенично-житній-*Psathyrostachys huashanica* гібрид. Ця лінія є стійкою до місцевих рас жовтої іржі та має високі показники продуктивності (Qi et al., 2016).

Li et al. (2016) створили дві лінії T917-26 та T917-15 з новими транслокаціями 1BL.1RS від схрещування пшениці A42912A з китайським житом Weining. Автори також повідомили, що T917-26 має експресійну делецію деяких генів в локусі *Sec-1* (Li et al., 2016). Однак, судячи з електрофоретичного спектру спирторозчинних

білків на рис. 2 цієї статті, те, що автори вважають експресійною делецією, найбільш ймовірно, є іншим секаліновим блоком з меншою кількістю компонентів, що відрізняється від блоку, експресованого алелем на звичній транслокації типу Кавказ.

Отже, вищенаведений аналіз джерел літератури показує, що проламінові білки у *T. aestivum* та споріднених видів кодуються кластерами генів основних локусів розміщених на хромосомах першої і 6 гомеологічних груп з особливостями у деяких видів (наприклад, є локус також на хромосомі 2R жита). Локуси *Gli-1/Glu-3* пшениці та видів зі спорідненими геномами на коротких плечах хромосом першої гомеологічної групи займають достатньо велику хромосомну ділянку і містять кластери генів, в тому числі і генів, що кодують непроламінові білки, зокрема гени стійкості до хвороб. В локусах *Glu-1*, крім двох генів, що кодують субдиниці x та y, також знаходяться інші гени (глобулінів, кіназ). Тому блоки запасних білків є продуктами експресії кластерів генів, а самі алелі є фактично кластерами генів. Локуси *Gli-1/Glu-3* знаходяться в ген-багатих ділянках, з певними алелями цих локусів зчеплені гени стійкості до збудників хвороб. В цих ділянках також прокартовано локуси кількісних ознак (продуктивності, адаптивності). Різноманітність алелів більшості локусів запасних білків є високою, однак у групах сортів пшениці певних країн або регіонів зафіксована невелика кількість алельних варіантів, тому дослідження особливостей поліморфізму колекцій сортів дозволяє говорити про адаптивну складову цього поліморфізму. Природа локусів запасних білків та будова самих генів сприяє високій частоті утворення нових алельних варіантів через внутрішньолокусну рекомбінацію та мутації. Ще одним напрямком розширення генофонду пшениці є інтрогресія. Серед найбільш поширених інтрогресій – пшенично-житні транслокації 1BL.1RS, 1AL.1RS. Інформація про вплив присутності цих транслокацій на продуктивність є великою за обсягом, але неоднозначною. Перспективним напрямком є одержання транслокацій з новими 1RS від інших сортів жита, які несуть ефективні гени стійкості до збудників хвороб. Ще одним поширеним в останні десятиліття науковим напрямком є інтрогресія від

різних видів егілопсів генів, що кодують високомолекулярні субдиниці глютенінів, для покращення якості продукції з пшениці.

Узагальнення досліджень на певному етапі досягнень та формулювання перспективних напрямків дослідження, у тому числі з врахуванням власних результатів, викладено в *таких оглядових статтях*.

Varzakas, T., Kozub, N., and Xynias, I.N., 2014. Quality determination of wheat: genetic determination, biochemical markers, seed storage proteins - bread and durum wheat germplasm. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(14), pp.2819-2829.

Xynias, I.N., Kozub, N.O., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2007. Biochemical markers in wheat breeding. *International Journal of Plant Breeding*, 1(1), pp.1-9.

Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2001. Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum*. *Цитология и генетика*, 35(5), с.74-80.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2.1 Рослинний матеріал

Для досліджень використано сорти і лінії *T. aestivum*, тритикале, сорти та місцеві популяції *T. durum*, колекції зразків *T. spelta*, *T. dicoccum*, гібридний матеріал *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, зразки з природних популяцій *Ae. biuncialis*, *D. villosum*, колекційні зразки егілопсів, гібридний матеріал *Ae. biuncialis*.

2.1.1 Колекції зразків *T. aestivum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, тритикале. Колекційний матеріал (зерно зразків) було використано для дослідження генетичної різноманітності за локусами запасних білків, присутності пшенично-житніх транслокацій та для ідентифікації нових алелів локусів запасних білків. Аналізували не менше 5 окремих зернівок кожного зразка *T. aestivum*, 25 окремих зернівок *T. durum*, 10–20 зернівок кожного зразка тритикале, *T. spelta*, *T. dicoccum*.

Пшениця м'яка озима. Досліджували колекції українських сортів пшениці м'якої озимої (додатки А, Б): сорти селекційних установ зони Правобережного (Центрального) Лісостепу України (Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла Національної академії аграрних наук України (НААН) (МІП), Інституту фізіології рослин і генетики Національної академії наук України (ІФРiГ), Білоцерківської дослідної станції Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН (БЦДС)); сорти зони Степу України (сорти селекції Селекційно-генетичного інституту (СГІ) (м. Одеса), Приватного сільськогосподарського дослідно-селекційного-підприємства (ПСДСП) «БОР» (с. Дачне, Одеська обл.)), сорти Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН (ІР), Національного наукового центру «Інститут землеробства» НААН (ІЗ), Полтавської державної аграрної академії (ПДДА), та група сортів, створених в інших селекційних установах Степової зони – Сходу та Півдня України (СП). Сорти МІП та СГІ було віднесено до трьох груп за часом реєстрації: до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 р.

включно (2) та після 2010 р. (3) (додаток Б). Сорти СГІ також ділили на п'ять груп: сорти, які зареєстровано у періоди 1*-5*: до 1996 (1*), 1997-2002 (2*), 2003-2010 (3*), 2011-2014 (4*), після 2014 (5*) (додаток Б). Сорти були люб'язно надані Національним центром генетичних ресурсів рослин України НААН (Харків) (НЦГРРУ), МІП, СГІ, селекціонерами. Також досліджували колекції сортів і ліній різного походження, серед них сорт MV Táltos та перспективні селекційні лінії МІП (додаток В).

Пшениця м'яка яра. Вивчали колекцію грецьких сортів пшениці м'якої ярої (Acheloos, Acheron, Chios, Deo, Dodoni, Elissavet, Eurydice, Generoso E, Gorgona, KVZ, Louros, Lydia, Melia, Mykonos, Nestos, Nestos 1, Nestos 2, Oropos, Orpheus, Penios, S. Cerros E, Strymonas, Vergina, Xenia, Yecora E) та дигаплоїдних ліній, створених з їх участю (Acheloos × Vergina, Penios × KVZ F₁, Penios × KVZ F₄, Acheloos × S. Cerros, Mykonos × Chios). Більшість сортів створено в Cereal Institute NAGREF of Thessaloniki (Греція), два сорти (Chios і Mykonos) – в лабораторії генетики і селекції рослин Aristotle University of Thessaloniki, один сорт KVZ є ярим похідним сорту Кавказ Kavkaz/Cgn (KVZ/Cgn). Сорт S. Cerros E. був отриманий доборою з мексиканського сорту Siete Cerros. Nestos 1, Nestos 2, Orpheus, та Euridice є доборами з сорту Nestos. Дигаплоїдні лінії на основі грецьких сортів створено в Cereal Institute NAGREF of Thessaloniki.

Також в роботі використано колекцію українських сортів пшениці м'якої ярої з НЦГРРУ, що містила сорти різного походження і часу створення (додаток Г).

Пшениця тверда. Досліджували колекцію грецьких сортів пшениці твердої (Mexicalli E, Athos, Selas, Skiti, Syros, Sifnos, Kallithea, Pontos, Papadakis, Anna) та грецькі місцеві популяції пшениці твердої (Aegean black-awn, Dimini Aetoloakarnanias, Durum Aetoloakarnanias, Mavratheri, Local of Thessalia, Population of Kos, Argolian black-awn, Population of Samos, Local of Heraklio, Chios white-awn, Chios red wheat, Black-awn of Corfu, Ac. No 4679, Ac. No 1783, Population of Lesbos, Population of Chios). Комерційні сорти було створено у Cereal Institute of Thessaloniki Греція в останні 30 років. Популяції було зібрано з різних місцевостей

Греції Hellenic Gene Bank. Більшість місцевих зразків пшениці твердої зібрано з островів – Хіос, Кос, Самос, Крит, Корфу, Лесбос.

Тритикале. Досліджували групу грецьких заміщених гексаплоїдних тритикале (*x Triticosecale* Wittmack.) (з зміщенням 2D/2R), створених в Cereal Institute-NAGREF з участю матеріалу грецьких сортів пшениці м'якої (Vryto, Thisvi, Dada, Leto, Ekate, Vronti, Dioni, Niove, Phaedra, Kyveli, та Erato), зразки тритикале, отримані з НЦГРРУ, селекції IP (2577, 2581, 2590, 284, Сокіл, Аїст харківський, ЯТХ 26, д94, 343, Жайворонок, МЛ21, 75а, Хлебодар, 2587, 2501, 2576, ЯТХ 257-07, ЯТХ 544-07, ЯТХ 543-07, Арсенал, ЯТХ 251-07, ЯТХ 2770-07, ЯТХ 2751-07, ЯТХ 249-07, ЯТХ 2767-07, ЯТХ 262-07, ЯТХ 65) та російський сорт Ярило.

T. spelta. Досліджували колекцію зразків *T. spelta* з НЦГРРУ, з яких 15 належать до європейських спельт і 1 – до азіатської (UA0300075) (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Зразки *T. spelta* з колекції НЦГРРУ

№ зразка	Різновид (var.)	Назва зразка	Тип розвитку	Походження
1	2	3	4	5
UA0300102	<i>amissum</i>	Schwabenkorn	озимий	Австрія
UA0300101	<i>duhamelianum</i>	Bauländer	озимий	Австрія
UA0300103	<i>duhamelianum</i>	Frankerkorn	озимий	Австрія
UA0300076	<i>arduini</i>		озимий	Англія
UA0300306	<i>duhamelianum</i>		озимий	Швеція
UA0300075	<i>griseoturanorecens</i>		озимий	Таджикистан
UA0300259	<i>duhamelianum</i>	NSS 1/02	озимий	Сербія
UA0300246	<i>album</i>	NSS 1/01	озимий	Сербія
UA0300227	<i>amissum</i>	NSS 3/01	озимий	Сербія
UA0300300	<i>duhamelianum</i>	NSS 6/01	озимий	Сербія
UA0300074	<i>caeruleum</i>		ярий	Іспанія
UA0300304	<i>album</i>		ярий	Австралія

Продовж. табл. 2.1

1	2	3	4	5
UA0300218	<i>caeruleum</i>	Tridentina	ярий	Італія
UA0300302		Nirvana	озимий	Сербія
UA0300111	<i>album</i>		ярий	Канада
UA0300301	<i>duhamelianum</i>	Rubiota	озимий	Чехія

T. dicocum. Досліджували колекцію зразків *T. dicocum* різного походження з НЦГРРУ (додаток Д).

2.1.2 Майже ізогенні лінії пшениці м'якої за гліадиновими локусами. Майже ізогенні лінії пшениці м'якої за гліадиновими локусами (МІЛ) використовували для одержання гібридного матеріалу та мутантів за гліадиновими локусами. МІЛ створено д.б.н. М.М. Копусем на основі сорту Безоста 1 (Копусь, 1994). Лінія В3 (яку позначали також GLI-B1-3 інші позначення) відрізняється за від сорту Безоста 1 присутністю пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS, як у сорту Кавказ (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Генотипи майже ізогенних ліній пшениці м'якої на основі сорту Безоста 1 за гліадиновими локусами

Сорт, лінія	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A2</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>
Безоста 1	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
В3	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
D4	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
В4	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
A1	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>
В3D4	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>

За локусами запасних білків лінія D4 (яку позначали також GLI-D1-4) відрізняється від сорту Безоста 1 алелем *Gli-D1j* замість *Gli-D1b*. Лінія В4 (GLI-B1-4) відрізняється від сорту Безоста 1 присутністю алеля *Gli-B1g* замість *Gli-B1b*. Лінія А1 (GLI-A1-1) відрізняється від сорту Безоста 1 алелем *Gli-A1m* замість *Gli-*

Alb. Для досліджень також використовували лінію В3D4, яку було створено нами відбором генотипу *Gli-B11 Gli-D1j* серед рослин F₂ від схрещування МІЛ D4 × В3. Ця лінія відрізняється від сорту Безоста 1 алелем *Gli-D1j* замість *Gli-D1b* та присутністю пшенично-житньої 1BL.1RS транслокації.

2.1.3 Гібридний матеріал пшениці м'якої. Вихідним матеріалом для одержання гібридів F₁ та вищих гібридних поколінь слугували сорти і лінії: сорт Безоста 1, МІЛ на її основі, сорти Юннат, MV Táltos, Одеська червоноколоса, Миронівська 67, Колумбія, Смуглянка, Лелека, Золотоколоса, Ластівка одеська, лінії Б16, 7086 AR. Лінію Б-16, що несе транслокацію 1BL.1RS типу Кавказ, створено к.б.н. О.М. Хохловим (СГІ), м. Одеса. Лінію 7086 AR з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo створено д.б.н. О.І. Рибалкою (СГІ), м. Одеса.

Для ідентифікації алелів у сорту Миронівська сторічна проводили схрещування різних біотипів цього сорту з сортом Безоста 1 та аналізували вибірку 178 окремих зерен F₂.

Для оцінки частоти рекомбінації в локусі *Gli-D1* аналізували гібридний матеріал від двох схрещувань: зерна з рослин F₂ від схрещування сорту пшениці м'якої озимої Юннат і лінії Б-16 (380 рослин, по 5 зерен з рослини) і зерна F₂ від реципрокного схрещування майже ізогенних ліній пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3 (4094 зерен).

Зерна F₂ від схрещування сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос Одеський з лінією О 3-2, були люб'язно надані д.б.н. О.І. Рибалкою. Лінія О 3-2, створена д.б.н. О.І. Рибалкою, несе генетичний матеріал від *Ae. cylindrica* на хромосомі 1D, який промаркований алелем локусу *Gli-D1* (Рибалка та інш., 1997; Рибалка, 2008, 2011). Цей алель ми позначили у даній роботі *cl*, (раніше використовували також позначення у (Kozub et al., 2003)). З цих зерен F₂ вирощували рослини F₂ широкорядним посівом на дослідній ділянці в 1997–1998 році в с. Чабани (Київська обл.). Аналізували зерна з рослин F₂ (505 рослин) від схрещування Альбатрос Одеський з лінією О 3-2 (підрозділи 3.3, 3.4). Для рослин F₂ визначали число продуктивних стебел, масу зерна з рослини (в г) та число зерен з рослини. Рослини з ідентифікованою рекомбінацією за локусом розмножували з постійним

контролем за локусами запасних білків для отримання ліній F₆. У ліній з рекомбінантними алелями локусу *Gli-D1* відмічали колір колоса.

Для ідентифікації гліадинових алелів сорту Ластівка одеська проводили схрещування цього сорту з МІЛ В4 та аналізували 520 окремих зерен F₂ (підрозділ 3.6).

Матеріалом для дослідження показників перехресного запилення, пошуку мутантних та рекомбінантних алелів слугували популяції рослин F₂ озимої м'якої пшениці від реципрокного схрещування Б-16 × Одеська червоноколоса (ОКК) (зерна F₃ з окремих рослин). Популяції було вирощено на дослідних ділянках широкорядним посівом по сусідству з іншим матеріалом пшениці (сорт, лінії, гібридні популяції). Аналізували реципрокні популяції, вирощені в наступних місцевостях і в наступні роки: 1) в 2003–2004 рр., Інститут агроєкології і біотехнології УААН, м. Київ (756 рослин F₂); 2) в 2003–2004 рр., СГІ, м. Одеса (940 рослин F₂); 3) в 1999–2000 рр., СГІ, м. Одеса (1329 рослин F₂). У 1999–2000 році (м. Одеса) рослини кожного напрямку схрещування вирощували поряд двома окремими блоками (3-м ряди). У 2003–2004 рр. рослини F₂ були вирощені блоками, що чергуються. В м. Києві блок включав по три 1,1-м ряди кожного напрямку схрещування. В м. Одесі блок включав по одному 3-м ряду кожного напрямку. Матеріал зерен F₂, з якого були вирощені популяції рослин в м. Києві і м. Одесі в 2004 р., має ідентичне походження: зерна з рослин F₁ були змішані та розділені на рівні частини для посіву в двох зонах. З кожної рослини F₂ пшениці аналізували методами електрофорезу 5–30 окремих зернівок F₃.

Для дослідження ефектів гамма-опромінення сухих зерен на рівні рослин F₁ пшениці та пошуку мутантів у нащадків (розділи 4.4.1, 4.4.2) використовували зерна F₁ від схрещування МІЛ за гліадиновими локусами D4 × В3 на основі сорту Безоста 1. У дослідному варіанті сухі зерна F₁ були опромінені гамма-променями в дозі 200 Гр від джерела ⁶⁰Со на установці “Исследователь” (Інститут клітинної біології і генетичної інженерії НАН України (ІКБГІ)). Контрольні та опромінені зерна F₁ були висіяні в оптимальні строки на дослідній ділянці блоками з чергуванням рядів «контроль», «варіант з опроміненням зерен» широкорядним

посівом. Довжина ряду – 1,35 м, відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 7 см. У 2005 р. було висаджено 95 контрольних і 97 опромінених зерен (м. Київ, дослідна ділянка Інституту агроєкології НААН України) та вирощено 73 і 81 рослини, відповідно. У 2006 р. було висіяно по 200 зерен кожного варіанту (с. Гатне, Київська обл.) та вирощено 135 F₁ рослин контрольного і 123 рослини варіанту з опроміненням. Кожну рослину F₁ охарактеризовано за ознаками "кількість продуктивних стебел" та "маса зерна з рослини". З кожної рослини F₁ аналізували 15–25 окремих зернівок F₂ електрофорезом гліадинів. Проаналізовано 1762 окремих зерен F₂ контрольного варіанту та 1730 варіанту з дозою опромінення 200 Гр з рослин, зібраних у 2006 р.; з рослин, вирощених у 2007 р., було проаналізовано 2399 та 2386 зерен, відповідно. Кожну рослину F₁ охарактеризовано за ознаками "кількість продуктивних стебел" та "маса зерна з рослини". Для пошуку мутантів також аналізували потомства рослин F₁ від схрещування D4 × В4 (контрольний варіант і гамма-опромінення сухих зерен F₁ у дозі 200 Гр).

Для дослідження впливу гамма-опромінення на прояв ознак продуктивності у популяціях F₂ пшениці м'якої, що розщеплюються за присутністю транслокації 1BL.1RS (розділ 4.4.3) досліджували популяції рослин F₂ від схрещування МІЛ озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × В3 на основі сорту Безоста 1 (популяції НК06, Од06, НК07, НК08, Од08). Для вирощування популяцій НК06, Од06, НК07 опромінення сухих зерен було проведено від джерела 60Co на установці "Исследователь" (ІКГБІ), потужність дози опромінення складала 0,035 Гр/с в дозах, вказаних нижче. Для отримання популяцій НК08 і Од08 сухі зерна F₂ в були опромінені в дозі 200 Гр на науково-технологічній установці Інституту ядерних досліджень (ІЯД) НАН України (далі доза 200* Гр). Для вирощування популяцій НК06 та Од06 сухі зерна F₂ D4 × В3 були опромінені гама-радіацією в дозах 150, 200 і 300 Гр, та поділено на дві частини. Популяція НК06. Контрольні та опромінені зерна F₂ (по 940 зерен кожного варіанту) були посіяні широкорядним посівом на дослідній ділянці (м. Київ, 2005 р.) в оптимальні строки з чергуванням рядів «контроль», «варіант з гама-опроміненням зерен дозою 150 Гр», «варіант з

гама-опроміненням зерен дозою 200 Гр», «варіант з гама-опроміненням зерен дозою 300 Гр». Довжина ряду – 1,35 м, відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 7 см. Всього вирощено 709 рослин F₁ контрольного варіанту, 710 рослин варіанту з гама-опроміненням зерен дозою 150 Гр, 671 рослину варіанту з гама-опроміненням зерен дозою 200 Гр, 362 рослини варіанту з гама-опроміненням зерен дозою 300 Гр. Популяція Од06. Контрольні та опромінені зерна F₂ (по 880 зерен кожного варіанту) були посіяні широкорядним посівом на дослідній ділянці (м. Одеса, дослідне поле СГІ, 2005 р.) у жовтні з чергуванням рядів «контроль», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 300 Гр». Відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 5 см. Всього вирощено 801 рослину F₂ контрольного варіанту, 611 рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр, 317 рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр; рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 300 Гр практично не отримано. Популяція НК07. Сухі зерна F₂ в були опромінені гамма-радіацією в дозі 200 Гр. Контрольні та опромінені зерна F₂ (840 та 820 зерен, відповідно) були посіяні широкорядним посівом на дослідній ділянці (Київська обл., с. Гатне, 2006 р.) з чергуванням рядів «контроль», «варіант з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр». Відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 5 см (20 зерен в ряду). Всього вирощено 504 рослини F₂ контрольного варіанту, 420 рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр. Для отримання популяцій НК08 і Од08 сухі зерна F₂ в були опромінені в дозі 200* Гр та посіяні в 2007 р. на дослідних ділянках в Київ. обл. (НК08 с. Гатне) та м. Одеса (Од08, СГІ). Популяція НК08. Контрольні та опромінені зерна F₂ (по 1250 зерен кожного варіанту) були посіяні широкорядним посівом на дослідній ділянці (Київська обл., с. Гатне) з чергуванням рядів «контроль», «варіант з опроміненням 200* Гр». Відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 5 см (25 зерен в ряду). Всього вирощено 969 рослин F₂ контрольного варіанту, 913 рослин варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 200* Гр. Популяція Од08. Контрольні та опромінені зерна F₂ (по 490 зерен кожного варіанту) були посіяні широкорядним

посівом на дослідній ділянці (Одеса, СГІ) з чергуванням рядів «контроль», «варіант з опроміненням 200* Гр». Відстань між рядами – 30 см, відстань між рослинами в ряду – 5 см (35 зерен в ряду). Всього вирощено 413 рослин F₂ контрольного варіанту, 351 рослину варіанту з гамма-опроміненням зерен дозою 200* Гр. Для кожної рослини було відмічено число продуктивних стебел і масу зерна з рослини. З кожної рослини аналізували гліадини з сумарного зразка з семи зернівок.

Матеріал з рослин, серед зернівок з яких було виявлено мутанти в гомозиготному або гетерозиготному стані, у тому числі і у варіанті з гамма-опроміненням сухих зерен F₁ у дозі 200 Гр, пересівали на дослідній ділянці до отримання ліній, гомозиготних за виявленою мутацією, яку контролювали електрофорезом запасних білків. Мутантні лінії В3-2sw і В3D4-3r мають пшенично-житню 1BL.1RS транслокацію зі зміненим блоком секалінів: лінія В3D4-3r має мутацію алеля *l* з більшою рухливістю нижнього омега-секаліна, а лінія В3-2sw має мутацію *l* з підсиленням синтезом одного компонента омега-секаліна. Лінії D4-0g і В1-0g мають мутації алеля *b* з відсутністю експресії гамма-гліадин і мінорного омега-гліадин, а лінія D4-0w має мутацію алеля *b* з відсутністю експресії найменш рухливого інтенсивного омега-гліадин.

Для проведення тесту на алелізм мутації зі зміненою рухливістю нижнього омега-секаліна у лінії В3D4-3r цю лінію схрещували з лінією В3 та аналізували генотипи за локусом *Gli-R1* у 200 зерен F₂.

Для вивчення впливу мутацій в гліадинових локусах на показники якості мутантні лінії та їх відповідні вихідні форми (лінії з аналогічними гліадиновими алелями, за винятком локусів з мутацією) вирощували на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.) 1,2-м рядами з трьома повтореннями, що чергувались. Лінії було згруповано в чотири досліді, де кожен дослід включав мутантну лінію(ї) та відповідну МІЛ: 1) В3D4 і В3D4-3r; 2) В3 і В3-2sw; 3) D4, D4-0g і D4-0w; 4) Безоста 1 і В1-0g.

Для дослідження секалінових локусів було використано лінії озимої м'якої пшениці Hostianum 273/97, Hostianum 242/97-2 (у подальшому Н273, Н242) та зерна F₂ від їх схрещування Н273 × Н242, створені к.б.н. І.І. Моцним (СГІ, Одеса),

(Моцний та Благодарова, 2004; Моцный и др., 2009). Лінія H242 має пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS як у сорту Кавказ (1RS від жита Petkus), а лінія H273 – пшенично-житнє заміщення (1B)1R від октоплоїдного тритикале АД825 (Гостіанум 237/жито Воронежське СГІ) (Моцный и др., 2009). Проаналізовано 339 окремих зернівок F_2 від схрещування H273 \times H242 для картування нового локусу *Sec-N* відносно локусів *Gli-R1* та центромери (*Glu-R1*).

За допомогою маркерного добору рослин F_2 від схрещування H273 \times H242 (електрофорез запасних білків п'яти окремих зернівок з рослини) створено лінію CWX з транслокацією 1BL.1RS та синтезом секалінів від жита Воронежське СГІ з алелем *Sec-N*.

Для ідентифікації алеля локусу *Sec-N* у носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo аналізували 94 окремі зерна F_2 від схрещування MV Táltos \times CWX.

Популяцію рекомбінантно-інбредних ліній (РІЛ) пшениці м'якої озимої покоління F_6 створено від реципрокного схрещування лінії Б-16 з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ і лінії 7086 AR з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo. РІЛ створено за традиційною схемою. Для цього вирощували широкорядним посівом популяцію рослин F_2 від реципрокного схрещування Б-16 \times 7086 AR. З кожної рослини відбирали по одному колосу, з якого по одному зерну використовували для отримання рослин наступного покоління. Решту зерен колоса зберігали як страховий запас. Таким чином створено популяцію ліній покоління F_6 . Популяція РІЛ F_6 значно зменшилась до 151 лінії в процесі вирощування через об'єктивні причини – погодні умови. Тому в 2013 р. було повторно закладено популяцію F_6 РІЛ зі страхового матеріалу РІЛ F_5 Б-16 \times 7086 AR: популяцію збільшено до більш ніж 400 ліній F_6 . Зерна цих РІЛ і слугували матеріалом дослідження. Паралельно пересівали популяцію зерен F_2 суцільним посівом до отримання популяції зерен F_5 . З кожної РІЛ F_6 аналізували 3–10 окремих зернівок електрофорезом запасних білків.

Для дослідження частоти передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo матеріалом дослідження слугували зерна F_2 від схрещувань Золотоколоса \times А1 (538 зерен F_2), А1 \times Смуглянка (335 зерен), реципрокних схрещувань Панна \times Колумбія

(330 зерен), Смуглянка × Лелека (200 зерен), Смуглянка × Безоста 1 (267 зерен). Сорти Смуглянка, Золотоколоса, Колумбія несуть 1AL.1RS транслокацію типу Amigo.

Для вивчення пов'язаності локусів присутності пшенично-житньої транслокації 1AL.1RS типу Amigo з проявом кількісних ознак (ознак продуктивності рослин) аналізували рослини F₂ озимої пшениці від реципрокного схрещування сортів озимої м'якої пшениці Колумбія (несе транслокацію 1AL.1RS типу Amigo) та Панна. Популяції рослин було вирощено на дослідних ділянках в двох зонах – Лісостеп (с. Гатне Київська обл.), зони Степу (СГІ, м. Одеса) в 2009–2010 рр. Популяція рослин F₂, вирощена в зоні Лісостепу включала 360 рослин, з них 186 від схрещування Колумбія × Панна і 174 від зворотнього схрещування. Рослини F₂ було вирощено широкорядним посівом блоками, що чергуються. Блок включав по три 1,1-м ряди кожного напрямку схрещування. Популяція рослин F₂, вирощена в зоні Степу, включала 709 рослин, з них 345 від схрещування Колумбія × Панна і 364 від зворотнього схрещування. Рослини F₂ реципрокної були вирощено широкорядним посівом блоками, що чергуються. Блок включав по одному 3-м ряду кожного напрямку схрещування. У рослин F₂ вивчали наступні ознаки: число продуктивних стебел з рослини (продуктивне кущення), маса зерна з рослини, маса зерен в колосі. З кожної рослини аналізували електрофорезом запасних білків від 5 зерен.

Для дослідження озерненості гібридів з двома різними пшенично-житніми транслокаціями аналізували рослини F₁ від реципрокного схрещування Миронівська 67 × Колумбія і реципрокного схрещування Б16 × 7086 AR. Сорт Миронівська 67 і лінія Б-16 – носії транслокації 1BL.1RS як у сорту Кавказ; сорт Колумбія і лінія 7086 AR – носії транслокації 1AL.1RS як у сорту Amigo. Рослини F₁ вирощено в 2008-2009 р. на дослідній ділянці с. Гатне. широкорядним посівом 1,2-м рядами блоками в трьох повтореннях. Відстань між рядами – 30 см, між рослинами в ряду – 5 см. Відмічали число продуктивних стебел та масу зерна з рослини, проводили аналіз по 43–54 колосів за наступними ознаками: число квіток у колосі, число зерен з колоса, маса зерна з колоса, озерненість колоса. Також

аналізували рослини F_1 від реципрокного схрещування Миронівська 67 \times 7086 AR; реципрокного схрещування Б16 \times Колумбія, сорти Миронівська 67, Колумбія, лінії Б16, 7086 AR. Рослини вирощено в 2010–2011 р. на дослідній ділянці с. Гатне широкорядним посівом блоками в трьох повтореннях. Блок включав по одному 1,2-м ряду кожного напрямку схрещування та вихідних сортів: Миронівська 67, 7086 AR, Миронівська 67 \times 7086 AR, 7086 AR \times Миронівська 67, Б16, Колумбія, Б16 \times Колумбія, Колумбія \times Б16. Відстань між рядами – 30 см, між рослинами в ряду – 5 см. У рослин F_1 та батьківських форм відмічали наступні ознаки: число продуктивних стебел з рослини, маса зерна з рослини. У гібридів та їх батьківських форм проводили аналіз по 39–42 колосів за наступними ознаками: число колосків у колосі, число квіток у колосі, число зерен з колоса, маса зерна з колоса. Озерненість визначали як відношення кількості зерен до кількості квіток, також визначали кількість зерен на колосок.

Для створення озимих ліній пшениці м'якої (622, 380-1, 380-3, 616-3, 616-5), у яких транслокація 1BL.1RS зчеплена з алелем *Glu-B1a1* вихідним матеріалом були рослини F_2 пшениці м'якої озимої від реципрокного схрещування Б16 \times Одеська червоноколоса (2088 рослин). Лінія Б16 – носій 1BL.1RS транслокації, зчепленої з алелем *Glu-B1e*, а сорт Одеська червоноколоса має алель *Glu-B1a1*. Для визначення генотипу рослин F_2 за маркерними локусами з кожної рослини електрофорезом запасних білків аналізували по 5–15 окремих зерен. Потомства відібраних електрофорезом рослин F_2 з бажаними комбінаціями алелів пересівали на дослідній ділянці до отримання ліній F_6 .

Для дослідження показників хлібопекарної якості п'ять створених ліній (622, 380-1, 380-3, 616-3, 616-5) було вирощено на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.) в 2008–2009 р. 1,2-м рядами з 3–6 повтореннями з сортами-стандартами Безоста 1, Панна (носій алеля *Glu-B1a1*), Б16 ((622, 380-1, 380-3, 616-3, 616-5) батьківська форма з 1BL.1RS) та в 2014–2015 р. з 4 повтореннями з сортами-стандартами Безоста 1 і Панна та батьківськими формами (Одеська червоноколоса та Б16) за схемою з повною рендомізацією в блоках (0,5-м ряди).

2.1.4 Гібридний матеріал *T. spelta*, *T. dicoccum*. Для ідентифікації деяких гліадинових алелів *T. spelta* аналізували електрофорезом гліадинів по 20-30 зерен F_2 від схрещування зразків *T. spelta* UA0300259, UA0300227, UA0300103, що мають алель *Gli-B1hs**, з лініями *T. aestivum* з алелями *Gli-B1g* *Gli-A3b* або *Gli-B1b* *Gli-A3b*. Гібридний матеріал одержано з НЦГРРУ.

Для дослідження генетичного контролю кольору колоскових лусок у *T. spelta* var. *caeruleum* з використанням гліадинів як генетичних маркерів аналізували гібридні потомства від схрещування зразків спельти, що характеризуються темним (чорним) забарвленням колоскових лусок (*T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300074, Іспанія), *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300218, Італія) cv. Tridentina) з сортами пшениці м'якої ярої з білим забарвленням колоскових лусок (Харківська 26 (UA0101499, Україна) та Sunnan (UA0100098, Швеція)) створені в НЦГРРУ. Досліджували колосся з рослин F_2 від схрещування *T. spelta* (UA0300074) \times *T. aestivum* Харківська 26 (143/11), *T. aestivum* cv. Sunnan \times *T. spelta* cv. Tridentina (149/11), а також BC_1 *T. spelta* (UA0300074) \times *T. aestivum* Харківська 26² (145/11). У кожної рослини цих гібридів відмічали забарвлення колосу без урахування його інтенсивності, і визначали співвідношення класів розщеплення. Для аналізу електрофоретичних спектрів гліадину відбирали, відповідно, 25, 33 та 12 колосів вищенаведених комбінацій схрещування. З кожного колоса F_2 або BC_1 аналізували по 3–6 окремих зернівок електрофорезом гліадинів, ідентифікували їх генотипи за локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* і на їх основі записували генотип рослин.

Для уточнення ідентифікації деяких гліадинових блоків *T. dicoccum* проводили схрещування ярих зразків полби UA0300008 (Росія) і UA0300192-2 різновиду *serbicum* (Югославія) та аналізували 25 гібридних зерен F_2

2.1.5 Матеріал *D. villosum*. Досліджували вибірки з природних популяцій *D. villosum* Кримського півострова. Зразки (колоси) зібрано в 2012 році у двох місцевостях: Берегове, Бахчисарайського району (широта 44.8956, довгота 33.6127), далі популяція Берегового, та Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський (широта 44.6122, довгота 33.4883), далі популяція Херсонеса. Проаналізовано 54 окремі зернівки з популяції Берегового і 50 з популяції

Херсонеса. Для порівняння різних електрофореграм на кожну пластину наносили білки сорту пшениці м'якої Безоста 1.

2.1.6 Матеріал егілопсів. Для ідентифікації геномної приналежності електрофоретичних компонентів запасних білків на електрофореграмах тетраплоїдного виду *Ae. biuncialis* досліджували зразки диплоїдних видів егілопсів: два зразки *Ae. umbellulata* ІУО15892 і ІУО15893 з Туреччини та два зразки *Ae. comosa* ІУО15968 (Туреччина) і ІУО15969 (Греція), люб'язно надані к.б.н. Р.Л. Богуславським (НЦГРРУ, м. Харків), та ще один грецький зразок *Ae. comosa* (GRC 096/92).

Для ідентифікації алелів запасних білків і вивчення генетичної різноманітності *Ae. biuncialis* матеріалом дослідження слугували вибірки з природних популяцій Кримського півострова – Берегове, Піщане Бахчисарайського р-ну, Севастополь, Кара-Даг, Ечки-Даг, Мис Мартьян, Утьос, в околицях гори Аю-Даг, біля Орджонікідзе. Зразки було зібрано в 1995–2012 рр.

Координати місцевостей збору зразків наведено в табл. 2.3 та більш докладно в додатку Е. З окремого колосу вибірки з популяції *Ae. biuncialis* для електрофоретичного аналізу запасних білків аналізу брали одну зернівку.

Таблиця 2.3

Координати місцевостей збору зразків *Ae. biuncialis* на Кримському півострові та розмір проаналізованої вибірки

№	Місцевість	Позначення популяції	Координати*		Розмір вибірки**
			Широта	Довгота	
1	2	3	4	5	6
1	Кара-Даг, плато до моря	KD1	44.914096	35.20433	46
2	Кара-Даг, південний схил гори Святої (гора Карадаг)	KD2	44.925252	35.227249	50

Продовж. табл. 2.3

1	2	3	4	5	6
3	Кара-Даг, вздовж берега, вздовж сходів до плато	KD3	44.912372	35.202916	93
4	Ечки-Даг	ED	44.911375	35.183653	90
5	біля Орджонікідзе	O	45.011486	35.326207	17
6	Утьос	U	44.598171	34.369268	25
7	біля озера поблизу гори Аю-Даг	AD	44.57294	34.297755	25
8	Нікітський ботанічний сад, тераса над морем	NB	44.506212	34.239991	91
9	Мис Мартьян	MM	44.508027	34.247361	92
10	Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський	HS	44.612219	33.488303	88
11	Мис Керменчик	KP4	44.845116	33.587514	36
12	Піщане, Бахчисарайських р-н, від річки Альма до мису Керменчик	P13	44.841246	33.603303	87
13	Між Береговим і Піщаним Бахчисарайського р-ну (вздовж дороги над морем)	BD13	44.888819	33.611977	90

Продовж. табл. 2.3

1	2	3	4	5	6
14	Південні околиці Берегового Бахчисарайського р-ну	BDD5	44.897728	33.6122675	100
15	Берегове, Бахчисарайський р-н	B7	44.90374	33.613299	90

Примітка. * – приблизна середина місцевості збору ** вибірки зразків (колосів), проаналізованих електрофорезом

Для створення колекції та дослідження різноманітності за часом виколошування кримські зразки *Ae. biuncialis* та зразок *Ae. biuncialis* NKO2 невідомого походження розмножували на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.) окремими колосами. Для дослідження високомолекулярних субодиниць глютенінів також використовували грецький зразок *Ae. biuncialis* GRC-021/94 (Karrathos).

Для ідентифікації алелів локусів запасних білків проводили схрещування між зразками *Ae. biuncialis*. Аналізували зерна F₂ з гібридних рослин F₁ *Ae. biuncialis* від п'яти комбінацій схрещування: 14-12 × 11-2 (52 зерна), 9-1 × 1-1 (38 зерен), 7-2 × 13-2 (42 зерна), 12-5 × 11-2 (35 зерен), O2 × O10 (74 зерна).

Для реєстрації зразків *Ae. biuncialis* та генетичної колекції, зразки егілопсів розмножували на дослідній ділянці та передавали в НЦГРРУ у кількості 50 колосів кожного.

2.1.7 Матеріал від гібридизації пшениці м'якої з *Ae. biuncialis*. Для схрещувань було використано сорти і лінії пшениці озимої: Безоста 1, МІЛ на її основі, Одеська червоноколоса, лінії Б-16, 7086 AR. Як батьківський компонент використано зразки *Ae. biuncialis* з популяцій Кара-Дага. Гібриди F₁ беккросували пшеницею. Наступні покоління вирощували поруч з посівами пшениці без ізоляції, що давало можливість перехресного запилення. Проводили структурний аналіз окремих рослин, починаючи з F₄ – враховували число колосів з рослини, визначали масу зерна з рослини без одного колоса, розраховували масу зерна з колоса.

Починаючи з F₄ проводили маркерний добір за наявність запасних білків від *Ae. biuncialis*. Частину ліній пересівали до F₁₁. У деяких ліній ідентифіковано присутність цілої хромосоми 1U, у деяких – лише плеча 1UL.

Для дослідження частоти втрати пліч хромосоми 1U у гібридів з пшеницею аналізували 459 зерен з рослин F₁ від схрещування Безоста 1 × NVG41 і NVG41 × Безоста 1, вирощених у 2011 і 2016 р., відповідно. NVG41 – створена лінія пшениці з хромосомою 1U від *Ae. biuncialis*.

Для дослідження показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Ae. biuncialis* з інтрогресіями 1U матеріал інтрогресивних ліній F₁₀ і F₁₁, а також озимих сортів пшениці м'якої Безоста 1, Панна, було вирощено 1,2-м рядами з 2–8 повтореннями на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.). Аналізували зерно урожаю 2015 (F₁₀) і 2017 р. (F₁₁). Кількість повторень аналізів показників якості залежала від урожайності рядків та наявності достатньої кількості матеріалу для аналізу. Для аналізу на показники якості використовували 50 г зерна з ряду. Сорти Безоста 1, Панна були включені в дослід як стандарти для порівняння.

2.2 Гібридизація пшениці та *Ae. biuncialis*

Для схрещування на материнських рослинах пшениці проводили емаскуляцію колосів. У колосів, що практично вийшли з прапорцевого листка, з зеленими пиляками, видаляли по 2–3 нижні і верхні колоски. Пінцетом видаляли центральні квітки, кожен колосок обрізали приблизно на дві третини, пінцетом видаляли пиляки, накривали ізоляторами (з пергаментного або напівпергаментного паперу). Запилення проводили через 5–8 днів після емаскуляції. Для запилення з батьківської рослини пшениці брали колоси з одним-кількама викинутими пиляками в центральній частині колоса. Колоски обрізали на приблизно на третину. Гібридизацію проводили twirl-методом колос на колос. Колос батьківської рослини залишали в ізоляторі.

Для проведення схрещувань між зразками *Ae. biuncialis*, на материнській рослині проводили емаскуляцію колосів, що з'явилися з прапорцевого лиска: колоски відрізали наполовину, пінцетом видаляли пиляки, одягали пергаментний

ізолятор, колос прив'язували до опори (кілка). Запилення проводили через 5–7 днів після емаскуляції. Для запилення вибирали колоси *Ae. biuncialis* зі зрілими пиляками, але без викинутих пиляків (колос вийшов на 1–2 см від прапорцевого листка. У колосів з батьківських рослин відрізали колоски приблизно наполовину. Гібридизацію проводили twirl-методом колос на колос. Колос батьківської рослини залишали в ізоляторі.

Для схрещування *T. aestivum* з *Ae. biuncialis* материнські рослини пшениці емаскулювали, як написано вище. Запилення проводили через 5–8 днів після емаскуляції. Для запилення брали колоси зі зрілими пиляками, але без викинутих пиляків. У колосів *Ae. biuncialis* відрізали колоски приблизно наполовину. Гібридизацію проводили twirl-методом, на колос пшениці брали 2–3 колоси з однієї рослини *Ae. biuncialis*. Колоси батьківської рослини залишали в ізоляторі.

2.3 Електрофорез гліадинів у кислому середовищі

Електрофорез гліадинів проводили в 10% поліакриламідному гелі (ПААГ) в кислому середовищі за розробленою нами методикою, описаною в (Козуб и Созинов, 2000; Kozub et al., 2009).

Для приготування зразків зернівку подрібнювали за допомогою ступки Абіха, поміщали в пробірку типу Еппендорф об'ємом 1,5 мл, додавали 400 мкл 70% етанолу та перемішували. Екстракцію проводили протягом 2 год при кімнатній температурі, потім відбирали 120 мкл спиртового екстракту в нову пробірку типу Еппендорф. Пробірки залишали відкритими для випаровування при 50 °С. Перед електрофорезом зразки розчиняли у 80 мкл 5,5 М сечовини, зафарбованої піроніном Y, впродовж 1 год, пробірок струшували через кожні 15 хв.

Для аналізу гліадинів із суміші зернівок, 7 подрібнених зернівок поміщали в пробірку типу Еппендорф, заливали 1,5 мл розчину 5,5 М сечовини, струшували, через 45 хв зразки наносили на гель.

Для збереження початкових розмірів гелевих пластин (у відповідності із розміром скляної пластини) та зручності маніпуляцій гель "пришивали" до скла. Для цього проводили обробку скла, розчином Silane A174 (10 мл 96% етилового

спирту додати 1 мл льодяної оцтової кислоти і 50 мкл Silane A174): на скло без вирізу наносили 100-200 мкл розчину Silane A174 і ретельно розтирали фільтрувальним папером. Через 30 хв наносили 100-200 мкл 96% етанолу, ретельно розтирали фільтрувальним папером і залишали на 20 хв.

Гель містив 10% акриламід, 0,2% метилен-біс-акриламід (співвідношення акриламід : метилен-біс-акриламід — 50:1), 3 М сечовину, 0,17 М оцтову кислоту, 0,1% КОН, 0,054% аскорбінову кислоту. Всі інгредієнти додавали у вигляді розчинів (табл. 2.4).

Таблиця 2.4

Приготування гелевого розчину для електрофорезу гліадинів в кислому середовищі

Розчин	Гель (200 мл)
40% акриламід	50 мл
1% бісакриламід	40 мл
8 М сечовина	75 мл
Льодяна оцтова кислота	2 мл
10% КОН	2 мл
5,4% аскорбінова кислота	2 мл
Дистильована вода	28 мл

Для полімеризації гелів використовували 0,1% $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (свіжоприготований), 10% персульфат амонію (ПСА), N,N,N',N' -тетраметилетилендіамін (TEMED): до необхідної кількості гелевого розчину додавали розчини для полімеризації в розрахунку 44 мкл 0,1% $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 50 мкл 10% ПСА та 5 мкл TEMED на 10 мл геля.

Для заливки гелів використовували тефлонові прокладки товщиною 0,5 мм, для формування лунок – гребінець з такого ж матеріалу. Верхній електродний буфер — 0,04 М мурашина кислота; нижній електродний буфер — 0,08 М мурашина кислота.

Електрофорез проводили впродовж 30 хв при 10 мА/см² (площа поперечного розрізу геля), а потім при 30 мА/см² на пластину. Після падіння сили струму електрофорез проводили при 400 В. За електрофорезом слідкували по проходженню піроніну Y. Електрофорез припиняли після виходу 3,5 міток барвника з геля. Гелі фарбували впродовж ночі фарбою, що містить 200 мг кумассі R-250, 150 мл етанолу, 50 мл льодяної оцтової кислоти, 60 мл 100% (вага/вага) трихлороцтової (ТХО) кислоти, доведених водою до 1 л. Після фарбування гелі відмивали водопровідною водою на протязі 1 год, тричі змінюючи воду. Висушені гелі сканували для отримання зображень.

2.4 SDS-електрофорез білків зерна

Електрофорез загального білку зерна, у тому числі, високомолекулярних субодиниць глютенінів, в присутності додецилсульфату натрію (SDS) проводили за методикою Laemmli (1970). Для приготування зразків зернівку розбивали за допомогою ступки Абіха і висипали в пробірку об'ємом 1,5 мл типу Еппендорф. Використовували також висушені залишки зерна після екстракції гліадинів 70% етанолом (підрозділ 2.3). В пробірку наливали 400 мкл буферу для екстракції, що містить 2% SDS, 80 мМ Тріс-НСl, рН 6,8, 11% гліцерин та 5% 2-меркаптоетанол, бромфеноловий синій. Екстракцію проводили протягом 12 годин. Перед електрофорезом зразки прогрівали 5 хвилин на киплячій водянній бані.

Концентруючий гель – 5%, співвідношення акриламід : бісакриламід – 48,4:1. Розділяючий гель – 10% (77 :1). Гель "пришивали" до скла. Для цього проводили обробку скла розчином Bind Silan (A174), як описано в розділі 2.2. Гелі готували як наведено в табл. 2.5.

Для заливки гелів використовували пластикові прокладки і гребінці товщиною 0,5 мм. Для полімеризації до необхідної кількості розділяючого геля додавали 10% ПСА і TEMED у розрахунку 100 мкл 10% ПСА і 3,3 мкл TEMED на 10 мл геля. Для полімеризації концентруючого геля додавали 100 мкл 10% ПСА і 10 мкл TEMED на 10 мл геля. Електродний буфер рН 8,3 містив 14,4 гліцину, 3,03 г Тріс, 2 г SDS на 1 л розчину.

Електрофорез припиняли, після виходу лідируючого барвника з гелю. Гелі фарбували фарбою для SDS-електрофорезу, що містить 200 мг кумасі R-250, розчиненого в 170 мл етанолу, 60 мл льодяної оцтової кислоти, 60 мл 100% (вага/вагу) ТХО кислоти, доведених до 1 л дистильованою водою. Час фарбування – 20–24 годин. Гелі промивали водопровідною водою протягом 48 год зі зміною води. Висушені гелі сканували для отримання зображень.

Таблиця 2.5

Приготування гелів для SDS-електрофорезу

Розчин	Розділяючий гель 10% (360 мл)	Концентруючий гель 5% (100 мл)
40% акриламід	90 мл	12,5 мл
1% біс-акриламід	47 мл	13 мл
1,5 М Тріс-НСl рН 8,7	90 мл	-
1 М Тріс-НСl рН 6,8	-	60 мл
10% SDS	3,6 мл	1 мл
Дистильована вода	128 мл	12,5 мл

2.5 Ідентифікація алелів локусів запасних білків

Алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* ідентифікували за каталогом Пейна і Лоуренса (Payne and Lawrence, 1983) з поправками для алелів локусу *Glu-B1*. Відповідно до Wrigley et al. (2009) та Varasckai et al. (2011), позначення алеля, який раніше позначали *Glu-B1b* за каталогом Payne and Lawrence (1983), змінено на *Glu-B1u*. Даний алель *Glu-B1u* (7*+8) кодує α -субодиницю 7* з рухливістю аналогічною рухливості α -субодиниці, кодуваної алелем *Glu-B1c* сорту Безоста 1 (7*+9) (Marchylo et al., 1992). Рухливість субодиниці 7* трохи більша за рухливість субодиниці 7, яку кодують алелі *a*, *al*, та власне *b* сорту Chinese Spring. Цю поправку враховано для всіх генотипів пшениці, визначених раніше як *Glu-B1b* (Kozub et al., 2009, 2017). Алель *Glu-B1al*

відрізняється від алеля *Glu-B1u* та *Glu-B1b* також більшою інтенсивністю, кодованого ним х-компонента.

Алелі локусів гліадинів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* позначали на основі каталогу Метаковського (Metakovsky 1991) з доповненнями (Kozub et al., 2009; Metakovsky et al., 2018a). Маркером транслокації 1BL.1RS типу Кавказ є присутність на електрофореграмі спирторозчинних білків зерна секалінових компонентів, кодованих алелем локусу *Gli-R1* (кодує блок секалінів GLD 1B3 (Попереля и Созинов, 1977; Созинов и Попереля, 1977), позначеним як *Gli-B1l*, згідно з каталогом гліадинових алелів пшениці м'якої Метаковського (Metakovsky 1991), або *Gli-R1^k* (в підрозділах 3.11, 3.12). Присутність 1AL.1RS транслокації типу Amigo, маркером якої є експресія характерного блоку секалінів, раніше позначеного Gld 1A17 (Собко та Попереля, 1986), було позначено як алель *Gli-A1w* (Kozub et al., 2009) або як *Gli-R1w^A* в підрозділах 3.11, 3.12. Генотипи за локусом *Gli-A1* позначали з врахуванням алелів тісно зчеплених мінорних локусів *Gli-A5* та *Gli-A6*, за рекомендацією Metakovsky et al. (2018a). На відміну від каталогу Metakovsky et al. (2018) вирізняли алель, що кодує гамма-гліадин, чия рухливість на кислих електрофореграмах є трохи меншою за рухливість гамма-гліадина, кодованого алелем *Gli-A1f* (сорт-стандарт алеля *Gli-A1f* – сорт Миронівська 808). Цей алель було позначено *Gli-A1x* в публікації 2009 р. (Kozub et al., 2009) (він кодує гліадиновий блок GLD 1A9 за каталогом Собко та Поперелі (1986)). Варто зазначити, що алель *Gli-A1x*, позначений так у пізнішій статті Metakovsky et al. (2018a) стосується іншого гліадинового блоку, що є поєднанням гліадинових компонентів, кодованих алелями *Gli-A1a* і *Gli-A6b*. Згідно з Metakovsky et al. (2018a), *Gli-A6b* кодує характерний омега-гліадин, який присутній у сортів з алелем *Gli-A1f* (сорт стандарт з таким алелем Миронівська 808). У каталозі McIntosh et al. (2013) цей же алель було позначено як *Gli-A6c*. Поєднання алелів *Gli-A1x(9)* та *Gli-A6b* нами позначено як алель *Gli-A1ag*. Поєднання алелів *Gli-A1b* та *Gli-A6b* нами позначено *Gli-A1y* (Kozub et al., 2009). Алель локусу *Gli-B1* сорту Миронівська сторічна, позначений 'x' в статті 2009 р. (Kozub et al., 2009), відрізняється від алеля, позначеного в пізнішій публікації 'x' (Metakovsky et al., 2018a), що кодує інший

блок гліадинів. Рідкісні алелі, відсутні у опублікованих каталогах алелів локусу *Gli-B1*, позначені з *: зокрема, *b1** як у біотипу сорту Одеська 267 (Kozub et al., 2017), та *bLast** як у сорту Ластівка. Відсутність синтезу блоку гліадинів (нуль-алель), контрольованих локусом *Gli-B1*, позначили *null*. Нові алелі у зразків пшениці твердої спельти, полби також позначали малими латинськими літерами і цифрами з *. Алель, позначений *Gli-A1j**, у зразків спельти кодує γ -гліадин, подібний до γ -гліадину, кодованого алелем *Gli-A1j T. aestivum* (сорт стандарт – Лютесценс 62 (Metakovsky, 1991)).

Алель, що кодує гліадиновий блок GLD 1D10 (Собко та Попереля, 1986), позначили як *Gli-D1x*. Алелі локусу *Gli-D1* ідентифікували без врахування контрольованого цим локусом мінорного гамма-гліадину з більшою рухливістю, тобто алелі *Gli-D1a* і *Gli-D1f* у даному дослідженні не розрізняли і умовно позначили як *Gli-D1f*. Відсутність синтезу блоку гліадинів (нуль-алель), контрольованих *Gli-D1*, також позначили *null*. Алель локусу *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* у лінії O 3-2 позначили *Gli-D1cl*.

Алелі локусу *Gli-A3* позначали згідно з McIntosh et al. (2013), де омега-гліадин, кодований алелем *Gli-A3c* має найменшу рухливість (як у сорту Переяслівка), а алелем *Gli-A3a* – найвищу рухливість (як у сорту Миронівська 808), алель *Gli-A3b* – кодує білок з проміжним рівнем рухливості (сорт стандарт – Безоста 1), алель *Gli-A3d* – нуль-алель. Новий алель локусу *Gli-A3* як у сорту Миронівська сторічна позначили *Gli-A3e*. Для сортів з 1AL.1RS транслокацією типу Amigo, для цього локусу використовували позначення «*nnn*». Алель як у зразка *T. dicoccum* UA0300008 позначено *Gli-A3f*.

Алель локусу *Gli-R1 (Sec-1)* у лінії H273, CWX з 1RS від жита Воронежське СГІ мають алель локусу *Sec-1 (Gli-R1)*, що відрізняється за кодованим ним спектром секалінів від алеля *Gli-B1l*. Цей алель позначено *Gli-R1r^{cwx}*. Алель локусу *Glu-R1*, що кодує дві субодиниці, у лінії H273 було позначено *Glu-R1z*. Алелі локусів *Gli-R1* та *Glu-R1* тритикале, що кодують різні блоки секалінів позначали латинськими буквами.

Алелі ідентифікованого нами локусу *Sec-N* на плечі 1RS позначали *Sec-Nx* у ліній H273, CWX з 1RS від жита Воронезьке СГІ, *Sec-Na* у носіїв плеча 1RS від жита Insave як у сорту Amigo, *Sec-No* (нуль-алель) у носіїв плеча 1RS від жита Petkus як у сорту Кавказ, *Sec-Nv* у сорту Вишиванка.

Алелі локусу високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-V1 D. villosum* позначали як описали Zhong and Qualset (1993), де рухливість компонента, кодованого алелем *Glu-V1a*, близька до рухливості субодиниці 7, кодованої локусом *Glu-B1* м'якої пшениці. При записі генотипів зернівок враховували дозу гена (відносну інтенсивність білкових компонентів на електрофоретичних спектрах). Для ідентифікації алелів гліадинів *Gli-V1 D. villosum* аналізували ω-гліадини на SDS-електрофореграмах. Для порівняння різних електрофореграм на кожному пластині наносили білки сорту пшениці м'якої Безоста 1.

Алелі локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* та *Glu-M^b1 Ae. biuncialis* позначали малими латинськими літерами. При ідентифікації алелів використовували складені нами каталоги (Kozub et al., 2011, 2012). Для порівняння та ідентифікації алелів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* на електрофоретичні гелі наносили білки зразків *Ae. biuncialis* з відомими генотипами за даними локусами та білки сорту пшениці м'якої Безоста 1.

2.6 Виділення ДНК

Для виділення ДНК використовували комерційний набір на основі силікату NeoPrep_100 (Неоген™, Україна). ДНК виділяли з наважок масою біля 50 мг, відібраних із суміші подрібненого за допомогою ступки Абіха матеріалу 5–10 зернівок пшениці. Виділення проводили за протоколом, наданим в інструкції виробника, однак збільшували час термостатування з лізисним буфером до 60 хв.

2.7 Використані маркери, праймери і умови ПЛР

Для пошуку асоціацій алелів локусів запасних білків та генів стійкості проти збудників хвороб було використано молекулярні маркери генів стійкості проти збудників хвороб (табл. 2.6).

Таблиця. 2.6

Маркери і праймери, використані для проведення ПЛР

Ген	Маркер	Праймер	Нуклеотидна послідовність праймера	Посилання
1	2	3	4	5
<i>Lr34/</i> <i>Yr18/</i> <i>Pm38/</i> <i>Sr57/</i> <i>Bdv1</i>	<i>caISBP1</i>	<i>caISBP1F1</i>	5'CATATCGAGCTTGCCAAACG3'	Dakouri et al., 2010
		<i>caISBP1F2</i>	5'TCAGCCACACAATGTTCCAT3'	
		<i>caISBP1R</i>	5'CGTGAGCACAGAGAAAACCA3'	
	<i>caSNP12</i>	<i>caSNP12F</i>	5'TCCCCAGTTTAACCATCCTG3'	
		<i>caSNP12R</i>	5'CATTCAGTCACCTCGCAGC3'	
<i>Tsn1</i>	<i>fcp623</i>	<i>Xfcp623-F</i>	5'CTATTCGTAATCGTGCCTTCCG3'	Faris et al. 2010
		<i>Xfcp623-R</i>	5'CCTTCTCTCTCACCGCTATCTCATC3'	
<i>Lr34/</i> <i>Yr18/</i> <i>Pm38/</i> <i>Sr57/</i> <i>Bdv1</i>	<i>cssfr5</i>	<i>L34DINT9F</i>	5'TTGATGAAACCAGTTTTTTTTTC	Lagudah et al, 2009
		<i>L34MINUSR</i>	5'TATGCCATTTAACATAATCATGAA3'	
		<i>L34SPF</i>	5'GGGAGCATTATTTTTTTCCATCATG3'	
		<i>L34DINT13R2</i>	5'ACTTTCCTGAAAATAATACAAGCA3'	

1	2	3	4	5
<i>Tsc2</i>	<i>XBE4445</i>	<i>1-F</i>	5'TGGACCAGTATGAGA3'	Abeysekara et al. 2010
	<i>41-STS</i>	<i>1-R</i>	5'TTCTGGAGGATGTTGAGCAC3'	
<i>TDF_076_2D</i>	<i>INDEL1</i>	<i>INDEL1-F</i>	5'TCATGCAGTGTTGCTTGATCT3'	Diethelm et al. 2014
		<i>INDEL1-R</i>	5'CCATTCACCTTGAGCAACTTCC3'	

Для полімеразної ланцюгової реакції використовували суміш реагентів для ампліфікації ДНК PCR MIX 2x HOT (Неоген™, Україна). ПЛР проводили в термоциклері-ампліфікаторі Applied Biosystems 2720 Thermal Cycler.

Для дослідження локусу *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* помірної стійкості до низки біотрофних фітопатогенів було використано мультиплексну ПЛР із праймерами, що фланкують маркери *caISBP1* та *caSNP12*, за Dakouri et al. (2010) або мультиплексну ПЛР за Lagudah et al. (2009) з маркером *cssfr5*. Для маркерів *caISBP1+ caSNP12* у випадку алеля стійкості отримували продукти 509 і 234 п.н., у випадку алеля нестійкості – 391 п.н. (Dakouri et al., 2010). Для маркера *cssfr5* у носіїв алеля стійкості ампліфікується фрагмент довжиною 751 п.н, а у носіїв алеля нестійкості – 523 п.н. (Lagudah et al., 2009). Алель маркерів гена *Lr34*, пов'язаний із стійкістю, позначено *R* (в деяких публікаціях як *Lr34+*), алель, пов'язаний із чутливістю *S* (*Lr34-*). Для комбінації маркерів *caISBP1* та *caSNP12* були наступні умови ПЛР (з полімеразою гарячого старту): 95°C 7 хв, потім 32 цикли: денатурація при 94°C 30 сек, відпал при 62°C 40 сек і елонгація при 72°C 40 сек; кінцева елонгація при 72°C – 7 хв. Для ПЛР з маркером *cssfr5* використовували наступні умови: 95°C 7 хв, потім 30 циклів: денатурація при 94°C 30 сек, відпал при 60°C 40 сек і елонгація при 72°C 40 сек; кінцева елонгація при 72°C – 7 хв.

Для аналізу гена *Tsn1* чутливості до токсину А збудника піренофорозу і септоріозу колоса використовували маркер *fcp623*, локалізований у 5 інтроні цього гена (Faris et al., 2010). В результаті ПЛР із праймерами, що фланкують маркер *fcp623*, у випадку алеля, асоційованого з чутливістю до токсину А, отримували

фрагмент довжиною 379 п.н., у випадку алеля нечутливості – не отримували фрагментів (далі – алель R) (Faris et al., 2010). Алель маркера гена *Tsn1*, що відповідає за чутливість до токсину, позначили як *S* (в інших роботах як *Ts*), алель маркера, що відповідає нечутливості, позначили, як *R* (*tr*). Для ПЛР з маркером *fcp623* використовували наступні умови: 95°C 7 хв, потім 30 циклів: денатурація при 94°C 30 сек, відпал при 60°C 30 сек і елонгація при 72°C 40 сек; кінцева елонгація при 72°C – 7 хв.

У результаті ПЛР із праймерами, що фланкують маркер *BE444541* гена чутливості до токсину В збудника піренофорозу у випадку алеля чутливості (алель *S* (або *Tss*)) до *Ptr* *ToxВ* одержували фрагмент довжиною 340 п.н. (далі –), у випадку алеля нечутливості (алель *R* (або *tsr*)) – фрагмент довжиною 509 п.н., який маскувався неспецифічними продуктами реакції) (Abeyssekara et al., 2010). Для ПЛР з маркером *BE444541* використовували наступні умови: 95°C 7 хв, потім 35 циклів: денатурація при 94°C 30 сек, відпал при 42,5°C 40 сек і елонгація при 72°C 30 сек; кінцева елонгація при 72°C – 7 хв.

Для ідентифікації алелів гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до збудників фузаріозу колоса був використаний молекулярний маркер *INDELL1*, що косегрегує із геном. Режим ПЛР (Diethelm et al., 2014): початкова денатурація 12 хв при 95°C, 30 циклів (денатурація 30 сек при 94°C, відпал у циклі 30 сек при 60°C, елонгація 30 сек при 72°C), кінцева елонгація 7 хв при 72°C. У результаті ПЛР отримували продукти ПЛР довжиною 212 та 221 п.н. у випадку чутливого алельного стану (*S*), а також поліморфізму дослідженого матеріалу, наявність лише одного ампліфікованого фрагменту довжиною 212 п.н. відповідає алелю стійкості до фузаріозу колоса (алель *R*).

Отримані в результаті ПЛР фрагменти розділяли в 2 або 3% агарозному гелі з трис-боратним буфером із додаванням бромистого етидію (Маниатис и др., 1984). Гелі фотографували за допомогою системи для гель-документації VISION Gel.

2.8 Детекція перезапилення та його показники

Завдяки триплоїдній природі ендосперму, за локусами запасних білків можна ідентифікувати два типи гетерозигот, що розрізняються за дозою гена (Созинов и др., 1975). Отже, для кожної зернівки можна визначити генотип за локусами запасних білків яйцеклітини й пилкового зерна, які її утворили. Перехресне запилення детектується за присутністю зернівок з нетиповим генотипом за їхнім пилковим компонентом на рослині F₂ пшениці, тоді як серед генотипів яйцеклітин, які утворили зернівки F₃, нетипові варіанти не мають виявлятися. Нетиповим вважається поява алеля за даним локусом (локусами) у пилкового зерна, відсутнього в обох батьківських формах (внаслідок перезапилення пилком від інших гібридів, сортів, і ліній, які росли поруч на дослідній ділянці), або поява серед основної маси гомозигот з певним алелем за маркерним локусом поодиноких гетерозигот з альтернативним алелем, характерним для батьківських форм, з відповідною дозою гена (альтернативний алель, привнесений пилком).

Для характеристики рівня перезапилення визначали наступні показники: частота рослин, на яких відбулося перезапилення (Ocplant, %), частота перезапилення (OC, %); інтенсивність перезапилення (OCI, %).

Частка рослин, на яких відбулося перезапилення:

$$\text{Ocplant} = (\text{кількість рослин, на яких виявлене перезапилення} / \text{загальна кількість проаналізованих рослин}) \times 100.$$

Частота перезапилення:

$$\text{OC} = (\text{сумарна кількість зернівок, що зав'язалися в результаті перезапилення, виявлена серед перших п'яти проаналізованих зернівок з рослини} / \text{загальна кількість проаналізованих рослин} \times 5) \times 100.$$

Інтенсивність перезапилення:

$$\text{OCI} = (\text{сумарна кількість зернівок з перезапиленням} / \text{загальна кількість зернівок, проаналізованих з рослин з перезапиленням}) \times 100.$$

Стандартну похибку показників (SE, %) визначали за формулою (Рокицкий, 1973):

$$SE = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}} \times 100,$$

де p – відповідна частота, n – чисельність вибірки

Перехресне запилення у *Ae. biuncialis* визначали як відношення числа гетерозигот за 1–4 локусами запасних білків *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* до загальної кількості проаналізованих зерен з популяції.

2.9 Ранжування зразків *Ae. biuncialis* за часом цвітіння

Окремі колоси зразків *Ae. biuncialis* висівали на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.). Зразки вирощували в 1–6 повтореннях протягом 1–4 років (в 2008, 2009, 2011, 2014 і 2015 р.). Обліки стану виколошування-цвітіння проводили 3–4 рази в третю декаду травня – першу декаду червня (табл. 2.7). Дати посіву та обліків виколошування-цвітіння також наведено в табл. 2.7. Відмічали стан виколошування зразків на час обліку за допомогою бальної системи: «не виколосився» (0 балів), «починає виколошуватись» – є колоси на менше ніж половині стебел (1 бал); «виколосився» – колоси на більше половини стебел (2 бали); «цвіте» – пиляки викинуті принаймні на одному колосі (3 бали). Підсумовували кількість балів для кожного зразка і на основі сумарного балу розподіляли зразки в три групи стиглості: група 1 - найшвидше виколошування, група 3 - найповільніше виколошування, група 2 – проміжна.

Таблиця 2.7

Дата посіву зразків *Ae. biuncialis* та дати обліку виколошування-цвітіння.

Дата посіву	Дати обліків	Кількість зразків
9.09.2007	28.05.2008, 30.05.2008, 30.06.2008	75
8.09.2008	22.05.2009, 26.05.2009, 28.05.2009, 4.06.2009	23
14.09.2010	22.05.2011, 29.05.2011, 2.06.2011	87
11.09.2013	27.05.2014, 30.05.2014, 2.06.2011, 6.06.2011	25
10.09.2014	24.05.2015, 27.05.2015, 1.06.2015	25

2.10 Оцінка кількісних показників

Виживаність рослин визначали як відношення кількості рослин до кількості висіяних зерен.

Озерненість визначали як відношення кількості зерен до кількості квіток, також визначали кількість зерен на колосок.

Гетерозис (у %) відносно кращої батьківської форми визначали за формулою $H = [(F_1 - P_1)/P_1] \times 100$, де F_1 – середнє значення ознаки у гібрида F_1 , P_1 – середнє значення ознаки у кращої батьківської форми.

Показник якості Glu-score визначали на основі алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів згідно з (Payne et al., 1984b; Wrigley et al., 2009) з поправками на присутність транслокації 1BL.1RS.

Показники якості зерна пшениці визначали в СГІ (м. Одеса): SDS-седиментація, твердозерність, виповненість зерен, вміст білку в зерні. Величину показника SDS-седиментації – показника якості, що базується на осадженні шроту, було визначено в за допомогою методики седиментації SDS30 (Рибалка та інш., 2006). Вміст білку (%) та твердість зерна (в умовних одиницях (у.о.)) оцінено на приладі Inframatic 8611. Виповненість, визначену за 5-бальною шкалою з позначеннями «+» і «-» (4-, 4, 4+, 5-) для статистичного аналізу записували як 7, 8, 9, 10, відповідно.

2.11 Аналіз даних

На основі чисельностей генотипів зернівок F_2 пшениці, зернівок з популяції *D. villosum* за маркерними локусами, записаних з врахуванням дози гена (дві дози (перші дві букви) – генотип яйцеклітини, одна доза (третя буква) – пилкового зерна), підраховували число гамет з певним генотипом.

Відповідність співвідношення класів розщеплення теоретичній моделі тестували за допомогою критерія χ^2 .

Частоту рекомбінації в F_2 визначали методом максимальної правдоподібності за допомогою комп'ютерної програми, створеної к.б.н. В.Т. Колючим. Для окремого випадку внутрішньолокусної рекомбінації в локусі *Gli-D1* частоту

рекомбінації в F_2 та її похибку розраховували методом максимальної правдоподібності за формулами, виведеними як описано у підрозділі 3.2 та додатку Ж.

Частоту рекомбінації (r) для РІЛ визначали за формулою, похідною з формули Haldane and Waddington (1931):

$$r = \frac{m}{2(N - m)},$$

де m – кількість рекомбінантів, N – загальна кількість ліній.

Похибку r для РІЛ визначали за формулою (Нецветаев и др., 1982):

$$SE = (1 + 2r) \sqrt{\frac{r}{2N}}.$$

Відстань між локусами у сМ (d) визначали за допомогою картувальної функції Kosambi, як описано в (Singh and Shepherd, 1998):

$$d = 25 \ln \frac{100 + 2r}{100 - 2r}.$$

Частоти алелів досліджених локусів у групах сортів пшениці, тритикале визначали з врахуванням гетерогенності сортів (частоту кожного з двох алелів за локусом у гетерогенного сорту приймали за 0,5). Для аналізу відмінностей за частотами алелів між двома вибірками використовували критерій χ^2 або точний критерій Фішера, коли хоча б один з класів мав очікувану чисельність менше 5 (<http://vassarstats.net/tab2x2.html>).

Асоціації між алелями оцінювали за допомогою коефіцієнта ϕ (Clark-Carter, 1997), для цього дані про генотипи записували з використанням бінарної системи 0, 1.

Очікувану гетерозиготність (генну різноманітність) за локусом розраховували за формулою $H = 1 - \sum p_i^2$ (Nei, 1973). Ефективну кількість алелів за локусом визначали за формулою $n_e = \frac{1}{\sum p_i^2}$, де p_i – частота певного алеля за локусом (Hartl and Clark, 1997).

Аналіз молекулярної дисперсії (AMOVA) на основі матриці кодомінантних алельних відстаней та визначення показників генетичної диференціації між

популяціями проводили за допомогою програми GenAlEx 6.5 (Peakall and Smouse, 2006, 2012).

Популяційну структуру сортів пшениці м'якої озимої та *Ae. biuncialis* досліджували за допомогою програми STRUCTURE, в якій використовується Баєсовий алгоритм (Pritchard et al., 2000). Для аналізу сортів пшениці м'якої озимої використовували дані про генотипи за сімома локусами запасних білків, записані з використанням бінарної системи 0, 1 через гетерогенність значної частини сортів, з врахуванням сумарної кількості алелів 46 (як 46 локусів). Для аналізу *Ae. biuncialis* використовували дані про алелі за чотирма локусами за генотипом материнської гаметети (дві дози гена у гетерозиготній зернівці). Для визначення оптимального числа підгруп K проводили по 20 незалежних аналізів для кожного K (від 1 до 10) з періодом напрацювання 10 000 і 100 000 MCMC (Markov Chain Monte Carlo) повторень з моделлю без домішок (no admixture) для сортів пшениці або admixture (з домішками) для *Ae. biuncialis* з незалежними частотами алелів. Оптимальну кількість кластерів визначали за алгоритмом Evanno et al. (2005) за максимальною величиною ΔK з використанням вебсайту і програми STRUCTURE HARVESTER (Earl and vonHoldt, 2012). Аналіз розподілу сортів та популяцій *Ae. biuncialis* методом головних координат проводили з використанням програми GenAlEx 6.5 (Peakall and Smouse, 2006, 2012).

Дендрограми будували методом об'єднання найближчих сусідів (NJ) або UPGMA (Unweighted Pair-Group Method Using Arithmetic Averages) за допомогою програми MEGA (Kumar, 2018). Для аналізу груп сортів пшениці м'якої, на основі частот алелів досліджуваних локусів в групах сортів пшениці визначали попарні евклідові відстані між цими групами. Для небагаточисленних вибірок мономорфних сортів і ліній для побудови дендрограми визначали генетичні відстані між окремими зразками за допомогою програми GenAlEx 6.5 як для гаплоїдних відстаней (сума балів при порівнянні двох зразків: бал 0, якщо два зразки мають однакові алелі за локусом, та бал 1, якщо генотипи мають різні алелі). Для побудови дендрограм розподілу популяцій *Ae. biuncialis* використовували попарні значення показника диференціації Джоста *Dest* (оцінка алельної

диференціації), розраховані за допомогою програми GenAlEx 6.5 (Peakall and Smouse, 2006, 2012):

$$D_{est} = \left(\frac{k}{k-1} \right) \left(\frac{H_T - H_S}{1 - H_S} \right),$$

де H_T – загальна очікувана гетерозиготність сумарної популяції, H_S – середня внутрішньопопуляційна гетерозиготність, k – кількість популяцій, в GenAlEx 6.5 використовуються H_T та H_S з поправками.

Аналіз кореляції географічних відстаней, розрахованих на основі географічних координат, з генетичною диференціацією за показником Джоста (Mantel-тест) проводили за допомогою програми GenAlEx 6.5 з 999 пермутаціями (Peakall and Smouse, 2006, 2012).

Достовірність різниці за кількісними ознаками оцінювали за t-критерієм. Для визначення впливу року вирощування на величину SDS-седиментації використовували дисперсійний аналіз. Результати кожного дослідів з аналізу показників якості мутантів за гліадиновим локусом аналізували за допомогою однофакторного дисперсійного аналізу. Для визначення істотності відмінностей ознак визначали найменшу істотну різницю (NIP). Також дані для деяких ознак аналізували за допомогою T-критерія Вілкоксона, оцінюючи різниці між значеннями ознаки у мутанта і відповідної немутантної лінії, вирощених у сусідніх рядах (п'ять порівнянь в межах дослідів з двома лініями і трьома повтореннями).

Кореляцію між середніми кліматичними показниками періоду і присутністю певного алеля (у випадку поділу на 3 періоди) або частотою алеля (у випадку 5 періодів) рахували окремо для груп сортів МП і СГІ за допомогою коефіцієнта рангової кореляції Спірмена ρ (Clark-Carter, 1997).

Для визначення характеру взаємодії та величини ефектів взаємодії виконували розрахунки за допомогою моделей з двохлокусною або трьохлокусною взаємодією. Параметри позначали, як описано Мазером і Джинксом (m – середнє значення, d – адитивні ефекти, h – домінантні ефекти, i, j, l – ефекти взаємодії) (Мазер и Джинкс., 1985). Значення параметрів розраховували на основі середніх значень ознак в класах рослин F_2 , згрупованих за генотипом за локусами запасних білків та

стандартних похибок методом зважених найменших квадратів. Модель з двохлокусною взаємодією у рослин F₂ наведено на прикладі локусів *Gli-D1* (a) і *Glu-B1* (b):

<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>m</i>	<i>d_a</i>	<i>d_b</i>	<i>h_a</i>	<i>h_b</i>	<i>i_{ab}</i>	<i>j_{ab}</i>	<i>j_{ba}</i>	<i>l_{ab}</i>
<i>g.g</i>	<i>u.u</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>g.g</i>	<i>u.c</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>g.g</i>	<i>c.c</i>	1	1	-1	0	0	-1	0	0	0
<i>g.cl</i>	<i>u.u</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>g.cl</i>	<i>u.c</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>g.cl</i>	<i>c.c</i>	1	0	-1	1	0	0	0	-1	0
<i>cl.cl</i>	<i>u.u</i>	1	-1	1	0	0	-1	0	0	0
<i>cl.cl</i>	<i>u.c</i>	1	-1	0	0	1	0	-1	0	0
<i>cl.cl</i>	<i>c.c</i>	1	-1	-1	0	0	1	0	0	0

2.12 Кліматичні дані

Аналізували дані показників по державних метеостанціях, найближчих до селекційної установи (Черкаси для МПП та Одеса для СГП): місячна і річна температура повітря і сума опадів. Дані були люб`язно надано проф. В.М. Чайкою. На основі цих даних визначали середню місячну і річну температуру повітря та суму опадів у різні періоди селекції (додаток И). З врахуванням тривалості періоду від добору селекційної лінії до створення (реєстрації) сорту не менше 5 років, для сортів пшениці м`якої озимої МПП і СГП першого періоду, створених до 1996 р., аналізували наявні кліматичні дані з 1961 по 1991 р. включно, для другої групи (сорти, створені в 1996–2010 р) – дані за 1992–2005 р., для третьої групи сортів (створених після 2010 р.) – дані за 2006–2015 р. Визначали середнє значення показника і стандартну похибку. Достовірність відмінностей між показниками за різні періоди визначали за допомогою t-критерію. Також визначали середні значення температури в Одесі для періодів 1960–1990, 1991–1997, 1998–2005, 2006–2009 та 2010–2015.

Розроблену методику електрофорезу гліадинів у кислому середовищі, запропоновані показники перехресного запилення та методику ранжування зразків *Ae. biuncialis* за часом цвітіння описано в таких публікаціях:

- Козуб, Н.А. и Созинов, И.А., 2000. Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 34(2), с.69-76.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.55-62.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2008. Dependence of out-crossing indices on genotypic features in common wheat. *Cytology and Genetics*, 42(3), pp.210-215.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2017. Оцінка зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за часом цвітіння. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, с.134-138.

РОЗДІЛ 3

ІДЕНТИФІКАЦІЯ НОВИХ АЛЕЛІВ ЗАПАСНИХ БІЛКІВ ТА ЗБІЛЬШЕННЯ ЇХ РІЗНОМАНІТНОСТІ У ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ (РЕКОМБІНАЦІЯ, МУТАЦІЇ, ІНТРОГРЕСІЯ)

Особливістю локусів запасних білків пшениці є кластерна організація, тому алелі гліадинових локусів кодують до 8 компонентів, що успадковуються як єдиний блок (Созинов, 1985; Metakovsky et al., 2018a). По суті гліадиновий алель не відповідає класичному визначенню алеля як варіанта гена, а є сукупністю варіантів кластера генів. Основними шляхами збільшення різноманітності алелів локусів запасних білків в генофонді пшениці м'якої є внутрішньолокусна рекомбінація, мутації та інтрогресія від споріднених видів (див. підрозділи 2.4, 2.5). У даному розділі наведено результати ідентифікації нових алелів локусів запасних білків, виявлених при аналізі колекцій сортів і ліній пшениці м'якої, отримання матеріалу з алелями рекомбінантного і мутантного походження, оцінки частоти внутрішньолокусної рекомбінації, частоти одержання мутацій за гліадиновими локусами при гамма-опроміненні, ідентифікація та одержання нових алелів інтрогресивного походження. При описі гліадинових спектрів, якщо не зазначено спеціально, мається на увазі гліадинові спектри, одержані в результаті електрофорезу в ПААГ в кислому середовищі за розробленою нами методикою (Козуб и Созинов, 2000; Kozub et al., 2009) (підрозділ 2.3).

3.1 Ідентифікація нових алелів гліадинових локусів при аналізі колекцій сортів пшениці м'якої

При аналізі гліадинових спектрів сортів і ліній пшениці м'якої ідентифіковано нові алелі локусів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-A3*, раніше не описані в літературі.

У сортів пшениці м'якої Гном, Намисто, Престижна, LG LES 3114, Кайдашиха, Рання 93, Недра ідентифіковано алель, позначений *Gli-B1fg**. Електрофоретичний спектр блоку гліадинів, кодований цим алелем, нагадує спектр, кодований *Gli-B1f*, крім одного компоненту: він містить низькорухливий ω-

гліадин та γ -гліадин як у блоку, кодованого алелем *Gli-B1f*, та високорухливий ω -гліадин як у продукту експресії алеля *Gli-B1b* при електрофорезі у кислому середовищі (рис. 3.1). Очевидно, цей алель має рекомбінантне походження – є продуктом внутрішньолокусної рекомбінації алелів *Gli-B1f* та *Gli-B1b*.

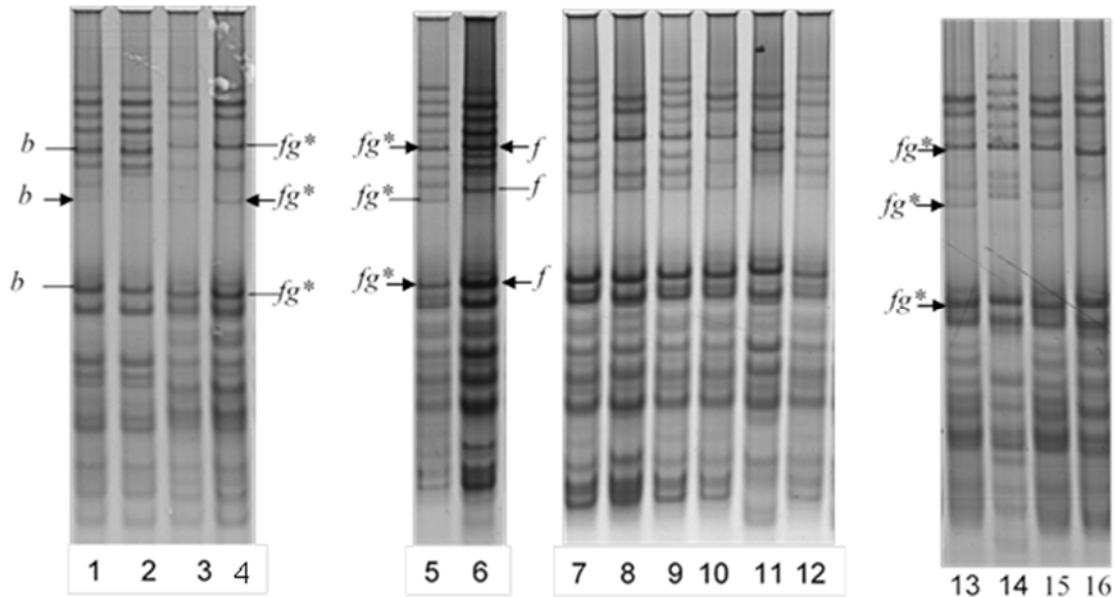


Рис. 3.1 Електрофореграма гліадинів сортів пшениці м'якої: 1, 2 – Миролюбна (з *Gli-B1b*); 3, 4 – Престижна (*Gli-B1fg**); 5, 7, 9 – Кайдашиха (*Gli-B1fg**); 6 – Намисто (*Gli-B1f*); 8 – Гном (*Gli-B1fg**); 10 – Недра (*Gli-B1fg**); 11 – Миронівська сторічна (біотип з *Gli-B1x*); 12 – Рання 93 (*Gli-B1fg**); 13, 15 – LG Les3114 (*Gli-B1fg**); 14 – Служниця (*Gli-B1e*); 16 – Безоста 1 (*Gli-B1b*). Буквами позначено гліадини, кодовані відповідними алелями локусу *Gli-B1*.

У біотипу сорту пшениці м'якої озимої Одеська 267 ідентифіковано алель, позначений *Gli-B1b1**. Блок компонентів, кодований цим алелем відрізняється від блоку, кодованого алелем *Gli-B1b*, більшою рухливістю нижнього ω -гліадину (рис. 3.2). Цей алель *b1**, ймовірно, має мутантне походження і походить від звичного алеля *Gli-B1b*. Оскільки у сорту Одеська 267 цей алель зустрічався у одного з двох біотипів за *Gli-B1*, а другий біотип за цим локусом мав *Gli-B1b*, ця мутація могла відбутись саме в цього сорту.

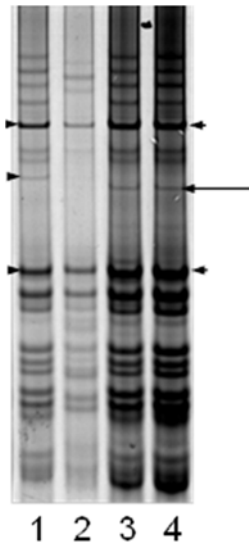


Рис. 3.2 Електрофореграма гліадинів сортів пшениці м'якої: 1 – біотип сорту Одеська 267 з алелем *Gli-B1b*, 2 – Безоста 1 з *Gli-B1b*, 3, 4 - біотип сорту Одеська 267 з алелем *Gli-B1b**. Короткими стрілками відмічено гліадини, кодовані *Gli-B1b*, довгою стрілкою – компонент зі зміненою рухливістю, кодований *Gli-B1b**

При аналізі сорту пшениці м'якої озимої Славен (СГІ) було виявлено біоти́пи з алелем *Gli-D1g* і з нуль-алелем за цим локусом (відсутність синтезу компонентів, кодованих цим локусом) (рис. 3.3). Маркерним доборо́м виділено і розмножено біотип з нуль-алелем за *Gli-D1*.

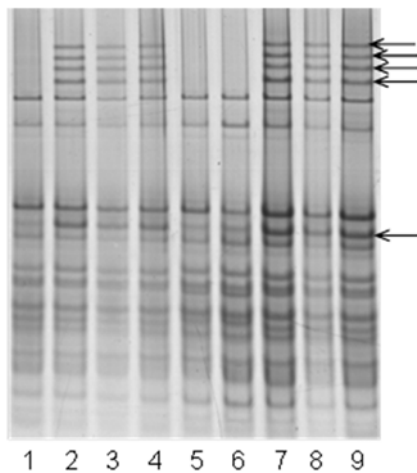


Рис. 3.3 Електрофореграма гліадинів сорту пшениці м'якої озимої Славен: 1, 5, 6 – біотип з нуль-алелем за *Gli-D1*; 2–4, 7–9 – біотип з *Gli-D1g*.

У сортів пшениці м'якої Естет та Господиня миронівська ідентифіковано новий алель локусу *Gli-A1*, позначений алель *ag*. Компоненти гліадин, кодовані цим алелем, показано на рис. 3.4. Цей алель є комбінацією алелів *Gli-A1x* (позначення за (Kozub et al., 2009), контролює блок GLD1A9 за Собко та Поперелею (1986)) та *Gli-A6b* (як у сорту Миронівська 808 (Metakovsky et al., 2018)). Цей алель міг виникнути в результаті рекомбінації між алелями локусів *Gli-A1* і *Gli-A6* (наприклад – між алелями *Gli-A1x* та *Gli-A1f*).

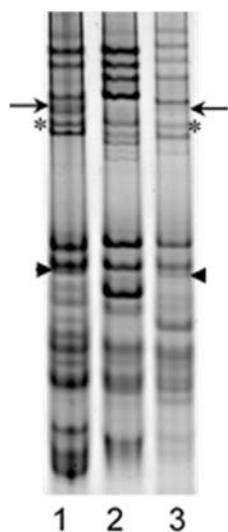


Рис. 3.4 Електрофоретичні спектри гліадину зразків пшениці: 1) сорт *T. aestivum* Естет з *Gli-A1ag*; 2) *T. spelta* NSS 1/01 UA0300246; 3) сорт *T. aestivum* Миронівська 808 з *Gli-A1f*. Довгими стрілками позначено омега гліадин, кодований алелем *Gli-A6b* (*– ймовірно, теж продукт цього алеля). Короткими стрілками – гамма-гліадин, кодований *Gli-A1*

Новий для сортів *T. aestivum* алель локусу *Gli-B1* ідентифіковано у озимого сорту Миронівська 62 і біотипу озимого сорту Миронівська сторічна (селекції МП). Цей алель у нашій роботі (Kozub et al., 2009) було позначено *Gli-B1x*, він відрізняється від алеля, позначеного Метаківським як ‘x’ у пізнішій публікації (Metakovsky et al., 2018), де такою буквою позначено алель, що кодує інший блок гліадинів. Алель *Gli-B1x* як у сорту Миронівська сторічна кодує два омега-гліадини, рухливість верхнього з яких нижча від рухливості омега-гліадинів, кодованих раніше описаними алелями локусу *Gli-B1* (рис. 3.5). Гамма-гліадин, кодований алелем *Gli-B1x* має меншу рухливість, ніж відповідний компонент, кодований *Gli-B1b* як у сорту-стандарту алеля Безоста 1, (приблизно на рівні рухливості гамма-гліадину алеля *Gli-B1n*).

Для ідентифікації алелів (кодованих ними блоків гліадинових компонентів) у сорту Миронівська сторічна використовували гібридологічний аналіз. Проводили схрещування різних біотипів сорту Миронівська сторічна з сортом Безоста 1. Один з двох біотипів сорту Миронівська сторічна має алель *Gli-B1x*, інший має алель *Gli-B1l* (пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS) (рис. 3.5). Електрофореграми гліадинів у частини зернівок F₂ від схрещування біотипу сорту Миронівська сторічна з алелем *Gli-B1x* і сорту Безоста 1 наведено на рис. 3.6.

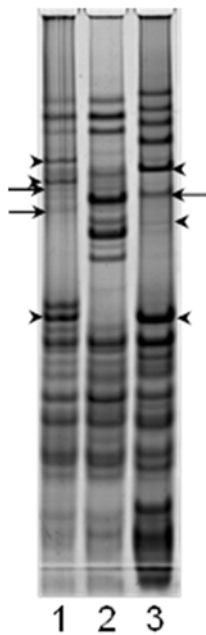


Рис. 3.5 Електрофоретичні спектри гліадину: 1 – біотип сорту Миронівська сторічна з *Gli-B1x*, 2 – біотип сорту Миронівська сторічна з *Gli-B1l*; 3 – лінія D4 на основі сорту Безоста 1 з *Gli-B1b*. Короткими стрілками позначено компоненти, кодовані *Gli-B1*, довгими – *Gli-A3*

Розщеплення за компонентами, кодованими алелем *Gli-B1x* сорту Миронівська сторічна, і компонентами, кодованими алелем *Gli-B1b* від сорту Безоста 1 – 43 гомозиготи з *Gli-B1b* : 99 гетерозигот : 36 гомозигот з *Gli-B1x*, відповідало розщепленню 1:2:1 ($\chi^2 = 2,8$).

У сорту Миронівська сторічна ідентифіковано ще один новий алель – алель мінорного локусу *Gli-A3*, який нами було позначено *Gli-A3e*. Цей алель кодує два омега-гліадини, які на електрофоретичному спектрі сорту Миронівська сторічна знаходяться під омега-гліадинами, кодованими алелем *Gli-B1x* (рис. 3.5-3.7, відмічено двома стрілками у деяких гомозигот за цим алелем). Аналіз розщеплення за компонентом, кодованим алелем *Gli-A3b* від сорту Безоста 1, і двома вказаними омега-гліадинами від сорту Миронівська сторічна – 45 гомозигот з *Gli-A3b* : 99 гетерозигот : 34 гомозиготи з *Gli-A3e*, показав що вони є алельними ($\chi^2 = 3,6$ для 1:2:1). Досі відомо було лише чотири алелі цього локусу, три з яких (*a-c*) кодують по одному омега-гліадину, а алель *d* є нуль-алелем (McIntosh et al., 2013). Нами вперше ідентифіковано алель локусу *Gli-A3*, що кодує два омега-гліадини.

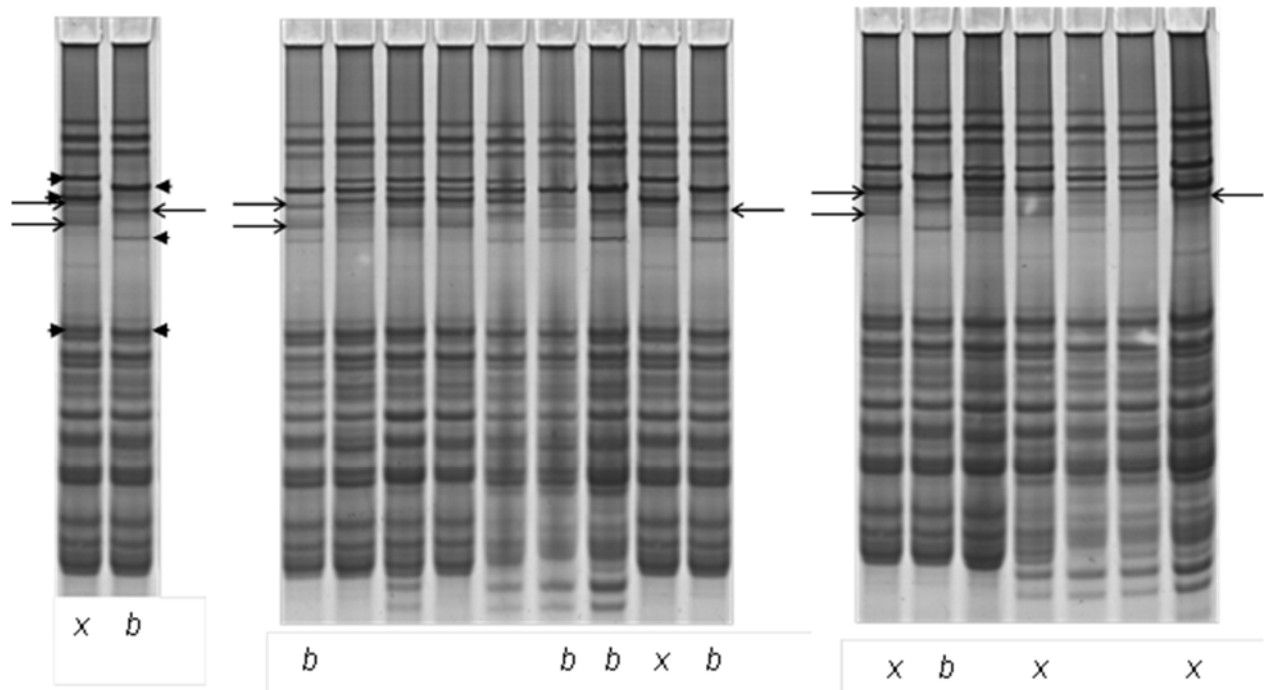


Рис. 3.6 Електрофореграма гліадинів зернівок F_2 від схрещування біотипу сорту Миронівська сторічна з алелем *Gli-B1x* і сорту Безоста 1: *b* – гомозигота за алелем *Gli-B1b*, *x* – гомозигота за *Gli-B1x*, решта – гетерозиготи. Короткими стрілками позначено компоненти, кодовані генами локусу *Gli-B1*, двома довгими стрілками позначено компоненти, кодовані алелем *Gli-A3e* від сорту Миронівська сторічна, однією - компонент, кодований алелем *Gli-A3b* від сорту Безоста 1.

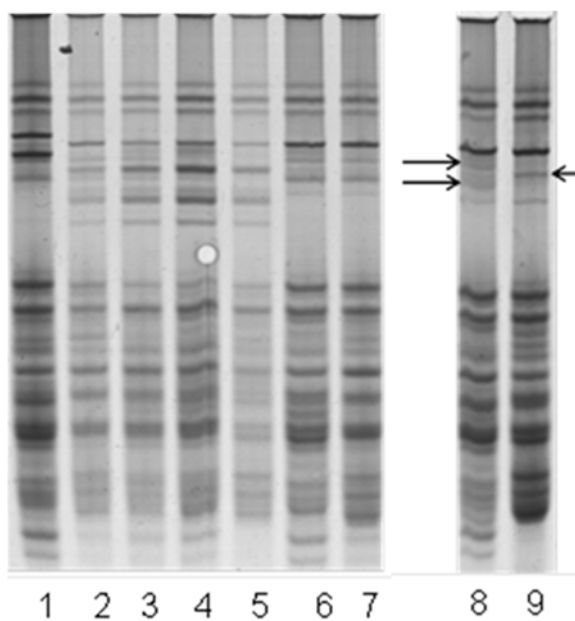


Рис. 3.7 Електрофореграма гліадинів зернівок F_2 (2–9) від схрещування біотипу сорту Миронівська сторічна з алелем *Gli-B1l* і сорту Безоста 1: 1 – біотип сорту Миронівська сторічна з *Gli-B1x*, Двома довгими стрілками позначено компоненти, кодовані алелем *Gli-A3e* від сорту Миронівська сторічна (8), однією – компонент, кодований *Gli-A3b* від сорту Безоста 1 (9). 8, 9 – зернівки F_2 з *Gli-B1b*.

Спектр компонентів біотипу сорту Миронівська сторічна з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS (відсутність плеча 1BS) та аналіз спектрів у зернівок F₂ у його гібрида з сортом Безоста 1 також підтверджує контроль даних двох омега-компонентів гліадиновим локусом хромосоми 1A (рис. 3.7).

Омега-гліадини з рухливістю як у гліадинів, кодованих *Gli-A3e*, часто зустрічаються у ярих сортів пшениці м'якої (наприклад, Кайдашиха, Недра, Рання 93, Краса Полісся, Елегія миронівська, Ясна, Сперанца). Отже, цей алель є поширеним серед ярих сортів пшениці м'якої.

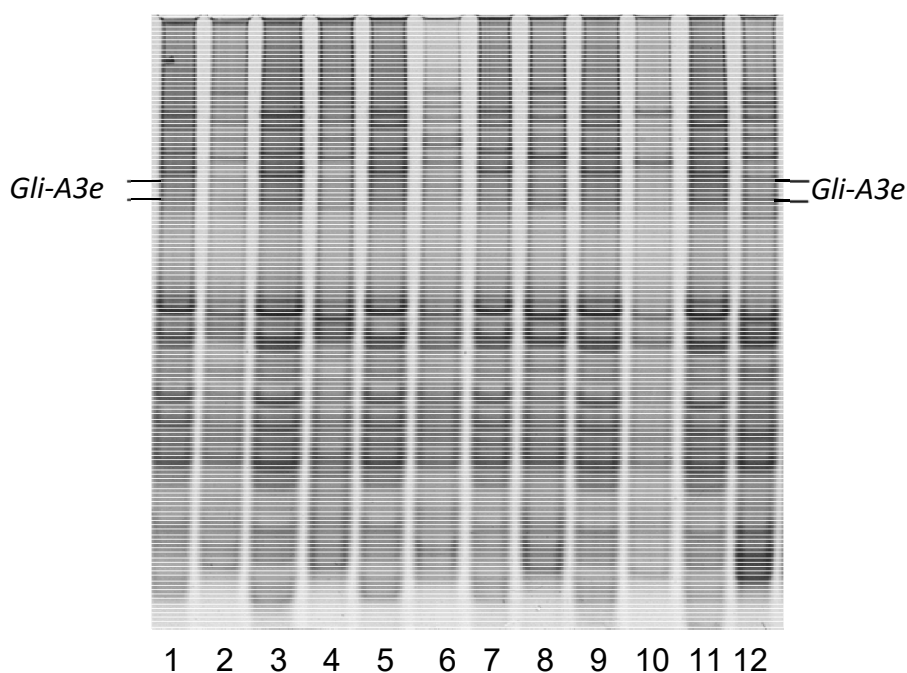


Рис. 3.8 Електрофореграма гліадинів сортів пшениці м'якої з алелем *Gli-A3e*: 1, 3, 5, 7, 9, 11 – Миронівська сторічна (біотип з *Gli-B1x*); 2 – Рання 93; 4 – Краса Полісся; 6 – Елегія миронівська; 8 – Ясна; 10 – Сперанца; 12 – Кайдашиха.

Подібного алеля, що кодує блок компонентів як у біотипу сорту Миронівська сторічна з *Gli-B1x*, не міститься в каталозі 1060 сортів пшениці м'якої (Metakovsky et al. 2018). Однак, ми виявили компоненти з аналогічною рухливістю як у блоку, кодованого алелем *Gli-B1x* сорту Миронівська сторічна, при аналізі зразків полбидвозернянки *T. dicoccum* з колекції НЦГРРУ у 19 ярих зразків (рис. 3.9, див підрозділ 5.7). Серед зразків *T. dicoccum* також зустрічались зразки з алелем *Gli-A3e*.

Можна припустити, що в родоводі сорту Миронівська сторічна були ярі сорти, а також могла бути пшениця полба-двозернянка *T. dicoccum*. Прикладом залучення тетраплоїдних пшениць у схрещування з пшеницею м'якою є перенесення расонеспецифічного гена стійкості до збудника стеблової іржі *Sr2* в сорти пшениці м'якої від сорту *T. dicoccum* Yaroslav (McIntosh et al., 1995)

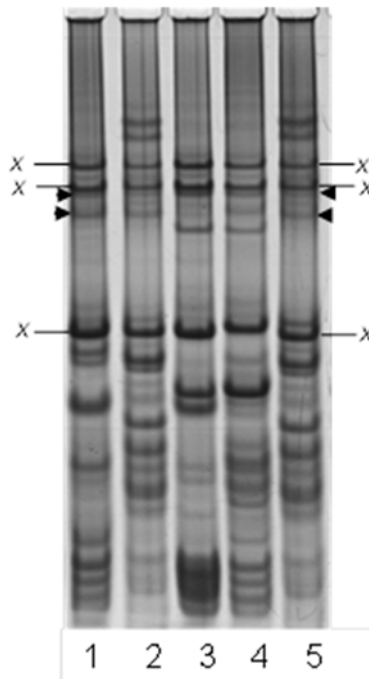


Рис. 3.9 Електрофореграма гліадинів сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна (2, 5) з алелем *Gli-B1x* та зразків *T. dicoccum* з алелем *Gli-B1x*: 1 – UA0300192-1 var. *volgense* (Югославія); 3 – UA0300199 var. *pseudogunbadi* (Іран); 4 – UA0300056 var. *arras* (Індія) з подібними омега-гліадинами як у блоку, кодованого *Gli-B1x*, але з іншою рухливістю гамма-гліадина. Короткими стрілками позначено гліадини, кодовані алелем *Gli-A3e*.

3.2 Оцінка частоти рекомбінації в локусі *Gli-D1* у *T. aestivum*

У результаті аналізу гібридного матеріалу пшениці м'якої нами виявлено алелі локусу *Gli-D1*, що є результатом рекомбінації у гібридів F₁. Випадки внутрішньолокусної рекомбінації описувались і раніше. В роботах Метаковського (Метаковский и др., 1986; Метаковский, 1990) виявлено рекомбінацію в локусі *Gli-D1* з частотою до 1%. В іншому дослідженні описано рекомбінацію між деякими генами, що входять до складу алелів *Gli-D1c* і *Gli-D1i*, з частотою біля 2% (Metakovsky et al., 1997). В нашому дослідженні вперше визначено точну частоту рекомбінації в локусі *Gli-D1* між деякими компонентами алелів *Gli-D1j* і *Gli-D1b* та розмножено матеріал з рекомбінантним алелем.

Для оцінки частоти рекомбінації використано гібридний матеріал від двох схрещувань: зерна з рослин F₂ від схрещування сорту пшениці м'якої озимої Юннат

і лінії Б-16 (380 рослин) і зерна F₂ від реципрокного схрещування майже ізогенних ліній пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3 (4094 зерен).

У локусі *Gli-D1* сорт Юннат одеський і лінія В3 несуть алель "b", а Б-16 і лінія D4 – "j". При аналізі обох гібридних комбінацій виявлено зернівки з рекомбінантним генотипом за локусом *Gli-D1*, в гліадиновому спектрі були всі три ω-компоненти, кодовані алелем "b" (*b₁₋₃*), і нижній ω-компонент, контрольований алелем "j" (*j₅*) (рис. 3.10). Для зручності обговорення, такий спектр було позначено "b^R". Два нижні ω-гліадини, кодовані алелем "j" (див. каталог Metakovsky (1991)) мають близьку рухливість при використанні електрофорезу в кислих умовах. Тому не було можливим надійно ідентифікувати другий клас рекомбінантів (*j^R*) – блок "j" з відсутністю нижнього компонента в гомозиготному чи гетерозиготному стані. Нижче і на рис. 3.10 відповідні блоки гліадинів будуть називатись позначеннями алелів, що їх кодують.

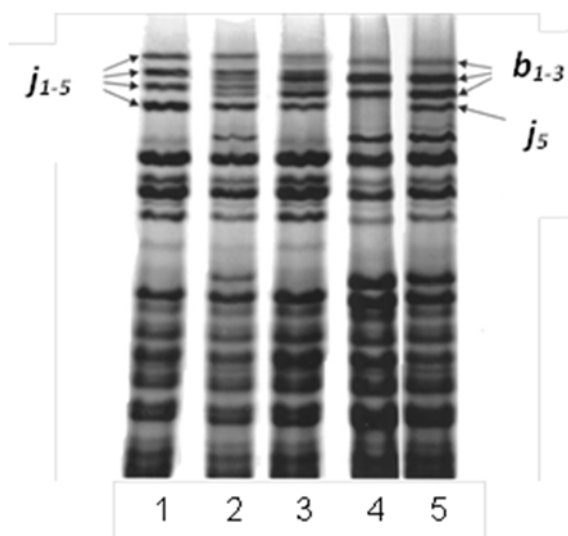


Рис. 3.10. Електрофоретичні спектри гліадинів зернівок F₂ від схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3: 1 – генотип "j.j" за локусом *Gli-D1*; 2, 3 – генотипи "j.b", що відрізняються за дозою гена; 4 – "b.b"; 5 – рекомбінантний спектр "b^R". Стрілками позначено омега-компоненти, кодовані алелями *Gli-D1j* і *Gli-D1b*.

Генотип рослин F₂ від схрещування Юннат одеський × Б-16 визначали аналізом гліадинів окремих зернівок F₃. У рослин F₂ можна виділити шість класів за локусом *Gli-D1*: 1) клас "j.j", який включав генотипи з чотирма верхніми ω-гліадинами блоку "j" (*j₁₋₄*) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю-відсутністю нижнього ω-компонента блоку "j" (*j₅*); 2) клас "j.b", що несе блок "j"

або цей алель без гена нижнього омега-компонента j_5 і алель “ b ”; 3) клас “ $b.b$ ”, гомозиготний за алелем “ b ”; 4) клас “ $b^R.b^R$ ”, що включає генотипи, гомозиготні за омега-компонентами блоку “ b ” (b_{1-3}), і гомозиготні за присутністю нижнього омега-компонента j_5 від блоку “ j ”; 5) клас “ $b.b^R$ ”, що включає генотипи, гомозиготні за ω -компонентами алеля “ b ” (b_{1-3}) і гетерозиготні за присутністю нижнього ω -компонента j_5 від блоку “ j ”; 6) клас “ $j.b^R$ ”, що має блок “ j ” або цей блок без нижнього ω -компонента j_5 і блок “ b^R ” ($b_{1-3} + j_5$). Очікувані частоти даних класів (табл. 3.1) було використано для одержання формул для розрахунку частоти рекомбінації (r) і її похибки (S_r) (додаток Ж).

Таблиця 3.1

Очікувані частоти и фактичні чисельності класів рослин F_2 у випадку ідентифікації одного класу рекомбінантів за гліадиновими компонентами серед зерен з цих рослин (на прикладі рекомбінації в локусі *Gli-D1* з алелями “ b ” і “ j ” в комбінації схрещування Юннат одеський \times Б-16)

Клас рослин	Очікувана частота	Фактична чисельність (для формули)	Фактична чисельність у даній роботі
$j.j$	$1/4$	a	81
$j.b$	$(1-r)/2$	b	210
$b.b$	$(1-r)^2/4$	m	86
$b^R.b^R$	$r^2/4$	q	0
$b.b^R$	$r(1-r)/2$	o	2
$j.b^R$	$r/2$	t	1
Сума	1	n	380

Виходячи з табл. 3.1 виведено наступну формулу для підрахунку частоти рекомбінації за чисельностями рослин F_2 з різними генотипами у випадку можливості ідентифікації лише одного класу рекомбінантів за гліадиновими компонентами серед зерен з цих рослин:

$$r = \frac{2q+o+t}{2q+2o+2m+t+b} \quad (3.1).$$

Для визначення похибки частоти рекомбінації одержано формулу:

$$S_r = \sqrt{\frac{r(1-r)}{n}} n \quad (3.2).$$

Частота рекомбінації, розрахована за формулою (3.1) для схрещування Юннат одеський \times Б-16, становить $0,0078 \pm 0,0045$, відстань між генами – $0,78 \pm 0,45$ сМ.

При аналізі зерен F_2 від схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3 на електрофореграмах можна чітко відрізнити наступні класи за гліадинами, кодованими локусом *Gli-D1*: 1) клас “*j.j*”, що включає генотипи, які мають верхні чотири ω -компоненти блоку “*j*” (j_{1-4}) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю-відсутністю нижнього ω -компонента j_5 блоку “*j*”; 2) клас “*j.b*”, що включає всі генотипи з чотирма верхніми ω -компонентами блоку “*j*” (j_{1-4}), незалежно від присутності його нижнього ω -компонента j_5 , і ω -компоненти блоку “*b*” (b_{1-3}); 3) клас “*b.b*”, гомозиготний за алелем “*b*”; 4) клас “*b^R*”, що включає генотипи, гомозиготні за ω -компонентами блоку “*b*” (b_{1-3}) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю нижнього ω -компоненту j_5 від “*j*” (рис. 3.10). Очікувані частоти даних класів, використані для одержання формул для розрахунку частоти рекомбінації (r) і її похибки (S_r), наведені в табл. 3.2.

Виходячи з позначень табл. 3.2 виведено наступну формулу для розрахунку частоти рекомбінації на основі чисельності зерен F_2 у випадку ідентифікації одного класу рекомбінантів серед зерен F_2 :

$$r = \sqrt{\frac{m}{t+m}} \quad (3.3).$$

Для визначення похибки частоти рекомбінації одержана формула

$$S_r = \sqrt{\frac{r(2-r)}{n}} \quad (3.4).$$

Частота рекомбінації, розрахована за формулою (3.3), для в комбінації схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3 (табл. 3.2), становить $0,0065 \pm 0,0018$.

Таблиця 3.2

Очікувані частоти і чисельність класів за електрофоретичними спектрами гліадинів у випадку ідентифікації одного класу рекомбінантів серед зерен F_2 (на прикладі рекомбінації в локусі *Gli-D1* з алелями “*b*” і “*j*” в комбінації схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м`якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3)

Клас рослин	Очікувана частота	Фактична чисельність (для формули)	Фактична чисельність в даній роботі
<i>j.j</i>	1/4	<i>a</i>	997
<i>j.b</i>	1/2	<i>b</i>	2092
<i>b.b</i>	$(1 - r)^2/4$	<i>m</i>	992
<i>b^R</i>	$r(2 - r)/4$	<i>t</i>	13
Сума	1	<i>n</i>	4094

Одержані частоти рекомбінації в локусі *Gli-D1* в обох комбінаціях схрещування істотно не відрізняються ($t = 0,27$).

Серед різноманітності сортів пшениці м`якої ідентифіковано 19 алелів локусу *Gli-D1* (Metakovsky et al., 2018a) з врахуванням алеля *Gli-D1x* (блок GLD 1D10 за каталогом Собко і Поперелі (1986)). Вважається, що деякі алелі виникли у результаті внутрішньолокусної рекомбінації (Metakovsky, 1991; Metakovsky et al., 2018a). Компонент з рухливістю нижнього ω -компонента алеля *Gli-D1j* також присутній в електрофоретичних спектрах алелів *Gli-D1l* і *Gli-D1i* (Metakovsky et al., 2018a). Рекомбінантний алель “*b^R*”, описаний у даній роботі, кодує спектр, аналогічний спектру, кодованому алелем *Gli-D1l*. Спектр блоку “*j*” без нижнього ω -компонента має бути аналогічним спектру, кодованому алелем *Gli-D1g*.

Одержана відстань $0,65 \pm 0,18$ сМ є відстанню між геном, що кодує нижній ω -гліадин *j₅* блоку “*j*” і генами, що кодують решту ω -гліадинів (*j₁₋₄*) цього алеля локусу *Gli-D1*. Отже, всередині складного локусу *Gli-D1* гени, що кодують всі три ω -гліадинові компоненти блоку “*b*” (*b₁₋₃*), алельні генам, що кодують чотири верхні

компоненти ω -гліадинів блоку “j” (j_{1-4}). Компонента, зчепленого з блоком “b” і алельного нижньому ω -гліадину j_5 від “j”, нами не виявлено.

Аналогічний рекомбінант одержано в комбінації схрещування Б16 × Одеська червоноколоса між алелями *Gli-D1j* і *Gli-D1f*. У гліадиновому спектрі цього рекомбінанта присутні обидва омега-гліадини, кодовані алелем *Gli-D1f* ($f_{1,2}$), а також нижній омега-гліадин від блоку “j” (j_5) (рис. 3.11). Блок гліадинів, кодованих локусом *Gli-D1*, цього рекомбінанта аналогічний відомому блоку *Gli-D1i* в каталозі Метаковського (Metakovsky, 1991), який, очевидно також має рекомбінантне походження.

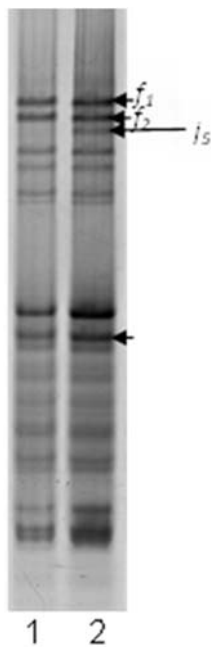


Рис. 3.11 Електрофореграма гліадинів пшениці м'якої: 1 – Одеська червоноколоса з алелем *Gli-D1f*; 2 – лінія з рекомбінантним алелем локусу *Gli-D1*. Короткими стрілками відмічено компоненти, кодовані алелем *Gli-D1f*, довгою стрілкою – компонент від блоку, кодованого алелем *Gli-D1j*

3.3 Рекомбінантні алелі локусу *Gli-D1* з участю генів *T. aestivum* і *Ae. cylindrica*

Геном D м'якої пшениці походить від геному D *Ae. tauschii* (Dvorak et al., 2012). До видів з геномом D також відноситься тетраплоїд *Ae. cylindrica* Host (DDCC). У *Ae. cylindrica* геном С походить від *Ae. caudata* L., а геном D — від *Ae. tauschii* (Kimber and Feldman, 1987). В Україні цей вид поширений в Причорномор'ї, Криму, заносні популяції зустрічаються в Лісостеповій зоні (Цвелев, 1987; Богуславский и Голик, 2004).

В СГІ (м. Одеса) д.б.н. О.І. Рибалка проводив гібридизацію пшениці м'якої з місцевими зразками *Ae. cylindrica* і отримав низку ліній пшениці з інтрогресованим матеріалом від цього виду. Серед цих ліній, була лінія О 3-2, створена на основі сорту Одеська напівкарликова. Ця лінія несе транслокацію, замаркеровану специфічним алелем локусу *Gli-D1* *Ae. cylindrica*. Присутність цієї транслокації у інтрогресивних ліній пов'язується з низкою цінних ознак: високими реологічними властивостями тіста і показником седиментації борошна, високою кормовою цінністю, та у більшості випадків, високою морозостійкістю (Рибалка та інш., 1997; Рибалка, 2008, 2011).

При аналізі генотипів рослин F_2 від схрещування сорту Альбатрос Одеський з лінією О 3-2 нами виявлено рекомбінацію між компонентами алеля локусу *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* та алеля відповідного локусу *Gli-D1* м'якої пшениці. Досліджували 505 рослин F_2 від схрещування сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос одеський з лінією О 3-2. Маркером інтрогресії від *Ae. cylindrica* у лінії О 3-2, є блок компонентів проламінів, контрольованих хромосоною 1D (Рибалка та інш., 1997). Цей алель ми умовно позначили "cl". Сорт Альбатрос одеський є гетерогенний за локусом *Gli-D1*: є біотиipi з алелями *j* і *g*, які кодують гліадинові блоки, що відрізняються за присутністю одного омега-гліадина, описаного вище в підрозділі 3.2.

Відомо, що геном D *Ae. cylindrica* високогомологічний геному D *Ae. tauschii* (Kimber and Feldman, 1987), а, отже, і геному D м'якої пшениці. Непрямою перевіркою того, що відбулася інтрогресія матеріалу D геному, а не С геному, може бути аналіз розщеплення за маркерним локусом *Gli-1D* та аналіз зчеплення локусу *Gli-D1* з локусом *Glu-D1*. Присутність чужинного матеріалу може призводити до порушення менделівського розщеплення за маркерними локусами та до зниження частоти рекомбінації або її відсутності в інтрогресованій ділянці. Розщеплення за локусами запасних білків у рослин F_2 від схрещування Альбатрос Одеський (з алелем *Gli-D1g*) з лінією О 3-2 (з алелем *Gli-D1cl*) відповідало нормальному менделівському (1 : 2 : 1) (табл. 3.3).

Частота рекомбінації між локусами *Gli-D1* та *Glu-D1* дорівнювала $49,77 \pm 2,26$ %, що вказувало на незалежне успадкування цих двох локусів, як це і спостерігається у пшениці м'якої. Отже, присутність інтрогресії від *Ae. cylindrica* не призводила до порушення розщеплення за маркерним локусом та до зниження частоти рекомбінації. Це свідчить про те, що ця інтрогресія дійсно походить від геному D *Ae. cylindrica*.

Таблиця 3.3

**Розщеплення за локусами запасних білків у рослин F₂ від схрещування
Альбатрос одеський × О 3-2**

Локус	Генотипи за локусами та їх кількість			χ^2 (1:2:1)
<i>Gli-D1</i>	<i>cl.cl</i> 134	<i>g.cl</i> 251	<i>g.g</i> 116	1,3
<i>Glu-D1</i>	<i>a.a</i> 118	<i>a.d</i> 270	<i>d.d</i> 117	2,43

При аналізі зернівок з рослин F₂ було виявлено рекомбінацію між компонентами, що кодуються локусом *Gli-D1*. Випадки внутрішньолокусної рекомбінації, були пов'язані з присутністю або відсутністю у спектрі гліадинів, кодovаних *Gli-D1*, нижніх (найбільш рухливих) омега-гліадинових компонентів, кодovаних алелем *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* (рис. 3.12). У одного з рекомбінантів (рис. 3.12, доріжка 2) у спектрі гліадинів, кодovаних алелем *Gli-D1cl* від *Ae. cylindrica*, були відсутні нижні омега-гліадини цього блоку (компоненти *cl₄* і *cl₅*). У іншого рекомбінантного генотипу спектр гліадинів, кодovаних *Gli-D1*, містив всі компоненти, кодovані алелем блоку *Gli-D1g* (*g₁-g₅*), та два компоненти, кодovані *Gli-D1cl* (*cl₄* і *cl₅*) (рис. 3.12, доріжка 4).

Для того, щоб визначити, коли відбулася рекомбінація (у рослин F₁ чи F₂), з даних рослин додатково аналізували по 10–20 зерен з рослин, у яких було виявлено рекомбінантні генотипи. У випадку, коли більше не було виявлено рекомбінантних генотипів серед зерна з даної рослини, робили висновок, що рекомбінація відбулася

у мейозі рослин F₂; якщо ж спостерігались ще рекомбінантні генотипи – рекомбінація відбулася в мейозі рослин F₁.

Внутрішньолокусна рекомбінація, пов'язана з присутністю або відсутністю двох найбільш рухливих компонентів блоку гліадинів від *Ae. cylindrica*, відбулась у двох випадках у рослин F₁ і в п'яти випадках – у рослин F₂.

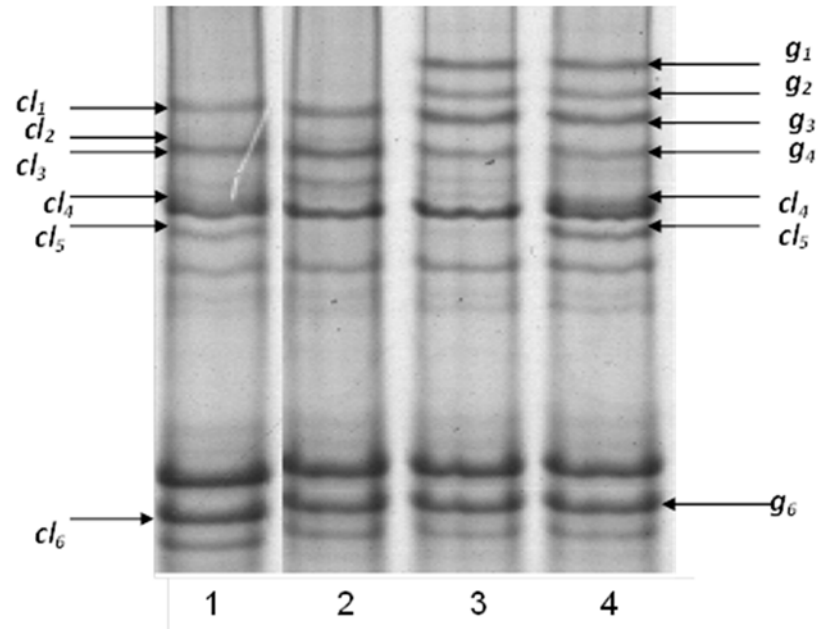


Рис. 3.12 Фрагмент електрофореграми (зона омега і гамма-гліадинів) гліадинів зернівок, що несуть такі алелі за локусом *Gli-D1*: 1) з алелем *Gli-D1cl* від *Ae. cylindrica* (кодує компоненти *cl*₁-*cl*₆); 2, 4) з рекомбінантними алелями; 3) з алелем *Gli-D1g* від *T. aestivum* (кодує компоненти *g*₁-*g*₅).

Частоту рекомбінації між компонентами локусу *Gli-D1* визначали на основі чисельностей різних генотипів рослин F₂ (для визначення частоти рекомбінації в мейозі рослин F₁) та на основі чисельностей різних генотипів зерен F₃ (для визначення частоти рекомбінації у мейозі рослин F₂) (табл. 3.4, 3.5). В таблицях присутність двох нижніх компонентів від *Ae. cylindrica* *cl*₄ і *cl*₅ позначали як “l”, а відсутність – “o”. Позначення “c” залишили для позначення присутності решти компонентів алеля від *Ae. cylindrica* (*cl*₁-*cl*₃); “g” позначає присутність всіх компонентів блоку, кодованого алелем “g” м’якої пшениці. При підрахунку частоти рекомбінації за генотипами зерен F₃ не враховували дані для рослин, у яких рекомбінація відбулася в F₁.

Було визначено, що частота рекомбінації у рослин F₁ становила $0,2 \pm 0,14\%$, а частота рекомбінації у рослин F₂ – $0,34 \pm 0,15\%$.

Таблиця 3.4

Чисельності рослин F₂ з батьківськими і рекомбінантними блоками компонентів, кодованих локусом *Gli-D1*, від схрещування сорту пшениці м'якої Альбатрос одеський (алель “g”) з лінією O 3-2 з алелем від *Ae. cylindrica* (“cl”) (“c” (*cl*₁–*cl*₃) і “l” (*cl*₄ і *cl*₅) – групи компонентів, між якими відбувається рекомбінація; “o” – відсутність компонентів “l”).

Генотип за присутністю компонентів <i>cl</i> ₄ і <i>cl</i> ₅	Кількість рослин з генотипом		
	<i>c.c</i>	<i>c.g</i>	<i>g.g</i>
<i>l.l</i>	134	—	—
<i>l.o</i>	—	251	1
<i>o.o</i>	—	1	116

Таблиця 3.5

Чисельність зерен з батьківськими і рекомбінантними блоками компонентів, кодованих локусом *Gli-D1*, серед зерен з рослин F₂, гетерозиготних за *Gli-D1* від схрещування сорту пшениці м'якої Альбатрос одеський (алель “g”) з лінією O 3-2 з алелем від *Ae. cylindrica* (“cl”) (“c” (*cl*₁–*cl*₃) і “l” (*cl*₄ і *cl*₅) – групи компонентів, між якими відбувається рекомбінація; “o” – відсутність компонентів “l”).

Генотип за присутністю компонентів <i>cl</i> ₄ і <i>cl</i> ₅	Кількість зернівок з генотипом		
	<i>c.c</i>	<i>c.g</i>	<i>g.g</i>
<i>l.–</i>	400	714	1
<i>o.o</i>	—	4	372

Для подальших досліджень було відібрано нащадки рослин F₂, у яких рекомбінація відбулася в F₁. Це рослини № 257 та № 303, які виявились гетерозиготними за наявністю рекомбінантних алелів. Рослина № 257 за локусом *Gli-1D* несла алель “g” та алель “co” — алель, що кодує блок гліадинів від *Ae. cylindrica* без нижнього компонента (гени, що кодують гліадини *cl₁-cl₃*). Рослина № 303 мала алель *Gli-1Dg*, але була гетерозиготою за присутністю генів, що кодують два нижні компоненти *cl₄* і *cl₅* від алеля “cl” *Ae. cylindrica*, тобто несла “нормальний” алель g та рекомбінантний алель “gl”. Тому для отримання гомозиготних ліній з рекомбінантними типами гліадину у рослин F₃ – нащадків рослин № 257 та № 303 визначали генотип за гліадиновими локусами за допомогою електрофорезу гліадинів з трьох окремих зернівок. У результаті було виділено дві лінії, гомозиготні за рекомбінантним алелем локусу *Gli-1D*.

Виявлена нами частота рекомбінації між компонентами алеля від *Ae. cylindrica* та алеля *Gli-1Dg* була відносно невисокою, в середньому 0,27% рекомбінації. Отримана відстань 0,27 сМ є відстанню між генами, що кодують два ω-гліадини *cl₄* і *cl₅* (“l”), та рештою генів ω-гліадинів алеля від *Ae. cylindrica*. Було виділено генотипи з рекомбінантним алелем “g+l”, що кодував всі компоненти алеля “g” в зоні ω-гліадинів та два компоненти ω-гліадинів *cl₄* і *cl₅* алеля *Ae. cylindrica*. Якщо виділити гени, що кодують компоненти омега-гліадинів *cl₄* і *cl₅* алеля *Ae. cylindrica* як окремий локус, можна зробити висновок, що ω-гліадинові гени в складі гліадинового алеля (кластера генів) “g”, алельні генам, що кодують три верхні компоненти *cl₁-cl₃* (“c”) ω-гліадинів алеля від *Ae. cylindrica* (основний локус *Gli-1D*). Компонентів *T. aestivum*, алельних *cl₄* і *cl₅*, нами не виявлено. Гамма-гліадинові компоненти обох блоків “g” і “cl” мали однакову рухливість та інтенсивність, тому ми не можемо говорити про їх зчеплення з однією з двох груп омега-гліадинів, що кодуються хромосоною 1D. Можна припустити, що два нижні компоненти ω-гліадини *cl₄* і *cl₅* (“l”) *Ae. cylindrica* кодуються генами, алельними, гену, що кодує гліадин, позначений *j₅*, який є компонентом блоку гліадинів, кодованим алелем *Gli-1Dg*.

Отже, було отримано два нові рекомбінантні (або, точніше, інтрогресивно-рекомбінантні) алелі у м'якої пшениці: алель *Gli-D1gl* (пшеничний алель *g* з генами двох гліадинів від *Ae. cylindrica*) та алель *Gli-D1co* (алель *Ae. cylindrica* без генів двох гліадинів *cl₄* і *cl₅*). Пересівом на дослідній ділянці одержано лінії покоління F₆.

3.4 Пов'язаність присутності рекомбінантних алелів локусу *Gli-D1* з участю генів *T. aestivum* та *Ae. cylindrica* і кольору колоскової луски

Серед популяції рослин F₂ від схрещування сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос одеський з лінією О 3-2 спостерігалось розщеплення за кольором колоса – траплялись рослини зі світлим і з димчасто-коричневим колосом. Темне забарвлення колоскових лусок могло бути привнесене лише інтрогресією від *Ae. cylindrica*, оскільки сорти Альбатрос одеський та Одеська напівкарликова мають світлий колос луски. Відомо, що з локусами *Gli-1* зчеплені гени, що контролюють забарвлення колоскових лусок. На хромосомі 1D знаходиться локус *Rg-D1*, де алель *a* визначає відсутність забарвлення, алель *b* – червоне забарвлення лусок, а алель *c* (спершу позначений *Brg*) детермінує сіро-димчасте забарвлення колоса (Хлесткина, 2012). Отже темний колір лусок мав бути зчеплений з алелем локусу *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* та контролюватись алелем *Rg-D1c*.

У результаті багаторічних спостережень нами виявлено, що лінія з рекомбінантним блоком гліадинів від *Ae. cylindrica*, що містить омега-гліадини *cl₁*-*cl₃* та не має двох омега-гліадинів гліадинів *cl₄* і *cl₅* (алель "co" *Ae. cylindrica*) (рис 3.12, доріжка 2) характеризується темним кольором колоса, а лінія, що несе інший рекомбінантний алель – синтезує омега-гліадини, кодовані пшеничним алелем *Gli-D1g* та два найбільш рухливі омега-гліадини від *Ae. cylindrica* *cl₄* та *cl₅*, має світлі колоскові луски.

Гени, що кодуєть колір колоса, було картовано в гомеологічних позиціях на хромосомах 1A, 1B, 1D (Хлесткина 2012). Було показано, що ген забарвлення колоса розміщений дистально від локусів *Gli-A1*, *Gli-B1* (Blanco et al., 1998; Khlestkina et al., 2009) на відстані до 4 сМ. Можна прогнозувати подібне розміщення *Rg-D1* відносно *Gli-D1*. Jones et al. (1990) визначили частоту

рекомбінації між *Gli-D1* і *Rg2* (*Rg-D1*) як $1,4 \pm 1,38$ %. Враховуючи забарвлення колоскових лусок у ліній-рекомбінантів нами було встановлено відносно розміщення генів, що кодують дві групи омега-гліадинів, контрольованих алелем *Gli-D1* від *Ae. cylindrica* (у випадку дистального розміщення локусу *Rg-D1* відносно *Gli-D1*): *Rg-D1c* – гени, що кодують омега-гліадини *cl₁-cl₃* – гени, що кодують омега-гліадини *cl₄* та *cl₅* – центромера (*Rg-D1c* – *Gli-D1cl₁₋₃* – *Gli-D1cl_{4,5}* – центромера).

3.5 Вплив інтрогресії від *Ae. cylindrica* на прояв ознак продуктивності у рослин F₂ пшениці м'якої озимої

Як показано в дослідженні Рибалки та інш. (1997), лінії, створені в результаті міжвидових схрещувань пшениці м'якої озимої *Ae. cylindrica*, з блоком гліадинів, контрольованим локусом *Gli-D1* від цього виду, мають високі показники якості та харчової цінності. В нашій роботі було вивчено вплив цієї інтрогресії від *Ae. cylindrica* на прояв ознак продуктивності у F₂ рослин пшениці м'якої озимої з використанням запасних білків як генетичних маркерів.

Досліджували 505 рослин F₂ від схрещування сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос одеський з лінією О 3-2, що несе алель *Gli-D1* від *Ae. cylindrica*. Блок компонентів, що кодує цей алель, позначили *cl* (рис. 3.13). Інша батьківська форма, сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос одеський, несе алель *Gli-D1g*, що є поширеним алелем у сортів пшениці м'якої.

Даний гібрид був гетерозиготний за трьома гліадиновими локусами: *Gli-D1* (алелі *g* згідно Metakovsky (1991) та *cl* від *Ae. cylindrica*), *Gli-A3* (алелі *a* і *b* за McIntosh et al. (2013)), і *Gli-B2* (алелі умовно позначені "1" і "2" (рис. 3.13) та за трьома локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів: *Glu-A1* (алелі *a* і *b*), *Glu-B1* (позначення *b* за Payne and Lawrence (1983) було уточнено як *u* за Wrigley et al. (2009) і *c*), *Glu-D1* (*a* і *d*). Дані локуси запасних білків розміщені на хромосомних плечах 1DS, 1AS, 6BS, 1AL, 1BL, і 1DL, відповідно (Payne, 1987).

Аналіз середніх значень ознак продуктивності (число стебел, число зерен з рослини, маса зерна з рослини) у груп рослин з різними генотипами за локусом *Gli-D1* не виявив істотних відмінностей: присутність інтрогресії як в гомозиготному та гетерозиготному стані при вирощуванні в умовах достатнього вологозабезпечення не приводила до зниження рівня прояву вищенаведених ознак (табл. 3.7).

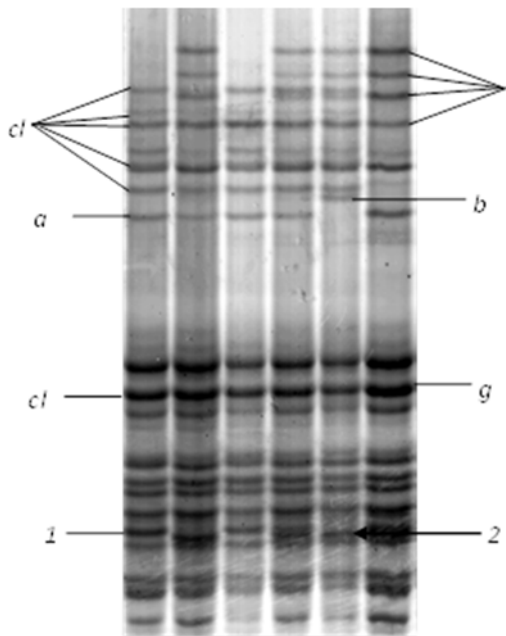


Рис. 3.13 Електрофореграма гліадинів зернівок з рослин F_2 від схрещування сорту озимої м'якої пшениці Альбатрос одеський з лінією О 3-2: *cl* – гліадини, кодовані алелем *Gli-D1* від *Ae. cylindrica*; *g* - гліадини, кодовані алелем *Gli-D1 g*; *a*, *b* - гліадини, кодовані відповідними алелями *Gli-A3*, *1*, *2* - гліадини, кодовані різними алелями локусу *Gli-B2*

Різниця між середніми значеннями ознак гомозигот за локусом *Gli-1D* проявлялась при порівнянні класів генотипів, згрупованих за двома локусами (табл. 3.7). Видно, що вона істотна лише на фоні генотипу *Glu-B1c*. Однак порівняння класів з цими генотипами на фоні генотипу за локусом *Glu-1D* показало, що різниця, виявлена при дволокусних порівняннях, спостерігається тільки на фоні *Glu-D1d*. Отже ці дані вказують на те, що взаємодія цих трьох локусів визначає різницю в продуктивності генотипів, і алель від *Ae. cylindrica* впливає на прояв ознак продуктивності через взаємодію між цими локусами. Для визначення характеру взаємодії та величини ефектів взаємодії виконували розрахунки за допомогою моделей з двохлокусною та трьохлокусною взаємодією.

Для визначення ефектів двохлокусної взаємодії у рослин F_2 використовували модель за Мазером і Джинксом з відповідними позначеннями параметрів (Мазер і Джинкс, 1985) (підрозділ 2.11)

Таблиця 3.6

Середні значення ознак продуктивності рослин F₂ від схрещування Альбатрос одеський × О 3-2, гомозиготних за вказаними локусами запасних білків, та істотні різниці між середніми значеннями пар генотипів з алелями *g* і *cl* локусу *Gli-D1* (*d*)

<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	Кількість продуктивних стебел	<i>d</i>	Маса зерна з рослини, г	<i>d</i> , г	Кількість зерен з рослини	<i>d</i>
<i>cl</i>			4,1 ± 0,1		5,06 ± 0,23		129 ± 5	
<i>g</i>			4,2 ± 0,2		5,30 ± 0,23		138 ± 6	
<i>cl</i>	<i>c</i>		3,2 ± 0,2	1,2*	3,83 ± 0,40	1,53*	102 ± 9	45**
<i>g</i>	<i>c</i>		4,4 ± 0,5		5,36 ± 0,49		147 ± 13	
<i>cl</i>	<i>u</i>		4,6 ± 0,3		5,68 ± 0,40		143 ± 10	
<i>g</i>	<i>u</i>		3,9 ± 0,3		4,90 ± 0,53		130 ± 13	
<i>cl</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	3,7 ± 0,7		5,00 ± 1,37		128 ± 32	
<i>g</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	3,3 ± 1,0		4,56 ± 1,50		122 ± 41	
<i>cl</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	2,8 ± 0,8		2,36 ± 0,43	3,16* **	68 ± 15	89***
<i>g</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	5,0 ± 0,9		5,52 ± 0,39		157 ± 14	
<i>cl</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	5,7 ± 0,5	1,6*	6,99 ± 0,63		191 ± 18	
<i>g</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	4,1 ± 0,5		5,52 ± 0,8		142 ± 18	
<i>cl</i>	<i>u</i>	<i>a</i>	3,4 ± 0,3		3,66 ± 0,54		91 ± 12	
<i>g</i>	<i>u</i>	<i>a</i>	3,6 ± 0,7		4,68 ± 1,34		127 ± 32	

Примітка. *, **, *** Істотна при P < 0,05; 0,01; 0,001, відповідно.

На основі середніх значень в класах гомозигот за певним локусом для проведення розрахунків було умовно прийнято, що наступні алелі збільшують ознаку (+) і зменшують її (-): *g* (+) і *cl* (-) локусу *Gli-D1*; *a* (+) і *b* (-) локусу *Gli-A3*, *1* (+) і *2* (-) *Gli-B2*; *a* (+) і *b* (-) *Glu-A1*; *u* (+) і *c* (-) *Glu-B1*; *d* (+) і *a* (-) *Glu-D1*.

Таблиця 3.7

Оцінки адитивних, домінантних і епістатичних ефектів локусів *Gli-D1* (a) і *Glu-B1* (b) відносно ознак продуктивності рослин F₂ від схрещування

Альбатрос одеський × О 3-2

Параметри	Кількість продуктивних стебел на рослині	Кількість зерен з рослини	Маса зерна з рослини, г
<i>m</i>	3,99 ± 0,17	130,5 ± 5,7	4,943 ± 0,230
<i>d_a</i>	0,13 ± 0,17	8,0 ± 5,7	0,188 ± 0,230
<i>d_b</i>	0,22 ± 0,17	6,2 ± 5,7	0,348 ± 0,230
<i>h_a</i>	0,43 ± 0,23	14,0 ± 7,8	0,618 ± 0,318
<i>h_b</i>	0,25 ± 0,22	6,0 ± 7,7	0,408 ± 0,321
<i>i_{ab}</i>	-0,48 ± 0,17**	-14,6 ± 5,7*	-0,578 ± 0,230*
<i>j_{ab}</i>	-0,07 ± 0,22	-4,2 ± 7,7	-0,088 ± 0,321
<i>j_{ba}</i>	-0,03 ± 0,23	-5,3 ± 7,8	-0,328 ± 0,318
<i>l_{ab}</i>	-0,67 ± 0,31*	-18,2 ± 10,8	-0,858 ± 0,451

Примітка. *, ** Істотний при P < 0,05, 0,01 відповідно.

З використанням дволокусної моделі для ознак «кількість продуктивних стебел», «кількість зерен з рослини», «маса зерна з рослини» було виявлено достовірне негативне значення епістатичного ефекту взаємодії адитивний × адитивний (*i_{ab}*) локусів *Gli-D1* і *Glu-B1* (табл. 3.7). Це означає, що одночасна присутність в генотипі алелів *Gli-D1g* і *Glu-B1u* або *Gli-D1cl* (маркера транслокації) і *Glu-B1c* знижує ознаки продуктивності. Для ознаки кущення (P<0,05) достовірним також був негативний епістатичний ефект взаємодії домінантний × домінантний (*l_{ab}*) цієї пари локусів. Не було виявлено істотних взаємодій *Gli-D1* з іншими досліджуваними маркерними локусами.

Було досліджено ефекти взаємодії пари локусів *Gli-D1* і *Glu-B1* з іншими маркерними локусами з використанням аналогічної моделі з трьохлокусною взаємодією (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Достовірні ефекти взаємодії локусів, розраховані за допомогою моделі з трьохлокусною взаємодією, що роблять внесок у прояв ознак продуктивності рослин F₂ комбінації схрещування Альбатрос одеський × О 3-2

Локуси			Ознаки		
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	кількість продуктивних стебел	кількість зерен з рослини	маса зерен з рослини
<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-A1</i>	$-i_{ab}^*$, $-l_{ab}^*$		
<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	h_a^* , $-i_{abc}^*$	i_{bc}^* , $-i_{abc}^*$	i_{bc}^* , $-i_{abc}^*$
<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Gli-B2</i>	$-l_{abc}^*$	$-j_{ab-c}^*$, $-j_{cb}^*$	$-j_{ab-c}^*$, $-j_{cb}^*$
<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Gli-A3</i>	$-i_{ab}^*$	$-i_{ab}^*$, j_{cb}^{**}	$-i_{ab}^*$

Примітка: істотний при * P < 0,05; ** P < 0,01.

Епістатичний ефект $-i_{ab}$ (P < 0,05) адитивний × адитивний локусів *Gli-D1* і *Glu-B1* зберігається у більшості випадків, але в деяких комбінаціях локусів він входить до складу трьохлокусних ефектів. Достовірні трьохлокусні взаємодії виявлено для комбінації локусів *Gli-D1 Glu-B1 Glu-D1* ($-i_{abc}^*$ – адитивний × адитивний × адитивний для трьох ознак) і *Gli-D1 Glu-B1 Gli-B2* ($-j_{ab-c}$ – адитивний × адитивний × домінантний для маси і числа зерен і l_{abc} – домінантний × домінантний × домінантний для продуктивного кушення). Трьохлокусної взаємодії пари локусів *Gli-D1* і *Glu-B1* з локусами хромосоми 1A *Gli-A3* і *Glu-A1* не спостерігалось. Виявлені взаємодії маркерного локусу *Gli-D1* з досліджуваними маркерними локусами відносно ознак продуктивності в даній комбінації схрещування представлені схематично на Рис. 3.14

У роботі Hune et al. (1994) з використанням різних аналітичних методів виявлено, що внесок індивідуальних QTL у фенотипічну мінливість ознак продуктивності становить біля 5%. QTL з більш вираженими ефектами було виявлено для ознак продуктивності іншими авторами (Kato et al., 2000; Varshney et al., 2000). Очевидно,

що величина ефекту QTL буде залежати від того, які алелі даного локусу порівнюються. При дослідженні ефекту інтрогредованого алеля від *Ae. cylindrica* на основні ознаки продуктивності рослини (продуктивне кущення, маса і число зерен з рослини) виявлено, що ефект маркерного локусу *Gli-D1* (його алелів, а отже і алеля від *Ae. cylindrica*) проявляється через взаємодію з іншими маркерними локусами (*Glu-B1*, *Glu-D1*, *Gli-B2*). Основний ефект цього локусу (адитивний або домінантний) не було виявлено. Значну роль епістатичних взаємодій двох і більше локусів у прояві кількісних ознак, у тому числі ознак продуктивності, було показано для різних культур (Li et al., 1997, 2001; Yu et al., 1997; Monforte and Tanksley, 2000; Yamamoto et al., 2000; Luo et al., 2001). Зокрема, згідно з результатами аналізу гетерозису за ознаками продуктивності у рису, основний внесок у фенотипічну варіацію роблять саме ефекти епістатичної взаємодії (>65%) і більшість QTL, задіяних в епістатичні взаємодії, не мають істотних основних (main) ефектів (Li et al., 2001; Luo et al., 2001). Результати нашого дослідження також підтверджують важливість епістатичних взаємодій локусів кількісних ознак для прояву ознак продуктивності у пшениці м'якої.

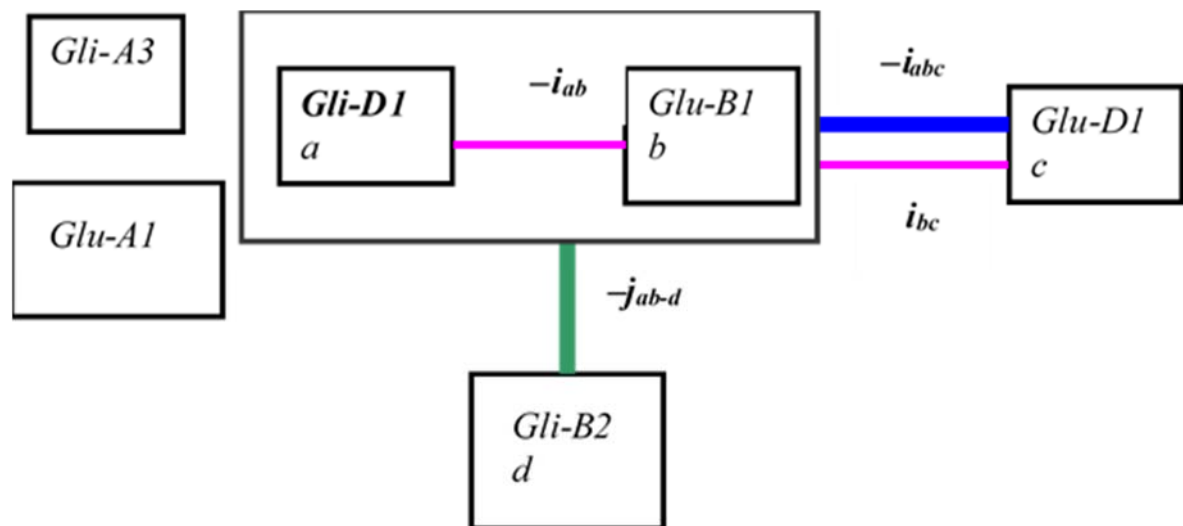


Рис. 3.14 Схема взаємодії локусу *Gli-D1* з іншими маркерними локусами, яка описує його внесок у прояв ознак продуктивності рослин F_2 комбінації схрещування Альбатрос одеський \times О 3-2.

3.6 Ідентифікація інтрогресивно-рекомбінантного алеля локусу *Gli-B1* у сорту *T. aestivum* Ластівка одеська

Ідентифіковано новий інтрогресивно-рекомбінантний алель у сорту пшениці м'якої озимої Ластівка одеська. Спектр гліадинів сорту Ластівка одеська показано на рис. 3.15. У цього сорту нами було ідентифіковано компоненти, кодовані алелями *Gli-A1b*, *Gli-B1b*, *Gli-D1j*, *Gli-A3a*. Крім цього, в зоні електрофоретичного спектру, де звично розміщуються омега-гліадини, кодовані локусами *Gli-B1*, *Gli-A3*, присутні ще два компоненти, позначені на рис. 3.15 як *L1*, *L2*, генетичний контроль яких треба було визначити.

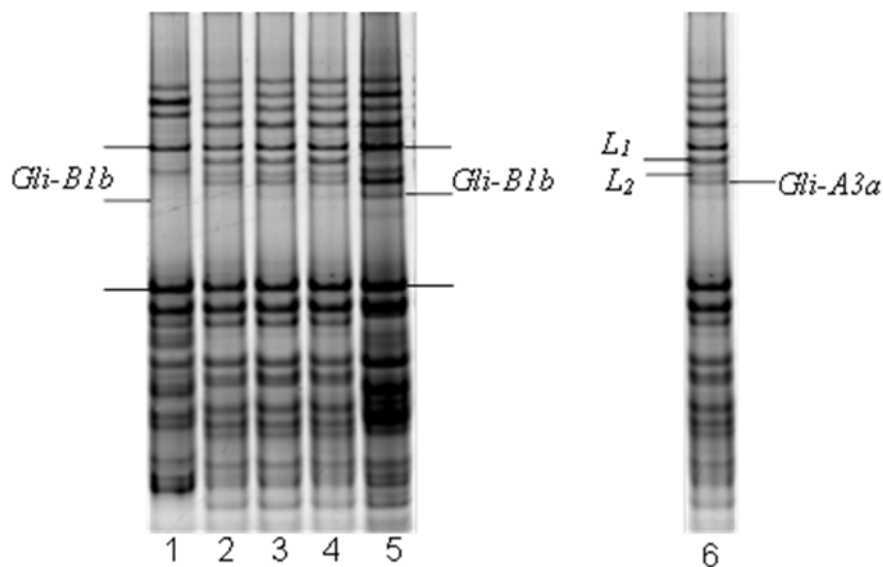


Рис. 3.15. Електрофореграма гліадинів сортів пшениці м'якої: 1 – Безоста 1; 2-4, 6 – Ластівка одеська; 5 – Миронівська 808. Відмічено компоненти, кодовані алелями *Gli-B1b*, *Gli-A3a* та омега-гліадини сорту Ластівка одеська *L1*, *L2*, контроль яких досліджувався.

Для проведення гібридологічного аналізу проводили схрещування сорту Ластівка одеська з майже ізогенною лінією за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої озимої Безоста 1 В4. Ця лінія відрізняється від сорту Безоста 1 присутністю алеля *Gli-B1g* замість *Gli-B1b*, Лінія В4 несе алелі *Gli-D1b*, *Gli-A3b*, *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, тоді як Ластівка одеська за цими локусами має алелі *Gli-D1j*, *Gli-A3a*, *Glu-A1a*, *Glu-B1u*.

Спершу було визначено генотипи вибірки 190 зерен F₂ Ластівка одеська × В4 за локусами *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A3*, *Glu-A1*, *Glu-B1* на основі кодованих ними блоків запасних білків (рис. 3.16) та проаналізовано розщеплення за цими локусами. Також враховували присутність-відсутність на електрофореграмі омега-гліадинів *L* (*L*₁ і *L*₂) від сорту Ластівка одеська з невідомим генетичним контролем.

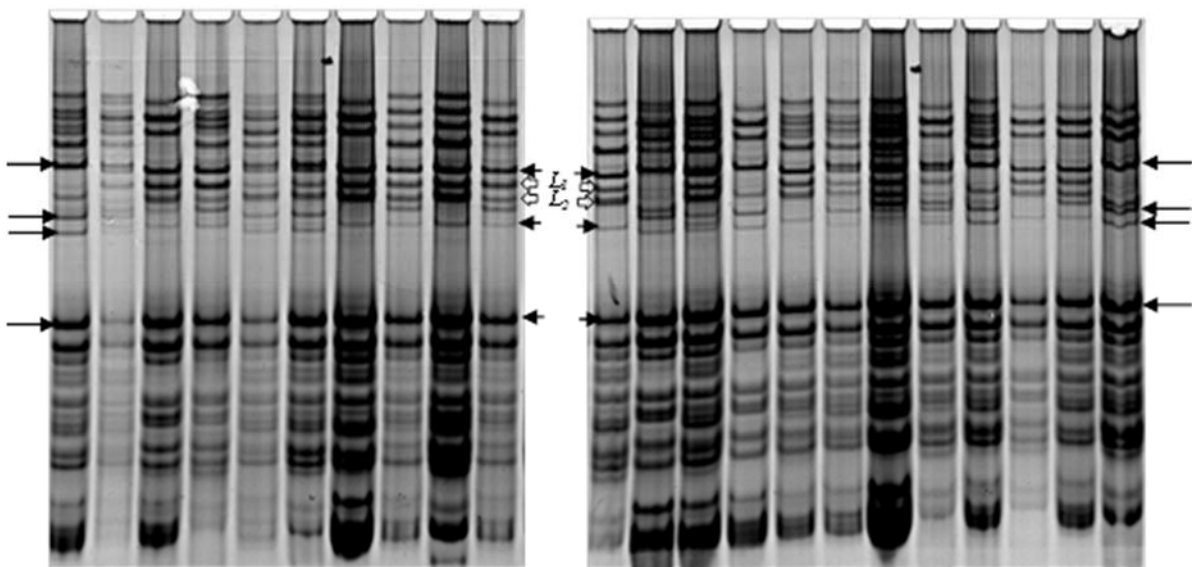


Рис. 3.16 Електрофореграма гліадинів зерен F₂ від схрещування пшениці м'якої Ластівка одеська з лінією В4 (з алелем *Gli-B1g*). Довгими стрілками позначено компоненти, кодовані алелем *Gli-B1g* від лінії В4, короткими стрілками – компоненти, кодовані алелем *Gli-B1* від сорту Ластівка одеська, білими стрілками позначено компоненти *L*, що успадковуються як один блок з компонентами, кодованими алелем *Gli-B1b* (позначені чорними стрілками).

Компонент *L*₂ з більшою рухливістю (нижній) мав рухливість, подібну до рухливості омега-гліадину, кодованого алелем *Gli-A3b* (як у сорту Безоста 1 і лінії В4), тому враховували розщеплення в першу чергу за присутністю компонента *L*₁. У всіх випадках омега-гліадини *L* від сорту Ластівка одеська зустрічались лише у зернівок з омега-гліадинами, кодованими алелем *Gli-B1b*, в гомозиготному або гетерозиготному стані. Аналіз розщеплення за вищевказаними локусами та за присутністю/відсутністю омега-гліадину *L* від сорту Ластівка одеська показав повне зчеплення генів, що їх кодують, з алелем *Gli-B1b*. Аналіз більшої вибірки

зерен F₂ Ластівка одеська × В4 за локусом *Gli-B1* та за присутністю/відсутністю омега-гліадинів *L* від сорту Ластівка одеська підтвердив це зчеплення ($\chi^2 = 457,8$).

Таблиця 3.9

Кількості зернівок F₂ Ластівка одеська × В4 з певними генотипами за локусами запасних білків з присутністю омега-гліадину *L*₁ від сорту Ластівка одеська та без нього (*o*)

Локус , генотип	<i>L</i> ₁	<i>o</i>	χ^2 (3:6:3:1:2:1)
<i>Gli-B1</i>			
<i>b.b</i>	50		
<i>b.g</i>	99		
<i>g.g</i>		41	152,3**
<i>Gli-D1</i>			
<i>b.b</i>	46	10	
<i>b.j</i>	68	20	
<i>j.j</i>	35	11	4,1
<i>Gli-A3</i>			
<i>a.a</i>	43	13	
<i>a.b</i>	59	18	
<i>b.b</i>	47	10	8,0*
<i>Glu-A1</i>			
<i>a.a</i>	32	13	
<i>a.b</i>	74	19	
<i>b.b</i>	43	9	3,8
<i>Glu-B1</i>			
<i>u.u</i>	40	6	
<i>u.c</i>	69	20	
<i>c.c</i>	39	15	5,3
<i>Gli-B1</i>			
<i>b.b</i>	125		
<i>b.g</i>	278		
<i>g.g</i>		117	457,8**

Примітка.*, ** P < 0,05, P < 0,01

Отже, нами ідентифіковано новий алель локусу *Gli-B1* у сорту Ластівка одеська, який позначили *bLast*. Згідно з Бабаянц (2011), сорт Ластівка одеська має у своєму родоводі *Ae. variabilis* (синонім *Ae. peregrina*). *Ae. variabilis* має геномну формулу SSUU. Цілком можливо, що дані компоненти контролюються інтрогресованими генами від *Ae. variabilis*, більш ймовірно хромосоми 1S, оскільки геном В вважається спорідненим геному S (Kimber and Feldman, 1987). Не

виключено, що в даному випадку мала місце внутрішньолокусна рекомбінація між алелями гомеологічних локусів через стимуляцію гомеологічної рекомбінації генами хромосом геному S (Dvořák, 1972; Li et al., 2017).

3.7 Рекомбінантний алель локусу *Glu-B1*

Відомо, що локуси високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-1* містять два тісно зчеплені гени, один з яких кодує х-субодиницю з більшою молекулярною масою, а другий – у-субодиницю з меншою молекулярною масою (Payne, 1987). Серед сортів пшениці м'якої найбільшу різноманітність за числом алелів ідентифіковано за локусом *Glu-B1* (McIntosh et al., 2013).

За локусом *Glu-B1* сорт пшениці м'якої озимої Одеська червоноколоса має алель *Glu-B1al*, що кодує надекспресовану х-субодиницю 7^{OE} і у-субодиницю 8. Лінія пшениці м'якої озимої Б-16 несе алель *Glu-B1e* і кодує х- і у-субодиниці з близькою рухливістю на SDS-електрофореграмі ($20x+20y$) (McIntosh et al., 2013). При аналізі рослин $2025 F_2$ від комбінації схрещування Одеська червоноколоса \times Б16 ідентифіковано дві рослини, серед нащадків яких були зернівки з рекомбінантними блоками високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованими локусом *Glu-B1*. В обох випадках рекомбінанти мали х-субодиницю 20 і у-субодиницю 8 (рис. 3.17).

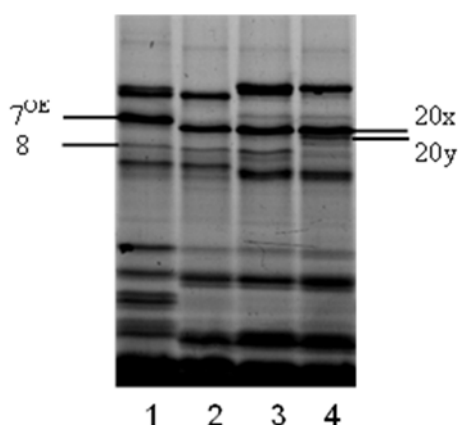


Рис. 3.17 SDS-електрофореграма запасних білків зерна пшениці м'якої з високомолекулярними субодиницями глютенінів, кодованими локусом *Glu-B1*: 1 – Одеська червоноколоса з $7^{OE}+8$ (*Glu-B1al*), 2 – лінія Er-5 з $20x+8$ (рекомбінантний алель *Glu-B1er*); 3 – лінія Er-880 з $20x+8y$ (*Glu-B1er*); 4 - лінія Б-16 з $20x+20y$ (*Glu-B1e*)

У результаті пересіву з маркерним доббором одержано лінії Er-5 та Er-880 покоління F₆ з цим рекомбінантним алелем (*Glu-B1er*). Частота появи генотипу з рекомбінантним алелем локусу *Glu-B1* в F₂ становить 0,1%.

3.8 Ідентифікація спонтанних та індукованих мутацій за гліадиновими локусами при аналізі гібридного матеріалу

При дослідженні гібридного матеріалу пшениці м'якої озимої нами ідентифіковано спонтанні та індуковані мутанти за гліадиновими локусами. Досліджували дві основні групи гібридного матеріалу: зерно з рослин F₂ від схрещування Одеська червоноколоса × Б16 і зерно з рослин F₁ і F₂ від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × В3, D4 × В4 на основі сорту Безоста 1. У випадку гібридів між лініями на основі сорту Безоста 1 досліджували контрольний варіант і варіант з опроміненням сухих зерен гамма-променями в дозі 200 Гр. Лінія В3 несе пшенично-житню транслокацію 1BL.RS, її маркером є гліадиновий (насправді, секаліновий) алель *Gli-B1l* (Созинов и Попереля, 1977; Metakovsky, 1991), а за рештою локусів запасних білків має алелі як у сорту Безоста 1.

3.8.1 Частота мутацій за гліадиновими локусами, індукованих гамма-опроміненням Мутації, індуковані гамма-опроміненням сухих зерен, серед рослин F₁ (M₁) від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × В3 пшениці на основі сорту Безоста 1 визначали на основі електрофоретичного аналізу зерен F₂ (M₂). Індуковані мутації, що приводили до змін в електрофоретичних спектрах гліадинів, виявлено серед нащадків 10 з 81 рослини F₁ варіанту з гамма опроміненням, вирощених у 2006 р., та у 5 з 123 рослин F₁, вирощених у 2007 р (табл. 3.10).

Загальна частота індукованих гамма-опроміненням мутацій гліадинових локусів становила 7,4%. У контрольному варіанті (разом 208 рослин F₁) виявлено одну рослину, серед нащадків якої спостерігався алель *Gli-B2b* з відсутністю

синтезу двох нижніх β -гліадинів. Для рослин контрольного варіанту частота спонтанних мутацій за гліадиновими локусами становила 0,5%.

Таблиця 3.10

Кількість рослин варіанту з опроміненням, серед нащадків яких (серед зерен F₂) виявлено мутації за гліадиновим локусом, та загальна частота мутацій за гліадиновими локусами

Рік	Локус				Частота мутацій, %
	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>	
2006	4 (1- нуль-алель, 2 – відсутність γ -гліадина, кодованого алелем <i>b</i> , 1 – зміна рухливості ω -компонента, кодованого алелем <i>l</i>)	3 (нуль-алель)	2 (нуль-алель)	1 (нуль-алель)	12,3 \pm 3,7
2007	3 (1- нуль-алель, 1 - знижена інтенсивність γ -гліадина, кодованого алелем <i>Gli-B1b</i> , 1? - поява компонента в γ -зоні)	1 (нуль-алель)	1 (відсутність 2 нижніх β -гліадинів, кодованих алелем <i>b</i>)	-	4,1 \pm 1,8
Разом	7	4	3	1	7,4 \pm 1,8

Більшість випадків (дев'ять) змін у гліадинових спектрах проявлялись у відсутності всіх компонентів, кодованих алелем за певним гліадиновим локусом (нуль-алель). Нуль-алелі виявлено за локусами *Gli-D1*, *Gli-B2*, *Gli-D2*, та *Gli-B1* (табл. 4). На рис. 3.18, 3.19 показано приклади появи нуль-алелів за локусами *Gli-B1* і *Gli-D1* серед нащадків окремих рослин F₁.

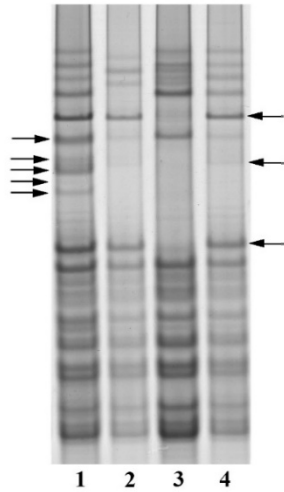


Рис. 3.18 Електрофореграма гліадинів окремих зернівок з рослини F_1 від схрещування майже ізогенних ліній на основі сорту Безоста 1 у варіанті з гамма-опроміненням зерен дозою 200 Гр. 1 – гетерозигота *Gli-B1l.b*; 2, 4 – гомозигота за *Gli-B1b*; 3 – зернівка, гомозиготна за нуль-алелем за *Gli-B1*. Стрілками позначено компоненти, кодовані алелями локусу *Gli-B1* (*l* – зліва; *b* – справа)

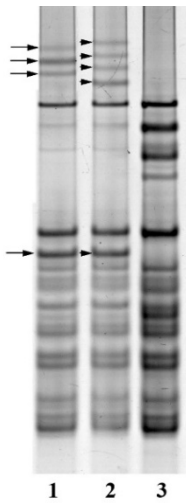


Рис. 3.19. Електрофореграма гліадинів окремих зернівок з рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням. 1 – гомозигота за алелем *Gli-D1b*; 2 – гомозигота за *Gli-D1j*; 3 – гомозигота за нуль-алелем за *Gli-D1*. Стрілками позначено компоненти, що кодуються *Gli-D1b* (1) та *Gli-D1j* (2).

За локусом *Gli-B1* серед нащадків двох рослин F_1 варіанту з гамма-опроміненням спостерігались зернівки, у яких були присутні ω -гліадини, кодовані алелем *Gli-B1b*, але відсутній γ -гліадин від цього блоку (рис. 3.20).

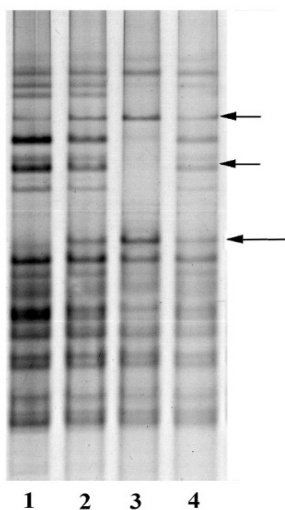


Рис. 3.20 Електрофореграма гліадинів окремих зернівок F_2 (1–4) з рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням. 1 – гетерозигота за мутантним алелем *Gli-B1b* з відсутністю γ -компонента. 2, 4 – гетерозигота *Gli-B1l.b*; 3 – гомозигота за *Gli-B1b*. Стрілками позначено компоненти, кодовані *Gli-B1b*. Довгою стрілкою позначено γ -компонент, кодований *Gli-B1b*.

У даному випадку відсутність синтезу одного гліадину свідчила про появу нуль-алеля за одним геном γ -гліадину у кластері (в алелі *Gli-B1b*).

У однієї рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням серед зернівок F_2 ідентифіковано генотипи зі зміненою рухливістю нижнього ω -компонента блоку секалінів *Gli-B1l* (рис. 3.21). Серед зернівок з цієї рослини більшість мали алелі дикого типу *Gli-B1b*, *Gli-B1l*. При цьому в зоні альфа- і бета-гліадинів, змін в гліадинових спектрах зернівок F_2 не спостерігалось. У цій зоні розміщуються гліадини, кодовані локусами 6 гомеологічної групи хромосом – *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*.

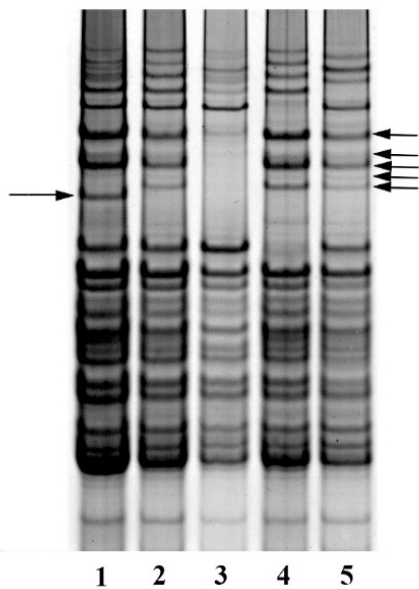


Рис. 3.21 Електрофореграма гліадинів окремих зернівок (1–5) з рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням. 1 – гетерозигота за мутантним алелем *Gli-B1l*, що кодує нижній ω -секалін зі збільшеною рухливістю, позначений довгою стрілкою. 2, 5 – гетерозигота *Gli-B1b.l*; 3 – гомозигота за *Gli-B1b*; 4 – гомозигота за *Gli-B1l*. Короткими стрілками позначено ω -компоненти, кодовані *Gli-B1l*.

Серед нащадків однієї рослини зустрічались зернівки зі зниженою інтенсивністю γ -гліадину, кодованого алелем *Gli-B1b* (рис. 3.22).

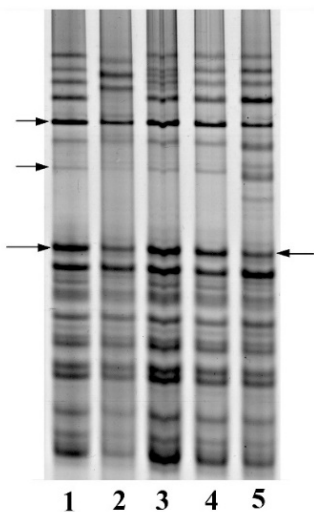


Рис. 3.22 Електрофореграма гліадинів окремих зернівок (1–5) з рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням. 1, 3, 4 – гомозиготи за *Gli-B1b* 2, 5 – зернівки з мутантним алелем *Gli-B1b* зі зниженим синтезом γ -компонента (позначеного довгою стрілкою) (5 – гетерозигота за мутантним алелем). Стрілками позначено компоненти, кодовані *Gli-B1b*.

За локусом *Gli-B2* серед нащадків однієї рослини варіанту з гамма-опроміненням спостерігались зернівки, у яких були присутні верхні β -гліадини, кодовані алелем *Gli-B2b*, та відсутні два нижні β -компоненти (рис. 3.23). Ще у однієї рослини ідентифіковано зернівки з алелем *Gli-B1l* і появою додаткового γ -компонента.

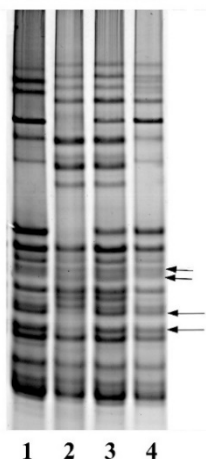


Рис. 3.23 Електрофореграма гліадинів окремих зернівок (1–4) з рослини F_1 варіанту з гамма-опроміненням. 1, 3, 4 – генотипи з алелем *Gli-B2b* 2 – гетерозигота за мутантним алелем *Gli-B2b* з відсутністю синтезу двох нижніх гліадинів (позначені довгими стрілками). Стрілками позначено компоненти, кодовані *Gli-B2b*

3.8.2 Лінії з мутаціями за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1. У даному пункті описано створені нами лінії пшениці м'якої зі спонтанними або індукованими гамма-опроміненням мутаціями за гліадиновими локусами, виділені за допомогою маркерного добору. Зерно з рослин, серед зернівок з яких було виявлено мутанти в гомозиготному або гетерозиготному стані, пересівали на дослідній ділянці до отримання ліній, гомозиготних за виявленою мутацією, яку контролювали електрофорезом запасних білків. Ця група мутантів походить від гібридів F_1 і F_2 від схрещування майже ізогенних ліній за гліадиновими локусами $D4 \times V3$ та $D4 \times V4$ (контрольний варіант та варіант з гамма-опромінення сухих зерен F_1 у дозі 200 Гр) на основі сорту пшениці м'якої озимої Безоста 1.

Практично всі (за одним винятком) описані нижче мутації відбулись за локусом *Gli-B1* та за локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS від жита Petkus. Всі лінії з мутаціями мали алель 'c' за локусом *Glu-B1* на довгому плечі хромосоми 1В, як у сорту Безоста 1. Алелі за іншими локусами запасних білків у мутантів також відповідали алелям сорту Безоста 1 та майже

ізогенних ліній на його основі. На основі сорту Безоста 1 створено лінії з такими мутаціями: 1) нуль-алель за локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS (спонтанна мутація); 2) підсилений синтез одного компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS (спонтанна мутація); 3) Змінена рухливість одного компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS (індукована мутація); 4) нуль-алель за локусом *Gli-A2* (індукована мутація), 5) відсутність синтезу найменш рухливого інтенсивного ω -гліадину, кодованого алелем *Gli-B1b* (індукована мутація); 6) відсутність синтезу γ -гліадину і мінорного ω -гліадину, кодованого алелем *Gli-B1b* (спонтанна мутація). Нижче наведено опис цих мутацій.

Нуль-алель за локусом Gli-R1 у складі транслокації 1BL.1RS. Серед рослин F₂ від схрещування майже ізогенних ліній за гліадиновими локусами D4 × В3 на основі сорту Безоста 1 ідентифіковано рослину, серед нащадків якої спостерігалось розщеплення за присутністю транслокації 1BL.1RS та нуль-алель за *Gli-R1* у складі цієї транслокації. На електрофоретичному спектрі гліадинів лінії з мутацією відсутні всі компоненти, кодовані генами локусу *Gli-R1* (алелем *Gli-B1l*): п'ять секалінів у ω -зоні і один у β -зоні (рис. 3.24, доріжка 2).

Підсилення синтезу одного ω -секалінового компонента, кодованого локусом Gli-R1 у складі транслокації 1BL.1RS. Серед 448 рослин F₁ від схрещування майже ізогенних ліній за гліадиновими локусами D4 × В3 на основі сорту Безоста 1 ідентифіковано одну рослину, у F₂ якої зустрічались зернівки з підсиленим синтезом четвертого зверху ω -секалінового компонента блоку секалінів, кодованих алелем *Gli-B1l*, який є маркером 1BL.1RS транслокації (рис. 3.24, доріжка 4). Аналіз інтенсивності смуги даного секаліна на електрофореграмі за допомогою програми GelAnalyzer показав, що у мутанта збільшилась інтенсивність четвертого зверху ω -секалінового компонента на електрофореграмі в приблизно 4–5 разів, порівняно з вихідною лінією (рис. 3.25). Дана мутація є спонтанною.

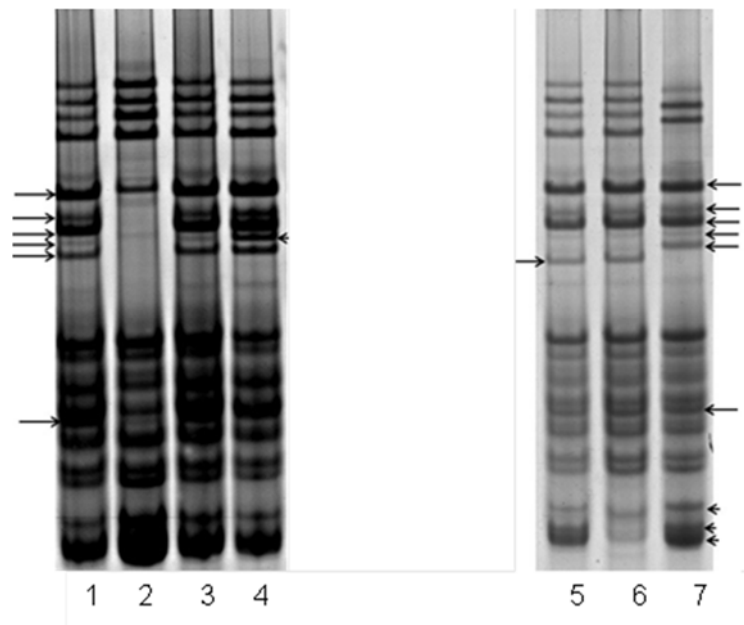


Рис. 3.24 Електрофоретичні спектри гліадинів ліній на основі сорту Безоста 1 з мутаціями локусу *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS: 1, 3 – лінія В3D4; 2 – мутантна лінія з нуль-алелем за локусом *Gli-R1*; 4 – мутант з підсиленням синтезом одного ω -секалінового компонента, кодованого *Gli-R1* (відмічено короткою стрілкою); 5 – мутант зі збільшеною рухливістю ω -секалінового компонента (відмічено стрілкою), кодованого *Gli-R1*; 6 – такий же мутант, але з нуль-алелем за локусом *Gli-A2*; 7 – лінія В3. Гліадини, кодовані алелем *Gli-A2b*, показані короткими стрілками. Довгими стрілками зліва і справа показано секаліни, кодовані локусом *Gli-R1* (алелем *Gli-B1l*).

*Змінена рухливість одного компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS.* Серед зернівок однієї рослини F_1 від схрещування D4 \times В3 у варіанті з гамма-опроміненням сухих зерен дозою 200 Гр було ідентифіковано генотипи зі збільшеною рухливістю нижнього ω -компонента блоку секалінів, кодованого *Gli-R1* (алеля *Gli-B1l*) (рис. 3.21, доріжка 1, рис. 3.24, доріжки 5, 6). Було проведено тест на алелізм щодо даної мутації. Для цього проведено гібридизацію між відібраною мутантною лінією зі зміненим блоком секалінів і лінією В3 з алелем *Gli-B1l* дикого типу (1BL.1RS транслокацією) та проаналізовано розщеплення у зерен F_2 від цього схрещування. Розщеплення за локусом *Gli-B1* (фактично, *Gli-R1*) серед зернівок F_2 – 52 гомозиготи з *Gli-B1l* : 42 гетерозиготи з двома дозами *Gli-B1l* : 56 гетерозигот з двома дозами мутантного алеля : 50

гомозигот з мутантним алелем, відповідало розщепленню 1:1:1:1 ($\chi^2 = 2,08$). Отже, одержано мутантний алель за секаліновим локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS.

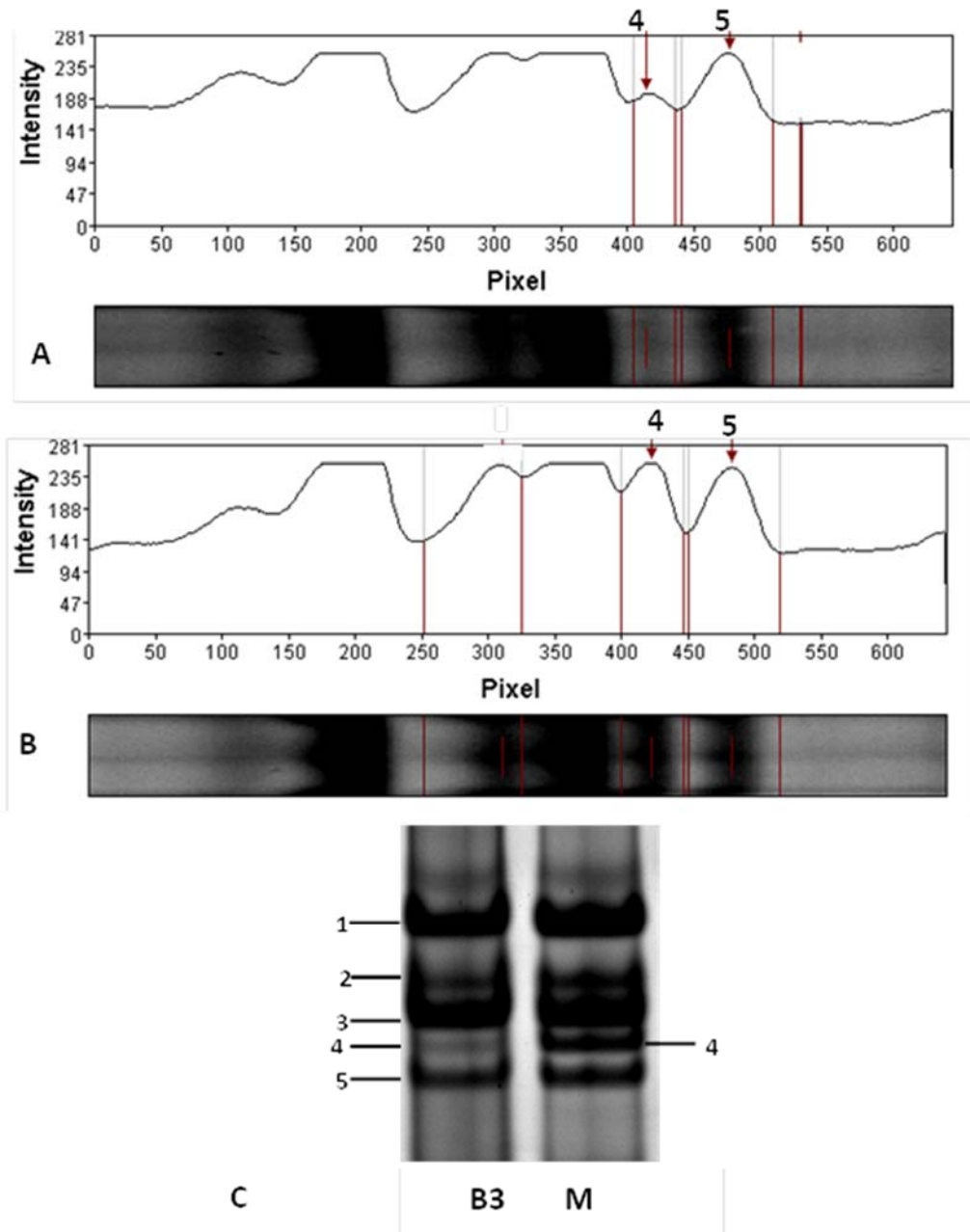


Рис. 3.25 Інтенсивність електрофоретичних спектрів секалінів лінії В3 (А) і мутанта з підсиленим синтезом ω -секаліна 4 (В), визначена за допомогою програми GelAnalyzer. С –спектр секалінів лінії В3 і мутанта з підсиленим синтезом ω -секаліна 4 (М). Цифрами позначено компоненти секалінів.

Нуль-алель за локусом Gli-A2. У вищезгаданій лінії зі зміненою рухливістю одного компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі транслокації

1BL.1RS, індукованою гамма-опроміненням, відмічено появу нуль-алеля за локусом *Gli-A2* (рис. 3.24, доріжка 6), якої спочатку серед нащадків вихідної рослини F₁ і у щойно виділеного мутанта зі зміненим спектром секалінів не спостерігалось (див. рис 3.21).

Відсутність синтезу найменш рухливого інтенсивного ω-гліадин, кодованого алелем Gli-B1b. Серед рослин F₁ комбінації схрещування D4 × B4 варіанту з гамма-опроміненням виявлено рослину, в F₂ якої зустрічались зернівки гліадинові спектри яких не мали інтенсивного ω-гліадин, кодованого алелем *Gli-B1b*, який має найнижчу рухливість серед компонентів блоку на електрофореграмі (рис. 3.26, доріжка 1). При цьому у даного мутанта був присутній мінорний ω-гліадин з більшою рухливістю і γ-гліадин.

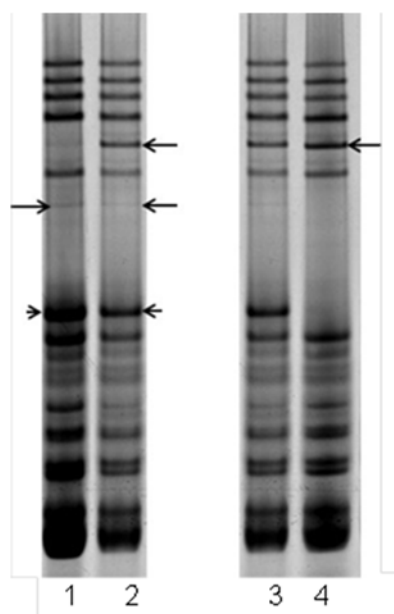


Рис. 3.26 Електрофоретичні спектри гліадинів ліній на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1 з мутаціями алеля *Gli-B1b*: 1 – мутант з відсутністю найменш рухливого інтенсивного ω-гліадин блоку, кодованого *Gli-B1b*; 2, 3 – лінія D4; 4 – мутант з відсутністю γ-гліадин і мінорного ω-гліадин, кодованого *Gli-B1b*. Довгими стрілками показано ω-гліадини, короткою – γ-гліадин, кодовані *Gli-B1b*.

Відсутність синтезу γ-гліадин і мінорного ω-гліадин, кодованого алелем Gli-B1b. Серед зернівок однієї рослини F₁ від схрещування майже ізогенних ліній за гліадиновими локусами D4 × B3 було ідентифіковано спонтанний мутант в гліадиновому спектрі якого були відсутні γ-гліадин і нижній мінорний ω-гліадин, кодовані алелем *Gli-B1b*: на електрофореграмі присутній лише інтенсивний найменш рухливий ω-гліадин з цього блоку білків (рис. 3.26, доріжка 4). Фенотипічно (за компонентами електрофоретичного спектру) дана мутація є комплементарною описаній вище мутації.

Серед виділених мутантів на основі сорту Безоста 1, у трьох випадках мутації за гліадиновими локусами були індуковані гамма-опроміненням, і у трьох випадках мутації виникли спонтанно. Появу нуль-алеля за локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS, нуль-алеля за *Gli-A2* та мутацій, пов'язаних зі втратою окремих гліадинових компонентів можна пояснити утворенням делецій. Зміна рухливості компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS, могла також виникнути у результаті делеції в гені, однак не виключено, що мутація, що викликала зміну рухливості компонента, могла відбутись і за рахунок нуклеотидної заміни, що призвела до зміни заряду білкової молекули. Особливий інтерес викликає мутація з підсиленням інтенсивності одного ω -секалінового компонента, кодованого локусом *Gli-R1* у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS. Припущення, що це підсилення може бути викликане дуплікацією гена, що кодує цей компонент, є малоімовірним, оскільки, зважаючи на рівень синтезу цього компонента у вихідного алеля, кількість копій має стати не менше п'яти. Більш вірогідним поясненням є підвищення ефективності транскрипції гена, що кодує цей секалін за рахунок мутацій у промоторній області або дерепресії транскрипції. На можливу дерепресію транскрипції вказує той факт, що інтенсивність цього компонента на електрофореграмі стає такою ж як і інтенсивність сусідніх з ним секалінів.

Три з виділених нами мутантів за гліадиновими локусами на базі сорту Безоста 1 пов'язані з генами секалінів на пшенично-житній транслокації 1BL.1RS. Дві інші мутації стосуються алеля *Gli-B1b*, який є найпоширенішим алелем цього локусу серед українських сортів пшениці м'якої (у 68% сортів) (Kozub et al., 2017). Лінії з мутантними алелями, пов'язаними з відсутністю ексинтезу певних гліадинів, контрольованими *Gli-B1b* можуть бути матеріалом для дослідження ролі окремих глютенових білків у формуванні хлібопекарної якості зерна.

3.8.3. Вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на деякі показники якості зерна пшениці м'якої. Було досліджено вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на показники якості зерна пшениці м'якої: SDS-седиментація, твердозерність,

виповненість зерна, вміст білку в зерні. Для порівняння для кожного мутанта було підбрано відповідну лінію на основі сорту Безоста 1, яка має за рештою локусів запасних білків аналогічний генотип (табл. 3.11). Порівнювали дані у мутантної лінії(й) та відповідної майже ізогенної лінії: 1) В3D4 і В3D4-3r; 2) В3 і В3-2sw; 3) D4, D4-0g і D4-0w; 4) Безоста 1 і В1-0g.

Таблиця 3.11.

Генотип вихідних сортів і ліній та мутантів на їх основі за гліадиновими локусами

Сорт, лінія	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>
Безоста 1	<i>b</i>	<i>b</i>
В3D4	<i>l</i>	<i>j</i>
В3	<i>l</i>	<i>b</i>
D4	<i>b</i>	<i>b</i>
В3D4-3r	мутація <i>l</i> з більшою рухливістю нижнього омега-гліадина	<i>j</i>
В3-2sw	мутація <i>l</i> з підсиленням синтезу одного ω- секаліна	<i>b</i>
D4-0g	мутація <i>b</i> з відсутністю синтезу γ-гліадина і мінорного ω-гліадина	<i>j</i>
D4-0w	мутація <i>b</i> з відсутністю синтезу найменш рухливого інтенсивного ω-гліадина	<i>j</i>
В1-0g	мутація <i>b</i> з відсутністю синтезу γ-гліадина і мінорного ω-гліадина	<i>b</i>

Електрофоретичні спектри гліадинів мутантів і відповідних ліній з мутаціями алеля *Gli-B1b* показано на рис. 3.27. У індукованого мутанта D4-0w в електрофоретичному спектрі гліадинів відсутній інтенсивний ω-гліадин з найменшою рухливістю серед компонентів блоку, контрольованого алелем *Gli-B1b* (рис. 3.27, доріжка 6), але наявні мінорний ω-гліадин з більшою рухливістю і γ-

гліадин, контрольовані *Gli-B1b*. Лінія D4-0w має алель *Gli-D1j*, тому формою з відповідним генотипом за локусами запасних білків вибрано лінію D4 (рис. 3.27, доріжка 1). Лінія D4 також є відповідною формою для порівняння з іншим (спонтанним) мутантом, D4-0g, гліадиновий спектр якого не має γ -гліадину і нижнього міnorного ω -гліадину, кодованих *Gli-B1b* (рис. 3.27, доріжка 2). Спонтанний мутант був гетерозиготою за локусом *Gli-D1*, тому було виділено сестринську лінію B1-0g з такою ж мутацією. Лінія B1-0g мала алель *Gli-D1b*, тому формою для порівняння з аналогічним генотипом за локусами запасних білків вибрано сорт Безоста 1.

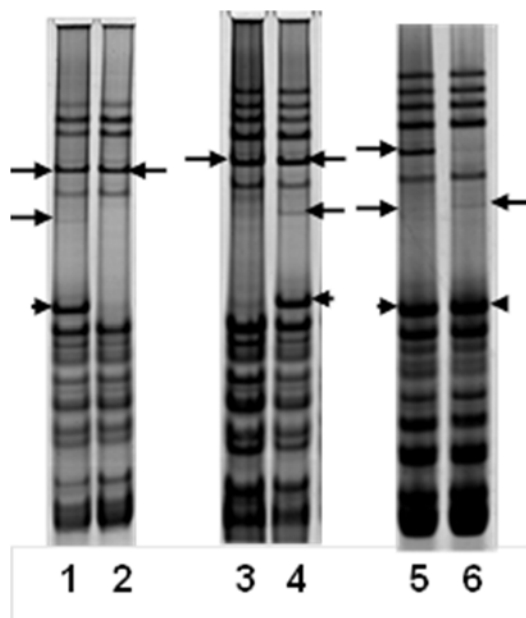


Рис. 3.27 Електрофоретичні спектри гліадинів ліній на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1 з мутаціями алеля *Gli-B1b* та відповідних ліній для порівняння: 1 – Безоста; 2 – лінія B1-0g; 3 – лінія D4-0g; 4, 5 – лінія D4; 6 – лінія D4-0w. Довгими стрілками показано омега-гліадини, короткою – гамма-гліадин, кодовані *Gli-B1b*.

Було досліджено дві лінії з мутаціями в локусі *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS. Лінія B3-2sw мала підсилений синтез одного омега-секаліна (рис. 3.28, доріжка 2), на рівні інтенсивності нижнього компонента відповідного блоку, кодованого *Gli-R1* (*Gli-B1l*). Для B3-2sw формою для порівняння була лінія B3. Інший мутант, B3D4-3r, має збільшену рухливість нижнього омега-секаліна (рис. 3.28, доріжка 3). Відповідним немутантним генотипом для цієї форми слугує лінія B3D4.

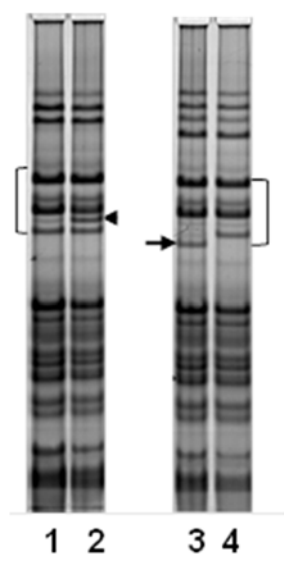


Рис. 3.28. Електрофоретичні спектри гліадинів ліній на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1 з мутаціями локусу *Gli-R1* у складі 1BL.1RS (алеля *Gli-B1l*) та відповідних ліній для порівняння: 1 – лінія В3; 2 – мутантна лінія В3-2sw; 3 – мутантна лінія В3D4-3r; 4 – лінія В3D4. Дужкою відмічено зону ω -секалінів, кодованих *Gli-R1*. Короткою стрілкою показано ω -секалін з підсиленням інтенсивності, довгою – ω -секалін зі збільшеною рухливістю

Порівняння середніх значень досліджених ознак якості зерна у мутантів локусу *Gli-R1* та відповідних ліній на основі Безостої 1 за допомогою НІР не виявило істотних відмінностей (табл. 3.12). Проте з використанням Т-критерію Уїлкоксона виявлено, що лінії В3-2sw і В3D4-3r мали істотно нижчу твердозерність, ніж відповідні немутантні лінії ($T = 0$ для 5 порівнянь, $P = 0,05$).

Таблиця 3.12

Середні значення ознак якості зерна у мутантів за локусом *Gli-R1* у складі 1BL.1RS транслокації (алель *Gli-B1l*) та відповідних ліній пшениці м'якої на основі сорту Безоста 1

Лінія, сорт	SDS-седиментація, мл	Білок, %	Твердозерність, у.о.	Виповненість, бали
В3D4	44,3	12,6	14,3	8,7
В3D4-3r	44,0	12,1	8,3	9,3
НІР _{0,05}	4,6	0,9	6,3	1,3
В3	50,0	15,0	20,0	7,7
В3-2sw	52,0	15,4	15,0	7,7
НІР _{0,05}	2,3	0,9	7,1	1,3

Не виключено, що у випадку індукованої мутації у лінії В3D4-3r на твердозерність можуть також впливати інші неідентифіковані мутації, викликані гамма-опроміненням. Однак, для лінії В3-2sw зі спонтанною мутацією малоїмовірною є поява іншої мутації, що знижує твердозерність. Отже, мутація, що проявляється у підсиленні інтенсивності ω -секаліна у лінії В3-2sw знижує твердозерність порівняно з показником у носія незміненого алеля локусу *Gli-R1* від жита Petkus.

Мутанти з відсутністю синтезу двох гліадинів – γ -гліадин і нижнього мінорного ω -гліадин, кодованих *Gli-B1b*, мали виповненість зерна на рівні відповідних ліній без мутацій. Зерна мутантної лінії D4-0w з відсутністю мажорного ω -гліадин блоку, кодованого *Gli-B1b*, були гірше виповненими (табл. 3.13).

Таблиця 3. 13

Середні значення ознак якості зерна у ліній з мутаціями алеля *Gli-B1b* та відповідних ліній пшениці м'якої на основі сорту Безоста 1

Лінія, сорт	SDS-седиментація, мл	Білок, %	Твердозерність, у.о.	Виповненість
D4	50,3	12,3	27,0	9,3
D4-0g	64,3	12,8	15,3	9,7
D4-0w	51,7	14,6	26,7	7,7
НІР _{0,05}	11,8	2,2	12,1	1,2
Безоста 1	53,0	13,5	26,7	9,0
В1-0g	56,0	12,2	13,3	10,0
НІР _{0,05}	13,4	2,8	6,5	1,6

Лінія D4-0w також мала на 2% більший вміст білку, ніж майже ізогенна лінія D4. Однак, оскільки ця мутація є індукованою, не виключено, що на цей показник

можуть впливати мутації в інших генах. Лінія D4-0g мала статистично істотно вищий показник SDS-седиментації, порівняно з показником лінії D4. Для лінії B1-0g істотної різниці не виявлено за цим показником при порівнянні з Безостою 1. Лінії з відсутністю синтезу γ -гліадину і нижнього мінорного ω -гліадину, кодованих *Gli-B1b*, були менш твердозерними, ніж відповідні лінії без мутацій, але різниця була істотною лише для лінії B1-0g

Отже, мутації за локусом *Gli-R1* та мутація за відсутністю синтезу γ -гліадину і нижнього мінорного ω -гліадину приводили до зниження твердозерності. Відомо, що твердозерність визначається алелями локусу пуроіндолінів (Pasha et al., 2010). Водночас, QTL твердозерності також виявлено на інших хромосомах, зокрема і на хромосомі 1B (Goel et al., 2019). Підвищення показника SDS-седиментації у лінії з мутацією за алелем *Gli-B1b*, що приводить до відсутності синтезу γ -гліадину і нижнього мінорного ω -гліадину, можливо, пояснюється компенсаторним синтезом інших глютенових білків (Piston et al., 2011). Варто зазначити, що при значно більших делеціях у сорту Chinese Spring, які охоплювали цілі локуси *Gli-B1/Glu-B3*, не виявлено істотного впливу цих мутацій на силу тіста і вміст білку (Tanaka and Tsujimoto, 2012). У випадку індукованих мутацій виявлені ефекти на показники якості зерна можуть бути викликані мутаціями і в інших локусах.

3.8.4 Спонтанні мутанти за гліадиновими локусами, відібрані серед рослин F₂ Одеська червоноколоса × Б-16. Серед 2025 рослин F₂ озимої м'якої пшениці від схрещування Одеська червоноколоса × Б-16 було виявлено рослини, гетерозиготні за присутністю нуль-алелів за гліадиновими локусами: дві рослини, гетерозиготні за нуль-алелем за локусом *Gli-B1* і одну рослину, гетерозиготну за нуль-алелем за локусом *Gli-D1*. Пересівом та маркерним доббором створено лінії F₆: лінію з нуль-алелем за локусом *Gli-B1* (OB-Bnull), та лінію з нуль-алелем за локусом *Gli-D1* (OB-Dnull) (рис 3.29).

Найбільш вірогідно, що нуль-алелі за *Gli-B1* і за *Gli-D1* виникли в результаті делеції. Вихідна рослина F₂, серед нащадків якої було відібрано лінію з нуль-алелем за локусом *Gli-B1*, була гетерозиготною за нуль-алелем цього локусу та за алелем *Gli-B1c*. Алель *Gli-B1c* походить від сорту Одеська червоноколоса. Цей алель експресує характерні омега-гліадини, кодовані тісно зчепленим локусом *Gli-B5*, який, в свою чергу зчеплений з геном червоного кольору колоскових лусок *Rg-B1b* (Pogna et al., 1993; Собко и Созинов, 1997). У лінії OB-Vnull, крім втрати гліадинів, кодованих алелем *Gli-B1c*, також відсутнє червоне забарвлення колосу. Це вказує на те, що делеція охоплює також локус, розміщений на відстані в кілька сМ. Частота появи генотипів з нуль-алелем локусу *Gli-B1* і *Gli-D1* в F₂ комбінації схрещування Одеська червоноколоса × Б-16 становить 0,1% і 0,05%, відповідно.

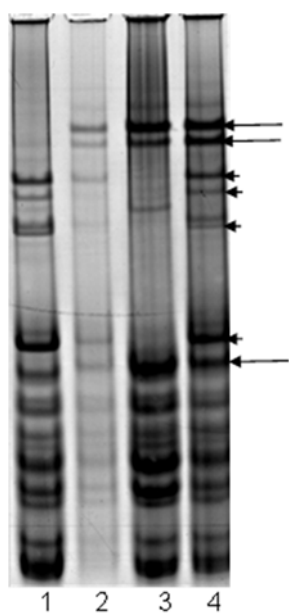


Рис. 3.29 Електрофореграма гліадинів пшениці м'якої: 1 – лінія з нуль-алелем локусу *Gli-D1*; 2, 4 – Одеська червоноколоса; 3 – лінія з нуль-алелем локусу *Gli-B1*. Довгими стрілками показано компоненти, кодовані алелем *Gli-D1f*, короткими – *Gli-B1c*.

3.9 Ідентифікація пшенично житньої транслокації 1AL.1RS типу Amigo у сортів української і російської селекції

З використанням електрофорезу проламінів в кислому середовищі вперше було ідентифіковано присутність пшенично житньої транслокації 1AL.1RS типу Amigo серед сортів пшениці м'якої української селекції зони Правобережного Лісостепу (рис. 3.30): Експромт (МПП); Колумбія, Золотоколоса, Смуглянка і Веснянка (ІФРiГ, МПП); Раствавиця (БЦСС) (Козуб та інш., 2005).

Аналогічно з позначенням алеля, кодованого локусом *Gli-R1*, транслокації 1BL.1RS як *Gli-B11* (Metakovsky, 1991), нами було запропоновано позначення секалінового алеля кодованого локусом *Gli-R1* транслокації 1AL.1RS типу Amigo, в генофонді пшениці м'якої як *Gli-A1w* (Kozub et al., 2009). Варто зазначити, що сорти Експромт і Колумбія аналізували раніше, але їм приписували інші пшеничні алелі (Sozinov et al., 1999; Благодарова та інш., 2004).

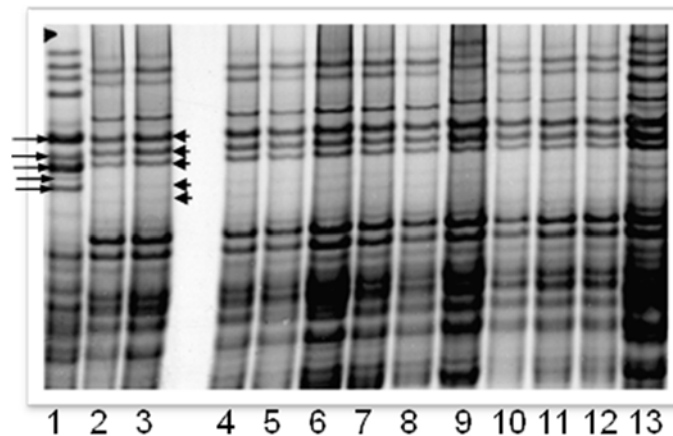


Рис. 3.30 Електрофореграма гліадинів зразків пшениці м'якої з пшенично-житніми транслокаціями: 1 – лінія Б-16; 2, 3 – Колумбія; 4 – Експромт; 5, 6 – Веснянка, 7, 8 – Смуглянка, 9 – Amigo; 10–12 – Раставиця; 13 – лінія 7086 AR. Довгими стрілками позначено блок секалінів-маркер 1BL.1RS типу Кавказ, короткими стрілками – блок секалінів-маркер 1AL.1RS типу Amigo

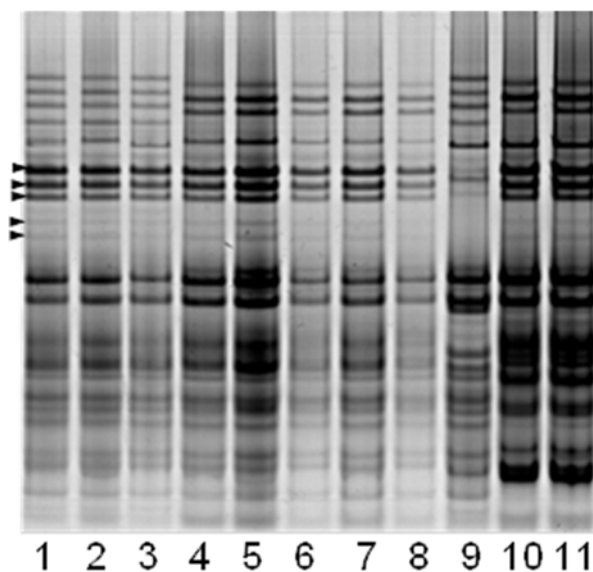


Рис. 3.31 Електрофореграма гліадинів сортів і ліній пшениці м'якої з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo: 1-3 – Княгиня Ольга; 4-8 – Вихованка; 9 – генотип без транслокації; 9, 10 – Смуглянка. Стрілками відмічено блок секалінів, що є маркером 1AL.1RS типу Amigo.

Транслокацію 1AL.1RS типу Amigo ідентифіковано і у лінії 7086 AR, створену д.б.н. О.І Рибалкою в СГІ (Козуб та інш., 2005). Пізніше було ідентифіковано перші

комерційні сорти з цією транслокацією селекції СГІ – Княгиня Ольга, Вихованка (рис. 3.31) (Козуб та інш., 2010с).

З використанням запасних білків як генетичних маркерів нами також вперше виявлено транслокацію 1AL.1RS типу Amigo серед російських сортів – у сорту Богданка (ГНУ БелНИИСХ Росельхозакадемії) (рис. 3.32). При реєстрації цього сорту блок секалінів, ймовірно, ідентифікували як компоненти, контрольовані інтрогресією від пирію (спочатку було вказано таке походження: «индивидуальный отбор из гибридной популяции F₂ {[BC₁(Одесская полукарликовая x *Aegilops cylindrica* – одесская популяция)] x Пырей – спонтанная гибридизация} x Волжская 16»), а потім у родовід було додано сорт Amigo («индивидуальный отбор из гибридной популяции F₂ {[BC₁(Одесская полукарликовая x *Aegilops cylindrica* – одесская популяция)] X Пырей – спонтанная гибридизация} Amigo X Волжская 16») (Козуб и др., 2012b).

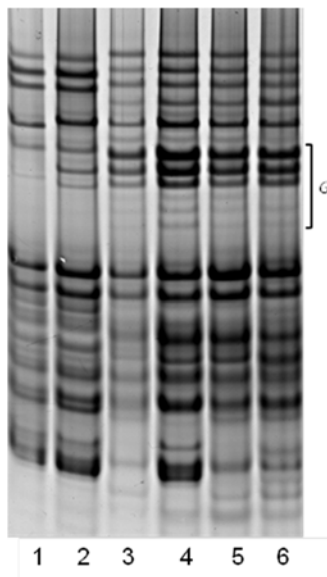


Рис. 3.32 Електрофореграма гліадинів пшениці м'якої озимої: 1 – Безоста 1, 2 лінія В4, 3, 5 – Богданка, 4 – Amigo, 6 – лінія 7086AR. Дужкою позначено секаліни, кодовані алелем *Gli-A1w* у складі транслокації 1AL.1RS типу Amigo

3.10 Ідентифікація нового секалінового локусу *Sec-N* на плечі 1RS

Дослідження Rogowsky et al. (1991) та Lukaszewski (2000) показали, що локус *Sec-1* (позначений також *Gli-R1* (McIntosh et al., 2013)) розміщений на житній хромосомі 1RS, не є гомеологічним до локусів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*. Lukaszewski (2000) припустив, що *Sec-1* може бути гомеологічним локусу *Gli-B3*.

У нашому дослідженні нам вдалось картувати новий секаліновий локус на відстані біля 22 сМ дистально стосовно локусу *Sec-1* (Kozub et al., 2014b).

Було проведено аналіз запасних білків, зокрема, секалінів матеріалу пшениці, створеного к.б.н. І.І. Моцним (СГІ): зерна ліній озимої м'якої пшениці *Hostianum* 273/97 (Н273), *Hostianum* 242/97-2 (Н242) та зерна F₂ від комбінацій схрещування Н273 × Н242. Лінія Н242 має житню 1BL.1RS транслокацію типу Кавказ (1RS від жита *Petkus*). Лінія Н273 має пшенично-житнє заміщення (1B)1R від октоплоїдного тритикале АД825 (*Гостіанум* 237 / жито *Воронезьке* СГІ) (Моцный и др., 2009), тобто несуть хромосому 1R від жита *Воронезьке* СГІ.

Гліадинові спектри ліній Н273, Н242 із житніми інтрогресіями та зерен F₂ від схрещування Н273 × Н242 показано на рис. 3.33–3.36. У лінії Н242 в електрофоретичному спектрі гліадинів присутній характерний блок секалінів для сортів з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ (алель *Gli-B1l*) від жита *Petkus*. Лінія Н273 із заміщеною хромосомою 1R від октоплоїдного тритикале АД825 має інший алель локусу *Sec-1* (*Gli-R1*), який відрізняється за кодованим ним спектром секалінів від алеля *Gli-B1l* (рис. 3.33). Цей алель ми умовно позначили *Gli-R1r^{cwx}*. Обидві лінії Н273, Н242 мають однакові алелі *Gli-A1a*, *Gli-D1j*, *Glu-A1a* і *Glu-D1d* (рис. 3.33).

За локусом *Glu-B1* на плечі 1BL лінія Н242 несе алель *s*. Лінія Н273 із заміщеною хромосомою 1R має алель локусу *Glu-R1*, що кодує дві субодиниці, умовно позначений *z*.

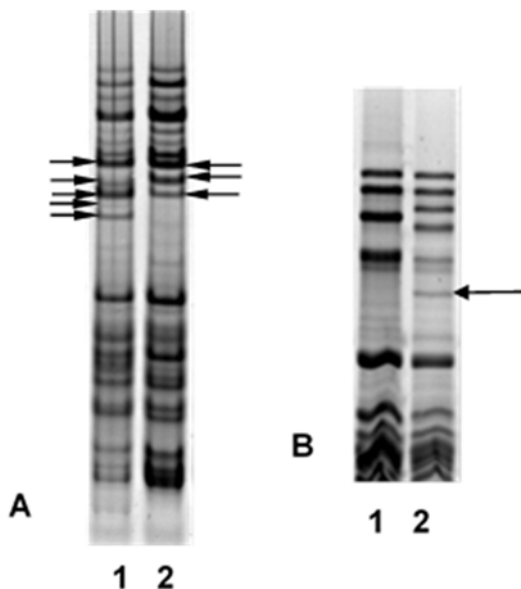


Рис. 3.33 Електрофореграма гліадинів в кислих умовах (А) та SDS-електрофореграма загального білку зерна (В) ліній пшениці м'якої з житніми інтрогресіями: 1 – лінія Н273; 2 – лінія Н242. Стрілкою показано секалін 'х', генетичний контроль якого вивчався.

При аналізі спектрів загальних відновлених білків ендосперму на SDS-електрофореграмах у лінії H273 нами ідентифіковано високомолекулярний білок, позначений 'x', який був відсутній у лінії H242 (рис. 3.33, білок відмічено стрілкою). Цей білок знаходився в зоні електрофореграми під високомолекулярними субодиницями глютенінів (приблизно 70 кДа).

Для того щоб визначити, чи ідентифікований новий білковий компонент 'x' є гліадином чи субодиницею глютеніну, що входить до складу агрегатів, проводили SDS-електрофорез відновлених бета-меркаптоетанолом та невідновлених загальних білків зерна (рис. 3.34). При електрофорезі невідновлених білків, на електрофореграмах відсутні білки, що формують полімери через дисульфідні зв'язки. На рис. 3.34 видно, що в спектрі невідновлених білків відсутні деякі білки: високомолекулярні та низькомолекулярні субодиниці глютенінів. Компонент 'x' присутній в електрофоретичних спектрах як відновлених, так і невідновлених білків лінії H273. Тому можна зробити висновок, що цей компонент не входить у глютеніновий комплекс, а є мономерним секаліном.

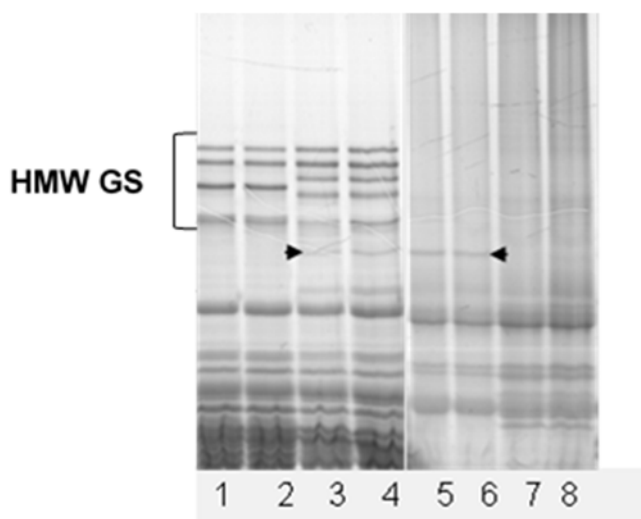


Рис. 3.34 SDS-електрофореграма загальних білків зерна ліній пшениці озимої м'якої з житніми інтрогресіями. 1–4 білки, відновлені 2-меркаптоетанолом; 5–8 – невідновлені білки. 1, 2, 7, 8) лінія H242; 3–6) лінія H273. Компонент 'x' показано стрілками. HMW GS – високомолекулярні субодиниці глютенінів.

Для дослідження генетичного контролю високомолекулярного мономерного секаліна 'х', проведено електрофорез запасних білків в кислому середовищі та SDS-електрофорез загального білку зерна вибірки зернівок F₂ від схрещування H273 × H242 (рис. 3.35, 3.36).

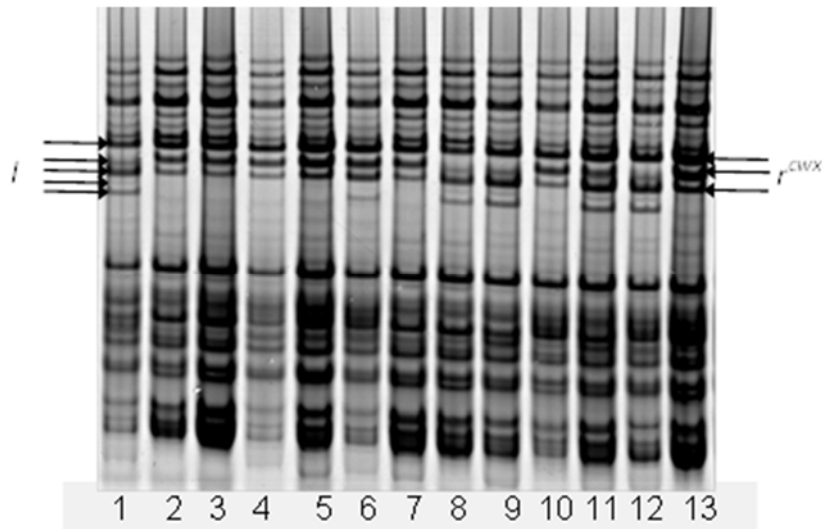


Рис. 3.35 Електрофореграма спирторозчинних білків (електрофорезу в ПААГ в кислому середовищі) ліній пшениці озимої м'якої H242 (1), H273 (13), окремих зернівок F₂ від схрещування H273 × H242 (2–12). стрілками показано омега-секаліни, кодовані алелями *l* (1) і *r^{swx}* (13).

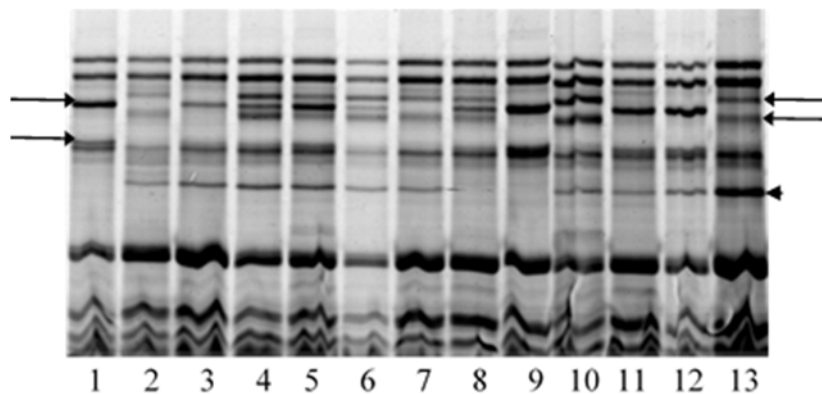


Рис. 3.36 SDS-електрофореграма відновлених білків зерна ліній пшениці озимої м'якої H242 (1), H273 (13), окремих зернівок F₂ від схрещування H273 × H242 (2–12) . Довгими стрілками показано компоненти, кодовані алелем *Glu-B1c* – зліва (1), алелем *Glu-R1z* – справа (13), короткою стрілкою позначено секалін 'х', кодований новим локусом *Sec-N*.

Ген з невідомою локалізацією, що кодує вказаний білок 'x', було умовно позначено *Sec-N*. Розщеплення за локусами *Gli-R1*, *Glu-B1/Glu-R1*, *Sec-N* (за присутністю-відсутністю високомолекулярного мономерного білка) в F₂ наведено в табл. 3.14. Присутність мономерного високомолекулярного секаліна від жита Воронезьке СГІ позначено як 'x', а його відсутність - як 'o'. Розщеплення відповідало 1: 2: 1 за локусом *Gli-R1* та відрізнялось від менделівського за локусами *Glu-R1/Glu-B1* і *Sec-N* за рахунок нестачі гамет із житнім плечем 1RL (*Glu-R1z*) ($P < 0,01$) та дещо більшої, ніж очікувано, частки генотипів з відсутністю високомолекулярного білка 'x' ($P < 0,05$).

Таблиця 3.14

Кількість зернівок F₂ з різними генотипами за локусами запасних білків від схрещування Н273 × Н242

Комбінація схрещування	Локус, генотип			
	<i>Gli-R1</i>	<i>l.l</i>	<i>l.r^{сwх}</i>	<i>r^{сwх}.r^{сwх}</i>
88		147	101	6,3
<i>Glu-R1/Glu-B1</i>	<i>c.c</i>	<i>c.z</i>	<i>z.z</i>	$\chi^2_{(1:2:1)}$
	136	109	88	53,6**
<i>Sec-N</i>	<i>x-</i>	<i>o</i>	$\chi^2_{(3:1)}$	
	235	104	5,8*	

Примітка. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$

Серед сумарної вибірки проаналізованих зернівок F₂ виявлено зернівки з відсутністю компонентів, кодованих локусами *Glu-B1/Glu-R1* і *Gli-R1* (нуль-алелями) з частотою 1,8%: одну зернівку з відсутністю компонентів, кодованих цими локусами, три з відсутністю компонентів, кодованих *Glu-B1/Glu-R1*, і дві з відсутністю секалінів, кодованих *Gli-R1*, що може свідчити про деякі порушення у мейозі у даних гібридів та формування анеуплоїдів.

Таблиця 3.15

**Кількість генотипів з нуль-алелями (o) серед зернівок F₂ від
схрещування Н273 × Н242**

Генотип			Кількість зернівок
<i>Glu-B1/Glu-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Sec-N</i>	
o	o	o	1
o	<i>I^{СМХ}.I^{СМХ}</i>	x-	3
z.z	o	o	2

Розщеплення за парами локусів запасних білків у вибірці зерен F₂ Н273 × Н242 наведено в табл. 3.16.

Таблиця 3.16

**Кількість зерен F₂ від схрещування Н273 × Н242 з різними генотипами за
парами локусів запасних білків**

Локус, алель	Локус, алель,		
	<i>Gli-R1l.l</i>	<i>Gli-R1l.z</i>	<i>Gli-R1z.z</i>
<i>Glu-B1c.c</i>	67	49	19
<i>Glu-B1c/Glu-R1z</i>	9	84	16
<i>Glu-R1z.z</i>	10	14	62
	<i>Gli-R1l.l</i>	<i>Gli-R1l.z</i>	<i>Gli-R1z.z</i>
<i>Sec-N</i> o	58	38	3
<i>Sec-N</i> x-	28	109	94
	<i>Glu-B1c.c</i>	<i>Glu-B1c/Glu-R1z</i>	<i>Glu-R1z.z</i>
<i>Sec-N</i> o	58	25	16
<i>Sec-N</i> x-	77	84	70

Позаяк одна з батьківських форм, Н242, має транслокацію 1BL.1RS (житнє плече 1RS), а лінія Н273 – житню хромосому 1R, що замістила пшеничну хромосому 1B, то рекомбінація між хромосомами 1BL.1RS і 1R у мейозі може

відбуватись лише в короткому плечі 1RS. Це означає, що частота рекомбінації між локусами *Gli-R1* і *Glu-R1* (*Glu-B1*) фактично є частотою рекомбінації між центромерою і локусом *Gli-R1*. Аналогічно – частота рекомбінації між *Sec-N* і *Glu-R1* (*Glu-B1*) є частотою рекомбінації між центромерою і *Sec-N*. Частота рекомбінації та відстань у сМ для досліджених комбінацій схрещування та сумарної вибірки наведено в табл. 3.17.

Таблиця 3.17

Частота рекомбінації та відстань (\pm стандартна похибка) між локусами запасних білків у зерен F₂ від схрещування H273 x H242

Пара локусів	χ^2	Частота рекомбінації	Відстань, сМ
<i>Gli-R1</i> - <i>Glu-R1/Glu-B1</i> *	256,8	24,5 \pm 2,0	26,8 \pm 2,6
<i>Gli-R1</i> - <i>Sec-N</i>	129,4	21,4 \pm 2,5	22,9 \pm 3,1
<i>Glu-R1/Glu-B1</i> * - <i>Sec-N</i>	86,3	38,5 \pm 3,2	51,0 \pm 7,9

Примітка. * між центромерою і відповідним локусом

Частота рекомбінації між локусом *Gli-R1* (*Sec-1*) та центромерою (*Glu-R1/Glu-B1*) становить 24,5 \pm 2,0%, а відстань – 26,8 \pm 2,6 сМ. Одержана в нашому дослідженні відстань близька до відстані отриманої в дослідженні Singh et al. (1990) (26,1 сМ) та дещо менша, ніж відстань, визначена з використанням індукованих рекомбінантів між 1BS і 1RS від жита Petkus –33,6–36,4 сМ (Lukaszewski, 2000; Sharma et al., 2009) Аналіз літератури показує, що в залежності від проаналізованого матеріалу відстані між локусом *Gli-R1* і центромерою та між *Gli-R1* та *Glu-R1* можуть відрізнитись (Singh et al., 1990).

Частота рекомбінації між локусом *Gli-R1* (*Sec-1*) та локусом *Sec-N* складає 21,4 \pm 2,5%, а відстань між локусами – 22,9 \pm 3,1 сМ. Найбільшу частоту рекомбінації було виявлено між центромерою (*Glu-R1/Glu-B1*) і локусом *Sec-N* – 38,5 \pm 3,2%. Відповідно, локус *Sec-N* знаходиться на відстані 51,0 \pm 7,9 сМ від центромери. Отже, визначені нами відстані між локусами, вказують, що високомолекулярний

компонент 'х' на SDS-електрофореграмі загальних білків кодується новим локусом *Sec-N*, розміщеним дистально від локусу *Gli-R1 (Sec-1)* на плечі 1RS.

Схему розміщення секалінових локусів *Sec-1 (Gli-R1)* і *Sec-N* на 1RS відносно центромери, одержану на основі наших досліджень, наведено на рис. 3.37.

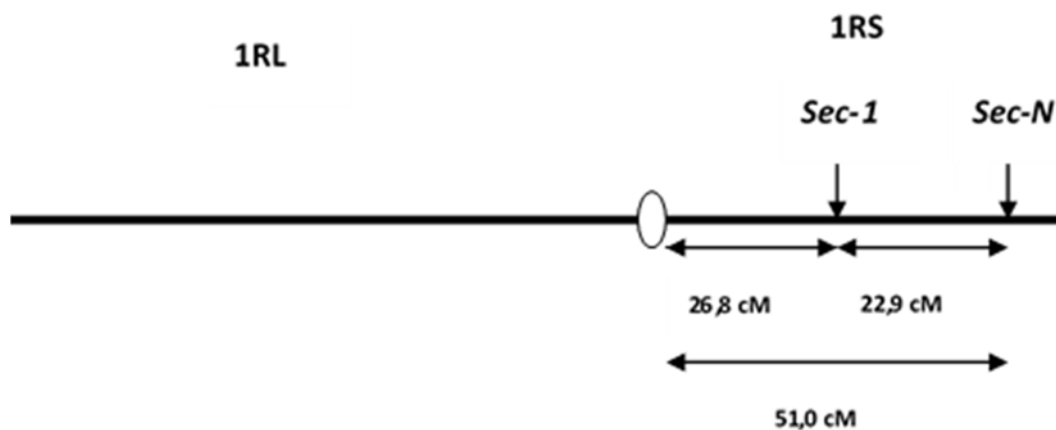


Рис. 3.37 Схема розміщення локусів *Sec-1 (Gli-R1)* і *Sec-N* на хромосомі 1R жита. Овалом позначено центромеру

Як уже згадувалось, з використанням пшенично-житніх рекомбінантних ліній Rogowsky et al. (1991) було показано, що локус *Sec-1 (Gli-R1)* жита не є гомеологічним локусам *Gli-1* пшениці, в яких знаходяться гени, що кодують ω- та γ-гліадини. Локуси *Gli-1* пшениці розміщені на хромосомах 1 гомеологічної групи більш дистально, порівняно з розміщенням *Sec-1* на хромосомі 1R (Lukashewski, 2000). Розміщення секалінових локусів *Gli-R1 (Sec-1)* і *Sec-N* відносно центромери на плечі 1RS, визначене у нашому дослідженні (27 та 51 сМ, відповідно), є подібним до відносного розміщення локусів *Gli-3* та *Gli-1* на коротких плечах гомеологічних хромосом 1A і 1B пшениці. Ці дані підтверджують припущення Lukashewski (2000), що *Gli-R1 (Sec-1)* є гомеологічним саме мінорним локусам *Gli-A3* (та *Gli-B3*), які розміщені на відстані біля 20–30 сМ від мажорного локусу *Gli-A1* (та *Gli-B1*) (Metakovsky et al., 1996). Отже, ідентифікований у нашому дослідженні новий секаліновий локус *Sec-N* має бути гомеологічним локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* м'якої пшениці. Новий секаліновий локус *Sec-N* було використано як маркерний при аналізі матеріалу пшениці з житньою інтрогресією з участю плеча 1RS в наступних дослідженнях.

3.11 Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій, промаркованих локусами запасних білків

3.11.1 Створення лінії пшениці м'якої CWX із секалінами від жита Воронезьке СГП. За допомогою маркерного добору рослин F₂ від схрещування H273 × H242 (на основі електрофорезу запасних білків окремих зернівок F₃) нами створено лінію пшениці м'якої CWX з новою транслокацією 1BL.1RS від жита Воронезьке СГП. Лінія CWX синтезує спирторозчинні секаліни як у лінії H273, електрофоретичний спектр яких (при електрофорезі в кислому середовищі) відрізняється від блоків секалінів типу Кавказ (від жита Petkus) і Amigo (від жита Insave) (рис. 3.38, А). Крім того, ця лінія синтезує секалін 'х', кодований локусом *Sec-N* (Kozub et al., 2014b) (рис. 3.38, В). За локусом *Glu-B1* лінія CWX має пшеничний алель *Glu-B1c* (рис. 3.38, В).

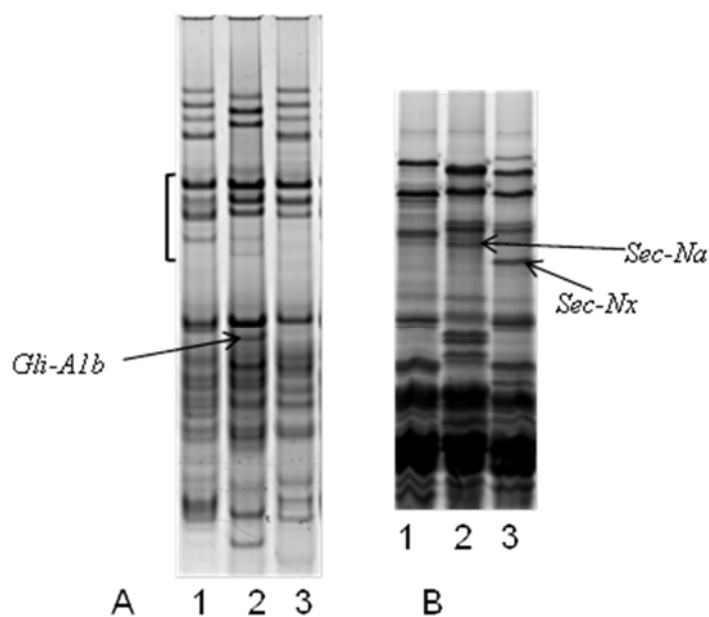


Рис. 3.38 Електрофореграма гліадинів в кислих умовах (А) та SDS-електрофореграма загального білку зерна (В) пшениці м'якої озимої з різними транслокаціями 1BL.1RS: 1 – лінія Б-16; 2 – сорт MV Táltos; 3 – лінія CWX. Стрілками показано компоненти, кодовані відповідними алелями. Дужкою відмічено зону омега-секалінів.

3.11.2 Ідентифікація транслокації 1BL.1RS з секалінами як у сорту Amigo.

В угорського сорту пшениці м'якої озимої MV Táltos за допомогою аналізу запасних білків (електрофорез гліадинів в кислому середовищі та SDS-електрофорез) нами визначено транслокацію 1BL.1RS, проте з алелями секалінових локусів типу Amigo (Kozub et al., 2018). MV Táltos синтезує блок секалінів як у сорту Amigo (кодований алелем w^A) і гліадин, кодований алелем *Gli-A1b*, у той же час у нього відсутні продукти експресії локусу *Gli-B1* (рис. 3.38). Сорт MV Táltos також синтезує секалін 'а', що знаходиться під високомолекулярними субодинамицями глютенінів на SDS-електрофореграмі (рис. 3.38, позначений довгою стрілкою). Отже, у цього сорту фрагмент плеча 1RS від жита Insave знаходиться в положенні 1B – у складі транслокації 1BL.1RS. Саме тому у сорту MV Táltos пшенично-житню транслокацію попередньо було помилково визначено як 1AL.1RS з використанням відповідної діагностичної смуги мікросателітного локусу SCM9 (Schneider and Molnár-Láng, 2009).

3.11.3 Ідентифікація алеля *Sec-N* у носіїв плеча 1RS як у сорту Amigo.

У лінії 7086 AR, як і у інших носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo, на SDS електрофореграмі безпосередньо під зоною з високомолекулярними субодинамицями (під у-субодинамицею, кованою локусом *Glu-D1*) відмічали присутність компонента, позначеного 'а'. Про цей компонент згадано в роботах (Mater et al., 2004; Graybosch et al., 2019) як маркер 1AL.1RS типу Amigo. Цей компонент відсутній у генотипів з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, наприклад, у лінії Б-16 (рис. 3.39).

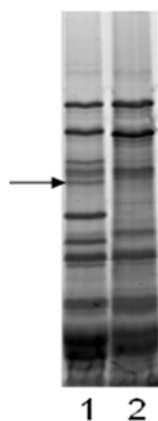


Рис. 3.39 SDS-електрофореграма білків зернівки: 1 – лінія 7086 AR з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo; 2 – лінія Б-16 з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ; стрілкою показано компонент 'а', кодований алелем локусу *Sec-N*

Сорт MV Táltos з транслокацією 1BL.1RS, але з омега-секалінами як у сорту Amigo, також синтезує секалін 'a' (рис. 3.38, позначений стрілкою). Для перевірки гіпотези, що компонент 'a' контролюється також локусом *Sec-N*, було схрещено сорт MV Táltos з лінією CWX та проведено аналіз зерен F₂ від цього схрещування (рис. 3.40).

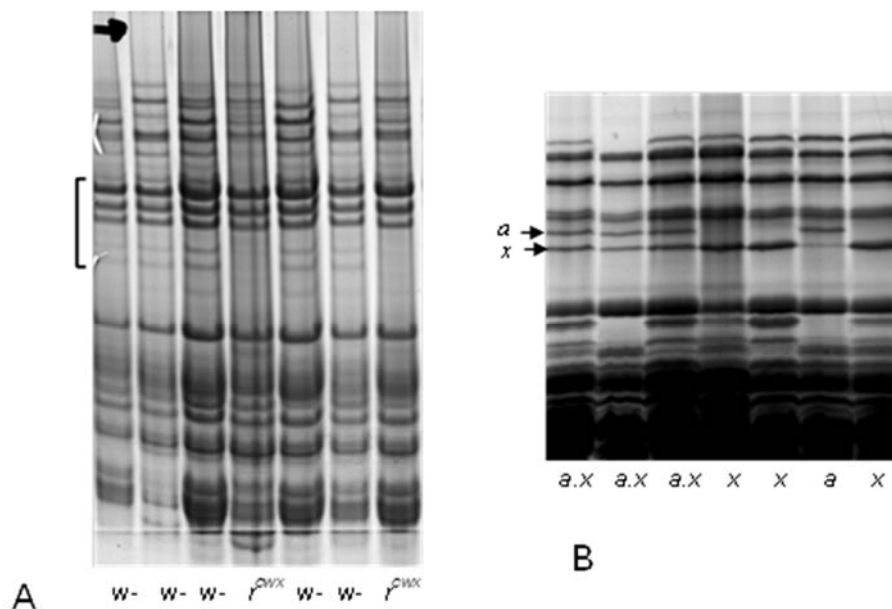


Рис. 3.40 Електрофореграма гліадинів в кислих умовах (А) та SDS-електрофореграма загального білку (В) зерен F₂ пшениці м'якої озимої від схрещування MV Táltos × CWX з різними транслокаціями 1BL.1RS: Стрілками показано компоненти, кодовані відповідними алелями. Дужкою відмічено зону омега-секалінів.

Лінія CWX синтезує секаліни від жита Воронежське СГІ, електрофоретичний спектр яких відрізняється від блоку секалінів типу Кавказ і Amigo (рис. 3.38). Алель локусу *Gli-R1* лінії CWX позначено r^{CWx} . Як зазначено вище (пункт 3.11.1), лінія CWX також синтезує білок, кодований алелем x локусу *Sec-N* (рис. 3.38). За локусом *Gli-R1* (*Sec-1*) розрізняли гомозиготу з алелем r^{CWx} , а гомозиготу з алелем, що кодує секаліни як у Amigo, об'єднували в один клас з гетерозиготою ($w-$), тоді як за локусом *Sec-N* можна було надійно виділити три класи генотипів (рис. 3.40). Результати аналізу зерен F₂ показано в табл. 3.18.

Таблиця 3.18

**Чисельності генотипів зерен F₂ від схрещування MV Táltos × CWX за
локусами *Gli-R1* та *Sec-N***

Локус, алель	<i>Sec-N</i> *		
	<i>x.x</i>	<i>a.x</i>	<i>a.a</i>
<i>Gli-R1</i>			
<i>w^A.-</i>	23	36	4
<i>r^{CWX}.r^{CWX}</i>	1	4	26
Всього	24	40	30

Примітка. **x* – алель від лінії CWX, *a* – алель від MV Táltos

Розщеплення за локусом *Sec-N* відповідає розщепленню 1:2:1 ($\chi^2 = 2,9$), що свідчить про алельність генів, що кодують секаліни 'a' і 'x' від MV Táltos і CWX, відповідно (табл. 3.20). Частота рекомбінації між локусами *Gli-R1* та *Sec-N*, одержана для вибірки зерен F₂ від схрещування MV Táltos × CWX (табл. 3.20), становить $9,9 \pm 3,2\%$, а відстань між цими локусами – $10,1 \pm 3,4$ сМ. Ця відстань менша за відстань між *Gli-R1* та *Sec-N*, одержану при аналізі зерен F₂ від схрещування лінії H273 з пшенично-житнім заміщенням (1B)1R від жита Воронезьке СГІ і лінії H242 з 1RS від жита Petkus – $22,9 \pm 3,1$ сМ (підрозділ 3.10). Такі відмінності у відстані між секаліновими локусами можуть пояснюватись особливостями використаного матеріалу, взятого для аналізу, що спостерігалось і в інших дослідженнях, наприклад, при картуванні локусу *Gli-R1* (*Sec-1*) відносно центромери (Singh et al., 1990; Sharma et al., 2009).

3.11.4 Ідентифікація нової транслокації 1BL.1RS у сорту пшениці м'якої Вишиванка. У ярого сорту пшениці м'якої Вишиванка за допомогою аналізу запасних білків ідентифіковано нову транслокацію 1BL.1RS. Спектр омега-секалінів дещо відрізняється від спектру секалінів носіїв транслокації 1BL.1RS

типу Кавказ (рис. 3.41, А). Однак більш яскраві відмінності виявляються при аналізі запасних білків SDS-електрофорезом. На SDS-електрофореграмі в зоні під високомолекулярними субодинамицями глютенінів (приблизно 70 кДа) у сорту Вишиванка присутні два секалінові компоненти (рис. 3.41, В), на відміну від генотипів з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ. Один з цих компонентів має рухливість як у секаліна, кодованого алелем *Sec-Nx* лінії CWX (рис. 3.41, доріжки 3, 4). Ці компоненти було позначено 'v'.

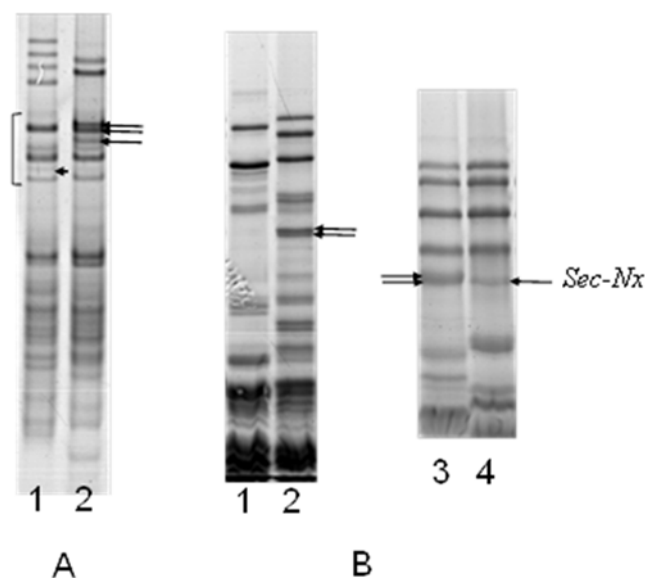


Рис. 3.41 Електрофореграма гліадинів в кислих умовах (А) та SDS-електрофореграма загального білку зерна (В) пшениці м'якої озимої з різними транслокаціями 1BL.1RS: 1 – лінія Б-16; 2, 3 – сорт Вишиванка; 4 – лінія CWX. Стрілками показано компоненти, за якими сорт Вишиванка відрізняється від носіїв транслокації типу Кавказ. Дужкою відмічено зону омега-секалінів

Для перевірки, чи компоненти 'v' на SDS-електрофореграмі сорту Вишиванка є мономерними білками, чи субодинамицями глютенінів, що входять до складу агрегатів, аналізували SDS-електрофорезом відновлені бета-меркаптоетанолом та невідновлені загальні білки зерна (рис. 3.42). Компоненти 'v' були присутні в електрофоретичних спектрах невідновлених білків сорту Вишиванка, подібно до компоненту 'x' лінії CWX. Отже, компоненти 'v' не входять у глютеніновий комплекс, а є мономерними секалінами. З великою ймовірністю, ці компоненти у

сорту Вишиванка також контролюються локусом *Sec-N*, розміщеним дистально від локусу *Gli-R1* (*Sec-1*) на плечі 1RS.

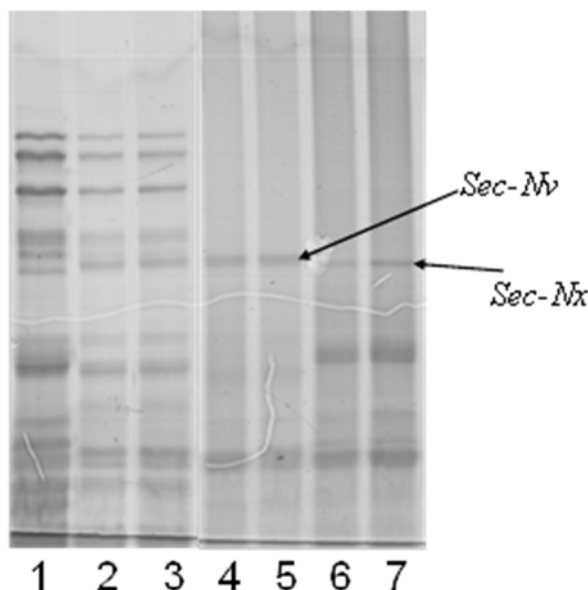


Рис. 3.42 SDS-електрофореграма загальних білків зерна пшениці озимої м'якої з пшенично-житніми транслокаціями 1BL.1RS. 1–3 – білки, відновлені 2-меркаптоетанолом; 4–7 – невідновлені білки; 1, 6, 7 – лінія CWX; 2–5 – сорт Вишиванка. Стрілками показано секаліни, кодовані відповідними алелями.

Оскільки з секаліновими локусами тісно зчеплені гени стійкості до стеблової, бурої, жовтої іржі і борошнистої роси (Mago et al., 2005), сорт Вишиванка може бути носієм нових генів стійкості до збудників хвороб.

3.12 Дослідження рекомбінації між плечима 1RS від жита *Petkus* та *Insave* в складі транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS з використанням алелів запасних білків як генетичних маркерів та створення набору ліній пшениці м'якої з рекомбінантними 1RS

Особливістю транслокацій від гомеологічних геномів віддалених видів, зокрема від жита, є те, що вони передаються нащадкам при схрещуванні з пшеницею без рекомбінації – як «суперген». Це дозволяє переносити цілий блок господарсько-важливих генів з використанням для відбору лише одного маркера транслокації, наприклад алеля локусу *Sec-1* (Созинов, 1985). Обидві транслокації 1BL.1RS типу Кавказ і 1AL.1RS типу *Amigo* несуть гени стійкості проти збудника

стеблової іржі *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. (McIntosh et al., 2013). Транслокація 1BL.1RS типу Кавказ має ген *Sr31*, що є ефективним проти всіх відомих рас стеблової іржі, крім раси Ug99 і її біотипів (Singh et al., 2015; Olivera et al., 2019). Транслокація 1AL.1RS типу Amigo несе інший ген стійкості проти збудника стеблової іржі – *Sr1RS^{Amigo}*, що є ефективним проти відомих біотипів раси Ug99 (він надає помірну стійкість) та, водночас, *Sr1RS^{Amigo}* долається деякими іншими расами стеблової іржі (Singh et al., 2015).

Досі залишається не дослідженим, чи гени стійкості проти збудника стеблової іржі на транслокаціях 1BL.1RS типу Кавказ і 1AL.1RS типу Amigo є алельними (Mago et al., 2015). Якщо вони неалельні, то існує потенційна можливість поєднання генів *Sr31* і *Sr1RS^{Amigo}* в одній транслокації для забезпечення стійкості до практично всіх рас стеблової іржі. Одержання генотипів з рекомбінантними пшенично-житніми транслокаціями може дати матеріал з новими поєднаннями генів стійкості проти збудників хвороб та шкідників, а також інших господарчо-важливих генів. Для створення транслокацій з рекомбінантними плечима 1RS нами було використано раніше не описаний підхід: схрещування між носіями 1RS від жита Petkus та Insave в складі транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS. Для цього було створено популяцію рекомбінантно-інбредних ліній (PIJ) від схрещування Б-16 × 7086 AR, визначено частоту рекомбінації між плечима 1RS та ідентифіковано лінії з рекомбінантними плечима 1RS з використанням локусів запасних білків як генетичних маркерів.

Для створення популяції PIJ F₆ було проведено реципрокне схрещування ліній пшениці м'якої озимої з транслокаціями 1BL.1RS (типу Кавказ) і 1AL.1RS (типу Amigo) Б-16 × 7086 AR. Лінія Б-16 – носій 1BL.1RS типу Кавказ; 7086 AR – носій 1AL.1RS типу Amigo. PIJ створено за традиційною схемою, описаною в підрозділі 2.1. Зерна цих PIJ покоління F₆ і слугували матеріалом дослідження. Кожну PIJ від схрещування Б-16 × 7086 AR було проаналізовано електрофорезом проламінів у кислому середовищі та SDS-електрофорезом загального білку та ідентифіковано генотипи за локусами запасних білків, за якими відрізнялись батьківські форми: *Gli-A1*, *Gli-B1* (*Gli-R1*), *Gli-A2*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*. (див.

рис. 3.30, доріжки 1, 13 та рис. 3.39).

Серед 412 РІЛ покоління F_6 гомозиготною за вказаними маркерними локусами *Gli-A1*, *Gli-B1* (*Gli-R1*), *Gli-A2*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* була 391 лінія. Гліадини, кодовані локусами *Gli-A1* і *Gli-B1*, та секаліни у випадку присутності плеча 1RS, контрольовані *Gli-R1* (синонім – *Sec-1*), було використано в якості генетичних маркерів для ідентифікації РІЛ з житнім плечем 1RS та визначення його положення (у складі транслокації 1BL.1RS чи 1AL.1RS). Електрофоретичний спектр секалінів у носіїв 1AL.1RS транслокації типу Amigo відрізняється від спектру компонентів, що контролюються генами на 1BL.1RS типу Кавказ (рис. 3.43), тому за секаліновими блоками легко визначити присутність плеча 1RS та алель локусу *Gli-R1*.

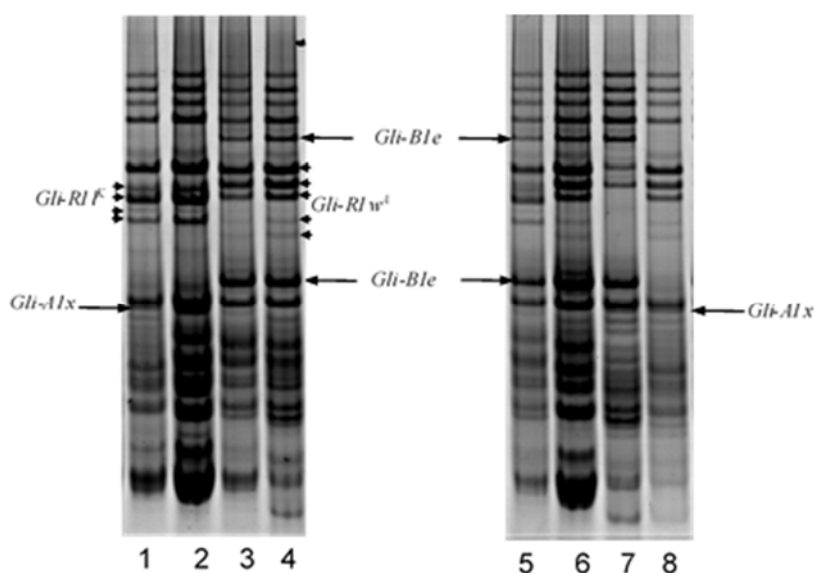


Рис. 3.43 Електрофореграма спирторозчинних білків (електрофорез в кислому середовищі) зернівок РІЛ F_6 Б16 × 7086 AR. 1, 2 – лінії з транслокацією 1BL.1RS з блоком секалінів типу Кавказ, кодованим алелем *Gli-R1^K*; 3, 4, 6 – лінії з 1AL.1RS з блоком секалінів типу Amigo, кодованим алелем *Gli-R1^{wA}*; 5 – лінія з рекомбінантною транслокацією 1AL.1RS з секалінами типу Кавказ, кодованими алелем *Gli-R1^K*; 7 – лінія без транслокацій; 8 – лінія з рекомбінантною транслокацією 1BL.1RS з секалінами типу Amigo, кодованими алелем *Gli-R1^{wA}*. Стрілками позначено компоненти, кодовані відповідними алелями

Положення плеча 1RS (у складі 1AL.1RS або 1BL.1RS, тобто на хромосомі 1A чи 1B) можна ідентифікувати за присутністю продуктів експресії генів локусів *Gli-A1* і *Gli-B1*, відповідно розміщених на хромосомних плечах 1AS і 1BS. Лінія Б-16, яка має 1BL.1RS типу Кавказ, синтезує секаліновий блок, кодований алелем, в даному розділі позначеним *Gli-R1^K*, та має алель *Gli-A1_x*. Лінія 7086 AR з 1AL.1RS типу Amigo синтезує секаліни, кодовані алелем, позначеним тут *Gli-R1^{w^A}*, та має алель *Gli-B1_e*. У зерні лінії 7086 AR відсутні гліадини, кодовані локусом *Gli-A1*, а у лінії Б-16 відсутні гліадини, контрольовані *Gli-B1*.

Кількості різних генотипів РІЛ покоління F₆ від схрещування Б16 x 7086 AR за маркерними локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-R1* показано в табл. 3.19, де наведено лише гомозиготні генотипи за дослідженими локусами.

Таблиця 3.19

Чисельність гомозиготних генотипів РІЛ F₆ Б16 × 7086 AR з різними алелями за маркерними локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-R1*

Хромосома (транслокація), локус	1B (1BL.1RS) <i>Gli-B1</i> (<i>Gli-R1</i>)			Разом
	<i>e</i>	<i>l^K</i>	<i>w^A</i>	
1A (1AL.1RS) <i>Gli-A1</i> (<i>Gli-R1</i>)				
<i>x</i>	109	90	13*	212
<i>w^A</i>	118	27	3*	148
<i>l^K</i>	25*	6*	-	31
Разом	252	123	16	391

Примітка. *l^K* – алель типу Кавказ локусу *Gli-R1*; *w^A* – алель типу Amigo локусу *Gli-R1*, *e* – алель *Gli-B1_e*, *x* – алель *Gli-A1_x*. * – генотипи з ідентифікованим рекомбінантним плечем 1RS

У дослідженій популяції 109 РІЛ не мали жодної пшенично-житньої транслокації (з генотипом *Gli-A1_x Gli-B1_e*). Решта ліній несли принаймні одну транслокацію. По дві транслокації 1AL.1RS і 1BL.1RS з різними алелями локусу

Gli-R1 виявлено у 27 ліній: в їх спектрах спирторозчинних білків зернівки були присутні компоненти, кодовані алелями локусу *Gli-R1* типу Кавказ (l^K) і Amigo (w^A), та були відсутні гліадини, кодовані алелями *Gli-A1x* і *Gli-B1e*.

Серед носіїв пшенично-житніх транслокацій з використанням трьох маркерних локусів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-R1* ідентифіковано рекомбінантне плече 1RS у 47 РІЛ, що становило 12 % від загальної кількості гомозиготних ліній. Серед таких рекомбінантів дев'ять ліній несли по дві транслокації 1AL.1RS і 1BL.1RS, але з однаковими алелями локусу *Gli-R1*: шість РІЛ синтезували секаліни типу Кавказ (l^K) і три – секаліни типу Amigo (w^A) при відсутності синтезу гліадинів, кодованих *Gli-A1x* і *Gli-B1e*. Лінії з одним рекомбінантним плечем 1RS (10 % від загальної популяції гомозиготних РІЛ), було розділено на дві групи, залежно від положення плеча 1RS (у складі 1AL.1RS або 1BL.1RS). У першій групі ліній з рекомбінантним плечем 1RS (13 РІЛ) були присутні секаліни як у сорту Amigo, кодовані алелем w^A , а також гліадиновий компонент, кодований алелем *Gli-A1x*, проте в електрофоретичному спектрі гліадинів були відсутні гліадини, кодовані алелем *Gli-B1e* (рис. 3.43, доріжка 6). Отже, такі лінії мали транслокацію 1BL.1RS, але з секаліновим алелем *Gli-R1w^A* типу Amigo. У другій групі ліній з рекомбінантним плечем 1RS (25 РІЛ) на електрофореграмах гліадинів були присутні блок секалінів типу Кавказ (l^K), та гліадини, кодовані алелем *Gli-B1e*, але відсутній гамма-гліадин, кодований *Gli-A1x* (рис. 2, доріжка 3). У цієї групи ліній секаліновий алель l^K як у сорту Кавказ виявився у складі транслокації 1AL.1RS.

Механізмом формування рекомбінантного плеча 1RS при схрещуванні носіїв різних пшенично-житніх транслокацій, має бути гомологічна кон'югація пліч 1RS у складі різних транслокацій (в положеннях 1A і 1B). За результатами дослідження РІЛ F₆ B16 × 7086 AR з використанням маркерного локусу *Gli-R1* (47 рекомбінантів від загальної кількості 391 РІЛ), така частота рекомбінації між різними 1RS складає 7 ± 1 %. Тому у ліній з одночасною присутністю двох пшенично-житніх транслокацій можна передбачати зниження озерненості та нестабільність мейозу у нащадків через кон'югацію 1RS у складі транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS.

Лінія 7086 AR, як і інші генотипи з транслокацією 1AL.1RS типу Amigo, на SDS-електрофореграмі загальних білків зерна мали компонент, позначений 'а', під у-субодиницею, кодованою локусом *Glu-D1* (рис. 3.39). Вище (підрозділ 3.10) було показано, що цей компонент кодується алелем *a* нового секалінового локусу *Sec-N*, розміщеного дистально від *Gli-R1*. Цей компонент відсутній у носіїв транслокації типу Кавказ 1BL.1RS, зокрема у лінії Б-16 (рис. 3.39). Тому досліджували SDS-електрофорезом загальні білки зерна РІЛ і відмічали присутність-відсутність цього компонента. Можна було очікувати його присутність у РІЛ з 1AL.1RS типу Amigo та відсутність у РІЛ з 1BL.1RS. Однак, траплялись носії 1AL.1RS транслокації з секалінами, кодованими *Gli-R1^{w^A}* типу Amigo, проте без компонента 'а'. Також зустрічались носії 1BL.1RS з секалінами – продуктами експресії алеля *Gli-R1^{l^K}* як у сорту Кавказ, які однак синтезували компонент 'а'. Рідкісні випадки таких нетипових комбінацій секалінів виявлено і для ліній-носіїв рекомбінантних транслокацій.

Результати ідентифікації компонента 'а' у гомозиготних РІЛ наведено в табл. 3.20. У таблицю не включено дані для 27 ліній з одночасною присутністю алелів *Gli-R1^{w^A}* і *Gli-R1^{l^K}*, де неможливо було виявити рекомбінанти. Наведено дані з розщеплення за присутністю цього компонента у генотипів за *Gli-A1* або *Gli-R1* у складі транслокації 1AL.1RS та окремо для генотипів за *Gli-B1* або *Gli-R1* у складі 1BL.1RS. Для того, щоб визначити частоту рекомбінації між локусом *Gli-R1* і геном, що кодує компонент 'а', у популяції РІЛ враховували суму рекомбінантних генотипів на транслокаціях 1AL.1RS і 1BL.1RS: генотип з алелем *w^A* як у Amigo, але з відсутністю компонента 'а' та генотип з алелем *l^K* як у сорту Кавказ, проте з присутністю компонента 'а' (сумарно 31 РІЛ з такими поєднаннями).

Таблиця 3.20

Чисельність гомозиготних генотипів РІЛ F₆ Б16 × 7086 AR за маркерними локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-R1* з присутністю або відсутністю компонента ‘а’ на SDS електрофореграмі

Хромосома (транслокація), локус, алель	Наявність компонента ‘а’	
	відсутній	присутній
1A (1AL.1RS) <i>Gli-A1</i> (<i>Gli-R1</i>)		
<i>x</i>	188	24
<i>w^A</i>	13*	108
<i>l^K</i>	27	3*
1B (1BL.1RS) <i>Gli-B1</i> (<i>Gli-R1</i>)		
<i>e</i>	145	106
<i>l^K</i>	82	14*
<i>w^A</i>	1*	15

Примітка. * - Рекомбінанти

Частота рекомбінації між локусом *Gli-R1* і геном, що кодує компонент ‘а’, на основі даних табл. 3.20 становить $4,7 \pm 0,9$ %, якщо враховувати загальну вибірку з 363 РІЛ F₆ Б16 × 7086 AR, серед яких 109 РІЛ не мали жодної транслокації. Однак ця величина, очевидно, є заниженою, оскільки у F₁ рекомбінація могла відбуватися між 1RS лише у складі різних транслокацій – 1AL.1RS і 1BL.1RS з частотою біля 10 % (табл. 3.21). Цілком можливо, що компонент ‘а’ є аналогічним компоненту Sec-1I, ідентифікованому Mater et al. (2004) для транслокації типу Amigo, які локалізували ген, що кодує його, дистально від локусу *Sec-1* на відстані 2 сМ. При аналізі зерен F₂ від схрещування сорту MV Táltos з алелями за секаліновими локусами *Gli-R1* і *Sec-N* як у сорту Amigo (*Gli-R1w^A* і *Sec-Na*) з лінією CWX з алелями *Gli-R1r^{CWX}* і *Sec-Nx*, виявлено, що частота рекомбінації між *Gli-R1* і *Sec-N* становить 10%. Ще більша частота рекомбінації між цими локусами (біля 23%)

спостерігалась при схрещуванні ліній з хромосомою 1R від жита Воронежське СГІ і лінією з алелями *Gli-R1* і *Sec-N* як у сорту Кавказ (*Gli-R1*^K і *Sec-No*). Така різниця у частоті рекомбінації між *Gli-R1* і *Sec-N* може бути викликана відмінностями в субтеломерних гетерохроматинових ділянках плеча 1RS, які впливають на ремоделювання хроматину, процес, який є необхідним для ефективного проходження кон'югації і, відповідно, рекомбінації, згідно з дослідженнями Colas et al. (2008).

З використанням маркерного локусу *Gli-R1*, за результатами дослідження РІЛ F₆ Б16 × 7086 AR визначено, що частота рекомбінації між різними 1RS у складі транслокацій 1AL.1RS і 1BL.1RS складає 7 ± 1 %. В той же час, при використанні маркерного локусу *Sec-N*, одержано істотно більшу частоту рекомбінації між різними 1RS у складі 1AL.1RS і 1BL.1RS – $11,7 \pm 1,6$ %, коли враховували присутність і відсутність компонента 'а' у носіїв транслокацій (сумарно 69 рекомбінантних ліній при загальній кількості 363 лінії з табл. 3.22). Ці дані є додатковим свідченням того, що локус *Sec-N* знаходиться дистальніше від *Gli-R1*.

Отже нами створено популяцію РІЛ від схрещування носіїв різних транслокацій 1AL.1RS і 1BL.1RS, що включає набір носіїв рекомбінантних транслокацій. За секаліновими локусами *Gli-R1* і *Sec-N* ідентифіковано генотипи, що виникли в результаті рекомбінації між коротким плечем 1RS типу Кавказ і 1RS типу Amigo в складі 1AL.1RS і 1BL.1RS, у 19% РІЛ (74 РІЛ з 391). Однак решта ліній з транслокаціями також можуть мати рекомбінантні плечі 1RS, для аналізу яких потрібно застосовувати ДНК-маркери.

Електрофоретичні спектри запасних білків частини РІЛ (21 лінії) показано на рис. 3.44. Серед цього набору РІЛ є лінії без транслокацій (доріжки 2, 3, 5, 11, 13, 17), РІЛ з транслокацією 1AL.1RS з обома секаліновими алелями типу Amigo з *Gli-R1*^{w^A} і *Sec-Na* (1, 7, 12, 14, 19, 20), РІЛ з транслокацією 1BL.1RS з секаліновими алелями типу Кавказ *Gli-R1*^K і *Sec-No* (9), та РІЛ з двома транслокаціями 1AL.1RS і 1BL.1RS, що видно за присутністю компонентів, кодованих алелями *Gli-R1*^{w^A}, *Gli-R1*^K і *Sec-Na* (доріжки 6, 8). У решти ліній можна бачити присутність рекомбінантних пліч 1RS. Це РІЛ (4) з двома транслокаціями: 1BL.1RS з алелем

Gli-R11^K і рекомбінантною 1AL.1RS з *Gli-R1w^A*, але без компонента, кодованого *Sec-Na*.

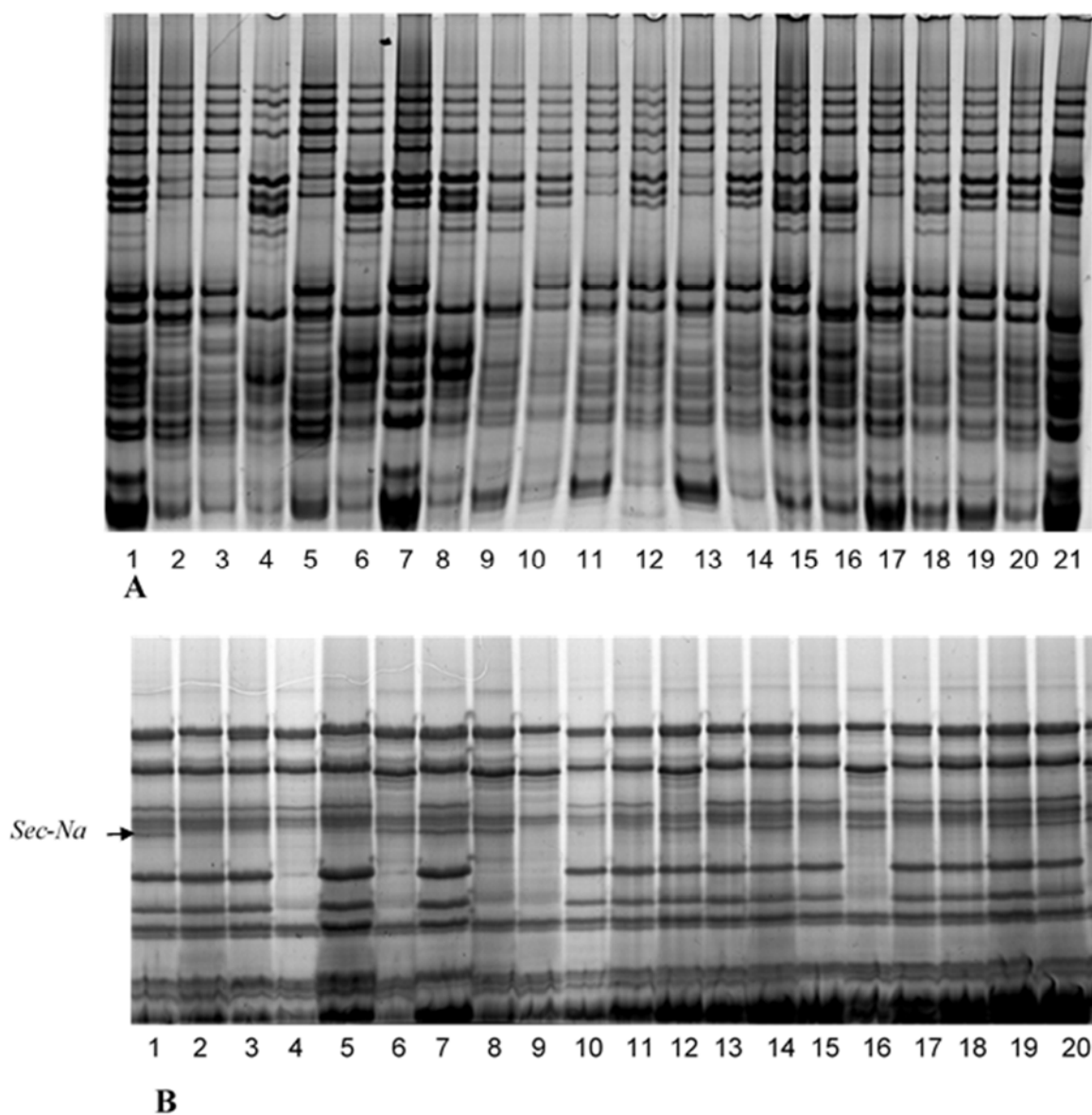


Рис. 3.44 Електрофоретичні спектри спирторозчинних білків (А – електрофорез в кислих умовах), та загального білку зерна (В – SDS-електрофорез) 21 ПІЛ F₆ Б16 × 7086 AR (1–21, пояснення в тексті). Стрілкою показано компонент, кодований алелем *Sec-Na*.

Одна ПІЛ (10) має рекомбінантну транслокацію 1AL.1RS з алелем типу Amigo *Gli-R1w^A*, але також без компонента, кодованого *Sec-Na*. Дві ПІЛ (15, 18) несуть рекомбінантну транслокацію 1AL.1RS з алелями типу Кавказ *Gli-R11^K* і *Sec-No*. Одна ПІЛ має рекомбінантну транслокацію 1BL.1RS з алелями типу Кавказ *Gli-*

R11^K, але з *Sec-Na* як у Amigo (16). Інша РІЛ (21) має рекомбінантну транслокацію 1BL.1RS з обома алелями типу Amigo з *Gli-R1w^A* і *Sec-Na*.

Важливим наслідком створення набору ліній з рекомбінантним плечем 1RS може бути одержання матеріалу з новими поєднаннями генів стійкості проти хвороб та шкідників від жита Petkus та Insave. У випадку неалельності потенційно можливо поєднати гени *Sr31* та *Sr1RS^{Amigo}* в одній транслокації, що забезпечить високоефективний захист проти збудника стеблової іржі. Ми узагальнили літературні дані щодо картування генів стійкості проти хвороб і шкідників (Singh et al., 1990; Lukashewski, 2000; Hsam et al., 2000; Mater et al., 2004; Mago et al., 2002, 2005; Sharma et al., 2009; Liu et al., 2014) відносно секалінового локусу *Sec-1* (*Gli-R1*). За цими даними, на 1RS від жита Petkus гени стійкості проти хвороб розміщені дистально від локусу *Sec-1*: гени *Sr31*, *Yr9* і *Lr26* – на відстані 3–6,6 сМ, ген *Pm8* – на відстані 7–8,8 сМ; на 1RS від жита Insave, було одержано більші відстані від локусу *Sec-1*: *Sr1RS^{Amigo}* прокартовано на відстані 17 сМ, а *Pm17* – на відстані 20 сМ. Однак, У дослідженні Hsam et al. (2000) показано, що гени *Pm8* та *Pm17* є алельними. На 1RS від сорту жита Insave ген стійкості проти кліща *Aceria tosicheilla* (Keifer) *Cmc3* картовано дистально від *Sec-1* на відстані 7 сМ, а ген стійкості проти попелиці *Gb2* – проксимально від *Sec-1* на відстані 4 сМ (Liu et al., 2014).

Оскільки ідентифікований нами новий секаліновий локус *Sec-N* знаходиться дистально від локусу *Gli-R1* (*Sec-1*) на відстані не менше 10 сМ, то цілком можливо, що секалінові локуси *Gli-R1* і *Sec-N* фланкують ділянку, де знаходяться гени стійкості проти різних збудників іржі, борошнистої роси та ген стійкості проти *A. tosicheilla* *Cmc3* (рис. 3.45). Тому нові комбінації генів стійкості проти хвороб і шкідників можна, в першу чергу, очікувати у РІЛ з рекомбінантними генотипами за секаліновими локусами *Gli-R1* і *Sec-N* у складі транслокацій 1AL.1RS і 1BL.1RS: це рекомбінанти з *Gli-R1^K Sec-Na* (синтез секаліна ‘а’) та *Gli-R1w^A Sec-No* (відсутність синтезу секаліна ‘а’). Отже, секалінові локуси *Gli-R1* і *Sec-N* є зручними для первинного скринінгу матеріалу з рекомбінантними плечима 1RS з новими комбінаціями генів стійкості проти хвороб і шкідників.

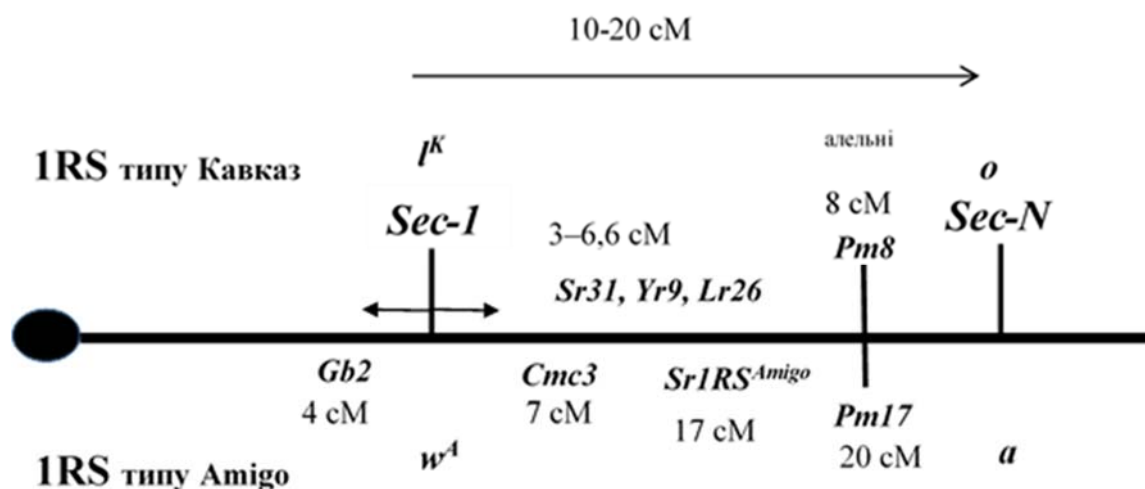


Рис. 3.45 Схема відносного розміщення секалінових локусів та генів стійкості до хвороб і шкідників на плечі 1RS. Відстані вказано від локусу *Sec-1*

3.13 Створення ліній пшениці м'якої з інтрогресіями від *Ae. biuncialis*, промаркованими локусами *Gli-U1* і *Glu-U1*, та дослідження ефектів їх присутності

Якщо в попередніх підрозділах вивчались інтрогресії, створені раніше іншими дослідниками, то у даному розділі описується створення і дослідження матеріалу пшениці м'якої з інтрогресіями, промаркованими локусами запасних білків *Ae. biuncialis*

3.13.1 Створення ліній пшениці м'якої з інтрогрованими алелями локусів *Gli-U1* і *Glu-U1* *Ae. biuncialis*.

Види роду *Aeglops* L. є важливим ресурсом генів стійкості до біотичних та абіотичних чинників та генів, що визначають харчову цінність зерна для пшениці м'якої (Schneider et al., 2008; Kilian et al. 2011; Kishii, 2019; Kumar et al., 2019). Одним з небагатьох видів егілопсів, що зустрічаються на території України є тетраплоїдний вид *Ae. biuncialis* (геномна формула $UUMM$ або її ще позначають UUM^bM^b) (інші назви цього виду – *Ae. lorentii* Hochst., *Ae. macrochaeta* Schuttl. et Huet, *T. lorentii* (Hochst), *T. macrochaetum*

(Schuttl. et Huet) K. Richt, *T. biunciale* K. Richt) (van Slageren, 1994; Богуславский и Голик, 2004).

Традиційно, для перенесення генетичного матеріалу від егілопсів у пшеницю м'яку застосовують два основні підходи. Перший – це створення амфідиплоїда і його наступне схрещування з пшеницею. Другий підхід базується на прямому схрещуванні егілопса з пшеницею з наступним беккросуванням пшеницею (Kishii, 2019). Угорські вчені першими повідомили про створення амфідиплоїдів між пшеницею і *Ae. biuncialis*. Для цього було використано озиму лінію Martonvásári 9 kr1 (Mv9kr1) і сирійський зразок егілопса. Після беккросування пшеницею ними було отримано лінії пшениці з доданими хромосомами *Ae. biuncialis* 1U, 1U/6U, 3U, 5U, 2M, 3M та 7M (Molnár-Láng et al., 2002; Schneider et al., 2005; Rakszegi et al. 2017). Після гамма-опромінення амфідиплоїдів пшениці з *Ae. biuncialis* (для створення амфідиплоїдів також було залучено сирійські зразки *Ae. biuncialis*) було створено матеріал з транслокаціями (Molnár et al., 2009; Farkas et al., 2014). Про створення амфідиплоїда повідомляли також китайські вчені, які використали для цього пшеницю сорту Chuannong 19 (CN19) і зразок *Ae. biuncialis* грецького походження (PI 550935) з колекції National Plant Germplasm System (США). На його основі було створено дисомно-додану лінію з хромосомою 1U та заміщену лінію з 1M^b (Tan et al., 2009; Zhou et al., 2014, 2016).

Нами для створення матеріалу пшениці з інтрогресіями від *Ae. biuncialis* було застосовано другий підхід – пряме схрещування та беккросування. Для міжвидових схрещувань материнською формою були сорти і лінії пшениці м'якої озимої Безоста 1, Одеська червоноколоса, лінії Б-16, D4, 7086 AR. Як батьківський компонент використано зразки *Ae. biuncialis* з популяції Кара-Дага, оскільки їхнє цвітіння збігалось з цвітінням більшості використаних сортів та ліній пшениці м'якої озимої. Гібридизацію проводили twirl-методом. Гібриди F₁ (BADUM^b, 2n=35) мали опушену листову пластинку, як і зразки *Ae. biuncialis*. Гібриди F₁ беккросували пшеницею або ж залишали для самозапилення та спонтанного перезапилення.

На рис. 3.46 показано колоси у міжвидових гібридів F₁ від різних схрещувань остистих і безостих пшениць (А) та гібрида з участю безостого сорту Безоста 1 покоління F₂ від самозапилення та спонтанного перезапилення (С) і F₁V₁ від беккросування пшеницею та колоси *Ae. biuncialis* (з участю остистої лінії В16 (В)).



Рис. 3.46 Колоси гібридів між *T. aestivum* і *Ae. biuncialis*: F₁ (А), F₁V₁ (В), F₂ (С). Зліва – колос *Ae. biuncialis*, справа – колоси міжвидових гібридів, В1 – Безоста 1.

Міжвидові гібриди ранніх поколінь характеризувались низькою озерненістю (1–2 зерна на колос). Наступні покоління міжвидових гібридів вирощували поруч з посівами озимої і ярої пшениці без ізоляції, що давало можливість перехресного запилення через стерильність гібридів. Одержано 73 лінії F₄, де F₄ відображає кількість поколінь після схрещування

Колоси деяких ліній F₄ від міжвидової гібридизації показано на рис. 3.47.

Деякі лінії F₄ мали булавовидний колос з ущільненим розміщенням колосків у верхній частині колоса (субкомпактоїд) (наприклад, NVG12 111, NVG12 154), хоча цієї ознаки не було у вихідних сортів і ліній пшениці. Лінії NVG12 111, NVG12 154 також мали опушення листкової пластинки.

Проводили структурний аналіз окремих рослин F₄ – враховували число колосів з рослини, визначали масу зерна з рослини, розраховували масу зерна з колоса.



Рис. 3.47. Колоси деяких ліній F₄ від міжвидового схрещування пшениці з *Ae. biuncialis*. Зліва – колос *Ae. biuncialis*, справа – колоси міжвидових гібридів

У рослин F₄ розподіл ознаки маса зерна з рослини, на відміну від продуктивного кущання і маси зерна з колоса, не відповідав нормальному і був зсунутий в сторону меншого значення, що можна бачити з порівняння середнього значення і медіани (табл. 3.21). Серед сестринських ліній F₄ - нащадків окремих рослин F₃ спостерігалась варіація за масою зерна з рослини, наприклад, 3,04–10,6 г серед сім'ї NVG12; 1,53–2,18 г – серед сім'ї NVG8.

Таблиця 3.21

Статистичні показники для ознак продуктивності рослин F₄ від міжвидового схрещування пшениці з *Ae. biuncialis* (SE – стандартна похибка)

Ознака	Кількість рослин	Середнє	SE	Медіана	Min	Max
Число колосів	43	12,00	0,36	11,00	2,00	29,00
Маса зерна з рослини, г	73	11,66	0,28	5,97	1,50	45,86
Маса зерна з колоса, г	43	1,352	0,361	1,175	0,131	3,211

Починаючи з F₄ проводили аналіз електрофоретичний ліній (окремих рослин) (по 5 зернівок з рослини) на присутність запасних білків гліадинів і високомолекулярних субодиниць глютенінів від *Ae. biuncialis*. Серед зерен нащадків 14 з 21 проаналізованих рослин F₄ ідентифіковано присутність генетичного матеріалу хромосоми 1U: у верхній частині гліадинового спектру в зоні омега гліадинів були наявні компоненти, характерні для зразків *Ae. biuncialis*, а на спектрі загального білку зерна було виявлено блок високомолекулярних субодиниць глютенінів, у якого х-субодиниця мала більшу молекулярну масу, ніж субодиниця 1 пшениці, кодована алелем *Glu-A1a*, а у-субодиниця знаходилась на SDS-електрофореграмі між субодиницями, кодованими алелем *Gli-B1c* (рис. 3.48). Ці блоки запасних білків контролюються локусами *Gli-U1* і *Glu-U1*, які є генетичними маркерами короткого і довгого плеча хромосоми 1U *Ae. biuncialis* (див. розділ 6). SDS-електрофорез виявився зручним методом для ідентифікації присутності обох маркерних локусів, *Gli-U1* і *Glu-U1* за продуктами експресії даних інтрогресованих алелів, де гліадин, кодований *Gli-U1*, мав меншу рухливість, ніж омега-гліадини, кодовані генами локусу *Gli-B1*. Ліній з інтрогресіями хромосоми 1M *Ae. biuncialis* нами не виявлено.

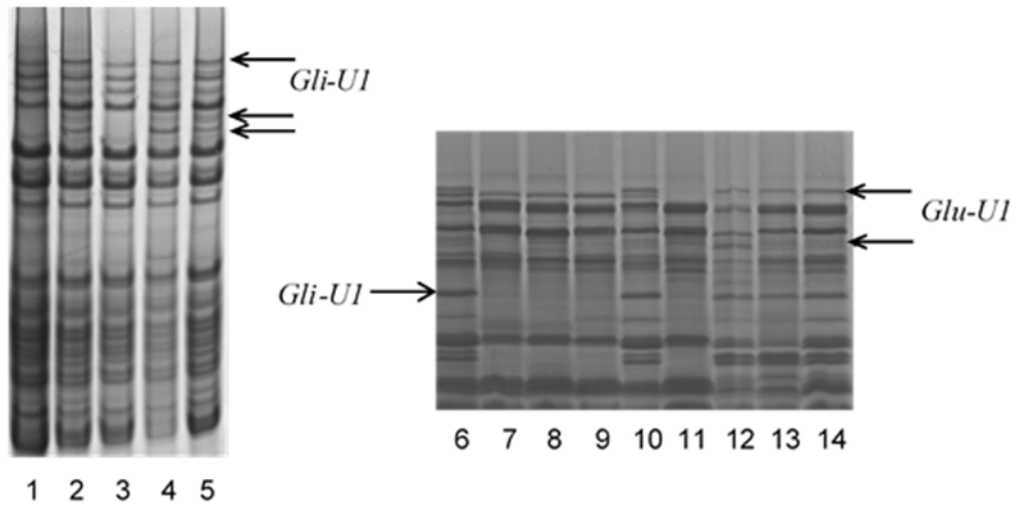


Рис. 3.48 Електрофореграма гліадинів після електрофорезу в кислому середовищі (1–5) та загального білку після SDS-електрофорезу (6–14) окремих зернівок з ліній F₄ від міжвидового схрещування пшениці з *Ae. biuncialis*.

Серед зернівок деяких досліджених рослин зустрічались зернівки з білками, кодованими локусом *Glu-U1*, але без блоків гліадинів, контрольованих локусом *Gli-U1*, що свідчить про наявність лише плеча 1UL і втрату короткого плеча цієї хромосоми. (Рис. 3.49).

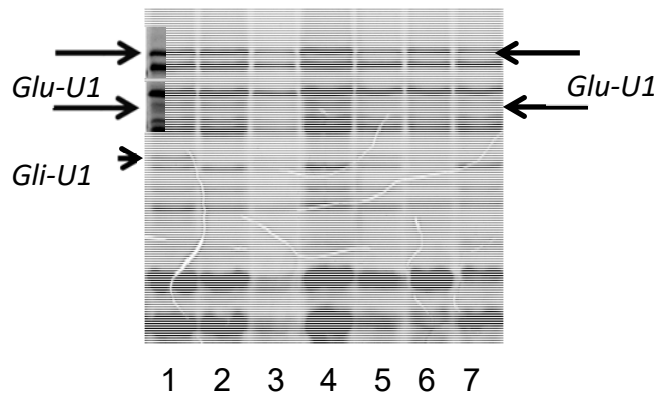


Рис. 3.49 SDS-електрофореграма загального білку окремих зернівок з ліній F₄ від міжвидового схрещування пшениці з *Ae. biuncialis*: 1, 3, 5, 6 – генотипи з цілою хромосомою 1U; 2, 4, 7 – генотипи з лише плечем 1UL. Стрілками відмічено білки, контрольовані вказаними локусами *Ae. biuncialis*.

Кращі за габітусом лінії з ідентифікованими маркерами хромосоми 1U було висіяно для подальшої роботи. За наявністю генетичного матеріалу хромосоми 1U, сім'ї міжвидових гібридів від схрещування пшениці з *Ae. biuncialis* було розподілено на шість груп, починаючи з F₄ (табл. 3.22): 1) наявність цілої

хромосоми 1U (за одночасною присутністю маркерів – запасних білків, контрольованих локусами *Gli-UI* і *Glu-UI*) у всіх проаналізованих зернівках (було ідентифіковано три такі рослини F₄, в таблиці позначено (1U)); 2) гетерогенність за присутністю/відсутністю хромосоми 1U (серед проаналізованих зерен з рослини є генотипи з 1U та зерна без 1U) (три рослини F₄ (в таблиці – het 1U)); 3) відсутність хромосоми 1U; 4) наявність лише плеча 1UL (маркер – присутність високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованих *Glu-UI* та відсутність продуктів експресії *Gli-UI*) (одна рослина F₄ (в таблиці – 1UL)); 5) гетерогенність за наявністю плеча 1UL (серед проаналізованих зерен з рослини від є носії 1UL та зерна без запасних білків *Ae. biuncialis*) (дві рослини F₄ (het 1UL)); 6) гетерогенність за присутністю цілої хромосоми 1U, плеча 1UL та наявністю зерен без інтрогресії матеріалу 1U (дві рослини F₄ (het 1U, 1UL)).

Подібним чином було проаналізовано розподіл за присутністю генетичного матеріалу хромосоми 1U серед рослин F₅ – нащадків 11 окремих рослин F₄ від міжвидової гібридизації з *Ae. biuncialis*, відібраних за наявністю маркерів хромосоми 1U (табл. 3.22), де виявлено різні варіанти успадкування хромосоми 1U. Всі проаналізовані нащадки однієї рослини F₄ NVG 7-1, яка була гетерогенна за присутністю плеча 1UL, в подальшому втратили плече 1UL. Серед нащадків іншої гетерогенної за 1UL рослини F₄ (NVG 34-151) біля 40% потомків також виявились гетерогенними за присутністю цього плеча, а решта – не мали інтрогресій 1U. Серед нащадків рослини NVG 32-16 з плечем 1UL чверть рослин втратили його, а у ще чверть були гетерогенними за його присутністю, що свідчить про нестабільність передачі цього плеча. Серед носіїв хромосоми 1U, дві лінії стабільно передавали її нащадками (NVG 11-72 і NVG 11-9), проте серед нащадків третьої лінії (NVG 7-23) спостерігалось розщеплення на п'ять класів за присутністю генетичного матеріалу 1U, у тому числі з'явились класи, гетерогенні за наявністю лише плеча 1UL. Генотипи лише з плечем 1UL також з'являлись серед нащадків всіх рослин F₄, гетерогенних за присутністю цілої хромосоми 1U. Отже, ми спостерігали появу *de novo* генотипів з маркером лише плеча 1UL серед зернівок рослин F₅ – нащадків чотирьох рослин F₄ з цілою хромосомою 1U.

Таблиця 3.22

Розподіл рослин F₅ – нащадків окремих рослин F₄ пшениці від гібридизації з *Ae. biuncialis* за присутністю матеріалу хромосоми 1U

Рослина F ₄	1U	het*1U	без 1U	1UL	het1UL	het 1UL, 1U
NVG 7-1 (het 1UL)			10			
NVG 7-23 (1U)	1	2	1		1**	3**
NVG 11-72 (1U)	9					
NVG 11-9 (1U)	9					
NVG 12-155 (het 1U, 1UL)		3	6		1	1
NVG 12-154 (het 1U)	1	4	6		1**	
NVG 12-111 (het 1U)			9		1**	1**
NVG 23-198 (het 1U, 1UL)		1	9		1	1
NVG 32-16 (1UL)			3	6	3	
NVG 32-59 (het 1U)	2	1	1			2**
NVG 34-151 (het 1UL)			7		5	
NVG 36-53 (het 1U)		2	7			4**

Примітки:

1. * het - гетерогенні за присутністю;
2. ** поява генотипів з 1UL de novo.

Серед рослин F₄, відібраних за наявністю маркерів хромосоми 1U, та їх нащадків F₅ втрату плеча 1US при наявності 1UL було виявлено у 9 з 11 випадків (82%).

Зерно кращих за продуктивністю (масою зерна з рослини) рослин F₅ з генетичним матеріалом хромосоми 1U (ціла хромосома або плече) було пересіяно до одержання рослин F₇. При цьому контролювали наявність матеріалу хромосоми 1U з використанням запасних білків як генетичних маркерів та продовжували відбір за масою зерна з рослини. У табл. 3.23 наведено дані про кількість генотипів

з цілою хромосомою 1U або плечем без поділу на гетерогенні та гомогенні класи, а на рис. 3.50 схематично показано частку генотипів з матеріалом 1U серед нащадків після маркерного добору.

Таблиця 3.23

Кількість рослин від міжвидової гібридизації F₅-F₇ з присутністю генетичного матеріалу хромосоми 1U *Ae. biuncialis*

F ₄	F ₅	F ₅ з 1U*	F ₅ з 1UL	F ₆	F ₆ з 1U*	F ₆ з 1UL	F ₇	F ₇ з 1U*	F ₇ з 1UL
NVG 7-1	10	0	0						
NVG 7-23	11	8	4	5	4	1	5	3	1
NVG11-72	9	9	0	3	3	0	3	3	0
NVG11-9	9	9	0	8	8	0	2	2	0
NVG12-155	11	6	2	2	1	1	2	0	0
NVG12-154	12	6	1	4	1	1	4	1	0
NVG12-111	11	2	2	4	2	0	2	0	0
NVG 23-198	12	3	2	4	4	4	4	3	2
NVG 32-16	12	9	9	8	7	7	2	1	1
NVG 32-59	6	5	2	2	1	0	2	1	1
NVG 34-151	12	5	5	2	1	1	2	1	1
NVG 36-53	12	6	4	3	3	2	3	2	1
Всього	117	68	31	45	35	17	31	17	7

Примітка. *з цілою хромосомою 1U або плечем

Аналіз динаміки передачі матеріалу хромосоми 1U в F₅-F₇ виявив істотну елімінацію матеріалу хромосоми 1U в F₆ з частотою 0,222 ($\chi^2 = 44,8$, P < 0,001): серед нащадків 45 відібраних рослин F₅ з маркерами хромосоми 1U 10 рослин F₆ втратили ці маркери. В F₇ спостерігалась істотна елімінація матеріалу 1U частотою 0,227 (P = 0,024 за одnobічним точним тестом Фішера): серед відібраних 22 рослин F₆ з маркерами хромосоми 1U в наступному поколінні 5 рослин F₇ втратили ці

маркери. Очевидно, в процесі розмноження йде відбір проти незбалансованих генотипів.

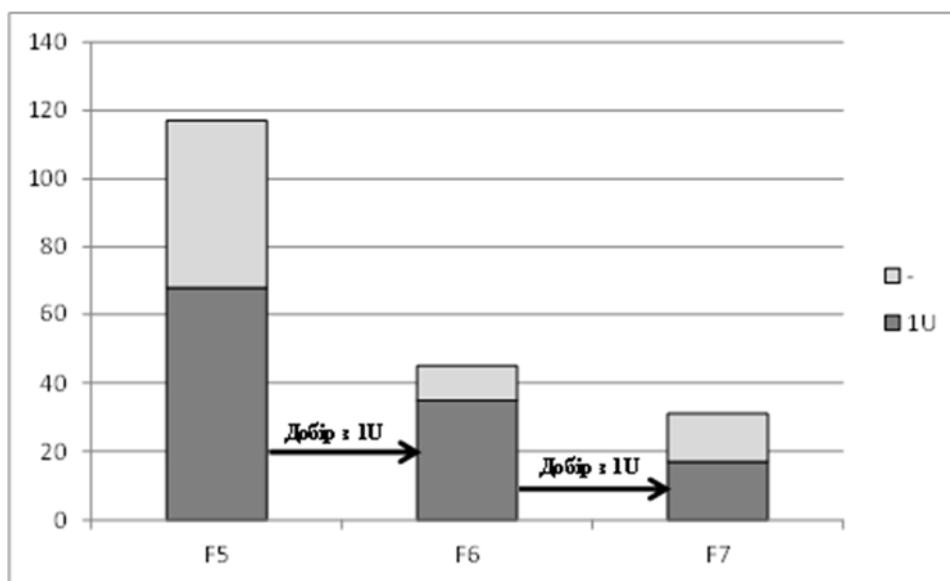


Рис. 3.50 Співвідношення рослин з матеріалом хромосоми 1U серед нащадків при розмноженні рослин з інтрогресіями 1U *Ae. biuncialis*. По вертикалі – кількість проаналізованих рослин.

Кращі лінії з інтрогресіями 1U пересівали до F₁₀ і F₁₁ з постійним контролем наявності запасних білків *Ae. biuncialis*.

Отже в результаті міжвидової гібридизації та маркерного добору нами створено матеріал пшениці з інтрогресіями хромосоми 1U *Ae. biuncialis* або лише її довгого плеча (рис. 3.51) з синтезом у зерні специфічного блоку високомолекулярних субодиниць глютенінів та гліадинів у носіїв цілої хромосоми та лише блоку високомолекулярних субодиниць глютенінів у носіїв 1UL.

3.13.2 Оцінка частоти поперечного розщеплення унівалента 1U *Ae. biuncialis* у гібридів пшениці. При дослідженні ліній від міжвидової гібридизації пшениці з *Ae. biuncialis* було відмічено високу частоту появи генотипів з лише плечем 1UL серед нащадків носіїв цілої хромосоми 1U *Ae. biuncialis* та практично не відібрано генотипів з лише коротким плечем цієї хромосоми. Механізмом утворення генотипів з лише одним плечем хромосоми 1U, очевидно, є поперечне розщеплення унівалентів по центромері (centric misdivision) з формуванням телоцентриків (Darlington, 1939; Sears, 1952; Lukaszewski, 2010). Для того, щоб

змоделювати появу таких генотипів у гібридів, моносомних за 1U та оцінити частоту появи носіїв окремих пліч 1UL і 1US, було проведено схрещування сорту пшениці Безоста 1 зі створеною нами інтрогресивною лінією NVG41, що несе цілу хромосому 1U *Ae. biuncialis*. З використанням SDS-електрофорезу було проаналізовано вибірку зерен F₂ від гібридів Безоста 1 × NVG41 і NVG41 × Безоста 1, вирощених у 2011 і 2016 р., відповідно. Електрофоретичні спектри запасних білків батьківських форм наведено на рис. 3.51 (доріжка 1, 4), а окремих зернівок F₂ – на рис. 3.52.

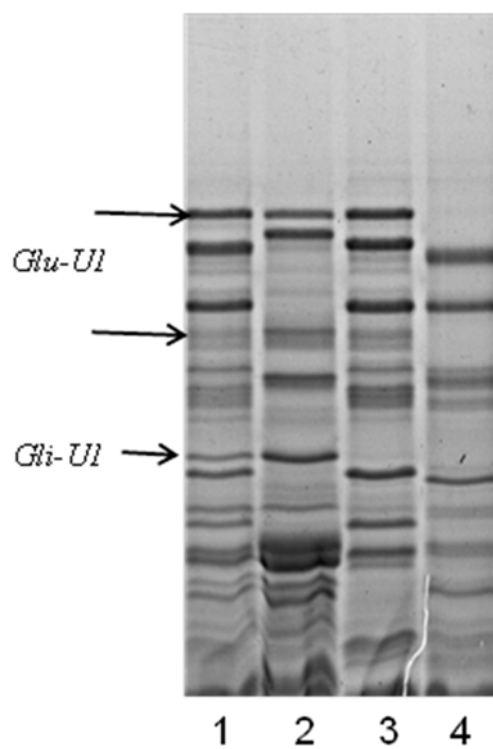


Рис. 3.51 SDS-електрофореграма загального білку окремих зернівок: 1) лінія від схрещування пшениці з *Ae. biuncialis* з цілою хромосомою 1U (NVG41); 2) зразок *Ae. biuncialis* NK 13-2-1 (UA0400192), 3) лінія від схрещування пшениці з *Ae. biuncialis* NVG91-75 з лише плечем 1UL; 4) сорт пшениці м'якої Безоста 1. Стрілками відмічено білки, контрольовані вказаними локусами *Ae. biuncialis*.

Серед проаналізованих зерен F₂ від цієї комбінації схрещування було виявлено чотири класи генотипів за локусами *Gli-U1* і *Glu-U1* від *Ae. biuncialis*: 1) з цілою хромосомою 1U (є маркери *Gli-U1* і *Glu-U1*), 2) без хромосоми 1U (відсутність маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1*); 3) лише з плечем 1UL (є високомолекулярні субодиниці глютенінів, кодовані *Glu-U1*, але відсутні маркери *Gli-U1*), 4) лише з

плечем 1US (є гліадини, контрольовані *Gli-U1*, і відсутні високомолекулярні субодиниці глютенінів, кодовані *Glu-U1*) (рис. 3.52).

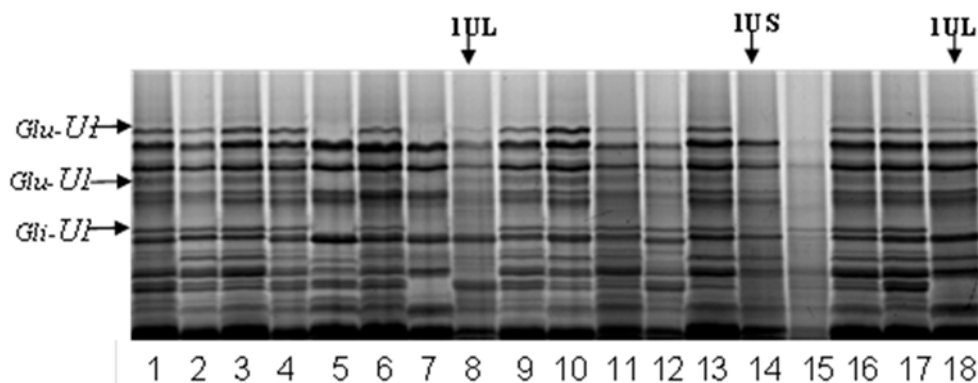


Рис. 3.52. SDS-Електрофореграма загального білку окремих зернівок F_2 від схрещування сорту Безоста 1 з лінією NVG41 з хромосомою 1U від *Ae. biuncialis*. 1-4, 6, 9-13, 15-17 – генотипи з маркерами *Gli-U1* і *Glu-U1*; 5, 7 – генотипи без маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1*; 8, 18 – генотипи лише з маркером *Glu-U1*; 14 – генотип лише з маркером *Gli-U1*.

Розщеплення за маркерами хромосоми 1U для вибірок зерен F_2 Безоста 1 \times NVG41 і NVG41 \times Безоста 1 показано в табл. Порівняння розщеплень у рослин F_2 різного напрямку схрещування, вирощених в два різні роки, показало неістотність відмінностей цих розщеплень між собою ($\chi^2 = 6,4$, $df = 3$) (табл. 3.24). Тому для подальшого аналізу обидві вибірки було об'єднано.

Таблиця 3.24

Кількість генотипів з двома маркерами *Gli-U1* і *Glu-U1* пліч хромосоми 1U (1U), з лише маркером *Glu-U1* (1UL), з лише маркером *Gli-U1* (1US) та без цих маркерів (–) серед вибірки зерен F_2 NVG41 \times Безоста 1

Рік	Гібрид	1U	1UL	1US	–*
2011	Безоста 1 \times NVG41	178	13	2	44
2016	NVG41 \times Безоста 1	176	16	5	25
	Разом	354	29	7	69

Примітка. * – відсутність маркерів

На основі даних табл. 3.26 було проаналізовано розщеплення у зерен F_2 за присутністю/відсутністю маркерів *Gli-U1* і *Glu-U1* окремо для кожного маркера

(табл. 3.25). Виявилось, що частота генотипів з експресією алеля локусу *Glu-U1* була статистично істотно підвищеною, тоді як частота передачі маркера 1US практично не відрізнялась від 3:1. Підвищена частота генотипів з цілою хромосомою 1U також виявлялась при аналізі співвідношення кількостей генотипів з лише цілою хромосомою 1U (354) та без неї (69), $\chi^2 = 17,03$ ($P < 0,01$).

Таблиця 3.25

Розщеплення у вибірці зерен F₂ NVG41 × Безоста 1 за присутністю маркера плеча 1UL (*Glu-U1*) та його відсутністю (–), за присутністю маркера плеча 1US (*Gli-U1*) та його відсутністю (–)

Гібрид	1UL	–	χ^2 (3:1)	1US	–	χ^2 (3:1)
Безоста 1 × NVG41	191	46	3,95*	180	57	0,11
NVG41 × Безоста 1	192	30	15,62**	181	41	5,05*
Разом	383	76	17,44**	361	98	3,25

Примітки:

1. * $P < 0,05$;
2. ** $P < 0,01$.

У загальній вибірці зерен F₂ виявлено 29 зернівок (6% від загальної вибірки проаналізованих зерен) з лише плечем 1UL (з втратою плеча 1US), та 7 зернівок (2%) з лише маркером короткого плеча 1US (табл. 3.24). Порівняння співвідношення кількості генотипів з маркером лише плеча 1UL до кількості решти генотипів (29 : 430) та співвідношення кількості генотипів з маркером лише плеча 1US до кількості решти генотипів (7 : 452) показало, що вони статистично істотно відрізняються ($\chi^2 = 17,03$, $P < 0,001$). Це говорить про істотно вищу частоту втрати пліч 1US, порівняно з 1UL у мейозі гібридів пшениці, моносомних за хромосомою 1U *Ae. biuncialis*.

Частоту поперечного розщеплення за центромерою було оцінено на рівні зерен F₂ в загальній вибірці як частоту рекомбінації між локусами *Gli-U1* і *Glu-U1* у F₂. Частота розділення пліч унівалентної хромосоми 1U у гібрида F₂ NVG41 × Безоста 1 дорівнює $9,04 \pm 1,42$ %. При цьому виявилось, що на стадії зернівок з більшою частотою зустрічаються генотипи з лише плечем 1UL, ніж з лише 1US.

Причиною цього може бути втрата телоцентриків з плечем 1US при формуванні гамет або знижена життєздатність генотипів з лише 1US на рівні гаметофіта або спорофіта. Те, що серед матеріалу від міжвидової гібридизації ми ідентифікували лінії з лише плечем 1UL від *Ae. biuncialis* та не відібрали жодної лінії з лише плечем 1US, може свідчити про низьку життєздатність і/або низьку продуктивність таких генотипів.

3.13.3 Дослідження показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Ae. biuncialis* з інтрогресіями 1U. Було проведено дослідження показників якості зерна у ліній пшениці з інтрогресованими алелями локусів *Gli-U1* і *Glu-U1* від кримських зразків *Ae. biuncialis*: з експресією обох локусів (з цілою хромосомою 1U) та з синтезом високомолекулярних субодиниць глютенінів від цього виду (з плечем 1UL) (пункт 3.13.1). Схему досліду описано в пункті 2.1.7.

Генотипи використаних для аналізу інтрогресивних ліній і сортів за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів та за присутністю маркерів пліч хромосоми 1U наведено в табл. 3.26.

У зерні ліній NVG41-38 та NVG105-90 присутні гліадини і високомолекулярні субодиниці глютенінів, кодовані локусами хромосоми 1U, що вказує на присутність цілої хромосоми 1U. У лінії NVG105-94 не виявлено маркерів хромосоми 1U. У зерні ліній NVG 91-75, NVG22-17, NVG105-89 присутні високомолекулярні глютеніни, кодовані *Glu-U1*, і відсутні гліадини *Ae. biuncialis*, тому вони мають плече 1UL, найбільш ймовірно, у вигляді транслокації з його участю.

Алелями високомолекулярних субодиниць глютенінів, що мають більший позитивний ефект на якість згідно з (Payne et al., 1984; Wrigley et al., 2009), серед наявних у дослідженому матеріалі є *Glu-D1d* (бал 4), *Glu-B1a1* (бал 5), *Glu-A1b* (бал 3). Сорт Панна має алель *Glu-B1a1*, характерний для надсильних пшениць, з найбільшим внеском у силу тіста – бал 5 (Wrigley et al., 2009). На основі алельного складу за локусами *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* було визначено показник якості Glu-score у досліджених сортів та ліній, однак без врахування присутності інтрогресій

матеріалу хромосоми 1U. По три «кращі» пшеничні алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів та, відповідно, бал якості 12 мають сорт Панна та лінія NVG22-17. Сорт Безоста 1 має два «кращі» алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів, і, відповідно, достатньо високий бал Glu-score – 9. Для решти досліджених інтрогресивних ліній на основі генотипів за лише пшеничними локусами *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* прогнозується низький бал якості 5–7.

Таблиця 3.26

Характеристика інтрогресивних ліній і сортів пшениці м'якої за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів та присутністю маркерів пліч хромосоми 1U та прогнозований бал якості

Лінія, сорт-стандарт	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	Glu-score без врахування <i>Glu-U1</i>	1UL	1US
NVG22-17	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	12	+	-
NVG91-75	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5	+	-
NVG41-38	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	7	+	+
NVG105-90	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5	+	+
NVG105-89	<i>b/c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5-7	+	-
NVG105-94	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	5	-	-
Панна	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	12	-	-
Безоста 1	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	9	-	-

Показники якості зерна досліджених сортів і ліній наведено в табл. 3.27. На прояв величини SDS-седиментації істотно впливали умови вирощування (умови року), на відміну від вмісту білку в зерні, що можна бачити при порівнянні показників якості у сортів Безоста 1 і Панна. Для зерна врожаю 2017 р. показник SDS-седиментації був істотно вищим у обох сортів, ніж для зерна 2015 р. (табл. 3.29) при практично однаковому вмісті білку в зерні. Показник SDS-седиментації також був вищий у зерні урожаю 2017 р, ніж 2015 р. і у досліджених інтрогресивних ліній. Однак, у даних ліній вміст білку був дещо вищим у зерні урожаю 2015 р.

Таблиця 3.27

**Вміст білку в зерні (ВБ) SDS-седиментація (SDS30), кількість повторень
у досліді (n)**

Лінія, сорт-стандарт	2015			2017		
	ВБ, %	SDS30, мл	n	ВБ, %	SDS30, мл	n
NVG22-17	17,9 ± 0,8	87,5 ± 0,5	2	15,5 ± 0,5	92,5 ± 2,5	2
NVG91-75	17,2 ± 0,4	69,0 ± 1,0	2	14,8 ± 0,9	86,9 ± 2,0	7
NVG41-38	20,8 ± 0,4	74,5 ± 0,5	2	16,1	95	1
NVG105-90	15,1 ± 0,7	62,6 ± 3,5	2	15,4 ± 0,2	79,0 ± 3,2	3
NVG105-89	21,10	61	1	18,5 ± 0,1	83,5 ± 10,1	2
NVG105-94	14,4	54	1	13,8 ± 0,40	65,75 ± 2,06	4
Панна	14,2 ± 0,2	72,5 ± 2,7	4	14,67 ± 0,69	93 ± 0	3
Безоста 1	13,6 ± 0,7	57 ± 3,1	4	13,68 ± 0,11	67,25 ± 1,31	4

Лінії пшениці з плечем 1UL від *Ae. biuncialis* NVG22-17, NVG91-75 та лінія NVG41-38 з цілою хромосомою 1U в 2015 р перевищували сорти пшениці Панна і Безоста 1 за вмістом білку в зерні на 3–5% та мали на 11–29 мл вищий показник SDS-седиментації, ніж сорт Безоста 1. У 2015 р. у лінії NVG22-17 величина SDS-седиментації була істотно вищою, ніж у надсильного сорту Панна ($P < 0,001$).

У 2017 р. вміст білку в зерні у лінії NVG22-17 був істотно вищим, ніж у сорту Безоста 1, а лінія NVG105-89 за цим показником перевищувала обидва сорти пшениці. У більшості досліджених ліній урожаю 2017 р. з матеріалом хромосоми 1U показник SDS-седиментації істотно (на 19–25 мл) перевищував показник сорту Безоста 1, але не відрізнявся або був нижчим, ніж у сорту Панна.

Варто зазначити, що присутність алеля локусу *Glu-U1* приводила до високих показників SDS-седиментації навіть при наявності алелів низької якості за «пшеничними» локусами *Glu-1*. Так, лінії NVG91-75, NVG105-90, NVG105-89, з інтрогресією *Glu-U1* (ймовірною транслокацією довгого плеча 1U) несуть алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1c*, *Glu-B1c* і *Glu-D1a*. Такий генотип мав би давати потенційний бал хлібопекарної якості 5 (1+2+2) за

шкалою (Wrigley et al., 2009). Для порівняння, за цією шкалою сорт Безоста 1 з достатньо високим рівнем хлібопекарної якості має бал якості 9 (3+2+4). Отже, присутність алеля локусу *Glu-U1* в геномі інтрогресивних ліній значно підвищувала показник якості. Наприклад, в умовах 2015 р. показник седиментації лінії NVG 91-75 з алелями *Glu-A1c*, *Glu-B1c* і *Glu-D1a* (з внеском 1+2+2) дорівнював 69 мл, тоді як у сорту Безоста 1 з кращими алелями високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1b*, *Glu-B1c* і *Glu-D1d* (3+2+4) лише 59 мл. У 2017 р. ці значення були 87 і 67 мл, відповідно.

Ще одна лінія з транслокацією з *Glu-U1* — NVG 105-89 має алелі *Glu-A1b/c* *Glu-B1c* *Glu-D1a*, що мало б давати бал якості 5-7 (3/1+2+2). Однак у 2017 році її показник седиментації також перевищував показник у сорту Безоста 1: 84 і 67 мл, відповідно. Крім того, у 2017 р. ця лінія мала найвищий показник білку в зерні — 18,5%.

Серед інтрогресивних ліній найвищий показник седиментації в обидва роки одержано для лінії NVG22-17: 88 мл в 2015 р. і 93 мл в 2017 р. Однак, на відміну від решти вивчених у цьому досліді інтрогресивних ліній, крім алеля високомолекулярних субодиниць локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis*, ця лінія несе інші алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів з позитивним впливом на хлібопекарну якість: *Glu-A1b* *Glu-B1a1* *Glu-D1d* (3+5+4), що самі по собі забезпечують дуже високий рівень сили тіста. В умовах 2015 р. ця лінія навіть перевищувала за показником SDS-седиментації сорт Панна з аналогічними алелями *Glu-A1b* *Glu-B1a1* *Glu-D1d* (3+5+4).

Отже, дослідження інтрогресивних ліній на протязі двох років показало, що присутність алеля локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis* пов'язана з високим значенням показника седиментації SDS30. За впливом на показник седиментації цей алель, є близьким до алеля надвисокої якості *Glu-B1a1*. Досліджені лінії характеризуються високим вмістом білку в зерні. Створені нами лінії пшениці з інтрогресованим алелем локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis* можуть бути цінним вихідним матеріалом для селекції на якість.

Висновки до розділу 3

1. Ідентифіковано низку нових алелів проламінових локусів *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A1*, *Gli-A3*, *Gli-A2*, *Sec-N*, *Sec-1 (Gli-R1)*, *Glu-B1* рекомбінантного, мутантного, інтрогресивного та рекомбінантно-інтрогресивного походження.

2. Частота мутацій гліадинових локусів, індукованих гамма-опроміненням сухих зерен *T. aestivum* дозою 200 Гр, становить 7,4% і є на порядок вищою за частоту спонтанних мутацій (0,5%).

3. Встановлено генетичну відстань $0,65 \pm 0,18$ сМ між групами генів локусу *Gli-D1 T. aestivum* – геном, що кодує ω -гліадин j_5 блоку “j”, і генами, що кодують решту ω -гліадинів (j_{1-4}), цього алеля. Визначено відстань $0,27 \pm 0,14\%$ сМ між групами генів алеля локусу *Gli-D1 Ae. cylindrica* та їх розміщення відносно гена кольору колоскових лусок (*Rg-D1c – Gli-D1cl₁₋₃–Gli-D1cl_{4,5}*–центромера).

4. На житньому плечі 1RS ідентифіковано новий секаліновий локус *Sec-N*, його картовано дистально від локусу *Sec-1 (Gli-R1)* на відстані 10–20 сМ та зроблено припущення, що *Sec-N* є гомеологічним локусам *Gli-1* пшениці. Ідентифіковано 4 алелі локусу *Sec-N*.

5. Ідентифіковано носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo серед сортів *T. aestivum* української і російської селекції, транслокацію 1BL.1RS з секаліновими алелями локусів *Sec-1* та *Sec-N* типу Amigo у сорту MV Táltos, створено лінію CWX з транслокацією 1BL.1RS з секаліновими алелями від жита Воронежське СГІ, ідентифіковано нову транслокацію 1BL.1RS з новими алелями секалінових локусів у сорту Вишиванка, створено популяцію F₆ рекомбінантно-інбредних ліній пшениці з рекомбінантними плечима 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій 1AL.1RS та 1BL.1RS, промаркерованими секаліновими локусами. Частота рекомбінації між 1RS у складі транслокацій 1AL.1RS та 1BL.1RS становить 7 ± 1 %.

6. Міжвидовою гібридизацією та маркерним доббором створено матеріал *T. aestivum* з інтрогресіями хромосоми 1U *Ae. biuncialis* або лише її довгого плеча, замаркерованих алелями локусів *Glu-U1* та *Gli-U1* у носіїв цілої хромосоми або

лише *Glu-U1* у носіїв 1UL. Присутність інтрогресованого алеля локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis* пов'язана з високим значенням показника седиментації SDS30.

7. Частота поперечного розщеплення за центромерою у гібридів *T. aestivum*, моносомних за хромосомою 1U *Ae. biuncialis*, складає $9,04 \pm 1,42$ %. Виявлено більшу частоту втрати пліч 1US, ніж 1UL.

Результати експериментальних досліджень даного розділу наведено в таких публікаціях:

Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A. 2003. Recombination of gliadin genes of chromosome 1D in the common wheat hybrid carrying the introgression from *Aegilops cylindrica*, *Plant Breeding*, 122, pp.86-88.

Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2004. Effect of an introgression from *Aegilops cylindrica* Host on manifestation of productivity traits in winter common wheat F₂ plants. *Russian Journal of Genetics*, 40(12), pp.1378-1382.

Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д., и Нецветаев, В.П., 2010. Идентификация ржаных транслокаций у сортов озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*, 15 (86)(12), с.47-54.

Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д. и Нецветаев, В.П., 2012. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*, 3, с.68–74.

Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2003. Частота рекомбинации в локусе *Gli-D1* мягкой пшеницы *T. aestivum* L. *Цитология и генетика*, 37(5), с.80–83.

Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Собко, Т.О. та Созінов, О.О., 2005. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції. *Цитология и генетика*, 39(4), с.20-24

Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.69-77.

- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2013. Study of the effects produced by gamma-irradiation of common wheat F₁ seeds using gliadins as genetic markers, *Cytology and Genetics*, 47(1), pp.13-19.
- Kozub, N.A., Motsnyi, I.I., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Mapping a new secalin locus on the rye 1RS arm, *Cytology and Genetics*, 48(4), pp.203–207.
- . Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129.
- Kozub, N., Sozinov, I., Karelov, A., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., Blume, Ya., and Sozinov, A., 2018. Studying recombination between the 1RS arms from the rye Petkus and Insave involved in the 1BL.1RS and 1AL.1RS translocations using storage protein loci as genetic markers. *Cytology and Genetics*, 52 (6), pp.440-447.
- Karelov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Sozinova, O., Mavromatis, A.G., and Xynias, I.N., 2019. Molecular detection of resistance to biotic stress conditions in spring bread wheat cultivars. In: A. Theodoridis, et al., eds., *Innovative approaches and applications for sustainable rural development*. Springer Nature Switzerland AG: Springer Earth System Sciences, pp.305-324.
- Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54(4), pp.305-317.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2010. Ідентифікація сортів м'якої пшениці, потенційно стійких до раси стеблової іржі UG99, за допомогою біохімічних маркерів. *Захист і карантин рослин*, 56, с.74-81.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блум, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з рекомбінантним плечем 1RS як джерела нових поєднань генів стійкості до збудників хвороб і шкідників. *Захист і карантин рослин*, 62, с.143-150.

- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Створення ліній пшениці м`якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем *Glu-B1a1*. *Захист і карантин рослин*, 63, с.77-85.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2018. Створення і дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 23, с.297-301.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Дослідження матеріалу пшениці м`якої від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за допомогою маркерів хромосоми 1U. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 25, с.55-59.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Мутанти за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м`якої Безоста 1. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 24, с.109-114.
- Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2020. Особливості передачі маркерів хромосоми 1U *Aegilops biuncialis* Vis. у гібридів пшениці м`якої. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*, 3, с.20-25.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на показники якості зерна пшениці м`якої. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.94-99.
- Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Колючий, В.Т. и Созинов, А.А., 2006. Сорты мягкой пшеницы украинской селекции с ржаными 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокациями. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, Київ: Логос, с.216-220.
- Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Бидный, А.Я., Демьянова, Н.А., Собко, Т.А., Колючий, В.Т., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2011. Идентификация сортов мягкой пшеницы с эффективным геном устойчивости Sr1RSAmigo к расе стеблевой

- ржавчини UG99 *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 10, с.243-247.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В. та Созінов, О.О., 2012. Мутації за гліадиновими локусами, індуковані гама-опроміненням зерен F₁ м'якої пшениці, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.198-203.
- Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2010. Сорты мягкой пшеницы украинской и российской селекции с геном устойчивости к стеблевой ржавчине Sr1RSAmigo. В: *Управление продукционным процессом в агротехнологиях 21 века: реальность и перспективы*. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 35-летию образования Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства. 15–16 июля 2010 г., Белгород: «Отчий край», с.222-225.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем надвисокої якості *Glu-B1al*. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали II Міжнародної науково-практичної конференції, 3 листопада 2016 р., Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: Нілан-ЛТД, с.45-47.
- Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2017. Ідентифікація нових алелів запасних білків пшениці м'якої. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю створення Українського інституту експертизи сортів рослин, 7 червня 2017 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.46-48.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2018. Створення ліній пшениці м'якої озимої з алелем локусу *Glu-U1* від *Aegilops biuncialis* Vis., пов'язаним з високою якістю зерна. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали IV Міжнародної науково-практичної конференції,

- присвяченої 95-річчю сортовипробування в Україні, 7 червня 2018 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.36–38.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Созінова, О.І., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2018. Секалінові локуси як маркери для ідентифікації рекомбінантних плечей 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій пшениці м'якої. В: *Біотехнологія – інноваційний шлях розвитку селекції рослин*. Тези доповідей Міжнародної наукової конференції, Одеса, 8-10 жовтня 2018 р., Одеса: Агропринт, с.128-129.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Богуславський Р.Л., 2019. Ідентифікація нових гліадинових алелів у сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна. В: *Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах*. Збірник тез міжнародної наукової конференції, присвяченої пам'яті і науковій спадщині видатного вченого Василя Яковича Юр'єва, яка відбулася 3–5 липня 2019 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Харків, с.214-215.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Аналіз матеріалу пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за локусами запасних білків як генетичних маркерів хромосоми 1U. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 року, Умань, с.81-85.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Аналіз показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. В: *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали IX Міжнародної наукової конференції, 19 березня 2020 р., Умань, с.70-75.
- Kozub, N., Sozinov, I., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., and Blume, Ya., 2020. Identification of the introgressive-recombinant allele at the *Gli-B1* locus in the common wheat cultivar Lastivka Odeska. В: *Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин*. Тези доповідей

міжнародної наукової конференції, 21 жовтня 2020 р., Одеса, СГІ-НЦНС, с.53-54.

Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 р. Умань, с.77-81.

РОЗДІЛ 4

ЕФЕКТИ ПРИСУТНОСТІ ПШЕНИЧНО-ЖИТНІХ ТРАНСЛОКАЦІЙ З УЧАСТЮ ПЛЕЧА 1RS У ГЕНОМІ ПШЕНИЦІ

Серед найбільш успішних інтрогресій за всю історію селекції пшениці м'якої – пшенично-житні транслокації з участю плеча 1RS – 1BL.1RS і 1AL.1RS, що несуть низку генів стійкості до збудників хвороб (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2016; McIntosh et al., 2013). У даному розділі проаналізовано поширення пшенично-житних транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS серед українських сортів пшениці м'якої озимої і ярої та представлено результати дослідження різноманітних ефектів присутності житних транслокацій в геномі пшениці.

4.1 Поширеність транслокацій 1BL.1RS та 1AL.1RS серед українських сортів пшениці м'якої

4.1.1 Поширеність пшенично-житних транслокацій серед різних груп озимих сортів пшениці м'якої української селекції. З використанням локусів запасних білків як генетичних маркерів проаналізовано поширеність пшенично-житних транслокацій 1BL.1RS і 1AL.1RS серед сортів пшениці м'якої озимої селекції, створених в селекційних установах зони Правобережного Лісостепу України (сорта МПП, ІФРiГ, та БЦДС) та Степу (сорта СГІ) у різні періоди часу, а також серед сортів селекції ІЗ, ІР та ПДАА. Генетичними маркерами слугували алелі *Gli-B11* для 1BL.1RS типу Кавказ та *Gli-A1w* 1AL.1RS типу Amigo (відповідні блоки секалінів, див. розділ 3). Сорти-носії 1BL.1RS наведено в табл. 4.1, а сорти з транслокацією 1AL.1RS вказано в табл. 4.2.

Носії транслокації 1BL.1RS найбільш поширені серед озимих сортів селекції зони Правобережного Лісостепу України – їх частка є високою і становить біля 37% всіх проаналізованих сортів цієї зони. Не виявлено істотних відмінностей за часткою сортів з цією транслокацією між групами сортів, створених до 1996 р. і пізніше (табл. 4.3).

Таблиця 4.1

**Українські сорти пшениці м'якої озимої з пшенично-житньою
транслокацією 1BL.1RS**

Група сортів	Назва сортів
Правобережний Лісостеп, до 1996 р.	Миронівська 63, Мирич, Мирлебен, Миронівська 10, Миронівська 28, Миронівська 30, Миронівська 61, Миронівська 65, Миронівська 19, Миронівська 27
Правобережний Лісостеп, з 1996 р.	Володарка, Економка, Багіра, Веселка, Веста, Вільшана, Волинська 2, Волинська напівінтенсивна, Волошкова, Гаразівка, Достаток, Елегія, Злука, Калинова, Київська 7, Колос Миронівщини, Крижинка, Лазурна, Легенда Миронівщини, Либідь, Маріца (Мадярка), Миронівська 33, Миронівська 67, Мирянка, Олеся, Перлина Лісостепу, Пивна, Світанок миронівський, Святкова, Сніжана (Венера), Троян, Фаворитка, Хазарка, Чародійка, Ювіляр Миронівщини, Миронівська сторічна, МІП Валенсія, Трудівниця миронівська, МІП Дніпрянка, Естафета миронівська, Берегиня миронівська, Господиня миронівська
Степ, до 1996 р.	Залив, Одеська 66
Степ, з 1996 р.	Відповідь, Щедрість одеська
ІЗ	Веселка поліська, Кесарія поліська, Поліська 71, Поліська 95, Мірютинка, Водограй, Мережка, Полісянка, Русява
ПДАА	Аріївка, Вільшана, Оржиця нова, Пабатка

Таблиця 4.2

**Українські сорти пшениці м'якої озимої з пшенично-житньою
1AL.1RS транслокацією**

Група сортів	Назва сортів
Правобережний Лісостеп, з 1996 р.	Веснянка, Добірна, Експромт, Золотоколоса, Колумбія, Лимарівна, Монолог, Раставиця, Славна, Сміла, Смуглянка, Солоха, Спасівка, Яворина
Степ, з 1996 р.	Вихованка одеська, Княгиня Ольга

Таблиця 4.3

**Частка сортів з пшенично-житніми транслокаціями серед різних груп
українських сортів пшениці м'якої озимої**

Груп сортів		Частка сортів з		
		1BL.1RS	1AL.1RS	1RS
Правобережний (Центральний) Лісостеп	Всього (141)	0,369	0,100	0,469
	до 1996 (35)	0,286	0	0,286
	з 1996 (106)	0,396	0,132	0,528
Степ	Всього (168)	0,024	0,012	0,036
	до 1996 (62)	0,032	0	0,032
	з 1996 (106)	0,019	0,019	0,038
ІР (23)		0	0	0
ІЗ (40)		0,225	0	0,225
ПДАА (20)		0,211	0	0,211
Всього		0,188	0,043	0,231

Група сортів селекції ІЗ, який створює сорти для зони Полісся, а також для зони Лісостепу, містить 22,5 % сортів з 1BL.1RS. Близьку частоту носії цієї транслокації визначено для сортів ПДАА (21%). Набагато меншою є частка сортів з 1BL.1RS серед сортів селекції зони Степу – 2,4%. До 1996 р. ця транслокація зустрічалась у біотипів сортів Залив, Одеська 66, та лише в останні роки було створено сорт Щедрість одеська і Відповідь з 1BL.1RS. У проаналізованій вибірці сортів ІР транслокації 1BL.1RS не виявлено.

Отже, транслокація 1BL.1RS є поширеною серед сортів зони Правобережного Лісостепу, на відміну від сортів інших регіонів України, що говорить про її адаптивне значення для даної зони. Факторами, що зумовлюють її високу частоту, може бути наявність генів стійкості до хвороб (McIntosh et al., 2013), а також генів, що спричиняють більш інтенсивний розвиток кореневої системи (Sharma et al., 2009, 2018; Howell et al., 2019). Причиною низької частоти або відсутності цієї транслокації в інших групах сортів може бути також її негативний вплив на хлібопекарну якість (Созинов, 1985) та, відповідно, більш строгий підхід до відбору селекційного матеріалу за цією ознакою.

Про адаптивне значення транслокації 1BL.1RS для зони Правобережного Лісостепу також свідчить висока частота її носіїв серед перспективних ліній конкурсного сортовипробування (2012–2015 рр.) та нових сортів пшениці м'якої озимої Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України, проаналізованих за локусами запасних білків (додатки А, Б). Частка ліній у цій вибірці з 1BL.1RS становить 50% (Созинов та інш., 2015).

Пшенично-житня 1AL.1RS транслокація також найчастіше зустрічається у сортів Правобережного Лісостепу (10% від загальної кількості сортів). Перший сорт з цією транслокацією було створено в 1996 р (Козуб та інш., 2005). Частка сортів Центрального Лісостепу з 1AL.1RS, створених, починаючи з 1996 р, становить 13%. Сорти зони Степу з 1AL.1RS (Княгиня Ольга, Вихованка одеська) було зареєстровано в останні п'ять років; їх частка складає 1,2% всіх сортів зони Степу. Серед інших вивчених груп сортів транслокація 1AL.1RS відсутня. Серед перспективних ліній конкурсного сортовипробування (2012–2015 рр.) та нових

сортів пшениці м'якої озимої Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України, проаналізованих за локусами запасних білків (додаток В) частка ліній з 1AL.1RS складає 2,5% (Созінов та інш., 2015).

В загальному, одну з пшенично-житніх транслокацій (1BL.1RS чи 1AL.1RS) мають 23% українських сортів (1RS, табл. 4.3), переважно, за рахунок сортів селекції Правобережного Лісостепу. У даній групі частка сортів з пшенично-житньою транслокацією зросла вдвічі в останні 20 років – з 29% (до 1996 р) до 53%. Це свідчить про позитивне селекційне значення даних транслокацій.

4.1.2 Поширеність пшенично-житніх транслокацій серед українських сортів пшениці м'якої ярої. З використанням локусів запасних білків як генетичних маркерів було проаналізовано присутність пшенично-житніх транслокацій у колекції українських сортів пшениці м'якої ярої з НЦГРРУ, що містила сорти різного походження і часу створення (додаток Г). Пшенично-житні транслокації ідентифіковано у 8 сортів з 91 проаналізованого (Karelov et al., 2019). Частота транслокацій з участю плеча 1RS серед українських ярих сортів становить 8,8%, і є значно нижчою, ніж відповідна частота у вибірці українських озимих сортів – 23% (85 носіїв серед 368 сортів), і різниця є статистично істотною ($\chi^2 = 9,2$, $P < 0,01$). Транслокацію 1AL.1RS типу Amigo несуть два ярі сорти: Етюд і Струна миронівська (2,2% сортів). Сорти з 1AL.1RS типу Amigo мають алель *Gli-A1w* (*Gli-R1w*), який кодує характерний блок секалінів, та алель *Sec-Na* ідентифікованого нами секалінового локусу на 1RS, що кодує компонент 'а' (підрозділ 3.11). Транслокацію 1BL.1RS ідентифіковано у шести ярих сортів (6,6%). Серед цих сортів п'ять мають 1BL.1RS типу Кавказ: Кардинал, Клара, Мельниківська, Остинка, біотип сорту Рубін. Ці сорти мають алель *Gli-B11* та нуль-алель за локусом *Sec-N*. У сорту Вишиванка ідентифіковано нову транслокацію 1BL.1RS. Спектр секалінів на електрофореграмах спирторозчинних білків в кислому середовищі дещо відрізняється від спектру, кодованому *Gli-B11*, присутністю двох додаткових омега-секалінів та відсутністю передостаннього компонента в нижній частині секалінового спектру (рис 3.41). У той же час у сорту Вишиванка синтезуються два секаліни з близькою молекулярною вагою, що, найбільш ймовірно, кодуються

новим алелем локусу *Sec-N*. Оскільки гени стійкості до хвороб фланкуються секаліновими локусами *Gli-R1* та *Sec-N* (підрозділ 3.11), з високою ймовірністю можна очікувати, що транслокація 1BL.1RS як у сорту Вишиванка несе нові гени стійкості до хвороб.

4.2 Дослідження частоти перехресного запилення у гібридних популяціях пшениці, що несуть транслокацію 1BL.1RS типу Кавказ, за допомогою запасних білків як генетичних маркерів

Пшениця м'яка є самозапильним видом, однак у нього може відбуватися перехресне запилення з низькою частотою: якщо звичайно частота перехресного запилення становить від кількох десятих відсотка до кількох відсотків, то в деякі роки у певних генотипів вона може зростати до 10% і вище (Waines and Hegde, 2003). Основними погодними факторами, що впливають на частоту перезапилення, є температура повітря, вологість, а також опади та сила вітру (Gustafson et al., 2005).

У певних генотипів *T. aestivum* різними авторами виявлено підвищений рівень перезапилення. Це сорти озимої м'якої пшениці з транслокацією 1BL.1RS (2,6–5%) (Колючий и др., 1987), канадські ярі сорти Oslo, Glenlea, Wildcat (6,1–10,6%) (Lawrie et al., 2006), лінії сорту Bobwhite з трансгеном *Pm3b* (Rieben et al., 2011).

У наших дослідженнях було оцінено частоту перехресного запилення у гібридних популяціях пшениці, створених за участю лінії, що несе пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS типу Кавказ. Для оцінки частоти перехресного запилення використано молекулярно-генетичні маркери – запасні білки. Досліджували реципрокні гібридні популяції рослин F₂, створені з участю форми Б-16, що несе транслокацію 1BL.1RS (маркер – алель *Gli-B11*). Рослини F₂ від реципрокного схрещування Б16 × Одеська червоноколоса (ОКК) були вирощені в 2000 і 2004 році на дослідних ділянках в м. Одеса (далі Одеса, 2000 і Одеса, 2004) та в 2004 р. в м. Київ (далі Київ, 2004) поруч з іншим рослинним матеріалом пшениці (сорти, лінії, гібридні популяції). Перезапилення детектували за присутністю зернівок з нетиповим генотипом за їх пилковим компонентом на рослині F₂, як докладно описано в підрозділі 2.8 (рис. 4.1). Аналіз індивідуальних

рослин F₂, вирощених у широкорядному посіві, дав змогу охарактеризувати рівень перехресного запилення в м'якої пшениці за допомогою трьох показників: традиційного показника – частоти перехресного запилення ОС, частоти рослин, на яких відбулося перезапилення ОСplant і інтенсивності перезапилення ОСI (частота перезапилених зернівок на рослинах з перезапиленням) (підрозділ 2.8).

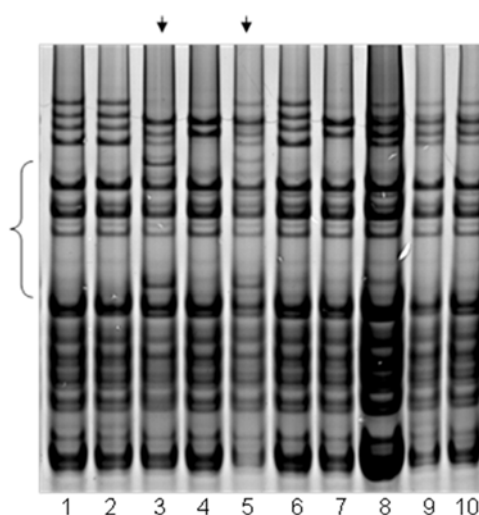


Рис. 4.1. Приклад детекції перезапилення. Електрофореграма гліадинів окремих зернівок (1–10) з рослини F₂ від схрещування Б16 × Одеська червоноколоса з генотипом *Gli-B1.1*. Стрілками позначено спектри зернівок з перезапиленням: гетерозиготи з генотипом *Gli-B1.1.b* (3) і *Gli-B1.1.c* (5), де алелі *b* і *c* представлені в одній дозі, тобто, відповідають пилковому компоненту. Інші зернівки (1, 2, 4, 6–10) мають генотип *Gli-B1.1.1*. Дужкою відмічена зона компонентів, що кодується генами локусу *Gli-B1*.

Показник ОС (out-crossing rate) обчислюється аналогічно показникам, використаним в інших роботах з вивчення перехресного запилення в пшениці (Husci and Matus-Cadriz, 2001). Його також називають відсоток потоку генів (gene flow, pollen-mediated gene flow) (Matus-Cadriz et al., 2004), частка гібридних зернівок (Колючий и др., 1987). Хоча для визначення генотипу за маркерними локусами і підтвердження випадку перезапилення нами аналізувалось від 5 до 30 зернівок з рослини, з метою рендомізації для визначення частоти перехресного запилення (ОС) враховували кількість перезапилених зернівок тільки серед перших п'яти проаналізованих зернівок з кожної рослини. Інші два показники, позначені нами

OCplant і OCI, раніше не використовувалися і запропоновані нами вперше. Вони характеризують перехресне запилення на рівні індивідуальних рослин. Частка рослин, на яких відбулося перезапилення (OCplant) – це відсоток рослин, на яких виявлено перезапилення до загальної кількості проаналізованих рослин. Інтенсивність перезапилення (OCI) визначали як відсоток зернівок з перезапиленням від загальної кількості зернівок, проаналізованих з рослини, у якої зафіксовано факт перезапилення.

Чисельності проаналізованих рослин F₂ реципрочної комбінації схрещування Б-16×Одеська червоноколоса і зернівок F₃ з перезапиленням з трьох популяцій (Одеса 2000, Одеса 2004, Київ 2004) наведено в додатку К. На основі цих даних розраховано показники перезапилення (табл. 4.4).

Таблиця 4.4

**Показники перезапилення у рослин F₂ реципрочної комбінації схрещування
Б-16×Одеська червоноколоса**

Місце, рік вирощування	OC ± SE*, %	OCplant ± SE, %	OCI ± SE, %
Київ, 2004	5,11 ± 0,36	16,27 ± 1,34	26,05 ± 1,19
Одеса, 2004	1,40 ± 0,17	8,19 ± 0,89	9,49 ± 0,76
Одеса, 2000	0,33 ± 0,07	2,18 ± 0,40	9,50 ± 1,60

Примітка.*Тут і в табл. 5.5–5.8 SE – стандартна похибка

Найвищі значення перезапилення спостерігались в популяції з м. Києва, (2004), найнижчі – в популяції з м. Одеси (2000). Частота перезапилення для популяції, вирощеної в м. Київ (2004 р.) була достатньо високою і становила 5,11%, перезапилення детектувалось у 16,27% рослин F₂, а інтенсивність перезапилення була 26% (більше чверті проаналізованих насінин із цих рослин виявилися результатом перехресного запилення). Частота перезапилення популяції рослин F₂, вирощених в 2000 р. в м. Одеса, була низькою і становила 0,33%, перезапилення детектувалось лише у 2,18% рослин F₂, а інтенсивність перезапилення була 9,5%. Подібна інтенсивність перезапилення була і в умовах Одеси 2004 р, проте частота перезапилення та кількість рослин із перезапиленням були вищими, ніж у 2000 р.

Відмінності за частотою перезаплення та часткою рослин з перезапленням між трьома популяціями є високодостовірними ($P < 0,001$). Також інтенсивність перезаплення в популяції м. Києва (2004 р) істотно вища, ніж у двох популяціях, вирощених в м. Одесі ($P < 0,001$).

Для популяції м. Києва, 2004 виявлено достовірні відмінності показників перехресного запилення між напрямками схрещування. Частота перезаплення й частка рослин, на яких відбулось перезаплення, були істотно вищими у рослин від напрямку схрещування Одеська червоноколоса \times Б16 ($P < 0,01$). Для рослин двох інших популяцій, вирощених в м. Одесі, істотних відмінностей за частотою перезаплення й часткою рослин, на яких відбулося перезаплення, між напрямками схрещування не виявлено, але спостерігалась аналогічна тенденція – значення цих показників були дещо вищими у рослин напрямку Одеська червоноколоса \times Б16 (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Показники перезаплення у рослин F_2 Б-16 \times Одеська червоноколоса (ОКК), що відрізняються за напрямком схрещування

Місце, рік вирощування	Напрямок схрещування	ОС \pm SE, %	ОСplant \pm SE, %	ОСІ \pm SE, %
Київ, 2004	Б16 \times ОКК	4,02 \pm 0,46	12,12 \pm 1,71	31,01 \pm 2,19
Київ, 2004	ОКК \times Б16	6,11 \pm 0,54	20,10 \pm 2,02	23,63 \pm 1,41
Одеса, 2004	Б16 \times ОКК	1,29 \pm 0,23	7,83 \pm 1,20	8,68 \pm 0,96
Одеса, 2004	ОКК \times Б16	1,54 \pm 0,26	8,60 \pm 1,33	10,62 \pm 1,25
Одеса, 2000	Б16 \times ОКК	0,26 \pm 0,09	1,75 \pm 0,50	10,24 \pm 2,69
Одеса, 2000	ОКК \times Б16	0,40 \pm 0,11	2,65 \pm 0,63	9,05 \pm 1,98

Для популяції рослин F_2 , вирощеної в 2004 р. (м. Київ), були проаналізовані показники перехресного запилення на рослинах з різними генотипами за маркерними локусами *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-D1* (табл. 4.6).

Виявилось, що частота перехресного запилення залежить від генотипу за локусом *Gli-B1*. Найбільш висока частота перехресного запилення спостерігається

на рослинах з генотипом *Gli-B11.1*. (гомозиготи за присутністю транслокації 1BL.1RS). Частота переzapилення в них досягала 10,88%, частка рослин з цим генотипом, на яких відбулось переzapилення, була 29,41%, а інтенсивність переzapилення – 31,21%. Найнижчі показники перехресного запилення спостерігались на рослинах з генотипом *Gli-B1c.c*. Частка рослин з переzapиленням у цій групі була в три рази нижчою (8,94%), ніж у групі гомозигот за присутністю 1BL.1RS, тоді як частота переzapилення відрізнялась у 5 разів (2,21%). Відмінності за цими показниками переzapилення між даними генотипами є істотними ($P < 0,001$). Ці генотипи також значно розрізнялись й за інтенсивністю переzapилення ($P < 0,01$). Рівень перехресного запилення гетерозигот *Gli-B11.c*. (гетерозигот за присутністю 1BL.1RS) займає проміжне значення – спостерігалось 16,19% рослин з переzapиленням, частота переzapилення становила 4,86%, а інтенсивність переzapилення – 24,23%. Відмінності за показниками перехресного запилення між класами гомозигот і гетерозигот за *Gli-B1* також достовірні (за частотою рослин з перехресним запиленням – між генотипами *Gli-B1c.c*. і *Gli-B11.c* при $P < 0,01$, між генотипами *Gli-B11.1* і *Gli-B11.c*. при $P < 0,001$; за частотою перехресного запилення – при $P < 0,001$; за інтенсивністю переzapилення між генотипами *Gli-B11.1* і *Gli-B11.c*. при $P < 0,05$). Достовірних відмінностей за показниками перехресного запилення між класами рослин з різними генотипами за локусами *Gli-D1* і *Glu-D1* не спостерігалось (табл. 4.6).

Статистично істотні реципрокні відмінності за трьома показниками переzapилення виявлено тільки для гетерозигот за локусом *Gli-B1* (за присутністю транслокації 1BL.1RS) (табл. 4.7). Частота переzapилення й частка рослин з переzapиленням були істотно вищі в рослин з *Gli-B11.c* від схрещування Одеська червоноколоса × Б16 ($P < 0,05$) а інтенсивність переzapилення – у рослин відповідного генотипу від зворотного схрещування – Б16 × Одеська червоноколоса ($P < 0,05$).

Таблиця 4.6

**Показники перезаплення у рослин F₂ від реципрокного схрещування
Б-16×Одеська червоноколоса, з різними генотипами за локусами *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-D1* (Київ, 2004)**

Генотип	OC ± SE, %	OCplant ± SE, %	OCI ± SE, %
<i>Gli-B1l.l.</i>	10,88 ± 1,19	29,41 ± 3,91	31,21 ± 2,17
<i>Gli-B1l.c.</i>	4,86 ± 0,49	16,19 ± 1,88	24,23 ± 1,64
<i>Gli-B1c.c.</i>	2,19 ± 0,43	8,86 ± 1,85	20,93 ± 2,77
<i>Gli-D1f.f</i>	4,57 ± 0,68	14,8 ± 2,60	23,58 ± 2,32
<i>Gli-D1f.j</i>	4,84 ± 0,50	16,58 ± 1,94	25,98 ± 1,74
<i>Gli-D1j.j</i>	5,88 ± 0,76	17,01 ± 2,70	27,84 ± 2,33
<i>Glu-D1a.a</i>	5,52 ± 0,77	17,24 ± 2,86	24,93 ± 2,26
<i>Glu-D1a.d</i>	4,35 ± 0,46	14,25 ± 1,78	26,83 ± 1,79
<i>Glu-D1d.d</i>	6,17 ± 0,81	18,86 ± 2,96	25,67 ± 2,39

Таблиця 4.7

**Показники перезаплення у рослин F₂ Б-16×Одеська червоноколоса (ОКК),
що відрізняються за напрямком схрещування, з різними генотипами за
локусом *Gli-B1* (Київ, 2004)**

Напрямок схрещування	Генотип за <i>Gli-B1</i>	OC ± SE, %	OCplant ± SE, %	OCI ± SE, %
Б16 × ОКК	<i>l.l.</i>	9,21 ± 1,63	22,22 ± 5,24	36,88 ± 3,81
Б16 × ОКК	<i>l.c.</i>	3,78 ± 0,64	11,67 ± 2,39	29,52 ± 3,15
Б16 × ОКК	<i>c.c.</i>	1,67 ± 0,52	7,50 ± 2,40	22,67 ± 4,83
ОКК × Б16	<i>l.l.</i>	12,33 ± 1,72	35,62 ± 5,60	28,14 ± 2,62
ОКК × Б16	<i>l.c.</i>	5,81 ± 0,73	20,20 ± 2,82	21,89 ± 1,90
ОКК × Б16	<i>c.c.</i>	2,74 ± 0,67	10,26 ± 2,80	20,00 ± 3,38

Популяція, вирощена в м. Києві в 2003–2004 р., виявилася єдиною, де спостерігались статистично істотні відмінності за показниками перезапилення між групами рослин з різними генотипами за локусом *Gli-B1*, а, точніше за відсутністю або присутністю транслокації 1BL.1RS та її дозою. При загальному високому рівні перезапилення показники перезапилення є максимальними у гомозигот за 1BL.1RS, мінімальними у гомозигот за її відсутністю та мали проміжне значення у гетерозигот за транслокацією. Отже присутність транслокації 1BL.1RS навіть в одній дозі (гетерозиготи) значно підвищувала рівень перезапилення. У популяціях, вирощених в м. Одесі в 2000 і 2004 р., також спостерігалась аналогічна тенденція: частота перезапилення дещо зростала зі збільшенням дози транслокації 1BL.1RS в геномі (таблиця 4.8).

Таблиця 4.8

**Показники перезапилення у рослин F₂ реципрокної комбінації
схрещування Б-16 × Одеська червоноколоса з різними генотипами за
локусом *Gli-B1***

Місце, рік вирощування	Генотип	OC ± SE, %	OCplant ± SE, %	OCI ± SE, %
Київ, 2004	<i>Gli-B1l.l.</i>	10,88 ± 1,19	29,41 ± 3,91	31,21 ± 2,17
	<i>Gli-B1l.c.</i>	4,86 ± 0,49	16,19 ± 1,88	24,23 ± 1,64
	<i>Gli-B1c.c.</i>	2,19 ± 0,43	8,86 ± 1,85	20,93 ± 2,77
Одеса, 2004	<i>Gli-B1l.l.</i>	1,89 ± 0,47	9,47 ± 2,25	10,75 ± 1,85
	<i>Gli-B1l.c.</i>	1,41 ± 0,24	8,28 ± 1,25	9,54 ± 1,03
	<i>Gli-B1c.c.</i>	1,11 ± 0,28	7,29 ± 1,53	8,46 ± 1,41
Одеса, 2000	<i>Gli-B1l.l.</i>	0,54 ± 0,22	2,71 ± 1,09	9,46 ± 3,40
	<i>Gli-B1l.c.</i>	0,31 ± 0,10	2,35 ± 0,60	9,20 ± 2,19
	<i>Gli-B1c.c.</i>	0,26 ± 0,10	1,71 ± 0,60	10,11 ± 3,20

Підвищена схильність рослин з алелем *Gli-B11* до перезапилення була вперше виявлена Колючим та інш. (Колючий и др., 1987) при аналізі сортів миронівської селекції: рослини сортів з 1R хромосомою або транслокацією мали в середньому 3,9% гібридних зернівок, а рослини інших сортів – 0,4%. У нашому дослідженні, крім цієї закономірності, виявлено ще й залежність рівня перехресного запилення від дози житнього плеча 1RS в геномі м'якої пшениці. Таким чином, за певних умов показники перезапилення в м'якої пшениці залежать від присутності житнього матеріалу (1BL.1RS транслокації) у її геномі.

Порівняння показників перезапилення в популяціях рослин F₂ у різні роки та в різних місцевостях (Київ, 2004 та Одеса, 2000, 2004), свідчить про значний вплив погодних факторів на частоту перезапилення пшениці, яка може змінюватись у гомозигот за транслокацією, за нашими даними від 0,54% (Одеса, 2000) до 10,88% (Київ, 2004) (табл. 4.8). Отже, присутність 1BL.1RS не є достатньою умовою для підвищеного рівня перезапилення. Результати нашого дослідження вказують на те, що відмінності за рівнем перезапилення в залежності від генотипу (присутності пшенично-житньої транслокації) реалізуються лише при сприятливих для відкритого цвітіння погодних умовах.

З літератури відомо, що ступінь перезапилення (потоків генів за допомогою пилку) у пшениці залежить від таких факторів навколишнього середовища як температура повітря, вологість, опади, інтенсивність світла; ці фактори впливають на ступінь відкриття квіток, тривалість сприйнятливості приймочкою пилку, кількість викинутих пиляків, кількість вивільненого пилку, час життєздатності пилку (Waines and Hegde, 2003; Gustafson et al., 2005). Тому нами було проаналізовано погодні умови під час цвітіння досліджених популяцій за даними Держкомгідромету.

Піком цвітіння досліджуваних гібридних популяцій є перша декада червня в умовах м. Києва та остання декада травня в умовах м. Одеси (на основі багаторічного досвіду гібридизації даних генотипів). Порівняння показників погодних умов показало, що в 2004 році умови під час цвітіння пшениці в м. Києві суттєво відрізнялись за кількістю опадів та відносною вологістю повітря (табл. 4.9),

тоді як середня декадна температура була подібною для трьох популяцій. Більша частота перезапилення спостерігалась в умовах м. Києва при низькій вологості повітря (51%) та повній відсутності опадів у досліджувану декаду. При значно вищій вологості повітря (67 та 80%) та наявності опадів у декаду, що аналізується, в умовах м. Одеси частота перезапилення була істотно нижчою (табл. 4.9).

Можна припустити, що посуха під час цвітіння виявилась головним чинником підвищення частоти перезапилення. Тільки при наявності чинника посухи проявляється вплив іншого чинника – генотипу, зокрема присутності житньої 1BL.1RS транслокації в певній дозі та напрямку схрещування, на частоту перезапилення.

Погодні умови варіюють з року в рік, вони є випадковими чинниками, що не контролюються. Очевидно, що в окремі роки можуть скластися умови, що сприяють максимальному рівню перезапилення (як, наприклад, Київ, 2004). Можливість перезапилення необхідно враховувати при вирощуванні колекційних зразків, ліній-диференціаторів рас збудників хвороб, ліній з інтрогресіями, тощо, оскільки в певних умовах до 30 % рослин можуть перезапилюватись, і тоді до 30 % зерен з таких рослин можуть виявитись гібридними.

Таблиця 4.9

**Метеорологічні показники в період масового цвітіння рослин Одеська
червоноколоса × Б-16 та показник перезапилення**

Місце, рік	Пік цвітіння	Середня декадна температура, °С	Сума опадів, мм	Вологість, %	ОС, %
Київ, 2004	1 декада червня	16,7	0	51	5,11
Одеса, 2004	3 декада травня	15,1	69	80	1,40
Одеса, 2000	3 декада травня	19,1	21	67	0,33

Отже, з використанням запасних білків як генетичних маркерів виявлено значні відмінності в частоті перезапилення у пшениці м'якої – від 0,3 до 11%, залежно від умов року та дози транслокації 1BL.1RS. Частота перезапилення у пшениці залежить, в першу чергу, від умов року, і відмінності між генотипами за перезапиленням реалізуються тільки в сприятливих для цього умовах. Високий рівень перезапилення спостерігався в умовах низької вологи і відсутності опадів, що дає змогу припустити, що посуха при помірних температурах у період цвітіння може сприяти перехресному запиленню. При цьому інтенсивність перезапилення виявилась високою – на рослині, в якій виявлено факт перезапилення, 20–30% зерен сформувались у результаті перехресного запилення.

4.3 Дослідження передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети у гетерозигот

Запасні білки є зручними маркерами для аналізу передачі пшенично-житніх транслокацій через гамети у гібридів. Крім того, триплоїдна природа ендосперму дозволяє розрізнити на електрофореграмах гліадинових спектрів зерен F₂ пшениці чотири класи генотипів: два класи гомозигот і два класи гетерозигот, що відрізняються за дозою гена (Созинов и др., 1975). Цей підхід було використано нами раніше при аналізі розщеплення у гібридів пшениці м'якої за участю лінії з транслокацією 1BL.1RS (Козуб и Созинов, 2000). У гібридів, гетерозиготних за 1BL.1RS від жита Petkus, спостерігається знижена частота передачі транслокації 1BL.1RS через чоловічі гамети (40%), що узгоджується з раніше одержаними даними Rayburn and Mornhinweg (1988). У даному розділі наводяться результати досліджень передачі через гамети у гібридів іншої транслокації – 1AL.1RS типу Amigo від жита Insave.

Для дослідження частоти передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo аналізували зерна F₂ від схрещувань Золотоколоса × A1, A1 × Смуглянка, реципрокних схрещувань Панна × Колумбія, Смуглянка × Лелека, Смуглянка × Безоста 1. Сорти пшениці м'якої озимої Колумбія, Смуглянка та Золотоколоса мають транслокацію 1AL.1RS. Приклад електрофореграми гліадинів окремих

зернівок F₂ Панна × Колумбія показано на рис. 4.2, де можна розрізнити чотири генотипи за локусом *Gli-A1* з врахуванням дози гена (за відносною інтенсивністю електрофоретичних компонентів, що кодуються обома алелями).

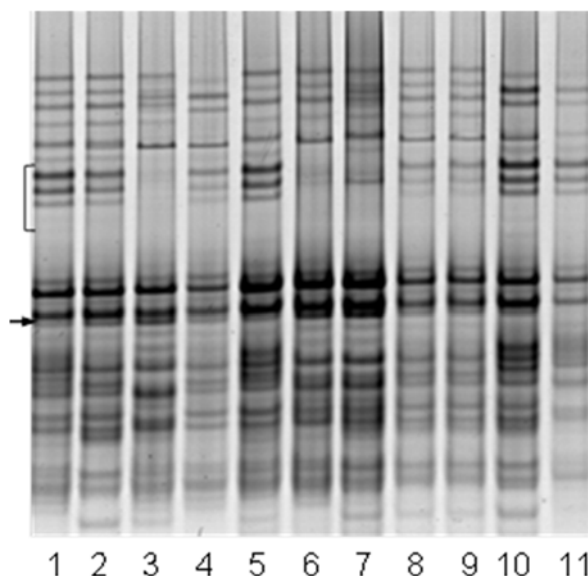


Рис. 4.2 Електрофореграма гліадинів зерен F₂ від комбінації схрещування Панна × Колумбія: зернівки з генотипом *Gli-A1g.g.g* (3, 6,7), *Gli-A1g.g.w* (2, 4, 8, 9), *Gli-A1w.w.g* (1, 5, 10), *Gli-A1w.w.w* (11). Дужкою показано компоненти, кодовані алелем *Gli-A1w*, стрілкою – алелем *Gli-A1g*.

Дані по розщепленню за локусом *Gli-A1* у зерен F₂ від комбінацій схрещування з участю сорту з 1AL.1RS (Золотоколоса, Смуглянка, Колумбія) наведено в таблиці 4.10.

Таблиця 4.10

Розщеплення за локусом *Gli-A1* з врахуванням дози гена у зерен F₂ від схрещувань з участю сортів пшениці м'якої з транслокацією 1AL.1RS

Схрещування	Число зерен з генотипом за <i>Gli-A1</i>				χ^2 (1:1:1:1)
	2	3	4	5	
	<i>m.m.m</i>	<i>m.m.w</i>	<i>w.w.m</i>	<i>w.w.w</i>	
Золотоколоса × A1	141	136	132	129	0,60
A1 × Смуглянка	77	93	88	77	2,33

Продовж. табл. 4.10

1	2	3	4	5	6
	<i>b.b.b</i>	<i>b.b.w</i>	<i>w.w.b</i>	<i>w.w.w</i>	
Безоста 1 х Смуглянка	69	56	63	79	4,27
	<i>g.g.g</i>	<i>g.g.w</i>	<i>w.w.g</i>	<i>w.w.w</i>	
Лелека х Смуглянка	42	45	45	43	0,15
Колумбія х Панна	89	75	94	72	4,13

Розщеплення за локусом *Gli-A1* у зерен з гібридів F₁ від схрещувань з участю сортів пшениці озимої м'якої з транслокацією 1AL.1RS відповідає очікуваному менделівському розщепленню у F₂ (співвідношення генотипів – 1:1:1:1).

Чисельності гамет з транслокацією 1AL.1RS істотно не відрізняються від чисельності гамет без транслокації, що свідчить про відсутність відхилень у передачі цієї транслокації як через чоловічі, так і через жіночі гамети (табл. 4.11).

Таблиця 4.11

Передача житньої транслокації 1AL/1RS (алель *Gli-A1w*) через гамети у гібридів F₁ озимої м'якої пшениці

Комбінація	Чисельність яйцеклітин з генотипом		χ^2 (1 : 1)	Чисельність пилкових зерен з генотипом		χ^2 (1 : 1)
	2	3		4	5	
	<i>Gli-A1b</i>	<i>Gli-A1w</i>		<i>Gli-A1b</i>	<i>Gli-A1w</i>	
Безоста 1 х Смуглянка	125	142	1,08	132	135	0,03
	<i>Gli-A1g</i>	<i>Gli-A1w</i>		<i>Gli-A1g</i>	<i>Gli-A1w</i>	
Лелека х Смуглянка	87	88	0,01	87	88	0,01

Продовж. табл. 5.11

1	2	3	4	5	6	7
Колумбія х Панна	89	75	0,01	183	147	3,93
	<i>Gli-A1m</i>	<i>Gli-A1w</i>		<i>Gli-A1m</i>	<i>Gli-A1w</i>	
Золотоколоса × Gli-A1-1	277	261	0,48	273	265	0,12
Gli-A1-1 × Смуглянка	170	165	0,07	165	170	0,07

Ці результати дослідження п'яти комбінацій схрещування не узгоджуються з опублікованими раніше даними про знижену частоту передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети (Rubio et al., 1999). Про відсутність істотних відхилень у передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети також непрямо свідчить аналіз гібридних популяцій пізніх поколінь: зерен F₅ від реципрокного схрещування B16 × 7086 AR. Для отримання популяції зерен F₅ пересівали популяцію зерен F₂ реципрокного схрещування B16 × 7086 AR суцільним посівом до отримання популяції зерен F₅, (лінія B-16 – носій транслокації 1BL.1RS як у сорту Кавказ; лінія 7086 AR (AR) – носії транслокації 1AL.1RS як у сорту Amigo). Серед проаналізованих гомозиготних зернівок F₅ було 166 носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo і 188 носіїв гомозигот з алелем *Gli-A1x*, це співвідношення не відрізнялось від 1:1 ($\chi^2 = 1,4$). Серед цієї вибірки зернівок було 84 гомозиготи за присутністю транслокації 1BL.1RS типу Кавказ та 236 гомозигот з алелем *Gli-B1e*, що істотно відрізнялось від 1:1 ($\chi^2 = 72,2$, P < 0,01). Ці дані вказують на відсутність зниження частоти передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети у гібридів, на відміну від 1BL.1RS типу Кавказ.

Отже, на відміну від транслокації 1BL.1RS типу Кавказ, для транслокації 1AL.1RS типу Amigo не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот за її наявністю.

4.4 Ефекти гамма-опромінення гібридного матеріалу пшениці, створеного з участю лінії з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ

У більшості випадків при дослідженні наслідків опромінення зерна пшениці аналізували його вплив на частоту хромосомних аберацій, рівень проростання і виживання, зміну морфологічних та фізіологічних ознак, частоту видимих мутацій, при цьому матеріалом слугували сорти (Моргун и Логвиненко, 1995; Клименко та Ларченко, 2006; Назаренко, 2007; Оксьом, 2010). Дослідження впливу радіації на реакції різних генотипів за маркерними локусом (гомозигот і гетерозиготи) та розщеплення за маркерними локусами у гібридів пшениці практично не проводилось. Зручною моделлю для таких досліджень може бути матеріал з пшенично-житньою 1BL.1RS транслокацією. Для дослідження реакції різних генотипів за присутністю 1BL.1RS на гамма-опромінення сухих зерен F_1 та F_2 за проявом ознак продуктивності, частоту передачі транслокації у гібридів через гамети нами в якості моделі використано майже-ізогенні лінії озимої м'якої пшениці за маркерними локусами (Копусь, 1987). Ці лінії відрізняються лише за присутністю 1BL.1RS транслокації та за 1–2 гліадиновими локусами і мають найбільш поширені серед сучасних українських сортів алелі за маркерним локусом *Gli-B1* – алель *Gli-B1b* та *Gli-B1l* – маркер пшенично-житньої транслокації (Kozub et al., 2009, 2017). Ефект гамма-опромінення сухих зерен на частоту мутацій за гліадиновими локусами було розглянуть у пункті (3.8.1).

4.4.1 Вплив гамма-опромінення сухих зерен на виживання та ознаки продуктивності рослин F_1 , гетерозиготних за присутністю транслокації 1BL.1RS типу Кавказ. Досліджували рослини F_1 від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами $D4 \times B3$ на основі сорту Безоста 1. Сухі зерна F_1 в дослідному варіанті були опромінені гамма-радіацією в дозі 200 Гр. За показником виживаності рослин F_1 пшениці м'якої озимої варіант з опроміненням сухих зерен у дозі 200 Гр та контрольний варіант достовірно не відрізнялись у два роки досліджень (табл. 5.12).

Таблиця 4.12

Середні значення (\pm стандартна похибка) ознак продуктивності та виживаності рослин F₁ D4 \times В3, вирощених з опромінених (200 Гр) та контрольних зерен

Рік	Варіант	Кількість продуктивних стебел з рослини	Маса зерна з рослини	Виживаність рослин
2006	Контроль	8,36 \pm 0,44	12,69 \pm 0,93	0,768 \pm 0,043
	200 Гр	6,83 \pm 0,40*	9,50 \pm 0,65*	0,835 \pm 0,038
2007	Контроль	6,80 \pm 0,40	12,46 \pm 0,88	0,675 \pm 0,040
	200 Гр	4,89 \pm 0,32**	8,03 \pm 0,61**	0,615 \pm 0,044

Примітка. Істотно відрізняється від контролю при * P < 0,01, ** при P < 0,001.

За відсутності впливу на рівень виживання рослин, опромінення сухих зерен F₁ у дозі 200 Гр призводило до суттєвого зниження показників продуктивності рослин. В обидва роки досліджень рослини F₁, вирощені з опромінених зерен, мали істотно менше значення числа продуктивних стебел та маси зерна з рослини, ніж у контрольному варіанті (табл. 4.12). Слід відмітити, що популяції двох років значно відрізнялись за продуктивним куцанням (P < 0,01) як у варіанті з опроміненням, так і в контролі, проте не відрізнялись за масою зерен з рослини.

Отже, опромінення сухих зерен F₁, гетерозиготних за присутністю транслокації 1BL.1RS, у дозі 200 Гр в не приводило до істотного зниження виживання рослин порівняно з контролем. При цьому умови 2005–2006 р. були більш сприятливими для виживання рослин у варіанті з опроміненням. Очевидно, рівень виживання рослин M₁ (вирощених з опромінених зерен) пшениці залежить від ґрунтово-кліматичних умов, погодних умов і природи досліджуваного матеріалу. Так, гамма-опромінення зерна в дозі 200 Гр приводило до виживання 86% рослин від рівня у контролі у трьох пакистанських сортів м'якої пшениці (Irfaq and Nawab, 2001). Значного нижчі рівні виживання рослин M₁, вирощених з опромінених у дозі 200 Гр сухих зерен, отримано для ряду українських озимих

сортів (від 8 до 56% від значення в контролі) (Моргун и Логвиненко, 1995; Назаренко, 2007; Оксьом, 2010).

При відсутності впливу на рівень виживаності рослин, опромінення зерен F_1 в дозі 200 Гр призводило до суттєвого зниження показників продуктивності рослин – числа продуктивних стебел та маси зерна з рослини. Маса зерна з рослини становила 64 і 75% від контролю в різні роки посіву, а кількість продуктивних стебел – 72 і 82% від значення в контролі (табл. 4.12). Подібні рівні зниження певних ознак продуктивності при опроміненні цією дозою зафіксовано і для низки сортів Назаренко, 2007; Оксьом, 2010). Загалом у багатьох дослідженнях виявлено, що опромінення дозами вище 150 Гр викликає істотне зниження продуктивності рослин та її елементів (продуктивне кущення, маса зерна з колоса) – 50–80% від значення у контролі (Моргун и Логвиненко, 1995).

4.4.2 Вплив гамма-опромінення сухих зерен F_1 на частоту передачі транслокації 1BL.1RS через гамети. Розщеплення за локусом *Gli-B1* у зерен F_2 значно відрізнялось від співвідношення 1:1:1:1 ($P < 0,01$) (табл. 4.13), та відповідало цьому співвідношенню за локусом *Gli-D1*. У рослин, вирощених в 2006 р., за локусом *Gli-B1* розщеплення за генотипами пилкових зерен, що сформували зерна F_2 (табл. 4.14), істотно не відрізнялись між контрольним та дослідним варіантами, тоді як за жіночими гаметами у варіанті з опроміненням у дозі 200 Гр співвідношення гамет з алелями *Gli-B1b* та *Gli-B1l* достовірно відрізнялось від розщеплення у контролі ($\chi^2 = 5,0$, $P = 0,025$). У варіанті з опроміненням відносна кількість жіночих гамет з хромосомою, що несе житню транслокацію 1BL.1RS (алель *Gli-B1l*), була меншою. У рослин урожаю 2007 р. за локусом *Gli-B1* розщеплення за генотипами пилкових зерен з алелями *Gli-B1b* та *Gli-B1l*, що сформували зерна F_2 , істотно відрізнялись між контрольним варіантом та варіантом з опроміненням ($\chi^2 = 6,1$, $P = 0,014$), а за жіночими гаметами співвідношення не відрізнялось. В обох варіантах спостерігалась знижена частота пилкових зерен з алелем *Gli-B1l*, проте у варіанті з опроміненням відносна чисельність таких гамет збільшувалась.

Таблиця 4.13

Розщеплення за алелями локусу *Gli-B1* у зерен F₂ з рослин F₁ D4 × В3, вирощених з опромінених (200 Гр) та контрольних зерен

Рік	Варіант	<i>b.b.b</i>	<i>b.b.l</i>	<i>l.l.b</i>	<i>l.l.l</i>	χ^2
2006	Контроль	564	365	499	340	77,98*
	200 Гр	582	393	424	332	78,76*
2007	Контроль	725	559	654	461	65,93*
	200 Гр	679	588	608	511	24,01*
Сумарно за 2 роки	Контроль	1289	924	1153	801	139,51*
	200 Гр	1261	981	1032	843	88,15*

Примітка. * P < 0,01

Таблиця 4.14

Розщеплення у гамет, що сформували зерна F₂ гібрида D4 × В3, за алелями локусу *Gli-B1*

Рік	Варіант	яйцеклітини			пилкові зерна		
		<i>b</i>	<i>l</i>	$\chi^2 1:1$	<i>b</i>	<i>l</i>	$\chi^2 1:1$
2006	Контроль	929	839	4,58*	1063	705	72,49**
	200 Гр	975	756	27,71**	1006	725	45,62**
2007	Контроль	1284	1115	11,91**	1379	1020	53,72**
	200 Гр	1267	1119	9,18**	1287	1099	14,81**
Сумарно за 2 роки	Контроль	2213	1954	16,10**	2442	1725	123,37**
	200 Гр	2242	1875	32,72**	2293	1824	53,43**

Примітка. * P < 0,05; ** P < 0,01.

Результати порівняння співвідношень різних типів гамет у два роки показало, що у популяції 2006 р. спостерігалась більша інтенсивність «добору» проти гамет з житньою транслокацією на рослинах, вирощених з опромінених зерен ($\chi^2 = 7,09$, $P < 0,01$ для пилкових зерен та $\chi^2 = 4,21$, $P < 0,05$ для яйцеклітин), ніж в умовах 2007 р., тоді як контрольні варіанти в ці роки між собою істотно не відрізнялись за вказаними співвідношеннями.

Аналіз розщеплення в F_2 сумарно для двох років показав, що співвідношення пилкових зерен з різними генотипами за маркерним локусом *Gli-B1* у варіанті з опроміненням 200 Гр істотно відрізняється від співвідношення у контрольному варіанті ($\chi^2 = 7,15$, $P < 0,01$) за рахунок відносного збільшення частки гамет з 1BL.1RS транслокацією, порівняно з контролем (0,443 у варіанті з опроміненням і 0,414 у контролі).

Отже, як і очікувалось, частка пилкових зерен з житньою транслокацією 1BL.1RS була зниженою, порівняно з часткою пилкових зерен без транслокації (маркер – алель *Gli-B1b*), у варіанті з опроміненням і в контролі. Однак, на рослинах, вирощених з опромінених зерен F_1 , які характеризувались істотно зниженим рівнем ознак продуктивності, нами вперше виявлено специфічний генетичний ефект: відносне підвищення частоти пилкових зерен з житньою 1BL.1RS транслокацією, які взяли участь у формуванні зернівок F_2 , порівняно з контролем. Можна припустити дві можливі причини такого явища – опромінення приводить до 1) відносного зниження частоти утворення пилкових зерен без транслокації; 2) до підвищення рівня виживання або конкурентоздатності пилкових зерен з даною транслокацією.

4.4.3 Вплив гамма-опромінення на прояв ознак продуктивності у популяціях F_2 пшениці м'якої, що розщеплюються за присутністю транслокації 1BL.1RS. Було досліджено вплив гамма-опромінення сухих зерен F_2 пшениці на продуктивність різних генотипів за маркерним локусом, що відрізняються за присутністю 1BL.1RS транслокації, при вирощуванні в різних ґрунтово-кліматичних умовах.

Досліджували популяції рослин F₂ від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × В3 на основі сорту Безоста 1 (популяції НК06, Од06, НК07, НК08, та Од08). Вихідні лінії відрізняються лише за присутністю житньої транслокації 1BL/1RS (алель *Gli-B1l*) та за гліадиновим локусом *Gli-D1*. Варіанти досліджених популяцій наведено в табл. 4.15.

Таблиця 4.15

Варіанти досліджених популяцій рослин F₂ від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × В3

Назва популяцій рослин F ₂	Місце вирощування	Рік збору урожаю	Варіанти досліджу (доза гамма-опромінення)	Спосіб опромінення
НК06	м. Київ	2006	Контроль 150 Гр 200 Гр 300 Гр	1*
Од06	м. Одеса	2006	Контроль 150 Гр 200 Гр 300 Гр	1*
НК07	м. Київ	2007	Контроль 200 Гр	1*
НК08	м. Київ	2008	Контроль 200 Гр	2**
Од08	м. Одеса	2008	Контроль 200 Гр	2**

Примітка.*1 – джерело 60Co на установці “Исследователь”. ** 2 – науково-технологічна установка ІЯД

Для одержання популяцій НК06 і Од06 зерно F_2 D4 × В3 у контрольному варіанті і варіантах з опроміненнях було розділене на дві частини і висіяне паралельно на дослідних ділянках в м. Києві та м. Одесі в оптимальні для кожної зони строки. Аналогічне походження також мали популяції НК08 і Од 08. Нижче наведено дослідження виживання і ознаки продуктивності рослин у кожній з популяцій. Кількості посіяних зерен F_2 та вирощених з них рослин F_2 в кожній популяції і у кожному варіанті досліду наведено в підрозділі 2.1.

Популяції НК06. Виживання рослин F_2 D4 × В3 популяції НК06 становило 0,754 у контролі та практично не відрізнялось від цієї величини після опромінення сухих зерен дозою гамма-опромінення 150 Гр (0,755) (табл. 4.16). Після опромінення сухих зерен дозою гамма-опромінення 200 Гр виживання рослин було дещо нижчим (0,714) – 95% від значення у контролі. Опромінення дозою 300 Гр викликало зниження виживання рослин у два рази, порівняно з контролем (0,385) – 51% від значення у контролі.

Таблиця 4.16

Виживання рослин F_2 гібридної популяції F_2 D4 × В3 НК06 після опромінення зерен гамма-променями

Варіант	Виживання	Частка від контролю
Контроль	0,754 ± 0,014	
150 Гр	0,755 ± 0,014	100%
200 Гр	0,714 ± 0,015	95%
300 Гр	0,385 ± 0,016	51%

Слід зазначити, що виживання популяції рослин F_2 D4 × В3 при опроміненні сухих зерен дозою 200 Гр було нижчим, ніж у рослин F_1 D4 × В3, вирощених в аналогічних умовах, (0,835) (пункт 4.4.1). Оскільки дана популяція розщеплюється за двома локусами – *Gli-B1* (фактично за присутністю - відсутністю короткого плеча 1RS або 1BS) та *Gli-D1*, популяція рослин F_2 складається з 9 різних генотипів за маркерними локусами *Gli-D1 Gli-B1*. Очевидно, виживання деяких з 8 генотипів після опромінення зерен, може бути нижчим, ніж виживання гетерозиготи *Gli-*

B1b.l Gli-D1b.j. Однак, оскільки рослини F₁ вирощувались не в одному блоці дослідів з рослинами F₂, то ці відмінності у виживанні можуть бути викликані і відмінностями в умовах вирощування в межах однієї дослідної ділянки.

Аналіз генетичної структури популяції рослин F₂ за локусами *Gli-B1* і *Gli-D1* у різних варіантах дослідів показав відсутність достовірних відмінностей у співвідношенні різних генотипів за маркерними локусами у варіантах опромінення стосовно контролю (табл. 4.17).

Таблиця 4.17

Кількість рослин F₂ D4 × В3 НК06 з різними генотипами за локусами *Gli-B1* і *Gli-D1* в контролі та після гамма-опромінення зерен різними дозами

Варіант	Кількість рослин з генотипом			χ^2 *	Кількість рослин з генотипом			χ^2 **
	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>		<i>Gli-D1b.b</i>	<i>Gli-D1b.j</i>	<i>Gli-D1j.j</i>	
Контроль	230	347	132		169	359	175	
150 Гр	252	333	125	1,48	174	365	169	0,2
200 Гр	236	325	110	1,75	144	360	166	1,44
300 Гр	119	178	65	0,73	74	203	85	2,68

Примітка.* від співвідношення генотипів за локусом *Gli-B1* у контролі;** від співвідношення генотипів за локусом *Gli-D1* у контролі.

Гамма-опромінення сухих зерен приводило до суттєвого зниження ознак продуктивності популяції рослин F₂ порівняно з контролем, за винятком маси зерна з колоса у варіанті з опроміненням 150 Гр (табл. 4.18).

Найістотніше зменшення значення ознаки при опроміненні спостерігалось для маси зерна з рослини. Так, при опроміненні дозою 300 Гр маса зерна з рослини зменшується на 63%, кількість продуктивних стебел – на 50%, тоді як маса зерна з колоса – на 27%. Маса зерна з рослини є складною ознакою, яка визначається наступними компонентами – кількістю продуктивних стебел, кількістю зерен в

колосі та масою зернівки, в свою чергу маса зерна з колоса визначається кількістю зерен в колосі та масою зернівки. Зниження урожайності рослин при опроміненні сухих зерен в даному випадку більшою мірою визначається закладкою меншого числа стебел при осінньому кущенні у варіантах з опроміненням.

Таблиця 4.18

Середні значення ознак продуктивності \pm стандартна похибка у популяції рослин F₂ D4 \times В3 НК06 в контролі та після гамма-опромінення зерен різними дозами та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	Кількість продуктивних стебел	Маса зерна з рослини, г	Маса зерна з колоса, г
Контроль	8,216 \pm 0,152	12,261 \pm 0,306	1,457 \pm 0,02
150 Гр	7,11 \pm 0,141* (13,5 %)	10,269 \pm 0,256* (16,2 %)	1,411 \pm 0,018
200 Гр	6,627 \pm 0,139* (19,3 %)	9,363 \pm 0,242* (23,6 %)	1,357 \pm 0,017* (6,9 %)
300 Гр	4,083 \pm 0,188* (50,3 %)	4,489 \pm 0,233* (63,4 %)	1,064 \pm 0,025* (27,0 %)

Примітка.* відрізняється від контролю при P < 0,001

Будо проаналізовано ознаки продуктивності рослин F₂ при опроміненні сухих зерен в залежності від присутності транслокації 1BL.1RS. Середні значення ознак продуктивності у рослин F₂ з певним генотипом за локусом *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен показано в таблицях 4.19–4.21. Наведені групи рослин відрізняються за коротким плечем хромосоми 1B: *Gli-B1l.l* – гомозиготи за присутністю житньої 1BL.1RS транслокації – генотип *Gli-B1b.l* – гетерозиготи, рослини з генотипом *Gli-B1b.b* – мають пшеничне плече 1BS.

Таблиця 4.19

Середні значення кількості продуктивних стебел у рослин F₂ D4 × V3 НК06 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	8,83 ± 0,27	8,11 ± 0,22	7,424 ± 0,335
150 Гр	7,07 ± 0,25*** (19,92 %)	7,47 ± 0,21* (7,84 %)	6,216 ± 0,269** (16,27 %)
200 Гр	6,78 ± 0,24*** (23,22 %)	6,57 ± 0,20*** (19,04 %)	6,482 ± 0,324* (12,69 %)
300 Гр	4,26 ± 0,34*** (51,74 %)	4,07 ± 0,28*** (49,85 %)	3,800 ± 0,322*** (48,81 %)

Примітка.: Відрізняється від контролю при * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Таблиця 4.20

Середні значення маси зерна з рослини у рослин F₂ D4 × V3 НК06 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	13,28 ± 0,55	12,14 ± 0,44	10,82 ± 0,64
150 Гр	9,81 ± 0,41*** (26,11 %)	11,23 ± 0,40 (7,47 %)	8,63 ± 0,49** (20,19 %)
200 Гр	9,66 ± 0,40*** (27,27 %)	9,20 ± 0,36*** (24,17 %)	9,20 ± 0,55 (14,90 %)
300 Гр	5,23 ± 0,51*** (60,62 %)	4,10 ± 0,28*** (66,24 %)	4,21 ± 0,45*** (61,11 %)

Примітка. Відрізняється від контролю при ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Таблиця 4.21

Середні значення маси зерна з колоса у рослин F₂ D4 × В3 НК06 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	1,453 ± 0,033	1,455 ± 0,029	1,467 ± 0,050
150 Гр	1,365 ± 0,031* (6,06 %)	1,469 ± 0,026 (-0,96 %)	1,350 ± 0,043 (7,98 %)
200 Гр	1,376 ± 0,027 (5,30 %)	1,333 ± 0,026** (8,38 %)	1,385 ± 0,044 (5,59 %)
300 Гр	1,117 ± 0,047*** (23,13 %)	1,028 ± 0,034*** (9,34 %)	1,067 ± 0,050*** (27,27 %)

Примітка. Відрізняється від контролю при * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Порівняння значень ознак продуктивності у певних генотипів за локусом *Gli-B1* при різних рівнях опромінення сухих зерен показало істотне зниження ознак продуктивності порівняно з контролем, крім деяких випадків. У гетерозиготи за житньою транслокацією (*Gli-B1b.l*) не виявлено достовірної різниці за масою зерна з рослини і з колоса між контролем і варіантом з дозою 150 Гр, на відміну від інших двох генотипів (табл. 4.19, 4.20). Гомозигота за житньою транслокацією контрольного варіанту достовірно не відрізнялись за масою зерна з рослини від варіанту з дозою 200 Гр та за масою зерна з колоса від варіантів 150 та 200 Гр (табл. 4.20, 4.21). Різниця за масою зерна з колоса також була неістотною у гомозигот без житньої транслокації контролю та варіанту 200 Гр.

Проаналізовано відносне зниження (порівняно з контролем) у різних генотипів за локусом *Gli-B1* при використаних дозах гамма-опромінення. Виявлено, що при дозі опромінення 150 Гр найменше знижує ознаки продуктивності гетерозигота за житньою транслокацією, порівняно з двома іншими класами гомозигот – відсоток зниження продуктивного кушення у

генотипів *Gli-B1b.l*. в два рази нижчий, ніж у гомозигот, а за масою зерна з рослини – в три рази. Отже, у варіанті з гамма-опроміненням зерен дозою 150 Гр найбільш стабільно тримає рівень продуктивності генотип *Gli-B1b.l*. При підвищенні дози опромінення до 200 Гр дещо нижчий рівень пригнічення продуктивності має генотип, гомозиготний за житньою транслокацією – *Gli-B1l.l*. Подальше збільшення дози гамма опромінення (300 Гр) однаково пригнічує прояв ознак продуктивності у всіх трьох генотипів за цим локусом.

Популяції Од06. Вживання популяції рослин F₂ Од-06 в умовах зони Степу (Одеса) становило 0,892 у контролі, $0,667 \pm 0,016$ після гамма-опромінення сухих зерен дозою 150 Гр, (76% від виживання у контролі) (табл. 4.22). Після опромінення сухих зерен дозою гамма-опромінення 200 Гр виживання рослин становило лише 40% від виживання у контролі ($0,335 \pm 0,016$). При опроміненні сухих зерен дозою 300 Гр рослин практично не отримано при даних умовах вирощування.

Таблиця 4.22

**Вживаність рослин F₂ гібридної популяції на базі сорту Безоста 1
D4 × V3 Од06 після опромінення зерен гамма променями**

Варіант	Вживаність	Частка від контролю
Контроль	$0,892 \pm 0,010$	
150 Гр	$0,667 \pm 0,016$	76%
200 Гр	$0,335 \pm 0,016$	40%
300 Гр	-*	-*

Примітка.* рослин практично не отримано

Аналогічну популяцію рослин F₂ (НК06) нами було досліджено при вирощуванні в умовах Лісостепу. У популяції, вирощеній в зоні Лісостепу, при опроміненні отримано вищі рівні виживаності, ніж у популяції, вирощеній у зоні Степу, особливо у варіанті з 200 Гр (табл. 4.16). Ці дані показують, що рівень виживання рослин озимої м'якої пшениці після опромінення гамма-променями залежить від умов вирощування. В оптимальних умовах вирощування зниження виживання в два рази (ЛД50) у гібридної популяції, створеної на базі сорту Безоста

1, спостерігається при 300 Гр (табл. 4.16), тоді як при вирощуванні в умовах Степу (посушливі умови) дозою ЛД50 є доза, близька до 200 Гр. (табл. 4.22).

Для Од06 у варіанті з дозою опромінення 150 Гр виявлено відмінності у співвідношенні різних генотипів за локусом *Gli-B1* за рахунок виживання більшої частки гетерозигот порівняно з контролем. За локусом *Gli-D1* істотних відмінностей не спостерігалось (табл. 4.23).

Таблиця 4.23

Кількість рослин з F₂ D4 × В3 Од06 різними генотипами за маркерними локусами *Gli-B1* і *Gli-D1* в контролі та після гамма-опромінення зерен різними дозами

Варіант	Кількість рослин з генотипом <i>Gli-B1</i>			χ^2 ^a	Кількість рослин з генотипом <i>Gli-D1</i>			χ^2 ^b
	<i>b.b</i>	<i>b.l</i>	<i>l.l</i>		<i>b.b</i>	<i>b.j</i>	<i>j.j</i>	
Контроль	248	292	145		185	383	216	
150 Гр	188	307	92	13,0**	137	293	154	0,3
200 Гр	56	90	29	4,6	44	84	47	0,2

Примітки: 1. ^a від співвідношення генотипів за локусом *Gli-B1* у контролі;

2. ^b від співвідношення генотипів за локусом *Gli-D1* у контролі;

3. ** P < 0,01.

Гамма-опромінення сухих зерен призвело до суттєвого зниження ознак продуктивності популяції рослин F₂ D4 × В3 Од06 порівняно з контролем (табл. 4.24).

Найістотніше зменшення значення при опроміненні спостерігалось для маси зерна з рослини. Так, при опроміненні дозою 200 Гр маса зерна з рослини зменшується на 60%, маса зерна з колоса – на 48%, тоді як кількість продуктивних стебел – на 22%. Отже, при вирощуванні рослин у відносно несприятливих умовах при пізніх строках посіву (м. Одеса) вплив гамма-опромінення сухих зерен F₂ на

зниження урожайності рослин озимої пшениці в значній мірі реалізується через формування меншої маси зерна з колоса, а не через закладку меншого числа стебел при осінньому кущенні, як спостерігалось при оптимальних строках сівби і відносно сприятливих умовах (популяції НК08, вирощені в Лісостеповій зоні, м. Київ).

Таблиця 4.24

Середні значення ознак продуктивності \pm стандартна похибка у популяції рослин F₂ D4 \times В3 Од06 в контролі та після гамма-опромінення зерен різними дозами, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	Кількість продуктивних стебел	Маса зерна з рослини, г	Маса зерна з колоса, г
Контроль	4,403 \pm 0,074	5,921 \pm 0,133	1,333 \pm 0,019
150 Гр	3,932 \pm 0,079* (10,7%)	4,265 \pm 0,114* (28,0%)	1,090 \pm 0,019* (18,2%)
200 Гр	3,434 \pm 0,113* (22,0%)	2,384 \pm 0,116* (59,8%)	0,691 \pm 0,022* (48,2%)

Примітка. * відрізняється від контролю при $P < 0,001$.

Було досліджено значення ознак продуктивності рослин F₂ Од06 при опроміненні сухих зерен у залежності від присутності транслокації 1BL.1RS. Середні значення ознак продуктивності у рослин F₂ з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен наведено в таблицях 4.25–4.27.

Таблиця 4.25

Середні значення кількості продуктивних стебел у рослин F₂ (Од-06) з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	4,44 ± 0,132	4,556 ± 0,107	3,924 ± 0,147
150 Гр	3,894 ± 0,145** (12,3 %)	4,036 ± 0,108*** (11,41 %)	3,663 ± 0,183 (6,65 %)
200 Гр	3,276 ± 0,209*** (26,22 %)	3,571 ± 0,154*** (21,62%)	3,255 ± 0,280* (17,05 %)

Примітка. Відрізняється від контролю при * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Таблиця 4.26

Середні значення маси зерна з рослини у рослин F₂ (Од-06)з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	5,800 ± 0,230	6,260 ± 0,197	5,211 ± 0,283
150 Гр	4,025 ± 0,187*** (30,60 %)	4,448 ± 0,157*** (28,95 %)	4,142 ± 0,334* (20,51 %)
200 Гр	1,977 ± 0,172*** (65,91 %)	2,668 ± 0,171*** (57,38 %)	2,164 ± 0,278** (58,47 %)

Примітка. Відрізняється від контролю при * P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Таблиця 4.27

Середні значення маси зерна з колоса у рослин F₂ (Од-06) з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен та відносне зниження ознак продуктивності у варіанті з опроміненням порівняно з контролем (%)

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Контроль	1,309 ± 0,034	1,356 ± 0,025	1,311 ± 0,049
150 Гр	1,060 ± 0,034*** (19,02 %)	1,110 ± 0,025*** (18,14 %)	1,084 ± 0,053** (17,32 %)
200 Гр	0,603 ± 0,035*** (53,93 %)	0,750 ± 0,031*** (44,69 %)	0,655 ± 0,054*** (50,04 %)

Примітки: Відрізняється від контролю при ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Порівняння значень ознак продуктивності у певних генотипів Од06 за локусом *Gli-B1* при різних рівнях опромінення сухих зерен показало істотне зниження ознак продуктивності порівняно з контролем, за винятком числа продуктивних стебел з рослини у гомозигот *Gli-B1l.l* у варіанті з 150 Гр. У варіантах з опроміненням (150 Гр і 200 Гр) при вирощуванні у відносно несприятливих умовах найменше знижує число продуктивних стебел і масу зерна з рослини гомозигота за транслокацією 1BL.1RS, а найбільше – гомозигота без транслокації. При 150 Гр рівень зниження продуктивного кушення у генотипів *Gli-B1l.l* у два рази менший, ніж у гомозигот *Gli-B1b.b*, а за масою зерна з рослини – в півтора рази. Подальше збільшення дози гамма опромінення (200 Гр) зменшує відмінності у прояві цих ознак продуктивності. За рівнем зниження ознак у різних генотипів варіант з дозою опромінення 150 Гр при вирощуванні у відносно несприятливих умовах (Од06) є близьким до варіанту з дозою опромінення 200 Гр при вирощуванні у сприятливих умовах НК06. Узагальнення отриманих даних дає змогу дозволяє припустити меншу чутливість генотипів з присутністю 1BL.1RS транслокації до стресових умов (опромінення сухого насіння гамма-променями у високих дозах) порівняно з генотипами без цієї інтрогресії.

Популяція НК07. Вживання популяції рослин F₂ популяції НК07 становило 0,600 ± 0,017 у контролі. Після гамма-опромінення сухих зерен дозою 200 Гр рівень виживаності був 0,512 ± 0,017, що складало 85% від виживання у контролі (табл. 4.28).

Таблиця 4.28

Середні значення ознак продуктивності ± стандартна похибка у популяції НК07 рослин F₂ D4 × В3 в контролі та після гамма-опромінення дозою 200 Гр, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	Ознака	(відносне зниження)
Вживаність		
Контроль	0,600 ± 0,017	
200* Гр	0,512* ± 0,017	(14,6%)
Число продуктивних стебел		
Контроль	7,467 ± 0,203	
200* Гр	6,267* ± 0,193	(16,1%)
Маса зерна з рослини, г		
Контроль	15,23 ± 0,489	
200* Гр	10,08* ± 0,355	(33,8%)
Маса зерна з колоса, г		
Контроль	1,949 ± 0,029	
200* Гр	1,55* ± 0,023	(20,5%)

Примітка. * відрізняється від контролю при P < 0,001

Відмінностей у співвідношенні різних генотипів за локусом *Gli-B1* між контролем (154:245:100) та варіантом з опроміненням (127:205:88) не виявлено в даній популяції ($\chi^2 = 0,3$), що вказує на відсутність відмінностей між виживанням певних генотипів при посіві опромінених зерен.

Гамма-опромінення сухих зерен привело до суттєвого зниження ознак продуктивності популяції рослин F₂ порівняно з контролем (табл. 4.28). Маса зерна

з рослини знижувалась на приблизно 34%, причому зниження відбувалось як за рахунок зниження кількості продуктивних стебел (на 16%), так і маси зерна з колоса (на 20%).

Було досліджено значення ознак продуктивності рослин F₂ при опроміненні сухих зерен в залежності від присутності житньої транслокації 1BL.1RS. Середні значення ознак продуктивності у рослин F₂ з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен наведено в табл. 4.29.

Таблиця 4.29

Середні значення числа ознак продуктивності ± стандартна похибка у рослин F₂ D4 × В3 НК07 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен дозою 200 Гр, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Кількість продуктивних стебел			
Контроль	7,40 ± 0,375	7,74 ± 0,30	6,91 ± 0,41
200 Гр	6,06 ± 0,373* (18,1%)	6,48 ± 0,28 ** (16,2%)	6,07 ± 0,38 (12,1%)
Маса зерна з рослини, г			
Контроль	14,65 ± 0,88	16,42 ± 0,72	13,20 ± 0,96
200 Гр	9,81 ± 0,69 *** (33,0%)	10,39 ± 0,52*** (36,7%)	9,74 ± 0,66 ** (26,3%)
Маса зерна з колоса, г			
Контроль	1,910 ± 0,052	2,032 ± 0,039	1,808 ± 0,069
200 Гр	1,555 ± 0,045 *** (18,6%)	1,540 ± 0,035 *** (24,2%)	1,564 ± 0,039** (13,2%)

Примітка. Відрізняється від контролю при *P < 0,05; ** P < 0,01; *** P < 0,001.

Порівняння значень ознак продуктивності у певних генотипів за локусом *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен показало істотне зниження ознак

продуктивності порівняно з контролем, за винятком числа продуктивних стебел з рослини у гомозигот *Gli-B1l.l*. У варіанті з опроміненням найменше знижує число продуктивних стебел, масу зерна з рослини і колоса гомозигота за житньою транслокацією. Цю тенденцію ми спостерігали і в аналогічних популяціях НК06, Од06, вирощених в інших умовах.

Популяції НК08, Од08. Матеріал популяцій НК08, Од08 був створений після опромінення дозою 200 Гр на науково-технологічній установці ІЯД (далі доза 200* Гр), на відміну від попередніх популяцій, де застосовувалось джерело ^{60}Co на установці “Исследователь”.

Чисельності генотипів за локусом *Gli-B1* у популяціях НК08, Од08 у варіанті з опроміненням не відрізняються від співвідношення у контролі (табл. 4.30).

Таблиця 4.30

Чисельність генотипів за локусом *Gli-B1* у популяціях НК08, Од08 рослин $F_2 D4 \times V3$ після опромінення зерен гамма-променями при вирощуванні в різних умовах

Варіант	НК08			χ^2 ^a	Од08			χ^2
	<i>b.b</i>	<i>b.l</i>	<i>l.l</i>		<i>b.b</i>	<i>b.l</i>	<i>l.l</i>	
Контроль	332	464	173		141	203	69	
200 Гр	300	450	163	1,0	117	178	56	0,4

Примітки: ^a від співвідношення генотипів за локусом *Gli-B1* у контролі

Статистично істотне зниження при даному способі опромінення сухих зерен в обох популяціях, вирощених в різних умовах, виявлено для продуктивного кущення та маси зерна з рослини (табл. 4.31). Однак, відносне зниження ознак продуктивності було на рівні лише 5–8% – значно нижче, ніж при опроміненні сухих зерен з використанням джерела ^{60}Co на установці “Исследователь”, виявлене при аналізі популяцій НК06, Од96, НК07. Водночас опромінення приводило до статистично істотного зниження виживання рослин на 5,8–15%.

Таблиця 4.31

Середні значення ознак продуктивності \pm стандартна похибка у популяціях НК08, Од08 рослин F₂ D4 \times В3 в контролі та після гамма-опромінення дозою 200* Гр, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	НК08	Од08
Вживаність		
Контроль	0,775 \pm 0,012	0,843 \pm 0,016
200* Гр	0,730 \pm 0,013** (5,8%)	0,716 \pm 0,020** (15,1%)
Кількість продуктивних стебел		
Контроль	4,08 \pm 0,07	7,04 \pm 0,11
200* Гр	3,84 \pm 0,07** (6%)	6,68* \pm 0,12 (5,1%)
Маса зерна з рослини, г		
Контроль	7,38 \pm 0,15	11,05 \pm 0,18
200* Гр	6,78 \pm 0,15** (8,1%)	10,50 \pm 0,21* (5,0%)
Маса зерна з колоса, г		
Контроль	1,799 \pm 0,02	1,614 \pm 0,021
200* Гр	1,742 \pm 0,02 (3,2%)	1,602 \pm 0,022 (0,7%)

Примітка. * відрізняється від контролю при * P < 0,05, **P < 0,01.

Аналіз значень ознак продуктивності у різних генотипів за *Gli-B1* показав достовірне зниження маси зерна з рослини та колоса в популяції НК08 та числа продуктивних стебел в популяції Од 08 лише в гетерозиготи за присутністю житньої транслокації (табл. 4.32, 4.33). У решті випадків зниження було статистично неістотним. Однак слід відмітити тенденцію до меншого зниження

кількості продуктивних стебел і маси зерна з колоса у гомозигот за житньою транслокацією, порівняно з іншими генотипами за локусом *Gli-B1*.

Отже, опромінення сухих зерен дозою 200 Гр на науково-технологічній установці ІЯД НАН України приводить до зниження рівня виживання рослин порівняно з контролем, як і у випадку із застосуванням джерела ^{60}Co на установці “Исследователь”, проте рівень зниження ознак продуктивності рослин є менш істотним.

Таблиця 4.32

Середні значення числа ознак продуктивності у популяціях НК08 рослин $F_2 D4 \times B3$ з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен дозою 200* Гр, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Кількість продуктивних стебел			
Контроль	4,15 ± 0,13	4,18 ± 0,10	3,65 ± 0,14
200 Гр	3,82 ± 0,12 (7,9%)	3,93 ± 0,10 (6,0%)	3,59 ± 0,13 (1,6%)
Маса зерна з рослини, г			
Контроль	7,16 ± 0,25	7,75 ± 0,23	6,85 ± 0,33
200 Гр	6,59 ± 0,25 (8,0%)	6,98 ± 0,22 * (9,9%)	6,61 ± 0,32 (3,4%)
Маса зерна з колоса, г			
Контроль	1,724 ± 0,034	1,837 ± 0,031	1,838 ± 0,055
200 Гр	1,7 ± 0,038 (1,4%)	1,739 ± 0,031* (5,3%)	1,83 ± 0,053 (0,4%)

Примітка. * відрізняється від контролю при * $P < 0,05$

Таблиця 4.33

Середні значення ознак продуктивності у популяціях Од08 рослин F₂ D4 × B3 з певним генотипом за *Gli-B1* в контролі і при опроміненні сухих зерен дозою 200* Гр, в дужках – відносне зниження ознак (порівняно з контролем), %

Варіант	<i>Gli-B1b.b</i>	<i>Gli-B1b.l</i>	<i>Gli-B1l.l</i>
Кількість продуктивних стебел			
Контроль	6,98 ± 0,20	7,20 ± 0,16	6,71 ± 0,27
200 Гр	6,62 ± 0,21 (5,1%)	6,71 ± 0,17 * (6,8%)	6,71 ± 0,27 (-0,1%)
Маса зерна з рослини, г			
Контроль	10,99 ± 0,29	11,27 ± 0,27	10,53 ± 0,45
200 Гр	10,43 ± 0,36 (5,0%)	10,57 ± 0,289 (6,2%)	10,42 ± 0,53 (1,0%)
Маса зерна з колоса, г			
Контроль	1,628 ± 0,034	1,6 ± 0,029	1,625 ± 0,062
200 Гр	1,603 ± 0,038 (1,5%)	1,619 ± 0,032 (-1,2%)	1,545 ± 0,052 (4,9%)

Примітка.* Відрізняється від контролю при * P < 0,05

Отже, в результаті дослідження популяцій рослин F₂, вирощених в різні роки в різних місцевостях (НК06, Од06, НК07, НК08, Од08), виявлено наступну тенденцію: у варіанті з опроміненням 200 Гр (або відповідній дозі за рівнем зниження урожайності) найменше знижує кількість продуктивних стебел, масу зерна з рослини і колоса щодо значення у контролі гомозигота за пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації (рис. 4.3). Водночас, не виявлено відмінностей за рівнем виживання в популяції рослин F₂ в залежності від присутності 1BL.1RS.

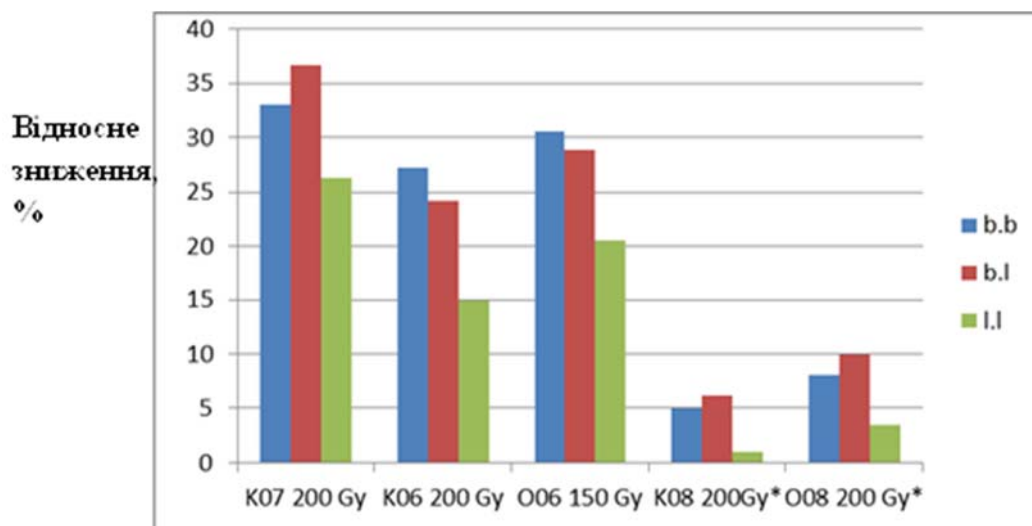


Рис. 5.3 Відносне зниження (% від значення у контролі) маси зерна з рослини у груп рослин F₂ з різним генотипом за локусом *Gli-B1* після гамма-опромінення сухих зерен при різних умовах вирощування (популяції K07 (НК07), K06 (НК06), K08 (НК08), O08 (Од08) – 200 Гр; популяція O06 (Од06) – 150 Гр).

Загалом, результати дослідження вказують на меншу чутливість генотипів пшениці м'якої з присутністю 1BL.1RS транслокації до стресових факторів (опромінення сухого насіння гамма-променями у високих дозах, яке було використане як абіотичний фактор, що призводить до пригнічення показників фізіологічного стану рослин), порівняно з генотипами без цієї інтрогресії.

4.5 Вплив присутності 1AL.1RS типу Amigo на урожайність рослин F₂

Чужинний матеріал, поряд з корисними генами, може нести гени, що спричиняють погіршення якості урожаю та призводити до зниження урожайності. Тому важливим є вивчення впливу присутності інтрогресій в геномі пшениці не тільки на стійкість до хвороб, а і на основний економічний показник – продуктивність рослини, яка може розглядатись як інтегральний показник адаптивності рослини в агроecosystemі.

Для вивчення пов'язаності локусів присутності пшенично-житньої транслокації 1AL.1RS типу Amigo з проявом кількісних ознак (ознак продуктивності рослин) проведено аналіз рослин F₂ озимої пшениці від реципрокного схрещування сортів озимої м'якої пшениці Колумбія та Панна.

Колумбія несе транслокацію 1AL.1RS типу Amigo, маркером якої є гліадиновий алель *Gli-A1w*. Популяції рослин було вирощено на дослідних ділянках в двох зонах – Лісостеп (с. Гатне Київська обл.), зони Степу (СПІ, м. Одеса) в 2009-2010 рр.

Середні значення ознак продуктивності у класів рослин F₂ згрупованих за генотипом за локусом *Gli-A1*, наведено в таблицях 4.34 і 4.35.

Таблиця 4.34

Середні значення ознак ± стандартна похибка у класів рослин, згрупованих за локусом *Gli-A1*, у рослин F₂ озимої м'якої пшениці від реципрокного схрещування Колумбія × Панна (Лісостеп)

Генотип за <i>Gli-A1</i>	Кількість продуктивних стебел з рослини	Маса зерна з рослини, г	Маса зерна з колоса, г
w.w	5,76 ± 0,41	9,43 ± 0,84	1,556 ± 0,061
g.w	5,68 ± 0,29	10,56 ± 1,34	1,696 ± 0,116
g.g	4,88 ± 0,28	7,38 ± 0,57	1,507 ± 0,064
Середнє в F ₂	5,48 ± 0,19	9,41 ± 0,19	1,609 ± 0,191

Таблиця 4.35

Середні значення ознак ± стандартна похибка у класів рослин, згрупованих за локусом *Gli-A1*, у рослин F₂ озимої м'якої пшениці від реципрокного схрещування Колумбія × Панна, вирощених в зоні Степу

Генотип за <i>Gli-A1</i>	Кількість продуктивних стебел	Маса зерна з рослини	Маса зерна з колоса
w.w	4,47 ± 0,12	7,85 ± 0,30	1,720 ± 0,040
w.g	4,26 ± 0,09	7,89 ± 0,22	1,832 ± 0,028
g.g	4,44 ± 0,14	8,56 ± 0,34	1,897 ± 0,039
Середнє в F ₂	4,36 ± 0,06	8,04 ± 0,16	1,817 ± 0,020

Порівняння середніх значень у класів рослин, згрупованих на основі алельного стану маркерного локусу *Gli-A1* дозволило виявити ряд достовірних відмінностей для двох ознак продуктивності – продуктивного кущення та маси зерен з рослини у груп рослин F₂ (табл. 4.36).

Таблиця 4.36

Достовірні відмінності між середніми значеннями ознак при порівнянні класів рослин F₂ від схрещування Колумбія × Панна, згрупованих на основі генотипу за локусом *Gli-A1* (зона вирощування: Л – Лісостеп, С – Степ)

Ознака	Місцевість	Групи, що порівнюються	Різниця
Кількість продуктивних стебел з рослини	Л	<i>w.g - g.g</i>	0,81*
Маса зерна з рослини, г	Л	<i>w.g - g.g</i>	2,07*
	Л	<i>w.w - g.g</i>	2,06*
Маса зерна з колоса, г	С	<i>w.g - w.w</i>	0,112*
	С	<i>g.g - w.w</i>	0,177**

Примітка. * P < 0,05; ** P < 0,01

В умовах зони Лісостепу присутність транслокації 1AL.1RS у гомозиготному та гетерозиготному стані була пов'язана з достовірно вищим значенням маси зерна з рослини ніж у гомозиготи без транслокації (гомозигота з алелем *Gli-A1g* від сорту Панна) (P < 0,05). Гетерозиготи за транслокацією також мали більшу кількість стебел з рослини, порівняно з гомозиготою без транслокації (P < 0,05). Отже, дані результати вказують на позитивний ефект присутності транслокації 1AL.1RS на прояв ознак продуктивності, порівняно з "пшеничним" 1AS плечем сорту Панна в даних умовах вирощування. Для популяції рослин, вирощених у зоні Степу, маса зерна з колоса у класу рослин-гомозигот за 1AL.1RS була меншою порівняно з масою зерна з колоса для класу гетерозигот та класу гомозигот без цієї транслокації. Достовірних відмінностей за числом продуктивних стебел з рослини та масою зерна з рослини у класів рослин, згрупованих на основі алельного стану маркерного локусу *Gli-A1*, при даних умовах вирощування не виявлено. Отже, в

даних умовах вирощування (зона Степу) присутність житньої 1AL.1RS транслокації в геномі пшениці не призводила до істотного зниження урожайності рослин (маси зерна з рослини). Порівняння з даними, одержаними при вирощуванні в зоні Лісостепу, свідчать про вплив умов вирощування на прояв ефектів присутності транслокації 1AL.1RS на продуктивність. Можна припустити, що її присутність може підвищувати адаптивність генотипів в умовах більшого вологозабезпечення. Про це також непрямо свідчить і більша частота сортів з 1AL.1RS транслокацією, створених в селекційних центрах Лісостепу, порівняно з частотою таких сортів СГП. Подібна ситуація, з поправкою на вимоги до хлібопекарної якості зерна спостерігається і за частотою сортів з іншою пшенично-житньою транслокацією – 1BL.1RS у селекційних центрах Степу і Лісостепу. Слід відмітити ще одну подібність в ефектах обох житніх транслокацій – позитивний вплив гетерозиготності на прояв ознак продуктивності (Созинов и Хохлов, 1978).

4.6 Дослідження ознак продуктивності рослин F_1 від схрещування сортів і ліній з пшенично-житніми транслокаціями 1BL.1RS та 1AL.1RS

Пшенично-житні транслокації несуть низку важливих генів стійкості до хвороб (McIntosh et al., 2013), а також забезпечують певний рівень адаптивності сортів з цими транслокаціями, про що свідчить висока частота сортів з житньою 1BL.1RS транслокацією серед сортів Лісостепу (Kozub et al., 2009, 2017, 2020b). Для створення сортів пшениці з новими поєднаннями житніх генів через рекомбінацію між різними транслокаціями (1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ), а також дослідження можливостей використання гібридів між формами з двома житніми транслокаціями в гетерозисній селекції проводили дослідження озерненості гібридів з двома житніми транслокаціями. Як батьківські форми було використано носіїв 1BL.1RS типу Кавказ – сорт Миронівська 67 і (М67) лінія Б16 та носіїв 1AL.1RS типу Amigo – сорт Колумбія і лінія 7086 AR.

Для вибору комбінацій для створення РІЛ (РІЛ описано в розділі 3) проводили аналіз озерненості гібридів від реципрокного схрещування Миронівська 67 × Колумбія і реципрокного схрещування Б16 × 7086 AR (AR) (табл. 4.37, 4.38).

Таблиця 4.37

Істотні відмінності між середніми значеннями ознак у гібридів F₁ від реципрокних комбінацій схрещування М67 × Колумбія і Б16 × АR

Ознака	М67 × Колумбія	AR × Б16	Різниця середніх
Кількість продуктивних стебел	8,22 ± 0,41	8,94 ± 0,71	0,71
Маса зерна з рослини	5,58 ± 0,33	15,31 ± 1,48	9,73**
Кількість квіток в колосі*	78,00 ± 1,70	84,28 ± 1,86	6,28*
Кількість зерен з колоса*	27,10 ± 0,76	53,88 ± 1,45	26,78**
Кількість зерен/квітку*	0,353 ± 0,010	0,635 ± 0,006	0,282**
Маса зерен з головного колоса*	1,60 ± 0,08	2,74 ± 0,10	1,15**
Маса 1000 зерен*,г	56,94 ± 1,08	50,21 ± 0,95	6,73**

Примітки: * істотні відмінності при *P < 0,05; ** P < 0,001

У межах комбінації схрещування ознаки продуктивності у більшості випадків не відрізнялись у відповідних гібридів від різних напрямків схрещування (табл. 4.38), крім кількості квіток з колоса в обох комбінаціях (P<0,01), кількості зерен на квітку у М67 × Колумбія (P < 0,05), кількості зерен з колоса (P<0,05) та маси 1000 зерен (P < 0,001) у Б16 × АR. Гібриди F₁ від схрещування Колумбія × М67 мали істотно меншу масу зерна з рослини (меншу майже в три рази), масу зерен з головного колоса, кількість зерен в головному колосі (меншу майже в два рази), ніж гібриди АR × Б16 (табл. 4.37, де, дані наведено для середніх значень загальних реципрокних комбінацій), проте гібриди Колумбія × М67 мали більшу масу 1000 зерен. Озерненість гібридів F₁ (кількість зерен на квітку) виявилась майже в два рази нижчою у комбінації схрещування Колумбія × М67 (0,353), ніж у комбінації АR × Б16 (0,635) (табл. 4.37, 4.38). Водночас обидві комбінації схрещування істотно не відрізнялись за кількістю продуктивних стебел з рослини.

Таблиця 4.38

Ознаки продуктивності у гібридів F₁ від реципрокного схрещування М67 × Колумбія і реципрокного схрещування Б16 × АR

Ознаки	Колумбія × М67	М67 × Колумбія	AR × Б16	Б16 × AR
Кількість продуктивних стебел	8,244 ± 0,574	8,298 ± 0,583	8,167 ± 0,934	9,250 ± 0,966
Маса зерна з рослини	5,466 ± 0,407	5,683 ± 0,516	13,515 ± 1,972	16,013 ± 2,012
Кількість квіток в колосі*	72,278 ± 1,853	86,106 ± 2,136	79,163 ± 2,575	88,792 ± 2,432
Кількість зерен з колоса*	26,870 ± 0,924	27,787 ± 1,195	50,791 ± 2,049	56,563 ± 1,868
Кількість зерен/квітку*	0,376 ± 0,012	0,327 ± 0,015	0,638 ± 0,010	0,632 ± 0,007
Маса зерен з колоса *	1,523 ± 0,064	1,551 ± 0,063	2,756 ± 0,127	2,725 ± 0,133
Маса 1000 зерен*, г	57,64 ± 1,92	56,14 ± 0,74	53,95 ± 1,03	46,79 ± 1,22

Примітка. *Тут і в табл. 5.38–5.40 дані для головного колоса

Отже, при дослідженні гібридів F_1 , гетерозиготних за присутністю двох різних транслокацій (1AL.1RS і 1BL.1RS), у комбінації схрещування Колумбія \times М67, виявлено знижену масу зерна рослини за рахунок формування вдвічі меншої кількості зерен з колоса (вдвічі меншої озерненості), ніж у іншій комбінації, AR \times Б16. Саме тому останню комбінацію було використано для створення популяції рекомбінантно-інбредних ліній (розділ 3).

Для дослідження того, який саме компонент схрещування Колумбія \times М67 відповідає за істотне зниження озерненості, проаналізовано ознаки продуктивності гібридів з участю М67 і Колумбія в іншому поєднанні – від реципрокного схрещування М67 \times AR і Б16 \times Колумбія та їх батьківських форм. Показники продуктивності у більшості випадків не відрізнялись у гібридів від різних напрямків схрещування в межах однієї комбінації (табл. 4.39–4.42).

У F_1 від схрещування М67 \times AR гібриди обох напрямків схрещування мали істотно вище значення кількості продуктивних стебел і маси зерна з рослини та кількості колосків у колосі, ніж обидві батьківські форми (табл. 4.39, 4.40).

Таблиця 4.39

Ознаки продуктивності у гібридів F_1 від реципрокного схрещування М67 \times AR та їх батьківських форм (середнє \pm стандартна похибка)

Сорт, лінія, гібрид F_1	М67	AR	М67 \times AR	AR \times М67
1	2	3	4	5
Кількість продуктивних стебел	8,38 \pm 0,42	8,19 \pm 0,44	10,51 \pm 0,68	10,24 \pm 0,42
Маса зерен з рослини, г	16,28 \pm 1,07	11,4 \pm 0,79	22,20 \pm 1,81	22,99 \pm 1,19
Кількість колосків в колосі	18,53 \pm 0,19	17,26 \pm 0,22	19,25 \pm 0,22	19,28 \pm 0,22

Продовж. табл. 5.39

1	2	3	4	5
Кількість квіток в колосі	68,5 ± 1,89	57,38 ± 1,52	70,95 ± 1,67	72,05 ± 1,62
Маса зерен колоса, г	2,51 ± 0,1	2 ± 0,08	2,41 ± 0,08	2,52 ± 0,08
Кількість зерен колоса	52,18 ± 1,56	42,95 ± 1,32	47,78 ± 1,22	46,18 ± 1,22
Кількість зерен/квітку	0,760 ± 0,006	0,746 ± 0,007	0,674 ± 0,008	0,642 ± 0,009
Кількість зерен/колосок	2,8 ± 0,06	2,47 ± 0,06	2,47 ± 0,05	2,39 ± 0,04
Маса 1000 зерен, г	47,79 ± 1,05	46,31 ± 0,81	50,24 ± 0,76	54,60 ± 0,90

У гібридів М67 × AR спостерігався гетерозис за числом продуктивних стебел, кількістю колосків у колосі і масою зерна з рослини: гетерозис відносно кращої батьківської форми (М67) складав 25 % (тут і далі – середнє значення гетерозису для гібридів від двох напрямків схрещування) за продуктивним кущенням, 40 % за масою зерна з рослини і 4,4 % за кількістю колосків у колосі. Водночас, у рослин F₁ М67 × AR за кількістю зерен у колосі спостерігалось проміжне успадкування, і значення цієї ознаки було на 10 % менше, ніж у М67. Гібриди обох напрямків схрещування мали істотно меншу кількість зерен на колосок і на квітку (озерненість), порівняно з сортом М67 (P < 0,001, табл. 5.40). Рівень озерненості становив 0,746 у AR і 0,760 у М67, тоді як у гібридів з їх участю – 0,642 і 0,674 (табл. 5.39). У гібридів М67 × AR проявився негативний гетерозис за озерненістю – 13,8 % в середньому для двох напрямків схрещування.

Таблиця 4.40.

Істотні відмінності між групами рослин (гібриди F₁ M67 x AR та їх батьківських форми) за деякими ознаками продуктивності

Ознака	Класи, що порівнюються		різниця	t
Кількість продуктивних стебел	M67	M67 × AR	-2,13	2,64*
	M67	AR × M67	-1,86	3,16*
	AR	M67 × AR	-2,41	2,85*
	AR	AR × M67	-2,33	3,40**
Кількість зерен/квітку (озерненість)	M67	M67 × AR	0,087	8,48**
	M67	AR × M67	0,119	10,9**
	AR	M67 × AR	0,072	6,74**
	AR	AR × M67	0,104	9,20**
Маса зерна з рослини	M67	M67 × AR	-5,91	2,82*
	M67	AR × M67	-6,70	-4,21**
	AR	M67 × AR	-10,80	5,47**
	AR	AR × M67	-11,59	8,15**
	M67	AR	4,89	3,67**

Примітки: * P < 0,01, ** P < 0,001

Ознаки продуктивності у реципрокних гібридів B16 × Колумбія та їх батьківських форм наведено в табл. 4.41, а істотні відмінності між цими групами рослин – в табл. 4.42.

Гібриди B16 × Колумбія обох напрямків схрещування мали істотно більшу масу 1000 зерен, ніж батьківські форми, але не відрізнялись за кількістю продуктивних стебел від кращої батьківської форми – сорту Колумбія. Гетерозис за масою зерна з рослини виявлено лише для напрямку схрещування B16 × Колумбія: рослини F₁ напрямку схрещування B16 × Колумбія мали істотно більше значення маси зерна з рослини ніж краща батьківська форма – сорту Колумбія (P < 0,01) (табл. 4.42) і гетерозис становив 27,7%.

Таблиця 45.41

Ознаки продуктивності у гібридів F₁ від реципрокного схрещування Б16 × Колумбія та їх батьківських форм (середнє ± стандартна похибка)

Сорт, лінія, гібрид F ₁	Б16	Колумбія	Б16 × Колумбія	Колумбія × Б16
Кількість продуктивних стебел	6,57 ± 0,38	8,83 ± 0,49	8,74 ± 0,44	8,09 ± 0,47
Маса зерен з рослини, г	11,52 ± 0,78	13,78 ± 0,9	17,6 ± 0,95	16,09 ± 1,11
Кількість колосків в колосі	19,02 ± 0,28	15,78 ± 0,18	17,55 ± 0,28	17,83 ± 0,23
Кількість квіток в колосі	61,49 ± 1,37	62,73 ± 1,34	67,43 ± 1,62	68,63 ± 1,33
Маса зерен колоса, г	2,19 ± 0,06	1,88 ± 0,06	2,35 ± 0,08	2,41 ± 0,06
Кількість зерен колоса	49,15 ± 1,27	48,43 ± 1,13	49,48 ± 1,32	48,46 ± 1,12
Кількість зерен/квітку	0,798 ± 0,007	0,772 ± 0,008	0,733 ± 0,009	0,707 ± 0,009
Кількість зерен/колосок	2,57 ± 0,04	3,06 ± 0,05	2,81 ± 0,05	2,71 ± 0,04
Маса 1000 зерен, г	44,63 ± 0,49	38,58 ± 0,63	47,36 ± 0,89	49,87 ± 0,43

У гібридів від зворотнього схрещування (Колумбія × Б16) число продуктивних стебел і маса зерна з рослини істотно не відрізнялись від значень у кращої батьківської форми – Колумбія. Рівень озерненості у гібридів обох напрямків схрещування (0,707 і 0,733) був значно ($P < 0,01$) нижчим, ніж у обох батьківських форм – Б16 і Колумбія (0,772 і 0,798). Негативний гетерозис (відносно кращої за

озерненістю форми – Б16) складав 8,7 і 11,3 %, відповідно, для двох напрямків схрещування.

Таблиця 4.42

Істотні відмінності між групами рослин (гібриди F₁ Б16 х Колумбія та їх батьківських форми) за деякими ознаками продуктивності

Ознака	Класи, що порівнюються		Різниця	t
Кількість продуктивних стебел	Б16	Б16 × Колумбія	-2,17	3,73***
	Б16	Колумбія × Б16	-1,52	2,53*
	Б16	Колумбія	-2,26	3,65***
Кількість зерен/квітку (озерненість)	Б16	Б16 × Колумбія	0,065	5,69***
	Б16	Колумбія × Б16	0,091	7,72***
	Колумбія	Б16 × Колумбія	0,039	3,34***
	Колумбія	Колумбія × Б16	0,066	5,44***
Маса зерна з рослини	Б16	Б16 × Колумбія	-6,08	4,97***
	Б16	Колумбія × Б16	-4,57	3,39***
	Б16	Колумбія	-2,26	1,91
	Колумбія	Б16 × Колумбія	-3,82	2,92**

Примітки: 1 * P < 0,05, ** P < 0,01, *** P < 0,001.

Отже, дослідження показників продуктивності у гібридів F₁ М 67 × АR, Б16 × Колумбія і їх батьківських форм показало достовірне зниження озерненості у гібридів, порівняно з дослідженими сортами і лініями. Порівняння озерненості у гібридів від двох комбінацій схрещування показує, що озерненість у гібридів від реципрокних схрещування Б16 × Колумбія була істотно вищою, ніж озерненість у гібридів від реципрокного схрещування М67 × АR (P < 0,01, таблиця 4.39, 4.41). Тому, можна припустити, що саме сорт Миронівська 67 несе генетичні фактори, що підсилюють зниження озерненості.

Наведені результати показують можливість гетерозису у гібридів з двома житніми транслокаціями 1AL.1RS і 1BL.1RS (на прикладі комбінації М67 × АR),

однак прояв гетерозису залежить від генетичного фону. Ці дані узгоджуються з результатами Owuoché et al. (2003), де гетерозис (на рівні 23,5 %) за урожаєм зерна у гібридів з двома такими транслокаціями спостерігався лише у одній комбінації схрещування з трьох досліджених. Однак, у всіх трьох комбінаціях зменшувалось кількість колосків у колосі та зерен у колосі (Owuoché et al., 2003), на відміну від комбінації M67 × AR, де гібриди мали також істотно більше значення кількості колосків в колосі.

Отже, одночасна присутність двох пшенично житніх транслокацій у гібридів пшениці 1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ призводить до зниження озерненості, порівняно з величинами у батьківських генотипів, але величина її зниження залежить від комбінації схрещування. Причиною зниження озерненості може бути формування незбалансованих гамет та аномалії мейозу через кон'югацію плеч 1RS різних транслокацій. Відмінності між озерненістю у різних гібридів свідчать про наявність генетичних систем у пшениці, що впливають на мейоз таких гібридів. Результати даного дослідження дозволяють припустити, що фактори, які підсилюють зниження озерненості у гібридів з двома різними транслокаціями несе сорт Миронівська 67, оскільки зниження озерненості є більш істотним у гібридах з його участю, особливо у це проявилось у комбінації з сортом Колумбія. У гібридів від певних комбінацій схрещування виявлено гетерозис за масою зерна з рослини, незважаючи на знижену озерненість колоса, переважно, за рахунок підвищеного рівня продуктивного кущення, та, меншою мірою, збільшення числа колосків на колос і маси зернівки.

4.7 Створення озимих ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, зчепленою з алелем *Glu-B1a1* за допомогою маркерного добору та аналіз їх якості

Відомим ефектом присутності пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS типу Кавказ є її негативний вплив на хлібопекарну якість (Созинов, 1985). Одним з підходів до компенсації цього впливу є підбір певних алелів локусів *Glu-1* (*Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*), що кодують високомолекулярні субодиниці глютенінів (Wrigley

et al., 2009). Локуси *Glu-1* розміщені на довгих плечах хромосом першої гомеологічної групи і частота рекомбінації між ними і центромерою становить біля 10% (Payne, 1987). Всі українські сорти з транслокацією 1BL.1RS мають її у поєднанні з алелем *Glu-B1c* (Kozub et al., 2009, 2017, 2020b) який має середній ефект на силу тіста (Payne and Lawrence, 1983). Відомо, що «пшеничним» алелем з найбільш значним позитивним впливом на якість є алель *Glu-B1al* (Wrigley et al., 2009). Характерною особливістю носіїв *Glu-B1al* є високі фізичні властивості тіста навіть при значному рівні ушкодження зерна клопом шкідлива черепашка *Eurygaster integriceps* Put. Наприклад, за даними Поперелі і Благодарової (1998), високі хлібопекарські властивості борошна (загальна оцінка хліба) зберігаються навіть при 9% рівні ураження *E. integriceps*. Клоп шкідлива черепашка та інші хлібні клопи при живленні вводять в зерно секрети слинних залоз, які містять ферменти, зокрема протеїнази, що гідролізують гліадини і глютеніни (Critchley, 1998; Конарев и др., 2014). Пошкодження навіть 2-3% зерна викликає погіршення хлібопекарських якостей, хоча критичним порогом вважають 3-5% (Critchley, 1998).

Вихідним матеріалом для створення ліній пшениці м'якої, у яких транслокація 1BL.1RS зчеплена з алелем *Glu-B1al*, були рослини F₂ пшениці м'якої озимої від реципрокного схрещування Б16 х Одеська червоноколоса: лінія Б16 несе транслокацію 1BL.1RS, поєднану з алелем *Glu-B1e*, а сорт Одеська червоноколоса – алель *Glu-B1al*. Серед 2088 рослин F₂ з використанням аналізу генотипів за маркерними локусами *Gli-B1* і *Glu-B1* було ідентифіковано 2 гомозиготи з алелем *Gli-B1l* (присутність 1BL.1RS) у поєднанні з алелем високої якості *Glu-B1al* та біля 40 рослин, що несуть житню транслокацію в гомозиготному стані та гетерозиготні за локусом *Glu-B1*. Низька частота рослин з комбінацією алелів *Gli-B1l Glu-B1al* пояснюється відносно тісним зчепленням між *Glu-B1* та житнім плечем 1RS у складі транслокації (біля 10% рекомбінації) та відбором проти гамет з 1BL.1RS у гетерозигот за транслокацією (Rayburn and Mornhinweg, 1988; Козуб и Созинов, 2000). Нащадки відібраних електрофоретичним аналізом (електрофорез в кислих умовах і SDS-електрофорез) рослин F₂ з бажаними комбінаціями алелів висівали

на дослідній ділянці та пересівали з аналогічним контролем за маркерними локусами та добром за габітусом та продуктивністю до F₆. У результаті роботи було отримано низку ліній F₆, що поєднують переваги присутності житньої транслокації (наявність відповідних генів стійкості, зокрема *Sr31*) та алель високої якості зерна *Glu-B1al*.

Було проведено дослідження п'яти створених ліній F₆ (622, 616-3, 616-5, 380-1 та 380-3) з генотипом *Gli-B1l Glu-B1al* на рівень хлібопекарної якості з використанням методу седиментації SDS30 (Рибалка та інш., 2006; Рибалка, 2011). Для порівняння визначали якість сортів Безоста 1 і Панна та батьківських форм (Одеська червоноколоса та Б16), вирощених у цих же дослідках. Безоста 1 має найбільш поширені серед українських сортів алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів (*Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d*) та характеризується високою хлібопекарною якістю. Сорт Панна має алелі високої якості *Glu-B1al* та *Glu-D1d*, де *Glu-B1al* походить від сорту Одеська червоноколоса (Попереля та Благодарова, 1998). Генотипи досліджених ліній і сортів за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів та за наявністю транслокації 1BL.1RS типу Кавказ, які впливають на хлібопекарну якість, наведено в табл. 4.43. Деякі лінії з житньою транслокацією та алелем високої якості *Glu-B1al* (622, 380-1, 380-3) несуть також інший алель високої якості зерна – *Glu-D1d*.

Таблиця 4.43

Генотипи сортів та ліній пшениці м'якої за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів та за присутністю пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS типу Кавказ

Лінія, сорт	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	1BL.1RS (<i>Gli-B1l</i>)
1	2	3	4	5
Б16	<i>c</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	+
622	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	+
616-3	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>a</i>	+

Продовж. табл. 4.43

1	2	3	4	5
616-5	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>a</i>	+
380-1	<i>c</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	+
380-3	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	+
Безоста 1	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	-
Одеська червоноколоса	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	-
Панна	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	-

Виявилось, що на величину показника SDS-седиментації впливали умови вирощування ($F = 10,54$, $P < 0,01$). В умовах 2015 р. величини SDS-седиментації у досліджених зразків були у більшості випадків вищими, ніж у аналогічних зразків урожаю 2009 р (табл. 4.44).

Таблиця 4.44

Величина SDS-седиментації у сортів та ліній пшениці м`якої з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ та алелем *Glu-B1a1*, вирощених у різні роки

Лінія, сорт	Величина SDS-седиментації, мл	
	2009 р.	2015 р.
Б16	30,0 ± 0,4	37,3 ± 1,3
622	49,7 ± 0,2	53,3 ± 1,9
616-3	43,2 ± 0,7***	54,5 ± 1,7
616-5	48,1 ± 0,7*	55,5 ± 3,8
380-1	51,0 ± 1,0	56,0 ± 1,6
380-3	53,2 ± 0,7**	57,0 ± 2,9
Безоста 1	50,8 ± 0,8	58,5 ± 2,2
Одеська червоноколоса	-	66,5 ± 1,5
Панна	70,8 ± 2,6	72,5 ± 2,7

Примітка. *, **, *** Відмінності від значення у сорту Безоста 1 істотні на рівні $P < 0,05$, $P < 0,01$, $P < 0,001$, відповідно

Лінії з транслокацією 1BL.1RS та алелем *Glu-B1al* мали проміжне значення SDS-седиментації, порівняно з батьківськими формами Б16 і Одеською червоноколоса, але ближче до останньої.

Величини SDS-седиментації у ліній 622, 380-1, і 380-3 з 1BL.1RS і алелем *Glu-B1al* істотно не відрізнялись від значення у сорту Безоста 1 в обидва роки досліджень, а SDS-седиментація лінії 380-3 в 2009 р. навіть статистично істотно перевищувала показник сорту Безоста 1 (табл. 4.44). У досліді 2009 р. лінії 616-3 і 616-5 мали нижче значення SDS-седиментації, ніж сорту Безоста 1. Особливістю цих ліній є наявність алеля *Glu-D1a*, пов'язаного з нижчим рівнем хлібопекарної якості, порівняно з *Glu-D1d* (Payne and Lawrence, 1983). Результати дослідження ліній показують, що поєднання пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS та алеля *Glu-B1al* може компенсувати негативний вплив цієї транслокації на хлібопекарну якість, особливо при наявності у ліній іншого алеля високої якості – *Glu-D1d*.

Отже, за допомогою маркерного добору створено низку ліній F₆ пшениці м'якої озимої, що поєднують переваги присутності транслокації 1BL.1RS типу Кавказ (зокрема, наявність відповідних генів стійкості до збудників хвороб) та алель надвисокої якості зерна *Glu-B1al*, пов'язаний з високою силою тіста. Лінії з поєднанням транслокації 1BL.1RS та алеля *Glu-B1al* передано в науково-селекційні установи України як вихідний матеріал.

Висновки до розділу 4

1. Показники перезапилення збільшуються зі збільшенням дози житнього плеча 1RS у складі транслокації 1BL.1RS у геномі *T. aestivum* при сприятливих для цього погодних умовах під час цвітіння (в умовах низької вологи і відсутності опадів).
2. Для транслокації 1AL.1RS типу Amigo не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот *T. aestivum* за її присутністю, на відміну від 1BL.1RS типу Кавказ. Виявлено позитивний ефект присутності транслокації

1AL.1RS типу Amigo на прояв ознак продуктивності, порівняно з наявним плечем 1AS в умовах Лісостепу та відсутність відмінностей у зоні Степу.

3. Гамма-опромінення сухих зерен F_1 *T. aestivum* дозою 200 Гр приводило до відносного підвищення частоти пилкових зерен з транслокацією 1BL.1RS, які взяли участь у формуванні зернівок F_2 , порівняно з контролем. У варіанті з гамма-опроміненням у дозі 200 Гр (або відповідній дозі за рівнем зниження виживання – 20–30%) зерен F_2 найменше знижує ознаки продуктивності відносно свого значення у контролі гомозигота за 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації.

4. Одночасна присутність двох транслокацій 1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ у гібридів в геномі *T. aestivum* приводить до зниження озерненості. Сорт Миронівська 67 несе фактори, які підсилюють зниження озерненості у гібридів із двома різними транслокаціями. Показано можливість гетерозису у гібридів з двома транслокаціями 1AL.1RS і 1BL.1RS, незважаючи на зниження озерненості, однак прояв гетерозису залежить від генетичного тла.

5. За допомогою маркерного добору створено лінії пшениці м'якої озимої з транслокацією 1BL.1RS, зчепленою зі алелем *Glu-B1a1*, які мають показник SDS-седиментації на рівні сорту Безоста 1 (при наявності алеля *Glu-D1d*).

Результати експериментальних досліджень даного розділу наведено в таких публікаціях:

- Karelov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Sozinova, O., Mavromatis, A.G., and Xynias, I.N., 2019. Molecular detection of resistance to biotic stress conditions in spring bread wheat cultivars. In: A. Theodoridis, et al., eds., *Innovative approaches and applications for sustainable rural development*. Springer Nature Switzerland AG: Springer Earth System Sciences, pp.305-324.
- . Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2008. Dependence of out-crossing indices on genotypic features in common wheat. *Cytology and Genetics*, 42(3), pp.210-215. DOI: 10.3103/S0095452708030080

- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2013. Study of the effects produced by gamma-irradiation of common wheat F₁ seeds using gliadins as genetic markers, *Cytology and Genetics*, 47(1), pp.13-19.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2010. Ідентифікація сортів м'якої пшениці, потенційно стійких до раси стеблової іржі UG99, за допомогою біохімічних маркерів. *Захист і карантин рослин*, 56, с.74-81.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.69-77.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129.
- Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54(4), pp.305-317.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поширеність пшенично-житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS у сортів пшениці м'якої озимої української селекції. *Захист і карантин рослин*, 61, с.148-155.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS у гібридів пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантним плечем 1RS. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*, 27(67), с.117-125.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б., та Созінов, О.О., 2017. Перехресне запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.143-147.

- Козуб, Н.А., Созинов, И.А. та Созинов, А.А., 2007. Частота перекрестного опыления у мягкой пшеницы. *Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Збірник наукових праць*, 2, Київ: Логос, с.104-108.
- Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2008. Особенности передачи ржаных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.163-168.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Созінов, О.О., 2012. Вплив гамма-опромінення зерен F₁ на частоту передачі житньої 1BL/1RS транслокації через гамети у м'якої пшениці. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.99-104.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2013. Вплив гамма-опромінення сухих зерен на продуктивність рослин м'якої пшениці, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 12, с.42-46.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2014. Вплив гамма-опромінення на ознаки продуктивності м'якої пшениці в залежності від генотипу і умов вирощування *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.39-43.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б., Созінов, О.О., 2015. Дослідження реакції рослин пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS на гамма-опромінення *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 16, с.152-155.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Кириленко, В.В., Дергачов, О.Л., та Васильківський, С.П., 2015. Ідентифікація вихідного матеріалу пшениці озимої миронівської селекції за електрофоретичними спектрами запасних білків. *Агробіологія*, 2, с.46-53.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A. and Sozinov, A.A., 2010. Out-crossing in common wheat. In: Abstracts of oral and poster presentations of the 8th International Wheat Conference, 1–4 June 2010, St. Petersburg, Russia, pp.53-54.

- Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов А.А., 2012. Эффекты присутствия ржаной 1AL/1RS транслокации в геноме мягкой пшеницы. *Биологизация адаптивно-ландшафтной системы земледелия – основа повышения плодородия почвы, роста продуктивности сельскохозяйственных культур и сохранения окружающей среды*. Материалы Всероссийской научно-практической конференции БелНИИСХ Россельхозакадемии, Белгород, 12–13 июля 2012 г., Белгород: Отчий край, с.283-288.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінов, О.О. та Колючий, В.Т., 2006. Сорти з житніми транслокаціями в миронівській генетичній колекції озимої м'якої пшениці. В: *Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 13–16 листопада, 2006 р., Київ, с.185-186.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2016. Деякі ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS в геномі пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантними транслокаціями. В: *Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці*. Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 100-річчю селекції пшениці в Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннєзнавства і сортівивчення, Одеса, 1-3 червня 2016 р., НААН, СГІ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.94–95.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Частота перехресного запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. Матеріали VI міжнародної наукової конференції Умань: Видавець «Сочінський», 2017, с.101-105.
- Созинов, І.О., Козуб, Н.О., Созінова, О.І., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Тищенко, В.М., Гусенкова, О.В., Кучерявий, І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Генотипування сортів пшениці м'якої полтавської селекції за локусами запасних білків та за геном *Tsn1* чутливості до токсину А *Pyrenophora tritici-*

repentis. В: *Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 90-річчю з дня народження генетика, селекціонера, професора М.М. Чекаліна, 18–19 квітня 2019 р., Полтава, с.100-101.

Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Стариченко, В.М. та Заїка, Є.В., 2019. Генотипи нових сортів пшениці м'якої озимої селекції ННЦ «Інститут землеробства» НААН за локусами запасних білків. В: В.Ф. Камінського, ред. *Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора Івана Вікторовича Яшовського*. Матеріали міжнародної наукової конференції, 14–15 серпня 2019 р., Чабани, Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», с.36-37.

РОЗДІЛ 5

РІЗНОМАНІТНІСТЬ КОЛЕКЦІЙ *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. durum*, *T. dicoccum* ТА ТРИТИКАЛЕ ЗА ПРОЛАМІНОВИМИ ЛОКУСАМИ

У даному розділі розглянуто результати дослідження різноманітності алелів проламінових локусів колекцій українських та грецьких сортів пшениці м'якої, грецьких місцевих популяцій та сортів пшениці твердої, українських і грецьких зразків тритикале, колекцій зразків *T. spelta* та *T. dicoccum* з НЦГРРУ.

5.1 Різноманітність та популяційна структура українських озимих сортів пшениці м'якої за локусами запасних білків

Запасні білки (гліадини та високомолекулярні субодиниці глютенінів), завдяки їхньому високому поліморфізму, були практично першими генетичними маркерами, що дозволили дослідити різноманітність світових колекцій пшениці м'якої та її родичів, наприклад (Payne and Lawrence, 1983; Созинов, 1985; Собко та Попереля, 1986; Nevo and Payne, 1987; Чернаков и Метаковский, 1994; Metakovsky and Branlard, 1998; Sozinov et al., 1999; Собко и Созинов, 1999; Metakovsky et al., 2000; Bekes et al., 2006). Виходячи з аналізу особливостей складу та частот алелів локусів запасних білків у групах сортів з різних селекційних установ України в періоди 1910–1960 і 1960–1995 р. та деяких інших селекційних центрів О.О. Созиновим сформульовано концепцію формування стабільних асоціацій генів у процесі селекції (Sozinov et al., 1999; Sozinov, 2001). Згідно з нею, найбільш цінні асоціації генів, що походять від місцевих сортів або сформувались у результаті схрещувань, зберігаються протягом тривалого часу в комерційних сортах певного регіону, а якісно новий етап селекції характеризується включенням нових генів або генних комплексів у такі асоціації. Генотипи з такими цінними коадаптивними асоціаціями генів (сорт-лідери, за визначенням О.О. Созінова) не тільки забезпечують прогрес у практичному використанні культури, а і є попередниками багатьох нових сортів з такими асоціаціями (Sozinov, 2001). В цьому підрозділі проаналізовано за локусами запасних білків особливості різних груп українських озимих сортів пшениці м'якої, більшість з яких створено на нових етапах селекції

– після 1995 р., в першу чергу сортів двох основних селекційних центрів з сторічною історією селекції двох різних ґрунтово-кліматичних зон України – МПП і СГП. Основними завданнями було дослідити формування нових асоціацій маркерних генів, зміни генетичної структури за комплексом локусів запасних білків та частот окремих алелів, зокрема їхню кореляцію з кліматичними змінами.

5.1.1 Різноманітність за локусами запасних білків груп українських озимих сортів пшениці м'якої різного походження. У даному розділі проведено порівняння частот алелів запасних білків та генетичної різноманітності груп українських сортів пшениці м'якої озимої, що відрізняються за географічним походженням. Виділено такі основні групи сортів за розміщенням селекційних установ та традиційним призначенням сортів для вирощування в певних агроєкологічних зонах України: сорти Центрального Лісостепу України, сорти зони Степу, сорти для зони Полісся, Східного Лісостепу, та збірна група сортів, що переважно включає сорти Сходу України (додаток А). Група сортів Центрального Лісостепу України, що відповідає зоні Правобережного Лісостепу України, (128 сортів) включала сорти МПП, ІФРiГ, БЦДС, у тому числі сорти створені спільно цими установами. В групі сортів зони Степу України (149) було 146 сортів СГП (м. Одеса) та 3 сорти (Тітона, Тронка, Шестопалівка), створені ПСДСП «БОР». Сорти для зони Полісся представлені 30 сортами ІЗ, а сорти Східного Лісостепу – 23 сортами ІР. Збірна група сортів інших селекційних установ, переважно Степової зони Сходу та Півдня України, (СП) включала 33 сорти. Разом дана вибірка складала 363 українські сорти. Генотипи цих сортів за локусами запасних білків запасних білків *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, *Gli-A3* надано в додатку А. Генотипи за мінорними локусами *Gli-A6* і *Gli-B5* враховано при визначенні алелів основних локусів *Gli-A1*, *Gli-B1* згідно з рекомендаціями (Metakovsky et al., 2018a).

При аналізі даної вибірки сортів відмічено нові рідкісні алелі, докладно описані в підрозділі 3.1: *Gli-A1ag* (комбінація алелів *Gli-A1x(9)* та *Gli-A6b*), *Gli-B1b** у біотипу сорту Одеська 267, *Gli-B1fg** у сорту Гном, *Gli-B1bLast** у сорту

Ластівка одеська, *Gli-B1x* у сорту Миронівська 62 і у біотипу сорту Миронівська сторічна, та алель *Gli-A3e* у сорту Миронівська сторічна.

Частоти алелів локусів запасних білків у різних групах сортів наведено в табл. 5.1

Таблиця 5.1

Частоти алелів локусів запасних білків у групах українських сортів пшениці м'якої озимої (у дужках – кількість проаналізованих сортів)

Локус, алель	С (149)	ЦЛС (128)	ІЗ (30)	ІР (23)	СП (33)	Загальна вибірка (363)
1	2	3	4	5	6	7
<i>Gli-A1</i>						
<i>b</i>	0,644	0,222	0,567	0,500	0,625	0,477
<i>c</i>	0,037	0,113		0,109	0,109	0,072
<i>f</i>	0,007	0,246	0,117	0,043	0,062	0,105
<i>g</i>	0,144					0,059
<i>i</i>				0,043		0,003
<i>l</i>					0,094	0,008
<i>m</i>	0,027			0,13	0,031	0,022
<i>o</i>	0,128	0,176	0,067	0,174	0,078	0,138
<i>w^A</i>	0,013	0,117				0,047
<i>x</i>		0,094	0,250			0,056
<i>y</i>		0,024				0,009
<i>ag</i>		0,008				0,003
<i>Gli-B1</i>						
<i>b</i>	0,775	0,504	0,383	0,870	1	0,672
<i>c</i>	0,037		0,033			0,018
<i>d</i>	0,077	0,039	0,133	0,022		0,058
<i>e</i>	0,084	0,016	0,267	0,065		0,066

Продовж. табл.5.1

1	2	3	4	5	6	7
<i>f</i>	0,003	0,039				0,015
<i>h</i>		0,047		0,043		0,019
<i>l^B</i>	0,013	0,344	0,150			0,140
<i>x</i>		0,012				0,004
<i>gn*</i>			0,033			0,003
<i>bl*</i>	0,003					0,001
<i>bLast*</i>	0,007					0,003
<i>Gli-D1</i>						
<i>b</i>	0,221	0,672	0,667	0,326	0,328	0,434
<i>f</i>	0,081	0,074	0,083	0,065		0,07
<i>g</i>	0,379	0,203	0,233	0,435	0,578	0,326
<i>i</i>	0,007	0,008				0,006
<i>j</i>	0,265	0,027	0,017	0,174	0,094	0,14
<i>l</i>		0,016				0,006
<i>x</i>	0,047					0,019
<i>Glu-A1</i>						
<i>a</i>	0,346	0,445	0,233	0,87	0,531	0,421
<i>b</i>	0,631	0,414	0,367	0,087	0,375	0,475
<i>c</i>	0,023	0,141	0,400	0,043	0,094	0,104
<i>Glu-B1</i>						
<i>al</i>	0,111		0,033			0,051
<i>a</i>		0,031	0,033			0,014
<i>u</i>	0,497	0,125	0,083	0,304	0,484	0,315
<i>c</i>	0,386	0,723	0,783	0,652	0,516	0,566
<i>d</i>	0,007	0,109	0,033	0,043		0,047
<i>h</i>		0,008				0,003

Продовж. табл. 5.1

1	2	3	4	5	6	7
<i>i</i>		0,004				0,001
<i>aa</i>			0,033			0,003
<i>Glu-D1</i>						
<i>a</i>	0,02	0,125	0,483	0,043	0,016	0,097
<i>b</i>			0,083	0,043		0,01
<i>d</i>	0,98	0,863	0,433	0,913	0,984	0,89
<i>e</i>		0,012				0,004
<i>Gli-A3</i>						
<i>a</i>	0,483	0,388	0,150	0,196	0,516	0,406
<i>b</i>	0,493	0,374	0,717	0,804	0,484	0,493
<i>c</i>		0,078				0,026
<i>d</i>	0,010	0,022	0,133			0,023
<i>e</i>		0,008				0,003
<i>nnn^A</i>	0,014	0,13				0,049

Примітки:

1. Тут *i* в табл. 5.1, 5.4–5.6 С – сорти зони Степу; ЦЛС– сорти зони Правобережного Лісостепу (МПП, ІФРiГ, БЦДС); ІЗ - сорти ІЗ, ІР – сорти ІР; СП – сорти інших селекційних установ Півдня та Сходу України.
2. ^A – 1AL.1RS;
3. ^B – 1BL.1RS.

Показники різноманітності груп сортів показано в табл. 5.2 і 5.3. Електрофоретичний аналіз запасних білків показав, що значна частка українських озимих сортів пшениці (40%) є гетерогенними за одним або більше локусами запасних білків. Частка гетерогенних сортів варіює від 27% у групи сортів зони Правобережного Лісостепу до 51% сортів зони Степу і 52% сортів ІР. Якщо розглядати гетерогенність сортів за окремим локусом, то спостерігається найменший відсоток гетерогенних сортів за локусами *Glu-D1* і *Gli-B1*. Найбільшу

частку гетерогенних сортів спостерігали за локусами *Gli-D1* і *Glu-A1*. В загальній вибірці сортів найбільшу кількість алелів виявлено за локусами *Gli-A1* та *Gli-B1* (12 і 11), а найбільша генетична різноманітність і, відповідно, ефективна кількість алелів спостерігається за локусами *Gli-A1* та *Gli-D1* (3,6 і 3,2) (табл. 5.1). Показник генетичної різноманітності за Nei (1973) в середньому для семи локусів дорівнює 0,552, а серед груп сортів найбільшу генетичну різноманітність мають сорти Центрального Лісостепу та сорти Полісся (ІЗ).

Таблиця 5.2

**Генетична різноманітність за Nei за 7 локусами запасних білків у
групах українських сортів та % гетерогенних сортів**

Група сортів	% гетерогенних сортів	Генетична різноманітність
С	51	0,469
ЦЛС	27	0,560
ІЗ	43	0,554
ІР	52	0,398
СП	36	0,394
Загальна вибірка	40	0,552

У загальній вибірці українських сортів за локусами запасних білків найбільш часто зустрічаються алелі *Gli-A1b* (48%), *Gli-B1b* (67%), *Gli-D1b* (43%), *Gli-D1g* (33%), *Glu-A1a* (42%), *Glu-A1b* (48%), *Glu-B1c* (57%), *Glu-B1u* (32%), *Glu-D1d* (89%), *Gli-A3a* (41%), *Gli-A3b* (49%), (табл. 5.1). Достатньо високу частоту також мають алелі *Gli-A1f* (11%), *Gli-A1o* (14%), *Gli-B1l* (транслокація 1BL.1RS) (14%) та *Gli-D1j* (14%). Варто відмітити, що практично всі алелі за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів з високою частотою зустрічання є алелями з позитивним ефектом на хлібопекарну якість згідно з шкалою Payne et al. (1984) та Wrigley et al. (2009), особливо це стосується алелів локусу *Glu-A1* та *Glu-D1*. Результати щодо переважних алелів основних локусів запасних білків

узгоджуються з результатами, отриманими для раніше проаналізованих вибірок українських сортів (Собко и Созинов 1999; Благодарова та інш., 2004).

Таблиця 5.3

Показники різноманітності за Nei локусом загальної вибірки українських сортів пшениці м`якої озимої за локусом запасних білків (363 сорти)

Локус	% гетерогенних сортів	Генетична різноманітність	Кількість алелів за локусом (в дужках – ефективна кількість алелів)
<i>Gli-A1</i>	11	0,719	12 (3,6)
<i>Gli-B1</i>	6	0,516	11 (2,1)
<i>Gli-D1</i>	15	0,683	7 (3,2)
<i>Glu-A1</i>	15	0,586	3 (2,4)
<i>Glu-B1</i>	10	0,575	7 (2,4)
<i>Glu-D1</i>	1	0,199	4 (1,2)
<i>Gli-A3</i>	11	0,586	6 (2,4)

Серед переважних алелів за досліджуваними локусами запасних білків у загальній вибірці українських сортів – усі алелі, що присутні у сорту Безоста 1: *Gli-A1b*, *Gli-B1b*, *Gli-D1b*, *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d*, *Gli-A3b*, який відіграв значну роль у селекції українських сортів, і є сортом-лідером, за визначенням О.О Созінова (Sozinov, 2001). Частка сортів, що мають поєднання цих алелів (з врахуванням гетерогенних сортів) – 0,055. Це істотно перевищує очікувану частоту генотипів з такою комбінацією алелів, розраховану на основі частот цих алелів у загальній вибірці (0,016) ($\chi^2 = 35,2$, $P < 0,01$).

За локусом *Gli-A1*, у всіх досліджених групах українських сортів частота алеля *b* дорівнює 50% і більше, крім сортів Центрального Лісостепу, де його частота є значно нижчою – 22%. У групі сортів Степу, Центрального Лісостепу та ІР також достатньо високою є частота алеля *o*. Алелі *x* та *f* є поширеними серед сортів ІЗ та сортів Центрального Лісостепу. За локусом *Gli-A1* найбільш

різноманітною є група сортів Центрального Лісостепу, у якої показник генетичної різноманітності за Ne_i становить 0,811, а кількість ефективних алелів – 5,3 (табл. 5.4, 5.5). У цій групі з частотами більше 10% зустрічаються шість алелів: b , c , f , o , x та w – маркер пшенично-житньої транслокації 1AL.1RS. Алель $Gli-A1g$ є унікальним алелем для групи сортів Степу, який до того ж є одним з переважних алелів цього локусу у цій групі. Особливістю сортів Центрального Лісостепу та сортів ІЗ є достатньо висока частота алелів, що пов'язані з присутністю алеля $Gli-A6b$ (позначення за Metakovsky et al., 2018a), що контролює характерні омега гліадини: 26 і 12%, відповідно. Це алелі $Gli-A1f$, $Gli-A1y$, $Gli-A1ag$ (останні два алелі зустрічаються лише серед сортів Центрального Лісостепу).

За мінорним локусом $Gli-A3$ також є відмінності між дослідженими групами сортів. Алелі a і b є переважними алелями з близькими частотами у досліджених вибірках Степу, Центрального Лісостепу та групи СП, проте у групах сортів ІЗ та ІР з найбільшою частотою зустрічається алель b . Особливістю групи сортів для зони Полісся (ІЗ) є відносно висока частота алеля $Gli-A3d$ (13%). Алель $Gli-A3c$, як і алель $Gli-A3e$, ідентифіковано лише в групі сортів Центрального Лісостепу.

Таблиця 5.4

Кількість алелів за локусом (в дужках – ефективна кількість алелів) у групах українських сортів пшениці м'якої озимої

Локус	С	ЦЛС	ІЗ	ІР	СП
$Gli-A1$	7 (2,2)	8 (5,3)	4 (2,5)	6 (3,2)	6 (2,4)
$Gli-B1$	8 (1,6)	7 (2,6)	6 (3,8)	4 (1,3)	1 (1)
$Gli-D1$	6 (3,7)	6 (2,0)	4 (2,0)	4 (3,0)	3 (2,2)
$Glu-A1$	3 (1,9)	3 (2,6)	3 (2,9)	3 (1,3)	3 (2,3)
$Glu-B1$	4 (2,5)	6 (1,8)	6 (1,6)	3 (1,9)	2 (2,1)
$Glu-D1$	2 (1,0)	3 (1,3)	3 (2,3)	3 (1,2)	2 (1,0)
$Gli-A3$	4 (2,1)	6 (3,1)	3 (1,8)	2 (1,5)	2 (2,0)

Таблиця 5.5

Генетична різноманітність за Nei за локусом запасних білків у групах українських сортів

Локус	С	ЦЛС	ІЗ	ІР	СП
<i>Gli-A1</i>	0,546	0,811	0,598	0,687	0,580
<i>Gli-B1</i>	0,374	0,622	0,739	0,237	0,000
<i>Gli-D1</i>	0,728	0,510	0,494	0,670	0,549
<i>Glu-A1</i>	0,482	0,610	0,651	0,234	0,568
<i>Glu-B1</i>	0,592	0,449	0,375	0,480	0,528
<i>Glu-D1</i>	0,039	0,239	0,572	0,163	0,031
<i>Gli-A3</i>	0,523	0,680	0,446	0,315	0,500

Алель *b* локусу *Gli-B1* є переважним алелем у всіх проаналізованих групах сортів: від 38% сортів ІЗ до 100% в групі СП. У групі сортів Центрального Лісостепу алель *Gli-B1b* несуть 50% сортів, а 34% мають алель *Gli-B1l* маркер пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS як у сорту Кавказ. Серед сортів ІЗ ця транслокація (алель *l*) зустрічається також достатньо часто – у 15% сортів. Іншим частим алелем у групі ІЗ є *Gli-B1e* (27%). Серед сортів Центрального Лісостепу слід відмітити групу сортів, що несуть алель *Gli-B1h* у комбінації з алелем *Gli-B5b*, що кодує два характерні ω-гліадини: Монотип, Естет, Гарант, Модус, Циганка і Повелія. Згідно з літературними даними, алель *Gli-B5b* зчеплений з геном червоного кольору колоскових лусок *Rg-B1b* (Pogna et al., 1993). Наприклад, сорти Одеська червоноколоса, Панна, Лелека, що мають цей алель є червоноколосими. Однак, сорти Монотип, Естет, Гарант, Модус, Циганка і Повелія, не мають червоного забарвлення колоскових лусок. Таку ж комбінацію алелів *Gli-B1h*, *Gli-B5b* має старий харківський сорт Феругінеум 1239, що має червоні колоскові луски (додаток А).

Найбільшу генетичну різноманітність за локусом *Gli-D1* виявлено у групі сортів Степу (0,728), де з приблизно однаковими частотами зустрічаються три алелі (*b*, *g*, *j*). Частота алеля *Gli-D1b* є найвищою у групі сортів Центрального Лісостепу

та ІЗ – тут вона вдвічі більша ніж частота цього алеля в інших групах сортів. Серед сортів ІР і СП найбільшу частоту має алель *Gli-D1g*.

За локусом *Glu-A1* у всіх групах сортів з високими частотами зустрічаються два алелі з позитивним ефектом на якість – *a* або *b*. На відміну від інших груп сортів, у сортів ІР переважає алель *a*. У групі сортів ІЗ відмічено високу частоту алеля *c*, який пов'язаний з нижчим рівнем якості, порівняно з алелями *a* і *b* (Wrigley et al., 2009).

За локусом *Glu-B1* у групі сортів ІЗ, Центрального Лісостепу, ІР, СП найбільшу частоту має алель *c*, його частота є також достатньо високою у групі сортів Степу (39%). У всіх групах сортів, за винятком ІЗ, переважним алелем є також алель *u*, який раніше позначали *b*. Серед сортів Центрального Лісостепу 11% сортів мають алель *d*, пов'язаний з нижчим рівнем якості (Wrigley et al., 2009). У більшості випадків це сорти, що також несуть транслокацію 1AL/1RS. Група сортів Степу (СП) має відносно високу (11%) частоту алеля *Glu-B1al*, який пов'язують з надвисокою силою тіста (Попереля та Благодарова, 1998).

У всіх досліджених групах сортів, крім ІЗ, більше 85% сортів мають алель *Glu-D1d*, пов'язаний з високим рівнем хлібопекарної якості. Група сортів ІЗ має високу частоту алеля *a* (48%) і найбільший показником генетичної різноманітності за *Nei* за цим локусом (0,572). Алель *a*, пов'язаний з нижчим рівнем якості (Rayne and Lawrence, 1983), мають також 13% сортів Центрального Лісостепу.

Групи сортів Степу, Центрального Лісостепу та ІЗ мають помірний рівень показника генетичної різноманітності за *Nei*, розрахованої за частотами семи локусів запасних білків (0,469, 0,560, 0,554, відповідно), дещо нижчий рівень виявлено для сортів ІР (0,398) та групи сортів СП (0,394) (табл. 5.5). Отже, у результаті дослідження колекції українських озимих сортів пшениці визначено показники генетичної різноманітності та виявлено відмінності в частотах алелів локусів запасних білків *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, *Gli-A3* між групами сортів різних селекційних центрів.

Результати аналізу генетичних відстаней між групами сортів на основі частот локусів запасних білків свідчать про високу подібність групи сортів СП до групи сортів СГІ (Степу), (табл. 5.6, рис. 5.1).

Таблиця 5.6

Попарні генетичні (евклідові) відстані між групами* українських сортів за частотами алелів локусів запасних білків

Група сортів	С	ЦЛС	ІЗ	ІР	СП
С	0,000				
ЦЛС	1,084	0,000			
ІЗ	1,358	0,981	0,000		
ІР	0,991	1,087	1,314	0,000	
СП	0,575	1,056	1,385	0,746	0,000

Примітка. *С – сорти зони Степу (СГІ); ЦЛС – сорти зони Центрального Лісостепу (МІП, ІФРiГ, БЦДС); ІЗ - сорти ІЗ, ІР – сорти ІР; СП – сорти інших селекційних установ Півдня та Сходу України;

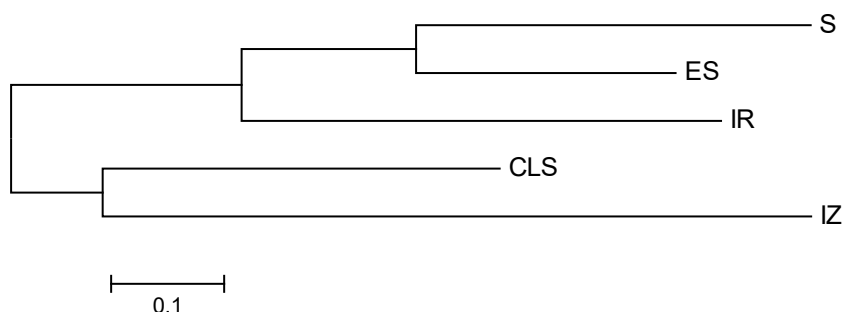


Рис. 5.1 Дендрограма генетичної подібності між групами українських озимих сортів пшениці м'якої на основі генотипів за локусами запасних білків, побудована з використанням методу NJ. S – сорти зони Степу (СГІ); CLS – сорти зони Центрального Лісостепу (МІП, ІФРiГ, БЦДС); ІЗ – сорти ІЗ, ІР – сорти ІР; ES – сорти інших селекційних установ Півдня та Сходу України.

В одному кластері з сортами зони Степу розміщуються і сорти ІР. На дендрограмі сорти ІЗ (селекційної установи для зони Полісся та, частково, Лісостепу) розміщуються в одному кластері з сортами Центрального Лісостепу, причому більш віддалено від решти груп сортів. Результати кластерного аналізу

показують, що алелі локусів запасних білків дали змогу диференціювати дані групи сортів у відповідності до зони створення (і, отже, ґрунтово-кліматичних умов).

5.1.2 Аналіз асоціацій алелів локусів запасних білків та генів стійкості до збудників хвороб. Для частини українських озимих сортів було визначено алелі за ДНК-маркерами генів стійкості до збудників хвороб (додаток Л). Це ген *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* помірної стійкості до низки біотрофних фітопатогенів, що знаходиться на хромосомі 7D (Krattinger et al., 2009; Lagudah et al., 2009; Dakouri et al. 2010), гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до фузаріозу колоса (Diethelm et al., 2014), гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до фузаріозу колоса (Diethelm et al., 2014), локалізований на хромосомі 2D, ген *Tsn1* чутливості до токсинів А некротрофних грибів *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Dreches та *Stagonospora nodorum* (Berk.) E. Castell. & Germano) (Faris et al., 2010) на хромосомі 5A, та ген *Tsc2* чутливості до токсину В *P. tritici-repentis* (Abeyssekara et al., 2014), що знаходиться на хромосомі 2В. Використані маркери наведено в підрозділі 2.7. Приклади електрофореграм з маркерними фрагментами після ПЛР показано на рис. 5.2–5.5. Генотипи вибірки сортів наведено в додатку Л, де алель стійкості або нечутливості до токсинів позначено *R*, алель нестійкості або чутливості до токсинів – *S*.

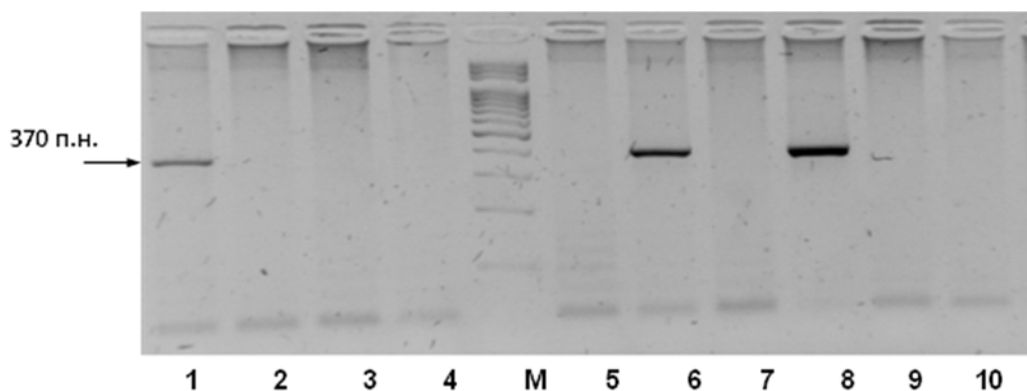


Рис. 5.2 Електрофореграма продуктів ампліфікації з праймерами до маркера *Xfcp623* гена *Tsn1* та зразками ДНК сортів пшениці м'якої озимої: 1 – Крижинка, 2 – Калинова, 3 – Катруся, 4 – Смуглянка, М – маркер 100 bp DNA Ladder, 5 – Годувальниця одеська, 6 – Дальницька, 7 – Єдність, 8 – Дюк, 9 – Зорепад; 10 – Зустріч (наявність фрагмента 370 п.н. – алель *S* чутливості до токсину А, відсутність – алель *R* нечутливості до токсину А)

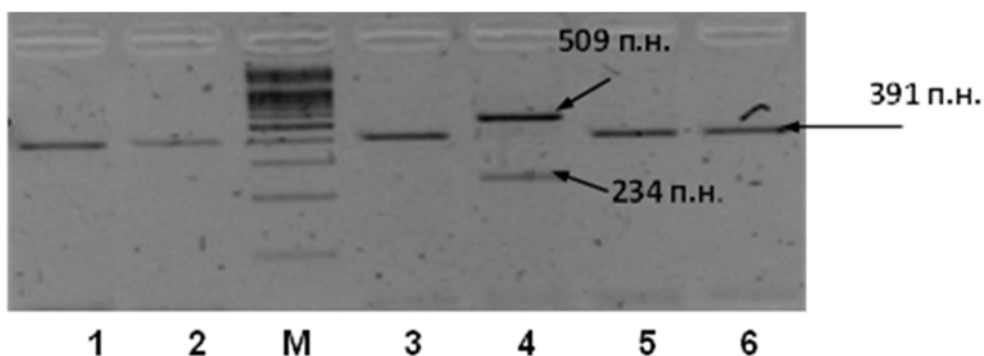


Рис. 5.3 Електрофореграма продуктів ампліфікації з праймерами до маркерів *caSNP12* та *caISBP1* гена *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* та зразками ДНК сортів пшениці м'якої озимої: 1 – Сміла; 2 – Смуглянка; М – маркер 100 bp DNA Ladder, 3 – Снігурка; 4 – Сніжана; 5 – Сонечко; 6 – Столична (наявність фрагмента 391 п.н. – алель нестійкості S, фрагментів – 509 та 234 п.н. – алель стійкості R).

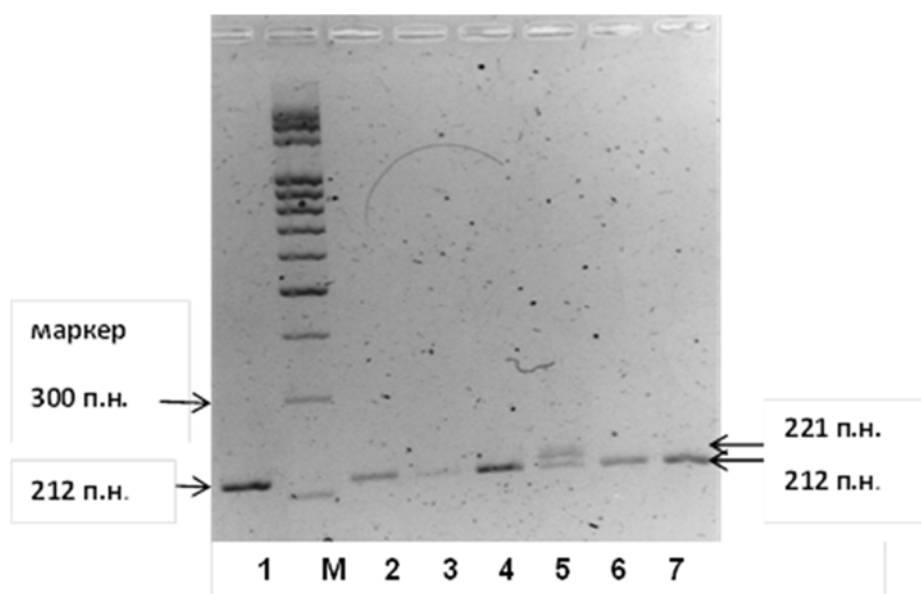


Рис. 5.4 Електрофореграма продуктів ампліфікації з праймерами до маркера *INDEL1* гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до грибів роду *Fusarium* для сортів пшениці м'якої озимої: 1 - МІП Вишиванка, М - маркер 100 bp DNA Ladder; 2 – Аріївка, 3 – Зелений гай, 4 – Лютенька, 5 – Сагайдак, 6 – Полтавчанка, 7 – Кармелюк (наявність фрагментів 221 і 212 п.н. – алель нестійкості S, наявність лише фрагмента 212 п.н. – алель стійкості R)

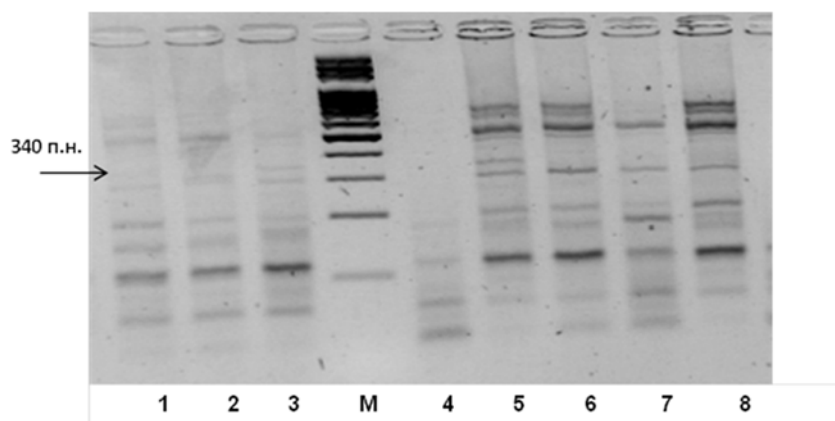


Рис. 5.5 Електрофореграма продуктів ампліфікації з праймерами до маркера *XBE444541* гена *Tsc2* та зразками ДНК сортів пшениці м'якої: 1 – МІП Княжна, 2 – Естафета миронівська, 3 – МІП Дніпрянка, М –маркер 100 bp DNA Ladder , 4 – Сториця, 5 – Славен, 6 – Кубок, 7 – Хвала, 8 – Постать. Наявність фрагмента 340 п.н. – алель S чутливості до токсину В, його відсутність – алель R нечутливості)

У групі сортів Центрального Лісостепу (при врахуванні гетерогенних сортів) виявлено статистично істотну асоціацію присутності алеля *Gli-B1l* (транслокації 1BL.1RS) з геном стійкості *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* (алелем стійкості *Lr34 R*) ($P < 0,05$), а іншого переважного алеля *Gli-B1b* – з алелем нестійкості *Lr34 S* ($P < 0,05$) (табл. 5.7). У цій групі сортів алель нечутливості до токсину А *Tsn1 R* частіше зустрічався у комбінації з алелем *Gli-A3b*, ніж з *Gli-A3a* ($P < 0,05$). У групах сортів Степу і Центрального Лісостепу наявність алеля *Gli-A3b* також була виявилась статистично істотно асоційованою з алелем *TDF-R*, який забезпечує помірну стійкість до фузаріозу колоса, на відміну від альтернативного алеля *Gli-A3a*. Алель *TDF-R* також частіше зустрічався у поєднанні з алелем *Gli-D1b* та істотно рідше з *Gli-D1j* ($P < 0,05$). Така підвищена частота поєднань генів, що знаходяться на різних хромосомах, може пояснюватись їхньою селекційною перевагою. У випадку локусів *Gli-A3* та *TDF_076_2D*, ймовірно, селективну перевагу мають поєднання алеля *Gli-A3b* з *TDF-R*, яке спостерігалось в обох ґрунтово-кліматичних зонах. Істотні асоціації алеля *TDF-R* з алелями *Gli-D1j* та *Gli-A3b* також зберігаються в загальній вибірці сортів Степу, Центрального Лісостепу та ІЗ ($P < 0,01$, $P < 0,001$, табл. 5.7), що може свідчити про їхню не випадковість.

Таблиця 5.7

**Істотні асоціації між алелями генів стійкості та алелями локусів
запасних білків в українських сортах пшениці м'якої**

Група сортів ^A	Комбінація алелів	φ
ЦЛС	<i>Lr34 R/Gli-B1l</i>	0,28*
ЦЛС	<i>Lr34 S/Gli-B1b</i>	0,27*
ЦЛС	<i>Tsn1 R/Gli-A3a</i>	-0,27*
ЦЛС	<i>Tsn1 R/Gli-A3b</i>	0,29*
ЦЛС	<i>TDF-R/Gli-A3a</i>	-0,3*
ЦЛС	<i>TDF-R/Gli-A3b</i>	0,27*
С	<i>TDF-R/Gli-A3a</i>	-0,27*
С	<i>TDF-R/Gli-A3b</i>	0,28**
С	<i>TDF-R/Gli-D1j</i>	-0,24*
С	<i>TDF-R/Gli-D1b</i>	0,21*
С+ЦЛС+ІЗ	<i>TDF-R/Gli-A3a</i>	-0,27***
С+ЦЛС+ІЗ	<i>TDF-R/Gli-A3b</i>	0,23**
С+ЦЛС+ІЗ	<i>TDF-R/Gli-D1j</i>	-0,26***
С+ЦЛС+ІЗ	<i>TDF-R/Gli-D1b</i>	0,23**

Примітка. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$. ^A - С – сорти зони Степу (СГІ); ЦЛС – сорти зони Центрального Лісостепу (МПП, ІФРiГ, БЦДС); ІЗ – сорти ІЗ

Отже для груп українських озимих сортів пшениці, визначено статистично істотні асоціації гліадинових алелів та алелів маркерів генів стійкості до хвороб, що може вказувати на адаптивне значення таких поєднань.

5.1.3 Аналіз частот алелів локусів запасних білків у групах українських озимих сортів пшениці м'якої, створених у різні періоди часу. На основі багатьох досліджень алелів локусів запасних білків, в першу чергу, гліадинових локусів, показано, що групи сортів, створених в різних селекційних центрах або

країнах, характеризуються певним набором алелів, який є результатом добору в специфічних ґрунтово-кліматичних умовах певного регіону (Sozinov et al., 1999; Metakovsky et al., 2018). Тому зміни кліматичних умов можуть відображатись і в змінах частот деяких алелів локусів запасних білків груп сортів у результаті зміни адаптивного значення генів, зчеплених з локусами запасних білків. Для того, щоб перевірити це припущення, нами було досліджено частоти алелів локусів запасних білків та популяційну структуру у групах сортів пшениці м'якої озимої, створених у різні періоди селекції в двох українських селекційних центрах з більш ніж сторічною історією: МПП, розміщений в зоні Правобережного Лісостепу України з більш м'яким кліматом та основний селекційний центр зони Степу – СГІ.

Аналізували дані про генотипи за локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, *Gli-A3* 108 сортів МПП та 167 сортів СГІ. Для дослідження сорти МПП та СГІ було розподілено на три групи: перша охоплює найдовший період – від часу створення перших озимих сортів, наявних у нашій колекції, до 1996 р., зі зсувом в сторону більш пізніх сортів; другий період охоплює 15 років (з 1996 до 2010) і третій – менш, ніж 10 років (сорти, зареєстровані після 2011 р.). Групи за періодами реєстрації, відповідно, містили 24, 63 і 21 сортів МПП та 56, 59 і 52 сорти СГІ. Генотипи досліджених сортів за локусами запасних білків та поділ на групи за часом створення показано в додатку Б.

5.1.3.1 Характеристика загальних груп сортів пшениці м'якої МПП і СГІ за частотами алелів локусів запасних білків. Загальні групи сортів МПП і СГІ мають приблизно однакові кількості алелів локусів запасних білків, але відрізняються за набором і частотами алелів (табл. 5.8). Тим не менше, частка спільних алелів за локусом у сортів цих двох селекційних установ становить від 50% (за локусами *Gli-A1*, *Gli-B1* та *Glu-B1*) до 100% (за *Glu-A1*).

У групах сортів СГІ та МПП спільними переважними алелями (частота яких більша за 10%) є *Gli-A1b*, *Gli-A1o*, *Gli-B1b*, *Gli-D1b*, *Gli-D1g*, *Glu-A1a*, *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d*, *Gli-A3a*, *Gli-A3b*.

Таблиця 5.8

Частоти алелів локусів запасних білків в групах сортів СГІ (S) і МП (M), в дужках – кількості сортів

Локус, алель	S (167)	M (108)	P	Локус, алель	S (167)	M (108)	P
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Gli-A1</i>				<i>Gli-D1</i>			
<i>b</i>	0,605	0,204	***	<i>b</i>	0,198	0,676	***
<i>c</i>	0,033	0,056		<i>f</i>	0,066	0,088	
<i>f</i>	0,009	0,231	***	<i>g</i>	0,422	0,204	***
<i>g</i>	0,195	0,000	***	<i>i</i>	0,006	0,009	
<i>m</i>	0,024	0,000		<i>j</i>	0,257	0,009	****
<i>o</i>	0,120	0,222		<i>l</i>	0,000	0,009	
<i>w</i>	0,015	0,102	**	<i>x</i>	0,048	0,005	
<i>x</i>	0,000	0,130	***	<i>null</i>	0,003	0,000	
<i>ag</i>	0,000	0,019					
<i>y</i>	0,000	0,037		<i>Glu-A1</i>			
				<i>a</i>	0,341	0,431	
<i>Gli-B1</i>				<i>b</i>	0,638	0,477	***
<i>b</i>	0,799	0,454	***	<i>c</i>	0,021	0,093	
<i>c</i>	0,033	0,000					
<i>d</i>	0,057	0,042		<i>Glu-B1</i>			
<i>e</i>	0,075	0,009		<i>a</i>	0,000	0,037	
<i>f</i>	0,003	0,051		<i>al</i>	0,123	0,000	***
<i>h</i>	0,000	0,046		<i>u</i>	0,491	0,088	***
<i>l</i>	0,018	0,384	***	<i>c</i>	0,380	0,759	***
<i>x</i>	0,000	0,014		<i>d</i>	0,006	0,111	*
<i>b*</i>	0,003	0,000		<i>i</i>	0,000	0,005	
<i>bLast</i>	0,012	0,000					

Продовж. табл. 5.8

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Gli-A3</i>				<i>Glu-D1</i>			
<i>a</i>	0,536	0,325	***	<i>a</i>	0,027	0,139	***
<i>b</i>	0,440	0,464		<i>d</i>	0,973	0,847	***
<i>c</i>	0,000	0,062		<i>e</i>	0,000	0,014	
<i>d</i>	0,009	0,026					
<i>e</i>	0,000	0,010					
<i>nnn</i>	0,015	0,113	*				

Примітка.*P <0,05; ** P<0,01; ***P<0,001

Серед переважних спільних алелів сортів МП і СГІ представлені всі алелі, характерні для сорту Безоста 1 (*Gli-A1b*, *Gli-B1b*, *Gli-D1b*, *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1d*, *Gli-A3b*) – сорту-лідера в селекції українських сортів пшениці (Sozinov, 2001). Більшість приватних алелів (алелів, що зустрічаються лише в одній групі) є рідкісними, за винятком *Gli-A1g* та *Gli-A1x*. Особливістю групи сортів МП є висока частота сортів з пшенично-житніми транслокаціями: транслокації 1BL.1RS від жита *Petkus* (маркер – *Gli-B1l* (Metakovsky, 1991), 38,4% та 1AL.1RS як у сорту *Amigo* (маркер – *Gli-A1w* (Kozub et al., 2009)), 10,2%, що в сумі складає майже 50% всіх сортів. Для порівняння, серед сортів СГІ лише 1,8% та 1,5% мають вказані транслокації. Деякі сорти МП несуть рідкісні алелі рекомбінантного походження, які відрізняються присутністю омега-гліадинів, кодованих алелем тісно зчепленого мінорного локусу *Gli-A6b* (як у алеля *f* сорту Миронівська 808): це раніше описаний алель *u*, що кодує блок GLD1A 12 за каталогом Собко та Поперелі (1986) та новий алель *ag* (у сорту Господиня миронівська і Естет). Групи сортів СГІ і МП статистично істотно відрізняються за частотами алелів *b*, *f*, *g* локусу *Gli-A1*, *b* та *l* локусу *Gli-B1*, *b*, *g*, *j* локусу *Gli-D1*, *Glu-A1b*, алелів *al*, *u*, *c* та *d* локусу *Glu-B1*, алелів *a* та *d* локусу *Glu-D1*.

5.1.3.2 Дослідження груп сортів МП і СГІ методами мультилокусного аналізу.

На основі даних за 7 локусами запасних білків із сумарною кількістю 46 алелів було досліджено популяційну структуру сортів МП і СГІ з використанням Баєсового алгоритму програми STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Спочатку було оцінено загальну колекцію з об'єднаної групи 275 сортів пшениці МП і СГІ. За допомогою алгоритму Evanno et al. (2005) визначено, що оптимальною кількістю субпопуляцій (кластерів) для об'єднаної групи є $K = 2$ (рис. 5.6).

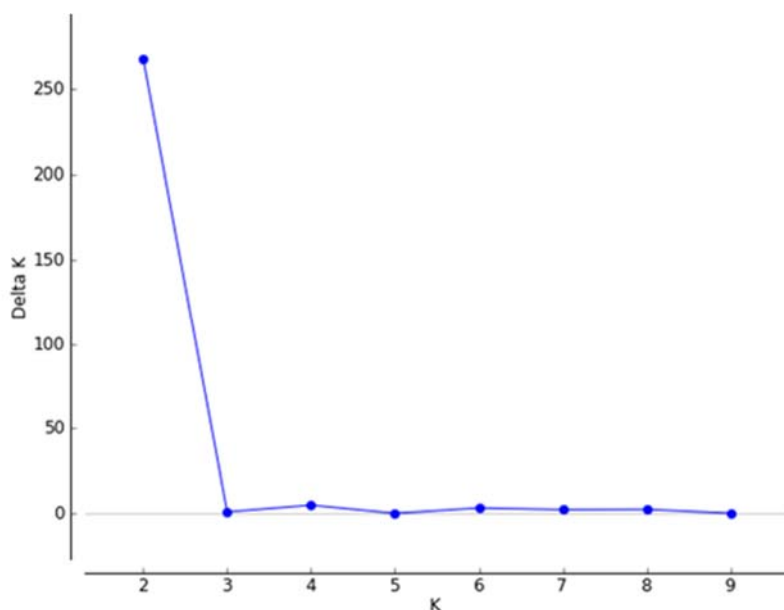


Рис. 5.6 Оцінка оптимального числа субпопуляцій для об'єднаної вибірки 275 сортів МП і СГІ за допомогою програми STRUCTURE та алгоритму Evanno et al. (2005)

Даний мультилокусний аналіз за досліджуваними маркерами загальної вибірки сортів дв змогу у більшості випадків віднести сорти до двох різних кластерів, які відповідають двом селекційним центрам. Виявилось, що сорти МП відносяться переважно до першого кластера, а сорти СГІ – до другого кластера (табл. 5.9).

Популяційну структуру цих 275 сортів графічно зображено на рис. 5.7.

Частка участі сортів в кожному з двох кластерів, визначена за допомогою програми STRUCTURE

Група сортів* (кількість сортів)	Кластер 1	Кластер 2
M1 (24)	0,723	0,277
M2 (63)	0,888	0,112
M3 (21)	0,823	0,177
S1 (56)	0,306	0,694
S2 (59)	0,081	0,919
S3 (52)	0,083	0,917

Примітка. М – сорти МП, S – сорти СГІ, зареєстровані до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 (2), після 2010 р. (3)

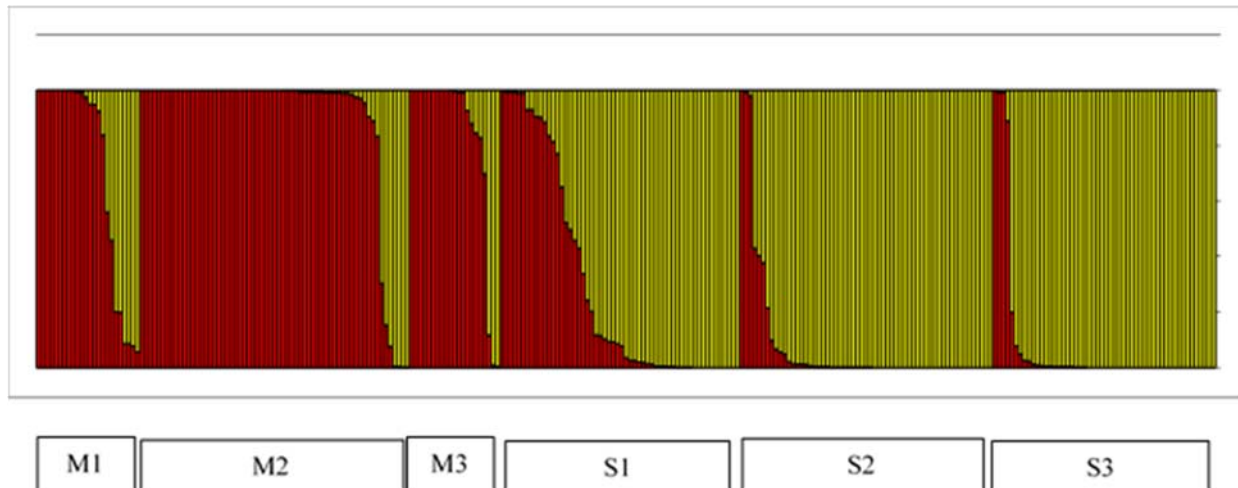


Рис. 5.7 Популяційна структура 275 сортів пшениці м'якої озимої МП (М) і СГІ (S), зареєстрованих до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 (2), після 2010 р. (3), за локусами запасних білків, оцінена програмою STRUCTURE (K=2) (темний колір – кластер 1, світлий – кластер 2).

Аналіз методом головних координат на основі генотипів за локусами запасних білків також дозволив розподілити сорти подібним чином на дві групи (рис. 5.8). Сорти СГІ 2 і 3 періоду переважно розміщуються на графіку зліва, а сорти МПП справа. Група сортів СГІ, зареєстрованих до 1996 р. (1) є більш гетерогенною і достатньо велика частина сортів цієї групи також кластеризується в правій частині графіка разом із сортами МПП. Отже, два методи мультилокусного аналізу у більшості випадків дозволили диференціювати сорти МПП і СГІ на основі генотипів за сімома локусами запасних білків.

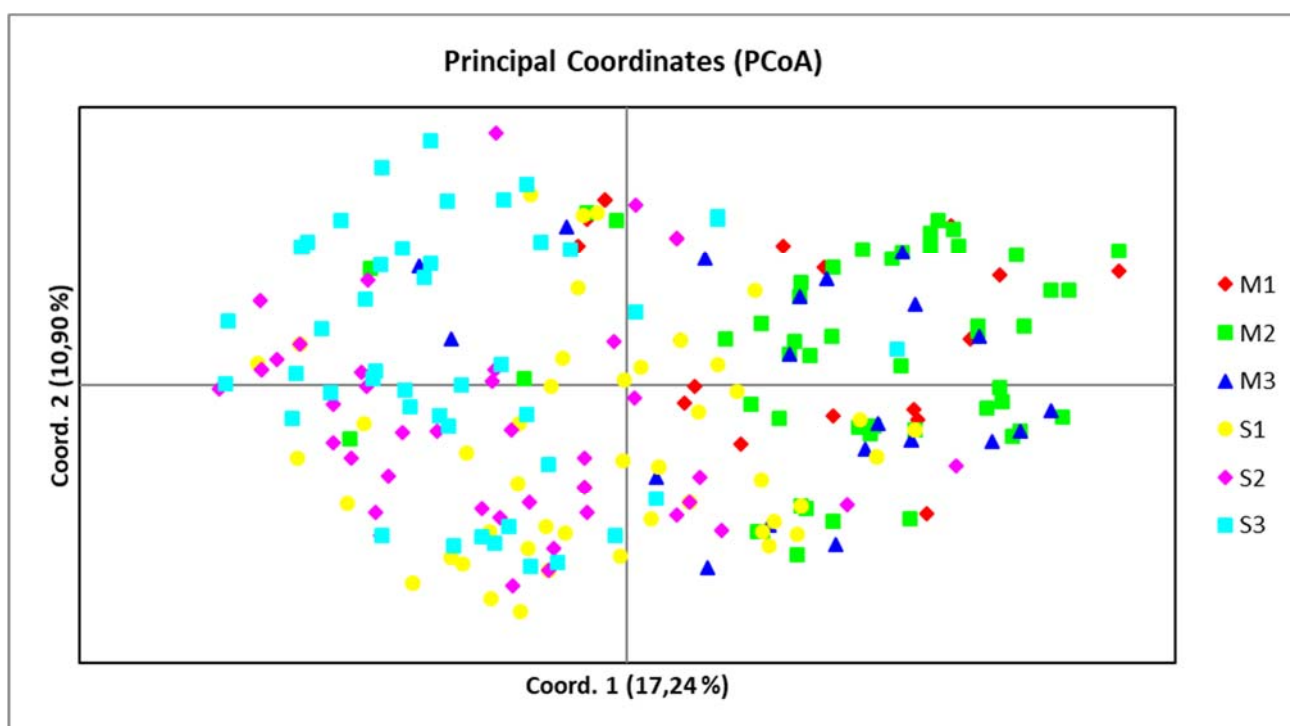


Рис. 5.8 Аналіз за допомогою методу головних координат на основі генотипів за локусами запасних білків 275 сортів МПП (М) і СГІ (S), зареєстрованих до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 р. (2), після 2010 р. (3)

Аналогічно було досліджено популяційну структуру окремо для сортів МПП та СГІ. Кількість кластерів $K=2$ також виявилась оптимальною для обох груп сортів, проаналізованих окремо. Для групи сортів СГІ, достатньо великий пік ΔK спостерігався також при $K=5$ (рис. 5.9).

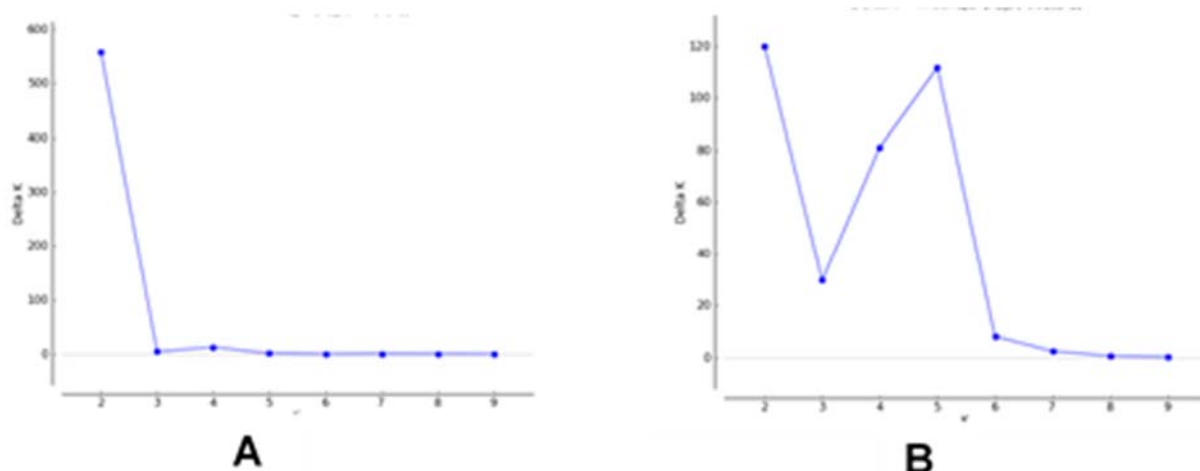


Рис. 5.9 Оцінка оптимального числа кластерів для сортів МП (А) і СПІ (В) за допомогою програми STRUCTURE та алгоритму Evanno et al.

Аналіз з використанням STRUCTURE при $K=2$ показав, що всі три групи сортів МП переважно відносяться до одного й того ж кластера з часткою участі від 0,741 до 0,990 (табл. 5.9). Найбільш гомогенною за генетичною структурою за локусами запасних білків є популяція сортів першого періоду (рис. 5.10).

Таблиця 5.9

Частка участі сортів МП у кожному з двох кластерів, визначена за допомогою програми STRUCTURE

Група сортів* (кількість)	Кластер 1	Кластер 2
М1 (24)	0,010	0,990
М2 (63)	0,259	0,741
М3 (21)	0,140	0,860

Примітка. М1 – зареєстровані до 1996 р., М2 – з 1996 по 2010, М3 – після 2010 р.

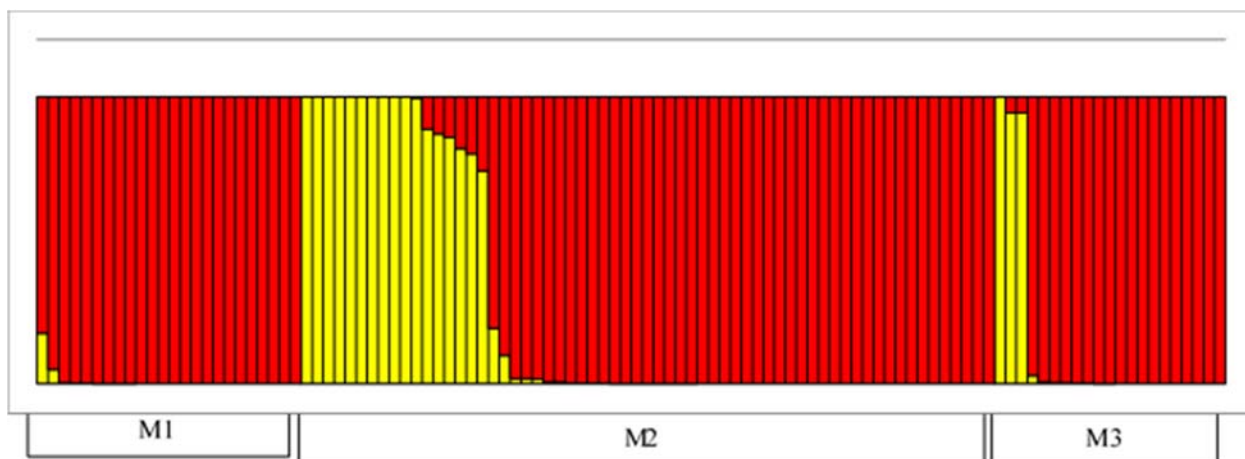


Рис. 5.10 Популяційна структура за локусами запасних білків 108 сортів пшениці м'якої озимої МП (М1 – сорти, зареєстровані до 1996 р., М2 – з 1996 по 2010, М3 – після 2010 р., оцінена програмою STRUCTURE (K =2) (темний колір – кластер 1, світлий – кластер 2)

Аналіз методом головних координат показав майже рівномірний розподіл сортів МП різних періодів селекції на графіку (рис. 5.11).

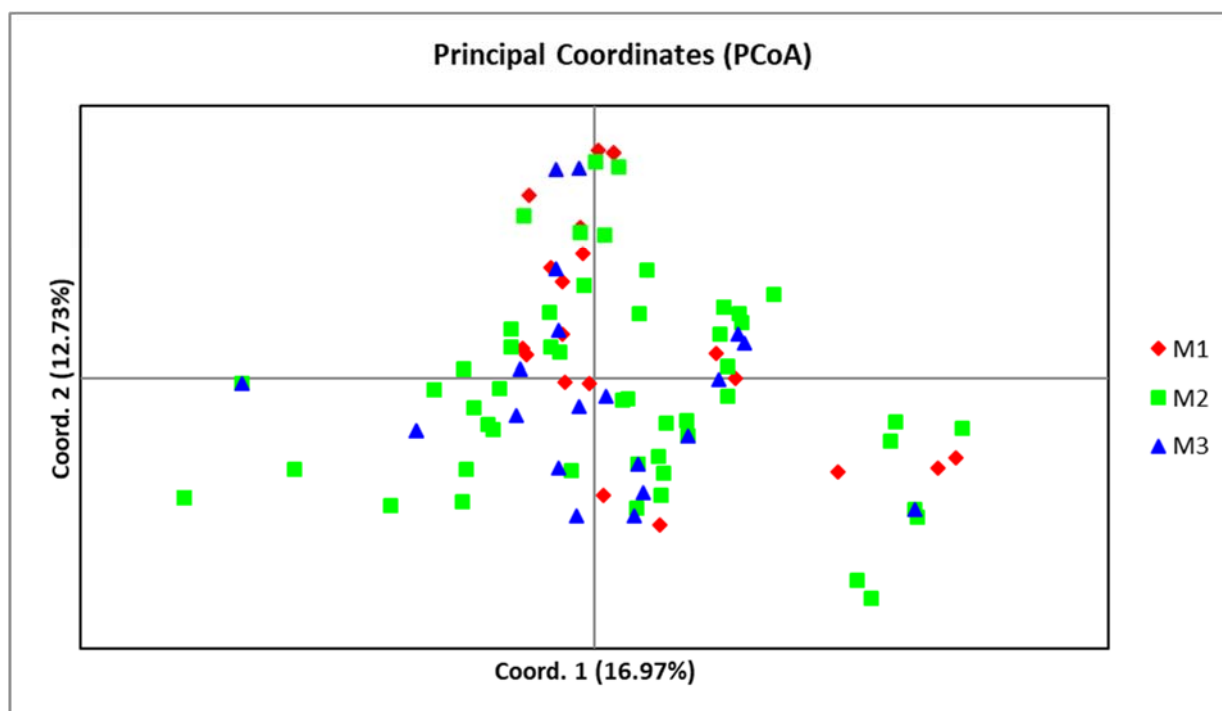


Рис. 5.11 Аналіз за допомогою методу головних координат на основі генотипів за локусами запасних білків 108 сортів МП, зареєстрованих до 1996 р. (М1), з 1996 по 2010 р. (М2), після 2010 р. (М3)

Водночас, при використанні методу головних координат загальна група сортів МП чітко розділяється на дві групи, залежно від присутності пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS (рис. 5.12).

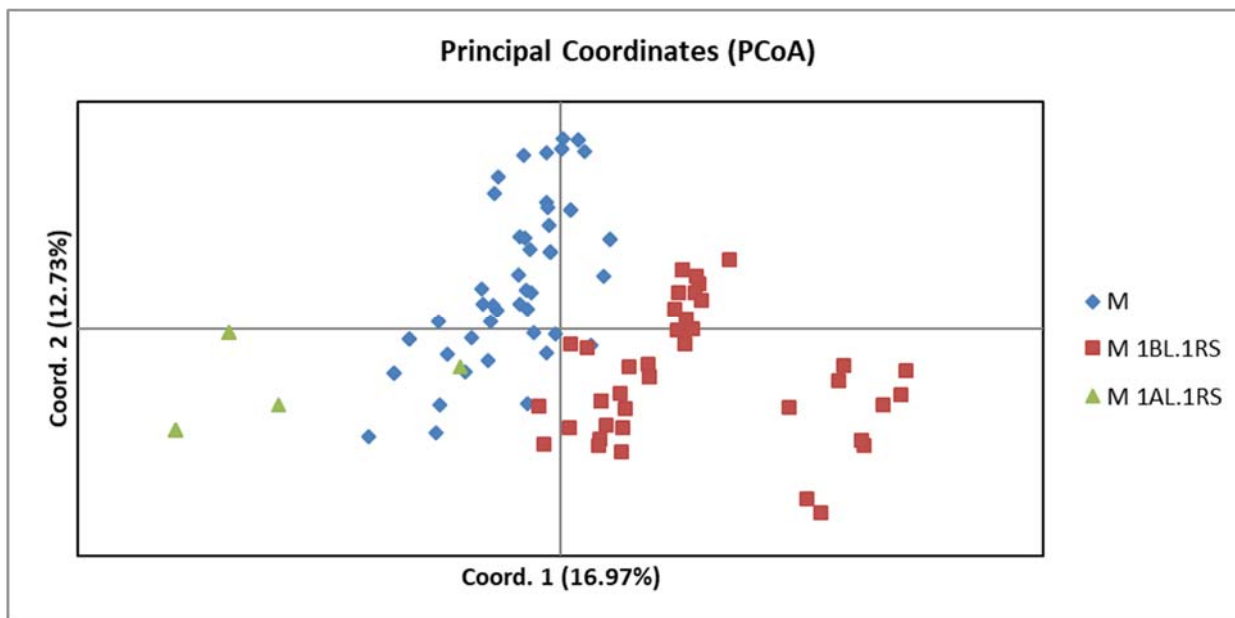


Рис. 5.12 Аналіз за допомогою методу головних координат на основі генотипів за локусами запасних білків 108 сортів МП (М – сорти без пшенично-житніх транслокацій, М 1BL.1RS – сорти з пшенично-житньою транслокацією 1BL.1RS як у сорту Кавказ, М 1AL.1RS – сорти з транслокацією 1AL.1RS як у сорту Amigo)

Мультилокусний аналіз сортів СГІ з використанням STRUCTURE показав іншу картину популяційної структури цих сортів. Сорти першого періоду селекції переважно відносились до кластера 2, сорти другого періоду були рівномірно розподілені між двома кластерами, а у сортів третього періоду переважним виявився кластер 1 (табл. 5.10, рис. 5.13).

Таблиця 5.10.

Частка участі сортів СГІ у кожному з двох кластерів, визначена за допомогою програми STRUCTURE

Група сортів* (кількість)	Кластер 1	Кластер 2
S1 (56)	0,210	0,790
S2 (59)	0,498	0,502
S3 (52)	0,709	0,291

Примітка. * S1 – зареєстровані до 1996 р., S2 – з 1996 по 2010, S3 – після 2010 р.

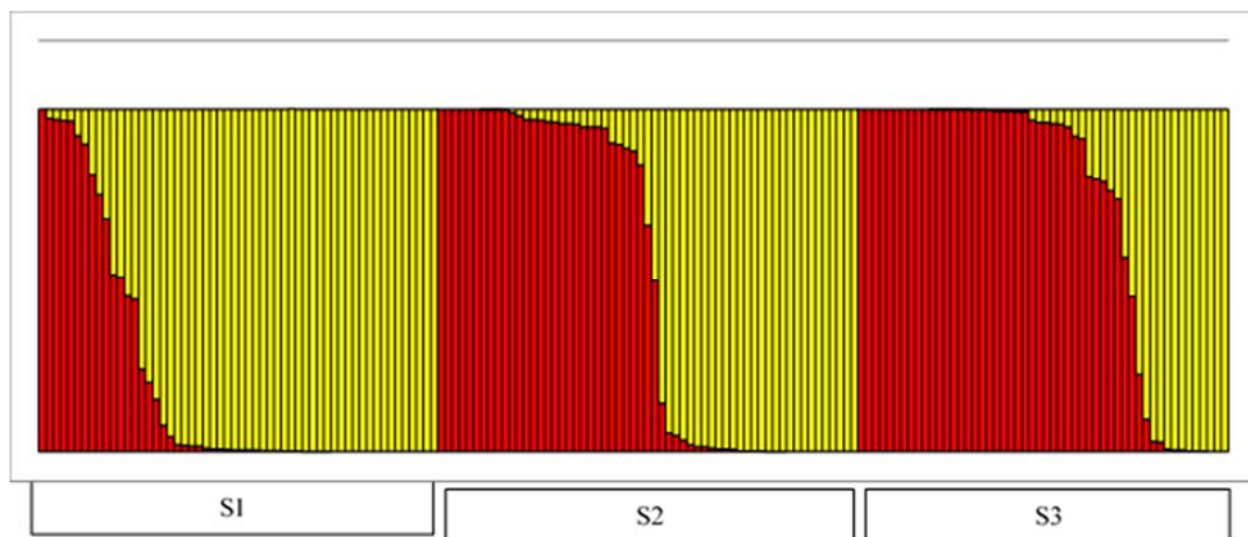


Рис. 5.13 Популяційна структура за локусами запасних білків 167 сортів пшениці м'якої озимої СГІ (S1 – сорти, зареєстровані до 1996 р., S2 – з 1996 по 2010, S3 – після 2010 р., оцінена програмою STRUCTURE (K =2) (темний колір – кластер 1, світлий – кластер 2).

При K=5 сорти СГІ, створені до 1996 р., мають найбільшу частку участі в кластері 4, а сорти, створені після 2010 р – в кластері 1 (табл. 5.11). Сорти другого періоду розподілені, в основному, по кластерам 1, 2, 4, 5 з перевагою останнього кластера. Популяційну структуру сортів СГІ при K=5 показано на рис. 5.14.

Таблиця 5.11.

Частка участі груп сортів СГІ (у кожному з п`яти кластерів, визначена за допомогою програми STRUCTURE

Група сортів (кількість)	Кластер 1	Кластер 2	Кластер 3	Кластер 4	Кластер 5
S1 (56)	0,034	0,050	0,151	0,500	0,266
S2 (59)	0,178	0,050	0,212	0,201	0,358
S3 (52)	0,429	0,065	0,160	0,071	0,275

Примітка. S1 – сорти зареєстровані до 1996 р., S2 – з 1996 по 2010, S3 – після 2010 р.

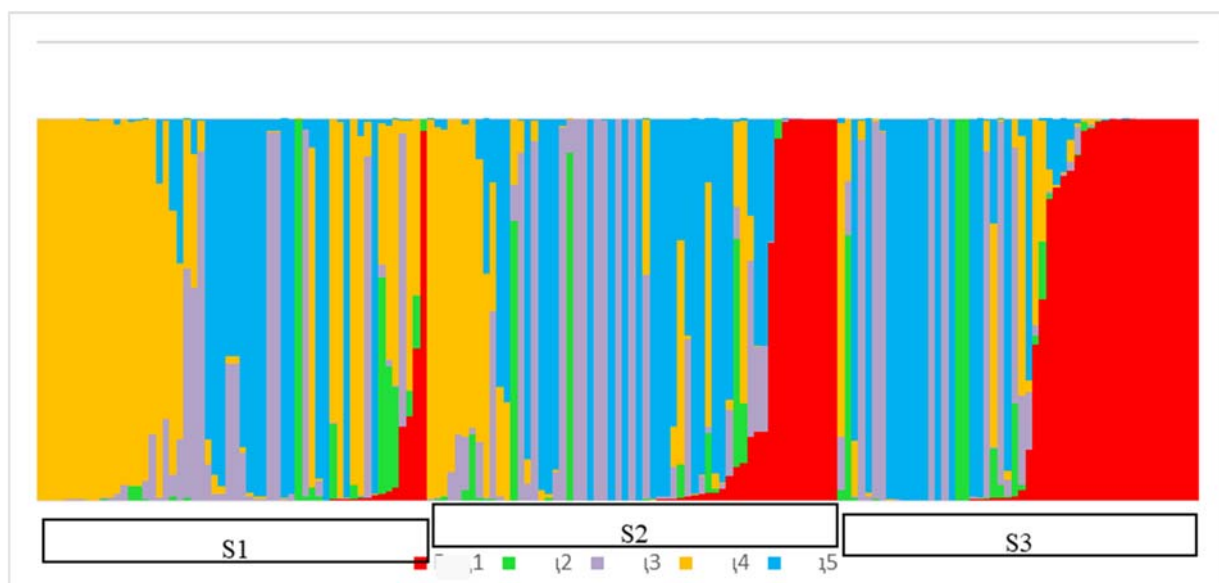


Рис. 5.14 Популяційна структура за локусами запасних білків 167 сортів пшениці м`якої озимої СГІ (S1 – сорти, зареєстровані до 1996 р., S2 – з 1996 по 2010, S3 – після 2010 р., оцінена програмою STRUCTURE при $K = 5$. Номер ряду відповідає номеру кластера в табл. 5.11.

Розподіл сортів СГІ за допомогою методу головних координат наведено на рис. 5.15. На графіку більшість сортів СГІ, створених до 1996 р., розміщуються у правій частині графіка, тоді як сорти 3 періоду переважно зліва, а сорти другого періоду розподілені рівномірно.

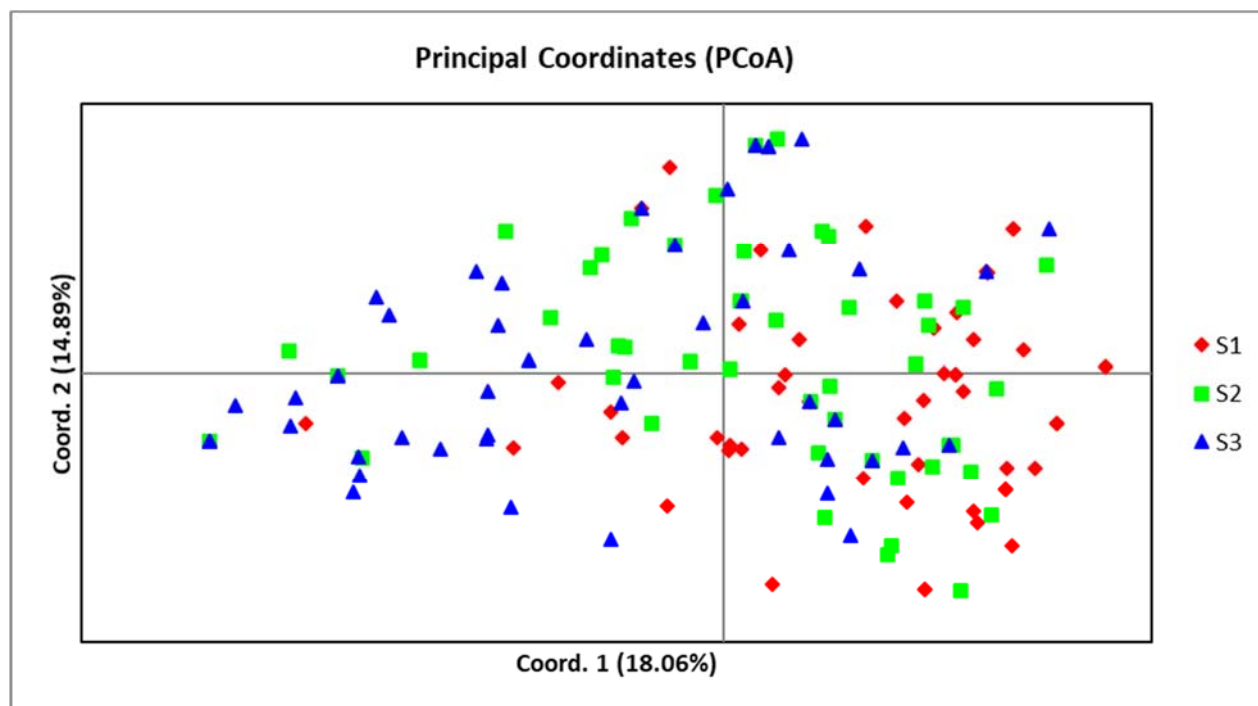


Рис. 5.15 Аналіз за допомогою методу головних координат на основі генотипів за локусами запасних білків 167 сортів СГІ (сорти, зареєстровані до 1996 р. (S1), з 1996 по 2010 р. (S2), після 2010 р. (S3))

Отже, вибірки сортів МПП і СГІ відрізняються за популяційною структурою у різні періоди селекції. Популяція сортів МПП зберігає подібну структуру у всі періоди селекції з однаковим переважним кластером (рис. 5.10, табл. 5.9). На відміну від сортів МПП, у сортів СГІ як при $K=2$, так і $K=5$ (табл. 5.10, 5.11, рис. 5.13, 5.14), можна спостерігати зміну популяційної структури у різні періоди селекції: у сортів, створених до 1996 р. переважає частка участі в одному кластері, тоді як у третій період селекції переважає частка участі в іншому кластері, при близьких частках участі у цих кластерах в другий період.

За частотами алелів локусів запасних білків в групах сортів МПП і СГІ було визначено евклідові відстані між групами сортів (табл. 5.16).

Таблиця 5.12

Попарні генетичні (евклідові) відстані між групами сортів селекції МП (сорта, зареєстровані до 1996 р. (М1), з 1996 по 2010 (М2), після 2010 р. (М3)) за частотами 46 алелів 7 локусів запасних білків

Група сортів	М1	М2	М3	S1	S2	S3
М1	0,000					
М2	0,757	0,000				
М3	0,774	0,520	0,000			
S1	1,059	1,105	1,019	0,000		
S2	1,364	1,395	1,298	0,734	0,000	
S3	1,358	1,444	1,373	0,985	0,476	0,000

Матрицю попарних евклідових відстаней було використано для побудови дендрограми методом найближчих сусідів, (NJ) яка показує поділ цих груп сортів на два кластери у відповідності з їхнім походженням (рис. 4.16).

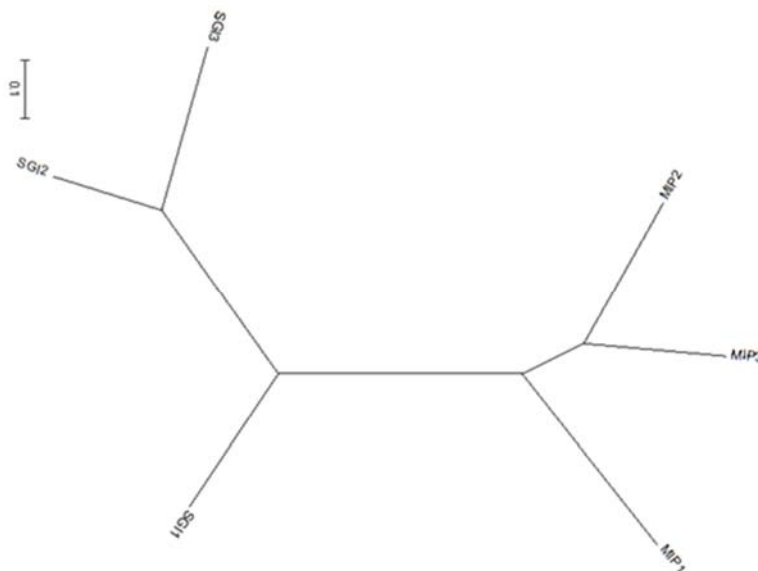


Рис. 5.16 Дендрограма генетичної подібності на основі генотипів за локусами запасних білків між групами сортів пшениці м'якої озимої селекції СГІ (SGI) і МП (MIP), побудована з використання методу NJ.; 1 – сорти, створені до 1996 р.; 2 – у 1996–2010 р; 3 – після 2010 р.

5.1.3.3 Зміни набору і частот алелів локусів запасних білків з часом у групах сортів СГІ та МПІ та їх кореляція з кліматичними змінами. Набір та частоти алелів у груп сортів МПІ і СГІ трьох періодів селекції наведено в табл. 5.13.

Таблиця 5.13

Частоти алелів локусів запасних білків в групах сортів СГІ (S) і МПІ (M), створених в різні періоди часу (1 – до 1996 р., 2 – у 1996–2010 р; 3 – після 2010 р., в дужках – кількості сортів) та значення коефіцієнта рангової кореляції

Спірмана (ρ)

Локус, алель	S1 (56)	S2 (59)	S3 (52)	ρ	M1 (24)	M2 (63)	M3 (21)	ρ
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Gli-A1</i>								
<i>b</i>	0,634	0,669	0,500		0,146	0,198	0,286	
<i>c</i>	0,080	0,017	0,000	-0,21**	0,125	0,048	0,000	
<i>f</i>	0,009	0,008	0,010		0,396	0,214	0,095	-0,24**
<i>g</i>	0,027	0,178	0,394	0,44***	0,000	0,000	0,000	
<i>m</i>	0,063	0,000	0,010		0,000	0,000	0,000	
<i>o</i>	0,188	0,127	0,038	-0,19*	0,208	0,230	0,214	
<i>w</i>	0,000	0,000	0,048	0,17*	0,000	0,159	0,048	
<i>x</i>	0,000	0,000	0,000		0,042	0,103	0,310	0,22*
<i>ag</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,016	0,048	
<i>y</i>	0,000	0,000	0,000		0,083	0,032	0,000	
<i>Gli-B1</i>								
<i>b</i>	0,875	0,737	0,788		0,583	0,413	0,429	
<i>c</i>	0,045	0,051	0,000		0,000	0,000	0,000	
<i>d</i>	0,045	0,076	0,048		0,063	0,032	0,048	
<i>e</i>	0,018	0,119	0,087		0,000	0,016	0,000	
<i>f</i>	0,000	0,008	0,000		0,042	0,048	0,071	

Продовж. табл. 5.13

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>h</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,079	0,000	
<i>l</i>	0,018	0,000	0,038		0,271	0,405	0,452	
<i>x</i>	0,000	0,000	0,000		0,042	0,008	0,000	
<i>b*</i>	0,000	0,008	0,000		0,000	0,000	0,000	
<i>bLast*</i>	0,000	0,000	0,038		0,000	0,000	0,000	
<i>Gli-D1</i>								
<i>b</i>	0,357	0,144	0,087	-0,31***	0,458	0,762	0,667	0,19*
<i>f</i>	0,107	0,025	0,067		0,188	0,063	0,048	
<i>g</i>	0,277	0,466	0,529	0,18*	0,354	0,127	0,262	
<i>i</i>	0,000	0,017	0,000		0,000	0,016	0,000	
<i>j</i>	0,214	0,305	0,250		0,000	0,016	0,000	
<i>l</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,016	0,000	
<i>x</i>	0,045	0,042	0,058		0,000	0,000	0,024	
<i>null</i>	0,000	0,000	0,010		0,000	0,000	0,000	
<i>Glu-A1</i>								
<i>a</i>	0,429	0,297	0,298		0,542	0,421	0,333	
<i>b</i>	0,536	0,695	0,683		0,375	0,452	0,667	
<i>c</i>	0,036	0,008	0,019		0,083	0,127	0,000	
<i>Glu-B1</i>								
<i>a</i>	0,000	0,000	0,000		0,042	0,048	0,000	
<i>al</i>	0,018	0,119	0,240	0,28***	0,000	0,000	0,000	
<i>u</i>	0,411	0,593	0,462		0,000	0,103	0,143	
<i>c</i>	0,563	0,280	0,298	-0,21**	0,958	0,667	0,810	
<i>d</i>	0,009	0,008	0,000		0,000	0,175	0,048	
<i>i</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,008	0,000	

Продовж. табл. 5.13

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Glu-D1</i>								
<i>a</i>	0,018	0,017	0,048		0,021	0,183	0,143	
<i>d</i>	0,982	0,983	0,952		0,979	0,794	0,857	
<i>e</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,024	0,000	
<i>Gli-A3</i>								
<i>a</i>	0,300	0,576	0,740	0,32***	0,476	0,277	0,300	
<i>b</i>	0,700	0,398	0,212	-0,43***	0,452	0,438	0,550	
<i>c</i>	0,000	0,000	0,000		0,048	0,054	0,100	
<i>d</i>	0,000	0,025	0,000		0,024	0,036	0,000	
<i>e</i>	0,000	0,000	0,000		0,000	0,018	0,000	
<i>nnn</i>	0,000	0,000	0,048	0,17*	0,000	0,179	0,050	

Примітка. *P < 0,05; ** P < 0,01; ***P < 0,001.

Особливістю групи сортів МПІ другого періоду є поява низки сортів із пшенично-житньою транслокацією 1AL.1RS типу Amigo у (16% сортів цієї групи) та алеля *Glu-B1d*. Вісім сортів цієї групи несуть асоціацію алелів локусів на різних хромосомах *Gli-A1w* (1AL.1RS), *Glu-B1d*, *Glu-D1a*. Фактична частота сортів з таким поєднанням (0,126) статистично істотно відрізняється від очікуваної – 0,005 ($\chi^2=188,4$, P < 0,01). Відомо, що алелі *Glu-B1d* і *Glu-D1a* пов'язані з нижчими показниками сили тіста (Wrigley et al., 2009). Очевидно, основною причиною появи такої стабільної асоціації є близькоспоріднене походження цих сортів, які походять від гібридної популяції, створеної за участю TAM-107, в якій застосовувався мутагенез (Козуб та інш., 2005).

У групі сортів МПІ в останній період селекції вперше ідентифіковано алель *Gli-D1x* (блок GLD 1D10), який раніше виявляли лише серед Одеських сортів (Собко и Созинов, 1999; Kozub et al., 2017). Серед нових алелів у групі сортів СГІ, зареєстрованих після 2010 р., варто відмітити появу сортів з пшенично-житньою 1AL.1RS транслокацією (алель *Gli-A1w*), та новий алель локусу *Gli-B1* у сортів

Ластівка і Журавка, який, очевидно, є результатом інтрогресії у відповідності з родоводом цього сорту: (<http://wheatpedigree.net/sort/show/96618>) (табл. 5.13). В загальному, відмінності за алельним складом досліджених локусів сортів, створених після 2010 р., від групи сортів попереднього періоду селекції є більшою мірою кількісними, ніж якісними.

Було проаналізовано зміни частот окремих алелів у три періоди селекції для сортів певного селекційного центру та виявлено статистично істотні відмінності, деякі з них показано в табл. 5.14.

Таблиця 5.14

Алелі, за частотами яких виявлено істотні відмінності між групами сортів, створених у різні періоди часу (сорта МП (М) і СГІ (S), зареєстровані до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 р. (2), після 2010 р. (3))

Алель	Групи сортів		P	Характер зміни*
1	2	3	4	5
<i>Gli-A1f</i>	M1	M3	<0,05	–
<i>Gli-A1o</i>	S1	S3	<0,05	–
<i>Gli-A1o</i>	S2	S3	<0,05	–
<i>Gli-A1x</i>	M2	M3	<0,05	+
<i>Gli-A1g</i>	S1	S3	<0,001	+
<i>Gli-A1g</i>	S2	S3	<0,001	+
<i>Gli-A1g</i>	S1	S2	<0,05	+
<i>Gli-D1b</i>	S1	S3	<0,001	–
<i>Gli-D1b</i>	S1	S2	<0,01	–
<i>Gli-D1b</i>	M1	M2	<0,01	+
<i>Gli-D1g</i>	M1	M2	<0,05	–
<i>Gli-D1g</i>	S1	S3	<0,05	+
<i>Glu-A1b</i>	S1	S2	<0,05	+
<i>Glu-B1a1</i>	S1	S3	<0,001	+
<i>Glu-B1b</i>	S1	S2	<0,05	+

Продовж. табл. 5.14

1	2	3	4	5
<i>Glu-B1c</i>	M1	M2	<0,01	–
<i>Glu-B1c</i>	S1	S2	<0,01	–
<i>Glu-B1c</i>	S1	S3	<0,01	–
<i>Glu-B1d</i>	M1	M2	<0,05	+
<i>Glu-D1d</i>	M1	M2	<0,05	–
<i>Gli-A3a</i>	S1	S3	<0,001	+
<i>Gli-A3a</i>	S1	S2	<0,001	+
<i>Gli-A3b</i>	S1	S3	<0,001	–
<i>Gli-A3b</i>	S2	S3	<0,001	–
<i>Gli-A3b</i>	S1	S2	<0,001	–

Примітка. *”+” – збільшення частоти, “–“ – зменшення

При аналізі змін частот алелів основний інтерес становили монотонні зміни (послідовне збільшення частоти алеля в групах сортів другого і третього періоду або ж послідовне зменшення).

Для МПП основними змінами в частотах алелів з часом є зменшення частоти алеля *Gli-A1f*, який раніше вважався характерним для сортів МПП (Sozinov et al., 1999; Благодарова та інш., 2004; Kozub et al., 2009) та одночасне збільшення частоти алеля *Gli-A1x*. За локусом *Gli-D1* відбулось істотне збільшення частоти алеля *b* та дещо зменшилась частота алеля *g* (табл. 5.14).

Серед сортів СГІ з часом відбулось зниження частоти алеля *Gli-A1o* та значне наростання частоти алеля *Gli-A1g*. За частотами локусу *Gli-D1* у сортів СГІ спостерігалась протилежна тенденція – частота алеля *Gli-D1b* істотно зменшилась, а алеля *Gli-D1g* – зросла. У сортів СГІ відбулось значне зростання частоти алеля *Glu-B1a1* у 2 і 3 періоди селекції від 2% до 12 і 24%. Відомо, що алель *Glu-B1a1* пов'язують з надвисокою хлібопекарною якістю (Marchylo et al., 1992; Попереля та Благодарова, 1998; Wrigley et al., 2009). У сортів СГІ також істотно змінились

частоти алелів мінорного локусу *Gli-A3*: частота алеля *Gli-A3a* зросла від 30% серед сортів першого періоду селекції, до 58% серед сортів другого періоду і до 74% серед сортів останнього періоду селекції, водночас частота алеля *Gli-A3b* зменшилась від 70% до 40%, і потім до 21% (табл. 5.13, 5.14). Особливістю сортів Степу другого і третього періоду селекції є формування не випадкової асоціації алеля *Gli-A1g* і алеля надвисокої якості *Glu-B1a1*: її мають 18 сортів, створених після 1995: 6 сортів у групі другого періоду селекції і 12 сортів, зареєстрованих після 2010 р. Частоти генотипів з такою дволокусною комбінацією дорівнюють 0,102 і 0,231 для груп 2 і 3 періоду, відповідно що статистично істотно відрізняється від відповідних очікуваних частот на основі частот окремих алелів – 0,021 ($\chi^2=18,7$, $P < 0,01$) і 0,095 ($\chi^2=11,2$, $P < 0,01$). Таку асоціацію мав сорт Одеська червоноколоса з групи першого періоду, що отримав її від Lerma Rojo 64 (<http://wheatpedigree.net/sort/show/46264>). На основі сорту Одеська червоноколоса було створено перші українські надсильні сорти Панна і Лелека (Попереля та Благодарова, 1998). Отже, можна говорити про формування стійкої асоціації алелів у сортів СГІ в останні 20 років.

Для визначення можливої пов'язаності змін частот алелів у групах сортів певної агроєкологічної зони зі змінами кліматичних умов було проаналізовано дані метеорологічних показників по державних метеостанціях, найближчих до селекційної установи (це Черкаси для МПП та Одеса для СГІ): місячна і річна сума опадів, середня місячна і річна температура повітря в різні періоди селекції. При цьому враховували, що час від добору кращої селекційної лінії до створення (реєстрації) сорту займає не менше 5 років. Тому для сортів першого періоду селекції, створених до 1996 р., аналізували наявні кліматичні дані з 1961 по 1991 р. включно, для сортів другої групи (сорти, зареєстровані в 1996–2010 р) – дані за 1992–2005 р., для сортів третьої групи (зареєстрованих після 2010 р.) – дані за 2006–2015 р. Середні значення місячної і річної кількості опадів та середньомісячної і середньорічної температури для вказаних трьох періодів створення сортів за даними для найближче розташованих державних метеостанцій наведено в додатку И (табл. И.1-И.4).

Досліджувані періоди істотно не відрізнялись за середніми значеннями сумарної кількості опадів за рік, та у переважній більшості випадків за відповідними місячними кількостями опадів (табл. И.1, И.2). Водночас, було виявлено статистично істотну різницю за середньорічною температурою повітря та середньомісячними температурами в певні місяці, переважно літні і зимові (табл. И.3, И.4). Виявилось, що у другий період у зоні Лісостепу (Черкаси – найближча метеостанція до МПП) середньорічна температура зросла на 0,6 °С, а в третій період – ще на 0,9 °С, порівняно з другим. У зоні Степу (метеостанція Одеси) середньорічна температура повітря зросла на 0,7 та 1,0 °С, відповідно. На станції Черкаси найбільш істотні відмінності між першим і останнім періодами спостерігались у літні місяці (підвищення температури повітря становило від 1,7 ($P < 0,01$) до 2,1 °С ($P < 0,001$), також істотними були відмінності між показниками березня, листопада і грудня ($P < 0,05$). На станції Одеса середньомісячна температура повітря для березня – грудня у третій період статистично істотно підвищилась порівняно з першим періодом, і найбільш істотне підвищення спостерігались у літні місяці (різниця становила від 1,9 до 2,6 °С, $P < 0,001$). Варто звернути увагу на істотне підвищення середньомісячної температури в травні на 1,6 °С, ($P < 0,01$) в місяць, коли відбувається цвітіння пшениці.

Відрізки часу, за якими розбивали на групи сорти пшениці м'якої озимої у нашому дослідженні, зменшувались в напрямку від першої до останньої групи, а відмінності за середньорічною температурою у періоди створення цих сортів на стадії відбору кращих генотипів – за 5 років до реєстрації сорту, зростали від 0,6 та 0,7° С між 1 і 2 періодом селекції до 0,9 та 1,0° С між 2 і 3 періодом для зон Лісостепу і Степу, відповідно (табл. И.3, И.4), при тому, що кількість сумарних опадів у ці періоди практично не змінилась (табл. И.1, И.2). За літературними даними, в загальному по Україні виявлено підвищення середньорічної температури через глобальне потепління ($0,6 \pm 0,2$ °С/100 років) та лише незначне підвищення сумарної річної кількості опадів (5–7% за 100 років) (Boychenko et al., 2016).

У світовій базі кліматичних даних HadCRUT4 (<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/temperature>) зміни температури виражаються як аномалії (відхилення) від

середнього значення за період 1961–1990 рр. (Jones et al., 2012). Саме цьому «еталонному» значенню практично відповідає середнє значення температури за перший селекційний період, використане у нашій роботі. У відповідності з таким підходом, аномалія температури у другий період селекції дорівнює 0,7 °С для зони відбору генотипів СГІ і 0,6 °С для МПІ та у третій період вже 1,7 °С для СГІ і 1,5 °С для МПІ.

Було досліджено кореляцію між середніми кліматичними показниками періоду і присутністю певного алеля локусу запасних білків у досліджених групах сортів (при поділі на три періоди за часом реєстрації). Для груп сортів МПІ і СГІ виявлено істотні значення коефіцієнта рангової кореляції Спірмана між присутністю певних алелів у сортів та середнім значенням середньорічної температури повітря (табл. 5.14). Для сортів МПІ визначено статистично достовірну позитивну кореляцію підвищення температури і присутності алелів *Gli-A1x*, *Gli-D1b* та негативну кореляцію з *Gli-A1f*. Для сортів СГІ виявлено позитивну кореляцію середньорічної температури та присутності алелів *Gli-A1g*, *Gli-A3a*, *Glu-B1a1*, *Gli-D1g*, *Gli-A1w*, серед яких найбільш істотною була кореляція з *Gli-A1g* ($\rho = 0,44$, $P < 0,001$). Для сортів СГІ також істотними були негативні кореляції з присутністю алелів *Gli-A3b*, *Gli-D1b*, *Glu-B1c*, *Gli-A1c*, *Gli-A1o*, з яких найбільш істотна – з *Gli-A3b* ($\rho = -0,43$, $P < 0,001$).

Також визначали середні значення різної температури в Одесі для періодів 1960–1990, 1991–1997, 1998–2005, 2006–2009, та 2010–2015 та визначали кореляцію між середньорічною температурою періоду та частотою певних алелів в групах сортів СГІ при поділі загальної вибірки на п'ять періодів створення (до 1996, в 1997–2002, 2003–2010, 2011–2014, після 2014) (додаток Б, табл. 5.15).

Кореляції між середньорічною температурою періоду (під час створення сортів) і частотою алеля в групах сортів СГІ були статистично істотними для *Gli-A1g*, *Gli-A3a*, *Gli-A3b*, та *Glu-B1a1* (табл. 5.15). Кореляція була негативною для алеля *Gli-A3b* та позитивною для решти алелів.

Таблиця 5.15

Частоти алелів локусів запасних білків в групах сортів СГІ, створених в різні періоди, середні значення температури (t) у ці періоди та значення коефіцієнта рангової кореляції Спірмана (ρ) температури періоду і частоти алеля

Період ^t	1960– 1990	1991– 1997	1998– 2005	2006– 2009	2010– 2015	ρ
t, °C	10,1	10,2	11,1	11,7	11,8	
Алель	Частоти алелів					
<i>Gli-Alg</i>	0,035	0,250	0,158	0,333	0,696	0,9*
<i>Gli-A3a</i>	0,386	0,650	0,684	0,667	0,913	0,9*
<i>Gli-A3b</i>	0,754	0,450	0,526	0,333	0,087	-0,9*
<i>Glu-B1al</i>	0,018	0,100	0,132	0,233	0,261	1*

Примітка. *P < 0,05. Період^t – період, за який визначалась середня температура відповідає періоду відбору генотипів для майбутніх сортів, які зареєстровано у періоди 1*–5* (табл. Б.1 додатку Б): до 1996 (1*), 1997–2002 (2*), 2003–2010 (3*), 2011–2014 (4*), після 2014 (5*).

Отже, групи сортів МПП і СГІ, створені в різних ґрунтово-кліматичних умовах, мають алелі локусів запасних білків, характерні лише для певної групи, та істотно відрізняються за частотами спільних алелів. Це підтверджує закономірності, виявлені у попередніх дослідженнях при аналізі груп сортів різного походження (Созинов, 1985; Sozinov et al., 1999; Novoselskaya-Dragovich et al., 2003; Благодарова та інш., 2004; Kozub et al., 2017; Metakovsky et al., 2018a, 2019a, b). Більшість переважних алелів у групах сортів МПП і СГІ стабільно зберігалась в різні періоди селекції, однак, частота деяких алелів зростала, і вони з рідкісних ставали переважними: це, наприклад алелі *Gli-Alg* і *Glu-B1al* для сортів СГІ та алель *Gli-Alx* у МПП. Водночас частота деяких алелів з часом стала нижчою 10% і вони втратили свій переважний статус: це алелі *Gli-A1o* і *Gli-D1b* в СГІ та алель *Gli-Alf* у МПП. Для сортів СГІ і МПП виявлено поступові зміни з часом частот деяких алелів локусів запасних білків. Більші зміни з часом як за популяційною структурою,

визначеною на основі методів мультилокусного аналізу, так і за кількістю достовірних змін частот окремих алелів, виявлено для сортів зони Степу (СГІ) ніж для сортів МПП зони Правобережного Лісостепу, де популяційна структура залишалась подібною у всі три періоди (рис. 5.6, табл. 5.9). Для сортів СГІ такі монотонні зміни частот з часом були статистично істотними для 10 алелів за 4 локусами, тоді як для сортів МПП – для лише 3 алелів за 2 локусами (табл. 5.15). Можна припустити, що алелі локусів запасних білків, частота яких у групах сортів СГІ і МПП істотно зросла за останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими ділянками, зокрема, пов'язаними з реакцією на підвищену температуру.

5.2 Різноманітність алелів локусів запасних білків грецьких сортів і ліній пшениці м'якої ярої

Досліджували різноманітність алелів запасних білків у колекції грецьких сортів ярої пшениці м'якої ярої та ліній дигаплоїдів, створених з їхньою участю. Електрофоретичні спектри деяких грецьких сортів показано на рис. 5.16. Генотипи грецьких сортів з позначеннями алелів згідно з останніми каталогами алелів локусів запасних білків та їхніми доповненнями (Wrigley et al., 2009; Kozub et al., 2009; Metakovsky et al., 2018a) наведено в табл. 5.16.

Грецькі сорти виявились мономорфними за дослідженими локусами, за винятком сорту Chios, тобто гомогенними є 96% сортів. У сорту Chios виявлено поліморфізм за двома локусами – *Gli-B1* і *Glu-B1*. Один з біотипів за *Gli-B1* сорту Chios має пшенично-житню транслокацію як у сорту Кавказ (маркер – алель *Gli-B1l*). На рис. 5.17 показано аналіз окремих зернівок цього сорту. Наприклад, серед зернівок на рис. 5.17 транслокацію мають зернівки № 3, 4 і 12. У цій же вибірці зернівки № 1, 7, 8, 10, 13, 15 мають алель *Glu-B1i*. У сорту Chios частота біотипів з алелем *Gli-B1l* становить лише 8%, а біотипу з *Gli-B1d* – відповідно, 92%; частота біотипу з алелем *Glu-B1i* складає 27%, а біотипу з *Glu-B1c* – 73%, причому алелем *Gli-B1l* зустрічався лише у поєднанні з алелем *Glu-B1c*.

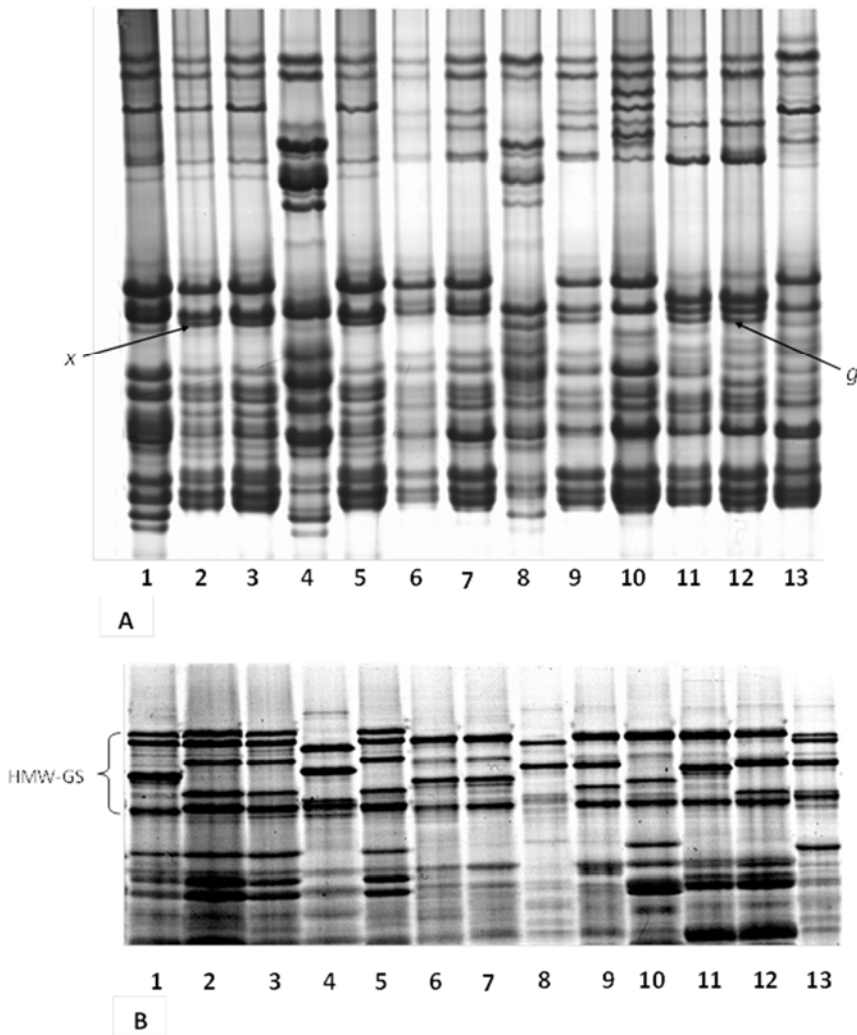


Рис. 5.16 Електрофоретичні спектри гліадинів (А, електрофорез в кислому середовищі) та високомолекулярних субодиниць глютенінів (HMW-GS) (В, SDS-електрофорез) грецьких сортів пшениці м'якої Deo (1), Nestos (2, 3), Orpheus (4), Eurydice (5), Penios (6), S cerros E. (7), KVZ (8), Acheloos (9), Vergina (10), Mykonos (11), біотип сорту Chios (12), і сорту-стандарту Безоста 1 (13); стрілками позначено компоненти, кодовані відповідними алелями локусу *Gli-A1*.

Таблиця 5.16

Алелі локусів запасних білків у грецьких сортів пшениці м'якої ярої

Сорт	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A3</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
Acheloos	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>a</i>

Продовж. табл. 5.16

1	2	3	4	5	6	7	8
Acheron	<i>i</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>d</i>
Chios	<i>g</i>	<i>d + l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c+i</i>	<i>a</i>
Deo	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>a</i>
Dodoni	<i>x</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
Elissavet	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>
Eurydice	<i>x</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Generoso E	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
Gorgona	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
KVZ	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Louros	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
Lydia	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>a</i>
Melia	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>
Mykonos	<i>g</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>a</i>
Nestos	<i>x</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Nestos 1	<i>x</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Nestos 2	<i>x</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Oropos	<i>m</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
Orpheus	<i>a</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Penios	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
S. Cerros E	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
Strymonas	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>a</i>
Vergina	<i>o</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>k</i>	<i>a</i>
Xenia	<i>g</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>d</i>
Yecora E	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>i</i>	<i>d</i>

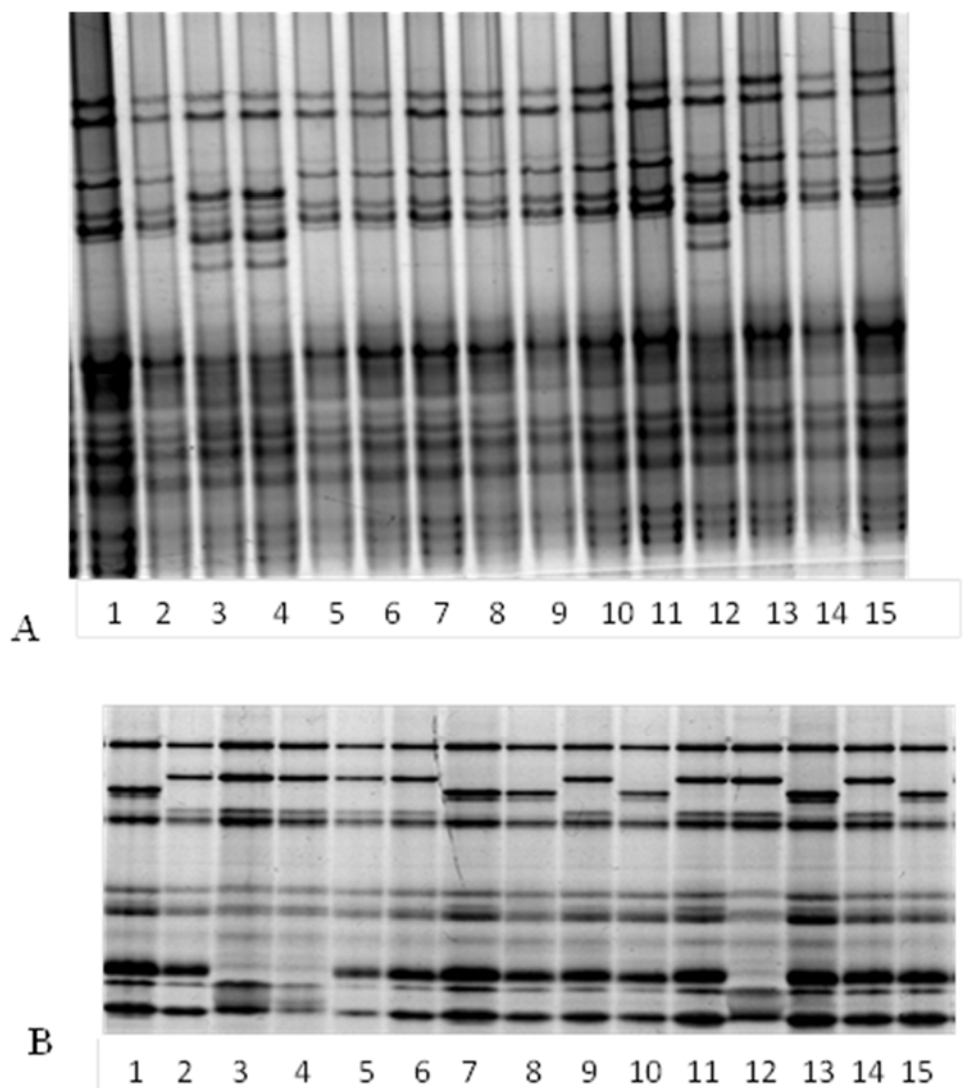


Рис. 5.17 Електрофоретичні спектри гліадинів (А, електрофорез в кислому середовищі) та високомолекулярних субодиниць глютенінів (HMW-GS) (В, SDS-електрофорез) окремих зернівок сорту Chios (1–15)

Для колекції грецьких сортів виявлено високий рівень показника генетичної різноманітності за Nei – від 0,509 за локусом *Gli-D1* до 0,787 за *Gli-A1*, середнє значення за 7 локусами – 0,649 (табл. 5.17). Найбільшу кількість алелів та ефективних алелів визначено для локусів *Gli-A1*, *Gli-B1* та *Glu-B1* (4,4, 4,6 та 4,7, відповідно).

Таблиця 5.17

**Показники різноманітності за локусом вибірки грецьких сортів пшениці
м'якої ярої**

Локус	Генетична різноманітність за Nei	Ефективна кількість алелів	Кількість алелів за локусом
<i>Gli-A1</i>	0,787	4,7	7
<i>Gli-B1</i>	0,783	4,6	6
<i>Gli-D1</i>	0,509	2,0	3
<i>Glu-A1</i>	0,598	2,5	3
<i>Glu-B1</i>	0,772	4,4	7
<i>Glu-D1</i>	0,557	2,3	3
<i>Gli-A3</i>	0,538	2,2	3
Середнє	0,649	3,2	5

За локусом *Gli-A1* переважними алелями є *a*, *g*, *x* і *o*. За *Gli-B1* серед п'яти алелів найбільші частоти мають алелі *c*, *g* і *l* – маркер транслокації 1BL.1RS типу Кавказ. Цю транслокацію мають сорти Orpheus, Acheron, KVZ, Elissavet та біотип сорту Chios. Алель *Gli-B1c* пов'язаний з червоним кольором колоса: маркером цієї морфологічної ознаки є присутність на електрофоретичному спектрі двох характерних омега-гліадинів, кодованих алелем *Gli-B5b*. За локусом *Gli-D1* основну частку (96%) складають алелі, що кодують блоки омега-гліадинів, подібно до алелів *b* і *f*. За мінорним локусом *Gli-A3* переважними алелями є *a* і *d*. Останній алель є фактично нуль-алелем. Переважними алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів є алелі, пов'язані з високим рівнем сили тіста, (*Glu-A1a*, *Glu-A1b*, *Glu-B1i*, *Glu-B1u*), водночас високу частоту мають алелі *Glu-D1a* та *Glu-B1d*, пов'язані з нижчим рівнем якості.

Дендрограму генетичної подібності між грецькими сортами пшениці м'якої на основі генотипів за локусами запасних білків показано на рис. 5.18.

Таблиця 5.18

**Частоти алелів локусів запасних білків в колекції грецьких сортів
пшениці м'якої ярої**

<i>Gli-A1</i>	Частота	<i>Gli-A3</i>	Частота
<i>a</i>	0,320	<i>a</i>	0,480
<i>b</i>	0,040	<i>b</i>	0,040
<i>g</i>	0,200	<i>d</i>	0,480
<i>i</i>	0,040		
<i>m</i>	0,040	<i>Glu-A1</i>	
<i>o</i>	0,160	<i>a</i>	0,440
<i>x</i>	0,200	<i>b</i>	0,440
		<i>c</i>	0,120
<i>Gli-B1</i>		<i>Glu-B1</i>	
<i>b</i>	0,080	<i>a</i>	0,040
<i>c</i>	0,280	<i>u</i>	0,120
<i>d</i>	0,140	<i>c</i>	0,140
<i>e</i>	0,040	<i>d</i>	0,200
<i>g</i>	0,280	<i>e</i>	0,080
<i>l</i>	0,180	<i>i</i>	0,380
		<i>k</i>	0,040
<i>Gli-D1</i>		<i>Glu-D1</i>	
<i>b</i>	0,600	<i>a</i>	0,600
<i>f</i>	0,360	<i>d</i>	0,240
<i>g</i>	0,040	<i>e</i>	0,160

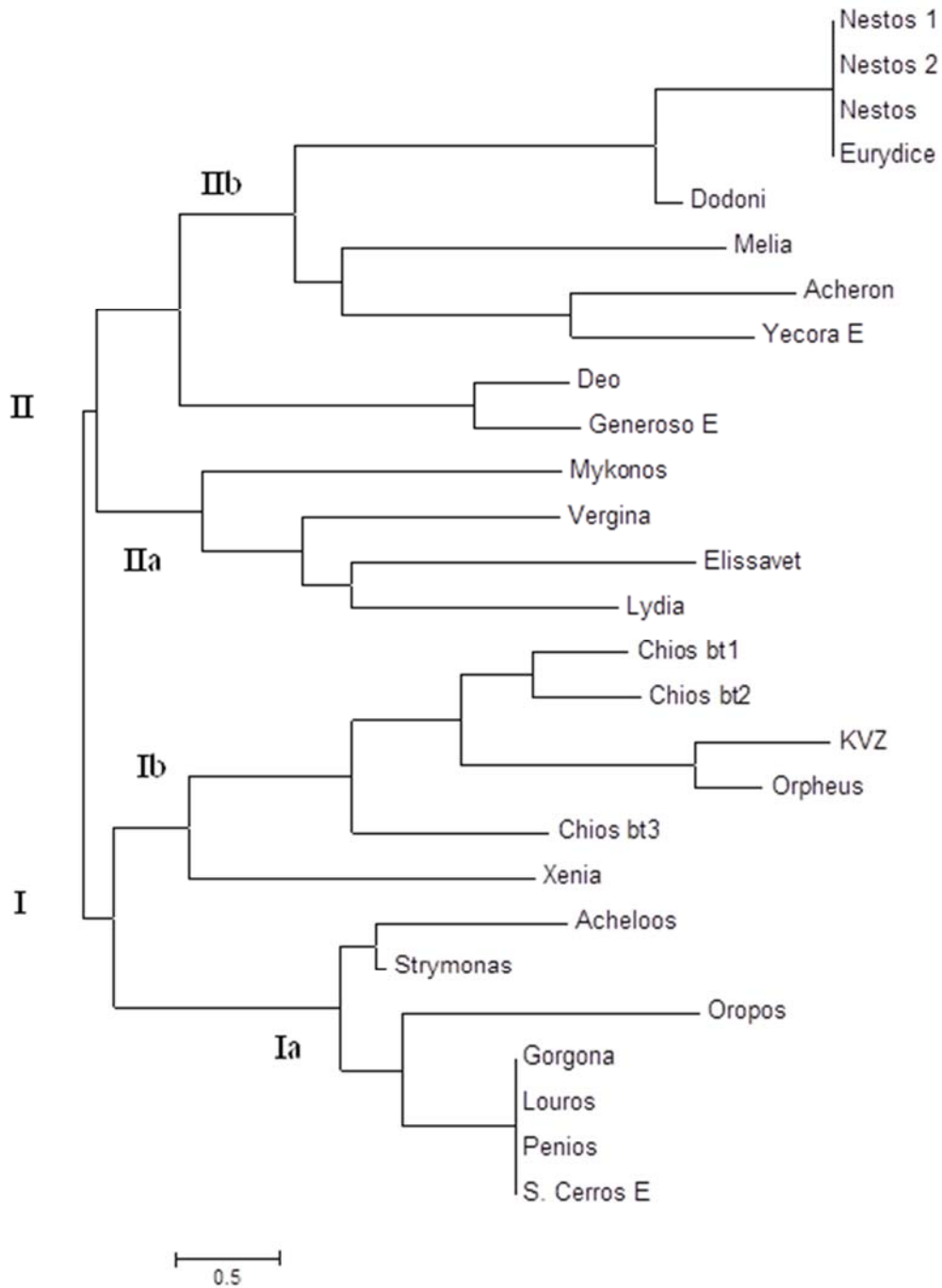


Рис. 5.18 Дендрограма генетичної подібності між грецькими сортами пшениці м'якої на основі генотипів за локусами запасних білків, побудована з використанням методу NJ (біотики сорту Chios: Chios bt1 з алелями *Gli-B1d* і *Glu-B1c*, Chios bt2 – з *Gli-B1l* і *Glu-B1c*, Chios bt3 – з *Gli-B1d* і *Glu-B1l*).

На дендрограмі, побудованій методом NJ грецькі сорти групуються у два кластери (I і II), які, в свою чергу, діляться на два підкластери (a і b). В кластер I входять більшість носіїв алеля *Gli-A1g* (Acheloos, Strymonas, Xenia, Chios).

Підкласстер Ia включає сім сортів (Acheloos, Oropos, Gorgona, Penios, S. Cerros E, Louros), що мають алель *Gli-B1c*, у склад якого входить алель *Gli-B5b*, який, в свою чергу, в більшості випадків зчеплений з алелем *Rg-B1b*, що контролює червоне забарвлення колоскових лусок. Крім того, всі ці сім сортів несуть алель *Gli-B1c* у комбінації алелями *Gli-D1b*, *Glu-A1b*, *Glu-D1a* та шість з них мають алель *Glu-B1i*. Підкласстер Ib включає всі біотиби сорту Chios, у тому числі і з транслокацією 1BL.1RS, іншого носія цієї транслокації – сорт Orpheus, та сорт-донор цієї транслокації KVZ (ярий похідний сорту Кавказ). Біотип сорту Chios та Xenia також мають алель *Glu-B1i*, як і більшість сортів підкласстеру Ia. Відомо, що в основі грецьких сортів пшениці лежить місцевий грецький матеріал та мексиканський матеріал з CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Centre). Наприклад, за даними GRIS (Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale) (<http://wheatpedigree.net>), мексиканські сорти є в родоводі сортів Oropos, Gorgona, Acheloos, Elissavet, Mykonos та S. Cerros E, який є відбором з однойменного мексиканського сорту. Саме від мексиканських сортів можуть походити алель *Gli-B1c*, який присутній у мексиканського червоноколосого сорту Lerma Rojo, та алель *Gli-A1g* (Попереля та Благодарова, 1998). Алель *Glu-B1i* також є типовим для мексиканських пшениць, де він зустрічається з частотою 60% (Cruz et al., 2010; Martínez-Cruz et al., 2010). Десять з одинадцяти сортів цього кластеру (91%) мають алель *Gli-A3a*.

Кластер II є більш гетерогенним. У підкласстері IIb виділяється група сортів (Nestos, Nestos 1, Nestos 2, Euridice, Dodoni) із “західноєвропейськими” алелями *Gli-A1x*, *Gli-B1g*, *Glu-B1d*, які, найбільш ймовірно, одержані від західноєвропейських пшениць. Наприклад, сорт Nestos має родовід INIA-66-R//HESBIGNON(HBGN)/(DRC)DRUCHAMP (<http://wheatpedigree.net/sort/renderPedigree/80248>). Мексиканський сорт Inia 66 за літературними даними має алелі *Gli-A1a*, *Gli-B1p*, *Glu-B1b* або *Glu-B1f*. Тому Nestos міг отримати алелі *Gli-A1x*, *Gli-B1g*, *Glu-B1d* від старого озимого французького сорту Druchamp (1940 р.) або від озимого бельгійського Hesbignon. Ще два сорти підкласстеру IIb, Generoso E (відбір з італійського сорту Generoso) і Deo, також мають алель *Gli-B1g*, характерний для

західноєвропейських пшениць. Сорти з «високоякісними» субодинамицями глютенінів формують окремий субкластер (Melia, Acheron, Yecora E). Підкластер Па містить достатньо гетерогенну групу сортів за складом алелів, з яких Mykonos має *Gli-A1g*, більш характерний для кластера I. В кластері II також є два сорти з 1BL.1RS (Elissavet та Acheron). Дванадцять з чотирнадцяти сортів цього кластеру (86%) мають алель *Gli-A3d*.

Отже, на основі генетичної подібності за локусами запасних білків грецькі ярі сорти пшениці м'якої, в загальному, діляться на два кластери, один – переважно з алелями характерними для мексиканських пшениць (I) (*Gli-A1g*, *Gli-B1c*, *Glu-B1i*), інший містить сорти з «західноєвропейськими алелями» (*Gli-A1x*, *Gli-B1g*, *Glu-B1d*). Переважна більшість сортів першого кластеру мають алель *Gli-A3a*, а в другому кластері більшість має алель *Gli-A3d*. Варто відмітити, що різноманітність світових колекцій пшениць за мінорним локусом *Gli-A3* практично не досліджена. Цікаво, що в українських озимих пшениць також спостерігається диференціація груп сортів за частотами алелів цього локусу і частота алеля *Gli-A3a* значно зросла в останні 20 років серед сортів зони Степу, коли в селекції активно застосовувався матеріал з CIMMYT. Серед українських сортів достатньо велику частоту алеля *Gli-A3d* нами виявлено лише у групі сорти ІЗ (табл. 5.1), де, згідно з базою даних GRIS (<http://wheatpedigree.net/>), у схрещування активно залучались західноєвропейські сорти.

У лабораторії генетики та селекції рослин Університету Салоніки, у співробітництві з Лабораторією прикладної біотехнології Інституту зернових (Греція), було створено дигаплоїдні лінії через культуру пиляків *in vitro*. Лінії походять від комбінацій схрещування з участю грецьких сортів ярої м'якої пшениці Acheloos, Vergina, Penios, KVZ, Chios, Mykonos, S. Cerros E (табл. 5.19). Інформація про алельний склад локусів запасних білків дозволяє прогнозувати рівень сили тіста, ідентифікувати наявність генів стійкості до хвороб на пшенично-житніх транслокаціях.

Таблиця 5.19

Алелі локусів запасних білків дигапloidних ліній, одержаних від схрещування грецьких сортів пшениці м'якої
(позначення алелів від сортів: Ach – Acheloos, Vrg – Vergina, Pen – Penios, Myk – Mykonos, Chs – Chios)

№ DHL	Комбінація схрещування	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A3</i>	<i>Gli-A2</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
59	Acheloos × Vergina	<i>o</i> Vrg	<i>e</i> Vrg	<i>b</i> Ach	<i>d</i> Vrg		Ach		<i>b</i>	<i>k</i> Vrg	<i>a</i>
106	Acheloos × Vergina	<i>g</i> Ach	<i>e</i> Vrg	<i>b</i> Ach	<i>a</i> Ach		Ach		<i>b</i>	<i>k</i> Vrg	<i>a</i>
107	Acheloos × Vergina	<i>g</i> Ach	<i>e</i> Vrg	<i>b</i> Ach	<i>a</i> Ach		Ach		<i>b</i>	<i>k</i> Vrg	<i>a</i>
120	Acheloos × Vergina	<i>g</i> Ach	<i>c</i> Ach	<i>h</i> Vrg	<i>a</i> Ach		Vrg		<i>b</i>	<i>u</i> Ach	<i>a</i>
126	Acheloos × Vergina	<i>o</i> Vrg	<i>c</i> Vrg	<i>b</i> Ach	<i>d</i> Vrg		Ach		<i>b</i>	<i>u</i> Ach	<i>a</i>
127	Acheloos × Vergina	<i>o</i> Vrg	<i>c</i> Ach	<i>b</i> Ach	<i>d</i> Vrg		Ach		<i>b</i>	<i>u</i> Ach	<i>a</i>

Продовж табл. 5.19

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
128	Acheloos × Vergina	<i>o</i> Vrg	<i>c</i> Ach	<i>b</i> Ach	<i>d</i> Verg		Ach		<i>b</i>	<i>u</i> Ach	<i>a</i>
151	Acheloos × Vergina	<i>o</i> Verg	<i>c</i> Ach	<i>b</i> Ach	<i>d</i> Vrg		Ach		<i>b</i>	<i>k</i> Vrg	<i>a</i>
16	Penios × KVZ F ₁	<i>a</i> Pen	<i>l</i> KVZ	<i>b</i> Pen	<i>a</i>	Pen	KVZ	KVZ	<i>b</i> Pen	<i>c</i> KVZ	<i>d</i> KVZ
17	Penios × KVZ F ₁	<i>a</i> Pen	<i>l</i> KVZ	<i>b</i> Pen	<i>a</i>	Pen	KVZ	KVZ	<i>b</i> Pen	<i>c</i> KVZ	<i>d</i> KVZ
18	Penios × KVZ F ₄	<i>a</i> Pen	<i>c</i> Pen	<i>f</i> KVZ	<i>a</i>	KVZ	Pen	KVZ	<i>b</i> Pen	<i>f</i> ?	<i>d</i> KVZ
19	Acheloos × S. cerros	<i>g</i> Ach	<i>d</i> ?	<i>b</i>	<i>a</i>				<i>b</i>	<i>b</i> Ach	<i>a</i>
20	Mykonos × Chios	<i>g</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>d</i> Myk		Chs		<i>c</i> Chs	<i>c</i> Chs	<i>a</i>

Нами було визначено генотипи за локусами запасних білків у відібраних кращих дигаплоїдних ліній: вісім ліній від схрещування *Acheloos* × *Vergina*, дві від схрещування *Penios* × *KVZ* F₁, по одній лінії від схрещувань *Penios* × *KVZ* F₄, *Acheloos* × *S. Cerros*, *Mykonos* × *Chios* (табл. 5.19). Електрофоретичний аналіз дозволив визначити походження ідентифікованих алелів. Було виявлено приблизно однаковий внесок кожної з батьківських форм. За локусом *Gli-A1* дигаплоїдні лінії мають алелі *g*, *o*, або *a*. Три алелі також зустрічаються за локусом *Gli-B1*. Шість ліній (*DHL120*, *DHL126*, *DHL127*, *DHL128*, *DHL151*, *DHL18*) мають бути червоноколосими, оскільки мають алель *Gli-B1c*. Дві лінії, *DHL16* та *DHL17*, несуть пшенично-житню транслокацію 1BL.1RS як у сорту Кавказ (алель *Gli-B1l*), а отже, гени стійкості до біотрофних патогенів *Sr31*, *Lr26*, *Yr9*, *Pm8*. За локусом *Gli-B2* у відібраних дигаплоїдів від схрещування *Acheloos* × *Vergina* був представлений лише алель від *Acheloos*. Загалом, за всіма проаналізованими локусами, серед алелів дигаплоїдних ліній від схрещування *Penios* × *KVZ* переважали алелі від *KVZ*, що, можливо, пов'язано також і з особливостями відбору в культурі пиляків. За локусом *Glu-A1* представлений алель *b*, пов'язаний з високим рівнем сили тіста, оскільки це переважний алель серед батьківських форм. За локусом *Glu-B1* група ліній більш різноманітна. За локусом *Glu-D1* найчастіше зустрічається алель *a*, лінії з кращим за впливом на силу тіста алелем *d* отримали його від сорту *KVZ*.

Кластеризацію дигаплоїдних ліній та батьківських форм на основі генетичної подібності за сімома локусами запасних білків *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A3*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* показано на рис. 4.19. На дендрограмі можна виділити два кластери. У першому кластері виділяється група ліній від схрещування *Penios* × *KVZ* разом з сортом сорт *KVZ*, інша група цього кластера включає сорти *Mykonos* і *Chios* та лінію *DHL20* від схрещування *Mykonos* × *Chios*, яка виявилась ближчою до сорту *Chios*. Другий кластер охоплює лінії від гібрида *Acheloos* × *Vergina* та їхні батьківські форми. Частина ліній є ближчими до сорту *Vergina* (*DHL59* ідентична за

дослідженими алелями до цього сорту), а частина більш подібні до сорту Acheloos, причому DHL120 має однакові алелі локусів запасних білків з Acheloos. Лінія DHL19 комбінації Acheloos × S. Cerros виявилась генетично ближчою до сорту Acheloos і також розміщується в цьому кластері. Аналогічно, на дендрограмі видно, що дигапloidні лінії від схрещування Penios × KVZ є ближчими до KVZ, а сорт Penios не кластеризувався з жодною лінією.

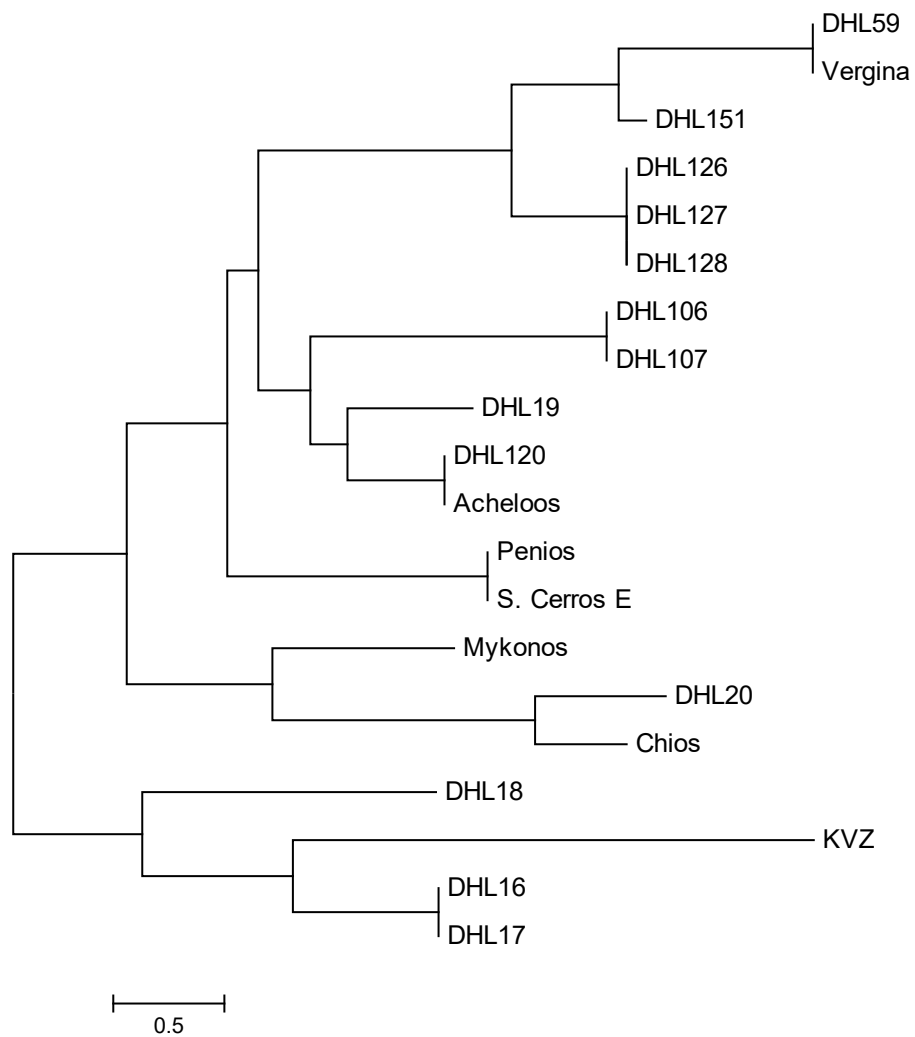


Рис. 5.19 Дендрограма генетичної подібності між дигапloidними лініями і грецькими сортами пшениці м'якої, що слугували батьківськими формами для гібридів, на основі генотипів за локусами запасних білків, побудована з використанням методу NJ

Ці результати є важливими прикладом маркерного добору, який дозволяє відібрати форми з генами стійкості до хвороб – носії транслокацію 1BL.1RS (DHL16, DHL17). Ген стійкості *Sr31* є особливо важливим для середземноморських пшениць через появу нової вірулентної «сицилійської» раси стеблової іржі. *Sr31* виявився одним з небагатьох ефективних генів проти цієї раси (Bhattacharya, 2017; Olivera et al., 2010). Також відбір форм з кращими алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів дає змогу компенсувати негативний вплив цієї транслокації на хлібопекарську якість.

5.3. Різноманітність колекцій тритикале за локусами запасних білків

Тритикале є штучним амфідиплоїдом від схрещування пшениці і жита. Вони походять від схрещування пшениці м'якої *T. aestivum*, ($2n = 42 = \text{BBAADD}$) або твердої *T. durum* ($2n = 28 = \text{BBA}$) з житом *S. cereale* ($2n = 14 = \text{RR}$). Хоча перші створені тритикале походили були октоплоїдними ($2n = 56 = \text{BBAADRR}$), тобто походили від схрещування *T. aestivum* з житом, практично всі сучасні комерційні сорти є гексаплоїдними ($2n = 42 = \text{BBAARR}$), тобто материнським компонентом гібрида слугувала тетраплоїдна пшениця. На певному етапі селекції тритикале значну роль відіграли генотипи з заміщенням 2D/2R (заміщені тритикале), хоча зараз основне значення мають саме повні тритикале AABRRR (Mergoum et al., 2009).

Відповідно, спектри запасних білків зернівок тритикале містять компоненти, що кодуються локусами запасних білків хромосом геномів А і В та секаліни, що кодуються локусами геному R жита. Спектри запасних білків заміщені 2D/2R тритикале не містять 75-кДа гамма-секалінів, кодованих генами локусу *Sec-2* (*Gli-R2*), розміщеного дистально на короткому плечі хромосоми 2R (Shewry et al., 1984; Malyshev et al., 1998).

У нашому дослідженні було проаналізовано різноманітність алелів локусів запасних білків у групах зразків тритикале грецької та української селекції.

5.3.1 Різноманітність алелів локусів запасних білків у грецьких гексаплоїдних тритикале. Досліджено різноманітність алелів локусів запасних білків у групі грецьких заміщених (2D/2R) гексаплоїдних тритикале, створених у Cereal Institute-NAGREF з участю матеріалу грецьких сортів пшениці м'якої.

Електрофоретичні спектри гліадинів сортів тритикале показано на рис. 5.20. Для порівняння блоків омега-секалінів на гель нанесено білки сорту Безоста 1 та двох ліній з пшенично-житніми транслокаціями з різними блоками секалінів, кодованими локусом *Gli-R1* (Б16 – секаліни як у сорту Кавказ і AR 7088 з блоком секалінів типу Amigo).

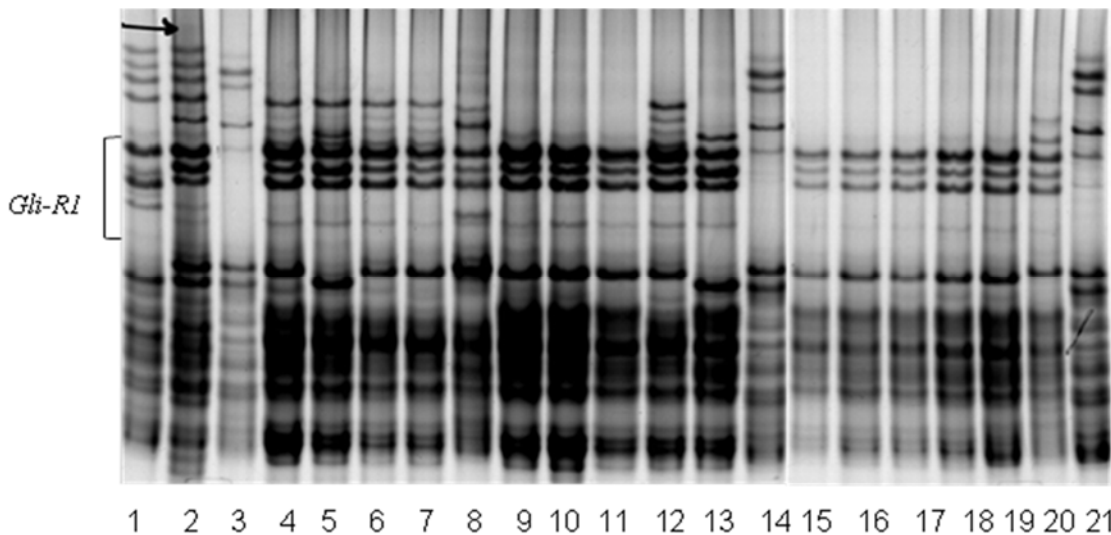


Рис. 5.20 Електрофореграма гліадинів (електрофорез в кислому середовищі) грецьких сортів тритикале Vryto (4), Thisvi (5), Dada (6), Ekate (7), Leto (8), Niove (9), Erato (10, 15), Vronti (11), Phaedra 1 (12), Kyveli 1 (13), Dioni (16–20), пшениці м'якої Б-16 (1), AR 7088 (2), Безоста 1 (3, 21).

Грецькі сорти тритикале практично не відрізняються між собою за блоком секалінів, кодованим локусом *Gli-R1*, який містить три мажорні омега секаліни. Блок секалінів у грецьких тритикале відрізняється від блоків секалінів типу Кавказ і Amigo та секалінів, що синтезуються у лінії CWX від жита Воронежське СГІ. Отже, різноманітності за локусом *Gli-R1* у грецьких зразків тритикале не спостерігається.

Електрофоретичні спектри високомолекулярних субодиниць глютенінів грецьких зразків тритикале показано на рис. 5.21. У грецьких сортів тритикале відрізняли два варіанти спектрів, кодованих алелями *Glu-R1*, які умовно позначили *a* і *b*. Алель *a* кодує один високомолекулярний секалін, що розміщується на електрофореграмі вище субодиниці 7*, кодованої алелем *Glu-B1c*, алель *b* кодує два компоненти, один з рухливістю, близькою до компонента, кодованого алелем *a*, а другий розміщений на спектрі нижче субодиниці 7*.

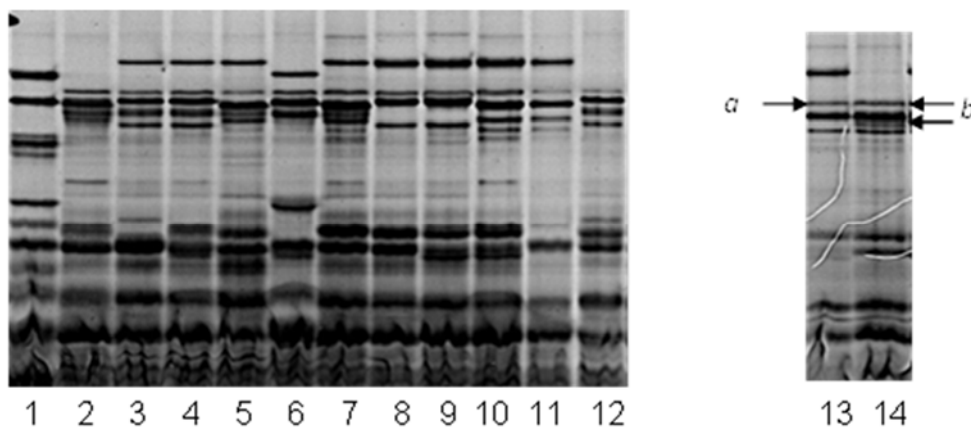


Рис. 5.21 Електрофореграма загального білку (SDS-електрофорез) грецьких сортів тритикале Vryto (2), Thisvi (3), Dada (4), Ekate (5), Leto (6), Dionі (7), Niove (8), Erato (9, 13, 14), Vronti (10), Phaedra 1 (11), Kyveli 1 (12), пшениці м'якої Безоста 1 (1), стрілками і буквами позначено компоненти, кодовані відповідними алелями локусу *Glu-R1*

Генотипи сортів за локусами запасних білків показано в табл. 5.20. Дослідження електрофоретичних спектрів гліадинів і високомолекулярних субодиниць глютенінів показало, що більше половини грецьких сортів тритикале складаються з кількох біотипів за локусами запасних білків. Це сорти Vronti, Deoni, Niove (по два біоти́пи), Phaedra (три біоти́пи), Erato (п'ять), Kyveli (сім). Різні біоти́пи одного сорту позначали цифрами (наприклад, Dionі 1, Dionі 2, Kyveli 1, Kyveli 2...). Частота основного біотипу (за всіма поліморфними локусами) варіювала від 0,43 у сортів Vronti і Erato до 0,83 у Niove.

Таблиця 5.20

Генотипи за локусами запасних білків грецьких сортів тритикале і частоти різних біотипів

Сорт, біотип	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Glu-R1</i>	Частота біотипу
1	2	3	4	5	6	7
Vryto	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	1
Thisvi	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	1
Dada	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	1
Leto	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>lt*</i>	<i>b</i>	1
Ekate	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>o</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	1
Vronti 1	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,43
Vronti 2	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,57
Dioni 1	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,71
Dioni 2	<i>c</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,29
Niove 1	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,83
Niove 2	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,17
Phaedra 1	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,64
Phaedra 2	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,29
Phaedra 3	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,07
Kyveli 1	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	0,52
Kyveli 2	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	0,07
Kyveli 3	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,13
Kyveli 4	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	0,07
Kyveli 5	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>o</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,07
Kyveli 6	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	0,07
Kyveli 7	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	0,07
Erato 1	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,43
Erato 2	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	0,22

Продовж. табл. 4.20

1	2	3	4	5	6	7
Erato 3	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,07
Erato 4	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,07
Erato 5	<i>c</i>	<i>h</i>	<i>p</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	0,22

Примітка. * новий алель

Частоти алелів за певним проламіновим локусом у гетерогенних сортів тритикале наведено у табл. 5.21.

Таблиця 5.21

Грецькі сорти тритикале, гетерогенні за локусами запасних білків, та частоти алелів за цими локусами

Сорт	Локус	Алель	Частота	Алель	Частота
Vronti	<i>Glu-B1</i>	<i>f</i>	0,43	<i>h</i>	0,57
Dioni	<i>Glu-A1</i>	<i>a</i>	0,71	<i>c</i>	0,29
Niove	<i>Glu-B1</i>	<i>u</i>	0,83	<i>h</i>	0,17
Phaedra	<i>Glu-B1</i>	<i>f</i>	0,33	<i>h</i>	0,67
	<i>Gli-A1</i>	<i>o</i>	0,39	<i>p</i>	0,61
Kyveli	<i>Glu-A1</i>	<i>a</i>	0,35	<i>c</i>	0,65
	<i>Glu-B1</i>	<i>f</i>	0,88	<i>h</i>	0,12
	<i>Gli-A1</i>	<i>o</i>	0,48	<i>p</i>	0,52
	<i>Gli-B1</i>	<i>d</i>	0,76	<i>h</i>	0,24
Erato	<i>Glu-A1</i>	<i>a</i>	0,81	<i>c</i>	0,19
	<i>Glu-B1</i>	<i>f</i>	0,37	<i>h</i>	0,63
	<i>Glu-R1</i>	<i>a</i>	0,63	<i>b</i>	0,37

Більшість поліморфізмів спостерігались за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів та поліморфними були переважно «пшеничні» локуси (геномів А і В). Тільки у сорту Erato виявлено гетерогенність за «житнім» локусом *Glu-R1*. У гетерогенних сортів тритикале виявлено однотипні поліморфізми за різними локусами: алелі *f* або *h* локусу

Glu-B1 у Vronti, Niove, Kyveli, та Erato; *a* або *c* локусу *Glu-A1* у Dioni, Kyveli, та Erato; *o* або *p* локусу *Gli-A1* у Phaetra та Kyveli. При однакових поліморфізмах сорти відрізнялись за частотами біотипів за цим локусом.

У дослідженій групі грецьких сортів тритикале за локусом *Glu-B1* виявлено чотири алелі, по три алелі ідентифіковано за локусами *Glu-A1*, *Gli-A1* і *Gli-B1* та два за *Glu-R1*, а локус *Gli-R1* виявився мономорфним (табл. 5.22). Переважними алелями були *Gli-A1p*, *Gli-B1h*, *Glu-A1a*, *Glu-R1a*, *Glu-B1f* та *Glu-B1h*.

Таблиця 5.22

Частоти алелів за локусами запасних білків у групі грецьких тритикале

Локус	Алель	Частота
<i>Gli-A1</i>	<i>a</i>	0,09
	<i>p</i>	0,56
	<i>o</i>	0,35
<i>Gli-B1</i>	<i>lt*</i>	0,09
	<i>h</i>	0,75
	<i>d</i>	0,16
<i>Glu-R1</i>	<i>a</i>	0,67
	<i>b</i>	0,33
<i>Glu-A1</i>	<i>b</i>	0,09
	<i>a</i>	0,72
	<i>c</i>	0,19
<i>Glu-B1</i>	<i>g</i>	0,09
	<i>f</i>	0,46
	<i>h</i>	0,38
	<i>u</i>	0,07

Показники генетичної різноманітності групи грецьких тритикале наведено в табл. 5.23. Загалом, у вибірці грецьких тритикале спостерігається

помірний рівень генетичної різноманітності (0,412). Найбільшу генетичну різноманітність визначено для локусу *Glu-B1* (0,631).

Таблиця 5.23

Показники генетичної різноманітності вибірки грецьких тритикале

Локус	Генетична різноманітність за Nei	Ефективна кількість алелів	Кількість алелів за локусом
<i>Gli-A1</i>	0,556	2,3	3
<i>Gli-B1</i>	0,404	1,7	3
<i>Gli-R1</i>	0,000	1,0	1
<i>Glu-A1</i>	0,437	1,8	3
<i>Glu-B1</i>	0,631	2,7	4
<i>Glu-R1</i>	0,442	1,8	3
Середнє	0,412	1,9	3

Групування грецьких зразків тритикале на основі генетичних відстаней за генотипами досліджених локусів методом NJ показано на рис. 5.22.

Найбільш генетично віддаленим від решти зразків виявився сорт Leto. Окремий кластер формують біотиби сортів Phaedra, Vryto і Niove, причому певні біотиби різних сортів мають аналогічні генотипи за локусами запасних білків. Інший, віддалений від попереднього, кластер формують більшість біотипів сорту Kyveli та мономорфний сорт Thisvi. Біотип 5 сорту Kyveli виявився генетично ближчим до сортів Dada та Ekate. Отже, результати дослідження грецьких сортів тритикале виявили значну їхню спорідненість, за винятком сорту Leto. Крім того, більшість сортів є гетерогенними, на відміну від практично мономорфних грецьких сортів пшениці м'якої, що відображає особливості селекції цієї культури в Греції.

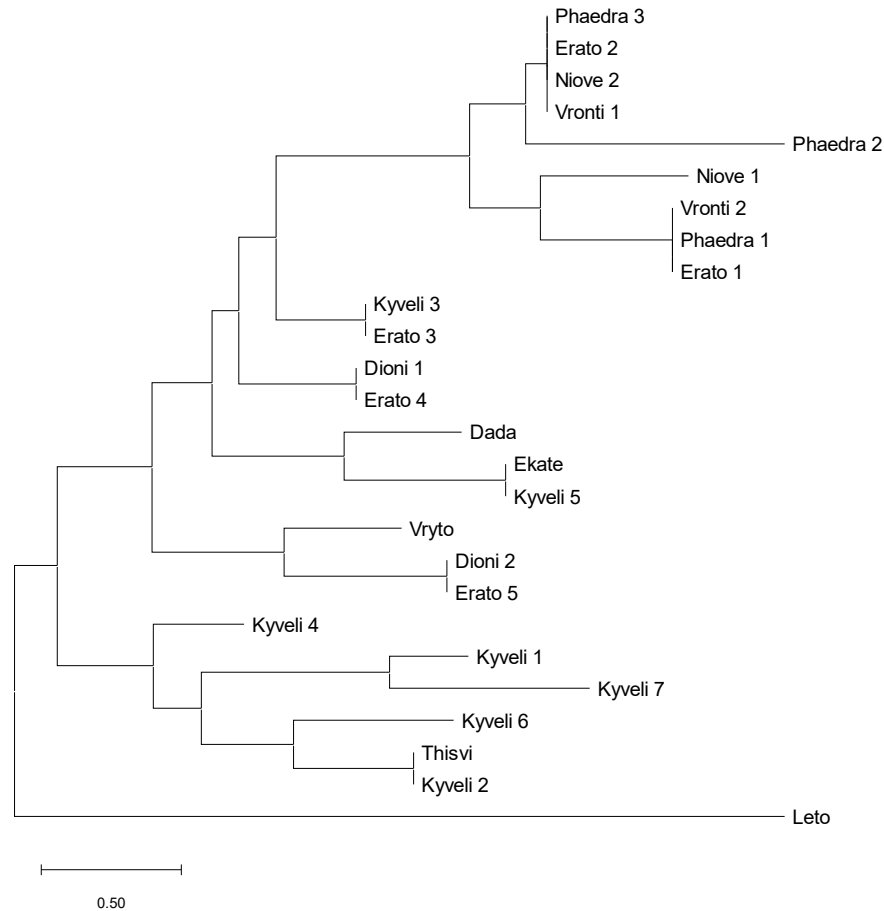
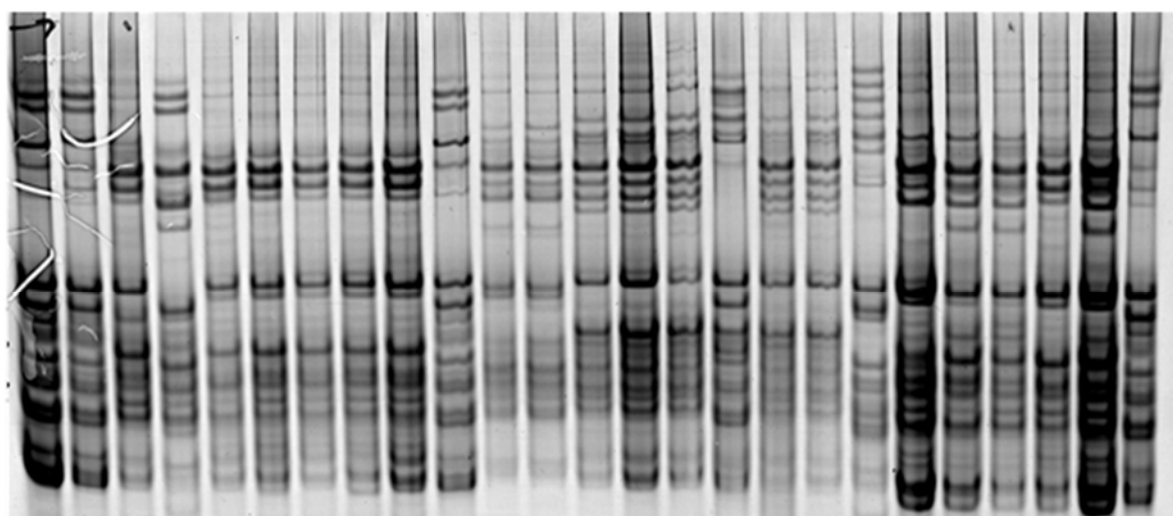


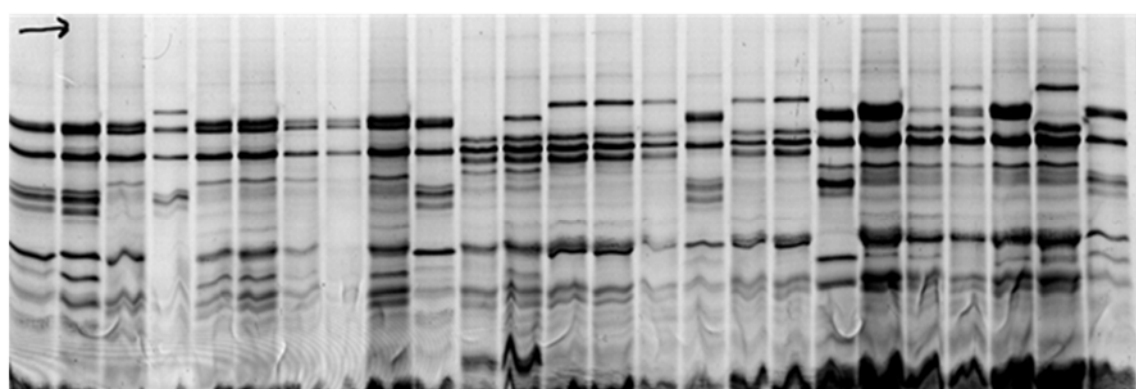
Рис. 5.22 Дендрограма генетичної подібності між грецькими сортами тритикале і біотипами гетерогенних сортів на основі генотипів за локусами запасних білків, побудована з використанням методу NJ

3.2 Аналіз зразків тритикале з колекції НЦГРРУ. Проведено аналіз генотипів зразків тритикале, отриманих з НЦГРРУ, що включають, переважно, зразки селекції ІР (м. Харків) та російський сорт Ярило. Спектри гліадинів тритикале і високомолекулярних субодиниць глютенінів проаналізованих зразків показано на рис. 4.23 та 4.24. Для порівняння на гелі поруч з українськими також нанесено грецькі зразки тритикале.

Генотипи зразків тритикале за гліадиновими локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, локусом секалінів *Gli-R1*, локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1*, *Glu-B1* та локусом високомолекулярних секалінів *Glu-R1* наведено в таблиці 5.24.



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25
A



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25

B

Рис. 5.23 Електрофореграма гліадинів (А) та високомолекулярних субодиниць глютенінів (Б) зразків тритикале (3 – д.284; 5-9 – д.343; 11 – 2576; 12 – Ярило; 13-15, 17, 18 – 2577; 20-24 – ЯТХ65) та м'якої пшениці (1, 10 – Безоста 1; 2, 25 лінія 1В4; 4 – Миронівська 67; 16 – А1; 19 – Панна).

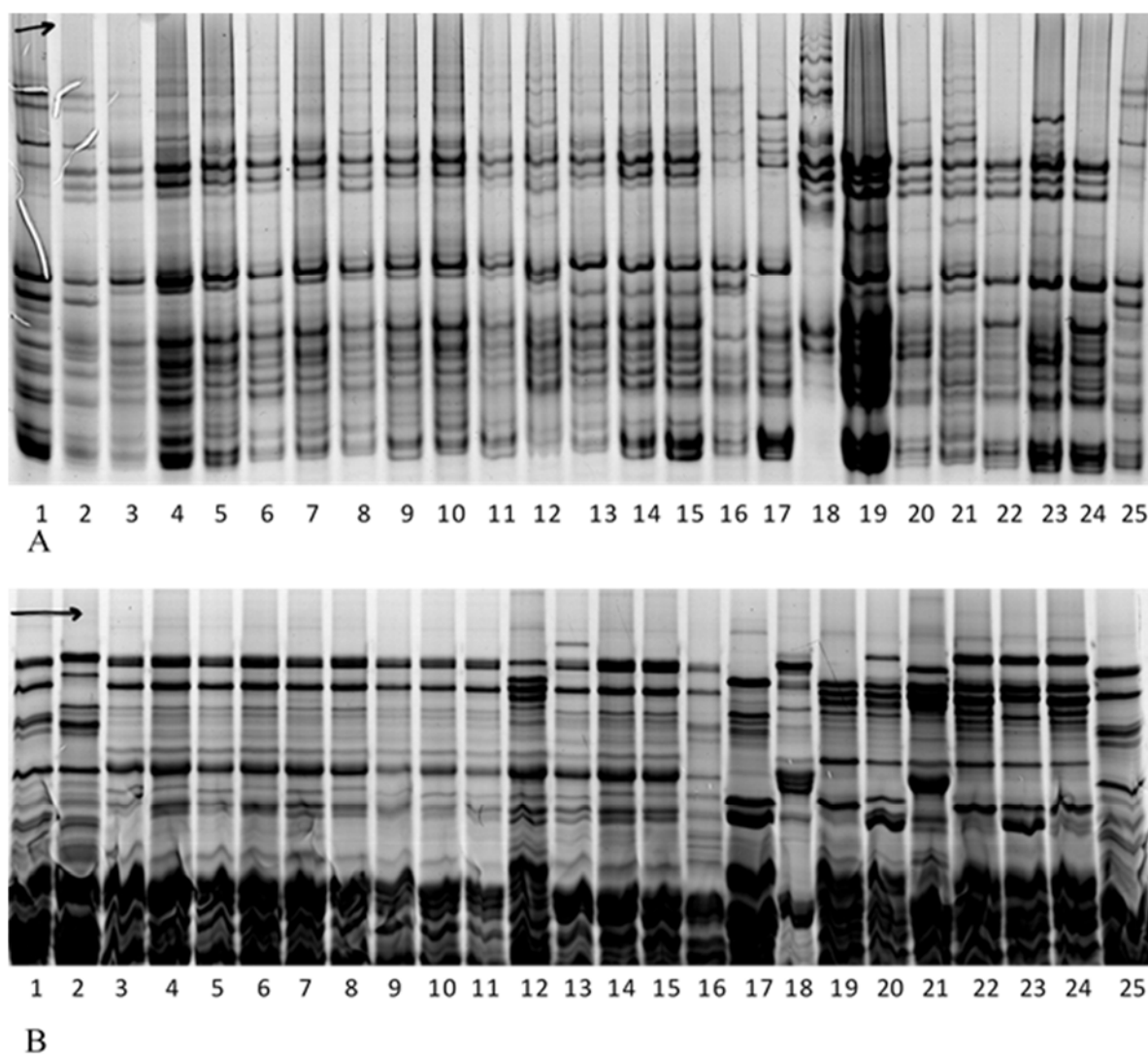


Рис. 5.24 Електрофореграма гліадинів (А) та SDS-електрофореграма відновлених білків (Б) українських та грецьких зразків тритикале, м'якої пшениці, твердої пшениці, жита: *T. aestivum*: 1, 25) Безоста 1; 2) Колумбія; 16) Харківська 30; 17) *T. durum* Харківська 27; 18) жито Gazelle; тритикале: 3) Аист харьковский; 4) Арсенал; 5) ЯТХ 251-07; 6) ЯТХ 257-07; 7) ЯТХ 249-07; 8) ЯТХ 262-07; 9) ЯТХ 2770-07; 10) ЯТХ 2767-07; 11) ЯТХ 2751-07; 12) Ярило; 13) ЯТХ 544-07; 14) ЯТХ 543-07; 15) Жайворонок; 19) Vryto; 20) Thisvi; 21) Leto; 22) Vronti; 23) Niovi; 24) Erato

Таблиця 5.24

**Генотипи зразків тритикале з колекції НЦГРРУ за локусами запасних
білків**

Назва зразка	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-R1</i>
1	2	3	4	5	6	7
2577	<i>m</i>	<i>e</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
2581	<i>m</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
2590	<i>m</i>	<i>h</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>b</i>
284	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
Сокіл	<i>j+f</i>	<i>j+e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
Аїст харківський	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
ЯТХ 26	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
д94	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
343	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
Жайворонок	<i>j+f</i>	<i>j+e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
МЛ21	<i>x*</i>	<i>j*</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c+f</i>
75a	<i>j</i>	<i>j+e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>c</i>
Хлебодар	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>
2587	<i>i</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>h</i>	<i>b</i>
2501	<i>m</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
2576	<i>i</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>b</i>
ЯТХ 257-07	<i>f</i>	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
ЯТХ 544-07	<i>f</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>
ЯТХ 543-07	<i>f</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
Арсенал	<i>j</i>	<i>j+e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
ЯТХ 251-07	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
ЯТХ 2770-07	<i>j</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>
ЯТХ 2751-07	<i>j+f</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>c</i>

Продовж. табл. 5.24

1	2	3	4	5	6	7
ЯТХ 2767-07	$j+f$	j	a	b	u	c
ЯТХ 249-07	$j+f$	$j+e$	a	b	u	c
Ярило	i^*	h	b	b	f	b
ЯТХ 262-07	j	e	d	b	u	c
ЯТХ 65	j	j	$a+b+d$	$b+a$	u	$a+b+c$ $+d$

Вісім зразків виявилися поліморфними за локусами запасних білків. Один із зразків (ЯТХ 65), може бути сумішшю різних зразків. Про це свідчить наявність більше ніж двох алелів за секаліновими локусами. Алелі зразка МЛ21 за гліадиновими локусами *Gli-A1* та *Gli-B1* позначили “ x^* ” і “ j^* ”. Гліадинові спектри цього зразка дещо відрізняються від гліадинових спектрів інших проаналізованих зразків тритикале з НЦГРРУ. У даній колекції зразків ідентифіковано 6 алелів за локусом *Gli-A1*, по 5 алелів за локусами, *Gli-R1*, *Glu-B1*, по 4 алелі за локусами *Gli-B1*, *Glu-R1*, 3 алелі за локусом *Glu-A1*. Деякі зразки мали однакові генотипи за дослідженими локусами (Аїст харківський, ЯТХ 26, д. 94, д. 343, ЯТХ 251-07, ЯТХ 1770-07, біотики зразків Сокіл та Жайворонок харківський). Частоти алелів локусів запасних білків показано в табл. 5.25.

Колекція зразків тритикале НЦГРРУ має середній рівень показника генетичної різноманітності за Nei (0,505), найбільшу різноманітність виявлено за локусами *Gli-A1* (0,757) і *Gli-B1* (0,641), де ефективна кількість алелів дорівнює 4 і 3, відповідно (табл. 5.26). За показниками генетичної різноманітності колекція зразків НЦГРРУ, в середньому, перевищує показник у групі грецьких тритикале.

Таблиця 5.25

Частоти алелів за локусами запасних білків у зразків тритикале

НЦГРРУ

Локус, алель	Частота	Локус, алель	Частота
<i>Gli-A1</i>		<i>Glu-A1</i>	
<i>f</i>	0,148	<i>a</i>	0,074
<i>i</i>	0,074	<i>b</i>	0,852
<i>i*</i>	0,037	<i>c</i>	0,074
<i>j</i>	0,463		
<i>m</i>	0,241		
<i>x*</i>	0,037		
<i>Gli-B1</i>		<i>Glu-B1</i>	
<i>e</i>	0,241	<i>a</i>	0,111
<i>h</i>	0,222	<i>u</i>	0,741
<i>j</i>	0,500	<i>c</i>	0,037
<i>j*</i>	0,037	<i>f</i>	0,074
		<i>h</i>	0,037
<i>Gli-R1</i>		<i>Glu-R1</i>	
<i>a</i>	0,704	<i>b</i>	0,259
<i>b</i>	0,111	<i>c</i>	0,685
<i>c</i>	0,037	<i>d</i>	0,037
<i>d</i>	0,111	<i>f</i>	0,019
<i>e</i>	0,037		

**Показники генетичної різноманітності за локусом вибірки тритикале
НЦГРРУ**

Локус	Генетична різноманітність за Nei	Ефективна кількість алелів	Кількість алелів за локусом
<i>Gli-A1</i>	0,697	3,3	6
<i>Gli-B1</i>	0,641	2,8	4
<i>Gli-R1</i>	0,477	1,9	5
<i>Glu-A1</i>	0,263	1,4	3
<i>Glu-B1</i>	0,430	1,8	5
<i>Glu-R1</i>	0,462	1,9	3
Середнє	0,495	2,2	4,3

У проаналізованій вибірці зразків тритикале колекції НЦГРРУ переважними були наступні алелі: *Gli-A1j*, *Gli-B1j*, *Gli-R1a*, *Glu-A1b*, *Glu-B1u*, *Glu-R1c*. Слід зазначити, що алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1b*, *Glu-B1u* пов'язані з високим рівнем хлібопекарної якості (Wrigley et al., 2009). За локусом високомолекулярних секалінів *Glu-R1*, більшість зразків мають алель, позначений нами *c*. Він кодує секалін, чия рухливість на SDS-електрофореграмі трохи більша, ніж у пшеничної субодиниці 5, кодованої алелем *Glu-D1d* (рис. 5.25). Сорт Ярило та низка інших зразків (рис. 5.23) несуть алель *Glu-R1b*, який кодує два компоненти з більшою рухливістю і аналогічний алелю *b*, ідентифікованому нами раніше у грецьких зразків тритикале (*Vryto*, *Thisvi*, *Dioni*, *Kyveli* та інш.) (рис. 5.20). Зразок ЯТХ 544-07 несе алель *Glu-R1d*, який кодує два компоненти на електрофоретичному спектрі – компонент з рухливістю, аналогічною рухливості компонента алеля *c* та компонент з меншою рухливістю (рисунок 5.25).

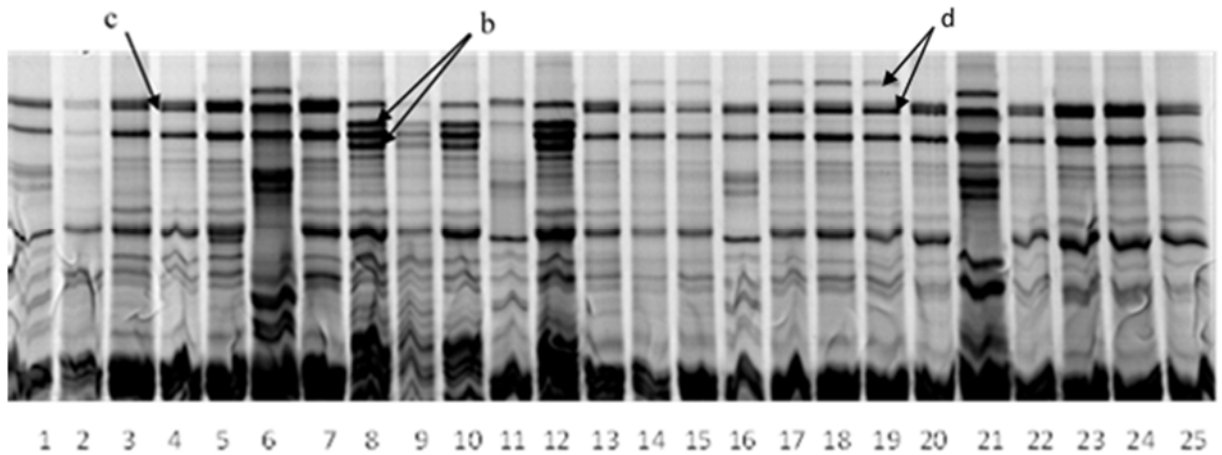


Рис. 5.25 SDS-Електрофореграма відновлених білків зразків тритикале та сортів *T. aestivum*: 1, 16) Безоста 1; тритикале: 2–5) ЯТХ 2751-07; 8–10, 12, 13) Ярило; 14, 15, 17–19) ЯТХ 544-07; 20, 18, 22–25) ЯТХ 543-07; b, c, d – секаліни, кодовані алелями *Glu-R1c* *Glu-R1b* та *Glu-R1d*

На основі генетичних відстаней за локусами запасних білків 27 зразків тритикале розподілились на два кластери, один з яких включав зразки Ярило, 2577, 2581, 2501, 2590, 2587, 2576, інший – решту зразків (рис. 5.26). В останньому кластері виділявся підкластер з сортами Хлебодар, Арсенал, 75a та групою з п'яти зразків із генотипом за локусами запасних білків як у сорту Аїст харківський. Сорти кластера з участю сорту Ярило є схожими за алелями локусів запасних білків на грецькі сорти тритикале, що ймовірно, вказує на залучення матеріалу з СІММУТ для їхнього створення. У всіх цих сортах присутні алелі *Gli-B1h*, *Glu-R1b*. Більше того, сорт Ярило має майже всі алелі досліджених локусів запасних білків (за винятком *Gli-A1*), характерні для грецьких сортів, а також аналогічний спектр секалінів, кодованих локусом *Gli-R1*.

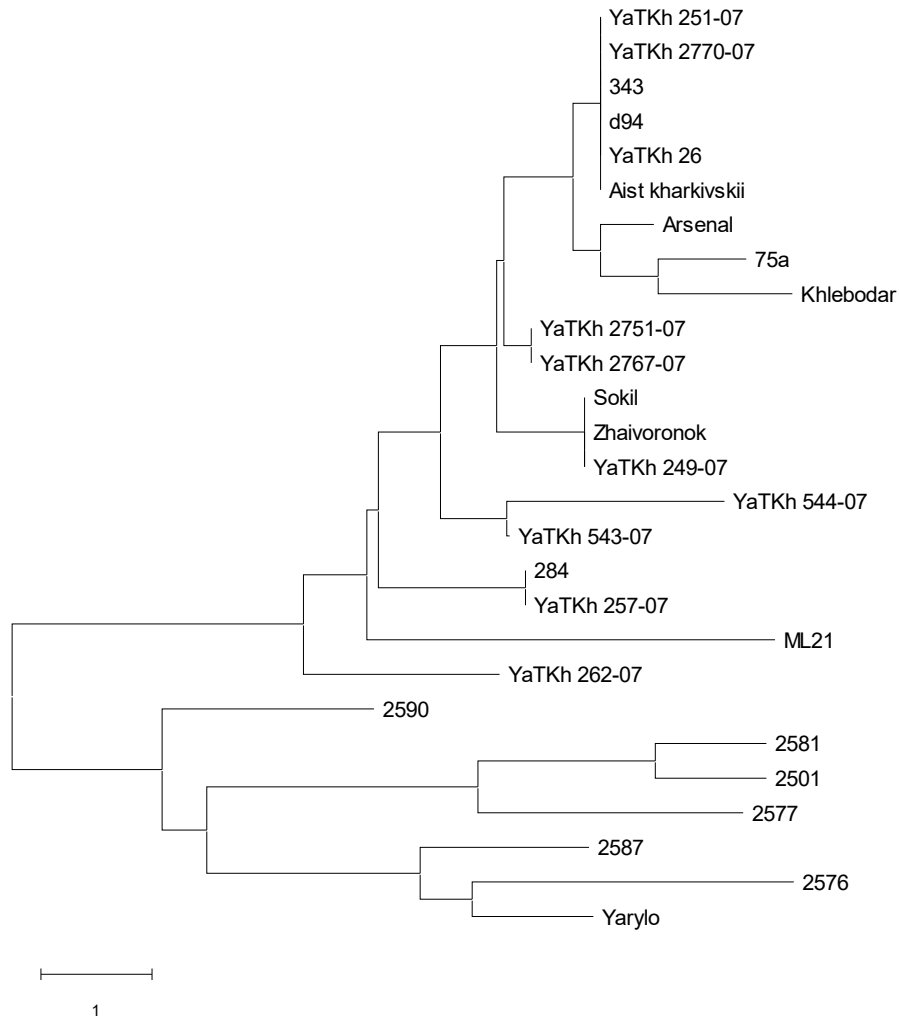


Рис. 5.26 Дендрограма генетичної подібності між зразками тритикале колекції НЦГРРУ, що базується на генотипах за локусами запасних білків, побудована методом NJ

У той же час сорти харківської селекції, що входять в інший кластер, мають свій характерний набір алелів *Gli-R1a*, *Glu-R1c*, *Gli-B1j*, *Glu-B1u*. Спільну дендрограму грецьких і українських зразків показано на рис. 5.27, де видно, що зразок 2576 є генетично спорідненим до сорту Vryto; в одному кластері з грецькими зразками групується сорт Ярило і зразок 2587. Зразки 2590, 2577, 2581, 2501 формують окремий підкластер, який є генетично ближчим до грецьких сортів. Це показує можливості диференціації зразків тритикале за походженням на основі аналізу алелів запасних білків.

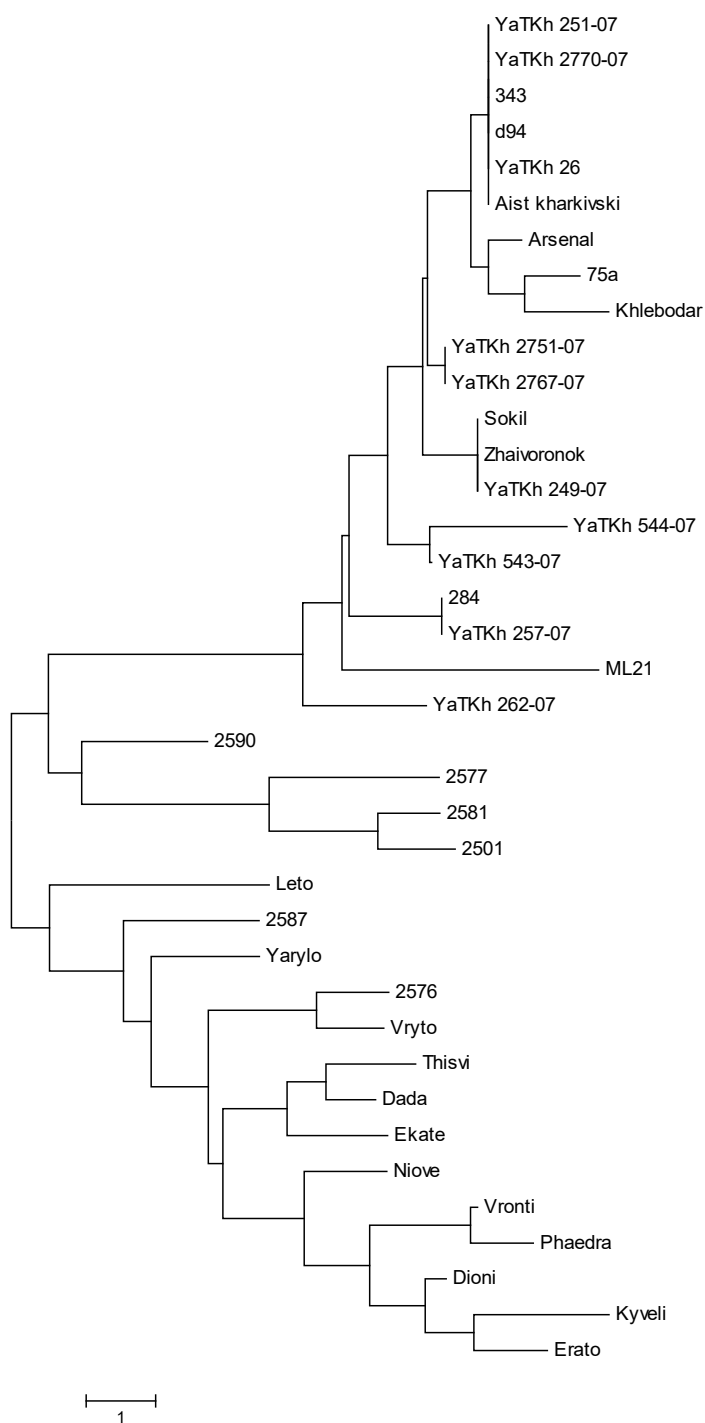


Рис. 5.27 Дендрограма генетичної подібності між зразками тритикале колекції НЦГРРУ та грецькими зразками, що базується на генотипах за локусами запасних білків, побудована методом NJ

5.4 Різноманітність грецьких комерційних та місцевих сортів пшениці твердої за локусами запасних білків

Пшениця тверда *T. durum* (ВВАА) є важливою сільськогосподарською культурою Середземноморського регіону. У цьому розділі наведено результати дослідження грецьких зразків пшениці твердої – комерційних сортів та місцевих популяцій з різних регіонів Греції. Досліджувана вибірка включала десять комерційних сортів пшениці твердої (Mexicalli E, Athos, Selas, Skiti, Syros, Sifnos, Kallithea, Pontos, Papadakis, Anna), з яких три останні – новостворені сорти, три старих сорти (Lemnos, Electra та Nteves) і сімнадцять грецьких місцевих популяцій пшениці твердої. Електрофоретичні спектри гліадинів сортів та частини місцевих популяцій *T. durum* показано на рис. 5.28.

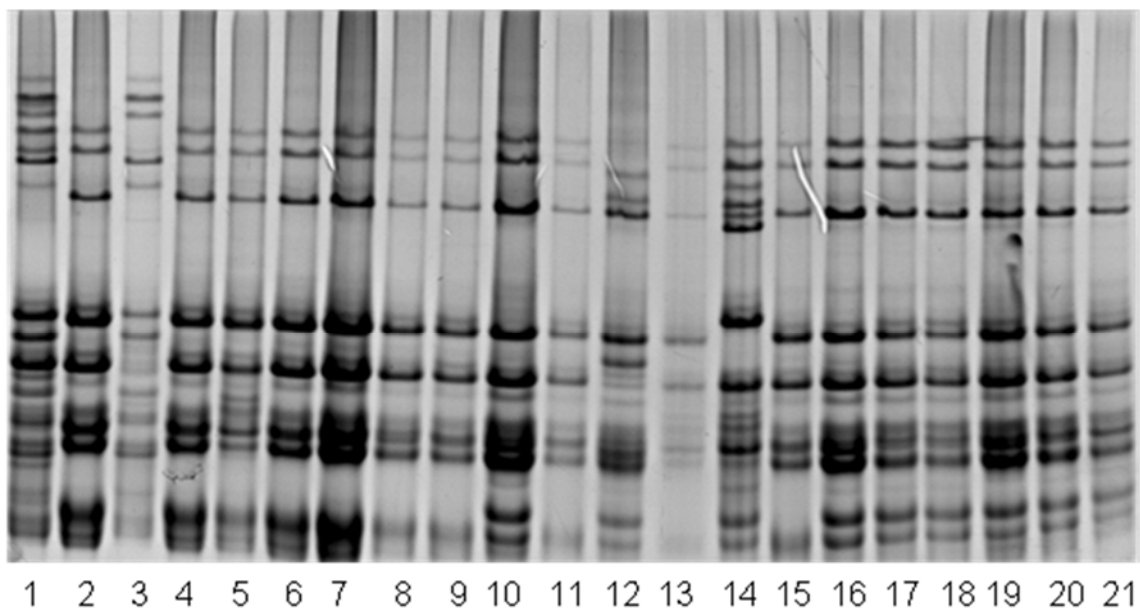


Рис. 5.28 Електрофореграма гліадинів (електрофорез у кислому середовищі) грецьких сортів *T. durum* Mexicalli (2), Selas (4, 11), Skiti (5, 13), Stinos (6), Pontos (7), Papalakis (8), Anna (9, 15), Kallithea (10), Athos (12), Syros (14), Electra (16); місцевих популяцій *T. durum* N 4679 (17), Population of Samos (18), Population of Kos (19), Mavratheri (20), Aegean black-awned (21); *T. aestivum* лінія 1A1 з *Gli-A1m* (1), сорт Безоста 1 (3)

На рис 5.29 наведено електрофореграму високомолекулярних субодиниць глютенінів цих зразків.

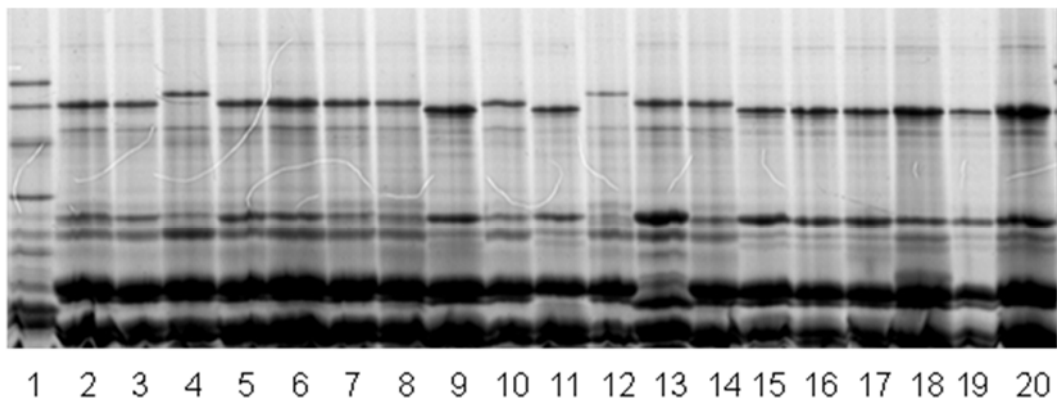


Рис. 5.29 SDS-Електрофореграма запасних білків грецьких сортів *T. durum* Mexicalli (2), Selas (3, 10), Skiti (4, 12), Stinos (5), Pontos (6), Papalakis (7), Anna (8, 14), Kalithea (9), Athos (11), Syros (13), Electra (15); місцевих популяцій *T. durum* N 4679 (17), Population of Samos (18), Population of Kos (19), Mavratheri (20), Aegean black-awned (21); лінія А1 *T. aestivum* на основі сорту Безоста 1 (1).

Можна бачити однотипність електрофоретичних спектрів запасних білків у більшості наведених на рис. 5.28 і 5.29 зразків, причому подібними є не тільки група комерційних сортів (Mexicalli, Selas, Skiti, Stinos, Pontos, Papalakis, Anna, Kalithea, Electra), а й деякі зразки місцевих популяцій (N 4679, Population of Samos, Population of Kos, Mavratheri, Aegean black-awned), які мають в омега-гліадиновій зоні гліадинового спектру лише три компоненти та два компоненти з близькою рухливістю в зоні високомолекулярних субодиниць глютенінів. Їхній електрофоретичний спектр є відносно «збідненим» за кількістю компонентів, порівняно зі спектрами інших зразків з місцевих популяцій, показаних на рис. 5.30 та 5.31.

Електрофоретичний аналіз запасних білків виявив, що п'ять місцевих популяцій, зареєстрованих в Hellenic Gene Bank як пшениця тверда *T. durum*, насправді є пшеницею м'якою *T. aestivum* (рис. 5.32)

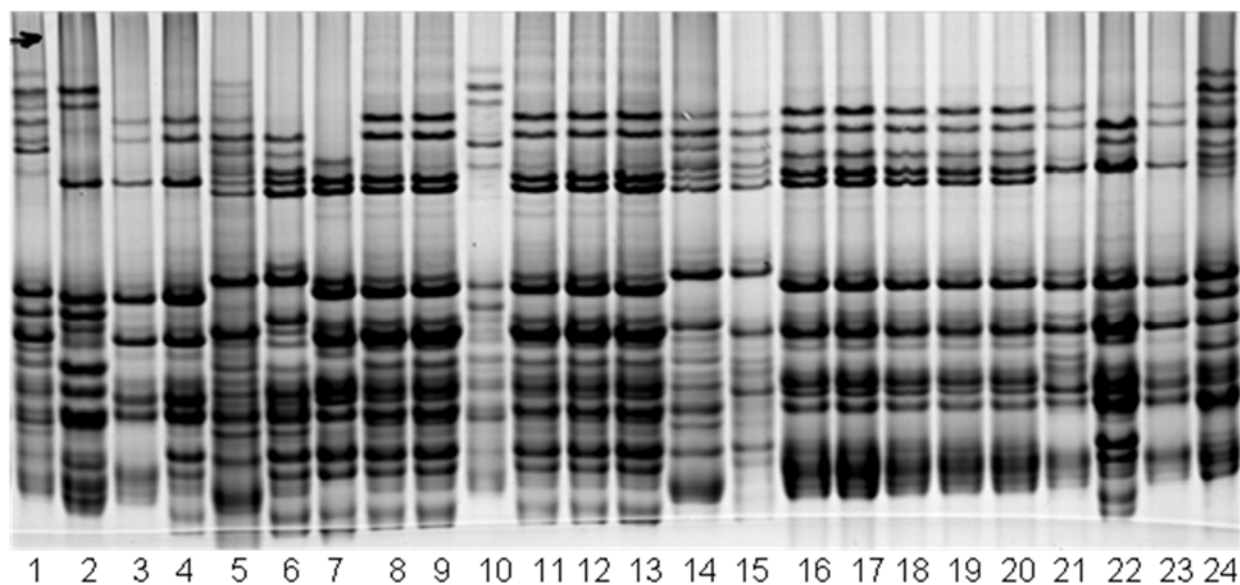


Рис. 5.30 Електрофореграма гліадинів грецьких сортів місцевих популяцій *T. durum* Aegean black-awn (4), Local of Heraklio (6), Local of Thessalia (7), Dimini Aetoloakarnanias (16–20), Chios white-awn (21), Population of Chios (22), грецьких сортів *T. durum* Anna (3, 23), Lemnos (5, 14), Nteves (8, 9, 11–13), Syros (15), *T. aestivum* лінія 1A1 з *Gli-A1m* (1), сорт Краснодонка з *Gli-B1h* (2), Безоста 1 (10), Рання 93 з *Gli-A1r* (24)

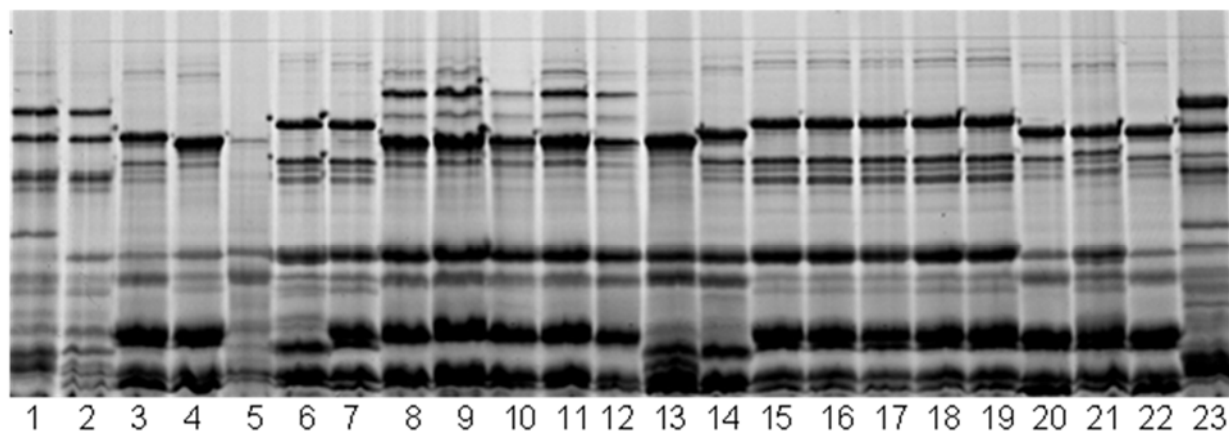


Рис. 5.31 SDS-Електрофореграма запасних білків грецьких місцевих популяцій *T. durum* Aegean black-awn (4), Local of Heraklio (6), Local of Thessalia (7), Dimini Aetoloakarnanias (16–19), Chios white-awn (20), Population of Chios (21), грецьких сортів *T. durum* Anna (3, 22), Lemnos (5, 13), Nteves (8–12), Syros (14); *T. aestivum*: лінія A1 з *Gli-A1m* (1), сорт Краснодонка з *Gli-B1h* (2), Безоста 1 (10), Рання 93 з *Gli-A1r* (23)

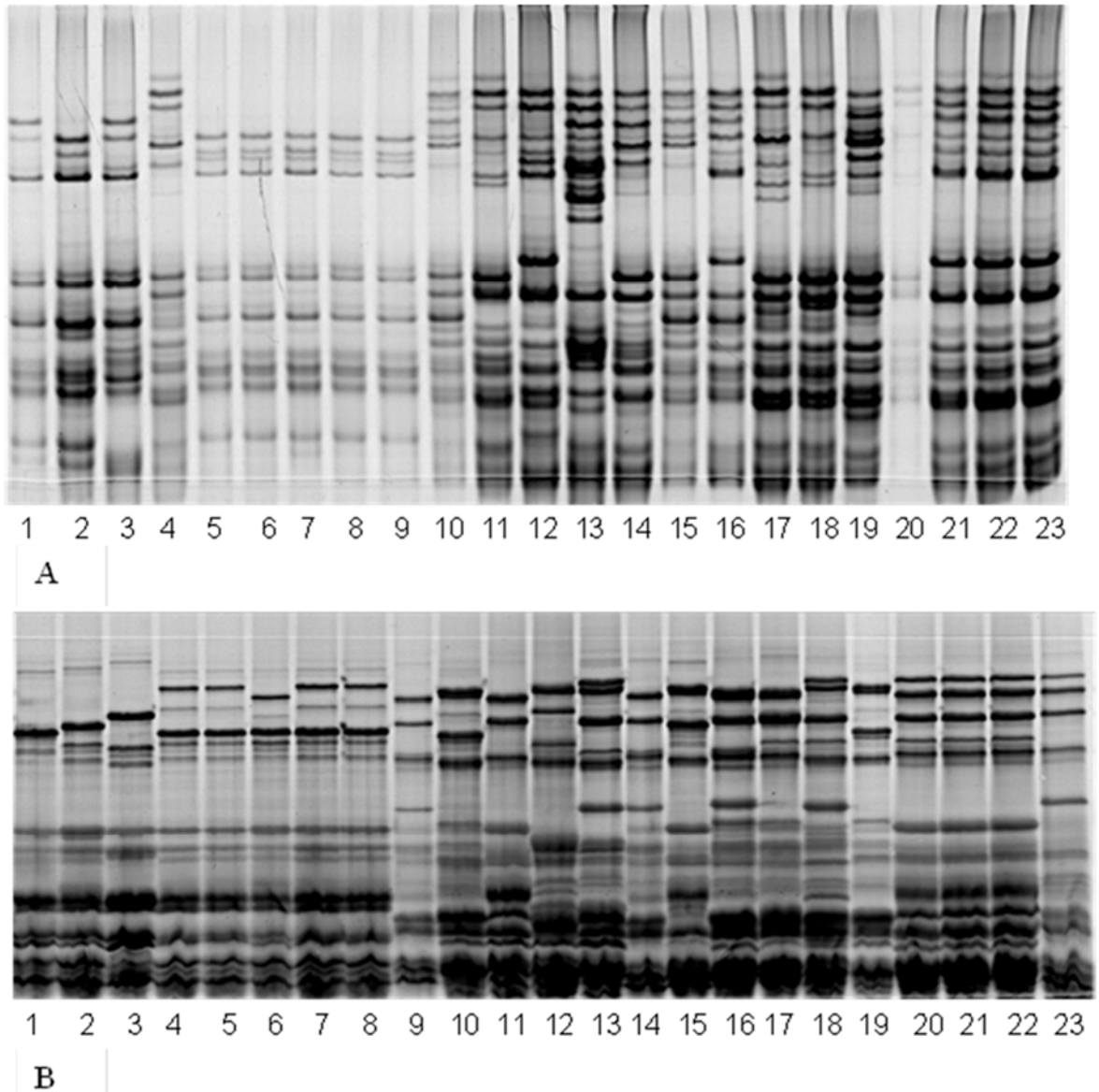


Рис. 5.32 Електрофореграма гліадинів (електрофорез в кислому середовищі) (А) та SDS-електрофореграма загального білку зерна (В) грецьких місцевих популяцій *T. durum* Population of Samos (1), Population of Chios (2), Chios white-awn (3), Chios red wheat (5–9); грецьких зразків місцевих популяцій, що виявились зразками *T. aestivum* N 1783 (13), Population of Lesbos (15), Argolian black-awn (19), Black-awn of Corfu (20–23), сортів *T. aestivum* лінія 1А1 (10, 15), сорт Skala (11), Kremena (12), Longbow (13), лінія 1В4 (17), Одеська червоноколоса (18), лінія AR-сс (19).

Зразками пшениці м'якої виявились зразки, зареєстровані як *Durum Aetoloakarnanias*, *Argolian black-awn*, *Black-awn of Corfu*, No 1783, та *Population of Lesvos*, які мають в електрофоретичному спектрі білки, кодовані локусами *Gli-D1* і *Glu-D1* (табл. 5.27).

Генотипи грецьких сортів пшениці твердої (районованих, старих і новостворених) та місцевих популяцій за локусами гліадинів (*Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-A2*, *Gli-B2*) та високомолекулярних субодиниць глютенінів (*Glu-A1*, *Glu-B1*) наведено в табл. 5.27.

Для запису алелів гліадинів локусів *Gli-A1*, *Gli-B1* нами використано позначення алелів, що кодують блоки гліадинів, з каталогів для відповідних алелів *T. aestivum* (Metakovsky, 1991). Такий підхід було застосовано вперше саме в нашій роботі (Xynias et al., 2011), оскільки іншими авторами для однакових блоків гліадинів у *T. aestivum* і *T. durum* використовувались різні позначення (Кудрявцев, 2007; Melnikova et al., 2012). Для ідентифікації спільних блоків гліадинів у грецьких сортів пшениці твердої було використано сорти-стандарти гліадинових блоків *T. aestivum*, рекомендовані Метаковським (Metakovsky, 1991). Подібний підхід (однакові позначення алелів, що кодують однакові блоки компонентів) є звичним для позначення алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць наприклад, Xu et al. (2009), Riefolo et al. (2011).

Серед зразків *T. durum* гетерогенними за локусами запасних білків були комерційний сорт *Kallithea* (за локусом *Gli-A1*), старий сорт *Nteves* (за *Gli-B1* та *Glu-A1*), два зразки місцевих популяцій – *Chios red-wheat* за локусом *Glu-A1* та *Chios white-awn* за *Glu-B1* (табл. 5.27).

Таблиця 5.27

Генотипи за локусами запасних білків у грецьких зразків пшениці твердої

Назва	Тип сорту	Примітка	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Gli-A2</i> ¹	<i>Gli-B2</i> ²	<i>Gli-D1</i> ³	<i>Glu-D1</i> ³
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Mexicalli E	Комерційний сорт		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>l</i>	<i>l</i>		
Athos	Комерційний сорт		<i>b^{d*}</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	<i>2</i>	<i>4</i>		
Selas	Комерційний сорт		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>l</i>	<i>l</i>		
Skiti	Комерційний сорт		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>l</i>	<i>2</i>		
Syros	Комерційний сорт		<i>r</i>	<i>in*</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>2</i>	<i>3</i>		
Sifnos	Комерційний сорт		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>l</i>	<i>l</i>		

Продовж. табл. 5.27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Kallithea	Комерційний сорт		$r+g$	h	c	e	2	4		
Pontos	Комерційний сорт		r	h	c	u	1	1		
Papadakis	Комерційний сорт		r	h	c	u	1	7		
Anna	Комерційний сорт		r	h	c	u	1	1		
Aegean black-awn	Популяція		r	h	c	e	2	1		
Lemnos	Старий сорт		m	in^*	c	e	5	5		
Dimini Aetoloakarnanias	Місцева популяція		r	hn^*	c	d	1	4		
Durum Aetoloakarnanias	Місцева популяція	$T.$ <i>aestivum</i>	d	$o+m+$ h	$a+c$	$a+u+h$				$a+d$
Mavratheri	Місцева популяція		r	h	c	e	2	1		

Продовж. табл. 5.27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Local of Thessalia	Місцева популяція		<i>p</i>	<i>hn*</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	2	1		
Population of Kos	Місцева популяція		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	2	4		
Nteves	Старий сорт		<i>r</i>	<i>hno*+</i> <i>d</i>	<i>a+b</i>	<i>e</i>	2	6		
Argolian black- awn	Місцева популяція	<i>T.</i> <i>aestivum</i>	<i>k</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>i</i>			<i>b</i>	<i>a</i>
Population of Samos	Місцева популяція		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	2	1		
Local of Heraklio	Місцева популяція		<i>br^d*</i>	<i>in*</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	2	6		
Chios white-awn	Місцева популяція		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>d+u</i>	1	2		
Chios red wheat	Місцева популяція		<i>rn*</i>	<i>hl*</i>	<i>a+b</i>	<i>h</i>	2	1		

Продовж. табл. 5.27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Black-awn of Corfu	Місцева популяція	<i>T.</i> <i>aestivum</i>	<i>o</i>	<i>o</i>	<i>a</i>	<i>u</i>			<i>e</i>	<i>d</i>
Ac. No 4679	Місцева популяція		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	2	1		
Ac. No 1783	Місцева популяція	<i>T.</i> <i>aestivum</i>	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>			<i>f</i>	<i>a</i>
Electra	Старий сорт		<i>r</i>	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	2	4		
Population of Lesvos	Популяція	<i>T.</i> <i>aestivum</i>	<i>m</i>	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>e</i>			<i>f</i>	<i>a</i>
Population of Chios	Популяція		<i>rn</i> *	<i>h</i>	<i>c</i>	<i>f</i>	2	4		

Примітки:

- * нові алелі
- ^{1,2} Умовні позначення алелів *Gli-A2* і *Gli-B2* у цьому наборі зразків, однакові цифри відповідають однаковим алелям
- ³ пшениця м`яка

У загальній вибірці виявлено 7 алелів локусів *Gli-A1* і *Gli-B2*, 6 – локусу *Gli-B1*, 5 – локусу *Glu-B1*, по 3 алеля локусів *Glu-A1* і *Gli-A2*. Алелі, позначені однією буквою, аналогічні відповідним алелям, виявленим у м'якої пшениці. Алелі, назва яких має два і більше символів, позначені нами і, ймовірно, притаманні лише твердій пшениці. Алелі локусів *Gli-A2* і *Gli-B2* позначені цифрами, де однакові цифри відповідають однаковим алелям. Переважними алелями в загальному для колекції грецьких зразків *T. durum* є *Gli-A1r* (у 73% зразків), *Gli-B1h* (71%), *Glu-A1c* (92%), *Glu-B1e* (42%), *Gli-A1-2* (58%), *Gli-B2-1* (46%) (табл. 5.28). Варто відмітити, що переважними за локусами запасних білків основних локусів запасних білків хромосом 1А і 1В є саме алелі, спільні для *T. durum* і *T. aestivum* (*Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Glu-B1e*), проте у *T. aestivum* вони не є переважними.

Таблиця 5.28

Частота алелів за локусами запасних білків у грецьких сортах твердої пшениці і місцевих популяцій

Локус алель	Частота алеля у		
	загальній вибірці	сортів	місцевих популяціях
1	2	3	4
<i>Gli-A1</i>			
<i>r</i>	0,729	0,792	0,667
<i>r n*</i>	0,083		0,167
<i>m</i>	0,042	0,083	
<i>p</i>	0,042		0,083
<i>b^{d*}</i>	0,042	0,083	
<i>br^{d*}</i>	0,042		0,083
<i>g</i>	0,021	0,042	
<i>Gli-B1</i>			
<i>h</i>	0,708	0,833	0,583
<i>in*</i>	0,125	0,167	0,083

Продовж. табл. 5.28

1	2	3	4
<i>hn*</i>	0,083		0,167
<i>hl*</i>	0,042		0,083
<i>hno*</i>	0,021		0,042
<i>d</i>	0,021		0,042
<i>Glu-A1</i>			
<i>c</i>	0,917	1,000	0,833
<i>a</i>	0,042		0,083
<i>b</i>	0,042		0,083
<i>Glu-B1</i>			
<i>e</i>	0,417	0,333	0,500
<i>u</i>	0,333	0,583	0,292
<i>d</i>	0,188	0,083	0,083
<i>h</i>	0,042		0,083
<i>f</i>	0,021		0,042
<i>Gli-A2</i>			
<i>2</i>	0,583	0,333	0,833
<i>1</i>	0,375	0,583	0,167
<i>5</i>	0,042	0,083	
<i>Gli-B2</i>			
<i>1</i>	0,458	0,417	0,500
<i>4</i>	0,250	0,250	0,250
<i>2</i>	0,083	0,083	0,083
<i>6</i>	0,083		0,167
<i>3</i>	0,042	0,083	
<i>5</i>	0,042	0,083	
<i>7</i>	0,042	0,083	

Було проведено порівняння частот алелів локусів запасних білків між вибірками сортів та місцевих популяцій. Виявилось, що за більшістю локусів переважними є аналогічні алелі в обох вибірках (*Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Gli-B2-1*). Відмінності за переважними алелями спостерігались за локусами *Glu-B1* і *Gli-B2*. Серед сортів твердої пшениці переважали алелі *Glu-B1u* і *Gli-A2-1*, тоді як серед місцевих популяцій – алелі *Glu-B1e* і *Gli-A2-2*. Досліджувані вибірки розрізнялись за кількістю та набором алелів за локусами запасних білків (табл. 5.28, 5.29). За локусом *Gli-A1* обидві вибірки мали по чотири алелі, проте алелі *m*, *g* і *b^{d*}* ідентифіковано тільки у сортів, тоді як алелі *rn**, *p*, і *br^{d*}* зустрічались тільки в місцевих популяціях. За локусом *Gli-B1* у сортів детектовано два алелі, у місцевих популяцій – шість. За локусом *Glu-A1* сорти були мономорфні – мали алель *Glu-A1c*, тоді як у місцевих популяцій виявлено три алелі. За локусом *Glu-B1* сорти також мали менше алелів (три) порівняно з місцевими популяціями (шість). За локусами шостої гомеологічної групи *Gli-A2*, *Gli-B2* більший набір алелів виявлено саме у сортів: 3 і 6, відповідно, порівняно з 2 і 4 у місцевих популяцій. Генетична різноманітність за Nei колекції зразків пшениці має середній рівень (0,498) (табл. 5.29). Більше значення цього показника виявлено в групі місцевих популяцій, порівняно з вибіркою сортів. Різниця між цими групами більш відчутна при порівнянні середніх значень генетичної різноманітності за Nei на основі локусів запасних білків хромосом 1 гомеологічної групи (0,517 у місцевих популяцій і 0,294 у сортів).

Отже, можна відмітити більшу різноманітність алелів проламінових локусів у місцевих популяцій твердої пшениці, порівняно з вибіркою сортів. Більшість сучасних сортів мають фіксовану асоціацію алелів *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Glu-B1u*, *Glu-A2-1*. Найбільш ймовірною причиною формування такої стабільної асоціації є пов'язаність цих алелів з високим рівнем якості пасти. Ще однією причиною може бути формування коадаптивних асоціацій – присутність цих маркерних алелів може бути пов'язана зі стійкістю до стресових факторів під час вегетації. Про це свідчить існування аналогічної переважної асоціації за трьома маркерними локусами у місцевих популяцій – *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*.

Таблиця 5.29

Показники генетичної різноманітності колекції грецьких зразків пшениці твердої (Н – генетична різноманітність за N_e , n_e – ефективна кількість алелів, n_a – кількість алелів за локусом)

Локус	Сорти			Популяції			Разом		
	Н	n_e	n_a	Н	n_e	n_a	Н	n_e	n_a
<i>Gli-A1</i>	0,357	1,56	4	0,513	2,06	4	0,454	1,83	7
<i>Gli-B1</i>	0,278	1,39	2	0,615	2,60	6	0,474	1,90	6
<i>Glu-A1</i>	0,000	1,00	1	0,291	1,41	3	0,156	1,18	3
<i>Glu-B1</i>	0,542	2,18	3	0,649	2,85	5	0,678	3,10	5
<i>Gli-A2</i>	0,542	2,18	3	0,278	1,39	3	0,518	2,07	3
<i>Gli-B2</i>	0,735	3,78	6	0,653	2,88	4	0,709	3,43	7
Середнє для 6 локусів	0,409	2,01	3	0,500	2,20	4	0,498	2,25	5
Середнє для <i>Gli-1</i> . <i>Glu-1</i>	0,294	1,53	3	0,517	2,23	5	0,440	2,00	5

На дендрограмі, побудованій на основі генотипів за проламіновими локусами грецьких зразків пшениці твердої за локусами запасних білків виділяються три кластери (рис. 5.33). Найбільш численний кластер включає підкластер, куди входять більшість сучасних грецьких сортів (сім), а також дві місцеві популяції – Chios white awn і Dimini Aetoloakarnanias. Другий підкластер включає старий сорт Lemnos, сучасний сорт Syros та місцеві популяції Local of Thessalia та Local of Heraklio. В другому кластері переважають місцеві популяції. Окремий кластер складають старий поліморфний сорт Nteves та місцева популяція Chios red wheat.

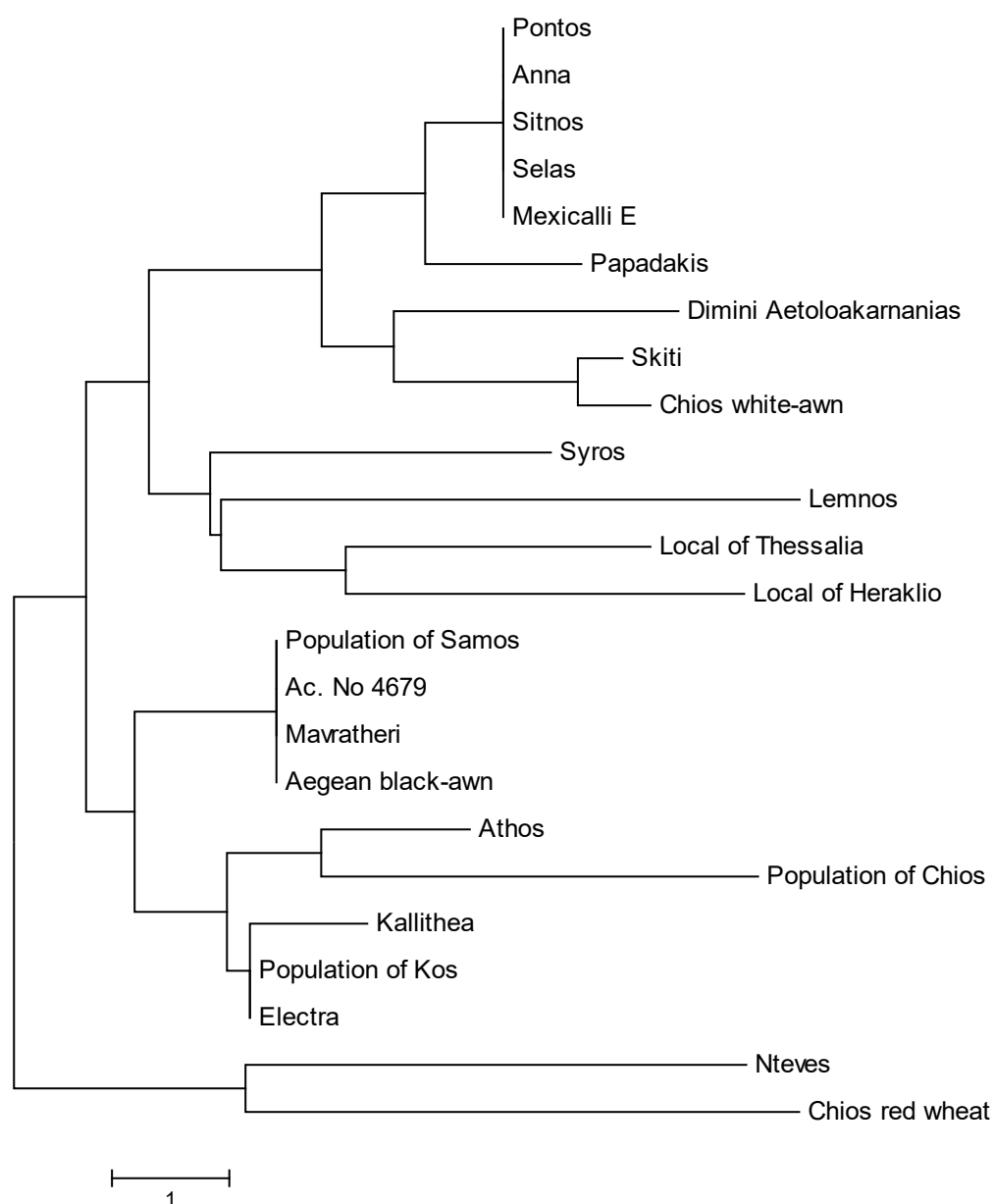


Рис. 5.33 Дендрограма генетичної подібності між зразками колекції грецьких зразків пшениці твердої, що базується на генотипах за локусами запасних білків, побудована методом NJ.

Отже, переважні алелі за гліадиновими *Gli-A1* і *Gli-B1*, а також за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1* та *Glu-B1* у групах сортів та місцевих популяцій були подібні до алелів, ідентифікованих у пшениці м'якої згідно каталогів Payne and Lawrence (1983) та Metakovsky (1991). Переважний алель *Gli-B1h* і рідкісний алель *h1**, який виявлено лише у Chios red wheat, кодують гамма-гліадин γ -45 як у алелів *Gli-B1^{db}* та *Gli-B1^{dc}*, згідно з позначеннями каталогу

гліадинів пшениці твердої Кудрявцева (2007). Рідкісні алелі *Gli-B1hn** та *hno** мають компонент, подібний до γ -44. Такий компонент, також виявлено у іспанських зразків пшениці твердої, що несуть алелі *Gli-B1new-1* and *new-3* (Aguiriano et al., 2006) та у носіїв алелів *Gli-B1^{de}* та *Gli-B1^{dl}* за Кудрявцевим (2007). Алель *Gli-B1in**, що кодує компонент γ -42, характерний для носіїв алеля *Gli-B1^{da}* згідно з каталогом Кудрявцева (2007), було виявлено у лише трьох зразків – двох сортів Syros і Lemnos і однієї популяції Local of Heraklio (табл. 5.27). Відомо, що γ -гліадини, кодовані генами локусу *Gli-B1*, можуть слугувати генетичними маркерами якості глютену, через їхнє тісне зчеплення з генами низькомолекулярних субодиниць глютенінів локусу *Glu-B3* (Feillet et al., 1988; Rogna et al., 1990). Було показано, що практично завжди присутність гліадина γ -42 пов'язана з алелями низькомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-B3b* та *i*, а носії таких алелів мають низьку якість пасти (Payne et al., 1984a; Carrillo et al., 2000). З іншого боку, зразки з гліадиновим компонентом γ -45 мають високу якість, коли відповідні гліадинові гени зчеплені з алелями *Glu-B3a* та *c*, середній рівень якості при зчепленні з алелями *Glu-B3d, f, g*, та *h*, і низьку якість у поєднанні з алелем *Glu-B3e* (Carrillo et al., 2000). Однак Sissons et al. (2005) повідомили, що алель *Glu-B3f* також був пов'язаний з низькою якістю. Гліадиновий компонент γ -42, переважно пов'язаний з низькою силою глютену, було ідентифіковано у трьох зразків (12,5% грецьких зразків) – у сучасного сорту Syros, старого сорту Lemnos і місцевої популяції Population of Heraklio (8,3% місцевих популяцій, табл. 5.27), які входять в окремий підкластер на дендрограмі. Частка зразків з компонентом γ -42 (алель *Gli-B1^{da}* згідно з Кудрявцевим (2007)) серед іспанських ландрас була 16,6% (Aguiriano et al., 2006). Частота алеля з γ -42, виявлена серед грецьких зразків пшениці твердої, знаходиться на рівні середньої частоти алеля *Glu-B3b*, асоційованого з γ -42, визначеної у ландрас твердої пшениці з Південно-Східної Європи, 14,29% (Moragues et al., 2006). Частка алеля *Gli-B1h*, пов'язаного з високою якістю, становить 71% серед грецьких зразків та 83% серед грецьких сортів. Цей алель (*Gli-B1^{dc}* згідно з Кудрявцевим (2007)) є найбільш поширеним (0,49 серед світової колекції 437 сортів пшениці твердої), однак його частота варіює залежно від країни

походження і досягає 79% серед італійських сортів, 69% серед французьких сортів (Кудрявцев, 2007; Melnikova et al., 2010).

Частота алеля *Glu-A1c* у грецьких зразків становить 92% та 100% серед вибірки сортів, що узгоджується з даними аналізу світових колекцій сортів пшениці твердої, де частота цього алеля становила 83,5%, зокрема 97% серед французьких сортів (Branlard et al., 1989). Аналогічно, переважання алелів *GluB1e*, *Glu-B1u* (раніше позначеного *Glu-B1b*), *Glu-B1d* у грецьких зразків є також типовим для генофонду світових сортів пшениці твердої (Branlard et al., 1989; Janni et al., 2018) та ландрас (Chacón et al., 2020).

5.5 Різноманітність колекції зразків *T. spelta* за локусами запасних білків

T. spelta – плівчаста гексаплоїдна пшениця (ВВААDD, $2n = 6x = 42$) (Szabó and Hammer, 1995). При обмолоті колос плівчастої пшениці розпадається на колоски. Спельта є «реліктовою культурою» в країнах Центральної Європи та вирощується в низці інших країн Європи і світу. Обсяги її вирощування значно менші за площі під пшеницею м'якою *T. aestivum* з такою ж геномною формулою, яка є голозерною і характеризується легким обмолотом. Спельта менш вимоглива до рівня добрив та необхідності обробки пестицидами, більш стійка до певних несприятливих умов навколишнього середовища, хоча і менш урожайна, порівняно з *T. aestivum* (Kohajdová and Karovičová, 2008; Neeson, 2011), тому в останні роки відновлюється інтерес до цієї культури в різних країнах світу для екологічного (органічного) землеробства. Спельти розділяють на дві групи – європейська *supraconvar. spelta* та азіатська спельта *supraconvar. kuckuckianum* Gökg. ex Dorof. (Szabó and Hammer, 1995). Археологічні дослідження свідчать про знахідки спельти в період Пізнього Неоліту в Центральній Європі та її широке поширення в Бронзовому віці у Північній Європі (Nesbitt and Damuel, 1995). У даному підрозділі наведено результати дослідження різноманітності за локусами запасних білків колекції зразків *T. spelta* НЦГРРУ.

Колекція НЦГРРУ включала 16 зразків *T. spelta*, з яких 15 належать до європейських спельт і 1 – до азіатської (табл. 5.30). Європейські спельти в колекції

представлені 5 різновидами (*amissum*, *arduini*, *duhamelianum*, *album*, *caeruleum*). Генотипи зразків *T. spelta* за локусами запасних білків наведено в табл. 5.30, а частоти алелів – у табл. 5.31.

Таблиця 5.30

Генотипи зразків *T. spelta* колекції НЦГРРУ за локусами запасних білків

№ зразка	Різнovid (var.)	<i>Gli- A1</i>	<i>Gli- B1</i>	<i>Gli- D1</i>	<i>Gli- A3</i>	<i>Glu- A1</i>	<i>Glu- B1</i>	<i>Glu- D1</i>
UA0300102	<i>amissum</i>	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300101	<i>duhamelianum</i>	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300103	<i>duhamelianum</i>	<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>d</i>
UA0300076	<i>arduini</i>	<i>x</i>	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
UA0300306	<i>duhamelianum</i>	<i>x</i>	<i>ps*</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
UA0300075	<i>griseoturanore- cens</i>	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>a</i>
UA0300259	<i>duhamelianum</i>	<i>if</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300246	<i>album</i>	<i>m</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>hs*</i>	<i>a</i>
UA0300227	<i>amissum</i>	<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300300	<i>duhamelianum</i>	<i>if</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300074	<i>caeruleum</i>	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300218	<i>caeruleum</i>	<i>j</i>	<i>k</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>a</i>
UA0300304	<i>album</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300302		<i>x</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>d</i>
UA0300111	<i>album</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>
UA0300301	<i>duhamelianum</i>	<i>if</i>	<i>hs*</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>be</i>	<i>a</i>

Таблиця 5.31

Частоти алелів локусів запасних білків у зразків колекції *T. spelta*

Локус, алель	Частота	Локус, алель	Частота
<i>Gli-A1</i>		<i>Gli-A3</i>	
<i>f</i>	0,250	<i>a</i>	0,500
<i>if</i>	0,188	<i>b</i>	0,375
<i>j</i>	0,125	<i>d</i>	0,125
<i>m</i>	0,125		
<i>x</i>	0,313		
<i>Gli-B1</i>		<i>Glu-B1</i>	
<i>b</i>	0,188	<i>u</i>	0,063
<i>f</i>	0,063	<i>be</i>	0,500
<i>g</i>	0,063	<i>d</i>	0,125
<i>h</i>	0,125	<i>f</i>	0,250
<i>hs*</i>	0,375	<i>hs*</i>	0,063
<i>k</i>	0,125		
<i>ps*</i>	0,063		
<i>Gli-B5</i>		<i>Glu-D1</i>	
<i>a</i>	0,500	<i>a</i>	0,875
<i>b</i>	0,500	<i>d</i>	0,125
<i>Gli-D1</i>		<i>Glu-A1</i>	
<i>f</i>	0,938	<i>a</i>	0,875
<i>g</i>	0,063	<i>c</i>	0,125

Серед проаналізованих зразків спельти виявлено сім алелів локусу *Gli-B1*, по п'ять алелів локусу *Gli-A1* та *Glu-B1*, три алелі локусу *Gli-A3*, по два – локусів *Gli-D1*, *Glu-A1*, *Glu-D1*, *Gli-B5* (табл. 5.31).

За локусом *Gli-A1* приблизно з рівними частотами представлені три алелі – *x* (у 31,3% зразків), *f* (25%) та *if* (18,8%). Спектри гліадинових компонентів, кодовані цими алелями, аналогічні спектрам, що зустрічаються серед сортів пшениці м'якої. Зокрема, алелі *Gli-A1f* та *Gli-A1x* зустрічаються в українських сортів озимої м'якої пшениці зони Лісостепу (Kozub et al., 2009, 2017, 2020). Російськими вченими виявлено, що алель *Gli-A1f* є одним з переважних алелів у європейських спельт (Брежнева и Упелник, 2010), а саме – у баварських спельт (Брежнева и др., 2009). У сербських зразків спельти NSS 1/02, NSS 6/01 та чеського сорту Rubiota нами ідентифіковано алель, позначений *if* (Kozub et al., 2014a). За кодованим ним спектром компонентів на електрофореграмі він схожий на рекомбінантний алель між алелями *Gli-A1a* та *Gli-A1f*: він кодує γ -компонент, характерний для алеля *Gli-A1a* та, крім цього у його спектрі присутній ω -компонент, аналогічний такому алеля *Gli-A1f* (рис. 5.34, А). Згідно (Metakovsky et al., 1996), ω -компонент, алеля *Gli-A1f* кодується геном тісно зчепленого локусу *Gli-A6* (алель *Gli-A6b*), що рекомбінує з локусом *Gli-A1* з частотою 2–5%. Такий алель пізніше було описано і у пшениці м'якої (Metakovsky et al., 2018a) і позначено *Gli-A1x*. Оскільки ми раніше позначили як *Gli-A1x* алель, що кодує інший гліадиновий блок (Kozub et al., 2009, 2017), ми залишили позначення *if* для алеля *Gli-A1a* + *Gli-A6b*. Алель *Gli-A6b*, загалом, присутній у шести зразках колекцій спельти (38%). Зразок азіатської спельти UA0300075 та сербський зразок NSS1/01 мають алель *Gli-A1m*, який широко поширений серед сортів пшениці м'якої (Metakovsky et al., 2018a).

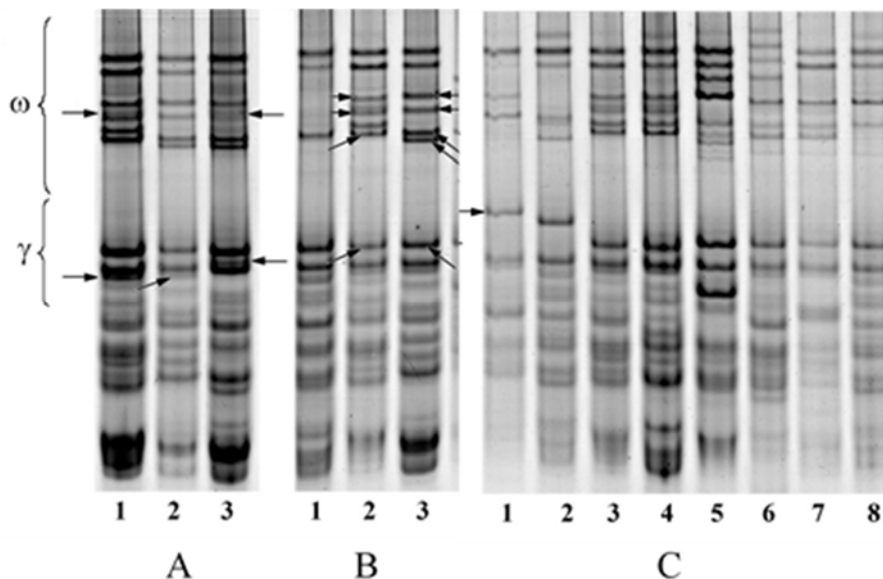


Рис. 5.34. Електрофоретичні спектри гліадинів зразків *T. spelta*, *T. aestivum*. ω , γ – зони ω - і γ -гліадинів. А. Зразки *T. spelta*: 1) Schwabekorn UA0300102 (*Gli-A1f*); 2) NSS 3/01 UA0300227 (*Gli-A1x*); 3) UA0300259 NSS 1/02 (*Gli-A1if*). Стрілками позначено гліадини, що кодуються алелями локусу *Gli-A1*. В. 1) *T. aestivum* Краснодонка; зразки *T. spelta*: 2) Schwabekorn UA0300102 (*Gli-B1h*); 3) NSS 3/01 UA0300227 (*Gli-B1hs**); довгими стрілками позначено компоненти, що кодуються локусом *Gli-B1*, короткими - компоненти, що кодуються алелем *Gli-B5b*. С. Зразки *T. spelta*: 1) UA0300306; 3) Schwabekorn UA0300102; 5) UA0300246 NSS 1/01; 7) UA0300304; *T. aestivum*: 2) лінія сорту Безоста 1 GLD1B9 з алелем *Gli-B1m*; 4) Естет; 6) Миронівська 808; 8) Безоста 1. Стрілкою позначено γ -компонент, кодований алелем *Gli-B1ps**.

За локусом *Gli-B1* домінує алель, позначений нами *hs** (37,5%), який не зустрічається у пшениці м'якої. Цей алель присутній у шести зразків у комбінації з алелем *Gli-B5b*, який кодує два характерні ω -гліадини (Pogna et al., 1993) (рис. 5.34, В). Відомо, що локус *Gli-B1* знаходиться на відстані 1,4% рекомбінації від *Gli-B5* (Pogna et al., 1993). Присутність алеля *Gli-B5b* пов'язують з червоним (коричневим) кольором колоскових лусок, що визначається тісно зчепленим з ним геном *Rgl* (*Rg-B1b*) (в середньому 0,6% рекомбінації) (Pogna et al., 1993). Алель *Gli-B1hs**, ймовірно, є аналогічним алелю 17s, ідентифікованому російськими вченими, судячи з каталогу алельних варіантів блоків компонентів гліадину (Карпова, 2012).

За даними Карпової (Карпова, 2012), алель 17s є одним з трьох переважних алелів серед ярих та озимих європейських спельт – 21,7%, зокрема він часто зустрічається у баварських спельт (Брежнева и Упелниек, 2010). Два зразки (Schwabenkorn і Bauländer) мають алель *Gli-B1h*, також у комбінації з алелем *Gli-B5b*. Спектри гліадинів, кодованих алелями *Gli-B1h* і *hs** є подібними: алель *Gli-B1hs**, крім двох компонентів, характерних для алеля *h* (сорт-стандарт пшениці м'якої з цим алелем – Краснодонка, згідно з Метаківським (Metakovsky, 1991), кодує додатковий ω-гліадин з рухливістю, вищою за рухливість ω-гліадин, кодованого алелем *h* (рис. 5.30, В, доріжка 3). Загалом алель *Gli-B5b* виявлено у 50% зразків колекції. Досліджені зразки спельти з комбінацією алелів *Gli-B1h* або *hs** і *Gli-B5b* (табл. 5.34) належать до різновидів *duhamelianum* та *amissum*, що характеризуються темним кольором колоскових лусок (Szabó and Hammer, 1995). Саме в такій комбінації (з алелями *Gli-B5b Rg-B1b*) алель *Gli-B1h* зустрічається у сортів пшениці м'якої, як показано Metakovsky et al. (2000). Комбінацію алелів *Gli-B1h Gli-B5b* нами виявлено раніше у групи українських сортів пшениці м'якої озимої зони Лісостепу – Гарант, Естет, Модус, Монотип, які, однак, мають світлий колір колоса (Kozub et al., 2009). Гліадинові спектри італійського та іспанського зразків (UA0300218 і UA0300304) різновиду *caeruleum*, що також характеризується коричневим кольором колоскових лусок (Szabó and Hammer, 1995), мають компоненти, кодовані алелем *Gli-B1k*, проте у них відсутні ω-гліадини, кодовані алелем *Gli-B5b*, зчепленим з алелем темного забарвлення колоскових лусок *Rg-B1b*. Результати дослідження генетичного контролю кольору колоскових лусок у цих зразків різновиду *caeruleum* наведено в підрозділі 5.6. Нетиповим для м'якої пшениці є алель локусу *Gli-B1*, позначений нами *ps** (Kozub et al., 2014a). Його несе шведський зразок спельти UA0300306 різновиду *duhamelianum*. Алель *ps** кодує мажорний γ-гліадин меншої рухливості, порівняно з компонентом, контрольованим алелями, відомими у пшениці м'якої (*i-p*), та два ω-гліадини, з яких один подібний за рухливістю до верхнього ω-гліадин, кодованого алелем *Gli-B5b* (рис. 5.30, С, доріжка 1). Виявлений нами алельний варіант *ps**, що контролює

мажорний γ -гліадин з низькою рухливістю, відсутній серед каталогу блоків спельти, кодованих алелями локусу *Gli-B1* (Карпова, 2012).

За локусом *Gli-D1* всі європейські спельти мають алель (позначений в таблицях *f*), що кодує два ω -компоненти та мажорний γ -гліадин, подібні до компонентів, кодованих алелями *a* і *f* в каталозі (Metakovsky, 1991). Інший алель, *Gli-D1g*, виявлено тільки у зразка з Таджикистану. В роботах Von Büren et al. (2000) та Mayer et al. (2012) показано, що спельти у більшості випадків відрізняються від м'яких пшениць за γ -гліадиновим геном локусу *Gli-D1* GAG56D, що виявляється ПЛР-аналізом.

За мінорним локусом *Gli-A3* у зразків колекції ідентифіковано три алелі. Компонент, кодований *Gli-A3a*, має рухливість, близьку до рухливості верхнього ω -гліадину, кодованого *Gli-B1hs**, тому ідентифікувати його присутність на електрофореграмі у зразків-носіїв *Gli-B1hs** неможливо. Для перевірки присутності алеля *Gli-A3a* у зразків з алелем *Gli-B1hs** було проведено електрофоретичний аналіз гліадинів зерен F_2 від схрещування зразків спельти з алелем *Gli-B1hs** (зразки *T. spelta* UA0300259, UA0300227, UA0300103) з лініями *T. aestivum*, що мають поєднання алелів *Gli-B1g Gli-A3b* або *Gli-B1b Gli-A3b*. Наявність алеля *Gli-A3a* визначали за вищепленням зернівок, гомозиготних за *Gli-B1* з алелями *g* або *b* та гетерозиготних за *Gli-A3* або гомозиготних з алелем *a* (рис 5.35, доріжки 1, 6).

Можна відмітити, що за спектрами γ - і ω -гліадинів, кодованих генами локусів на хромосомах 1В і 1А, зразки спельти Schwabenkorn і Bauländer є подібними до групи сортів пшениці м'якої озимої, створених в зоні Лісостепу України, зокрема Монотип, Естет, які також мають комбінацію алелів *Gli-A1f Gli-B1h Gli-B5b Gli-A3b* (рис. 5.34, С, доріжки 3, 4). Спектри компонентів австралійського та канадського зразків різновиду *album*, кодовані гліадиновими локусами хромосом 1В і 1А, в свою чергу, є подібними до спектру сорту Миронівська 808, який, як і вони, має алелі *Gli-A1f, Gli-B1b, Gli-B5a* та *Gli-A3a* (рис. 5.34, С, доріжки 6, 7).

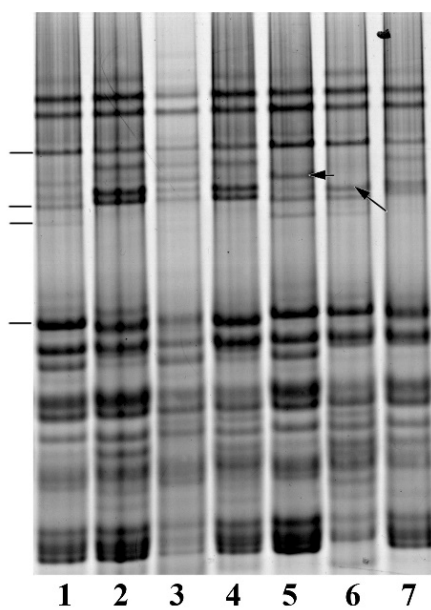


Рис. 5.35. Електрофоретичні спектри гліадинів зерен F₂ від схрещування *T. spelta* UA0300103 з лінією *T. aestivum* (1–7): 1) зернівка, гомозиготна за *Gli-B1* з алелем *g* та гетерозиготна за *Gli-A3*; 6) зернівка з генотипом *Gli-B1g Gli-A3a*. Короткою стрілкою позначено компонент, кодований *Gli-A1b*, довгою стрілкою – компонент, кодований *Gli-A1a*. Рисками зліва відмічено компоненти, кодовані *Gli-B1g*.

За локусом високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1* у вивченій нами колекції зразків спельт домінує алель *a* (87,5%), що співпадає з даними для європейських спельт, одержаних іншими авторами (An et al., 2005; Yan et al., 2003; Xu et al., 2009).

За локусом *Glu-B1* в колекції спельти переважає (50%) алель *be*, що кодує субодиниці, рухливість яких на SDS-електрофореграмі дещо подібна до відповідних субодиниць алеля *Glu-B1d*. Слід зазначити розбіжності за переважними алелями серед європейських спельт, наведені в літературі: 33% зразків мають алель *be* за даними An et al. (2005), тоді як за даними Xu et al. (2009) переважним є алель *d* (84,6%). Другим за частотою зустрічання серед проаналізованої колекції спельт є алель *f* (25%), який домінує у іспанських спельт (87%) (Caballero et al., 2004, 2008). У сербського зразка NSS 1/01, виявлено специфічний алель, позначений *Glu-B1hs** (14*+18*) (рис. 5.36, доріжка 9).

За локусом *Glu-D1* у досліджених зразків спельти домінує алель *a* (87,5%), що узгоджується з даними, отриманими раніше для європейських спельт (An et al., 2005; Yan et al., 2003; Xu et al., 2009). Алель *Glu-D1d*, який має позитивний вплив на хлібопекарну якість (Wrigley et al., 2009), виявлено у сортів спельти Frankerkorn та Nirvana.

Загалом, колекція спельти має середній показник генетичної різноманітності (0,481). Найбільша різноманітність спостерігається за локусами *Gli-B1*, *Gli-A1*, *Glu-B1* (табл. 5.32).

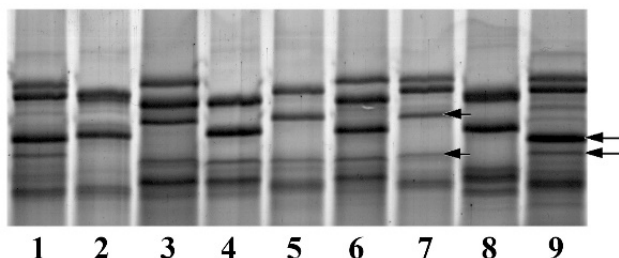


Рис. 5.36 SDS-електрофореграма високомолекулярних субодиниць глютенінів зразків *T. spelta*, *T. aestivum*: 1) *T. spelta* UA0300101 Bauländer з алелем *Glu-B1f*; 2) сорт *T. aestivum* Естет з *Glu-B1a*; 3) *T. spelta* UA0300103 Frankerkorn з *Glu-B1be*; 4) сорт *T. aestivum* Ласуня з *Glu-B1u*; 5) *T. spelta* UA0300076 з *Glu-B1d*; 6) *T. aestivum* сорт Київська остиста з *Glu-B1u*; 7) *T. spelta* UA0300227 NSS 3/01 з *Glu-B1be*; 8) *T. aestivum* сорт Безоста 1 з *Glu-B1c*; 9) *T. spelta* UA0300246 NSS 1/01 з *Glu-B1hs**. Довгими стрілками позначено субодиниці, кодовані *Glu-B1hs**, короткими стрілками – субодиниці, кодовані *Glu-B1be*.

Таблиця 5.32

Показники різноманітності за локусом колекції зразків спельти

Локус	Генетична різноманітність за Nei	Ефективна кількість алелів	Кількість алелів за локусом
<i>Gli-A1</i>	0,774	4,4	5
<i>Gli-B1</i>	0,782	4,6	7
<i>Gli-D1</i>	0,118	1,1	2
<i>Glu-A1</i>	0,219	1,3	2
<i>Glu-B1</i>	0,664	3,0	5
<i>Glu-D1</i>	0,219	1,3	3
<i>Gli-A3</i>	0,594	2,5	3
Середнє	0,481	2,6	4

Порівняння даних за генотипами за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів з даними, одержаними іншими авторами, показало, що генотип зразку Schwabenkorn колекції НЦГРРУ відрізняється від генотипу, наведеного в роботах (An et al., 2005; Yan et al., 2003), і, ймовірно, є одним із біотипів (лінія С) гетерогенного зразка Schwabenkorn, описаного словацькими дослідниками (Starovičová et al., 2003).

На основі генетичних відстаней за дослідженими локусами запасних білків зразки спельти колекції НЦГРРУ розподіляються на два кластери (рис. 5.37).

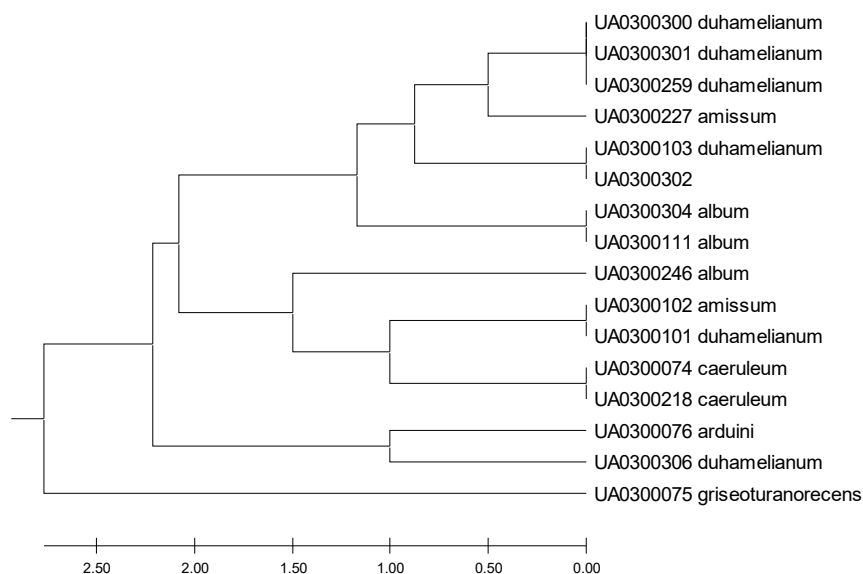


Рис. 5.37 Дендрограма генетичних відстаней між зразками спельт, що базується на генотипах за локусами запасних білків, побудована методом UPGMA.

Перший кластер включає лише азіатський зразок спельти (UA0300075, Таджикистан). Другий кластер (європейських спельт) розподіляється на два підкластери. Перший підкластер містить зразки Англії (UA0300076) і Швеції (UA0300306). Другий підкластер ділиться на дві групи, одна з яких включає аналогічні за дослідженими маркерними локусами пари зразків: UA0300102 і UA0300101 (Swabenkorn і Baulander, Австрія); іберійські спельти UA0300074 (Іспанія) і UA0300218 (Італія) та сербський зразок NSS 1/01. Друга група ділиться на підкластер, що включає подібні за досліджуваними локусами зразки баварської спельти із Австралії та Канади та підкластер, що містить зразки різновиду *duhamelianum* та *amissum* з алелем *Gli-B1hs**. У цьому підкластері аналогічними за

дослідженими локусами запасних білків є три зразки – UA0300259, UA0300300 (NSS 1/02, NSS 6/01, Сербія) та зразок Rubiota з Чехії, а також пара зразків UA0300103 (Frankerkorn, Австрія) і UA0300302 (Nirvana, Сербія).

Отже, аналіз за локусами запасних білків дав змогу диференціювати зразок азійської спельти від європейських спельт. Серед європейських спельт досліджуваної колекції виділено групи зразків із аналогічними генотипами за маркерними локусами, що може пояснюватись їхнім спільним походженням. Частоти за локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів узгоджуються із частотами за цими локусами, визначеними у світових колекціях європейської спельти, тому можна вважати, що колекція НЦГРРУ адекватно репрезентує наявну світову різноманітність європейських спельт за локусами *Glu-1*. Однак, інтерес становлять саме специфічні для спельти алелі за локусами запасних білків, як джерело збагачення генофонду пшениці м'якої. Таких алелів в колекції НЦГРРУ виявлено всього чотири. Тому актуальною задачею є залучення в колекцію НЦГРРУ зразків спельти із новими специфічними алелями за локусами запасних білків.

5.6 Дослідження генетичного контролю кольору колоскових лусок у *T. spelta* var. *caeruleum* з використанням гліадинів як генетичних маркерів

Морфологічна ознака «колір колоскової луски» широко використовується для таксономічної класифікації пшениці, ідентифікації сортів і форм, для генетичних досліджень. У пшениць та егілопсів гени, що визначають темне (чорне, червоне або сіро-димчасте) забарвлення колоскових лусок, знаходяться у дистальних районах коротких плеч хромосом першої гомеологічної групи (Khlestkina et al., 2006; McIntosh et al., 2013). У пшениці м'якої та видів з подібними геномами – це локуси *Rg-A1*, *Rg-B1*, *Rg-D1* на хромосомах 1A, 1B та 1D. Для гена *Rg-A1*, розміщеного на короткому плечі хромосоми 1A, відомо чотири алелі (*a-d*) (McIntosh et al., 2013). Алель *Rg-A1b*, раніше позначений *Rg3* (Собко и Созинов, 1993) визначає червоний колір колоса. Алелі *Rg-A1c* і *Rg-A1d* (раніше позначені *Bg(a)* і *Bg(b)*) (Dubcovsky et al., 1996) контролюють чорне забарвлення лусок. *Rg-A1a* – алель, що визначає

відсутність забарвлення. На хромосомі 1В червоний колір лусок контролює алель *Rg-B1b*, що раніше позначався *Rg1* (Payne et al., 1986; Коваль и др., 1986), алель *Rg-B1a* не надає забарвлення. Червоний колір лусок також визначає алель *b* гена *Rg-D1*, локалізованого на хромосомі 1D. Цей алель, який походить від *Aegilops tauschii* Coss., раніше позначали *Rg2* (Khlestkina et al., 2006). Алель *Rg-D1c* (спершу позначений *Brg*) детермінує сіро-димчастий колір колоса (Коваль, 1994), а *Rg-D1a* визначає відсутність забарвлення. Локуси кольору колоскових лусок тісно зчеплені з відповідними гліадиновими локусами хромосом першої гомеологічної групи – *Gli-1* (McIntosh et al., 2013). Отже, забарвлення колоса у гексаплоїдної пшениці з геномами VBAADD, у тому числі *T. spelta*, може визначатись присутністю 1–3 домінантних алелів забарвлення за гомеологічними локусами *Rg-1*, а гліадинові локуси можуть слугувати генетичними маркерами для дослідження генетичного контролю кольору колоскової луски.

У даному підрозділі проведено пошук гліадинових маркерів темного забарвлення колоскових лусок у спельти різновиду *caeruleum*. Досліджували зразки спельти, що мають темний (чорний) колір колоскових лусок – *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300074, Іспанія) та *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300218, Італія) cv. Tridentina та їхні гібриди з сортами пшениці м'якої ярої з білим забарвленням колоскових лусок – Харківська 26 (UA0101499, Україна) та Sunnan (UA0100098, Швеція) з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України НААН (НЦГРРУ): колоси з рослин F₂ від схрещування *T. spelta* (UA0300074) x *T. aestivum* Харківська 26 (143/11), *T. aestivum* cv. Sunnan x *T. spelta* cv. Tridentina (149/11), а також BC₁ *T. spelta* (UA0300074) x *T. aestivum* Харківська 26² (145/11). Для кожної рослини вказаних гібридів було відмічено колір колоса без врахування його інтенсивності (рис. 5.38). Відомо, що темний колір колоса є домінантною ознакою (Хлесткіна, 2012). Розщеплення за кольором колосу у F₂ обох комбінацій та в потомстві беккреса *T. spelta* (UA0300074) x *T. aestivum* Харківська 26² відповідає моногенному контролю ознаки (табл. 5.33).



Рис. 5.38 Колоси з рослин F₂ від схрещування *T. spelta* (UA0300074) × *T. aestivum* Харківська 26 (143/11)

Таблиця 5.33

Розщеплення за кольором колосу у потомства від схрещування *T. spelta* var. *caeruleum* × *T. aestivum*

Комбінація схрещування	Очікуване співвідношення темні: світлі	Кількість рослин з кольором колоса		χ^2
		темним	світлим	
F ₂ <i>T. spelta</i> (UA0300074) x <i>T. aestivum</i> Харківська 26 (143/11)	3:1	84	24	0,44
BC ₁ <i>T. spelta</i> (UA0300074) x <i>T. aestivum</i> Харківська 26 ² (145/11)	1:1	69	57	2,10
F ₂ <i>T. aestivum</i> cv. Sunnan x <i>T. spelta</i> cv. Tridentina (149/11)	3:1	122	30	2,25

У межах кожної з груп рослин за забарвленням колосів спостерігалось розщеплення за іншими морфологічними ознаками: наявністю остюків: остисті – безості; комплексом ознак спельти (видовжений рихлий колос; жорсткі колоскові луски, які обумовлюють важкий вимолот зерна): спельтоїди – тип м'якої пшениці; щільністю колосу у межах останнього типу: середньої щільності – компактний – булавовидний. Усі ці морфологічні варіанти представлені серед колосів, з зернівок яких аналізували електрофоретичні спектри гліадину.

Обидва зразки спельти *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300074, Іспанія) та *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300218, Італія) cv. *Tridentina* мають генотип за гліадиновими локусами *Gli-A1j**, *Gli-B1k*, *Gli-D1f* (рис. 5.39). Генотипи сортів *T. aestivum*, включених у схрещування, наступні: *Gli-A1f*, *Gli-B1e*, *Gli-D1i* у сорту Харківська 26 та *Gli-A1o*, *Gli-B1e*, *Gli-D1b* у сорту Sunnan.

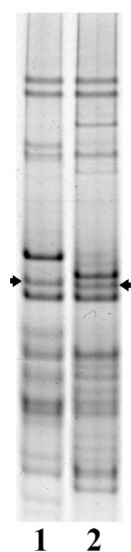


Рис. 5.39 Електрофореграма гліадинів зразків пшениці: 1) *T. spelta* var. *caeruleum* cv. *Tridentina*; 2) *T. aestivum* cv. *Лютесценс 62*. Короткою стрілкою позначено γ -гліадин, кодований алелем *Gli-A1j** (зліва) і *Gli-A1j* (справа).

Для кожного колоса з рослини F_2 або BC_1 певного кольору було проаналізовано генотипи за локусами гліадинів трьох окремих зернівок. Електрофореграми гліадинів зернівок з темних та світлих колосів показано на рис. 5.40.

Кількості різних генотипів рослин за локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* в проаналізованих вибірках рослин F_2 та BC_1 наведено у табл. 5.34.

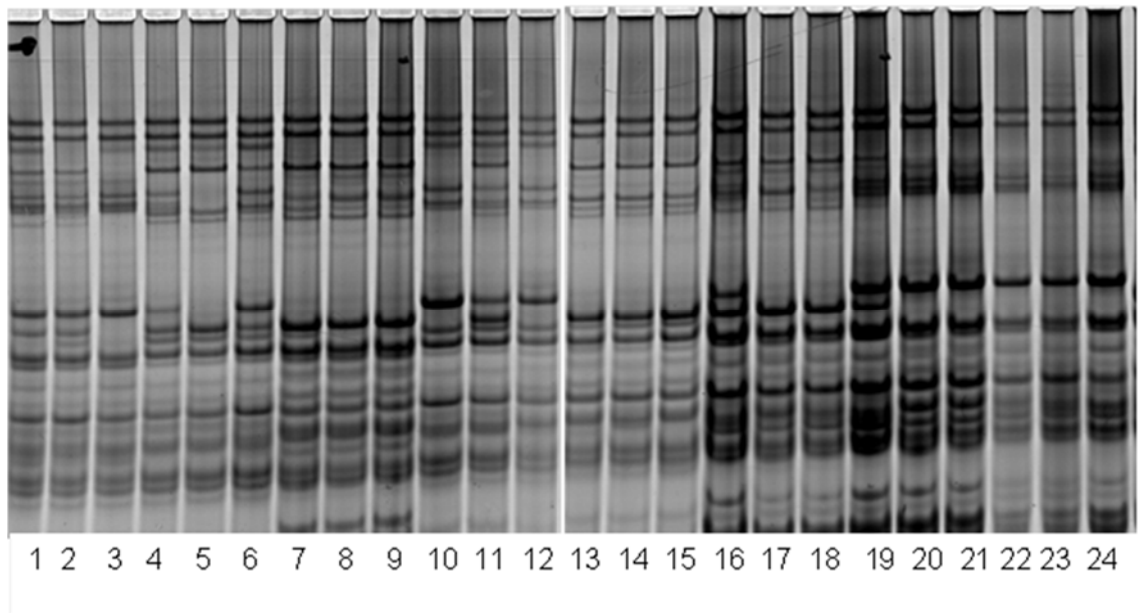


Рис. 5.40 Електрофореграма гліадинів зерен з окремих колосів F₂ *T. spelta* (UA0300074) × *T. aestivum* Харківська 26 (143/11) (по 3 зерна з колоса): 1–15 – темні колоси №1–5; 16–24 – світлі колоси № 6–8.

Таблиця 5.34

Зв'язок присутності гліадинових маркерів і кольору колоскових лусок у гібридів *T. spelta* var. *caeruleum* з пшеницею м'якою

Комбінація схрещування	Локус, генотип	Кількість рослин із кольором колоскових лусок		df	χ^2	P
		світлим	темним			
1	2	3	4	5	6	7
<i>Gli-A1</i>						
143/11	<i>f.f</i>	11		2	25,0	< 0,01
	<i>f.j*</i>		5			
	<i>j*.j*</i>		9			
145/11	<i>f.f</i>	10		2	23,0	< 0,01
	<i>f.j*</i>		10			
	<i>j*.j*</i>		3			

Продовж. табл. 5.34

1	2	3	4	5	6	7
149/11	<i>j*.j*</i>		8	2	33,2	< 0,01
	<i>o.j*</i>		10			
	<i>o.o</i>	15				
<i>Gli-B1</i>						
143/11	<i>e.e</i>	3	8	2	2,2	>0,25
	<i>e.k</i>	4	3			
	<i>k.k</i>	4	3			
145/11	<i>e.e</i>	2	8	2	4,0	>0,1
	<i>e.k</i>	6	4			
	<i>k.k</i>	2	1			
149/11	<i>e.e</i>	1	2	2	0,2	>0,75
	<i>e.k</i>	4	5			
	<i>k.k</i>	10	11			
<i>Gli-D1</i>						
143/11	<i>f.f</i>	4	6	1	0,1	>0,75
	<i>i.-</i>	7	8			
145/11	<i>f.f</i>	5	3	1	1,8	>0,1
	<i>i.-</i>	5	10			
149/11	<i>b.-</i>	8	8	1	0,3	>0,5
	<i>f.f</i>	7	10			

Виявилось, що темний колір колоскових лусок різної інтенсивності у гібридів з участю зразків спельти різновиду *caeruleum* мали колоси з рослин, гомозиготних або гетерозиготних за присутністю алеля *Gli-Alj**, що вказує на те, що ця ознака контролюється геном, зчепленим з *Gli-Alj** (табл. 5.34).

Отже, в обох зразків спельти різновиду *caeruleum* алель *Gli-Alj** зчеплений з алелем темного кольору лусок локусу *Rg-Al* (*Rg-Alc* або *Rg-Ald*) та може слугувати

маркером цієї ознаки. Раніше Waga (2002) показав асоціацію набору гліадинових компонентів, контрольованих *Gli-B1*, та червоного кольору колоса також показано для зразка спельти з синтезом двох характерних ω -гліадинів, кодованих алелем *Gli-B5b*. Такі компоненти мають спельти різновидів *duhamelianum* і *neglectum* з червоним (коричневим) кольором колоскових лусок (Kozub et al., 2014a, підрозділ 5.5). Проаналізовані в даному підрозділі зразки належать до різновиду *caeruleum* (з латинської – блакитний). Колір колоскових лусок різновиду *caeruleum* різні автори описують як сірий, блакитний (Alvarez et al., 2007) або коричневий (Szabó and Hammer, 1995). Крім того, відомо, що прояв забарвлення колосу залежить від умов вирощування, зокрема інтенсивності світла (Zeven, 1983). Електрофоретичні спектри зерна зразків *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300074, Іспанія) та *T. spelta* var. *caeruleum* (UA0300218, Італія) cv. *Tridentina* мають компоненти, кодовані алелем *Gli-B1k*, проте не мають ω -гліадинів, кодованих *Gli-B5b*, а їхнє темне забарвлення колоса визначається геном *Rg-A1*, зчепленим з алелем *Gli-A1j**. На відміну від спельт, у пшениці м'якої сорту Лютесценс 62 подібний алель *Gli-A1j* не є пов'язаним з темним кольором колоса.

5.7 Спільні алелі локусів запасних білків у тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць

У даному розділі наведено результати з ідентифікації алелів локусів запасних білків у колекції полби *T. dicoccum* (ВВАА) з НЦГРРУ та узагальнено результати досліджень, викладених в підрозділах 5.1–5.5 щодо зустрічання спільних алелів локусів запасних білків у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. durum*, *T. dicoccum*.

Колекція *T. dicoccum* включає 55 зразків та представлена різновидами *atratum*, *vasconicum*, *rufum*, *hybridum*, *semicanum*, *dicoccum*, *aeruginosum*, *serbicum*, *muticovolgense*, *volgense*, *haussknechtianum*, *arras*, *pseudogunbadi*, *unimiegei*, *nigrum*. Генотипи зразків за локусами запасних білків наведено в додатку Д, а частоти алелів – в табл. 5.35.

Таблиця 5.35

Частоти алелів за локусами запасних білків у зразків колекції *T. discosum*

Локус, алель	Частота	Локус, алель	Частота
<i>Gli-A1</i>		<i>Gli-B1</i>	
<i>a</i>	0,127	<i>d</i>	0,018
<i>d1</i>	0,073	<i>g</i>	0,145
<i>km*</i>	0,164	<i>h</i>	0,091
<i>d2</i>	0,018	<i>x</i>	0,309
<i>g</i>	0,055	<i>bd*</i>	0,018
<i>n</i>	0,127	<i>d1</i>	0,109
<i>o</i>	0,100	<i>d2</i>	0,018
<i>d3</i>	0,018	<i>d3</i>	0,018
<i>p</i>	0,073	<i>h*</i>	0,018
<i>r</i>	0,036	<i>ha*</i>	0,018
<i>x</i>	0,209	<i>hb*</i>	0,091
<i>Glu-B1</i>		<i>hc*</i>	0,055
<i>a</i>	0,018	<i>hs*</i>	0,045
<i>u</i>	0,173	<i>m*</i>	0,027
<i>d</i>	0,209	<i>xa*</i>	0,018
<i>d1*</i>	0,009	<i>Glu-A1</i>	
<i>e</i>	0,036	<i>a</i>	0,655
<i>f</i>	0,164	<i>b</i>	0,109
<i>h</i>	0,045	<i>c</i>	0,182
<i>id*</i>	0,218	<i>d1</i>	0,055
<i>j?</i>	0,018		
<i>k?</i>	0,064		
<i>null</i>	0,045		

Позначеннями з * і цифрами в табл. 5.35 відмічено алелі, що кодують блоки запасних білків, які не були виявлені та опубліковані для *T. aestivum*. Решта алелів кодують блоки, подібні до блоків в каталогах алелів *T. aestivum* (Metakovsky, 1991) з доповненнями.

За локусом *Gli-A1* в колекції полби виявлено 11 різних варіантів блоків гліадинів, з яких блоки, що кодуються алелями, *g*, *n*, *o*, *p*, *r*, подібні до блоків раніше описаних у *T. aestivum*. Переважними алелями є *a* (13%), *n* (13%), *x* (21%) та алель, позначений нами *km** (17%). Блок, що кодується алелем, позначеним *km**, нами було також виявлено у російського сорту *T. aestivum* Кума (зразок з колекції НЦГРРУ) (рис. 5.41). Цей блок містить гамма-гліадин, з рухливістю якого на електрофореграмі гліадинів у кислому середовищі більша ніж рухливість гамма-гліадину у блоку, кодованому *Gli-B1b*, та менша ніж у гамма-гліадину, кодованого *Gli-A1m*. Очевидно, цей блок є також спорідненим блоку, кодованому *Gli-A1m*. Отже, всі переважні блоки гліадинів, кодовані алелями локусу *Gli-A1 T. dicoccum*, мають свої відповідники у *T. aestivum*.

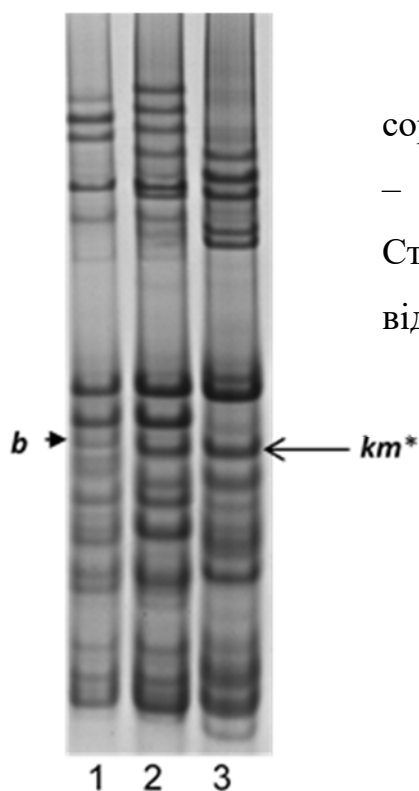


Рис. 5.41 Електрофоретичні спектри гліадинів: 1 – сорт *T. aestivum* Безоста 1, 2 – сорт *T. aestivum* Кума; 3 – зразок *T. dicoccum* UA0300088 var. *vasconicum*. Стрілками відмічено гамма-гліадини, кодовані відповідними алелями.

За локусом *Gli-B1* у колекції представлено 15 варіантів блоків гліадинів, 4 з яких зустрічаються серед сортів *T. aestivum* (кодовані алелями *d*, *g*, *h*, *x*). Ще один варіант, *hs**, ідентифіковано в колекції спельти (підрозділ 5.5, табл. 5.31). У колекції *T. dicoccum* з високими частотами зустрічаються три алелі *Gli-B1*, що також виявлені у пшениці м'якої: *g*, *x*, *h*.

Алель *Gli-B1g* зустрічається у 15% зразків *T. dicoccum*, зокрема у зразків різновидів *arras*, *haussknechtianum*, *rufum*, *nigrum* (рис. 5.42). Аналогічний алель *Gli-B1g* не виявлено серед українських озимих сортів *T. aestivum*, проте він присутній серед ярих грецьких сортів *T. aestivum* та, за літературними даними, є поширеним серед деяких груп європейських сортів (Metakovsky et al., 2018a). Також *Gli-B1g* виявлено у сербського зразка спельти UA0300246 різновиду album NSS 1/01 (табл. 5.31).

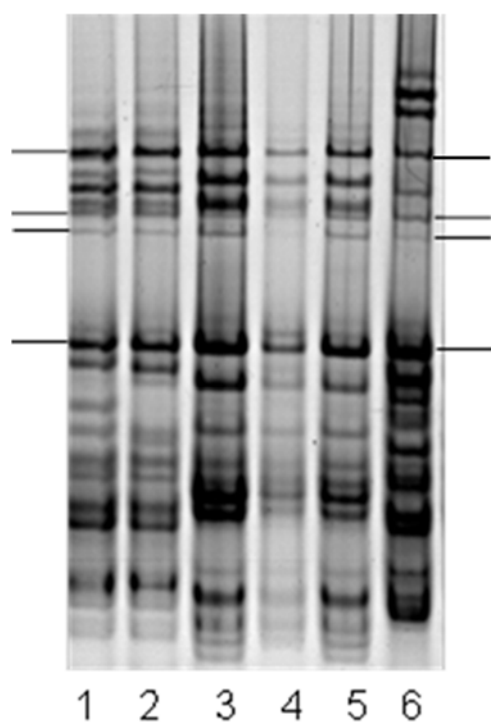


Рис. 5.42 Електрофоретичні спектри гліадинів зразків *T. dicoccum* з алелем *Gli-B1g*: 1 – UA0300077 var. *arras*; 2 – UA0300232 var. *arras*; 3-5 – UA0300204 var. *arras*; 6 – лінія *T. aestivum* B4 з алелем *Gli-B1g*. Рисками відмічено компоненти, кодовані алелем *Gli-B1g*.

Другим поширеним алелем в колекції *T. dicoccum* є алель *Gli-B1h* (9%). Серед компонентів, кодованих алелями *Gli-B1h* і *Gli-B1hs**, є γ -гліадин 45-типу та омега гліадин з рухливістю на рівні компонента, кодованого алелем *Gli-A3a*. (рис. 5.43).

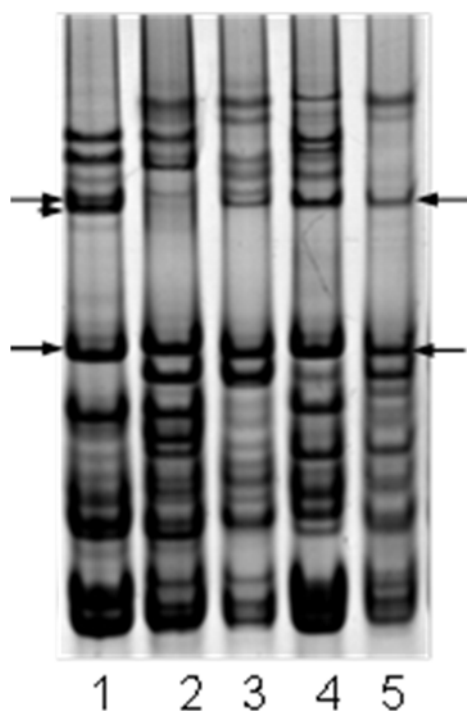


Рис. 5.43. Електрофоретичні спектри гліадинів зразків *T. dicoccum* та *T. aestivum*. *T. dicoccum*: 1) UA0300081 різновид *atratum* (з *Gli-B1hs**, кодованим компоненти позначено стрілками); 4) UA0300004 різновид *rufum* (з *Gli-B1h*). *T. aestivum*: 2) лінія А1 на основі сорту Безоста 1 (з *Gli-B1b*); 3) сорт Монотип (з *Gli-B1h*); 5) сорт Краснодонка – стандарт алеля *Gli-B1h* (кодовані ним компоненти позначено стрілками).

Алель *Gli-B1h* (частота алеля – 9%) ідентифіковано у полб різновиду *rufum* UA0300004 (Швеція), UA0300005 (Швейцарія), UA0300093 (Німеччина) (рис. 5.40), *serbicum* UA0300192-2 (Югославія). Алель *Gli-B1hs**, подібний до найбільш розповсюдженого алеля у колекції спельт (підрозділ 5.5), мають зразки *T. dicoccum* різновиду *atratum* UA0300081 (Польща) і UA0300214 (США). Алелі *h* і *hs** ідентифіковано у біотипів гетерогенного зразка різновиду *dicoccum* UA0300215 (Франція). У колекції полб є зразки з блоком гліадинів, кодованим *Gli-B1*, що також містить γ -гліадин 45-типу та омега гліадин з рухливістю на рівні компонента, кодованого алелем *Gli-A3a*, проте їхні гліадинові спектри містять також інші компоненти у зоні омега-гліадинів (блоки, кодовані *h**, *ha**, *hb**). Для перевірки того, чи це є блоки компонентів, кодовані алелем *Gli-B1h*, чи це є нові блоки, що включають додаткові компоненти, необхідно провести гібридологічний аналіз, як це було зроблено при ідентифікації алеля *Gli-B1hs** у спельти, де було виявлено, що алель *Gli-B1hs**, крім двох компонентів, характерних для алеля *h*, кодує додатковий ω -гліадин з рухливістю, вищою за рухливість ω -гліадин, кодованого алелем *h* (підрозділ 5.5, рис. 5.44). Гамма-гліадин 45-типу також кодує *hc**, проте його омега гліадин має меншу рухливість на SDS-електрофореграмі. Сумарна частота алеля *Gli-B1h* і споріднених варіантів *h**, *ha**, *hb**, *hs** у колекції *T.*

dicoccum становить 26%, а загальна частота алелів, що кодують γ -гліадин 45-типу (*h*, споріднені варіанти і *hc**) – 32%. Алель *Gli-B1hs** виявився найбільш розповсюдженим алелем в колекції спельт НЦГРРУ (38%), проте його не було виявлено у *T. aestivum*. Алель *Gli-B1h* в колекції спельт зустрічався з частотою 13% (підрозділ 5.5).

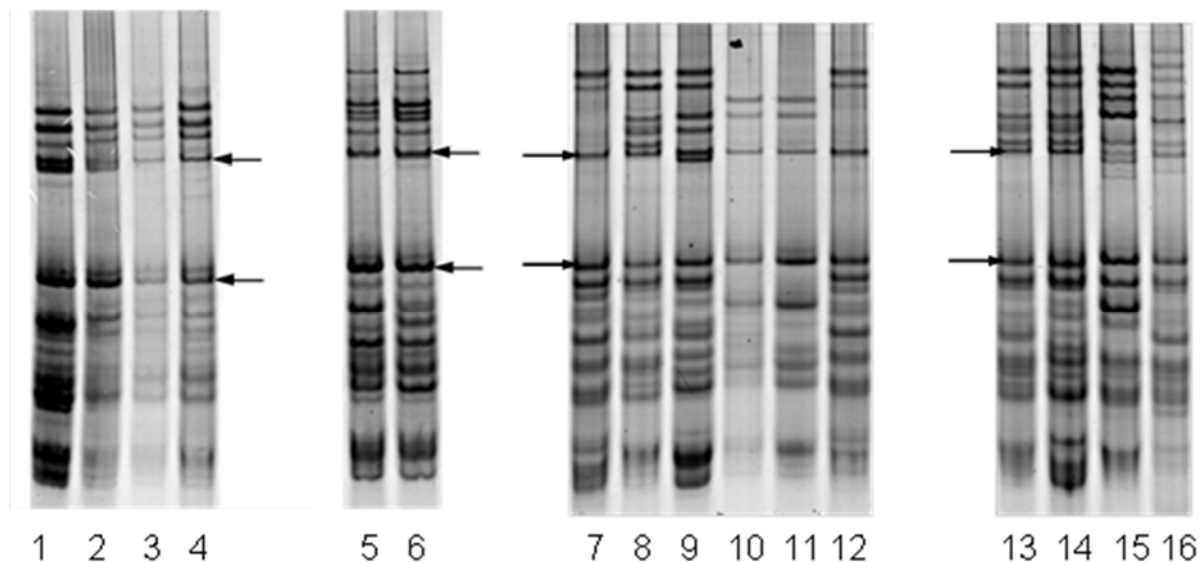


Рис. 5.44 Електрофоретичні спектри гліадинів зразків *T. dicoccum*, *T. spelta*, *T. aestivum*, *T. durum*. *T. dicoccum*: 1) UA0300081; 2–4) UA0300215; 5) UA0300004; 6) UA0300005. *T. spelta*: 8, 13) Schwabenkorn UA0300102 (*Gli-B1h*); 9) NSS 3/01 UA0300227 (*Gli-B1hs**); 15) UA0300246 NSS 1/01 (*Gli-B1g*). *T. durum*: 10) Skiti; 11) Selas. *T. aestivum*: 7, 12) Краснодонка (*Gli-B1h*); 14) Естет (*Gli-B1h*); 16) Миронівська 808 (*Gli-B1b*). Стрілками позначено компоненти, кодовані алелем *Gli-B1h*.

Алель *Gli-B1h* є відносно мало розповсюдженим серед сортів *T. aestivum*. Його частка серед сортів світової селекції, наведених у каталозі Wrigley et al. (2006), складає біля 2%, у вибірці 1060 світових сортів, наведених Metakovsky et al. (2018) – 2,5%, він ідентифікований з частотою 4% у іспанських сортів м'якої пшениці (Metakovsky, et al., 2000), 1,5% у французьких сортів (Metakovsky and Branlard, 1998), біля 5% у українських сортів зони Лісостепу (Kozub et al., 2009), *Gli-B1h* у поєднанні з омега-гліадинами, кодованими алелем *Gli-B5b* має старий червоноколосий харківський сорт Феругінеум 1229 та група сортів

Правобережного Лісостепу – Циганка, Монотип, Естет, Гарант, та Модус, які мають світлий колір колоса (рис. 5.45). Винятком серед колекцій пшениці є китайські сорти *T. aestivum*, частка яких з алелем *Gli-B1h* становить 20% (Novoselskaya-Dragovich et al., 2011) та корейські сорти, де частота цього алеля – 55% (Kim et al., 2016).

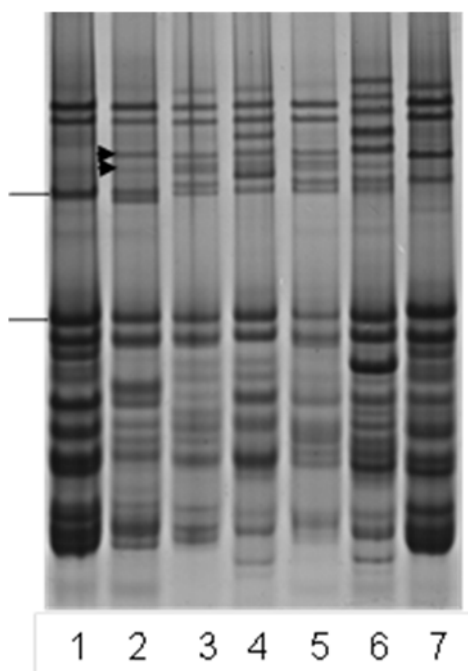


Рис. 5.45 Електрофореграма гліадинів зразків пшениці м'якої з алелем *Gli-B1h* Краснодонка (1), Монотип (3), Гарант (4), Феругінеум 1239 (6), зразків спельти з *Gli-B1h* ПУ050291 Nirvana (Сербія) (2) та UA0300101 var. *duhamelianum* Baulander (Австрія) (5), та сорту пшениці м'якої Безоста 1 з *Gli-B1b* (7). Рисками відмічено компоненти кодовані *Gli-B1h*, стрілками – *Gli-B5b*.

Аналіз електрофоретичних спектрів гліадинів, вказує на те, що алель *Gli-B1h* є надзвичайно поширеним серед сучасних сортів твердої пшениці *T. durum*. У наших дослідженнях (Хуніас et al., 2011; підрозділ 5.4) виявлено, що алель *Gli-B1h* є переважним серед грецьких сортів та місцевих популяцій *T. durum* – у 83 та 58% зразків, відповідно (табл. 4.28, рис 5.44). Одним з компонентів, кодованих алелем *Gli-B1h* (як і алелем *Gli-B1hs**), є γ -гліадин 45-типу. Судячи з електрофоретичних спектрів гліадинів, наведених у низці робіт, та каталогу варіантів блоків гліадинів твердої пшениці (Aguiriano et al., 2006; Кудрявцев, 2007; Melnikova et al., 2012), з високою вірогідністю можна стверджувати, що гліадиновий алель *T. durum*, позначений Кудрявцевим як *Gli-B1^dc*, є аналогічним алелю *Gli-B1h* пшениці м'якої. За даними Кудрявцева (Kudryavtsev et al., 1996; Кудрявцев, 2007), алель *Gli-B1^dc* зустрічається у 78% італійських сортів *T. durum*, у 64% сортів Ефіопії, 68% старих місцевих сортів середземноморського регіону (ICARDA). Aguiriano et al. (2008)

ідентифікували алель *Gli-B1^{dc}* у 40–50% іспанських старих та місцевих сортів *T. durum*. Отже, алель *Gli-B1h* зустрічається у чотирьох видів культурних пшениць: півчастої тетраплоїдної пшениці *T. dicoccum*, голозерної тетраплоїдної пшениці *T. durum*, півчастої гексаплоїдної пшениці *T. spelta*, та голозерної гексаплоїдної пшениці *T. aestivum*. Алель, що кодує аналогічні компоненти (*Gli-B1-12*), виявлено італійськими вченими і у йорданського зразка дикої півчастої тетраплоїдної пшениці *T. dicoccoides*, проте автори не виключили його інтрогресивне походження від *T. durum* (Ciaffi et al., 1993).

Споріднений алель *Gli-B1hs** зустрічається у півчастих пшениць *T. dicoccum*, *T. spelta*. За допомогою секвенування фрагмента γ -гліадинового псевдогена GAG56В локусу *Gli-B1* та рестрикції продуктів ПЛР у зразків спельти, сортів *T. aestivum* та тетраплоїдних пшениць – *T. durum* та *T. dicoccum* von Büren et al. (2000) та von Büren (2001) показали, що європейські спельти є близькими до тетраплоїдних пшениць з γ -гліадином 45-типу (алель *a* GAG56В), тоді як сорти пшениці м'якої групуються ближче до тетраплоїдних пшениць з γ -гліадином 42-типу (алель *p*-типу GAG56В) і висунули гіпотезу про вторинне походження європейських спельт від гібридизації між тетраплоїдною і гексаплоїдною пшеницею в епоху пізнього неоліту або у Бронзовому віці. Виявлені нами високі частоти алелів *Gli-B1hs** та *h* з гліадином 45-типу у колекції європейських спельт, в колекції *T. dicoccum*, зокрема, у зразків з Швейцарії і Німеччини, також підтверджують цю гіпотезу, що тетраплоїдною батьківською формою спельти був саме генотип з γ -гліадином 45-типу. Алель *Gli-B1h* з γ -гліадином 45-типу у сортів пшениці м'якої може походити від гібридизації пшениці м'якої із європейською спельтою. На вторинне походження спельти також вказують результати досліджень Dvořák et al. (2012).

Найбільш поширеним алелем локусу *Gli-B1* у колекції *T. dicoccum* є алель, позначений нами *Gli-B1x* (частота – 31%) (рис. 5.46).

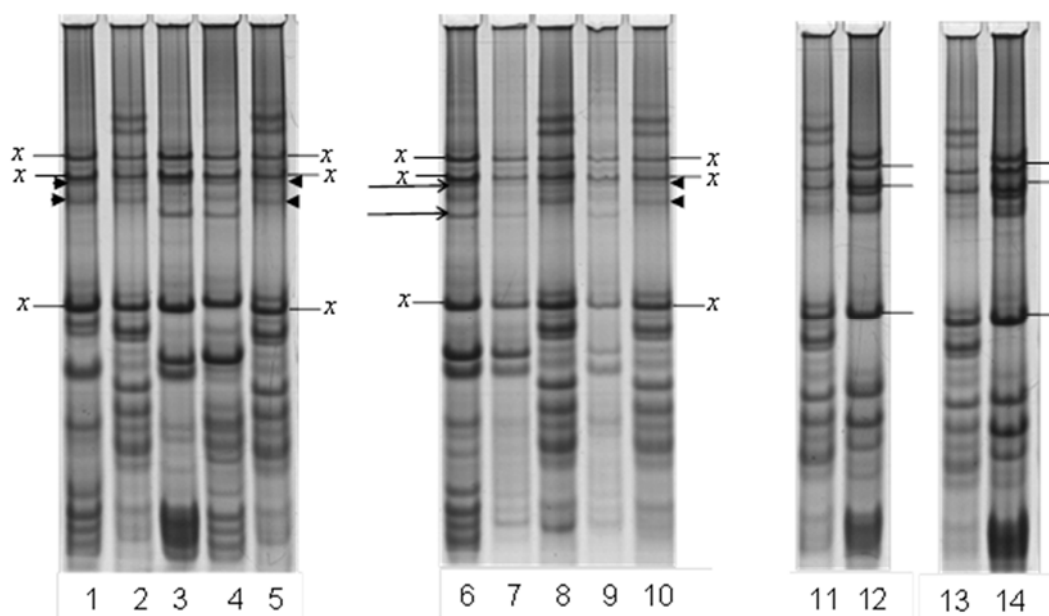


Рис. 5.46 Електрофореграма гліадинів сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна (2, 5, 8, 10, 11, 13) з алелем *Gli-B1x* та зразків *T. dicoccum* з *Gli-B1x*: 1 – UA0300192-1 var. *volgense* (Югославія); 3 – UA0300199 var. *pseudogunbadi* (Іран); 6, 7 – UA0300022 var. *volgense* (Казахстан); 9 – var. *haussknechtianum* (Грузія); 12 – UA0300021 var. *volgense* (Казахстан); 14 – UA0300009 var. *serbicum* (Росія); 4 – UA0300056 var. *arras* (Індія) з подібними омега-гліадинами як у блоку, кодованого *Gli-B1x*. Рисками з позначенням 'x' або без нього відмічено компоненти, кодовані *Gli-B1x*. Короткими стрілками позначено гліадини кодовані *Gli-A3e*. Довгими стрілками позначено компоненти, контрольовані *Gli-A3f* від *T. dicoccum*

Аналогічний алель *Gli-B1x* ідентифіковано у біотипу сорту *T. aestivum* Миронівська сторічна та у сорту Миронівська 62 (підрозділ 3.1, рис. 3.5–3.9). Алель *Gli-B1x* виявлено у 19 ярих зразків *T. dicoccum*. Цей алель мали п'ять з шести зразків різновиду *aeruginosum*: UA0300006 (Азербайджан), UA0300033, UA0300034 (обидва Вірменія), UA0300171 (Росія) та біотип зразка UA0300197 (Азербайджан). Серед п'яти зразків різновиду *serbicum* *Gli-B1x* виявлено у трьох зразків: UA0300053 (Болгарія), UA0300009 та біотипу зразка UA0300183(обидва Росія). Чотири з шести зразків різновиду *volgense* також несли цей алель: UA0300016 (Росія), UA0300021, UA0300022 (обидва Казахстан) та UA0300192-1 (Югославія). *Gli-B1x* також ідентифіковано у одного зразка різновидів *arras* UA0300205 (Йемен),

haussknechtianum UA0300030 (Грузія), *muticovolgense* UA0300012 (Росія), біотипу зразка різновиду *pseudogunbadi* UA0300199 (Іран) та у зразків, що є сумішшю різновидів UA0300008 (Росія), UA0300138 (Вірменія), UA0300207 (Ефіопія).

У індійського зразка *T. dicoccum* UA0300056 різновиду *arras* виявлено алель, що експресує аналогічний блок омега-гліадинів як у *Gli-B1x*, але відрізняється за кодованим ним гамма-гліадином, який має меншу рухливість, ніж гамма-гліадин, кодований *Gli-B1x* (рис. 5.47). Цей алель було позначено *Gli-B1xa*.

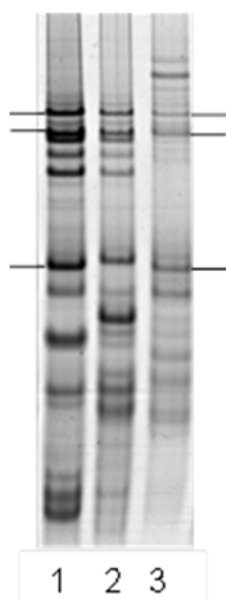


Рис. 5.47 Електрофореграма гліадинів зразків *T. dicoccum*: 1 – UA0300016 var. *volgense* (Росія) з алелем *Gli-B1x*; 2 – UA0300056 var. *arras* (Індія) з алелем *Gli-B1xa*, та сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна (3) з алелем *Gli-B1x* (кодовані ним компоненти позначено рисками).

Алелі локусу *Gli-B1*, які є спільними з *T. aestivum*, виявились пов'язаними з приналежністю зразків полби до підвидів за класифікаціями Фляксбергера та пізніших авторів (Фляксбергер и Рожевиц, 1935; Дорофеев и др., 1979, Szabó and Hammer, 1995). Алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є переважним у групі європейських полб (subsp. *dicoccum* за класифікацією Дорофеева и др. (1979), Szabó and Hammer (1995) або subsp. *europaicum* Vav. за Фляксбергером (1935)), розповсюджених в Західній Європі, які, зокрема, включають var. *dicoccum*, *rufum*, *atratum*, *vasconicum*. Алель *Gli-B1x* переважає серед підвиду східних полб (subsp. *asiaticum* Vav. за класифікацією Дорофеева и др. (1979), Szabó and Hammer (1995) або subsp. *eurom* Flaksb. за Фляксбергером (1935)), до яких, серед інших, відносяться var. *serbicum*, *volgense*, *aeruginosum*, *haussknechtianum*. Східні полби були раніше широко розповсюджені в Середньому Поволжі, Криму, високогірних районах Закавказзя, на Балканах, в Туреччині, на північному заході Ірану. Алель

Gli-B1g є найбільш частим алелем в групі ефіопських полб (subsp. *abyssinicum* Vav.), до яких відносяться зразки Індії, Ефіопії, півдня Аравійського півострова і які включають, зокрема різновиди *arras*, *nigrum*. Ще одним поширеним алелем у європейських полб, є алель, що експресує компоненти, подібні до спектра, кодованого *Gli-B1g*, проте без другого зверху омега-гліадин.

За локусом високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1* у вивченій нами колекції зразків *T. dicoccum* з високою частотою зустрічається алель *a* (66%). Алель *a* також домінує (87,5%) в проаналізованій нами колекції спельт, що співпадає з даними для європейських спельт, одержаних іншими авторами (An et al., 2005; Yan et al., 2003; Xu et al., 2009). Алель *Glu-A1a* є також поширеним у генофонді пшениці м'якої. На відміну від цих пшениць, частота алеля *Glu-A1a* є низькою серед зразків пшениці твердої.

Алелі *Glu-B1d* і *f*, описані в генофонді *T. aestivum*, *T. durum*, *T. spelta*, також зустрічаються з достатньо високою частотою в дослідженій колекції *T. dicoccum* НЦГРРУ (22 і 16%). За цим локусом спільними алелями з більшістю інших видів пшениць є також алелі *e* та *u*.

За мінорним локусом *Gli-A3* у деяких зразків полби ідентифіковано алель *Gli-A3e*, як у сорту *T. aestivum* Миронівська сторічна і низки ярих сортів (підрозділ 3.1), зокрема, це ярі зразки *T. dicoccum* UA0300192-2 var. *serbicum* та біотип UA0300192-1 var. *volgense* (Югославія), UA0300009 var. *serbicum* (Росія), UA0300021 var. *volgense* (Казахстан).

При аналізі гібридних зерен F₂ від схрещування ярих зразків полби UA0300008 (Росія) і UA0300192-2 різновиду *serbicum* (Югославія) ідентифіковано ще один алель локусу *Gli-A3*, який також кодує два омега-гліадини: омега-гліадин з меншою рухливістю є ідентичним такому компоненту, кодованому алелем *Gli-A3e*, а другий омега гліадин має більшу рухливість, ніж другий компонент, кодований *Gli-A3e* (рис. 5.48). Цей алель зразка UA0300008 було позначено *Gli-A3f*. Алель *Gli-A3f* також можна ідентифікувати при порівнянні біотипів зразка UA0300192-1 var. *volgense* (Югославія) (рис. 5.49).

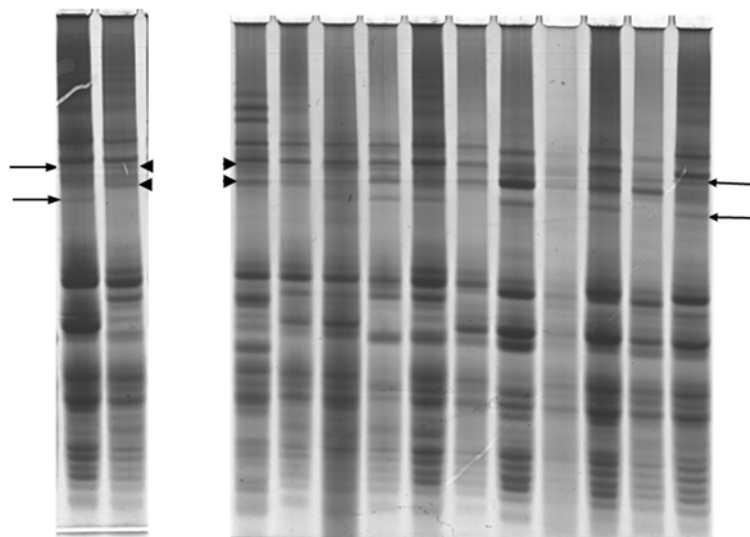


Рис. 5.48 Електрофореграма гліадинів зерен F₂ від схрещування зразків *T. dicoccum* UA0300008 (Росія) і UA0300192-2. Короткими стрілками позначено гліадини кодовані алелем *Gli-A3e*. Довгими стрілками позначено компоненти, контрольовані алелем *Gli-A3f*

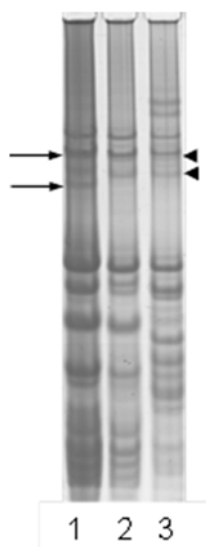


Рис. 5.49 Електрофореграма гліадинів зразка *T. dicoccum* UA0300192-1 var. *volgensis* (Югославія): 1 – біотип з *Gli-A1f*; 2 – біотип з *Gli-A1e*; 3) сорту Миронівська сторічна з *Gli-A1e*. Короткими стрілками позначено гліадини кодовані алелем *Gli-A3e*. Довгими стрілками позначено компоненти, контрольовані алелем *Gli-A3f*

Отже, при аналізі колекцій *T. aestivum*, *T. spelta*, *Triticale*, *T. durum*, *T. dicoccum*, відмічено низку спільних алелів за локусами *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Glu-A1*, *Glu-B1*, а також за мінорним локусом *Gli-A3* (табл. 5.36). Особливо цікавим є порівняння з алельного різноманіття гексаплоїдних пшениць і тетраплоїдних видів, оскільки у гексаплоїдної пшениці геноми АВ походять від тетраплоїдної пшениці з вільним обмолотом (Dvořák et al., 2012). Серед тетраплоїдних (*T. dicoccum*, *T. durum*,) і гексаплоїдних пшениць (*T. aestivum*, *T. spelta*) виявлено спільні алелі локусу *Gli-A1*: *g*, *m*, *a*, *o*, *x*, а також *n*, *p*, *r*. Останні три алелі, які, очевидно, є спорідненими з алелем *m*, ми не виявили в проаналізованих колекціях *T. aestivum*, однак ці алелі описані в

каталогах Метаковського і сорти-стандарту пшениці м'якої слугували для їхньої ідентифікації у тетраплоїдних пшениць. Алелі у тритикале також можуть бути використані для ідентифікації алелів в генофонді тетраплоїдних пшениць, оскільки більшість тритикале є гексаплоїдними і є амфідиплоїдами пшениці твердої і жита. Однак, треба з обережністю ставитись до рідкісних спільних алелів у тритикале та алелів пшениці м'якої, оскільки це може бути результатом перенесення алелів від вторинних схрещувань тритикале з *T. aestivum*.

Таблиця 5.36

Алелі за локусами запасних білків, що виявлено у проаналізованих колекціях зразків тетраплоїдної та гексаплоїдної пшениці

Вид	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>
<i>T. aestivum</i>	<u>a</u> , ag, b, c, f, g, i, l, m, o, w, x, y (n, r, p) ¹ , km*	b, c, d, e, f, g, h, l, x, b1*, bLast, gn*	a, b, c	a, c, d, e, h, i, k, u, aa, al
<i>T. spelta</i>	f, j, m, x, if*	b, f, g, h, k, hs*, ps*	a, c	d, f, u, be, hs*
<i>Triticale</i>	<u>a</u> , f, i, j, m, o, p, x*, i*	d, e, h, j, j*, lt*	a, b, c	a c, f, g, h, u
<i>T. durum</i>	g, m, p, r, b ^d *, br ^d *, rn*,	d, h, h1*, hn*, hno*, in*	a, b, c	d, e, f, h, u
<i>T. dicoccum</i>	<u>a</u> , g, n, o, p, r, x, d1, d2, d3, km*	bd*, d, g, h, x, hs*, d1, d2, d3, h*, ha*, hb*, hc*, m*, xa*	a, b, c, d1	a, d, e, f, h, j?, k?, u, d1*, null, id*

Примітка. ¹ В дужках – за літературними даними (Metakovsky, 1991; Metakovsky et al., 2018); **Жирним** виділено спільні алелі у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць, підкреслено ймовірні спільні алелі

За локусом *Gli-B1* варто відмітити, в першу чергу присутність алеля *Gli-B1h* серед всіх колекцій зразків проаналізованих видів, а також тритикале. Споріднений алель *hs** виявився спільним для півчастих пшениць *T. spelta*, *T. dicoccum*. Іншими спільними алелями локусу *Gli-B1* є *d*, *g*, та, ймовірно, *x*. Алель *Gli-B1d* зустрічається у всіх проаналізованих видів, крім спельти, можливо, через обмежений розмір проаналізованої колекції *T. spelta*. *Gli-B1g* зустрічається у *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. dicoccum*, проте його не було виявлено в проаналізованій колекції пшениці твердої. *Gli-B1x* є характерним алелем для східних полб, однак його виявлено також у сортів *T. aestivum*. Заслуговують більш детального дослідження алелі *Gli-B1d1* та *Gli-B1bd*, як такі, що мають електрофоретичні спектри, найбільш схожі на широко поширені у сучасних сортів *T. aestivum* блоки, кодовані алелями *Gli-B1e* та *Gli-B1b*.

За локусом *Glu-A1* у генофонді проаналізованих видів різноманітність алелів є загально обмеженою (всюди зустрічаються три алелі *a*, *b*, *c*), за винятком *T. dicoccum*, де в колекції наявний ще один алель, а в літературі описано ще більшу різноманітність. Спільними для проаналізованих гексаплоїдних і тетраплоїдних видів пшениць є алелі локусу *Glu-B1* *u*, *d*, *e*, також у більшості видів зустрічаються алелі *a*, *h*, *f*. Варто відмітити наявність спільного алеля мінорного локусу *Gli-A3* у *T. aestivum* та *T. dicoccum*: алель *Gli-A3e*, що кодує два компоненти зустрічається у *T. dicoccum* і є частим у ярих сортів *T. aestivum*.

Спільні блоки компонентів і відповідні алелі локусів запасних білків, виявлені у гексаплоїдних і тетраплоїдних видів пшениць, можна вважати найбільш архаїчними і саме такі алелі потребують найбільш детального вивчення для дослідження походження пшениці. Як видно табл. 5.36, не менше трьох варіантів блоків (алелів) локусів запасних білків є спільними для тетраплоїдних пшениць (*T. turgidum* в широкому значенні за Mac Key (2005)) і гексаплоїдних видів (*T. aestivum* з двома підвидами за Mac Key (2005)). Ці спільні алелі є в більшості випадків переважними у тетраплоїдних видів. Можна зробити наступні припущення щодо існування спільних алелів. Основною гіпотезою є багаторазова гібридизація тетраплоїдної пшениці і *Ae. tauschii* і утворення амфідиплоїда *T. aestivum*. Відповідно, можна припустити, що у однієї тетраплоїдної батьківської форми

пшениці були алелі локусу *Gli-A1* типу *m* (*m*, *n*, *p*, *r*, або *km**), причому кожен з варіантів міг утворитися пізніше паралельно у тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць через мутації і рекомбінацію *Gli-A1* і *Gli-A5*. У інших варіантах схрещувань при формуванні гексаплоїда могли бути задіяні тетраплоїдні генотипи з алелями *g* та/або *x*, *a*, *o*. Зустрічання блоку гліадинів, кодованого *Gli-B1h*, у всіх досліджених видів вказує, що цей алель, або, більш ймовірно, близькоспоріднений варіант, є одним з прадавніх алелів. Серед інших «архаїчних» кандидатів можна назвати алелі *Gli-B1g*, *Gli-B1d* та, можливо, *Gli-B1x*. За *Glu-B1* предкові тетраплоїдні форми могли включати алелі *u*, *d*, *e*, та, можливо, *f*, *h*. Відсутність алеля *Glu-B1c* у генофонді тетраплоїдних пшениці, вказує на те, що він міг з'явитися у пізніше у гексаплоїдних пшениць через мутацію гена у-субодиниці алеля *Glu-B1u*. Мутація гена у-субодиниці також може бути причиною появи алеля *Glu-B1i* у *T. aestivum*, ймовірно, з алеля типу *Glu-B1id**, поширеного у полб. Деякі спільні алелі у тетраплоїдних і гексаплоїдних видів можуть бути результатом пізнішої гібридизації гексаплоїдної і тетраплоїдної пшениці. Скоріше всього, таким вторинно перенесеним алелем може бути *Gli-B1x* у пшениці м'якої. Ідентифікації алелів локусу *Gli-A3* у тетраплоїдних пшениць спеціально не приділялось уваги, але при дослідженні колекції полб та аналізі зерен F₂ було ідентифіковано алель *Gli-A3e*, що кодує два омега-гліадини. Аналогічний алель має озимий сорт *T. aestivum* Миронівська сторічна, який також має інший характерний для полб алель *Gli-B1x* (підрозділ 3.1). Водночас, алель *Gli-A3e* є розповсюдженим серед ярих сортів *T. aestivum*, що дозволяє віднести його до «предкових» алелів цього локусу.

Висновки до розділу 5

1. У групі українських озимих сортів пшениці м'якої виявлено не випадкові асоціації алелів локусів запасних білків *Gli-B1*, *Gli-A3*, *Gli-D1* та ДНК-маркерів генів стійкості проти збудників хвороб: гена *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* стійкості проти низки біотрофних фітопатогенів, гена *TDF_076_2D* помірної

стійкості проти збудників фузаріозу колоса, гена *Tsn1* чутливості до токсинів А некротрофних грибів-збудників піренофорозу та септоріозу колоса. Визначено формування не випадкових асоціацій алелів локусів запасних білків у групах сортів пшениці м'якої озимої української селекції, створених після 1996 р.: особливістю групи сортів МПП спільно з ІФРiГ є поєднання алелів *Gli-A1w* (маркер транслокації 1AL.1RS типу Amigo), *Glu-B1d*, для групи сортів СГІ – це поєднання алелів *Gli-A1g*, *Glu-B1a1*.

2. Відмічено зміни в популяційній структурі за проламіновими локусами для групи сортів СГІ, створених після 2010 р, порівняно з групами сортів СГІ, створених у попередні періоди, на відміну від однотипної популяційної структури сортів МПП у три періоди селекції (до 1996 р., з 1996 по 2010, після 2010 р). Для груп сортів СГІ і МПП різних періодів створення показано поступові зміни частот деяких алелів проламінових локусів, які корелюють з підвищенням температури. Можна припустити, що алелі локусів запасних білків, частота яких істотно зросла за останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими ділянками, зокрема, пов'язаними з реакцією рослини на підвищену температуру.

3. Визначено алельний склад проламінових локусів грецьких сортів та ліній *T. aestivum* та ідентифіковано носіїв транслокації 1BL.1RS типу Кавказ. Серед грецьких зразків *T. durum*, місцеві популяції мають більшу різноманітність за алелями проламінових локусів ніж комерційні сорти. Більшість комерційних грецьких сортів *T. durum* мають фіксовану асоціацію алелів *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Glu-B1u*. Найбільш ймовірною причиною формування такої стабільної асоціації є пов'язаність цих алелів з високим рівнем якості пасти. Існування аналогічної переважної асоціації за трьома маркерними локусами у місцевих популяцій – *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c* вказує на можливість формування коадаптивної асоціації алелів, яка може бути пов'язана зі стійкістю до стресових факторів під час вегетації.

4. За локусом *Gli-B1* у колекції *T. spelta* переважає алель *h* і споріднений алель *hs**, ці алелі також поширені у тетраплоїдних пшениць. Гібридологічним

аналізом визначено, що у *T. spelta* var. *caeruleum* темний колір колоса визначається геном на хромосомі 1А, зчепленим з алелем *Gli-A1j*.

5. Переважні алелі локусу *Gli-B1* пов'язані з належністю *T. dicoccum* до певного підвиду: алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є характерними для європейських полб (subsp. *dicoccum*), *Gli-B1x* – для східних полб (subsp. *asiaticum* Vav.), *Gli-B1g* – для ефіопських полб (subsp. *abyssinicum* Vav.).

6. Виявлено спільні алелі за проламіновими локусами у досліджених вибірках зразків різних видів пшениці і тритикале. Зокрема, ідентифіковано спільні алелі локусу *Gli-B1 g, h, x* у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць та показано, що алель *Gli-A3e* є спільним для *T. dicoccum* і *T. aestivum*. Ймовірно, спільні алелі є найбільш «архаїчними» алелями, і генотипи тетраплоїдної пшениці з подібними алелями були предковими формами гексаплоїдної пшениці.

Результати експериментальних досліджень даного розділу наведено в таких публікаціях:

- Xynias, I.N., Kozub, N.O., and Sozinov, I.A., 2006. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars. *Plant Breeding*, 125, pp.408-410.
- Kozub, N., Xynias, I.N., Sozinov, I., Lisova, G., Zamani, I.A., Gouli-Vavdinoydi, E., and Roupakias, D.G., 2006. Screening of high-quality bread wheat dihaploid lines by the use of biochemical markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 53(3), pp.396-400.
- Kozub, N.O., Xynias, I.N., and Sozinov, I.A., 2007. Diversity in seed storage proteins in substituted hexaploid triticale cultivars (\times *Triticosecale* Wittmack). *Cereal Research Communications*, 35(3), pp.1469-1476.
- Xynias, I.N., Kozub, N.A., and Sozinov, I.A., 2011. Analysis of Hellenic durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) germplasm using gliadin and high-molecular-weight glutenin subunit loci. *Cereal Research Communications*, 39(3), pp.415-425.
- Varzakas, T., Kozub, N., and Xynias, I.N., 2014. Quality determination of wheat: genetic determination, biochemical markers, seed storage proteins - bread and durum wheat germplasm. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(14), pp.2819-2829.

- Заика, Е.В., Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Созинов, А.А. и Стариченко, В.Н., 2014. Анализ генотипов сортов озимой мягкой пшеницы ННЦ «Институт земледелия НААН» по аллелям локусов запасных белков. *Вестник Белорусской Государственной Сельскохозяйственной Академии*, 4, с.53–57.
- Козуб, Н.О., Созинов, І.О., Лісова, Г.М., Созинов, О.О., Ксиніас, І.Н., Гоулі-Вавдіноуді, Е., та Роупакіас, Д.Г., 2003. Алельний склад за локусами запасних білків групи грецьких сортів ярої м'якої пшениці. *Цитология и генетика*, 37(6), с.39-40.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.55-62.
- Kozub, N.A., Boguslavskii, R.L., Sozinov, I.A., Tverdokhleб, Ye.V., Xynias, I.N., Blume Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Alleles at storage protein loci in *Triticum spelta* L. accessions and their occurrence in related wheats, *Cytology and Genetics*, 48(1), pp.33-41..
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Niniyeva, A.K., Tverdokhleб, Ye.V., Blume, Ya.B., and Boguslavskii, R.L., 2016. Genetic marking of glume color in *Triticum spelta* L. var. *caeruleum* using gliadins. *Cytology and Genetics*, 50(3), pp.168-172.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129.
- Xynias, I.N., Mavromatis, A.G., Korpētis, E.G., Pankou, C.I., and Kozub, N.O., 2019. Description and characterization of Hellenic wheat germplasm for agronomical and seed quality parameters using phenotypical, biochemical and molecular approaches. *Cytology and Genetics*, 53(4), pp.337-347.
- Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter_common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54(4), pp.305-317.

- Нінієва, А.К., Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Рибалка, О.І., Леонов, О.Ю., Твердохліб, О.В. та Богуславський, Р.Л., 2013. Характеристика зразків *Triticum spelta* L. за показниками якості зерна та електрофоретичними спектрами запасних білків. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 1(1), с.96-105.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2017. Порівняння груп сортів *Triticum aestivum* L. Степу і Лісостепу України за маркерами господарчо-важливих генів *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.193-198.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Чайка, В.М., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Янсе, Л.А., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2020. Популяційна структура *Triticum aestivum* L. Степу України за локусами запасних білків у різні періоди селекції. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.239-244.
- Міняйло А.А., Чайка В.М., Рибалко Ю.В., Гавей І.В., Павленко А.В., Козуб Н.О., Зана Мухаммед Махмуд, та Міняйло Н.В., 2019. *Збереження біорізноманіття. Монографія*. А.А. Міняйло ред. Київ, 2019.
- Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Рябчун, В.К. та Созінов, О.О., 2010. Запасні білки як генетичні маркери для аналізу зразків тритикале. В: *Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 7–10 вересня 2010 р., Одеса, с 56
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2019. Частоти алелів мінорного локусу *Gli-A3* в групах українських сортів пшениці м'якої озимої і асоціації з його участю. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції, 7 червня 2019 р., м. Київ, с.31-32.

РОЗДІЛ 6

АНАЛІЗ РІЗНОМАНІТНОСТІ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ДИКОРΟΣЛИХ РОДИЧІВ ПШЕНИЦІ

У даному розділі наведено результати дослідження різноманітності за проламіновими локусами природних популяцій дикорослих родичів пшениці, що ростуть на території України (Кримський півострів). Досліджено два види злаків, перехреснозапильний диплоїдний вид *Dasyphyrum villosum* (L.) P. Candargy та самозапильний тетраплоїдний вид *Ae. biuncialis* Vis. Аналіз частот маркерних локусів природних популяцій дає змогу проводити моніторинг стану цих популяцій та розробити стратегії для збереження різноманіття виду в природних умовах та для закладки колекцій.

6.1 Різноманітність алелів запасних білків у популяціях *Dasyphyrum villosum* з Кримського півострова

Дикі злаки є джерелом нових генів для розширення генофонду культурних пшениць (Gill et al., 2011). Одним із таких злаків є *D. villosum* (синонім *Haynaldia villosa* (L.) Schur.). *D. villosum* – однорічний перехреснозапильний диплоїдний вид ($2n=14$, геномна формула VV), поширений у Середземномор'ї, зустрічається в Центральній і Східній Європі та Західній Азії (De Pace et al., 2011). Завдяки схрещуванням *D. villosum* з пшеницею до геному пшениці перенесено низку нових генів стійкості до хвороб, наприклад, ген стійкості до борошнистої роси *Pm21* (Chen et al., 1995; Xing et al., 2018), ген стійкості до жовтої іржі *Yr26* (Yildirim et al., 2000), ген стійкості до церкоспорельозу (збудник – *Pseudocercospora herpotrichoides*) *Pch3* (Murray et al., 1994), а також генів, що покращують хлібопекарську якість зерна, яка визначається значною мірою алельним складом локусів запасних білків (Vaccino et al., 2010; Zhao et al., 2010; Ruiqi et al., 2014).

В Україні *D. villosum* зустрічається в Криму, заносні популяції також описані біля Одеси та Львова (Цвелев, 1977; De Pace et al., 2011). Різноманітність кримських природних популяцій *D. villosum* досі не було вивчено. У даному розділі викладено

результати дослідження різноманітності запасних білків *D. villosum* у двох популяціях Кримського півострова.

Матеріалом дослідження слугували вибірки зразків з популяцій *D. villosum* Кримського півострова, зібрані в 2012 році у двох місцевостях: Берегове, Бахчисарайського району, далі у тексті – популяція Берегового, та Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський, далі у тексті – популяція Херсонеса.

Високомолекулярні субодиниці глютенінів, які кодуються генами локусу *Glu-V1* *D. villosum*, знаходяться у верхній частині електрофоретичного спектру загального білку зерна (SDS-електрофорез) у зоні субодиниць, кодованих локусом *Glu-B1* м'якої пшениці (рис. 6.1), що можна бачити при порівнянні зі спектром сорту Безоста 1.

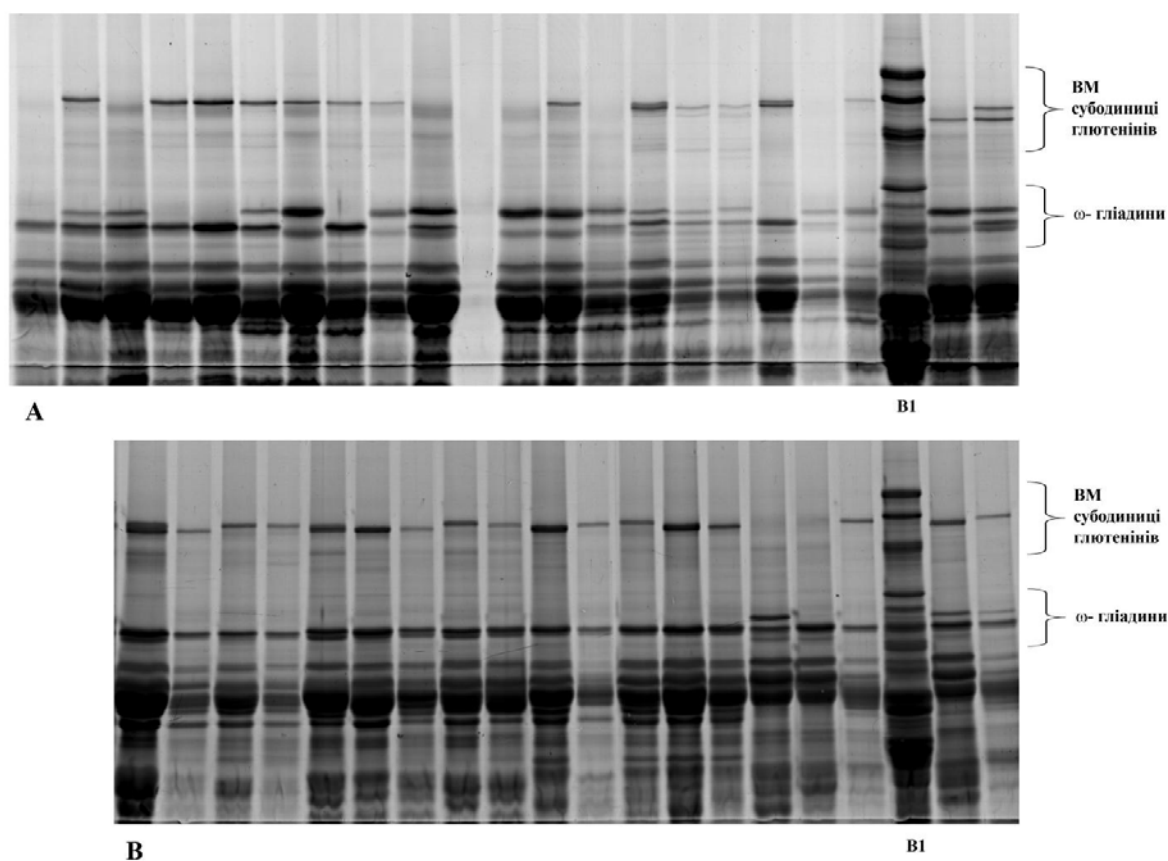


Рис. 6.1 SDS-електрофореграма загального білку окремих зернівок *D. villosum* та сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1). А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса. Дужками відмічено зони електрофореграми, які досліджувались

Електрофоретичні спектри високомолекулярних субодиниць глютенінів *D. villosum* мають один або два компоненти, або не мають жодного (рис. 6.1, 6.2). Оскільки *D. villosum* є перехреснозапильним видом, серед зернівок є як гомозиготи, так і гетерозиготи за локусом *Glu-V1*. Рухливість високомолекулярних субодиниць глютенінів *D. villosum* була більшою за рухливість субодиниці 7, кодованої локусом *Glu-B1* сорту пшениці м'якої Безоста 1 та спостерігався поліморфізм серед досліджених зернівок за електрофоретичною рухливістю цих білків. Подібні рухливості високомолекулярних субодиниць глютенінів були виявлені в роботі (Zhong and Qualset, 1993) при дослідженні зразків *D. villosum* з італійських та югославських популяцій.

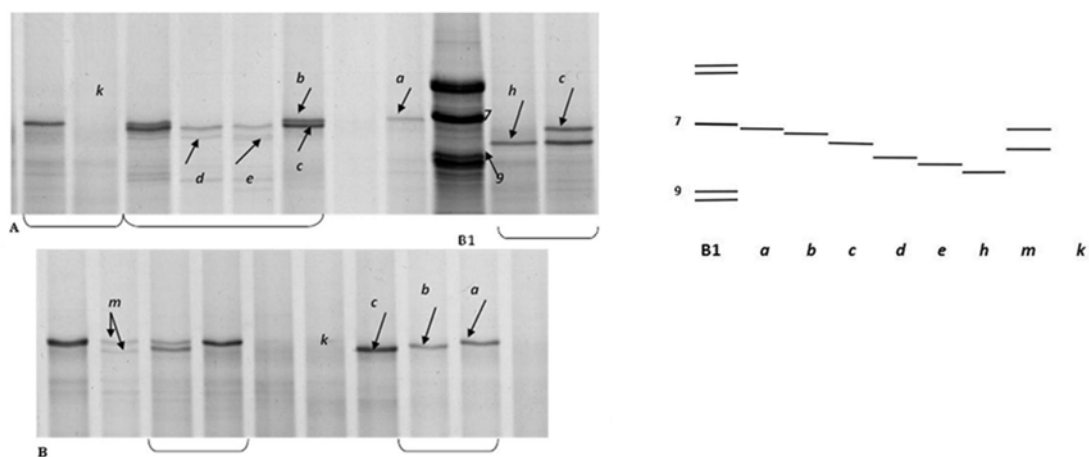


Рис. 6.2. Фрагменти SDS-електрофореграми високомолекулярних субодиниць глютенінів окремих зернівок *D. villosum*. Стрілками та буквами позначено субодиниці, кодовані відповідними алелями локусу *Glu-V1*; 7 і 9 – субодиниці, кодовані генами локусу *Glu-B1* сорту пшениці м'якої Безоста 1 (B1). Дужками відмічено спектри зернівок з окремого колоса. А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса. Справа – схема високомолекулярних субодиниць глютенінів *D. villosum*, кодованих різними алелями локусу *Glu-V1*.

Аналіз окремих зернівок з одного колоса з врахуванням дози гена (відносної інтенсивності компонентів) через триплоїдність ендосперму був використаний при ідентифікації алелів: дві дози гена (інтенсивніші компоненти) забезпечували материнські гамети; за материнським компонентом у вибірці зерен з колоса могло

бути тільки 1–2 різні алелі, тоді як за батьківським компонентом різноманітність могла обмежуватись лише кількістю проаналізованих зерен з колоса.

Серед загальної вибірки проаналізованих зернівок з двох популяцій (разом 104 зернівки) ідентифіковано вісім алелів локусу *Glu-V1*, з яких один є нуль-алелем (алель *k*). На рис. 6.2 показано субдиниці, кодовані різними алелями локусу *Glu-V1*, та їхні схеми. У досліджених кримських популяціях наявні 8 із 14 описаних у літературі (Zhong and Qualset, 1993) алелів локусу *Glu-V1*.

Зону на SDS-електрофореграмі, в якій знаходяться ω -гліадини *D. villosum*, наведено на рис. 6.1 та 6.3. У цій зоні спектру зернівок *D. villosum* спостерігались 1–2 інтенсивні компоненти

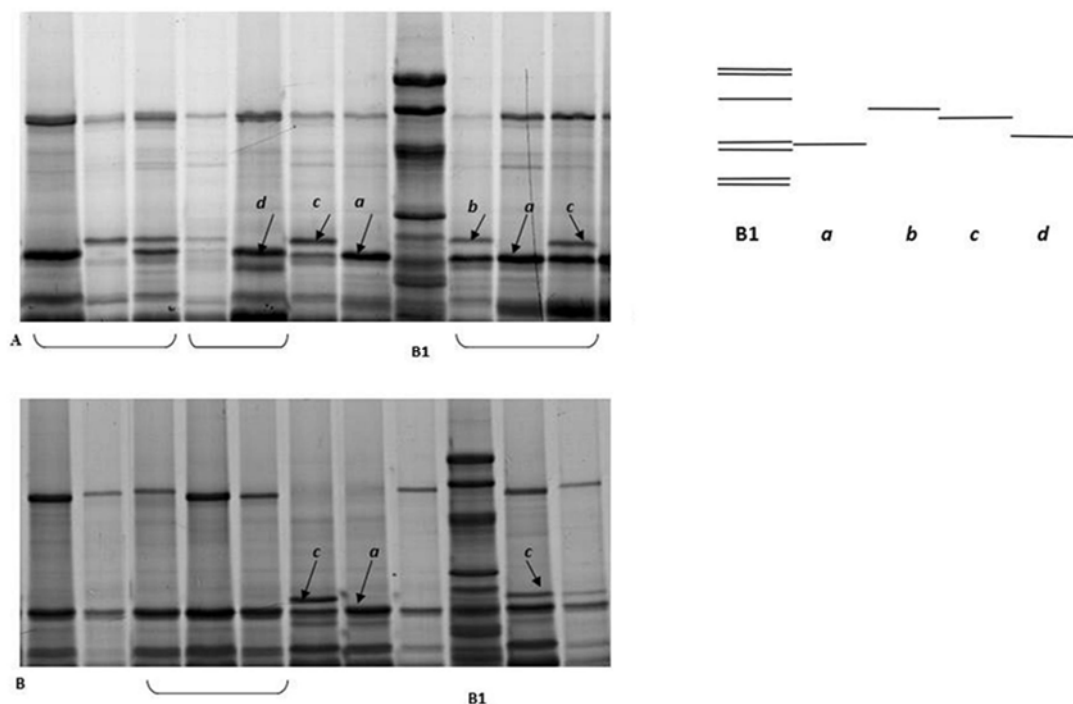


Рис. 6.3 Фрагменти SDS-електрофореграми запасних білків окремих зернівок *D. villosum* та сорту пшениці м'якої Безоста 1 (B1). Стрілками і буквами *a–d* позначено ω -гліадини, що кодуються відповідними алелями локусу *Gli-V1*. А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса. Справа – схема ω -гліадинів *D. villosum*, кодованих різними алелями локусу *Gli-V1*, та сорту пшениці м'якої Безоста 1 (B1) при розділенні SDS-електрофорезом.

З використанням SDS-електрофорезу було ідентифіковано чотири алелі, що кодують ω -гліадини, які позначено $a-d$. Компоненти, що кодуються даними алелями локусу *Gli-V1*, та їх схему наведено на рис. 6.3.

Подібний підхід до дослідження різноманітності спектрів ω -гліадинів на SDS-електрофореграмах було застосовано раніше для аналізу сортів і ліній гексаплоїдної та тетраплоїдної пшениці (Козуб и др., 1994; Nieto-Taladriz et al., 1994; Ribeiro et al., 2011) та тритикале (Igrejas et al., 1999).

Отже, для дослідження різноманіття популяцій *D. villosum* було підбрано маркерні зони електрофоретичних спектрів запасних білків: високомолекулярні субодиниці глютенінів та ω -гліадини на SDS-електрофореграмах. Було записано генотипи за маркерними локусами проаналізованих зернівок *D. villosum* та підраховано кількості гамет з певними алелями. Частоти алелів за досліджуваними маркерними локусами *Glu-V1* та *Gli-V1* (ω -гліадини) в загальній вибірці та у вибірках з двох популяцій наведено в табл. 6.1.

У популяції Берегового за локусом *Glu-V1* ідентифіковано сім алелів, серед яких найбільш поширеними виявились алелі k та b . У вибірці із популяції Херсонеса виявлено п'ять алелів цього локусу, серед яких переважають алелі k , a , та c . З даних таблиці видно, що обидві популяції мають високу частоту алеля k (нуль-алеля). Частота алеля k в українських популяціях значно перевищує частоту цього алеля в італійських та балканських популяціях (Zhong and Qualset, 1993). Популяції Берегового і Херсонеса статистично істотно відрізняються між собою за частотами алелів a , b , та c локусу *Glu-V1* (табл. 6.1). Генетична різноманітність за локусом *Glu-V1* є достатньо високою: очікувана гетерозиготність H за *Glu-V1* дорівнювала 0,696 у популяції Берегового і 0,739 для популяції Херсонеса і була близькою до показника в італійських і балканських популяціях, де H варіювала від 0,700 до 0,857.

У сумарній вибірці кримських зразків *D. villosum* за локусом *Glu-V1* з найбільшими частотами зустрічаються алелі k , b , та c . За ω -гліадинами, що контролюються локусом *Gli-V1*, переважає компонент, кодований алелем a (59%).

Таблиця 6.1

Частоти алелів за локусами запасних білків у вибірках з кримських природних популяцій *D. villosum* серед 2N гамет, де N – кількість проаналізованих зернівок

Локус, алель	Берегове (N =54)	Херсонес (N = 50)	Істотність відмінностей частот	Загальна вбірка (N =104)
<i>Glu-VI</i>				
<i>k</i> (нуль-алель)	0,343	0,320		0,332
<i>a</i>	0,028	0,220	**	0,120
<i>b</i>	0,407	0,160	**	0,288
<i>c</i>	0,130	0,290	*	0,207
<i>d</i>	0,019	0,000		0,010
<i>e</i>	0,028	0,000		0,014
<i>h</i>	0,046	0,000		0,024
<i>m</i>	0,000	0,010		0,005
<i>Gli-VI</i> ω-гліадини				
<i>a</i>	0,352	0,850	**	0,591
<i>b</i>	0,231	0,010	**	0,125
<i>c</i>	0,296	0,060	**	0,183
<i>d</i>	0,120	0,080		0,101

Примітка.* P < 0,01; ** P < 0,001

У популяціях Берегового і Херсонеса виявлено по чотири варіанти ω-гліадинів, кодованих локусом *Gli-VI*, проте вони мають різні частоти зустрічання алелів. У популяції Берегового з приблизно однаковими частотами поширені три алелі: *a*, *b*, та *c*, а в популяції Херсонеса переважає лише один алель, *a* (85%). Популяції істотно (P < 0,001) відрізняються за частотами цих алелів *Gli-VI* (табл. 6.1). Популяція Берегового відрізняється від популяції Херсонеса підвищеною частотою алелів *b* та *c*, що кодують ω-гліадини з більшою молекулярною масою,

ніж у ω -гліади́на, кодованого алелем *a*. Очікувана гетерозиготність у популяції Берегового (0,721) за локусом *Glu-V1* була набагато вищою, ніж у популяції Херсонеса (0,267). Загалом, ω -гліадини на SDS-електрофореграмі виявились зручною маркерною системою для аналізу популяцій *D. villosum*, яку можливо застосовувати одночасно з аналізом високомолекулярних субодиниць глютенінів.

Отже, популяції *D. villosum* Берегового і Херсонеса істотно відрізняються за частотами алелів локусів *Glu-V1* та *Gli-V1* (ω -гліадини на SDS електрофореграмах). Високу частоту нуль-алеля за локусом *Glu-V1* в кримських популяціях *D. villosum* варто враховувати при міжвидовій гібридизації із пшеницею при створенні матеріалу з метою покращення якості зерна. Очевидно, що перенесення нуль-алеля за локусом *Glu-V1* в генوم пшениці не буде сприяти підвищенню хлібопекарської якості зерна.

6.2 Дослідження генетичної різноманітності *Ae. biuncialis*

Ae. biuncialis (UUM^bM^b, 2n=28) – один з найбільш розповсюджених видів егілопсів. Його субгеном U походить від геному U виду *Ae. umbellulata* Zhuk., видозмінений геном M^b – споріднений з геномом M *Ae. comosa* Sm. in Sibth. et Sm. (Kimber and Feldman, 1987). Можливе місце виникнення *Ae. biuncialis* — Західна Туреччина та Греція, де контактують обидва предкові диплоїдні види (Kimber and Feldman, 1987). При дослідженні геному U *Ae. biuncialis* було показано поліфілетичне походження цього виду (Chee et al., 1995). За van Slageren (1994), на Кримському півострові *Ae. biuncialis* зустрічається лише в його південній частині.

У даному підрозділі наведено результати досліджень поліморфізму високомолекулярних субодиниць глютенінів і гліадинів *Ae. biuncialis*, ідентифікації алелів, що їх кодують, генетичного різноманіття і популяційної структури кримських популяцій *Ae. biuncialis* за цими локусами, частоти перехресного запилення у цього виду, різноманітності за часом виголошування, та створення колекції зразків, яка відображає рівень поліморфізму генетичних ресурсів *Ae. biuncialis* України за локусами гліадинів та високомолекулярних

субодиниць глютенінів та включає зразки з різними алелями за маркерними локусами.

У роботі використовували зразки *Ae. biuncialis*, зібрані на Кримському півострові (Кара-Даг, Ечки-Даг, Севастополь, мис Март'ян, Бахчисарайський р-н та інш. (пункт 2.1.6, табл. 2.3), F₂ зерна від різних комбінацій схрещування. Частину зразків, зібраних на Кримському півострові, було розмножено на дослідній ділянці (далі – колекційні зразки, на відміну від первинних зборів з природних популяцій). Також аналізували зразки *Ae. umbellulata* (IUO15892 і IUO15893) з Туреччини, та *Ae. comosa* (IUO15968 і IUO15969) з Туреччини та Греції, відповідно, люб'язно надані к.б.н. Р.Л. Богуславським (Національний центр генетичних ресурсів рослин України, г. Харків), а також інший грецький зразок *Ae. comosa* (GRC 096/92).

6.2.1 Ідентифікація алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis*. Для ідентифікації геномної приналежності електрофоретичних компонентів на SDS-електрофореграмах тетраплоїдного виду *Ae. biuncialis* було використано дані про відносне розміщення в електрофоретичних спектрах компонентів, що контролюються генами локусів *Glu-U1* *Ae. umbellulata* та *Glu-M1* *Ae. comosa*.

На рис. 6.4 показано електрофореграму високомолекулярних субодиниць глютенінів різних зразків *Ae. biuncialis* та диплоїдів *Ae. umbellulata* і *Ae. comosa*.

Відомо, що локуси *Glu-1* містять по два гени, що кодують субодиниці x і y, з яких субодиниця x має меншу рухливість, ніж y на SDS-електрофореграмах відновлених білків ендосперму (Paune, 1987). Можна бачити, що обидві субодиниці мають більшу рухливість у зразків *Ae. umbellulata* ніж відповідні субодиниці у *Ae. comosa*. Ці дані узгоджуються з результатами Rodriguez-Quijano et al. (2001) з аналізу високомолекулярних субодиниць глютенінів зразків колекції *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*. Більшість представлених спектрів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis* включають чотири компоненти. Порівняння електрофоретичних спектрів високомолекулярних субодиниць глютенінів трьох видів егілопсів вказує на те, що компонент високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis* з найменшою рухливістю є x-субодиницею, кодованою

локусом *Glu-U1*, наступний за рухливістю компонент є х-компонентом, що кодуються *Glu-M^b1*, за ним іде у-субодиниця, контрольована локусом *Glu-U1*, найнижчу рухливість має компонент, що є у-субодиницею, кодовою локусом *Glu-M^b1*.

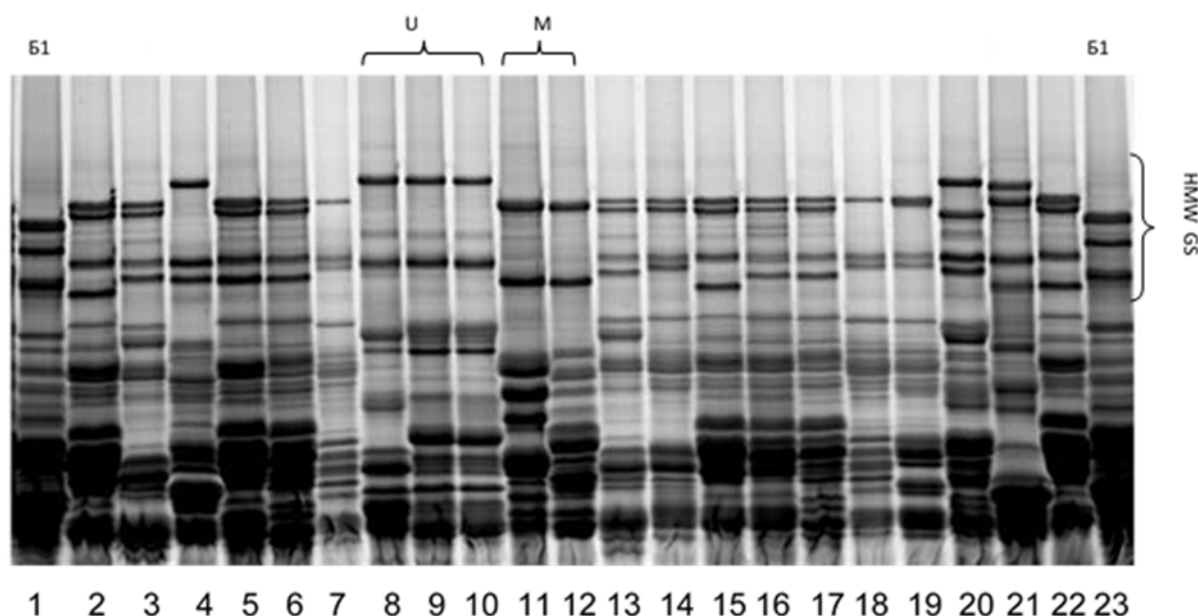


Рис. 6.4 SDS-електрофореграма запасних білків *Ae. biuncialis* (2–7, 13–22), *Ae. umbellulata* (U, 8–10), *Ae. comosa* (M, 11, 12). HMW GS – зона високомолекулярних субодиниць глютенінів. Б1 – м'яка пшениця Безоста 1 (1, 23).

Однак, як видно з рисунку 6.4 (наприклад, доріжки 4, 7, 18), деякі зразки мають лише три смуги у спектрі високомолекулярних субодиниць глютенінів. Крім того Rodriguez-Quijano et al. (2001) показано, що субодиниці, що кодуються геномами U і M, можуть мати близьку рухливість. Тому для надійної ідентифікації алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis* необхідно було провести гібридологічний аналіз.

Для отримання гібридного матеріалу було проведено схрещування зразків, що відрізнялись за електрофоретичними спектрами запасних білків. Було проаналізовано розщеплення за алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів у вибірках зерен F₂ від п'яти комбінацій схрещування *Ae. biuncialis* (табл. 6.2).

**Розщеплення за алелями локусів високомолекулярних субодиниць
глютенінів у гібридних зерен F₂ *Ae. biuncialis***

Комбінація схрещування	Локус	Генотипи зерен за локусом	Кількість зерен з відповідним генотипом	Очікуване розщеплення	χ^2
14-12 × 11-2	<i>Glu-M^b1</i>	<i>f.f : f.a : a.a</i>	19:20:13	1:2:1	4,15
9-1 × 1-1	<i>Glu-M^b1</i>	<i>d.d : d.b : b.b</i>	9:22:7	1:2:1	1,16
7-2 × 13-2	<i>Glu-U1</i>	<i>b.- : a.a</i>	31: 11	3:1	0,03
	<i>Glu-M^b1</i>	<i>a.- : e.e</i>	31 : 11	3:1	0,03
12-5 × 11-2	<i>Glu-M^b1</i>	<i>a.a : a.d : d.d</i>	4 : 19 : 11	1 : 2 : 1	3,35
O2 × O10	<i>Glu-U1</i>	<i>g.g : g.b : b.b</i>	21:36:17	1 : 2 : 1	0,49
	<i>Glu-M^b1</i>	<i>h.h : h.a : a.a</i>	22:28:23	1 : 2 : 1	3,99

На рис. 6.5 наведено SDS-електрофореграму високомолекулярних субодиниць глютенінів гібридних зерен F₂ та батьківських форм комбінації схрещування 14-12 × 11-2.

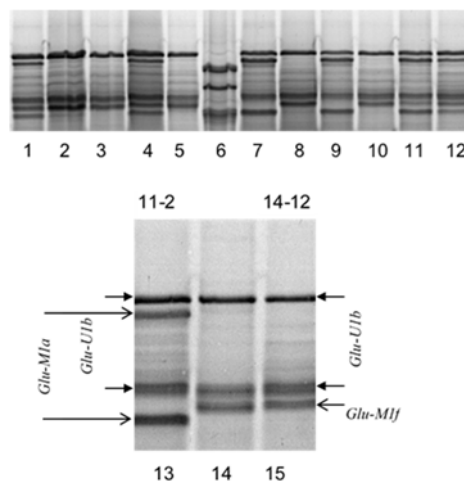


Рис. 6.5 Електрофореграма високомолекулярних субодиниць глютенінів окремих зерен F₂ *Ae. biuncialis* від схрещування 14-12 × 11-2 (1–5, 7–12, 14), зразка 11-2 (13), 14-12 (15), сорту озимої м'якої пшениці Безоста 1 (6). Стрілками позначено блоки високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодовані відповідними алелями

Дані зразки *Ae. biuncialis* мали однакові блоки, контрольовані *Glu-U1*, та відрізнялись за локусом *Glu-M^b1*, причому у зразка 14-12 була відсутня у-субодинаця, контрольована *Glu-M^b1*.

У комбінації схрещування 9-1 × 1-1 також спостерігалось розщеплення лише за локусом *Glu-M^b1* (рис. 6.6). Блоки високомолекулярних субодинаць глютенінів, контрольовані алелями цього локусу, у зразків 9-1 та 1-1 включали х-субодинаці з однаковою рухливістю та відрізнялись за рухливістю у-субодинаці. Аналогічне розщеплення спостерігалось і у гібрида 12-5 × 11-2.

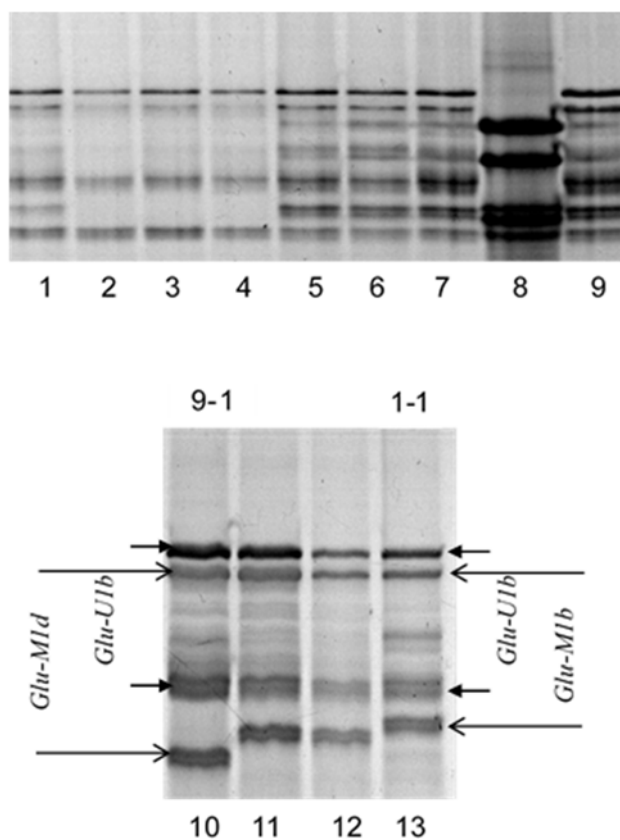


Рис. 6.6 Електрофореграма високомолекулярних субодинаць глютенінів окремих зерен F₂ *Ae. biuncialis* від схрещування 9-1 × 1-1 (1–7, 9, 11, 12), зразка 9-1 (10), 1-1 (13), сорту озимої м'якої пшениці Безоста 1 (8). Стрілками позначено блоки високомолекулярних субодинаць глютенінів, кодовані відповідними алелями

У гібрида 7-2 × 13-2 в F₂ відбувалось розщеплення за двома локусами високомолекулярних субодиниць глютенінів (рис. 6.7). В електрофоретичному спектрі зразка 7-2 відсутня х-субодиниця.

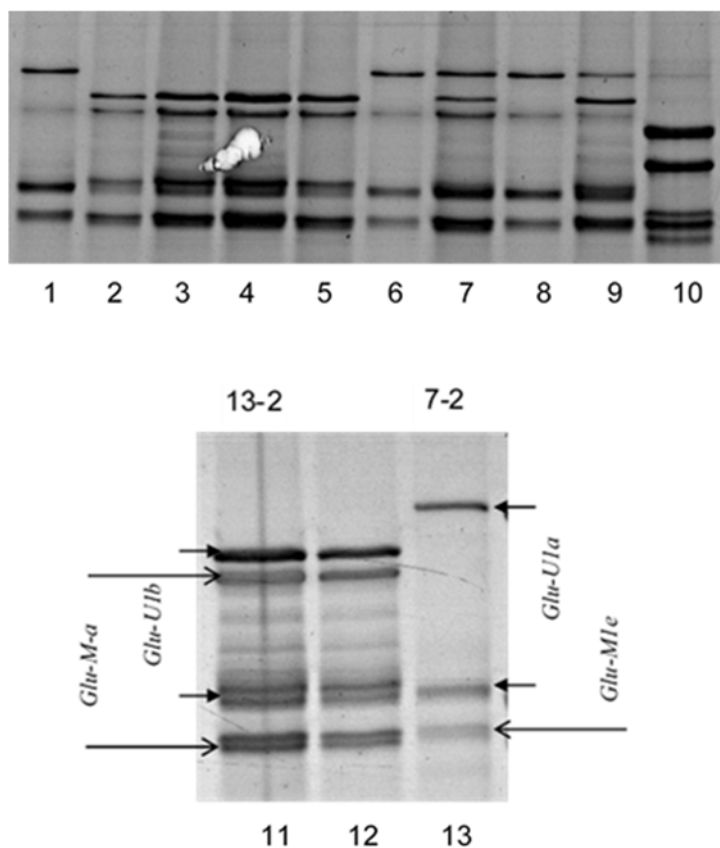


Рис. 6.7 Електрофореграма високомолекулярних субодиниць глютенінів окремих зерен F₂ *Ae. biuncialis* від схрещування 7-2 × 13-2 (1–9, 12), зразка 13-2 (11), 7-2 (13), сорту озимої м'якої пшениці Безоста 1 (10). Стрілками позначено блоки високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодовані відповідними алелями.

На рис. 6.8 наведено SDS-електрофореграму запасних білків гібридних зерен F₂ та батьківських форм комбінації схрещування *Ae. biuncialis* O2 × O10. Дані зразки відрізняються за обома алелями локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів. Слід відзначити, що на відміну від решти зразків, які походять з Кримського півострова, походження зразка O2 невідоме (найбільш ймовірно – це азербайджанський зразок).

Ідентифіковані алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів у батьківських форм гібридів наведено в табл. 6.3.

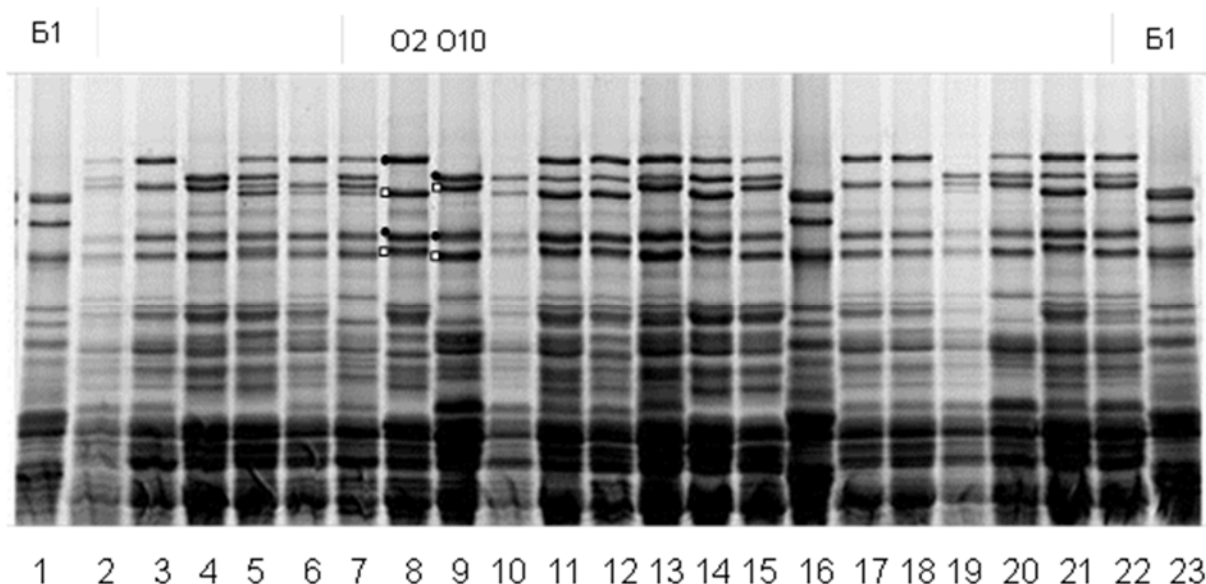


Рис. 6.8 SDS-електрофореграма запасних білків зразків *Ae. biuncialis* O2 (8) і O10 (9), зернівок F₂ від схрещування O2 × O10 (2–7, 10–22); Б1 – м`яка пшениця Безоста 1 (1, 23). Темними крапками позначено компоненти, кодовані алелями за локусом *Glu-U1*, світлими – *Glu-M^b1*.

Таблиця 6.3

**Алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів у зразків
Ae. biuncialis – батьківських форм гібридів**

Зразок	<i>Glu-U1</i>	<i>Glu-M^b1</i>
14-12	<i>b</i>	<i>f</i>
11-2	<i>b</i>	<i>a</i>
9-1	<i>b</i>	<i>d</i>
1-1	<i>b</i>	<i>b</i>
7-2	<i>a</i>	<i>e</i>
13-2	<i>b</i>	<i>a</i>
12-5	<i>b</i>	<i>d</i>
O2	<i>g</i>	<i>h</i>
O10	<i>b</i>	<i>a</i>

Розщеплення за генотипами зернівок F₂ відповідало очікуваному (табл. 6.2). Дані гібридологічного аналізу п'яти комбінацій схрещування, аналіз колекційних зразків, а також зразків з природних популяцій дозволили ідентифікувати низку алелів локусів високомолекулярних субодиниць *Ae. biuncialis* *Glu-U1* і *Glu-M^b1* і скласти каталог блоків високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованих цими алелями (рис. 6.9, 6.10). Алелі позначено латинськими буквами. Кожну субодиницю, кодовану *Glu-U1*, позначено буквою U з цифрою. Відповідно, кожну субодиницю, кодовану *Glu-M^b1*, позначено буквою M з цифрою.

Каталог блоків високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованих алелями локусу *Glu-U1* *Ae. biuncialis*, наведено на рис. 6.9.

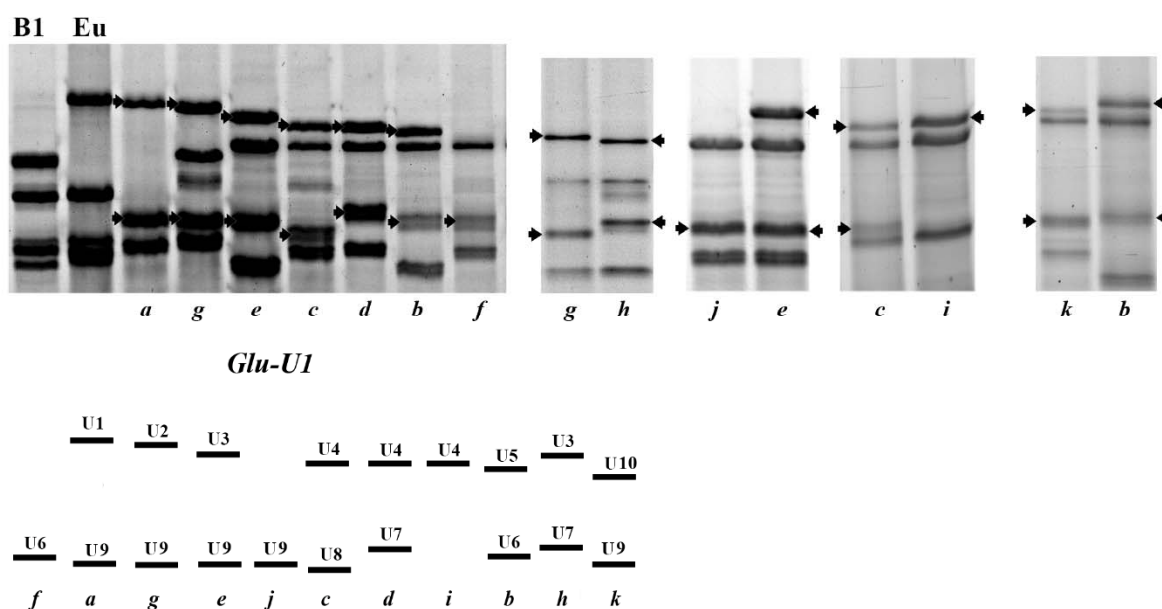


Рис. 6.9 SDS-Електрофореграми високомолекулярних субодиниць глютенінів зразків *Ae. biuncialis*, кодованих різними алелями локусу *Glu-U1* (a–k); субодиниці, кодовані алелями, відмічені стрілками. В1 і Eu – сорти *T. aestivum* Безоста 1 і Ецарміл, відповідно. Знизу: схема блоків, кодованих алелями a–k локусу *Glu-U1*. U1–U10 – позначення субодиниць, однаковими цифрами позначені субодиниці з однаковою рухливістю.

Ідентифіковано 11 алелів локусу *Glu-U1* (a–k) (рис. 6.9). Всі алелі, крім h, виявлено серед кримських зразків, алелі h та g ідентифіковано у грецького зразка GRC-021/94; алель g також має зразок невідомого походження O2. Більшість алелів контролюють синтез двох субодиниць (x і y). Алель *Glu-U1i* експресує лише x-

субодиницю, алелі *Glu-U1f*, та *Glu-U1j* – лише у-субодиницю. Алелі *a*, *e*, *g*, *j*, та *k* локусу *Glu-U1* кодують у-субодиницю з однаковою рухливістю (U9), трохи більшою, ніж рухливість у-субодиниці, кодованої алелями *b*, та *f* (U6). Алель *h* контролює у-компонент, аналогічний у-компоненту, кодованому алелем *d* (U7), а рухливість кодованої ним х-субодиниці відповідає х-субодиниці, кодованій алелем *e* (U3). Поєднання субодиниць U3+U7 (блок, кодований алелем *h*) не виявлено у зразків з Кримського півострова, але такі субодиниці зустрічаються в інших комбінаціях у кримських зразків (U3+U9, U4+U7). Х-субодиниця U4 є спільною для генотипів з алелями *c*, *d*, та *i* за локусом *Glu-U1*. Отже, для локусу *Glu-U1* за рухливістю на SDS-електрофореграмах ідентифіковано шість різних х-субодиниць (U1–U5, U10), а також відсутність х-субодиниці, та чотири різні у-субодиниці (U6–U9) і відсутність синтезу у-субодиниці. Ці субодиниці зустрічались у 11 поєднаннях (з 35 можливих).

За локусом *Glu-M^b1* ідентифіковано 19 алелів (*a–s*) (рис. 6.10). Більшість алелів контролюють синтез двох субодиниць, алель *Glu-M^b1i* експресує лише х-субодиницю, алелі *Glu-M^b1e*, *Glu-M^b1f*, *Glu-M^b1n*, *Glu-M^b1s* – лише у-субодиницю. За локусом *Glu-M^b1* у грецького зразка GRC-021/94 виявлено алель *j*, який також зустрічається серед зразків з Кримського півострова (рідкісний алель). Серед х-субодиниць, кодованих локусом *Glu-M^b1*, найбільш часто зустрічається субодиниця M1: її кодують сім алелів: *a*, *b*, *c*, *d*, *i*, *m* та *r*. Субодиниці M2 (найменша рухливість серед відповідних х-субодиниць) і M3 (найбільша рухливість) кодуються чотирма (*g*, *l*, *o*, *q*) і трьома (*j*, *h*, *k*) алелями, відповідно. Серед у-субодиниць, контрольованих *Glu-M^b1*, найменшу рухливість має M6 (алелі *c*, *f*, та *g*), а найбільшу – M7 (алелі *d*, *j*, та *l*). У-субодиниця M8 кодується 4 алелями (*e*, *m*, *q*, *p*), у-субодиниці M4, M5, M6, M7 кодуються трьома алелями кожна. Загалом, для локусу *Glu-M^b1*, за рухливістю на SDS-електрофореграмах ідентифіковано чотири різні х-субодиниці (M1–M3 та M9), а також відсутність х-субодиниці, та сім різних у-субодиниць (M4–M8, M10 та M11) і відсутність синтезу у-субодиниці. Ці

субодиниці зустрічались у 19 поєднаннях (з 40 можливих). Для продуктів експресії алелів локусу *Glu-M^b1* не виявлено поєднань двох унікальних субодиниць.

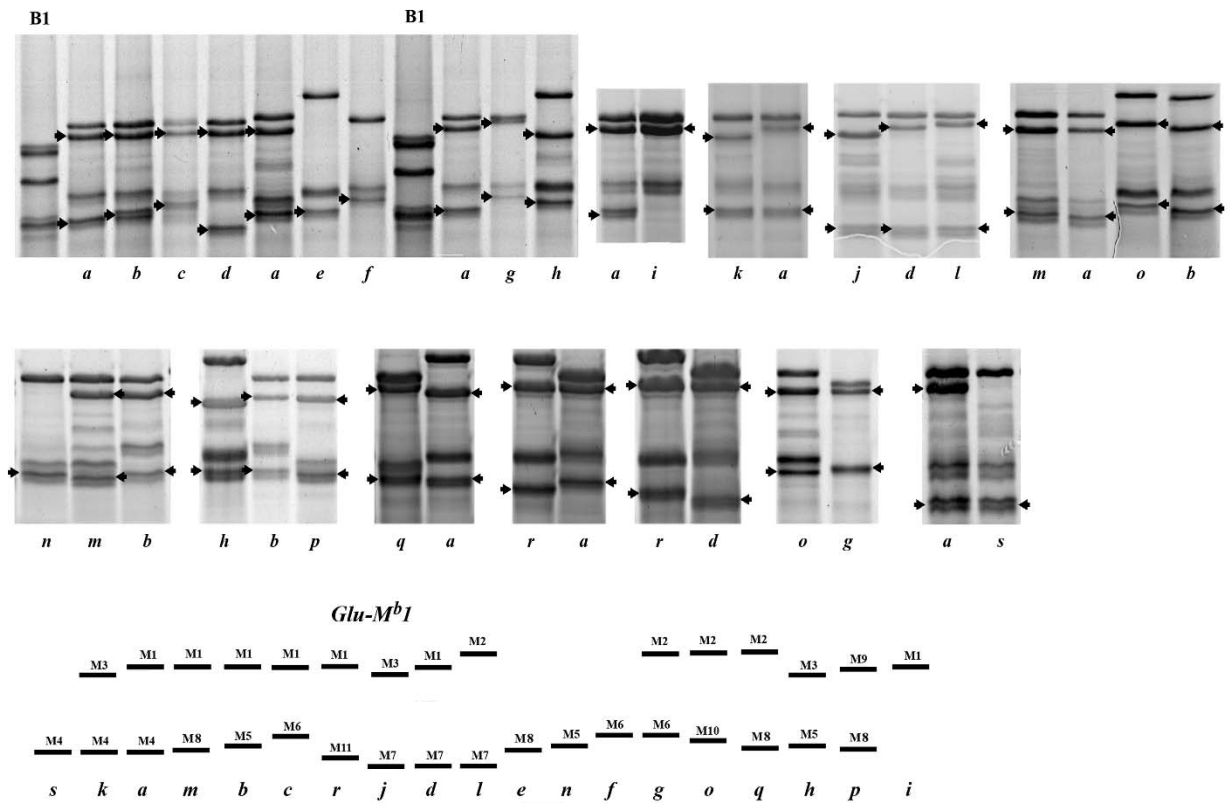


Рис. 6.10 SDS-Електрофореграми високомолекулярних субодиниць глютенінів зразків *Ae. biuncialis*, кодованих різними алелями локусу *Glu-M^b1* (a–s); субодиниці, кодовані алелями, відмічені стрілками. B1 – сорт *T. aestivum* Безоста 1. Знизу: схема блоків, кодованих алелями a– s локусу *Glu-M^b1*. M1–M11 – позначення субодиниць, однаковими цифрами позначені субодиниці з однаковою рухливістю.

Генотипи, що не синтезують x-субодиницю, були відсутні серед колекції зразків *Ae. comosa*, досліджених Rodriguez-Quijano et al. (2001). Отже, такі алелі за локусом, спорідненим з *Glu-M1*, було виявлено вперше. Однак алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів, що контролюють лише у-субодиницю, було виявлено у деяких сортів і лендрас пшениці за локусом *Glu-B1* (наприклад, алелі *k*, *r*, *ae*, *aj*, та *am*) і локусу *Glu-D1* (алелі *l*, *m*, та *p*) (McIntosh et al., 2013) та у зразків *T. dicoccoides*, *T. timopheevi*, *Ae. kotschyi*, *Ae. variabilis* (Gallili et al., 1988). У *Ae. biuncialis* у-субодиниці, кодовані алелями *Glu-M^b1f*, *Glu-M^b1n*, *Glu-*

M^b1e, *Glu-M^b1s*, утворюють послідовний ряд у порядку збільшення рухливості (зменшення молекулярної ваги). Такий же послідовний ряд утворюють субдиниці, кодовані алелями *Glu-M^b1c*, *Glu-M^b1b*, *Glu-M^b1m*, *Glu-M^b1a*, які також кодують х-субдиницю M1. Алель, що кодує лише х-субдиницю, локусу *Glu-M1*, було виявлено у одного зразка *Ae. comosa* Rodriguez-Quijano et al. (2001). Алелі локусів високомолекулярних субдиниць глютенінів, що кодують лише х-субдиницю, є звичними для локусу *Glu-A1* та зустрічаються за локусом *Glu-B1* пшениці (McIntosh et al., 2013).

Різноманітність ідентифікованих алелів локусів високомолекулярних субдиниць глютенінів *Ae. biuncialis* (11 алелів локусу *Glu-U1* та 19 алелів *Glu-M^b1*), виявлена на матеріалі з дуже незначної маргінальної частини ареалу цього виду – з Кримського півострова, перевищує описану різноманітність алелів у його диплоїдних попередників *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*, у яких було ідентифіковано, відповідно, 8 та 11 алелів Rodriguez-Quijano et al. (2001).

6.2.2 Ідентифікація алелів гліадинових локусів *Ae. biuncialis*. Оскільки *Ae. biuncialis* є тетраплоїдом, його електрофоретичний спектр гліадинів містить компоненти, що кодуються генами, принаймні, чотирьох основних локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Gli-U2*, та *Gli-M^b2*. Для визначення геномної приналежності компонентів спектру гліадинів тетраплоїдного виду *Ae. biuncialis* порівнювали електрофоретичні спектри колекції зразків *Ae. biuncialis* та диплоїдних видів *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa* (рис. 6.11).

Спектр гліадинів *Ae. biuncialis* містить компоненти в ω -, γ - та β -зонах спектру, у деяких зразків присутні компоненти також і в α -зоні. У спектрах зразків *Ae. umbellulata* відсутні мажорні компоненти в γ -зоні. В роботі Антонюка та інш. (1994) при вивченні геномозаміщеної форми пшениці Авролата, у якої геном D сорту пшениці м'якої Аврора заміщено U геномом *Ae. umbellulata* (AABBUU), було показано, що гліадинові компоненти, що кодуються генами хромосоми 1U, знаходяться в ω -зоні спектру гліадинів і, крім того, не виявлено компонентів в

γ -зоні. Спектри гліадинів зразків *Ae. comosa* містять компоненти у всіх зонах, у тому числі, інтенсивний γ -гліадин. Отже, у *Ae. biuncialis* компоненти з найменшою рухливістю в ω -зоні кодуються генами локусу *Gli-U1*, а інтенсивний γ -гліадин – геном локусу *Gli-M^b1*.

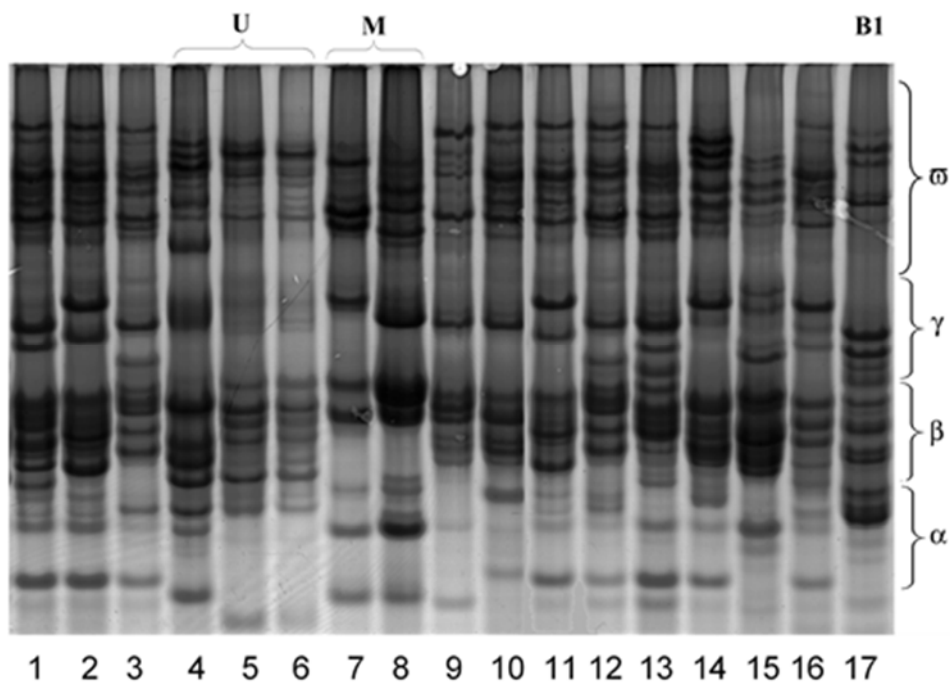


Рис. 6.11 Електрофореграма гліадинів (електрофорез в кислому середовищі) *Ae. biuncialis* (1–3, 9–16), *Ae. umbellulata* (U, 4–6), *Ae. comosa* (M, 7, 8). α , β , γ , ω – зони гліадинового спектру. B1 – м'яка пшениця Безоста 1 (17).

Як видно з електрофореграми (рис. 6.12), де представлено гліадинові спектри відповідних диплоїдних видів і різних зразків *Ae. biuncialis*, спектри гліадинів в ω -зоні, що кодуються локусами *Gli-U1* і *Gli-M^b1* можуть перекриватись. Тому для ідентифікації алелів цих локусів *Ae. biuncialis* було проведено гібридологічний аналіз. Для отримання гібридного матеріалу проведено схрещування зразків *Ae. biuncialis*, що відрізнялись за електрофоретичними спектрами запасних білків. Проаналізовано розщеплення за компонентами гліадинового спектру ω - і γ -зон від п'яти комбінацій схрещування (табл. 6.4). Ідентифіковані алелі локусів *Gli-U1* і *Gli-M^b1* у батьківських форм наведено в табл. 6.5, де алелі позначено латинськими буквами. Розщеплення відповідало очікуваному у всіх випадках (табл. 6.4).

Таблиця 6.4

Розщеплення за алелями локусів *Gli-U1* і *Gli-M^b1* у зерен F₂ *Ae. biuncialis*

Комбінація схрещування	Локус	Генотипи зерен	Кількість зерен з відповідним генотипом	χ^2 1:2:1
14-12 × 11-2	<i>Gli-U1</i>	<i>d.d : d.a : a.a</i>	11:25:16	1,03
	<i>Gli-M^b1</i>	<i>a.a. : a.d : d.d</i>	15:29:8	2,58
9-1 × 1-1	<i>Gli-U1</i>	<i>a.a : a.b : b.b</i>	9:20:9	0,11
	<i>Gli-M^b1</i>	<i>c.c : c.a : a.a</i>	11:20:7	0,95
7-2 × 13-2	<i>Gli-U1</i>	<i>a.a : a.c : c.c</i>	8:25:9	1,57
	<i>Gli-M^b1</i>	<i>a.a : a.e : e.e</i>	9:22: 11	0,29
12-5 × 11-2	<i>Gli-U1</i>	<i>a.a : a.e : e.e</i>	6:20: 9	1,23
	<i>Gli-M^b1</i>	<i>c.c : c.d: d.d</i>	13 : 15 : 7	2,77
O2 × O10	<i>Gli-U1</i>	<i>h.h : h.a : a.a</i>	19:37:18	0,27
	<i>Gli-M^b1</i>	<i>h.h : h.i : i.i</i>	20 : 34 : 20	0,49

Таблиця 6.5

Алелі *Gli-U1* та *Gli-M^b1* у зразків *Ae. biuncialis* – батьківських форм гібридів

Зразок	<i>Gli-U1</i>	<i>Gli-M^b1</i>
14-12	<i>d</i>	<i>a</i>
11-2	<i>a</i>	<i>d</i>
9-1	<i>a</i>	<i>c</i>
1-1	<i>b</i>	<i>a</i>
7-2	<i>c</i>	<i>e</i>
13-2	<i>a</i>	<i>a</i>
12-5	<i>e</i>	<i>c</i>
O2	<i>h</i>	<i>h</i>
O10	<i>a</i>	<i>i</i>

На рис. 6.12 наведено фрагменти гелів з гліадиновими спектрами батьківських форм і зерен F₂ гібрида між двома зразками, що походять з Кара-Дага 14-12×11-2.

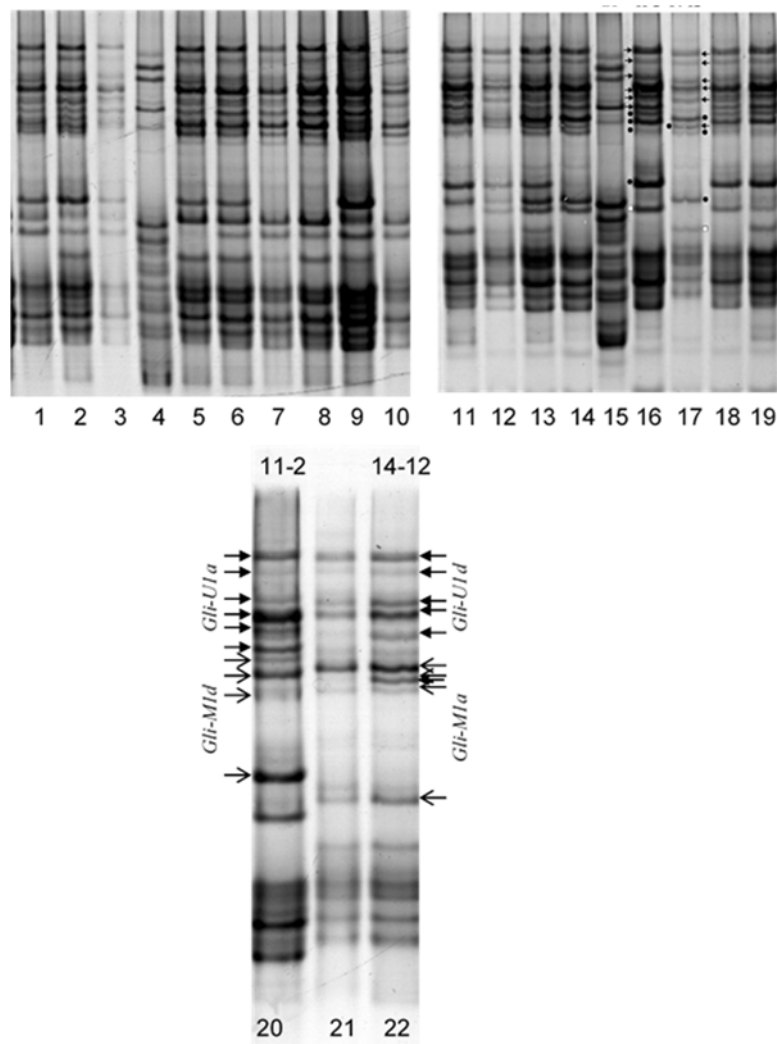


Рис. 6.12 Електрофореграма гліадинів окремих зерен F₂ *Ae. biuncialis* від схрещування 14-12 × 11-2 (1–14, 18, 19, 21), зразка 11-2 (16, 20), 14-12 (17, 22), пшениці м'якої Безоста 1 (15). Стрілками та темними крапками позначено блоки гліадинів, кодовані відповідними алелями, білими квадратами – *Gli-M^b2* (16, 17).

У гібрида 9-1×1-1 батьківські форми, відповідно, походять з Кара-Дагу та Мису Март'яна. Електрофоретичні спектри зерен F₂ показано на рис. 6.13. Два з чотирьох алелів (гліадинових блоків) цього гібрида є аналогічними алелям *Gli-UI* і *Gli-M^b1* у попередній комбінації схрещування. Характерною особливістю блоку гліадинів, кодованого *Gli-M^b1c*, є синтез омега-гліадину з високою рухливістю, порівняно з іншими блоками.

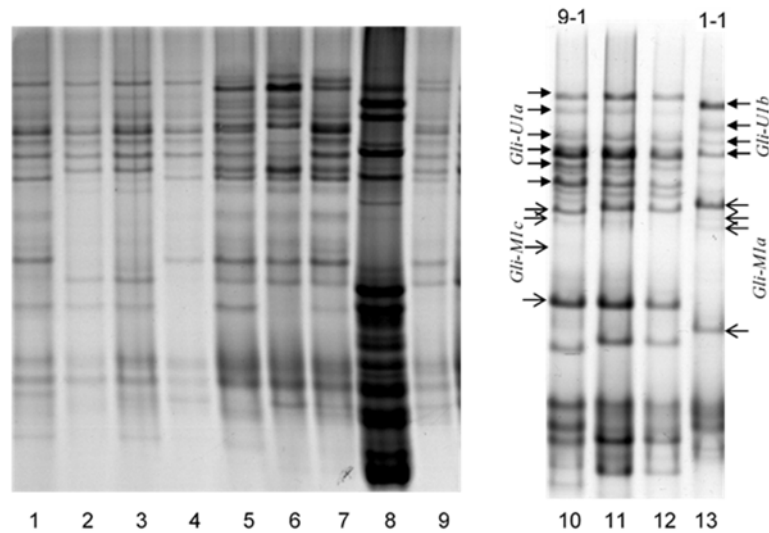


Рис. 6.13 Електрофореграма гліадинів окремих зерен F_2 *Ae. biuncialis* від схрещування 9-1 \times 1-1 (1–7, 9), зразка 9-1 (10), 1-1 (13), зразків *Ae. biuncialis* з іншим генотипом (11, 12), пшениці м'якої Безоста 1 (8). Стрілками позначено блоки гліадинів, кодовані відповідними алелями

Схрещування від 13-2 \times 7-2 також включає зразки *Ae. biuncialis* з різних кримських популяцій – з Кара-Дагу (13-2) та Берегового (Бахчисарайський р-н) (7-2) та розщеплюється за двома новими гліадиновими блоками, кодованими алелями *Gli-U1c* та *Gli-M^b1e* (рис. 6.14).

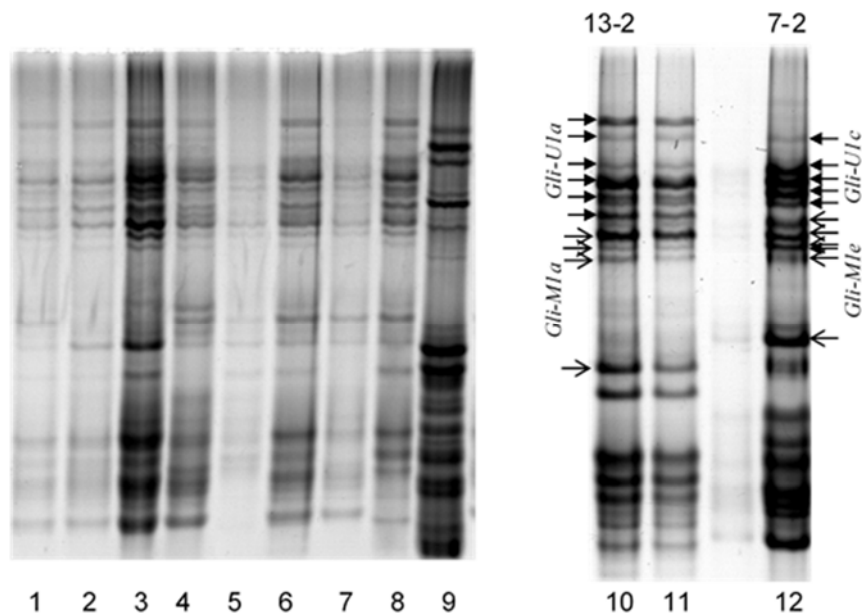


Рис. 6.14 Електрофореграма гліадинів окремих зерен F_2 *Ae. biuncialis* від схрещування 13-2 \times 7-2 (1–8), зразка 13-2 (10, 11), 7-2 (12), пшениці м'якої Безоста 1 (9). Стрілками позначено блоки гліадинів, кодовані відповідними алелями.

Гліадиновий блок *Gli-U1c* є прикладом того, що спектри, кодовані *Gli-U1* та *Gli-M^b1* можуть перекриватись: він кодує компонент з найвищою рухливістю (серед компонентів боків, контрольованих *Gli-U1*), що знаходиться на електрофореграмі в зоні, де звичайно розміщуються гліадини, кодовані *Gli-M^b1* (рис. 6.14).

Дослідження гібрида O2 × O10, де O10 походить з Кара-Дага, а O2 –невідомого походження (найбільш ймовірно – з Азербайджану), дозволило ідентифікувати ще три гліадинові алелі *Ae. biuncialis*: *Gli-U1h*, *Gli-M^b1h*, та *Gli-M^b1i*. Блок *Gli-M^b1i* кодує гамма-гліадин, з рухливістю, аналогічною рухливості гамма-гліадина блоку, кодованому *Gli-M^b1a*, (рис. 6.15).

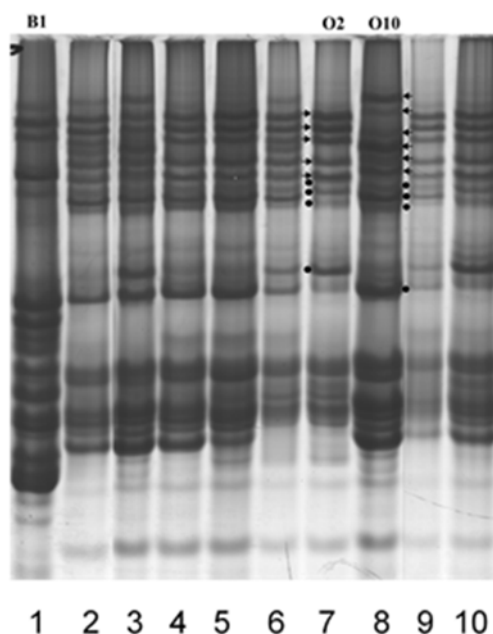


Рис. 6.15 Електрофореграма гліадинів окремих зерен F₂ *Ae. biuncialis* від схрещування O2 × O10 (2–6, 9, 10), зразка O2 (7), O10 (8), пшениці м'якої Безоста 1 (9). Стрілками відмічено компоненти алелів, що кодуються локусом *Gli-U1*, крапками – *Gli-M^b1*.

На основі даних гібридологічного аналізу, дослідження розмноженої колекції зразків *Ae. biuncialis*, первинних зборів з кримських популяцій було ідентифіковано низку алелів гліадинових локусів *Gli-U1* та *Gli-M^b1* *Ae. biuncialis*.

За локусом *Gli-U1* ідентифіковано 21 алель (*a-u*) (рис. 6.16). Більшість компонентів, кодованих алелями цього локусу, знаходяться у верхній частині ω-

зони електрофоретичного спектру, однак деякі алелі (зокрема, *c*, *e*, *d*, *k*, *m*, *t*) кодують гліадин, що знаходиться в нижній частині ω -зони.

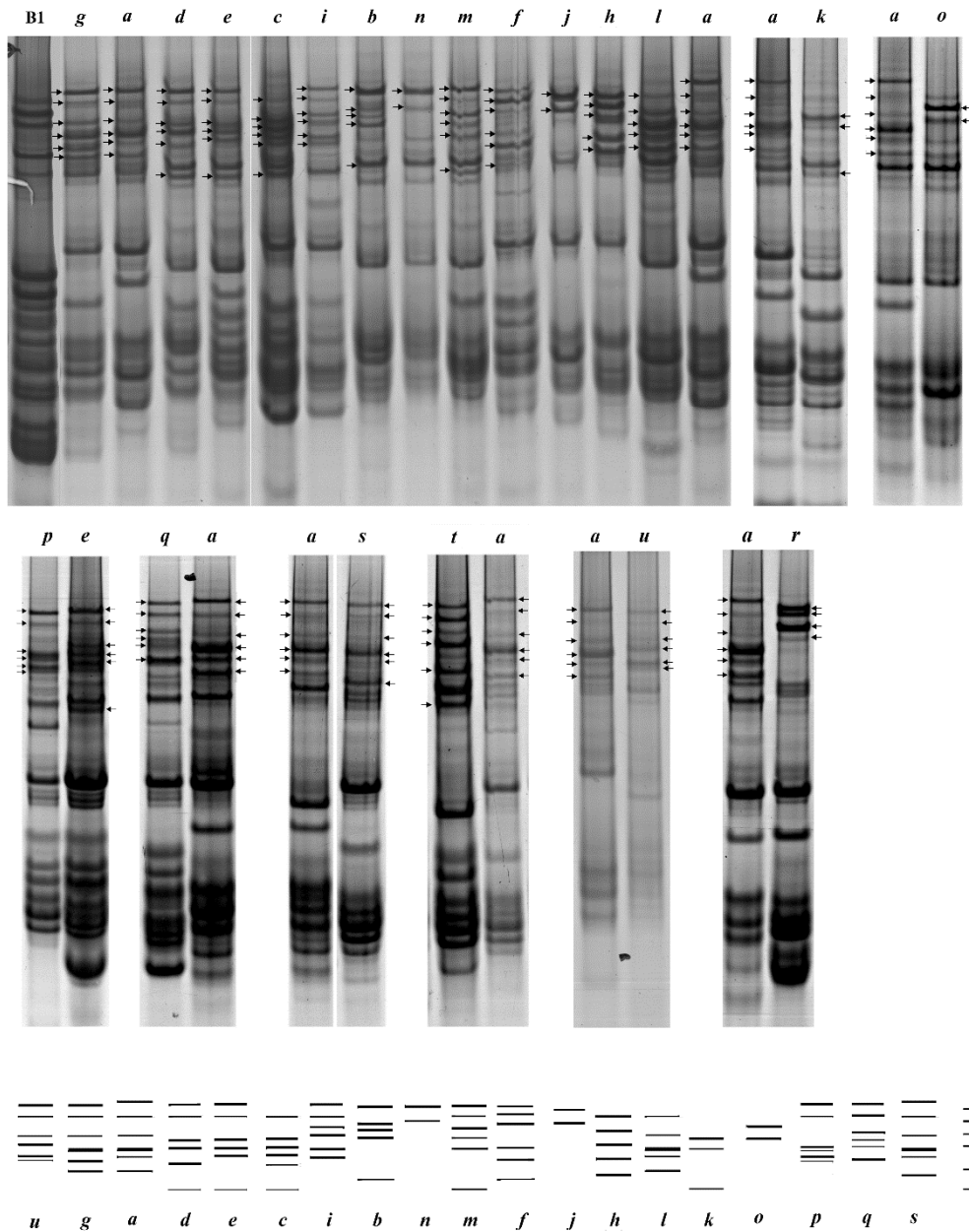


Рис. 6.16 Електрофореграма гліадинів зразків *Ae. biuncialis* з компонентами, кодованими різними алелями локусу *Gli-U1* (*a-u*), відміченими стрілками. B1 – сорт *T. aestivum* Безоста 1. Знизу – схема компонентів, кодованих алелями *a-u* локусу *Gli-U1*.

За локусом *Gli-M^b1* ідентифіковано 12 алелів (*a-l*) (рис. 6.17). Ці алелі кодують блоки білків, що включають γ -компонент та низку гліадинів в нижній частині ω -зони. Серед проаналізованої колекції зразків *Ae. biuncialis* на основі рухливості γ -гліадин можна виділити чотири групи алелів.

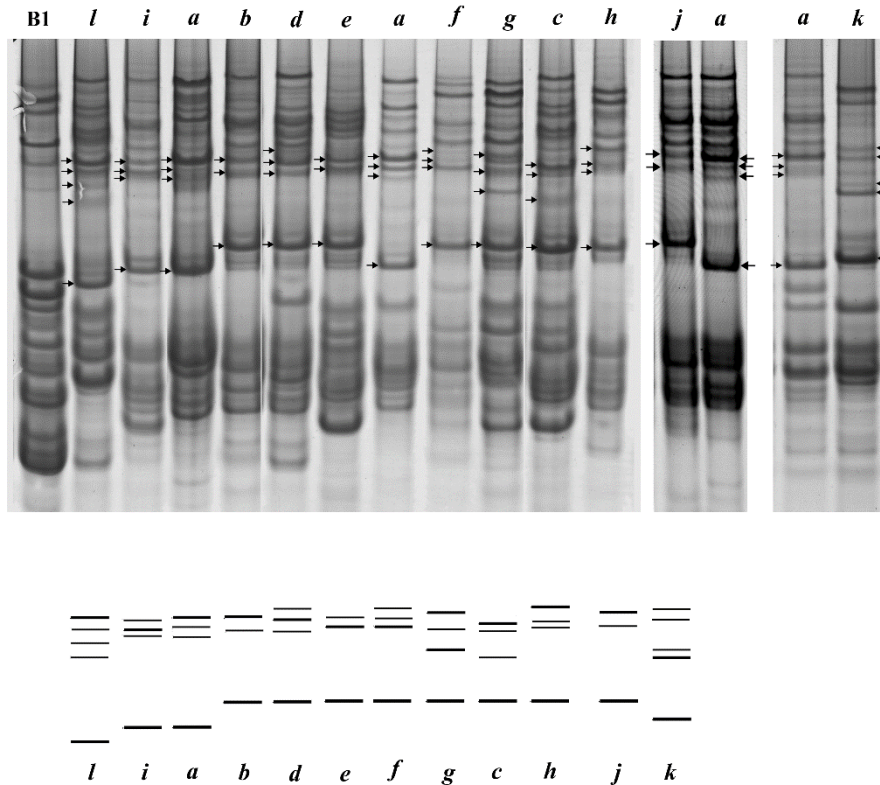


Рис. 6.17 Електрофореграма гліадинів зразків *Ae. biuncialis* з компонентами, кодованими різними алелями локусу *Gli-M^b1* (*a-l*), відміченими стрілками. V1 – сорт *T. aestivum* Безоста 1. Знизу – схема компонентів, кодованих алелями *a-l* локусу *Gli-M^b1*.

Більшість алелів локусу *Gli-M^b1* *Ae. biuncialis* (алелі *b-h* та *j*) кодують γ -компонент з найменшою рухливістю. Алель *k* кодує γ -гліадин з більшою рухливістю. Алелі *a* та *i* контролюють γ -гліадин з трохи більшою рухливістю, ніж у компонента, кодованого алелем *k*. Алель *l*, можливо, контролює γ -компонент з найбільшою рухливістю. Однак, не виключено, що алель *l* не контролює мажорний γ -гліадин, а цей компонент кодується локусом *Gli-M^b2*. Зокрема, компонент з подібною рухливістю присутній у спектрі зразка 11-2 (рис. 6.12). Гібридологічний аналіз показав, що він успадковується незалежно від компонентів, кодованих

алелями локусів *Gli-U1* та *Gli-M^b1*, і є алельним компоненту в β-зоні спектра зразка 14-12 (рис. 6.12): в комбінації 14-12 × 11-2 спостерігалось розщеплення за цими компонентами у співвідношенні 13 : 18 : 10 ($\chi^2=1,05$ для очікуваного розщеплення 1:2:1).

Відомо, що у пшениці м'якої на коротких плечах хромосом першої гомеологічної групи, крім основних локусів гліадинів, є мінорні гліадинові локуси, що, як правило, кодують синтез 0-2 компонентів, кількість описаних алельних варіантів є невеликою (McIntosh et al., 2013). Додатковий гліадиновий локус *Gli-D'T1* описаний також для *Ae. tauschii* (Gianibelli et al., 2002a). Не виключено, що деякі ω-компоненти спектру гліадинів *Ae. biuncialis* також контролюються мінорними локусами, зчепленими з основними локусами *Gli-1*.

Отже, нами виявлено значну різноманітність алелів гліадинкодуєчих локусів хромосом першої гомеологічної групи – 21 алель локусу *Gli-U1* і 12 алелів *Gli-M^b1*. Оскільки досліджені зразки походять лише з невеликої частини ареалу виду, можна припустити, що видове алельне різноманіття *Ae. biuncialis* за цими локусами є ще більшим.

6.2.3 Аналіз різноманітності природних популяцій *Ae. biuncialis* Кримського півострова у за локусами запасних білків. У 1995–2012 рр. було проведено збір зразків *Ae. biuncialis* з різних місцевостей Кримського півострова. Місцевості зборів позначено на рис. 6.18.

Опис місцевостей, позначення популяцій та регіони збору цих популяцій надано в табл. 6.6 (інформацію про точні координати збору зразків *Ae. biuncialis* з популяцій Кримського півострова надано в додатку Е). Проаналізовано зразки з 15 популяцій (табл. 6.6), які віднесено до 4 регіонів - різних частин ареалу *Ae. biuncialis* в Криму: східного (Е), південного (S), південно-західного (SW), та західного (W). Східний регіон включає популяції Кара-Дага (KD1, KD2, KD3), сусідню популяцію Ечки-Дага (ED) та більш відділену популяцію поблизу Орджонікідзе (О); південний регіон представлений популяцією з мису Март'ян

(MM), ізольованою популяцією з Нікітського ботанічного саду (NB), популяціями з Утьоса біля Алушти (U) та Аю-Дага (AD). До південно-західного регіону віднесена лише одна популяція – з Севастополя (заповідник Херсонес Таврійський) (HS). Популяції західної частини ареалу виду на Кримському півострові включають прилеглі популяції Бахчисарайського р-ну – Берегового (B7), його південних околиць (BDD5), між Береговим і Піщаним (BD13), Піщаного (від північного Берегу річки Альма (P13) та сусідню з мису Керменчик (KP4). З них обмеженими за територією збору були популяції NB - штучна тераса над морем біля Нікітського ботсаду (географічно ізольована, в цьому випадку, очевидно, мав місце ефект засновника), популяції O, U, AD, та, певною мірою, і KP4 – мис Керменчик (географічне обмеження). Також з відносно невеликої території зібрано зразки популяції в заповіднику Херсонес Таврійський HS.

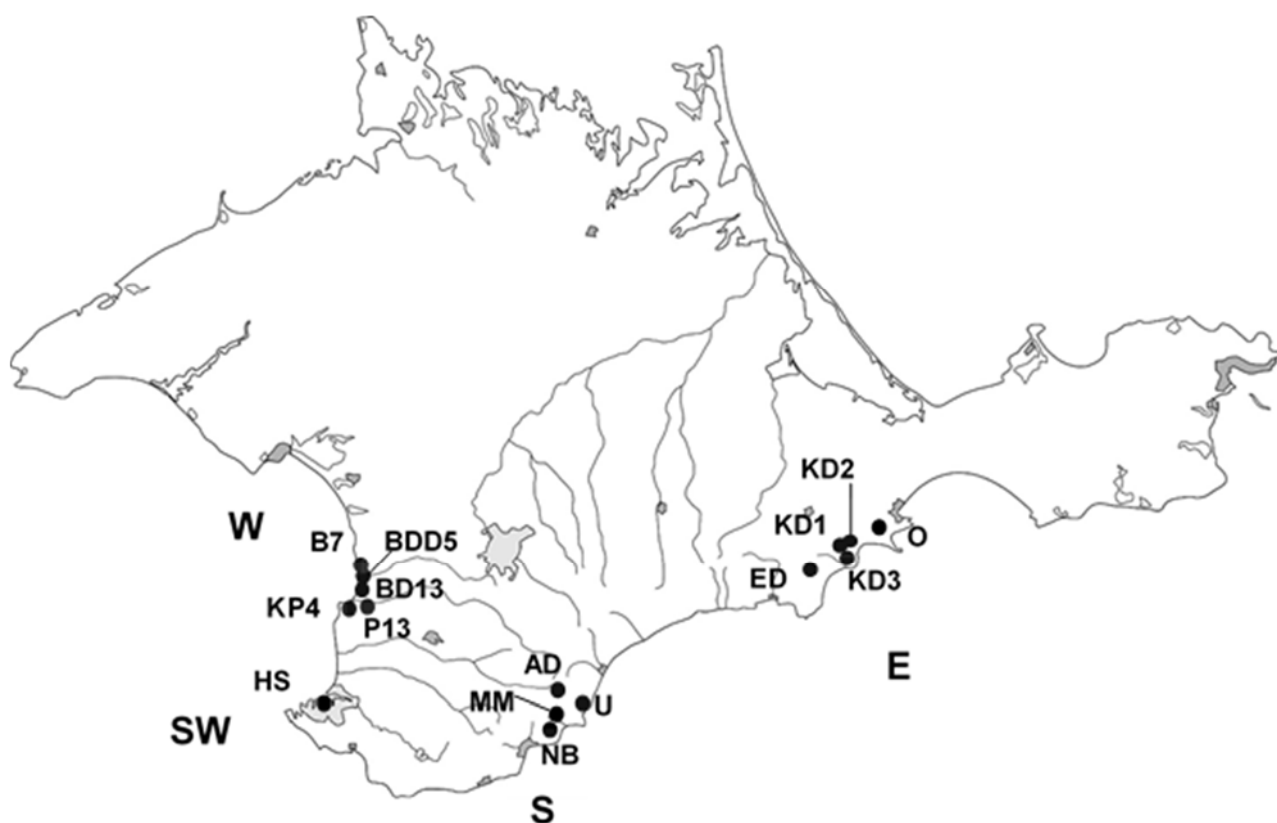


Рис. 6.18 Мапа Кримського півострова з позначеннями місцевостей (чорні круги), де були зібрані вибірки зразків з популяцій *Ae. biuncialis* та регіони (E – східний, S – південний, SW – південно-західний, W – західний)

Таблиця 6.6

Проаналізовані вибірки з популяції *Ae. biuncialis* Кримського півострова

№	Реґіон *	Місцевість	Позначення популяції	Розмір вибірки**
1	2	3	4	5
1	Е	Кара-Даг, плато до моря	KD1	46
2	Е	Кара-Даг, південний схил Святої гори (гора Карадаг)	KD2	50
3	Е	Кара-Даг, вздовж берега, вздовж сходів до плато	KD3	93
4	Е	Ечки-Даг	ED	90
5	Е	біля Орджонікідзе	О	17
6	С	Утьос	U	25
7	С	біля озера поблизу гори Аю-Даг	AD	25
8	С	Нікітський ботанічний сад, тераса над морем	NB	91
9	С	Мис Мартьян	MM	92
10	SW	Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський	HS	88
11	W	Мис Керменчик	KP4	36
12	W	Піщане, Бахчисарайських р-н, від річки Альма до мису Керменчик	P13	87
13	W	Між Береговим і Піщаним Бахчисарайського р-ну (вздовж дороги над морем)	BD13	90
14	W	Південні околиці Берегового Бахчисарайського р-ну	BDD5	100
15	W	Берегове, Бахчисарайський р-н	B7	90

Примітки:

1. * тут і в табл. E – східний, S – південний, SW – південно-західний, W – західний;
2. ** вибірки зразків (колосів), проаналізованих електрофорезом

Зібрані зразки охоплюють основну частину ареалу виду на Кримському півострові, наведену van Slageren (1994). Згідно з van Slageren (1994), ареал *Ae. biuncialis* на Кримському півострові сягає Євпаторії, однак зразків *Ae. biuncialis* на південній околиці Євпаторії нам знайти не вдалось. Крім того, *Ae. biuncialis* також не виявлено в околицях Бахчисарая, Старому Криму, де було зібрано зразки іншого виду егілопсу – *Ae. cylindrica*, який поширений в степовому Криму, Херсонській, Миколаївській, Одеській, Донецькій, Запорізькій обл., згідно з власними спостереженнями. *Ae. cylindrica* також зустрічався на східному узбережжі Криму (Кара-Даг) та західному узбережжі (Берегове). *Ae. geniculata* зустрічався значно рідше – поодинокі зразки зібрано лише на мисі Мартьян і в Береговому, також відносно рідше траплявся *Ae. triuncialis* (Кара-Даг, Берегове, Піщане). За результатами наших спостережень, *Ae. biuncialis* набагато більше поширений на Кримському півострові, ніж *Ae. triuncialis* та *Ae. geniculata*. Тому *Ae. biuncialis* можна назвати домінантним видом егілопсів Південного узбережжя Криму, порівняно з іншими видами егілопсів, що зустрічаються на Кримському півострові, а домінантним егілопсом степової зони Криму є *Ae. cylindrica*.

Сумарно для кримських популяцій *Ae. biuncialis* проаналізовано 1020 зразків за локусами *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* та *Glu-M^b1*.

Частоти алелів локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* та *Glu-M^b1* в кримських популяціях *Ae. biuncialis* надано в табл. 6.7–6.10. У табл. 6.11 показано частоти алелів у певних регіонах Кримського півострова (E, S, SW, W) та в загальній проаналізованій вибірці (Крим)

Таблиця 6.7

Частоти алелів локусу *Gli-U1* в кримських популяціях *Ae. biuncialis*. Порядок розміщення популяцій – вздовж узбережжя в напрямку схід → захід (n_a – кількість алелів)

Алель	О	KD1	KD2	KD3	ED	U	AD	NB	MM	HS	КР4	Р13	BD13	BDD5	В7
<i>l</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>a</i>	0,118	0,272	0,750	0,452	0,378		0,520	0,275	0,761	0,631			0,056	0,110	0,033
<i>b</i>		0,043	0,140	0,204	0,067	0,120	0,040	0,385	0,109						
<i>c</i>											0,111	0,115	0,078	0,110	0,178
<i>d</i>	0,235	0,228	0,060	0,032	0,011					0,011				0,010	
<i>e</i>	0,176	0,098	0,020	0,011					0,098	0,011	0,306	0,316	0,200	0,115	0,200
<i>f</i>		0,207	0,030	0,226	0,022			0,319		0,023		0,075	0,222	0,285	0,194
<i>g</i>		0,043							0,011						0,011
<i>h</i>										0,091		0,057	0,022	0,010	0,011
<i>i</i>					0,022					0,097	0,528	0,305	0,222	0,280	0,339
<i>j</i>	0,294			0,065	0,367				0,011	0,091	0,056	0,098	0,144	0,050	0,033
<i>k</i>	0,118				0,067										
<i>l</i>								0,011		0,011					

Продовж. табл. 6.7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>m</i>						0,480		0,011	0,011						
<i>n</i>							0,080			0,011					
<i>o</i>	0,059				0,011					0,011					
<i>p</i>		0,065											0,056		
<i>q</i>				0,011	0,056							0,011		0,030	
<i>r</i>		0,043				0,400									
<i>s</i>												0,011			
<i>t</i>										0,011		0,011			
<i>u</i>							0,360								
n_a	6	8	5	7	9	3	4	5	6	11	4	9	8	9	8

Таблиця 6.8

Частоти алелів локусу *Gli-M^b1* в кримських популяціях *Ae. biuncialis*. Порядок розміщення популяцій – вздовж узбережжя в напрямку схід → захід (n_a – кількість алелів)

Алель	O	KD1	KD2	KD3	ED	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
<i>a</i>	0,176	0,554	0,050	0,505	0,550	0,480	0,360	0,588	0,315	0,250		0,103		0,005	0,022
<i>b</i>		0,043					0,120	0,093	0,120						
<i>c</i>		0,141		0,172	0,039					0,080	0,167	0,115	0,556	0,490	0,333
<i>d</i>	0,529	0,239	0,930	0,312	0,289	0,520			0,043		0,208			0,020	
<i>e</i>											0,111	0,011	0,022		0,022
<i>f</i>	0,059							0,319	0,087		0,139	0,011	0,028	0,020	0,056
<i>g</i>										0,523	0,306	0,586	0,328	0,260	0,278
<i>h</i>											0,028				
<i>i</i>			0,020	0,011	0,044										
<i>j</i>		0,022					0,520		0,435						
<i>k</i>	0,235				0,078					0,148	0,042	0,034	0,011		
<i>l</i>												0,138	0,056	0,205	0,289
n_a	4	5	3	4	5	2	3	3	5	4	7	7	6	6	6

Таблиця 6.9

Частоти алелів локусу *Glu-U1* в кримських популяціях *Ae. biuncialis*. Порядок розміщення популяцій – вздовж узбережжя в напрямку схід → захід (n_a – кількість алелів)

Алель	O	KD1	KD2	KD3	ED	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
<i>a</i>	0,235	0,033		0,043	0,078					0,068	0,639		0,028	0,030	0,100
<i>b</i>	0,706	0,967	1,000	0,806	0,911	0,880	0,920	0,527	0,750	0,420		0,029			
<i>c</i>						0,120	0,080	0,473	0,250	0,159	0,139	0,379	0,478	0,455	0,472
<i>d</i>										0,091		0,241	0,222	0,215	0,189
<i>e</i>	0,059			0,011	0,011					0,119	0,125	0,351	0,261	0,210	0,139
<i>f</i>				0,140							0,028				
<i>g</i>										0,142			0,011	0,070	0,078
<i>i</i>											0,042				0,022
<i>j</i>											0,028			0,010	
<i>k</i>														0,010	
n_a	3	2	1	4	3	2	2	2	2	6	6	4	5	7	6

Продовж. табл. 6.7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>m</i>										0,057	0,264	0,471	0,667	0,730	0,600
<i>n</i>												0,115	0,022	0,050	0,056
<i>o</i>												0,034	0,100	0,080	
<i>p</i>													0,022		
<i>q</i>											0,167				
<i>r</i>											0,000	0,011			
<i>s</i>	0,059		0,032			0,160									
n_a	3	3	5	5	4	3	4	3	2	6	4	6	7	7	7

Таблиця 6.11

**Частоти алелів локусів запасних білків у різних регіонах ареалу
Ae. biuncialis Кримського півострова у (в дужках – розмір вибірки)**

Локус, алель	Е (296)	С (233)	SW (88)	W (403)	Крим (1020)
1	2	3	4	5	6
<i>Gli-UI</i>					
<i>a</i>	0,432	0,464	0,631	0,047	0,304
<i>b</i>	0,115	0,210			0,081
<i>c</i>				0,119*	0,047
<i>d</i>	0,073		0,011	0,002	0,023
<i>e</i>	0,032	0,039	0,011	0,213	0,103
<i>f</i>	0,115	0,124	0,023	0,180	0,135
<i>g</i>	0,007	0,004		0,002	0,004
<i>h</i>			0,091	0,022	0,017
<i>i</i>	0,007		0,097	0,308	0,132
<i>j</i>	0,149	0,004	0,091	0,078	0,083
<i>k</i>	0,027*				0,008
<i>l</i>		0,004	0,011		0,002
<i>m</i>		0,060*			0,014
<i>n</i>		0,009	0,011		0,003
<i>o</i>	0,007		0,011		0,003
<i>p</i>	0,010			0,012	0,008
<i>q</i>	0,020			0,010	0,010
<i>r</i>	0,007	0,043			0,012
<i>s</i>				0,002*	0,001
<i>t</i>			0,011	0,002	0,002
<i>u</i>		0,039*			0,009

Продовж. табл. 6.11

1	2	3	4	5	6
<i>Gli-M^b1</i>					
<i>a</i>	0,431	0,444	0,250	0,029	0,259
<i>b</i>	0,007	0,097			0,024
<i>c</i>	0,088		0,080	0,360	0,175
<i>d</i>	0,410	0,073		0,024	0,145
<i>e</i>				0,022*	0,009
<i>f</i>	0,003	0,159		0,038	0,052
<i>g</i>			0,523**	0,354**	0,185
<i>h</i>				0,002*	0,001
<i>i</i>	0,020*				0,006
<i>j</i>	0,003	0,227			0,053
<i>k</i>	0,037		0,148	0,014	0,029
<i>l</i>				0,158*	0,062
<i>Glu-UI</i>					
<i>a</i>	0,056		0,068	0,093	0,059
<i>b</i>	0,890	0,695	0,420	0,006	0,456
<i>c</i>		0,305	0,159	0,419	0,249
<i>d</i>			0,091	0,197	0,086
<i>e</i>	0,010		0,119	0,228	0,103
<i>f</i>	0,044			0,002	0,014
<i>g</i>			0,142**	0,037**	0,027
<i>i</i>				0,009*	0,003
<i>j</i>				0,005*	0,002
<i>k</i>				0,002*	0,001

Продовж. табл. 6.11

1	2	3	4	5	6
<i>Glu-M^b1</i>					
<i>a</i>	0,762	0,519	0,489	0,068	0,409
<i>b</i>		0,249	0,193	0,129	0,125
<i>c</i>		0,210	0,034	0,002	0,052
<i>d</i>	0,177*				0,051
<i>e</i>				0,040	0,019
<i>f</i>	0,003		0,011		0,002
<i>g</i>	0,027		0,216	0,045	0,044
<i>h</i>		0,004*			0,001
<i>i</i>	0,003*				0,001
<i>j</i>	0,007*				0,002
<i>k</i>	0,003*				0,001
<i>l</i>	0,003*				0,001
<i>m</i>			0,057**	0,589**	0,238
<i>n</i>				0,055*	0,022
<i>o</i>				0,050*	0,020
<i>p</i>				0,005*	0,002
<i>q</i>				0,015*	0,006
<i>r</i>				0,002*	0,001
<i>s</i>	0,013	0,017			0,005

Примітки:

1.* - приватні алелі для регіону,

2.** приватні алелі для W+SW

У популяціях фактична гетерозиготність варіювала від 0 до 0,054 (табл. 6.12), що узгоджується з типом розмноження *Ae. biuncialis* – це самозапильний вид з хазмогамним типом цвітіння та можливістю утворення гібридів з низькою частотою (Богуславский и Голик, 2004).

Таблиця 6.12

Кількість алелів (Na), ефективна кількість алелів (Ne), фактична гетерозиготність (Ho) та генетична різноманітність (He) в популяціях *Ae. biuncialis* та регіонах Кримського півострова (середнє для локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, та *Glu-M^b1*) (SE – стандартна похибка)

Популяція	Na	SE	Ne	SE	Ho	SE	He	SE
KD1	4,5	1,3	2,8	0,9	0,054	0,019	0,507	0,159
KD2	3,5	1,0	1,3	0,2	0,01	0,006	0,174	0,086
KD3	5,0	0,7	2,4	0,4	0,005	0,005	0,535	0,08
ED	5,3	1,3	2,1	0,6	0,017	0,013	0,409	0,145
O	4,0	0,7	2,7	0,8	0		0,543	0,107
U	2,5	0,3	1,9	0,2	0		0,437	0,082
AD	3,3	0,5	2,1	0,3	0		0,474	0,109
NB	3,3	0,6	2,4	0,2	0,003	0,003	0,574	0,037
MM	3,8	1,0	2,0	0,4	0		0,454	0,079
HS	6,8	1,5	3,0	0,4	0,006	0,003	0,659	0,037
KP4	5,0	0,9	3,1	0,7	0,028	0,011	0,636	0,056
P13	6,5	1,0	3,3	0,4	0,011	0,007	0,689	0,034
BD13	6,5	0,6	3,3	0,9	0,022	0,012	0,646	0,066
BDD5	7,3	0,6	3,2	0,7	0,023	0,013	0,650	0,073
B7	6,8	0,5	3,5	0,4	0,008	0,005	0,698	0,039
Середнє	4,9	0,3	2,6	0,1	0,012	0,003	0,539	0,026
E	8,8	1,9	2,4	0,6	0,017	0,006	0,496	0,124
S	5,8	1,9	2,8	0,4	0,001	0,001	0,619	0,068
SW	6,8	1,5	3,0	0,4	0,006	0,003	0,659	0,037
W	10,8	0,9	3,7	0,5	0,017	0,008	0,717	0,037
Крим	15,5	2,7	5,0	0,7	0,013	0,002	0,785	0,033

У загальній вибірці зразків *Ae. biuncialis* з Кримського півострова виявлено 21 алель за локусом *Gli-U1* (*a-u*), 12 за *Gli-M^b1* (*a-l*), 10 за *Glu-U1* (*a-g, i-k*), та 19 за *Glu-M^b1* (*a-s*) (табл. 6.7–6.10). Спектри компонентів, кодованих відповідними алелями показано на рис. 6.9, 6.10. Серед спектрів, кодованих алелями локусу *Glu-U1*, зустрічались шість різних за рухливістю х-субодиниць, позначених U1, U2, U3, U4, U5, U10 (тут і далі субодиниці наводяться в порядку збільшення рухливості на SDS-електрофореграмах) та чотири різні у-субодиниці (U7, U6, U9, U8). За локусом *Glu-M^b1* алелі контролювали синтез чотирьох різних х-субодиниць (M2, M1, M9, M3) та семи різних у-субодиниць (M6, M10, M5, M8, M4, M11, M7). За цим локусом було виявлено значно більше алелів з експресією лише однієї субодиниці - шість з синтезом лише у-субодиниці (*f, n, e, s* з синтезом субодиниць M6, M5, M8, та M4, відповідно) та один алель (*i*) з експресією лише х-субодиниці M1. Кількість алелів (N_a), ефективна кількість алелів (N_e), фактична гетерозиготність (H_o) та генетична різноманітність (очікувана гетерозиготність) (H_e) для окремих локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, та *Glu-M^b1* у популяціях *Ae. biuncialis* наведено в табл. 6.13.

Таблиця 6.13

Показники різноманітності за проламіновими локусами *Ae. biuncialis* в популяціях та регіонах Кримського півострова

Популяція	Локус	N	N _a	N _e	H _o	H _e
1	2	3	4	5	6	7
KD1	<i>Gli-U1</i>	46	8,0	5,3	0,087	0,812
	<i>Gli-M^b1</i>	46	5,0	2,6	0,022	0,613
	<i>Glu-U1</i>	46	2,0	1,1	0,022	0,063
	<i>Glu-M^b1</i>	46	3,0	2,2	0,087	0,540
KD2	<i>Gli-U1</i>	50	5,0	1,7	0,020	0,413
	<i>Gli-M^b1</i>	50	3,0	1,2	0,020	0,132
	<i>Glu-U1</i>	50	1,0	1,0	0,000	0,000

Продовж. табл. 6.13

1	2	3	4	5	6	7
KD2	<i>Glu-M^b1</i>	50	5,0	1,2	0,000	0,152
KD3	<i>Gli-U1</i>	93	7,0	3,3	0,000	0,698
	<i>Gli-M^b1</i>	93	4,0	2,6	0,022	0,618
	<i>Glu-U1</i>	93	4,0	1,5	0,000	0,328
	<i>Glu-M^b1</i>	93	5,0	2,0	0,000	0,498
ED	<i>Gli-U1</i>	90	9,0	3,4	0,000	0,710
	<i>Gli-M^b1</i>	90	5,0	2,5	0,011	0,605
	<i>Glu-U1</i>	90	3,0	1,2	0,000	0,164
	<i>Glu-M^b1</i>	90	4,0	1,2	0,056	0,157
O	<i>Gli-U1</i>	17	6,0	4,9	0,000	0,796
	<i>Gli-M^b1</i>	17	4,0	2,7	0,000	0,630
	<i>Glu-U1</i>	17	3,0	1,8	0,000	0,443
	<i>Glu-M^b1</i>	17	3,0	1,4	0,000	0,304
U	<i>Gli-U1</i>	25	3,0	2,5	0,000	0,595
	<i>Gli-M^b1</i>	25	2,0	2,0	0,000	0,499
	<i>Glu-U1</i>	25	2,0	1,3	0,000	0,211
	<i>Glu-M^b1</i>	25	3,0	1,8	0,000	0,442
AD	<i>Gli-U1</i>	25	4,0	2,5	0,000	0,592
	<i>Gli-M^b1</i>	25	3,0	2,4	0,000	0,586
	<i>Glu-U1</i>	25	2,0	1,2	0,000	0,147
	<i>Glu-M^b1</i>	25	4,0	2,3	0,000	0,573
NB	<i>Gli-U1</i>	91	5,0	3,1	0,000	0,675
	<i>Gli-M^b1</i>	91	3,0	2,2	0,011	0,544
	<i>Glu-U1</i>	91	2,0	2,0	0,000	0,498
	<i>Glu-M^b1</i>	91	3,0	2,4	0,000	0,578
MM	<i>Gli-U1</i>	92	6,0	1,7	0,000	0,399
	<i>Gli-M^b1</i>	92	5,0	3,2	0,000	0,688

Продовж. табл. 6.13

1	2	3	4	5	6	7
MM	<i>Glu-U1</i>	92	2,0	1,6	0,000	0,375
	<i>Glu-M^b1</i>	92	2,0	1,5	0,000	0,352
HS	<i>Gli-U1</i>	88	11,0	2,4	0,011	0,575
	<i>Gli-M^b1</i>	88	4,0	2,7	0,000	0,636
	<i>Glu-U1</i>	88	6,0	4,0	0,011	0,751
	<i>Glu-M^b1</i>	88	6,0	3,1	0,000	0,673
KP4	<i>Gli-U1</i>	36	4,0	2,6	0,000	0,613
	<i>Gli-M^b1</i>	36	7,0	5,0	0,028	0,801
	<i>Glu-U1</i>	36	6,0	2,2	0,056	0,554
	<i>Glu-M^b1</i>	36	3,0	2,4	0,028	0,578
P13	<i>Gli-U1</i>	87	9,0	4,4	0,023	0,775
	<i>Gli-M^b1</i>	87	7,0	2,6	0,000	0,612
	<i>Glu-U1</i>	87	4,0	3,1	0,023	0,674
	<i>Glu-M^b1</i>	87	6,0	3,3	0,000	0,693
BD13	<i>Gli-U1</i>	90	8,0	5,8	0,056	0,828
	<i>Gli-M^b1</i>	90	6,0	2,4	0,011	0,579
	<i>Glu-U1</i>	90	5,0	2,9	0,022	0,653
	<i>Glu-M^b1</i>	90	7,0	2,1	0,000	0,525
BDD5	<i>Gli-U1</i>	100	9,0	5,0	0,020	0,799
	<i>Gli-M^b1</i>	100	6,0	2,9	0,010	0,649
	<i>Glu-U1</i>	100	7,0	3,3	0,060	0,697
	<i>Glu-M^b1</i>	100	7,0	1,8	0,000	0,453
B7	<i>Gli-U1</i>	90	8,0	4,4	0,011	0,773
	<i>Gli-M^b1</i>	90	6,0	3,6	0,000	0,724
	<i>Glu-U1</i>	90	6,0	3,4	0,022	0,705
	<i>Glu-M^b1</i>	90	7,0	2,4	0,000	0,587

За локусом *Gli-UI* найбільше алелів (11) виявлено в популяції Херсонеса, найменше – в популяції Утьос (3) з середньою кількістю алелів в загальній кримській популяції 6,8. Однак найбільшу ефективну кількість алелів і, відповідно, генетичну різноманітність за цим локусом має популяція BD13 (5,8 та 0,828), найменші показники – популяція з Кара-Дага KD2 (1,7 та 0,413). За локусом *Gli-M^b1* найбільше алелів (7) знайдено в популяціях Піщаного (P13, KP4), а найменше (2) в популяції Утьос. Популяція KP4 також характеризувалась найбільшою ефективною кількістю алелів і різноманітністю за цим гліадиновим локусом (5 та 0,801), найменш різноманітною виявилась також популяція KD2 (1,2 та 0,132). Популяція KD2 мала найменшу кількість алелів і за локусом *Glu-UI* (1), найбільшу кількість алелів за цим локусом ідентифіковано в популяції Берегового BDD5 (7), а найвищу ефективну кількість алелів і генетичним різноманіттям за цим локусом характеризувалась популяція Херсонеса (4 та 0,751). За локусом *Glu-M^b1* найбільше різних алелів виявлено в популяціях з Берегового B7, BDD5, BD13 (7), найменше – в популяції мису Мартьян (2). Найбільш різноманітною за цим локусом є популяція Піщаного P13 (3,3 та 0,693), а низькі показники генетичного різноманіття також мала популяція KD2 (1,2 та 0,152).

Загалом, у популяціях *Ae. biuncialis* кількість алелів за локусом варіювала від 1 (за *Glu-UI*, KD2) до 11 (за *Gli-UI* в популяції HS Херсонеса). Максимальною ефективною кількістю алелів і генетичним різноманіттям характеризувалась популяція BD13 за локусом *Gli-UI* (табл. 6.13). В середньому на популяцію виявлено 4,9 алелі на локус, ефективна кількість алелів 2,6, генетична різноманітність – 0,539 (табл. 6.12).

Аналіз показників різноманітності різних частин ареалу Кримського півострова показує, що найбільшою різноманітністю за досліджуваними локусами характеризується західна частина ареалу: всього виявлено 43 алелі (10,75 алелів на локус), ефективна кількість алелів на локус – 5, генетична різноманітність висока – 0,717 (табл. 6.13). На другому місці за генетичною різноманітністю – південно-західна частина, представлена єдиною

популяцією Херсонеса – 0,659. Хоча популяції східної частини ареалу характеризуються достатньо великим алельним багатством (всього 35 алелів – 8,75 алелів на локус), вони мають в загальному найнижчий рівень генетичної різноманітності – 0,496.

Якщо розглядати Кримський півострів як єдину популяцію, всього нами виявлено 62 алелі досліджуваних локусів запасних білків *Ae. biuncialis* (15,5 на локус), ефективна кількість алелів на локус – 5, генетична різноманітність кримської популяції *Ae. biuncialis* є високою – 0,785.

Нижче розглянуто особливості зустрічання алелів локусів запасних білків в різних кримських популяціях *Ae. biuncialis* (табл. 6.7–6.11).

Gli-U1. За локусом *Gli-U1* у популяції східної та південної (крім U) частин ареалу та в популяції південного заходу (HS) переважним алелем є алель ‘a’, частота якого сягає 0,761 в популяції MM (табл. 6.11). Цей алель також зустрічається в популяціях західної частини ареалу, проте з набагато нижчою частотою. Алель *Gli-U1b* поширений в лише популяціях східної та південної частини – це переважний алель в популяціях KD2, KD3, U, NB, MM. Алелі ‘f’, ‘e’, ‘j’ зустрічаються в популяціях всіх чотирьох частин ареалу, проте з різними частотами: алель ‘e’ є переважним алелем всіх проаналізованих популяцій західної частини та лише популяції O зі сходу Кримського півострова; алель ‘f’ домінує в популяціях сходу та півдня KD1, KD3, NB, а алель ‘j’ – переважний алель в популяціях східного регіону O і ED. Переважними алелем західної частини ареалу є алель ‘i’ (0,308), який також є достатньо частим у популяції HS (0,097), проте не виявлений в популяціях східної і південної частин ареалу. Ще одним переважним алелем західного регіону є алель ‘e’ (0,213), який, однак, зустрічається в усіх частинах кримського ареалу. Характерним лише для західного узбережжя є алель ‘c’ (0,213). Слід відмітити, що електрофоретичний спектр продуктів експресії цього алеля є подібним до спектра алеля ‘e’ і відрізняється лише відсутністю найменш рухливого компонента (рис. 6.16). Ймовірно, він міг виникнути в результаті мутації алеля ‘e’. Подібне мутантне походження від алеля ‘a’ може

також мати рідкісний алель 'l': відповідний спектр компонентів, кодованих 'l' також відрізняється від спектра, кодованого 'a', відсутністю найменш рухливого компонента. Алель 'l' виявлено в популяціях Нікітського ботсаду NB та Херсонеса HS. Рідкісний алель 's' (ідентифікований лише в популяції Піщаного P13) також міг виникнути з алеля 'a' - спектр компонентів, які він кодує, відрізняється від спектра, кодованого алелем 'a', більшою рухливістю нижнього компонента. Приватним алелем східної частини ареалу є *k* (ідентифікований в популяціях O та ED). Приватними алелями південної частини ареалу є 'm' (популяції U, NB, MM) та 'u' (U). Приватними алелями західної частини ареалу є вже згаданий переважний алель 'c' та рідкісний алель 's' (P13). В популяції південно-західної частини ареалу (HS – заповідник Херсонес) виявлено максимальну кількість різних алелів локусу *Gli-U1* (11) з домінуванням як характерного для сходу і півдня алеля 'a', так і достатньо високі частоти (більше 0,090) алелів, характерних для сходу (*j*) та заходу (*i*), проте не ідентифіковано жодного приватного алеля.

Gli-M^b1. За локусом *Gli-M^b1* найбільш поширеним алелем є 'a'. Його виявлено у всіх проаналізованих популяціях, крім KP4 і BD13. Цей алель є переважним для східної та південної частин ареалу (0,431 і 0,444), а також для південно-східної популяції HS (0,250). Алель 'd' є переважним алелем для популяцій східної частини ареалу (0,410), однак він також зустрічається з високою частотою в окремих популяціях півдня (U) і заходу (KP4). Для південної частини ареалу, крім алеля 'a', переважними є алелі 'f' (NB) та 'j' (AD, MM). У всіх проаналізованих популяціях заходу виявлено високу частоту алеля 'c', який також є частим у деяких популяціях східної частини ареалу (KD1, KD3). Іншими переважними алелями у популяції західної частини ареалу є 'g' (0,354) і 'l' (0,158). У популяції південного заходу HS переважними алелями є 'a' (0,250), 'g' (0,523), а також алель 'k' (0,148), який ідентифіковано і в популяціях східної частини ареалу (O, ED). Приватними алелями для різних частин ареалу на Кримському півострові є рідкісний алель

'i' (0,020) для східної частини, переважний алель 'l' (0,158) та рідкісні алелі 'e' і 'h' для західної частини.

Glu-U1. Алель *Glu-U1a* відсутній лише в південній частині ареалу. Його найвищу частоту виявлено в популяції КР4 (0,639). Алель *Glu-U1b* є переважним алелем в усіх проаналізованих популяціях сходу (0,890), півдня (0,695) та південного заходу – Херсонесу (0,420), але він практично відсутній серед популяцій західної частини ареалу *Ae. biuncialis* (0,006). Алель *Glu-U1c* відсутній в популяціях східного регіону, проте з високою частотою зустрічається в популяціях півдня (0,305), заходу (0,419) і в популяції південного-заходу HS (0,159). У популяціях заходу і південного заходу з достатньо високими частотами також зустрічаються алелі 'd' і 'e', на відміну від популяцій сходу і півдня. Для популяції HS є характерною висока частота алеля 'g' (0,142), який з меншими частотами ідентифіковано в популяціях заходу та не виявлено серед популяцій сходу і півдня. Отже популяція HS об'єднує переважні алелі, характерні як сходу, так і заходу.

Приватні алелі виявлено лише для західної частини Кримського півострова – рідкісні алелі 'i', 'j', та 'k'. Алель 'i' експресує лише х-субодиницю U4 (виявлено в популяціях (КР4 та В7), а алель 'j' контролює лише у-субодиницю U9 (в популяціях КР4 та ВDD5. Ще один алель, 'f', експресує лише у-субодиницю U6 (його виявлено в популяції КD3 та також КР4). Очевидно, алелі 'i', 'j', та 'f' мають мутантне походження, спричинене виключенням експресії гена відповідної субодиниці. Алель 'i' може походити від поширених в західній частині ареалу алелів 'c' або 'd' (менш ймовірно), які також експресують субодиницю U4. Алель j міг виникнути від алелів 'e', 'a', або 'g', серед яких найбільш ймовірним кандидатом є алель e, як найбільш поширений у західному регіоні. Алель 'f' міг виникнути з алеля 'b', який є поширеним алелем у східному і південному регіонах та єдиним, що експресує субодиницю U6. Найбільш поширеними х-субодиницями, контрольованими *Glu-U1*, серед кримських зразків є U5 (0,456) та U4 (0,338). Серед у-субодиниць – це U6 (0,470), U8 (0,249), U9 (0,189).

Glu-M^b1. Алель *Glu-M^b1a* є переважним алелем для популяцій сходу (0,762), півдня (0,519), південного заходу (0,489) та зі значно меншими частотами зустрічається на заході, за винятком популяції КР4, для якої він є також переважним (0,569). Навпаки, алель 'b' не зустрічається лише на сході і є переважним в інших частинах ареалу *Ae. biuncialis*. Алель 'c' переважає в південних популяціях (0,210), відсутній на сході, та рідкісний в популяціях HS і В7. Серед західних популяцій переважним алелем є 'm' (0,589). Алель 'm' відсутній серед популяцій сходу і півдня, але зустрічається в Херсонесі (HS) з частотою 0,057. Популяція HS, крім згаданих високих частот алелів 'a' і 'b', має високу частоту алеля 'g' (0,216), який зустрічається також в популяціях сходу і заходу. За локусом *Glu-M^b1* виявлено велику кількість приватних алелів. Для популяцій сходу переважним приватним алелем є алель 'd'. Він контролює синтез субодиноці М7 з найвищою рухливістю. Таку ж субодиноцю М7 мають інші рідкісні приватні алелі 'j' та 'l', які виявлено в лише в популяції КД3. Ці рідкісні алелі можуть походити від алеля 'd' в результаті мутації в гені х-субодиноці. У популяції КД2 приватним алелем є рідкісний алель 'i' (0,020), для якого виявлено відсутність синтезу у-субодиноці і синтез лише субодиноці М1. Він, найбільш ймовірно, є результатом мутації переважного алеля *a* (М1+М4). В популяції ЕД виявлено рідкісний приватний алель 'k', який також може походити від алеля 'a'. Серед популяцій півдня приватний алель 'h' (0,040) має популяція АД.

Найбільшу кількість приватних алелів виявлено для західного регіону. Приватними алелями для західної частини ареалу є відносно поширені там алелі 'e', 'n' та 'o'. Приватними є рідкісний алель 'p' для ВД13, рідкісний алель 'r' для Р13, а алель 'q' є водночас переважним для КР4. Алель 'n' експресує лише у-субодиноцю М5 і міг виникнути в результаті виключення експресії х-субодиноці поширеного тут алеля 'b' (М1+М5). Алель 'e' експресує лише у-субодиноцю М8 і міг виникнути в результаті виключення експресії х-субодиноці іншого поширеного на заході алеля 'm' (М1+М8). Низка алелів локусу *Glu-M^b1*, що експресують лише у-субодиноцю, доповнюють алелі 'f' та

‘s’. Алель ‘f’ з експресією лише субодиниці M6, який було ідентифіковано в популяціях KD2 і HS може походити від алеля ‘g’, який виявлено в обох популяціях. Алель s, що контролює синтез лише субодиницю M4 найбільш вірогідно походить від поширеного алеля ‘a’. Приватний рідкісний алель ‘p’, який кодує унікальну субодиницю M9, міг виникнути в результаті делеції в гені x-субодиниці M1 поширеного на заході алеля ‘m’. Найбільш поширеними є x-субодиниця M1 (0,877), у-субодиниці M4 (0,410), M8 (0,265), та M5 (0,147). Варто відмітити надзвичайно високу частоту x-субодиниці M1, яка зустрічається у семи поєднаннях з різними у-субодиницями.

Можна припустити, що поширені високомолекулярні субодиниці глютенінів (x-субодиниці U5, U4, M1, у-субодиниці U6, U8, U9, M4, M8, та M5) є базовими, а решта – результат мутацій генів, що їх кодують.

Варто звернути увагу, що в популяції Херсонеса HS присутні основні переважні алелі популяції східної частини ареалу *Ae. biuncialis* на Кримському півострові (E) – *Gli-U1a*, *Gli-U1d*, *Gli-U1j*, *Gli-M^b1a*, *Glu-U1b*, *Glu-M^b1a*, та переважні алелі західного регіону (W) *Gli-U1e*, *Gli-U1i*, *Gli-M1g*, *Glu-U1d*, *Glu-U1e*, *Glu-M^b1m* (табл. 6.7–6.11). Алелі *Gli-U1h*, *Gli-M1k*, *Glu-U1g*, *Glu-M^b1g* можна вважати типовими для популяції HS (регіону SW), оскільки вони з достатньо високою частотою зустрічаються тільки в цьому регіоні. Алелі *Glu-U1c* та *Glu-M^b1b* однаково притаманні півдню і заходу (S+W), а алель *Glu-M1c* тільки півдню (S). Решта алелів до уваги не бралась. Сумарні частоти алелів, типових для різних частин ареалу *Ae. biuncialis* Кримського півострова, у популяції HS показано в табл. 6.14. У популяції Херсонеса з південного заходу максимальні частоти мають алелі, типові для східної частини ареалу за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, і лише за локусом *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для заходу.

Таблиця 6.14

**Частка типових алелів для різних регіонів кримського ареалу
Ae. biuncialis у популяції Херсонеса (HS)**

Типові алелі для регіону	<i>Gli-U1</i>	<i>Gli-M^b1</i>	<i>Glu-U1</i>	<i>Glu-M^b1</i>
E	<i>a, d, j (0,733)</i>	<i>a (0,250)</i>	<i>b (0,420)</i>	<i>a (0,489)</i>
W	<i>e, i (0,108)</i>	<i>g (0,523)</i>	<i>d, e (0,210)</i>	<i>m (0,057)</i>
SW (HS)	<i>h (0,091)</i>	<i>k (0,148)</i>	<i>g (0,142)</i>	<i>g (0,216)</i>
S+W			<i>c (0,159)</i>	<i>b (0,193)</i>
S				<i>c (0,034)</i>

Аналіз молекулярної дисперсії (AMOVA) на основі матриці кодомінантних алельних відстаней (табл. 6.17) показав, що мінливість всередині популяцій (70%) значно переважає мінливість між популяціями (30%) і показник генетичної диференціації між популяціями G_{st} дорівнює 0,298. Оскільки досліджувані локуси є мультиалельними, визначали також показники диференціації Хедрика G'_{stH} і Джоста D_{est} – які виявились вдвічі більшими – 0,672 і 0,538. Попарні показники диференціації Джоста для популяцій наведено в табл. 6.18.

Таблиця 6.17

**Результати аналізу AMOVA за даними генотипів зразків ареалу
Ae. biuncialis з різних регіонів Кримського півострова**

Джерело мінливості	df	SS	MS	Компоненти дисперсії	%
Між популяціями	14	1835,413	131,101	1,887	30%
Всередині популяцій	1005	4519,239	4,497	4,497	70%
Загальне	1019	6354,652		6,384	100%

Таблиця 6.18

Попарні показники диференціації Джоста для популяцій *Ae. biuncialis* Кримського півострова

Популяції	KD1	KD2	KD3	ED	O	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
KD1	0,000														
KD2	0,265	0,000													
KD3	0,042	0,180	0,000												
ED	0,134	0,167	0,077	0,000											
O	0,209	0,173	0,180	0,086	0,000										
U	0,355	0,447	0,393	0,411	0,438	0,000									
AD	0,257	0,347	0,248	0,251	0,389	0,487	0,000								
NB	0,337	0,520	0,287	0,353	0,494	0,495	0,283	0,000							
MM	0,252	0,228	0,179	0,169	0,298	0,476	0,135	0,315	0,000						
HS	0,391	0,410	0,309	0,310	0,382	0,662	0,327	0,390	0,257	0,000					
KP4	0,753	0,691	0,689	0,639	0,462	0,891	0,846	0,781	0,704	0,549	0,000				
P13	0,902	0,980	0,918	0,919	0,882	0,929	0,877	0,728	0,892	0,503	0,461	0,000			
BD13	0,891	0,964	0,871	0,924	0,908	0,965	0,914	0,738	0,881	0,624	0,490	0,142	0,000		
BDD5	0,881	0,940	0,853	0,928	0,928	0,960	0,922	0,750	0,866	0,642	0,504	0,179	0,011	0,000	
B7	0,911	0,979	0,901	0,954	0,931	0,954	0,904	0,706	0,889	0,646	0,434	0,120	0,059	0,027	0,000

На основі попарних показників диференціації Джоста для популяцій (табл. 6.18) було побудовано дендрограму (рис. 6.18)

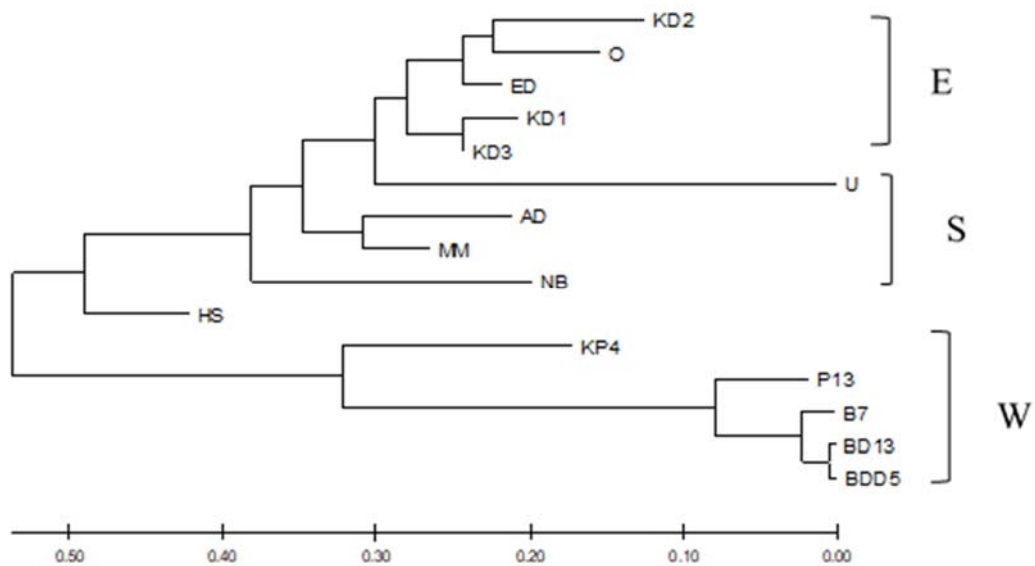


Рис. 6.18 Дендрограма популяцій *Ae. biuncialis*, побудована на основі попарних значень показника диференціації Джоста методом NJ. Популяції східного (E), південного (S) та західного (W) регіонів, HS – південно-західного.

Популяції *Ae. biuncialis* на дендрограмі поділяються на два кластери, один з яких включає лише популяції західної частини ареалу (Берегове, Піщане, Мис Керменчик), другий – решту популяцій: популяції східної і південної частин ареалу та популяцію південно-західної частини – з Херсонеса HS. Популяція HS є ближчою до популяцій заходу, порівняно з субкластером популяцій сходу і півдня. Серед популяцій заходу вирізняється популяція KP4 мису Керменчик, яка ближча до HS, порівняно з субкластером решти західних популяцій.

Подібний розподіл популяцій спостерігається і при аналізі методом головних координат на основі попарних значень показника диференціації Джоста, де популяція з заповіднику Херсонес (HS) займає проміжне місце між агрегаціями популяцій заходу (B7, BDD5, BD13, P13, KP4), з однієї сторони, і сходу (O, KD2, ED, KD3, KD1) і півдня (MM, U, AD, NB) з другої. При цьому теж вирізняється популяція мису Керменчик (KP4) (рис. 6.19).

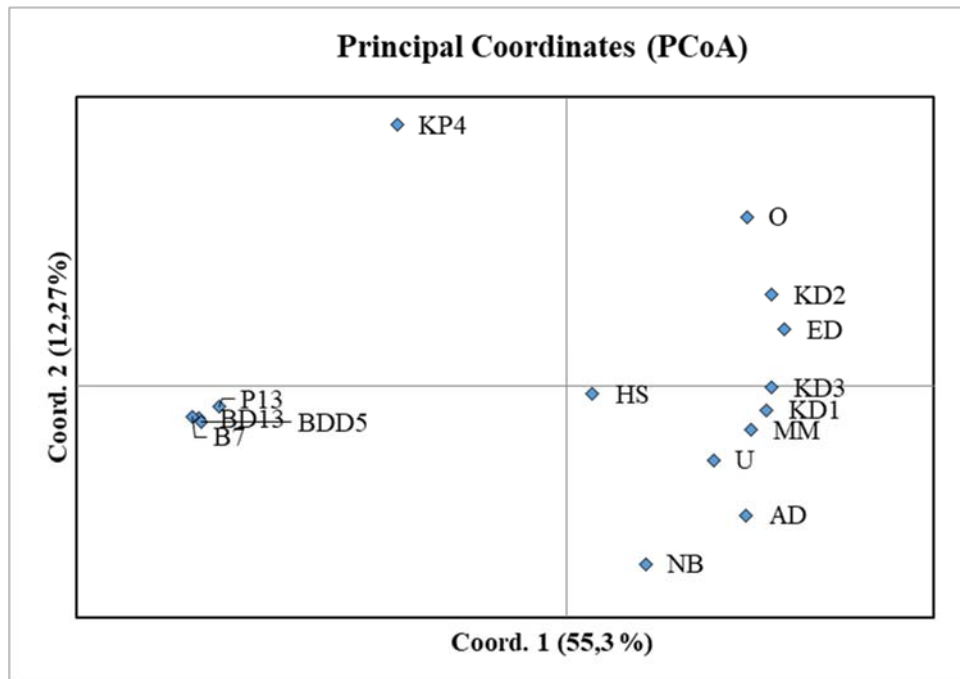


Рис. 6.19 Аналіз за допомогою методу головних координат 15 кримських популяцій *Ae. biuncialis*, на основі генотипів за локусами запасних білків.

Популяційну структуру 1020 кримських зразків *Ae. biuncialis* досліджували з використанням Баєсового алгоритму за допомогою програми STRUCTURE. З використанням методу Evanno et al. (2005) визначено що оптимальною кількістю кластерів (субпопуляцій) є $K = 2$ (Рис. 6.20).

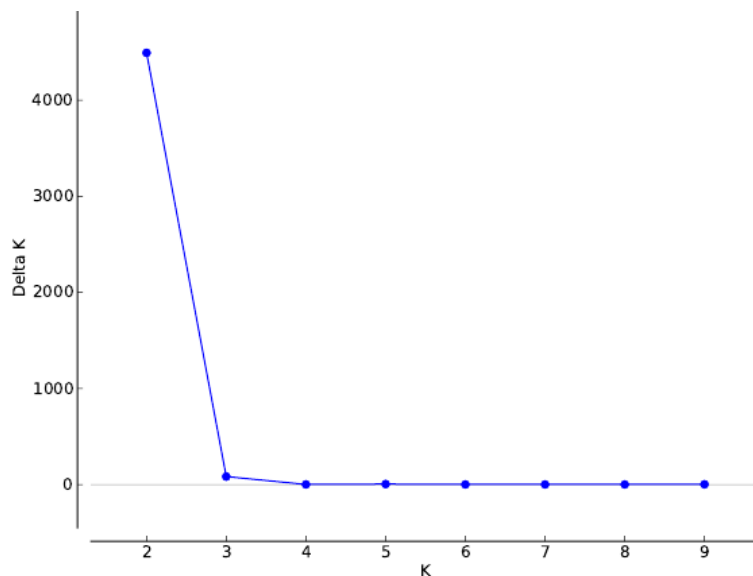


Рис. 6.20 Оцінка кількості кластерів для 1020 кримських зразків *Ae. biuncialis*, що базується на результатах аналізу за допомогою STRUCTURE та алгоритму Evanno et al. (2005)

Частку участі зразків окремих популяцій у кожному з двох кластерів, визначену за допомогою програми STRUCTURE, наведено в табл. 6.20. Популяційну структуру 1020 зразків *Ae. biuncialis* графічно показано на рис. 6.21.

Таблиця 6.20

Частка участі популяцій *Ae. biuncialis* в кожному з двох кластерів

Регіон	Популяція	Кластер 1	Кластер 2
E	O	0,937	0,063
E	KD1	0,999	0,001
E	KD2	1,000	0,000
E	KD3	0,998	0,002
E	ED	0,995	0,005
S	U	1,000	0,000
S	AD	1,000	0,000
S	NB	0,687	0,313
S	MM	0,986	0,014
SW	HS	0,553	0,447
W	KP4	0,079	0,921
W	P13	0,015	0,985
W	BD13	0,001	0,999
W	BDD5	0,001	0,999
W	B7	0,002	0,998

Всі популяції сходу і півдня відносяться до кластера № 1 з часткою належності 0,937–1,000, за винятком NB, чия частка в цьому кластері – лише 0,687. Популяції західної частини ареалу належать до кластера № 2 з часткою участі 0,921–0,999. Популяція HS має приблизно однакові частки в кожному з кластерів з невеликою перевагою 1 кластера: частка участі в кластері № 1 – 0,553, в кластері № 2 – 0,447. Також змішаною є популяція NB, але з перевагою кластера № 1 (0,687). Отже, за допомогою мультилокусного

аналізу, задіяного в програмі STRUCTURE, кримські популяції *Ae. biuncialis* чітко поділяються на два кластери, перший з яких включає популяції сходу і півдня Кримського півострова, інший – популяції західної частини ареалу півострова. Ці результати узгоджуються з результатами, одержаними іншими методами мультилокусного аналізу, наведеними вище (рис. 6.18, 6.19). Винятком з такого розподілу є популяція з заповідника Херсонес, яка географічно є ближчою до популяцій західного регіону, але за зональним розподілом відноситься до зони Південного берега Криму на відміну від західних популяцій, які відносяться до зони Степового Криму. Також гетерогенною, але меншою мірою, є популяція з тераси Нікітського ботанічного саду.

Якщо проаналізувати індивідуальні генотипи ізольованої популяції NB і їх приналежність до кластерів, то можна побачити, що 31% (29 з 91) складає генотип з алелями *Gli-U1f Gli-M^b1f Glu-U1c Glu-M^b1a* з належністю до другого кластера 0,940, 9,9% – генотип *Gli-U1a Gli-M^b1a Glu-U1c Glu-M^b1b*, який на 0,879 належить до кластера № 1, решта генотипів також належать до кластера № 1 з часткою належності від 0,945 до 0,989, причому 31% займає генотип *Gli-U1b Gli-M^b1a Glu-U1b Glu-M^b1b*. Можна припустити, що генотип *Gli-U1f Gli-M^b1f Glu-U1c Glu-M^b1a* західного типу є заносним, який, проте, виявився адаптованим до даних умов місцевості. Невелика кількість (11) різних генотипів за комбінацією чотирьох проламінових локусів свідчить про те, що тут мав місце ефект засновника.

Інша картина спостерігається в популяції NS, яка є високорізноманітною і складається з 50 різних генотипів за комбінацією чотирьох локусів запасних білків *Gli-U1, Gli-M^b1, Glu-U1, Glu-M^b1*. Серед популяції NS приблизно рівна кількість проаналізованих зразків має частку участі в кластері № 1 >0,800 (38 зразків), < 0,200 (25) та з проміжним значенням (25). Ці ж групи включають практично однакову кількість різних генотипів (18, 17, 15) (табл. 6.21).

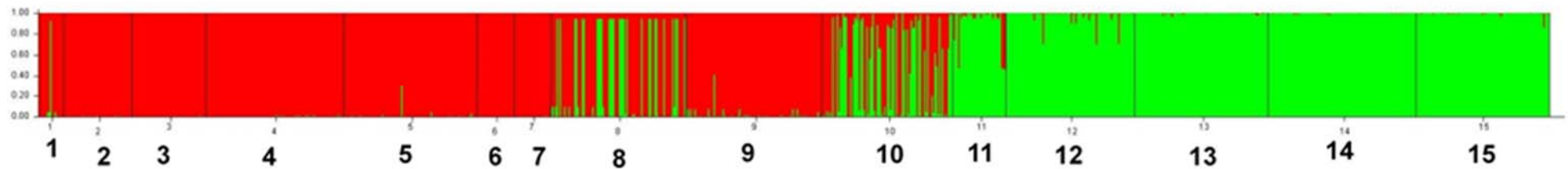


Рис. 6.21 Популяційна структура 1020 кримських зразків *Ae. biuncialis* в напрямку схід → захід (вздовж узбережжя) за локусами запасних білків: зразки з популяцій східної частини ареалу О (1), KD1 (2), KD2 (3), KD3 (4), ED (5); популяцій півдня U (6), AD (7), NB (8), MM (9); популяції південного сходу HS (10); популяцій заходу KP4 (11), P13 (12), BD13 (13), BDD5 (14), BD7 (15).

Структура кримських популяцій *Ae. biuncialis* за часткою участі в кластері № 1, в дужках – кількість різних генотипів за чотирма локусами запасних білків

Популяція	Частка участі в кластері № 1		
	>0,800	0,200–0,800	<0,200
KD1 (25)	1,000 (25)	-	-
KD2 (9)	1,000 (9)	-	-
KD3 (27)	1,000 (27)	-	-
ED (30)	0,956 (29)	0,011 (1)	-
MM (12)	0,902 (9)	0,098 (2)	-
NB (11)	0,681 (10)	-	0,319 (1)
HS (50)	0,432 (18)	0,284 (17)	0,284 (15)
KP4 (22)	-	0,139 (5)	0,861 (17)
P13 (47)	-	0,034 (2)	0,966 (45)
BD13 (54)	-	-	1,000 (54)
BDD5 (57)	-	-	1,000 (57)
BD7 (62)	-	0,011 (1)	0,989 (61)

Найменшу кількість різних генотипів за комбінацією локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* виявлено в популяціях південної частини ареалу (MM, NB), причому кількість різних генотипів в невеликій ізольованій популяції NB (11) близька до їхньої кількості в набагато більшій популяції заповідника Мис Март'ян (12). Кількість різних генотипів в більшості популяцій сходу – Кара-Дага і Ечки-Дага (KD1, KD3, ED) у 2,5 рази більша (25–30). Генотипи HS мають мозаїчну структуру за поєднаннями проламінових алелів: за *Gli-U1*, *Glu-U1*, та *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини (табл. 6.17).

Всього в досліджених популяціях Кримського півострова серед вибірки розміром 1020 зразків ідентифіковано 331 різних генотипів за комбінацією локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* (для гетерозиготних зернівок враховували

генотип жіночої гамети), з них 18 генотипів (що становить 5% від загальної кількості різних генотипів) зустрічаються з сумарною частотою 40% (табл. 6.22).

Це може свідчити про адаптивне значення таких поєднань.

Таблиця 6.22

Найбільш часті поєднання алелів за локусами запасних білків серед 1020 кримських зразків *Ae. biuncialis*

Генотип				Зустрічання генотипу			
<i>Gli-UI</i>	<i>Gli-M^b1</i>	<i>Glu-UI</i>	<i>Glu-M^b1</i>	Регіон ареалу	Кількість популяцій	Кількість зразків	Частота
<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E, S, SW	6	53	0,052
<i>a</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E S	4	52	0,051
<i>a</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	S	2	41	0,040
<i>f</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	W	3	37	0,036
<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	S	1	29	0,028
<i>f</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	S	1	29	0,028
<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	S	1	20	0,020
<i>i</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	W	4	19	0,019
<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	E	2	18	0,018
<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E	2	17	0,017
<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E, S	3	15	0,015
<i>j</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E	3	12	0,012
<i>f</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	E	1	12	0,012
<i>b</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	E	4	11	0,011
<i>a</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	S	1	11	0,011
<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	S, SW	2	10	0,010
<i>i</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	W	3	10	0,010
<i>r</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	S	1	10	0,010

Найменш різноманітною за кількістю різних генотипів виявилась популяція KD2 з південного схилу Святої гори Кара-Дага, де з частотою 0,700 зафіксовано генотип *Gli-U1a Gli-M^b1d Glu-U1b Glu-M^b1a*, такий же генотип з достатньо високою частотою зустрічається і в популяції Ечки-Дага (0,144). У популяціях *Ae. biuncialis* спостерігаються підвищені частоти окремих генотипів за поєднаннями чотирьох локусів, порівняно з очікуваними частотами на основі частот алелів в цих популяціях (табл. 6.23).

Таблиця 6.23

Переважні генотипи за поєднанням чотирьох локусів запасних білків у популяціях *Ae. biuncialis* та їх очікувані частоти

Популяція	Генотип				Фактична частота	Очікувана частота ¹	χ^2
	<i>Gli-U1</i>	<i>Gli-M^b1</i>	<i>Glu-U1</i>	<i>Glu-M^b1</i>			
1	2	4	5	6	7	8	9
KD3	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,129	0,054	10,3**
KD3	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,237	0,119	14,6**
KD3	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	0,129	0,006	236**
KD3	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	0,161	0,018	108**
ED	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,141	0,064	9,7**
ED	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,163	0,122	ns ²
ED	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,174	0,119	ns
KD2	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,700	0,642	ns
NB	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	0,319	0,060	108**
NB	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	0,099	0,039	8,7**
NB	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	0,319	0,019	438,5**
MM	<i>a</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,435	0,191	35,4**
MM	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	0,217	0,014	282,8**
U	<i>r</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	0,400	0,158	11,0**

Продовж. табл. 6.23

1	2	4	5	6	7	8	9
AD	<i>u</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,280	0,052	26,0**
HS	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	0,091	0,068	ns
HS	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	0,080	0,030	7,4**
P13	<i>i</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	0,184	0,032	64,8**
BD13	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	0,167	0,039	39,1**
BD7	<i>i</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>m</i>	0,078	0,032	6,1*

Примітки:

1. ¹добуток фактичних частот алелів в популяції,
2. ² відмінності неістотні; * P < 0,05; ** P < 0,01

Найбільш поширений в різних популяціях генотип *Gli-U1a Gli-M^b1a Glu-U1b Glu-M^b1a* – він зустрічається у шести популяціях з трьох регіонів (0,052) (табл. 6.22). З подібною частотою в загальній вибірці зразків з Кримського півострова зустрічається інший генотип *Gli-U1a Gli-M^b1d Glu-U1b Glu-M^b1a*, який, проте, виявлено в чотирьох популяціях двох регіонів.

Джерелом генотипної різноманітності є, в першу чергу, гібридизація різних генотипів (перехресне запилення). *Ae. biuncialis* відноситься до самозапилюючих видів егілопсів, однак йому притаманне відкрите цвітіння (Богуславский и Голик, 2004), що може приводити до перехресного запилення в окремих випадках. У більшості популяцій *Ae. biuncialis* нами було виявлено гетерозиготи за одним–трьома локусами запасних білків, що свідчить про перехресне запилення в популяціях (табл. 6.24).

Частота перезапилення в кримських популяціях *Ae. biuncialis* коливається від 0 до 13% (в популяції KD1) і в середньому для загальної вибірки зразків *Ae. biuncialis* Кримського півострова становить $4,10 \pm 0,12\%$. Така частота перехресного запилення подібна до частоти перезапилення у пшениці м'якої (Waines and Hegde, 2003). Коливання частоти перезапилення в різних кримських популяціях *Ae. biuncialis* найбільш ймовірно пояснюються різницею в погодних

умовах під час цвітіння у різні роки в різних місцевостях, хоча не можна виключити і чинник генотипу.

Таблиця 6.24

Чисельність гетерозигот за локусами запасних білків та частоти перехресного запилення в кримських популяціях *Ae. biuncialis*

Популяція	Проаналізовано зерен	Кількість гетерозигот	Частота перезапилення,
KD1	46	6	0,130
KD2	50	1	0,020
KD3	93	2	0,022
ED	90	6	0,067
О	17		0,000
U	25		0,000
AD	25		0,000
NB	91	1	0,011
MM	92		0,000
HS	88	2	0,023
KP4	36	3	0,083
P13	87	3	0,034
BD13	90	7	0,078
BDD5	100	8	0,080
B7	90	3	0,033
Разом	1020	42	0,041

Аналіз кореляції географічних відстаней, розрахованих на основі географічних координат (додаток М) з генетичною диференціацією за показником Джоста (Mantel-тест) показав кореляцію $r = 0,545$ (рис. 6.22) (подібний результат одержано і для кореляції з генетичними відстанями за Nei (табл. М.3), $r = 0,506$).

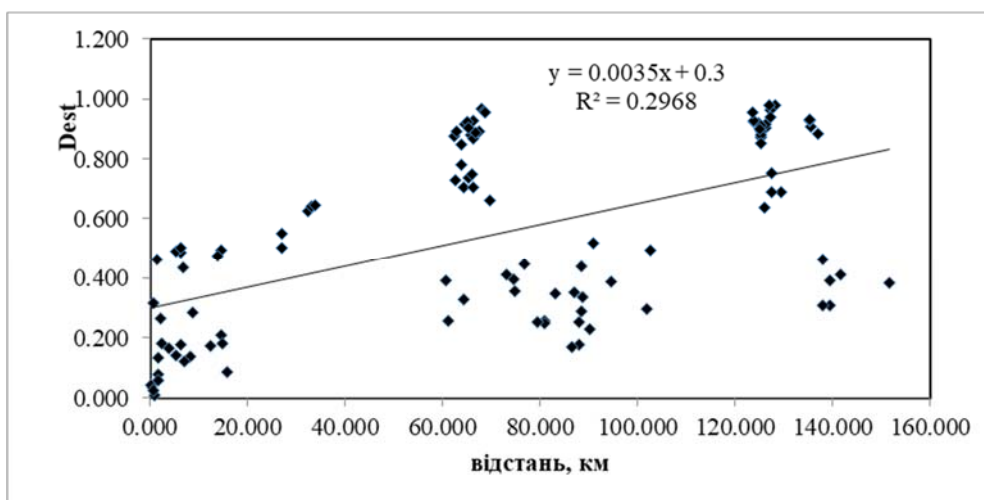


Рис. 6.22 Кореляція між попарним показником диференціації Джоста і географічними відстанями ($r = 0,545$) для 15 кримських популяцій *Ae. biuncialis*

Враховуючи те, що *Ae. biuncialis* розповсюджений в прибережних зонах Кримського півострова, і тому найбільш ймовірний шлях розповсюдження – вздовж узбережжя, було складено виправлену матрицю географічних відстаней між популяціями по периметру узбережжя (табл. М.2). У випадку скоригованих географічних відстаней кореляція генетичної диференціації і відстані між популяціями по периметру узбережжя становить 0,724. Кореляція скоректованої географічної відстані з генетичними відстанями за Nei (табл. М.3) є також на близькому рівні (0,692).

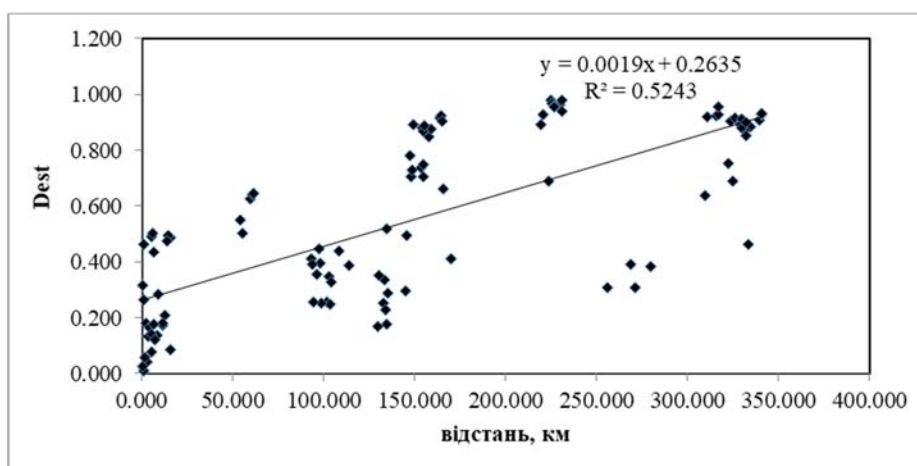


Рис. 6.23 Кореляція між попарним показником диференціації Джоста і скоригованими географічними відстанями ($r = 0,724$) для 15 кримських популяцій *Ae. biuncialis*.

Результати Mantel-тесту вказують, що генетичні відмінності популяцій *Ae. biuncialis* лінійно збільшуються з географічними відстанями, генетична різноманітність структурована в географічному просторі, і 52% генетичної дивергенції можна пояснити географічними відстанями.

Водночас можна бачити, що популяція *Ae. biuncialis* Херсонесу (WS), хоча і є географічно ближчою до популяцій західної частини ареалу (W), є генетично ближчою до популяцій сходу (E) і півдня (S) (табл. 6.25). Якщо між географічно віддаленими популяціями сходу і південного заходу (HS) показник Джоста $D = 0,302$ (географічна відстань по периметру узбережжя – не менше 250 км), то між відносно близько розміщеними популяціями (не більше 60 км) західної частини ареалу Берегове-Піщане і Херсонесом – диференціація майже вдвічі більша, $D = 0,573$.

Таблиця 6.25

Попарні показники диференціації Джоста (D) для популяцій з різних частин ареалу *Ae. biuncialis* на Кримському півострові

Регіон	E	S	SW	W
E	0,000			
S	0,161	0,000		
SW	0,302	0,258	0,000	
W	0,883	0,793	0,573	0,000

Очевидно, що більша спорідненість популяції *Ae. biuncialis* Херсонеса до популяцій сходу і півдня Кримського півострова визначається подібністю умов навколишнього середовища, зокрема-грунтово-кліматичних умов. Відповідно до фізіогеографічного районування популяції західної частини ареалу *Ae. biuncialis* знаходяться в зоні Степу (на Скіфській епігерцинській плиті), а популяції Херсонеса, півдня і сходу – в зоні Південного берега Криму (Гірсько-кримсько альпійська складчасто-насувна (покривна) споруда) (Атлас, 2003). Відповідно, в західній частині ареалу ґрунти – чорноземи південні важко-та середньоглинисті (на червоно-бурих глинах), тоді як решта популяцій росте на коричневих гірських

щебенюватих ґрунтах. Відмінності популяцій за складом алелів можуть визначатись і адаптивним значенням ділянок, промаркованих певними алелями локусів запасних білків. Часткову адаптивність поліморфізму запасних білків показано в роботах Нево та інш. для популяцій дикого ячменю та *T. dicoccoides* (Nevo and Payne, 1987; Nevo et al., 1983, 2002).

Оскільки серед генотипів популяції HS за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини (табл. 6.14), можна припустити, що поліморфізм за *Gli-M^b1* має менше адаптивне значення в популяції HS, ніж за *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і є результатом близької географічної відстані до популяцій заходу (Берегове-Піщане).

6.2.3 Різноманітність зразків *Ae. biuncialis* за часом цвітіння.

Скоростиглість (швидкість виколошування-цвітіння) у *T. aestivum* та її родичів контролюється трьома основними генетичними системами: відповідь на яровизацію, чутливість до фотоперіоду та скоростиглість *per se* (Стельмах и др., 2000; Файт, 2003; Arpendino and Slafer, 2003; Cockram et al., 2007). Потреба в яровизації визначається групою генів *Vrn* (Stelmakh, 1998; Стельмах и др., 2000; Cockram et al., 2007), а тривалість яровизації – генами *Vrd* (Файт, 2003). Фотоперіодична чутливість (реакція на довжину дня) визначається генами *Ppd* (Stelmakh, 1998; Стельмах и др., 2000; Cockram et al., 2007). Гени скоростиглості *per se Eps* контролюють відмінності в часі цвітіння після повного задоволення потреб у яровизації і фотоперіоді та, таким чином, здійснюють точне «налаштування» часу цвітіння (Arpendino and Slafer, 2003; Zikhali et al., 2014, 2016; Alvarez et al., 2016; Gawronski et al., 2014). Для певних *Eps* генів показано модулювання їх ефектів температурою та взаємодію з *Ppd* генами (Gawronski et al., 2014; Zikhali et al., 2014).

Види роду *Aegilops*, переважно, відносяться до рослин довгого дня з озимим типом розвитку (Cockram et al., 2007; Богуславский и Голик, 2004). Таким видом є і *Ae. biuncialis*. У даному розділі наведено результати дослідження відмінностей в

часі цвітіння (скоростиглості) у зразків *Ae. biuncialis* з різних місцевостей Кримського півострова.

Досліджували зразки *Ae. biuncialis* з кримських популяцій з місцевостей Кара-Даг, Ечки-Даг, Мис Мартьян, Аю-Даг, Берегове, Піщане Бахчисарайського р-ну, Севастополя. Для цього висівали окремі колоси на дослідній ділянці (с. Гатне, Київ. обл.). Зразки вирощували на протязі 1–4 років, в 1–6 повтореннях і проводили оцінку скоростиглості (в 2008, 2009, 2011, 2014 і 2015 р.). Для оцінки скоростиглості *Ae. biuncialis* було запропоновано наступний підхід. Обліки проводили 3–4 рази в третю декаду травня – першу декаду червня (табл. 2.7). Відмічали стан виколошування зразків на час обліку за допомогою бальної системи: «не виколосився» (0 балів), «починає виколошуватись» – є колоси на менше ніж половині стебел (1 бал); «виколосився» – колоси на більше половини стебел (2 бали); «цвіте» – пиляки викинуті принаймні на одному колосі (3 бали) на кожен дату обліку. Підсумовували кількість балів для кожного зразка і на основі сумарного балу розподіляли зразки в три групи стиглості в кожен рік дослідження (група 1 - найшвидше виколошування, група 3 - найповільніше виколошування, група 2 – проміжна) і співставляли дані, одержані для різних років і повторень. Дати посіву та обліків виколошування-цвітіння, кількість проаналізованих зразків *Ae. biuncialis* наведено в табл. 2.7, а результати оцінки скоростиглості зразків *Ae. biuncialis* при вирощуванні на дослідній ділянці – в додатку Н.

При вирощуванні колекції зразків *Ae. biuncialis* на дослідній ділянці виявлено значну різноманітність за часом виколошування-цвітіння. В умовах 2011 і 2014 р. відмінності в часі цвітіння між деякими зразками з Кримського півострова становили більше 10 днів. Серед загальної вибірки проаналізованих 127 зразків виявилась приблизно однакова кількість зразків, віднесених до кожної групи – 37 у групі 1, 43 в групі 2 і 47 у групі 3 (табл. 6.26).

Таблиця 6.26

Розподіл зразків за швидкістю виколошування-цвітіння у зразків

Ae. biuncialis з різних місцевостей Кримського півострова

Походження	Група 1	Група 2	Група 3	Всього
Аю-Даг	-	-	4	4
Берегове Бахчисарайського р-ну	1	4	7	12
Ечки-Даг	9	16	1	26
Кара-Даг	23	3	-	26
Мис Мартьян	1	15	27	43
Піщане	1	4	5	10
Севастополь	1	1	3	5
Невідоме походження	1			1
Разом	37	43	47	127

Серед зразків з раннім часом цвітіння (група 1) основну частку становили зразки *Ae. biuncialis*, що походять зі східної частини кримського ареалу виду: Кара-Дагу і Ечки-Дагу (табл. 6.26). Майже 90 % зразків з Кара-Дагу характеризуються раннім цвітінням, решта відносяться до проміжної групи, а зразків із пізнім цвітінням з цієї місцевості не виявлено. Серед зразків, що походять з Ечки-Дагу, більшість (62 %) було віднесено до групи 2, 35 % – до ранньостиглих зразків, а пізньостиглим виявився лише один зразок. У групі 3 з найбільш пізнім цвітінням більшість зразків походять з південної частини кримського ареалу цього виду (Мис Мартьян, Аю-Даг). Зразки з місцевості поблизу Аю-Дагу стабільно характеризувались лише пізнім виколошуванням (група 3). Більшість зразків з Мису Мартьян також відносно пізно виколошуються (63%), а решта – мають проміжний рівень цієї ознаки. Зразки, що походять із західної та південно-західної частини ареалу *Ae. biuncialis* Кримського півострова (Берегове, Піщане, Бахчисарайського р-ну, та Севастополь (Херсонес)) також віднесено до груп 2 і 3, з деякою перевагою зразків з пізнім цвітінням.

Якщо практично всі зразки *Ae. biuncialis* з Кара-Дагу належать до однієї групи

за часом виколошування-цвітіння, то серед зразків з інших місцевостей спостерігається більша різноманітність за часом цвітіння.

Отже, у результаті багаторічних досліджень виявлено географічну диференціацію за швидкістю виколошування-цвітіння у *Ae. biuncialis* – найбільш ранньостиглими є зразки із східної частини Південного берега Криму (Кара-Даг і, в меншій мірі, Ечки-Даг), тоді як зразки південної та західної частини кримського ареалу виколошуються пізніше. Такі відмінності можуть пояснюватись адаптацією генотипів до мікрокліматичних умов різних регіонів Кримського півострова. Зокрема, зразки з раннім виколошуванням-цвітінням виявлено в південно-східному кліматичному районі Криму, який характеризується як дуже засушливий, жаркий, але з дуже м'якою зимою (Ведь, 2000). За літературними даними, відмінності за часом цвітіння виявлено і при аналізі інших видів егілопсів (Богуславский и Голик, 2004; Matsuoka et al., 2008). Matsuoka et al. (2008) виявили велику різноманітність за часом цвітіння серед зразків *Ae. tauschii* та зв'язок ранньостиглості з походженням зразків: зразки *Ae. tauschii* з раннім цвітінням є поширеними в східній частині ареалу виду – у зонах з континентальним азіатським кліматом.

Ознака «час цвітіння», або швидкість виколошування, має велике значення для практичного використання в міжвидовій гібридизації з культурними пшеницями. Оптимальними для створення міжвидових гібридів є зразки, час цвітіння яких співпадає з часом цвітіння пшениці при вирощуванні на дослідній ділянці. У наших дослідженнях виявилось, що серед кримських зразків найбільш зручними для схрещування з пшеницею м'якою озимою є зразки *Ae. biuncialis* з раннім цвітінням, а саме, зразки, що походять з Кара-Дагу: їх час цвітіння є близьким до часу цвітіння сорту пшениці м'якої озимої Безоста 1, який є в родоводах багатьох українських сортів (Sozinov, 2001).

6.2.4 Створення колекції зразків *Ae. biuncialis* для збереження різноманітності *ex situ*. Існує два основні напрямки збереження генетичних ресурсів диких родичів пшениці, зокрема егілопсів: збереження різноманітності виду *in situ* – в природних популяціях, в тому числі в заповідниках різних типів, та збереження зразків *ex-situ* – в колекції генетичного банку (Nevo, 1998). В Україні таким генбанком є НЦГРРУ. Створення корової колекції є ефективним підходом до збереження генетичної різноманітності *ex-situ*. За визначенням, корова (серцевинна) колекція виду складається з обмеженого набору зразків, які репрезентують генетичну різноманітність виду з мінімальною подібністю між зразками (van Hintum et al., 2000). Для формування колекції застосовують генетичні маркери (морфологічні, білкові або ДНК-маркери). У межах маркерного методу виділяють Н-стратегію та М-стратегію. М-стратегія спрямована на включення максимальної кількості різних алелів за кожним маркерним локусом (максимальне алельне багатство) при підтриманні обмеженого об'єму колекції (van Hintum et al., 2000). Для створення корової колекції зразків *Ae. biuncialis* як маркери було застосовано локуси запасних білків – гліадинів і високомолекулярних субодиниць глютенінів, які мають значну різноманітність алелів. Крім того, для використання алелів локусів запасних білків в популяційних дослідженнях в ширшому масштабі важливо мати зразки-стандарти певних алелів маркерних локусів.

Було проведено відбір зразків з власної колекції кримських зразків *Ae. biuncialis*, що включають різні алелі локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1*. Додатковими умовами для відбору зразків для реєстрації в НЦГРРУ була достатня кількість розмноженого матеріалу та чистота зразка за спектрами запасних білків (відсутність випадкових домішок). У НЦГРРУ нами було зареєстровано 24 зразки *Ae. biuncialis* (табл. 6.27) (додаток П).

Таблиця 6.27

**Зразки *Ae. biuncialis* зареєстровані в НЦГРРУ та їх характеристика за
скоростиглістю**

№ Національного каталогу України	Назва зразка	Походження*	Група скоростиглості
1	2	3	4
UA0400157	NK 1-1	Мис Мартьян	2
UA0400158	NK 4N2	Берегове, Бахчисарайський р-н	2
UA0400159	NK 6-2	Берегове, Бахчисарайський р-н	3
UA0400160	NK 10-3	Кара-Даг	1
UA0400161	NK 11-2	Кара-Даг	1
UA0400162	NK 13-1	Кара-Даг	1
UA0400163	NK 14-12	Кара-Даг	1
UA0400164	NK 50	Кара-Даг	1
UA0400165	NK B1-1	Піщане, Бахчисарайський р-н	3
UA0400166	NK MM2-1	Мис Мартьян	2
UA0400167	NK MM7-3	Мис Мартьян	3
UA0400168	NK MMB-2	Мис Мартьян	2
UA0400169	NK O2	Невідоме	1
UA0400170	NK O10	Кара-Даг	1
UA0400171	NK OZ-2	Аю-Даг	3
UA0400187	NK 4-1	Мис Мартьян	2
UA0400188	NK 24a-4	Ечки-Даг	2
UA0400189	NK B1-2	Піщане, Бахчисарайський р-н	2

Продовж. табл. 6.27

1	2	3	4
UA0400190	NK 23a-2	Ечки-Даг	1
UA0400191	NK OZ-1	Аю-Даг	3
UA0400192	NK 13-2-1	Кара-Даг	1
UA0400193	NK 12-5	Кара-Даг	1
UA0400194	NK BS2-3	Мис Мартьян	2
UA0400195	NK B3-1	Піщане, Бахчисарайський р-н	2

Примітка. *Добір з природної популяції, крім НК O2

На основі цих зразків було зареєстровано в НЦГРРУ генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», Свідоцтво № 262 від 20 лютого 2017 р. (додаток П). Основним принципом створення колекції зразків *Ae. biuncialis* була наявність максимальної кількості різних алелів локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, та *Glu-M^b1* при мінімальній кількості зразків, у відповідності з М-стратегією створення корової колекції виду (van Hintum et al., 2000). Ми обмежились лише невеликою частиною ареалу виду, а саме – популяціями *Ae. biuncialis* Кримського півострова.

У генетичній колекції представлено зразки *Ae. biuncialis* з різних регіонів Кримського півострова (табл. 6.27). В колекцію включено десять зразків зі східної частини ареалу *Ae. biuncialis* Кримського півострова (вісім зразків з Кара-Дагу та два зразки з Ечки-Дагу), вісім зразків з південної частини ареалу (шість зразків з Мису Мартьян, два зразки з місцевості поблизу гори Аю-Даг), із п'ять зразків із західної частини ареалу (два зразки з Берегового Бахчисарайського р-ну, та три зразки з Піщаного), тобто охоплено практично весь ареал виду Кримського півострова. Також у генетичну колекцію включено зразок НК O2 невідомого походження. Електрофоретичні спектри високомолекулярних субодиниць глютенінів та гліадинів, кодованих локусами *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, та *Glu-M^b1* (мажорними локусами хромосом першої гомеологічної групи) зразків колекції *Ae.*

biuncialis показано на рис. 6.24. На електрофоретичних спектрах гліадинів в кислому середовищі також можна ідентифікувати продукти експресії алелів за гліадиновими локусами хромосом шостої гомеологічної групи *Gli-U2* та *Gli-M^b2* (блоки α -та β -гліадинів), що вимагає подальших досліджень.

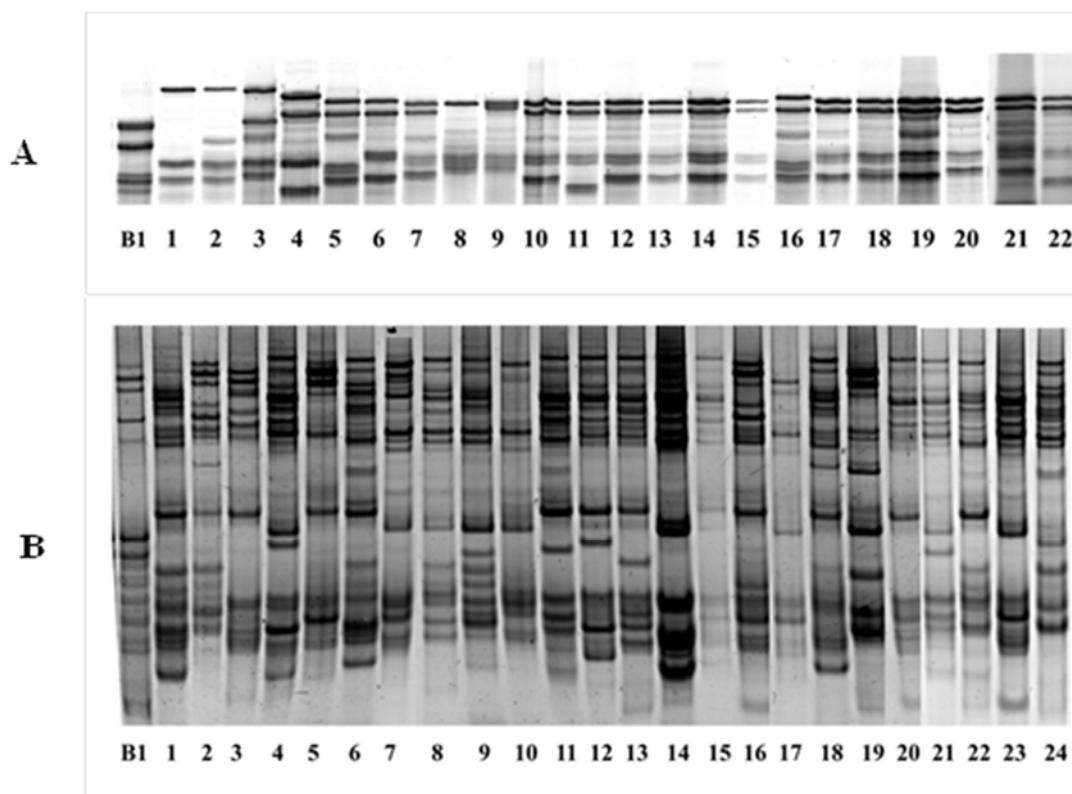


Рис. 6.24 Електрофоретичні спектри високомолекулярних субодиниць глютенінів (А) та гліадинів (В) зразків *Ae. biuncialis*: 1. НК 4N2; 2. НК 6-2; 3. НК O2; 4. НК 13-1; 5. НК MM7-3; 6. НК B1-1; 7. НК 1-1; 8. НК 14-12; 9. НК 50; 10. НК OZ-2; 11. НК 10-3; 12. НК 11-2; 13. НК MM2-1; 14. НК O10; 15. НК MMB-2; 16. НК 4-1; 17. НК 24a-4; 18. НК B1-2; 19. НК 23a-2; 20. НК OZ-1; 21. НК 13-2-1; 22. 12-5; 23. BS2-3; 24. B3-1. B1 – сорт пшениці м'якої озимої Безоста 1.

Генотипи зразків генетичної колекції за маркерними локусами наведено в табл. 6.28. Серед генотипів зразків зі створеної нами колекції *Ae. biuncialis* зустрічається 6 різних алелів локусу *Glu-U1* (алелі *a-e, g*), 9 алелів локусу *Glu-M^b1* (*a-h, m*), 13 алелів локусу *Gli-U1* (*a-j, l, n, o*), та 12 – локусу *Gli-M^b1* (*a-l*).

Таблиця 6.28

Генотипи зразків генетичної колекції *Ae. biuncialis* за локусами запасних білків

Назва зразка	<i>Glu-U1</i>	<i>Glu-M^b1</i>	<i>Gli-U1</i>	<i>Gli-M^b1</i>
NK 4N2	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>c</i>	<i>e</i>
NK 6-2	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
NK O2	<i>g</i>	<i>h</i>	<i>h</i>	<i>h</i>
NK 13-1	<i>e</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
NK MM7-3	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>j</i>	<i>b</i>
NK B1-1	<i>d</i>	<i>m</i>	<i>i</i>	<i>c</i>
NK 1-1	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>
NK 14-12	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
NK 50	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>e</i>	<i>a</i>
NK OZ-2	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>n</i>	<i>a</i>
NK 10-3	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>c</i>
NK 11-2	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>d</i>
NK MM2-1	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>d</i>
NK O10	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>i</i>
NK MMB-2	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>j</i>
NK 4-1	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>f</i>	<i>f</i>
NK 24a-4	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>o</i>	<i>a</i>
NK B1-2	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g</i>
NK 23a-2	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>j</i>	<i>k</i>
NK OZ-1	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
NK 13-2-1	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
NK 12-5	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>c</i>
NK BS2-3	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>l</i>	<i>a</i>
NK B3-1	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>i</i>	<i>l</i>

Зразки даної колекції можуть слугувати зразками-стандартами відповідних алелів локусів запасних білків (табл. 6.28).

Алелі локусів запасних білків в колекції *Ae. biuncialis* зустрічаються з різними частотами. Найбільшу частоту мають алелі *Glu-UIb* (0,625), *Glu-M^b1a* (0,417), *Gli-UIa* (0,292), *Gli-M^b1a* (0,333). Найменшим значення показника генетичної різноманітності за N_e в колекції характеризується локус *Glu-UI* (0,569), найбільшим локусом *Gli-UI* (0,865) (табл. 6.29). Відповідно, найбільшу ефективну кількість алелів має локус *Gli-UI* (7,4), а найменшу – *Glu-UI* (2,3).

Таблиця 6.29

Показники різноманітності зареєстрованої колекції *Ae. biuncialis* та порівняння з кількістю алелів в загальній вибірці з кримських популяцій (К – зареєстрована колекція, П – популяції)

Локус	Кількість алелів		К/П	H	n_e
	К	П			
<i>Glu-UI</i>	6	10	0,60	0,569	2,3
<i>Glu-M^b1</i>	9	19	0,47	0,767	4,3
<i>Gli-UI</i>	13	21	0,62	0,865	7,4
<i>Gli-M^b1</i>	12	12	1,00	0,840	6,3

Порівняння з даними для вибірок з природних популяцій Кримського півострова (підозділ 6.2.3) показує, що зареєстрована колекція охоплює значну частину виявленої різноманітності алелів локусів запасних білків у кримських популяціях *Ae. biuncialis*. У зареєстрованій колекції представлено 60% від загальної кількості ідентифікованих алелів локусу *Glu-UI*, 47% алелів *Glu-M^b1*, 62% алелів *Gli-UI*, та 100% ідентифікованих в кримських популяціях алелів локусу *Gli-M^b1*. Крім того, розмножено кримські зразки *Ae. biuncialis* з іншими алелями локусів запасних білків для реєстрації в генбанку та доповнення колекції: з алелями *k*, *m*, *p* та *r* локусу *Gli-UI*, алелями *f* та *k* локусу *Glu-UI*, та алелями *i*, *n*, *o*, *q*, та *s* локусу *Glu-M^b1*. З врахуванням зразків з вищезазначеними новими алелями створена нами

колекція *Ae. biuncialis* охоплює 80% різноманітності алелів локусу *Glu-U1*, 74% алелів *Glu-M^b1*, 81% алелів *Gli-U1*, та 100% ідентифікованих серед кримських популяцій *Ae. biuncialis* алелів локусу *Gli-M^b1*.

Отже, в створеній нами невеликій за розміром колекції зразків (з врахуванням зразків з вищенаведеними додатковими алелями) зафіксовано від 70% різноманітності алелів за маркерними локусами *Gli-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* кримських популяцій *Ae. biuncialis*. Цю колекцію можна вважати основою корової колекції для збереження генетичних ресурсів цього злаку *ex-situ*, яка буде розширюватись. Високу різноманітність даної генетичної колекції зразків *Ae. biuncialis* було підтверджено аналізом поліморфізму інтронів тубулінових генів (Rabokon et al., 2019).

Зареєстрована колекція зразків *Ae. biuncialis* також характеризується різноманітністю за часом цвітіння. У даній колекції представлені зразки з різними рівнями скоростиглості: десять зразків з раннім цвітінням, дев'ять – з середнім рівнем, п'ять – з пізнім цвітінням. Зразки з раннім цвітінням походять з Кара-Дагу (вісім зразків), один з Ечки-Дагу і один зразок невідомого походження. Пізньостиглими є два зразки з місцевості поблизу гори Аю-Даг, один зразок з Мису Мартьян, по одному з Берегового і Піщаного. Зразки зареєстрованої колекції можна використовувати у міжвидовій гібридизації як з врахуванням складу алелів локусів запасних білків, так і часу цвітіння.

Збереження зразків *Ae. biuncialis* в колекції НЦГРРУ дасть змогу використовувати їх у міжвидовій гібридизації як джерело нових корисних генів для розширення генофонду культурної пшениці, а також використовувати їх як стандарти алелів для дослідження та моніторингу природних популяцій з використанням маркерних локусів світового генофонду цього виду.

Висновки до розділу 6

1. Запропоновано аналіз ω -гліадинів на SDS-електрофореграмі як маркер *Gli-V1* для дослідження популяцій *D. villosum*, який можливо застосовувати одночасно з аналізом високомолекулярних субодиниць глютенінів. Визначено показники різноманітності за локусами *Glu-V1* та *Gli-V1* та виявлено відмінності популяцій *D. villosum* Берегового і Херсонеса за частотами алелів цих локусів.

2. У *Ae. biuncialis* ідентифіковано алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і локусів гліадинів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*: 11 алелів локусу *Glu-U1*, 19 алелів *Glu-M^b1*, 21 алель *Gli-U1*, 12 – *Gli-M^b1*. Різноманітність ідентифікованих алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis*, виявлена на матеріалі з незначної, маргінальної частини ареалу – з Кримського півострова, перевищує відому різноманітність алелів у його диплоїдних попередників *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*.

3. За результатами мультилокусного аналізу різними методами, кримські популяції *Ae. biuncialis* діляться на два кластери, один з яких включає популяції західного регіону, інший – популяції з південного і східного регіонів Кримського півострова. Найбільшу середню генетичну різноманітність за N_e виявлено в популяціях західного регіону та в популяції південного заходу із заповідника Херсонес Таврійський. У популяціях *Ae. biuncialis* ідентифіковано підвищену частоту 18 поєднань алелів за 4 маркерними локусами, що може свідчити про адаптивне значення таких поєднань. Частота перезапилення в кримських популяціях *Ae. biuncialis*, в середньому, становить $4,10 \pm 0,12\%$.

4. Популяція із заповідника Херсонес Таврійський, що є географічно ближчою до популяцій заходу півострова, виявилась генетично ближчою до популяцій півдня і сходу, очевидно, через подібність ґрунтових умов. Оскільки серед генотипів популяції Херсонеса за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини, можна припустити, що поліморфізм за *Gli-M^b1* має менше адаптивне значення у цій популяції, ніж за *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1*

і є результатом близької географічної відстані до популяцій західного регіону Кримського півострова. Водночас, виявлено географічну диференціацію за швидкістю виколошування-цвітіння у *Ae. biuncialis* – найбільш ранньостиглими є зразки із східної частини ареалу виду Кримського півострова.

5. Створено генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», яку зареєстровано в НЦГРРУ. У колекції зафіксовано від 47% до 100% різноманітності алелів за локусами *Gli-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* кримських популяцій *Ae. biuncialis*. Збереження зразків *Ae. biuncialis* в колекції НЦГРРУ дасть змогу використовувати їх як стандарти алелів для дослідження та моніторингу природних популяцій світового генофонду виду та у міжвидовій гібридизації як джерело нових корисних генів для розширення генофонду *T. aestivum*.

Результати експериментальних досліджень даного розділу наведено в таких публікаціях:

- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Xynias, I.N., and Sozinov, AA., 2011. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 47(9), pp.1078–1083.
- Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, AA., 2012. Identification of alleles at the gliadin loci *Gli-U1* and *Gli-M^b1* in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 48(4), pp.390–395.
- Kozub, N.O., Sozinova, O.I., and Blume Ya.B., 2020. Variation of storage proteins in Crimean populations of *Dasypyrum villosum*. *Cytology and Genetics*, 54(2), pp.91-95.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`ява, Н.О., Ксиніас, І.Н., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поліморфізм високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 17, с.308-312.

- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Генетична колекція *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. Збірник наукових праць. 18, с.181-185.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2017. Оцінка зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за часом цвітіння. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, с.134-138.
- Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2009. Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Aegilops lorenti*, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 6, с.140-144.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2013. Реєстрація зразків-стандартів алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 13, с.65-69.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Різноманітність за локусами запасних білків популяцій *Aegilops biuncialis* Vis. західного узбережжя Криму *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.156-160.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Створення колекції зразків-стандартів алелів локусів запасних білків *Aegilops biuncialis* В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Генетика і селекція: досягнення та проблеми*. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2014 р., с. 51-52.
- Созінова, О.І., Козуб, Н.О. та Пірко, Н.М., 2014. Аналіз різноманітності запасних білків *Dasypyrum villosum* В: *Збагачення генетичного різноманіття рослин*. Тези Міжнародної наукової наради, Харків, 8-9 жовтня 2014 р, с.128-129.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Колекція зразків-стандартів алелів запасних білків для збереження та контролю різноманіття генетичних ресурсів дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. *Екологічна безпека та збалансоване*

- природокористування в агропромисловому виробництві*. Матеріали Міжнародної науко-практичної конференції, Київ, 1–3 липня 2015р., с.88-91.
- Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Характеристика генетичної колекції дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта*. Матеріали міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2016 р., с.123-125.
- Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Частота перехресного запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. Матеріали VI міжнародної наукової конференції Умань: Видавець «Сочінський», 2017, с.101-105.

РОЗДІЛ 7

УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕННЯ

Дана робота побудована за наступною схемою. Робота починається з опису досліджень різноманітності на рівні варіантів кластерів генів (алелів) запасних білків *T. aestivum* (розділ 3) та ролі окремих чинників у збільшенні цієї різноманітності – мутацій, рекомбінації, інтрогресії, вивчення ефектів окремих алелів у геномі пшениці, зокрема інтрогресій житнього плеча 1RS (промаркованих секаліновими алелями), які можна розглядати як «суперген» через відсутність рекомбінації з гомеологічними «пшеничними» плечима (розділ 4). У наступному розділі, по суті, розглянуто адаптивне значення різних алелів запасних білків, яке проявляється в різних частотах алелів та їх поєднань у вибірках зразків культивованих видів пшениці та штучного виду тритикале (розділ 5), що є результатом формування генетичної структури в результаті природного і штучного доборів. Оскільки досліджені культивовані види мають спільні геноми ВВАА, принциповим питанням був пошук спільних алелів локусів запасних білків хромосом 1А та 1В. Аналогічно, для дикорослих видів триби Triticeae – перехреснозапильного диплоїдного виду *D. villosum* (VV) та самозапильного тетраплоїдного виду *Ae. biuncialis* (UUMM), дослідження розпочато з ідентифікації алелів проламінових локусів, аналізу різноманітності алельних варіантів цих кластерів генів. Потім ці результати використано для дослідження генетичної різноманітності природних популяцій, що дало змогу визначити переважні алелі та поєднання алелів, що сформувались у результаті популяційних процесів (мутацій, драйву, природного добору та міграції) (розділ 6). *Ae. biuncialis* та *D. villosum* не мають спільних геномів з *T. aestivum*, проте розглядаються важливим джерелом інтрогресій для розширення генофонду *T. aestivum*, зокрема, генів харчової цінності зерна (De Pace et al., 2001; Tan et al., 2009; Vaccino et al., 2010; Zhao et al., 2010; Zhou et al., 2014, 2016; Farkas et al., 2014; Rakszegi et al., 2017). Для збереження різноманітності кримських популяцій *Ae. biuncialis*, з використанням алелів проламінових локусів як генетичних маркерів створено і зареєстровано в НЦГРРУ

генетичну колекцію *Ae. biuncialis* (розділ 6). Потенціал цієї колекції продемонстровано створенням інтрогресивних ліній *T. aestivum* з експресією локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis*, що має позитивний ефект на показник хлібопекарної якості (SDS-седиментація) (розділ 3). Отже, всі частини роботи є взаємопов'язаними і слугують досягненню сформульованої мети роботи – характеристики різноманітності алелів локусів запасних білків колекцій *T. aestivum* та її культивованих і дикорослих родичів, дослідження ефектів присутності певних алелів та ролі рекомбінації, мутацій і інтрогресій у збільшенні їхньої різноманітності. З практичної точки зору важливим результатом роботи є ідентифікація нових алелів, їх отримання в результаті індукованих мутацій, інтрогресії, та маркерного добору носіїв спонтанних мутацій та рекомбінантів та їх збереження у вигляді ліній *T. aestivum*. Такі лінії є цінним матеріалом як для практичної селекції, так і як матеріал для подальших генетичних досліджень.

При аналізі колекцій сортів та гібридного матеріалу *T. aestivum* ідентифіковано низку нових проламінових алелів (розділ 3). Ідентифіковані нові алелі можна було б за походженням, відповідно до чинників мінливості, розділити на три групи – рекомбінантні, мутантні та інтрогресивні, але такий поділ буде спрощеним, оскільки, серед описаних алелів є також рекомбінантно-інтрогресивні (результат рекомбінації між алелями (кластерами генів) проламінових локусів різних видів) та мутантно-інтрогресивні (мутації в секалінових генах у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS типу Кавказ – найбільш поширеної інтрогресії серед комерційних сортів *T. aestivum* (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2016)). Ідентифіковані мутантні алелі, в свою чергу, можна класифікувати на алелі, що є результатом спонтанних мутацій, та такі, що індуковані мутагенезом.

Загалом, при аналізі колекцій сортів ідентифіковано такі нові алелі *T. aestivum*, що виникли в результаті спонтанних мутацій або рекомбінації: *Gli-B1fg** (продукт внутрішньолокусної рекомбінації алелів *Gli-B1f* та *Gli-B1b*) у сортів Гном, Престижна та інш.; алель *Gli-A1ag*, що є комбінацією алелів *Gli-A1x* (блок GLD1A9) та *Gli-A6b* (міг виникнути в результаті рекомбінації *Gli-A1x* та *Gli-A1f*) у сортів Естет і Господиня Миронівська; алель *Gli-B1b1** у біотипу сорту Одеська 267 –

мутація в кластері генів в складі алеля *Gli-B1b*, що приводить до більшої рухливості мінорного ω -гліади́на при електрофорезі в кислому середовищі; нуль-алель за локусом *Gli-D1* у біотипу сорту Славен; алель *Gli-B1x* у сорту Миронівська 62 і біотипу сорту Миронівська сторічна, цей алель також ідентифіковано у низки зразків *T. dicocum* (у *T. aestivum* він міг бути вторинним – інтрогресованим від *T. dicocum*, як буде розглянуто нижче); алель *Gli-A3e*, що кодує два омега-гліадини, у сорту Миронівська сторічна та низки ярих сортів, а також у деяких зразків *T. dicocum*; алель *Gli-B1bLast* у сорту Ластівка одеська, що має рекомбінантно-інтрогресивне походження і містить гени від алеля *Gli-B1b* та, найбільш ймовірно, від *Ae. variabilis*. Серед них, алелі *Gli-B1x*, *Gli-A3e*, *Gli-B1bLast* ідентифіковано гібридологічним аналізом. У гібридному матеріалі *T. aestivum* ідентифіковано два рекомбінантні алелі локусу *Gli-D1* з участю генів *T. aestivum* і *Ae. cylindrica*; алель *Glu-B1er* (20x+8y), що є продуктом рекомбінації між алелями *Glu-B1al* та *Glu-B1e*; спонтанні мутанти з нуль-алелями за *Gli-B1* та *Gli-D1*; спонтанну мутацію алеля *Gli-B1l* (фактично, локусу *Sec-1* (*Gli-R1*)), пов'язану з підсиленням синтезом секалінового компонента (мутантно-інтрогресивний алель); нуль-алель за локусом *Sec-1* (*Gli-R1*) у складі пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS; спонтанну мутацію алеля *Gli-B1b* з відсутністю синтезу γ -гліади́на і мінорного ω -гліади́на.

Було досліджено частоту виникнення мутацій в проламінових локусах при гамма-опроміненні сухих зерен *T. aestivum*. Для цього вибрано дозу 200 Гр, оскільки відомо, що ця доза є оптимальною для обробки сухого насіння озимої м'якої пшениці за максимальною загальною частотою видимих мутацій у поколіннях M_1 – M_3 (Моргун и Логвиненко, 1995). Частота мутацій гліадинових локусів, індукованих гамма-опроміненням сухих зерен F_1 (M_1) від схрещування майже ізогенних ліній озимої м'якої пшениці за гліадиновими локусами D4 × V3 на основі сорту Безоста 1 дозою 200 Гр, становила 7,4%, водночас у контрольному варіанті частота спонтанних мутацій була 0,5%. У результаті маркерного добору цього матеріалу створено лінії з такими індукованими мутаціями: мутація алеля *Gli-B1b* з відсутністю синтезу мажорного ω -гліади́на; мутація алеля *Gli-B1l*

(секалінового алеля *Sec-1 (Gli-R1)*), пов'язана з зміною рухливості секалінового компонента при електрофорезі в кислому середовищі (підтверджена тестом на алелізм – схрещуванням з лінією з алелем *Gli-B11* «дикого типу»); нуль-алель за *Gli-A2*. Останню мутацію ідентифіковано у біотипу вищезгаданої лінії зі зміненою рухливістю одного компонента ω -секаліна, кодованого локусом *Gli-R1* у складі транслокації 1BL.1RS.

Отже, у результаті дослідження виявлено, що частота видимих мутацій за гліадиновими локусами при гамма-опроміненні сухих зерен пшениці м'якої у дозі 200 Гр зростає на порядок порівняно з контрольним варіантом (0,5%). Така частота спонтанних мутацій за гліадиновими локусами узгоджується з даними Чернакова і Метаковського (Чернаков и Метаковский, 1993), де основним типом мутацій була втрата компонентів, кодованих генами цих локусів, також зустрічались мутації, пов'язані з втратою синтезу окремих компонентів, зміною інтенсивності синтезу окремих білків. Найбільш частою індукованою мутацією (60%), виявленою у нашому дослідженні, була відсутність цілого блоку гліадинових компонентів, що, найбільш ймовірно, викликано делецією відповідного локусу. Відомо, що іонізуюче опромінення викликає зміни ДНК, переважно через взаємодію радикалів, які виникають при радіолізі води в клітинах (Гродзинский, 1989; Britt, 1996), що призводить до одноланцюгових та дволанцюгових розривів. Розриви ланцюга ДНК також можуть виникати через пряму взаємодію іонізуючої радіації з ДНК. При цьому найбільш небезпечними для клітини є дволанцюгові розриви. Їх репарація може відбуватися шляхом гомологічної рекомбінації або шляхом негомологічного з'єднання кінців (так звана незаконна рекомбінація), коли один розірваний кінець ДНК неспецифічно з'єднується з іншим (Puchta, 2005). При дослідженні *Arabidopsis thaliana* було показано, що основним видом мутацій, що виникають при гамма-опроміненні, є делеції фрагментів ДНК різного розміру (Naito et al., 2005). Однак, не виключається, що точкові мутації можуть виникнути в результаті окислювального пошкодження основ (Britt, 1996).

Серед індукованих мутацій, крім нуль-алелів, нами виявлено мутації, пов'язані з відсутністю певних гліадинових компонентів, зі зниженням

інтенсивності синтезу γ -гліадину, зміною електрофоретичної рухливості секаліна. Остання мутація могла виникнути у результаті делеції, або ж через нуклеотидну заміну в секаліновому гені, що привела до зміни заряду білкової молекули.

Як згадувалось вище, нами також виявлено спонтанну мутацію в алелі *Gli-B1b*, що також привела до зміни електрофоретичної рухливості омега-гліадину (*Gli-B1b1**). Серед спонтанних мутацій також найбільш частим типом були нуль-алелі. Подібні мутації за гліадиновими локусами (виникнення нуль-алелів) у твердої і м'якої пшениці виявлено іншими дослідниками (Lafiandra et al., 1987; Metakovsky, and Branlard, 1998; Waga et al., 2013; Waga and Skoczowski, 2014). Висока частота спонтанних мутацій у локусах запасних білків, ймовірно, визначається їхніми особливостями – кластерною організацією, та будовою самих запасних білків, які мають повторюваний домен – тандемні повтори коротких поліпептидних мотивів (Shewry, 2019).

Особливий інтерес становить спонтанна мутація, що проявилась у майже 5-кратному підсиленні синтезу омега-секалінового компоненту, ймовірно, через зміни в регуляторній ділянці гена, що могли викликати дерепресію транскрипції (пункт 3.8.2). Цікаво, що китайські вчені (Zhou et al., 2013) дослідили цей (непідсилений – «дикого типу») омега-секалін у носіїв транслокації 1BL.1RS типу Кавказ зворотньофазовою рідинною хроматографією, поєднаною з тандемною мас-спектрометрією, і виявили подібність пептида RRPLFQLVQGQGIIQPQQPAQLEVIRS до гліадину *T. aestivum*. Подальше дослідження такого мутанта дозволить уточнити особливості генетичного контролю секалінів у жита. Виявилось, що обидві мутації за локусом *Gli-R1* (мутація, що привела до зміни рухливості компонента та мутація з підсиленням синтезу секаліна) привели до зниження твердозерності (пункт 3.8.3).

Хоча пшениця є важливим продуктом харчування і джерелом білку (Shewry and Hey, 2015), запасні білки пшениці можуть викликати у чутливих людей такі небезпечні хвороби як целіакію (автоімунна ентеропатія) (Gujral et al., 2012) та алергію, у тому числі анафілактичний шок (Scherf et al., 2015). Наприклад омега-5-гліадини, кодовані локусом *Gli-B1*, є основними алергенами, що викликають

анафілактичний шок у чутливих людей, коли вживання продуктів з пшениці, супроводжується фізичними навантаженнями (WDEIA, wheat-dependent exercise-induced anaphylaxis) (Scherf et al., 2015; Le et al., 2016; Kennard et al., 2018). Також показано, що алергію можуть викликати і білки, кодовані гліадиновими генами хромосоми 1D (Altenbach et al., 2018). Одним з підходів, який дає змогу уникнути розвитку таких захворювань без відмови від вживання продуктів з пшениці є створення сортів пшениці зі зниженою алергенністю – без синтезу певних омега-гліадинів (Waga et al., 2013; Lee et al., 2018; Yamada et al., 2019). У цьому сенсі практичну цінність мають лінії з нуль-алелями за локусом *Gli-B1* або *Gli-D1*, відібрані маркерним доббором спонтанних мутантів серед рослин F₂ озимої м'якої пшениці від схрещування Одеська червоноколоса × Б-16 (пункт 3.8.4), а також відібраний маркерним доббором біотип сорту Славен з нуль-алелем локусу *Gli-D1*. Важливо, що у випадку ліній з нуль-алелями, створених на основі комбінації схрещування Одеська червоноколоса × Б-16, вони несуть алель *Glu-B1a1*, пов'язаний з високою силою тіста (Wrigley et al., 2009), який може компенсувати втрату низькомолекулярних субодиниць глютенінів при делеції відповідних локусів *Gli-1/Glu-3*. Про наявність достатньо великої делеції у випадку лінії з нуль-алелем за *Gli-B1* свідчить її світлий колір колосу, що вказує на відсутність гена червоного кольору колоса *Rg-B1b*, зчепленого з алелем *Gli-B1c* від сорту Одеська червоноколоса.

Окрему групу складають нові алелі мутантного і рекомбінантного походження на основі алеля *Gli-B1b*, що є одним з найпоширеніших алелів у світовій колекції сортів *T. aestivum* (Metakovsky et al., 2018a) і, зокрема, серед українських сортів (Kozub et al., 2017). Цей алель кодує два омега-гліадини (один з більшою інтенсивністю – мажорний омега-гліадин, позначений тут $\omega b1$, інший – з низькою інтенсивністю, мінорний $\omega b2$) та гамма-гліадин (γb) (рис. 3.26). Це, в першу чергу, індукована мутація $\omega b2\gamma$ алеля *Gli-B1b*, що приводить до відсутності синтезу найменш рухливого інтенсивного ω -гліадину ($\omega b1$) (найбільш ймовірно, делеція відповідного гена), та візуально «комплементарна» спонтанна мутація $\omega b1$ алеля

Gli-B1b з відсутністю синтезу γ -гліадину і мінорного ω -гліадину $\omega b2$ (делеція двох гліадинових генів). Схему електрофоретичного спектру продуктів експресії алеля *Gli-B1b* та мутантів за цим алелем при електрофорезі в кислому середовищі наведено на рис. 7.1, А.

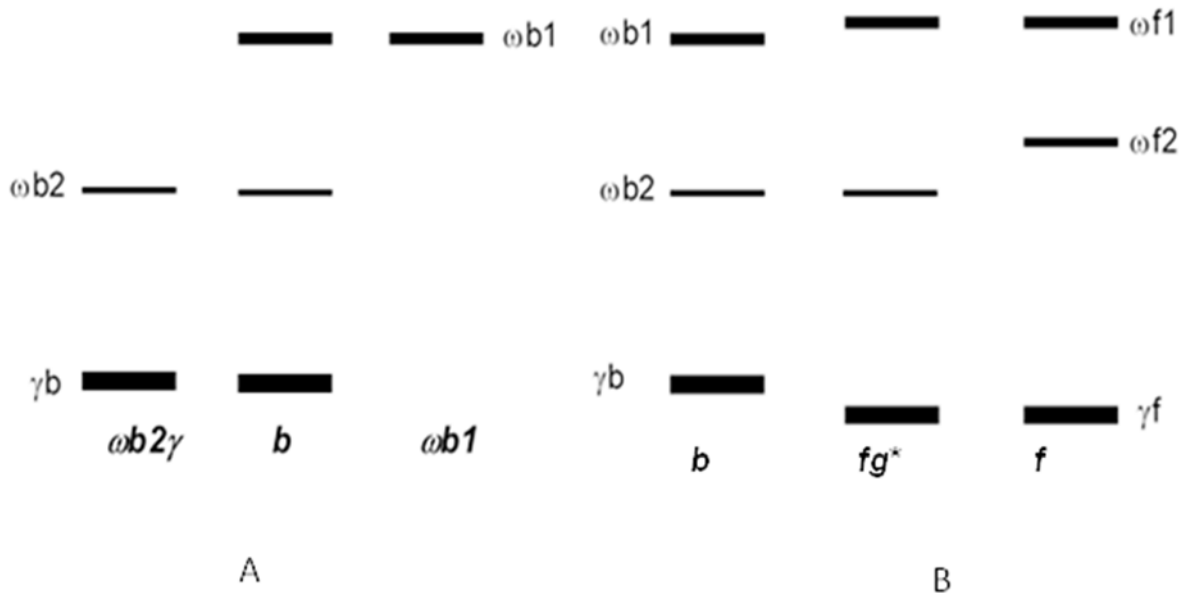


Рис. 7.1 Схema електрофоретичного спектру гліадинів, кодованих алелем *Gli-B1b*, та відповідними мутантними алелями (А); алелями *Gli-B1b*, *Gli-B1f*, та рекомбінантним алелем *Gli-B1fg** (В).

До групи алелів, споріднених з *Gli-B1b*, відноситься також алель *Gli-B1fg**, що є продуктом внутрішньолокусної рекомбінації між генами, що входять в склад алелів (кластерів генів) *Gli-B1b* та *Gli-B1f* (підрозділ 3.1, рис. 3.1). Схему електрофоретичного спектру продуктів експресії алеля *Gli-B1fg*Gli-B1b* та *Gli-B1b* і *Gli-B1f* при електрофорезі в кислому середовищі показано на рис. 7.1, В. У цьому випадку відбулась рекомбінація між геном, що кодує гліадин $\omega b2$, та групою генів, що кодують ω -гліадин $\omega b1$ та γ -гліадин γb .

Спорідненим з *Gli-B1b* є також мутантний алель *Gli-B1b1** у біотипу сорту Одеська 267 (рис. 3.2), що має мутацію в гені, що кодує омега-гліадин $\omega b2$. Схему спектру гліадинів, кодованих цим мутантним алелем наведено на рис. 7.2.

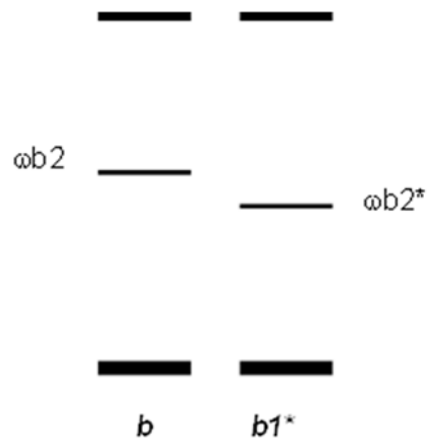


Рис. 7.2 Схема електрофоретичного спектру гліадинів, кодованих алелем *Gli-B1b* (*b*) та мутантним алелем *Gli-B1b1** (*b1*).

Ідентифікація цих чотирьох нових алелів на основі *Gli-B1b* приводить до наступних припущень щодо розміщення генів, які кодують гліадини $\omega b1$, $\omega b2$, γb . По перше, наявність мутації *Gli-B1b1** свідчить про те, що $\omega b2$ є продуктом окремого гена, а не продуктом посттрансляційної модифікації $\omega b1$ або γb . Про те, що деякі омега-гліадини на електрофоретичному спектрі є продуктами посттрансляційного розщеплення апарегініл ендопротеазою, показано в дослідженнях DuPont et al. (2004). Одночасне зникнення γ -гліадин і мінорного ω -гліадин $\omega b2$ у спонтанного мутанта *ωb1* свідчить про одночасну делецію двох відповідних гліадинових генів *ωb2* та *γb* та про їх сусіднє розміщення. Про сусіднє розміщення генів *ωb1* та *γb* свідчить рекомбінація цієї пари генів та гена *ωb1* з формуванням алеля *Gli-B1fg**. Тому найбільш ймовірним є наступне розміщення генів, що кодують відповідні гліадини в кластері генів *Gli-B1b* (рис. 7.3): ген, що кодує гамма-гліадин, розміщується між генами мажорного і мінорного омега-гліадинів.

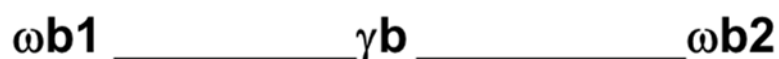


Рис. 7.3 Схема розміщення генів в складі алеля (кластера генів) *Gli-B1b*

Крім того, логічно припустити, що гени, які кодують $\omega b2$ та $\omega f2$ (рис. 7.1, В) в складі кластерів генів (алелів) *Gli-B1b* та *Gli-B1f* є алельними (у первісному значенні алельності саме генів, а не кластерів генів); алельними також мають бути відповідні гени у складі кластерів, що відповідають алелям *Gli-B1b* та споріднених з алелем *Gli-B1f* алелів *Gli-B1e* та *Gli-B1g*.

Виявлення внутрішньолокусної рекомбінації в *Gli-D1* також дало змогу визначити відносне розміщення груп генів в локусі для певних кластерів генів (алелів). Більше того, аналіз розміщення гена кольору колоса дозволив визначити відносне розміщення цих груп генів і відносно центромери для алеля *Gli-D1cl* від *Ae. cylindrica*: *Rg-D1c* – гени, що кодують омега-гліадини cl_1-cl_3 – гени, що кодують омега-гліадини cl_4 та cl_5 – центромера (*Rg-D1c* – *Gli-D1cl_{1-3}* – *Gli-D1cl_{4,5}* – центромера) (підрозділи 3.3, 3.4). Схему розміщення цих груп генів на короткому плечі хромосоми 1D показано на рис. 7.4.

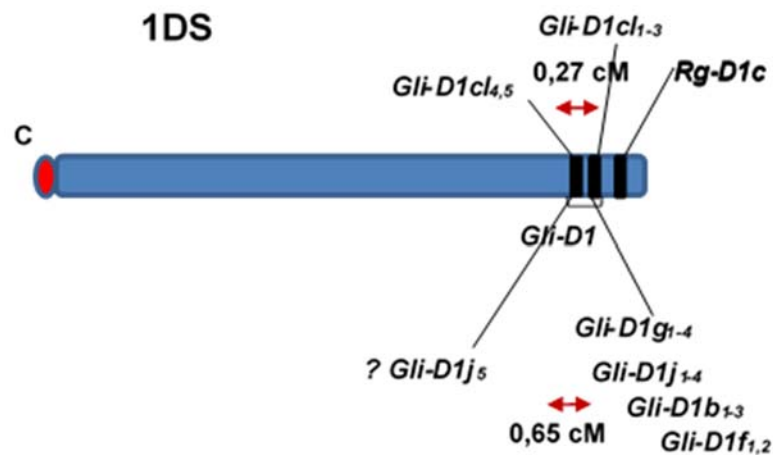


Рис. 7.4 Схема відносного розміщення генів, що кодують омега-гліадини локусу *Gli-D1* для алелів, у яких виявлено внутрішньолокусну рекомбінацію: алеля *Gli-D1cl* від *Ae. cylindrica*, алелів *T. aestivum* *Gli-D1g*, *Gli-D1j*, *Gli-D1b*, *Gli-D1f* та гена забарвлення колоскових лусок *Rg-D1c* на плечі 1DS (C – центромера, цифри біля назви алеля відповідають омега-гліадинам, кодованим відповідними групами генів)

Подаючи такий варіант розміщення груп генів відносно центромери ми орієнтувались на інформацію про дистальне розміщення генів *Rg-1* відносно локусів *Gli-1* (Payne et al., 1986; Jones et al., 1990; Blanco et al., 1998; Khlestkina et

al., 2009; McIntosh et al., 2013) на відстані до 4 сМ. Однак, варто зазначити, що на сучасних консенсусних картах, наприклад в карті, наведеній Quraishi et al. (2017), консенсусній карті Wheat_Consensus_2018, наведеній в додатку 1 роботи Soriano and Alvaro (2019), локуси *Rg-1* розміщуються проксимальніше *Gli-1* та *Glu-3* без наведення підстав для зміни відносного положення гена кольору колоса.

З врахуванням виявлення і оцінки частоти внутрішньолокусної рекомбінації з участю алелів *Gli-D1j*, *Gli-D1b*, *Gli-D1f* (підрозділ 3.2), гени, що кодують гліадини *cl₁₋₃* *Ae. cylindrica* – *Gli-D1cl₁₋₃*, є алельними генам омега-гліадинів інших алелів: *Gli-D1g₁₋₄*, *Gli-D1j₁₋₄*, *Gli-D1b₁₋₃*, *Gli-D1f_{1,2}* (гени, що кодують відповідні гліадинові компоненти). З великою ймовірністю, ген, що кодує компонент *j₅* (*Gli-D1j₅*) є алельним генам *Gli-D1cl_{4,5}* алеля *Gli-D1* від *Ae. cylindrica*. Групи алельних генів омега-гліадинів від різних алелів показані на рис. 7.4.

Серед інтрогрованих алелів запасних білків у *T. aestivum* особливе місце займає алель *Gli-B11* за позначенням Metakovsky (1991), який внесено в каталоги гліадинових алелів (спершу як блок Gld 1B3 (Созинов, 1985). Цей алель є фактично секаліновим алелем і знаходиться на плечі 1RS в складі транслокації 1BL.1RS. Як уже згадувалось, все плече 1RS в складі 1BL.1RS може розглядатись як «суперген» через відсутність рекомбінації з короткими плечима гомеологічних хромосом пшениці. Важливість широко поширеної транслокації 1BL.1RS від жита Petkus типу Кавказ визначається, в першу, чергу, наявністю генів стійкості проти збудників хвороб, зокрема гена стійкості до стеблової іржі *Sr31*, що був на протязі багатьох років ефективним до всіх рас стеблової іржі до появи нової раси в 1999 році в Уганді (UG99), (Pretorius, 2000) Одним з небагатьох ефективних генів стійкості до біотипів раси стеблової іржі UG99 виявився ген *Sr1RS^{Amigo}*, що знаходиться на транслокації 1AL.1RS від жита Insave типу Аміго (Singh et al., 2015). Тому ідентифікація українських сортів з пшениці з цією транслокацією серед сортів української селекції була надзвичайно важливою з практичної точки зору (пункт 3.9.1) – про це було повідомлено вперше в 2005 р. (Козуб та інш., 2005).

Найбільш несподіваним та важливим науковим результатом виявилась ідентифікація за допомогою гібридологічного аналізу нового секалінового локусу

Sec-N на житньому плечі 1RS дистально від доти відомого *Sec-1 (Gli-R1)* на відстані 10-20 сМ (Kozub et al., 2014b) (підрозділ 3.10). З використанням пшенично-житніх рекомбінантних ліній, створених за допомогою *ph1b* мутації, Rogowsky et al. (1991) та Lukashewski (2000) показали, що локус *Sec-1 (Gli-R1)* жита не є гомеологічним локусам *Gli-1* пшениці, в яких знаходяться гени, що кодують ω- та γ-гліадини. Lukashewski (2000) зробив припущення, що *Sec-1* може бути гомеологічним мінорному локусу *Gli-B3*. Було показано, що локуси *Gli-1* пшениці розміщені на хромосомах 1 гомеологічної групи більш дистально – на відстані 13-15 сМ, порівняно з розміщенням *Sec-1* на хромосомі 1R (Lukashewski, 2000, Sharma et al., 2009). Розміщення секалінових локусів *Gli-R1 (Sec-1)* і *Sec-N* на плечі 1RS відносно центромери, визначене у нашому дослідженні (26,6 та 47,7 сМ, відповідно) (рис. 3.37) є подібним до відносного розміщення локусів *Gli-3* та *Gli-1* на коротких плечах гомеологічних хромосом 1A і 1B пшениці. Було зроблено висновок, що ідентифікований у нашому дослідженні новий секаліновий локус *Sec-N* має бути гомеологічним локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* м'якої пшениці (Kozub et al., 2014b). Лише в 2020 р. в роботі Ru et al. (2020) за допомогою секвенування плеча 1RS у лінії Aikang58 з транслокацією як у сорту Кавказ було виявлено два кластери генів (омега-секлінових і гамма-секалінових генів), розміщених через 9 000 т.п.н., тобто виявлено два окремі секалінові локуси, розміщені на відстані не менше 10 сМ. Тому ідентифікований нами локус *Sec-N* (Kozub et al., 2014b) може збігатись, або бути зчепленим з локусом, де знаходиться кластер гамма-гліадинів. Виявлено поліморфізм за локусом *Sec-N*: ідентифіковано алель *Sec-Nx* у носіїв 1RS від жита Воронежське СГІ, *Sec-Na* у носіїв 1RS від жита Insave як у сорту Amigo (пункт 3.11.3), алель *Sec-Nv* – у сорту Вишиванка (пункт 3.11.4). Новий секаліновий локус *Sec-N* було використано в подальших дослідженнях як маркерний при аналізі матеріалу пшениці з інтрогресіями з участю плеча 1RS та створенні ліній з рекомбінантними плечима 1RS.

За допомогою секалінових локусів *Sec-1* та *Sec-N* було ідентифіковано нові варіанти пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS серед сортів та створено транслокації з рекомбінантними плечима 1RS: ідентифіковано

транслокацію 1BL.1RS з секаліновими алелями локусів *Sec-1* та *Sec-N* типу Amigo у сорту MV Táltos, нову транслокацію 1BL.1RS у сорту Вишиванка, маркерним добором створено лінію CWX з 1BL.1RS з секаліновими алелями від жита Воронезьке СГП. Створення і аналіз популяції F₆ рекомбінантно-інбредних ліній пшениці від схрещування між носіями 1RS від жита Petkus та Insave в складі 1BL.1RS і 1AL.1RS (Б-16 × 7086 AR) дозволили встановити, що плечі 1RS в складі різних транслокацій на плечах 1AL і 1BL рекомбінують з частотою від 7% (за маркером *Sec-1*) до 12% (за *Sec-N*). З використанням алелів проламінових локусів ідентифіковано лінії з рекомбінантними плечима 1RS у складі транслокацій. Узагальнення літературних даних щодо картування генів стійкості проти хвороб і шкідників на 1RS (Singh et al., 1990; Lukashewski, 2000; Hsam et al., 2000; Mater et al., 2004; Mago et al., 2002, 2005; Sharma et al., 2009; Liu et al., 2014) відносно секалінового локусу *Sec-1* (*Gli-R1*) дозволило зробити припущення, що секалінові локуси *Sec-1* (*Gli-R1*) і *Sec-N* фланкують ділянку, де знаходяться гени стійкості проти різних збудників іржі, борошнистої роси та ген стійкості проти кліща *Stm3* (рис. 3.45) та запропонувати *Gli-R1* і *Sec-N* для первинного скринінгу матеріалу з рекомбінантними плечима 1RS з новими комбінаціями генів стійкості проти хвороб і шкідників. Досі невідомо, чи гени стійкості проти збудника стеблової іржі на транслокаціях 1BL.1RS типу Кавказ і 1AL.1RS типу Amigo є алельними (Mago et al., 2015). У випадку їх неалельності, існує потенційна можливість поєднання генів *Sr31* і *Sr1RS^{Amigo}* в одній транслокації для забезпечення стійкості до практично всіх рас стеблової іржі. Варто відзначити, що створення рекомбінантних та нових транслокацій за участю 1RS є надзвичайно популярним напрямком досліджень (Ren et al., 2009, 2012, 2016, 2017, 2018; Yang et al., 2014; Lu et al., 2014; Qi et al., 2016; Li et al., 2016; Szakács et al., 2020).

Незважаючи на велику кількість досліджень, ефекти присутності «класичних» транслокацій 1BL.1RS типу Кавказ і 1AL.1RS типу Amigo в геномі пшениці залишаються недостатньо вивченими, що можна бачити з огляду (підрозділ 1.7). Пшенично-житні транслокації зустрічаються у майже 50% озимих сортів *T. aestivum* зони Лісостепу (табл. 4.3). Тому окремий розділ даної роботи (розділ 4)

присвячено дослідженню ефектів присутності 1RS у *T. aestivum*, з використанням проламінових локусів як генетичних маркерів.

Аналіз алелів проламінових локусів у популяціях рослин F₂ від реципрокного схрещування Б16 × Одеська червоноколоса дав змогу виявити, що показники перезапилення збільшуються зі збільшенням дози житнього плеча 1RS у складі 1BL.1RS в геномі *T. aestivum* при сприятливих для цього погодних умовах під час цвітіння (підрозділ 4.2). Оскільки ми досліджували перезапилення на окремих рослинах, нами було запропоновано два нові показники перезапилення: частка рослин, на яких відбулося перезапилення (OCplant) – відсоток рослин, на яких виявлено перезапилення від загальної кількості проаналізованих рослин, та інтенсивність перезапилення (OCI) – як відсоток зернівок з перезапиленням від загальної кількості зернівок, проаналізованих з рослини, у якої виявлено факт перезапилення. Зокрема, у сприятливий для перезапилення рік, інтенсивність перезапилення становила 21% у генотипів без транслокації, 24% у гетерозигот за 1BL.1RS та 31% у гомозигот за 1BL.1RS. Сприятливими умовами для перезапилення виявилась посуха при помірній температурі повітря під час цвітіння, яка, є с основною умовою для прояву впливу іншого чинника – генотипу (присутності транслокації 1BL.1RS у певній дозі) на частоту перезапилення.

Для моделювання несприятливих умов довкілля ми використали гамма-опромінення сухих зерен. За допомогою аналізу генотипів за проламіновими локусами з врахуванням дози гена виявилось, що гамма-опромінення сухих зерен F₁ *T. aestivum*, гетерозиготних за присутністю 1BL.1RS, дозою 200 Гр приводило до відносного підвищення частоти пилкових зерен з транслокацією 1BL.1RS, які взяли участь у формуванні зернівок F₂, порівняно з контролем. Це явище може пояснюватись або відносним зниженням частоти утворення пилкових зерен без транслокації або ж підвищенням рівня виживання або конкурентоздатності пилкових зерен з 1BL.1RS. Відомо, що серед радіобіологічних ефектів, що проявляються на організменному рівні у рослин, найбільш помітними є зміни у виживанні та величині ознак продуктивності порівняно з контролем (Гродзинский, 1989; Моргун и Логвиненко, 1995). Аналіз ознак продуктивності у рослин F₂,

вирощених з опромінених та контрольних зерен показав, що у варіанті з гамма-опроміненням у дозі 200 Гр (або відповідній дозі за рівнем зниження виживання – 20–30%) зерен F_2 найменше знижує ознаки продуктивності відносно свого значення у контролі гомозигота за 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації, водночас, не виявлено відмінностей за рівнем виживання в популяції рослин F_2 в залежності від присутності 1BL.1RS. Ці результати дозволяють зробити припущення про меншу чутливість генотипів пшениці м'якої з присутністю 1BL.1RS до стресових факторів (опромінення сухого насіння гамма-променями у високих дозах, яке було використане як абіотичний фактор, що призводить до пригнічення показників фізіологічного стану рослин), порівняно з генотипами без цієї інтрогресії.

Відомо, що транслокація 1BL.1RS типу Кавказ передається зі зниженою частотою через гамети у гібридів за її присутністю (Rayburn and Mornhinweg, 1988). За допомогою аналізу п'яти комбінацій схрещування, нами показано що, для транслокації 1AL.1RS типу Amigo, не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот *T. aestivum* за її присутністю, на відміну від 1BL.1RS типу Кавказ. Ці результати дослідження не узгоджуються з опублікованими Rubio et al. (1999) даними про знижену частоту передачі транслокації 1AL.1RS типу Amigo через гамети. Більша частка сортів з 1AL.1RS типу Amigo серед сортів *T. aestivum* зони Правобережного Лісостепу ніж Степу може пояснюватись і реалізацією потенціалу присутності цієї транслокації в умовах достатньої кількості вологи, на що вказує позитивний ефект присутності 1AL.1RS на ознаки продуктивності рослин F_2 від схрещування Колумбія × Панна, вирощених в умовах Київ. обл. та відсутність істотних відмінностей при вирощуванні в умовах м. Одеси (СГІ).

При підборі комбінацій схрещування для створення РІЛ від схрещування генотипів з двома різними транслокаціями нами було виявлено, що одночасна присутність двох транслокацій 1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ у гібридів в геномі *T. aestivum* приводить до зниження озерненості, причому сорт Миронівська 67 несе фактори, які підсилюють зниження озерненості у гібридів з

двома різними транслокаціями. Очевидно, кон'югація пліч 1RS в складі транслокацій 1AL.1RS і 1BL.1RS є основною причиною зниження озерненості через формування незбалансованих гамет та аномалії мейозу.

Відомим ефектом 1BL.1RS типу Кавказ у геномі *T. aestivum* є негативний вплив на хлібопекарну якість. Аналіз створених маркерним добром озимих ліній *T. aestivum*, у яких 1BL.1RS зчеплена (10% рекомбінації) з алелем надвисокої якості *Glu-B1a1*, на основі схрещування Одеська червоноколоса × Б-16, показав, що показник SDS-седиментації таких ліній достатньо високий – на рівні сорту Безоста 1, при наявності аналогічних алелів за локусом *Glu-D1*. Тому такі лінії можна використовувати в практичній селекції з використанням переваг 1BL.1RS без зниження хлібопекарної якості.

Дослідження колекцій сортів пшениці, створених у певних країнах або селекційних установах, дозволяє визначити генетичну структуру цих популяцій – алельний склад і частоти алелів. Зокрема, частоти алелів відображають адаптивне значення певних хромосомних ділянок. Так, дослідження українських сортів *T. aestivum* показало, що серед переважних алелів за проламіновими локусами – всі алелі, притаманні сорту Безоста 1 (пункт 5.1.1), хоча групи сортів різних селекційних установ мають свої особливості що підтвердило результати попередніх досліджень та раніше сформульовані концепції (Sozinov et al., 1999; Собко и Созинов, 1999; Sozinov, 2001; Благодарова та інш., 2004). У групах українських сортів виявлено статистично істотні асоціації алелів локусів запасних білків *Gli-B1*, *Gli-A3*, *Gli-D1* та ДНК-маркерів генів стійкості проти збудників хвороб (гена *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* стійкості проти низки біотрофних фітопатогенів, гена *TDF_076_2D* помірної стійкості проти збудників фузаріозу колоса, гена *Tsn1* чутливості до токсинів А грибів-збудників піренофорозу та септоріозу колоса), наприклад, істотну асоціацію присутності алеля *Gli-B11* (транслокації 1BL.1RS) з геном стійкості *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* (алелем стійкості *Lr34 R*), а іншого переважного алеля *Gli-B1b* – з алелем нестійкості *Lr34 S*, алеля *Gli-A3b* з алелем стійкості *TDF-R* гена *TDF_076_2D*, алеля *Gli-D1b* з *TDF-R* (табл. 5.7), що може вказувати на адаптивне значення таких поєднань. За

літературними даними, на хромосомі 1AS картовано два QTL, пов'язані зі стійкістю до фузаріозу, маркером одного з яких є мікросателітний локус *gwm1097* (Kollers et al., 2013). Положення локусу *gwm1097* на карті між центромерою і *Gli-A1* вказує на те, що він розміщений приблизно в тій же ділянці, що й мінорний гліадиновий локус *Gli-A3*. Можливо, *Gli-A3* є зчепленим з цим QTL.

Водночас зі змінами кліматичних умов, може змінюватись і адаптивне значення певних хромосомних ділянок та пов'язаних з ними алелів проламінових локусів, що буде виражатись у поступових змінах частот алелів. При аналізі вибірок сортів МПП і СГП різних періодів створення (до 1996 р., з 1996 по 2010, після 2010 р) спостерігали поступові зміни частот деяких алелів локусів запасних білків, які корелюють з підвищенням температури. Для сортів *T. aestivum* МПП визначено статистично достовірну позитивну кореляцію температури в періоди створення сортів і присутності алелів *Gli-A1x*, *Gli-D1b* та негативну кореляцію з *Gli-A1f*. Для сортів *T. aestivum* СГП виявлено позитивну кореляцію середньорічної температури та присутності алелів *Gli-A1g*, *Gli-A3a*, *Glu-B1a1*, *Gli-D1g*, *Gli-A1w* (найбільш істотна – кореляція з *Gli-A1g* ($\rho = 0,44$, $P < 0,001$)) та негативну кореляцію з присутністю алелів *Gli-A3b*, *Gli-D1b*, *Glu-B1c*, *Gli-A1c*, *Gli-A1o*, з яких найбільш істотна – з *Gli-A3b* (табл. 5.13). Подібні часові зміни частот алелів були описані в літературі при дослідженні груп сортів пшениці з використанням інших типів молекулярно-генетичних маркерів. Roussel et al. (2004) досліджували групи французьких сортів *T. aestivum* (лендраси, групи сортів, створених у періоди 1960–1989 і 1990–2000) і виявили зміни з часом частот алелів мікросателітного локусу *Xgwm642*: зниження частоти алеля 189 з часом і підвищення частоти алеля 203. Дослідження груп західноєвропейських сортів *T. aestivum* (переважно озимих сортів Німеччини, Швеції, Данії), створених в різні періоди (до 1940, у 1940–1960, 1960–1980, 1980–2000, і 2000–2009) також показало часові зміни частот алелів деяких мікросателітних локусів і DArT маркерів (Orabi et al., 2014). Наприклад, частота алеля 148 локусу *GWM344* зростала з часом, а частота алеля 152 цього локусу зменшувалась. Аналогічно, з часом зростала частота алеля 164 локусу *WMS261* і зменшувалась частота алеля 174. Часові зміни виявлено в цьому

дослідженні також за частотами алеля 1 DArT маркерів *wPt-743218* і *wPt-7946*. Причиною таких змін вказано зчеплення цих маркерних локусів агрономічно важливими генами, наприклад, мікросателіт WMS261 є зчепленим з геном карликовості *Rht8* (Orabi et al., 2014).

Мультилокусний аналіз на основі генотипів за локусами запасних білків з використанням програми STRUCTURE сортів *T. aestivum* СГІ при оптимальній кількості кластерів як $K=2$ так і $K=5$ показав зміну популяційної структури з часом: в обох випадках групи сортів 1 і 3 періоду (тобто, створених до 1996 р. і після 2010 р.) відрізнялись за переважним кластером (рис. 5.9, 5.10, табл. 5.10, 5.11). Часові зміни за популяційною структурою гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць описано у літературі при аналізі сортів різних періодів створення та їх попередників на основі аналізу молекулярних маркерів. Аналіз переважно італійських сортів *T. durum*, створених у різні періоди (до 1973, у 1974–1989 та після 1990), з використанням програми STRUCTURE при $K=2$ виявив зміни в популяційній структурі. Так, при аналізі 26 мікросателітних локусів, частка участі в одному з кластерів становила 80% у групі сортів, створених до 1973 р., 60% у групі сортів наступного періоду, та лише 30% для групи сортів, створених після 1990 р. При цьому була істотною кореляція між роком створення і часткою участі в першому кластері (біля 0,40) (Laidò et al., 2013). Аналіз з використанням DArT маркерів показав подібну зміну популяційної структури (Laidò et al., 2013). Зміну генетичної структури з часом виявлено і при аналізі гаплотипів з використанням чіпів на основі нуклеотидних поліморфізмів серед ландрас, традиційних сортів (zareєстровані до 1960 р.) і сучасних сортів (zareєстрованих після 1960 р.) у різних регіонах світу (Valfourier et al., 2019). Наприклад, аналіз зразків пшениці зі східної Європи (у тому числі майже 100 українських зразків) показав переважання гаплотипної групи III серед ландрас і традиційних сортів цього регіону (більше 60%), та її зміну на гаплотипну групу I у групі сучасних сортів (60%); при цьому, гаплотипна група I була повністю відсутня у ландрас та складала лише 5% у групі традиційних сортів. Зміну генетичної структури за гаплотипами цих маркерів виявлено також для сортів інших регіонів Європи. Наприклад, серед сучасних

сортів Північної Європи домінантною стала група X, частка якої була незначною серед ландрас і традиційних сортів цього регіону. Такі зміни можуть бути пояснені особливостями селекційних програм, в першу чергу, підбором вихідного матеріалу для схрещувань.

Аналіз методом головних координат з використанням даних за локусами запасних білків сортів *T. aestivum* МПП показав, що вони чітко розділяються на дві групи – з присутністю пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS і без неї (рис. 5.8). У багатьох роботах з кластеризації сортів на основі множинних молекулярних маркерів також виявлено, що є окремі маркери, на основі поліморфізму яких можна одержати подібний розподіл сортів на групи, як і при використанні сотень або тисяч молекулярних маркерів. При вивченні сортів і ліній з пшениці м'якої Північного Китаю за допомогою аналізу методом головних координат даних за 1674 поліморфними DArT маркерами було отримано розподіл сортів на дві групи, які повністю відповідали розподілу сортів на дві групи – за присутністю і відсутністю транслокації 1BL.1RS (Zhang et al., 2011). Аналіз ліній пшениці м'якої WAMI (wheat association mapping initiative) з CIMMYT за допомогою 347 SNP також виявив присутність транслокації 1BL.1RS як основний фактор розподілу ліній (Lopes et al. 2015). Дослідження сортів пшениці м'якої Південного Заходу Китаю з використанням 30485 інформативних DArTs і SNPs маркерів методом аналізу головних координат показало поділ сортів на дві групи, що повністю відповідали присутності або відсутності транслокації 6VS/6AL від *Dasyphyrum villosum* з генами стійкості до жовтої іржі *Yr26* та борошнистої роси *Pm21* (Chen et al., 2018). Аналіз вибірки європейських сортів пшениці м'якої (сортів Німеччини, Данії, Англії, Швеції, Угорщини) з використанням програми STRUCTURE на основі даних за DArT маркерами розподілив сорти на дві групи, одна з яких включала переважно угорські сорти, а друга – сорти Західної і Північної Європи (Nielsen et al., 2014). Ці ж групи було виділено методом головних компонент на основі даних за 695 поліморфними DArT. Подібний розподіл сортів на дві групи було одержано з використанням лише одного мікросателітного маркера *Xgwm261*, який зчеплений з геном карликовості *Rht8* (Nielsen et al., 2014). Аallelний стан гена

TdHMA3-B1 що визначає вміст кадмію в зерні (кодує транспортер металів) виявився значним фактором диференціації дикорослих і культивованих тетраплоїдних пшениць. Частота функціонального алеля, що визначає низький вміст кадмію в зерні, становила 100% у групі зразків дикорослої полби *T. dicoccoides*, 86,9% у групі доместикованої полби *T. dicocum*, варіювала від 68 до 84% у лендрас твердої пшениці, залежно від походження, та дорівнювала лише 32% у групі сучасних сортів (Массаферрі et al., 2019). Це показує, що при аналізі великої кількості маркерів необхідно виділяти окремі маркери, які самі мають адаптивне значення (наприклад маркери чужинних транслокацій, що успадковуються як «суперген»), або зчеплені з адаптивно-важливими ділянками геному (наприклад, маркери генів короткостебловості). До таких важливих маркерів відносяться і локуси запасних білків, у тому числі секалінові маркери присутності пшенично-житніх транслокацій.

Тому можна припустити, що кластери проламінових генів, частота яких у групах сортів *T. aestivum* СГІ і МПІ істотно зросла за останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими ділянками, зокрема, пов'язаними з реакцією на підвищену температуру, що підтверджується літературними даними з картування молекулярних маркерів та QTL. Наприклад, показано, що на короткому плечі хромосом 1A і 1B на ділянках, що перекриваються з розміщенням гліадинових локусів, знаходяться QTL ознак, пов'язаних з посухостійкістю (вмісту хлорофілу, водний індекс, зниження температури листкового покриву та інш.) (Diab et al., 2008). У дистальній частині коротких пліч хромосом 1 гомеологічної групи, де розміщені локуси *Gli-1*, Xu et al. (2007) локалізували QTL ознак урожайності (урожай зерна, число колосків в колосі тощо). El-Feki et al. (2018) прокартували QTL таких ознак як довжина листка, дні до виколошування, тривалість періоду наливу зерна, маса 200 зерен біля локусу низькомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-B3*, який є тісно зчепленим з гліадиновим локусом *Gli-B1*. Локус високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-B1* визначено як маркер QTL ширини листка, а локуси *Glu-A1* і *Glu-D1* – як маркер QTL довжини колоса (El-Feki et al., 2018). Крім того, QTL локуси, що відповідають за концентрацію

водорозчинних вуглеводів у стеблі, яка пов'язана з ефективністю використання води, було прокартовано на хромосомах 1 гомеологічної групи, зокрема, на хромосомі 1D поруч з локусом *Glu-D1* (Ovenden et al., 2017). Положення на карті молекулярних маркерів вказує на те, що поблизу гліадинових локусів на хромосомах 1A, 1B та 1D знаходяться QTL низки ознак розвитку кореневої системи (Soriano and Alvaro, 2019), визначальних для адаптації пшениці до посухи. Алель *Gli-A1g* є одним з алелів, чия частота істотно збільшилась серед сортів *T. aestivum* зони Степу в останні десятиліття (табл. 5.15). Першим з українських сортів з цим алелем був сорт Одеська червоноколоса, створений з участю мексиканського ярого сорту Lerma Rojo 64. Згідно з даними Поперелі та Благодарової (1998), вони ідентифікували алель *Gli-A1g* (блок гліадинів GLD 1A10) у майже половини проаналізованого ними колекційного матеріалу з Мексики (CIMMIT). Більше того, за даними Metakovsky et al. (2018a), цей алель є переважним серед сучасних сортів Австралії, які базуються на мексиканській гермплазмі (Joukhadar et al., 2017). У сортів СГІ до 1996 р частота алеля *Gli-A1g* серед сортів СГІ була незначною, потім частота цього алеля зросла до 18 % у сортів, зареєстрованих у 1996–2010 р і вже становила майже 40% серед сортів, зареєстрованих після 2010 р (табл. 5.15). Можна припустити, що з підвищенням температури зросла роль генетичного матеріалу від мексиканських пшениць, і, зокрема, алель *Gli-A1g* може бути зчепленим з хромосомними ділянками, де розміщені гени, пов'язані з реакцією на підвищену температуру. Тому можна прогнозувати подальше зростання ролі вихідного матеріалу з регіонів з високою температурою, таких як Мексика, Південна Америка, в селекції озимих сортів Степової зони України, зокрема СГІ як відповідь на глобальне потепління. Подібні адаптивні зміни, які виражались у змінах в частотах і складі алелів мікросателітних локусів у відповідь на глобальне потепління було виявлено для дикорослих видів – пшениці *T. dicoccoides* і ячменю *H. spontaneum* при аналізі зразків з 10 популяцій Ізраїлю, зібраних у 1980 і 2008 роках (Nevo et al., 2012; Qian et al., 2020). Зміни за мікросателітними локусами супроводжувались змінами в часі цвітіння. Дослідження цих же зразків дикого ячменю виявило 54 SNP/indel поліморфізми, що підлягали сильному відбору під

дією глобального потепління на протязі 28 поколінь, серед яких були поліморфізми в генах, що регулюють час цвітіння.

При дослідженні сортів *T. aestivum* МПП і СГП відмічено формування не випадкових асоціацій алелів локусів запасних білків у групах сортів, створених після 1996 р.: особливістю групи сортів Правобережного Лісостепу є поєднання алелів *Gli-A1w* (маркер транслокації 1AL.1RS типу Amigo), *Glu-B1d*, для групи сортів зони Степу – це поєднання алелів *Gli-A1g*, *Glu-B1a1*.

На основі генетичної подібності за локусами запасних білків грецькі ярі сорти *T. aestivum* було поділено на два кластери, в один з яких увійшли сорти з алелями, характерними для мексиканських пшениць (*Gli-A1g*, *Gli-B1c*, *Gli-A3a*, *Glu-B1i*), в другий – сорти з «західноєвропейськими алелями» (*Gli-A1x*, *Gli-B1g*, *Gli-A3d*, *Glu-B1d*). Як показано вище, частота відповідних «мексиканських» алелів *Gli-A3a* та *Gli-A1g* значно наросла в останні 20 років серед сортів *T. aestivum* зони Степу, де в селекції активно застосовувався матеріал з СІММУТ (Попереля та Благодарова, 1998).

Формування асоціацій алелів проламінових локусів найбільш яскраво виявилось при аналізі колекції грецьких сортів та місцевих популяцій, де у більшості комерційних грецьких сортів *T. durum* зафіксована асоціація алелів *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Glu-B1u*, що можна було б пояснити пов'язаністю цих алелів з високим рівнем якості пасти. Проте аналогічна переважна асоціація за трьома маркерними локусами *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c* у місцевих популяцій, які мають більший рівень генетичної різноманітності, ніж комерційні сорти, вказує на адаптивне значення такої асоціації, найбільш ймовірно, пов'язане зі стійкістю до стресових факторів під час вегетації.

Слід відмітити, що для позначення алелів гліадинових локусів *Gli-A1*, *Gli-B1* *T. durum*, а також *T. dicoccum*, тритикале нами використано позначення (Metakovsky, 1991) для відповідних алелів *T. aestivum*, що кодують подібні гліадинові блоки. Такий підхід (однакові позначення алелів, що кодують однакові блоки компонентів) є звичним для позначення алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів у тетраплоїдних пшениць (Xu et al., 2009; Riefolo et al.,

2011), тому логічно було його застосувати і для гліадинових алелів. Такий підхід для позначень гліадинових алелів було застосовано вперше в наших роботах з дослідження різноманітності тритикале і пшениці твердої (Kozub et al., 2007; Хуніас et al., 2011). Іншими ж авторами для однакових блоків гліадинів у *T. aestivum* і *T. durum* використовувались різні позначення (Кудрявцев, 2007; Melnikova et al., 2012). Саме цей підхід дозволив визначити існування спільних алелів у гексаплоїдних пшениць *T. aestivum*, *T. spelta*, і тетраплоїдних пшениць *T. durum* та *T. dicoccum*, а також тритикале (амфідиплоїда між твердою пшеницею і житом). Цікавим результатом дослідження різноманітності генетичних колекцій цих видів виявилась ідентифікація низки спільних алелів за локусом *Gli-B1*, на відміну від тверджень про існування лише одного спільного алеля *Gli-B1d* (Метаковський, 2015).

Алелем, який зустрічався у досліджених збірках всіх вказаних видів пшениці та у тритикале, виявився алель *Gli-B1h*, що кодує γ -гліадин 45-типу (рис. 5.44). Цей алель є переважним алелем серед грецьких сортів та місцевих популяцій *T. durum* – у 83 та 58% зразків, зі значно меншою частотою він зустрічається серед вибірок сортів *T. aestivum* різного походження, за винятком китайських (20%) (Novoselskaya-Dragovich et al., 2011) та корейських сортів (55%) (Kim et al., 2016). Алель *Gli-B1h* і споріднені алелі, зокрема, *Gli-B1hs**, виявились переважними алелями в досліджених колекціях півчастих пшениць *T. spelta* і *T. dicoccum*, грецьких зразків тритикале (розділ 5).

Дослідження різноманітної колекції *T. dicoccum* з НЦГРРУ, представленої 4 підвидами і 15 різновидами показало, що більшість переважних алелів проламінових локусів також зустрічаються у гексаплоїдних пшениць. Наявність спільного алеля у *T. aestivum* та *T. dicoccum* показано також для мінорного гліадинового локусу – алель *Gli-A3e*. Більше того, алелі локусу *Gli-B1*, які є спільними з *T. aestivum*, виявились пов'язаними з приналежністю зразків до певного підвиду за класифікацією Дорофєєва та інш. (Дорофєєв и др., 1979). Алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є переважними у групі європейських полб (subsp. *dicoccum*), алель *Gli-B1x* (який ми також ідентифікували у сортів *T. aestivum*

Миронівська 62 і Миронівська сторічна (підрозділ 3.1)) переважає серед підвиду східних полб (subsp. *asiaticum* Vav.), алель *Gli-B1g* (один з переважних алелів серед грецьких сортів *T. aestivum*) є найбільш частим алелем у групі ефіопських полб (subsp. *abyssinicum* Vav.). Спільні алелі в генофонді тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць схематично показано на рис. 7.5.

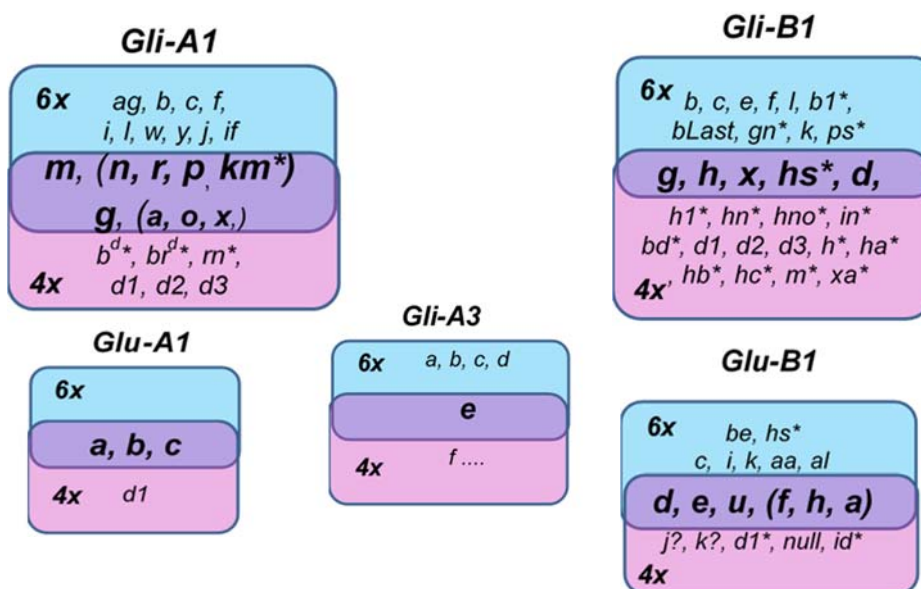


Рис. 7.5 Спільні алелі в генофонді гексаплоїдних (6x – *T. aestivum*, *T. spelta*) і тетраплоїдних пшениць (4x – *T. durum*, *T. dicoccum*)

Спільні блоки компонентів і відповідні алелі локусів запасних білків, виявлені у гексаплоїдних і тетраплоїдних видів пшениць, слід вважати найбільш архаїчними. Існування спільних алелів за локусом, що належать до різних родин (Metakovsky, 1991; Метаковский, 2015), може свідчити про багаторазову гібридизацію тетраплоїдної пшениці і *Ae. tauschii* з утворенням амфідиплоїда *T. aestivum*. За локусом *Gli-A1* одна тетраплоїдна предкова форма могли мати алель типу *m* (*m*, *n*, *p*, *r*, або *km**), інші – алель *g* та/або *x*, *a*, *o*. Присутність алеля *Gli-B1h* у всіх досліджених видів пшениці вказує, що цей алель, або, більш ймовірно, близькоспоріднений варіант, є одним з прадавніх алелів, серед інших «архаїчних» алелів могли бути *Gli-B1g*, *Gli-B1d* та, ймовірно, *Gli-B1x*. За *Glu-B1* предкові тетраплоїдні пшениці могли мати алелі *u*, *d*, *e*, та, можливо, *f*, *h*. Не виключено, що деякі спільні алелі у тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць можуть бути результатом пізнішої гібридизації гексаплоїдних і тетраплоїдних видів. Можливо,

таким вторинним алелем є *Gli-B1x* у пшениці м'якої, оскільки він є рідкісним у *T. aestivum*. Водночас алель *Gli-A3e*, який є поширеним серед ярих сортів *T. aestivum*, і зустрічається у *T. dicoccum*, найбільш ймовірно, є алелем, який мала «предкова» тетраплоїдна пшениця.

Вищезазначені дослідження різноманітності алелів запасних білків проведено на культивованих видах, де переважні алелі та асоціації алелів є результатом спільної дії природного і штучного добору. Дикорослими видами триби Triticeae, у яких вивчали різноманітність алелів проламінових локусів, були диплоїдний перехреснозапильний вид *D. villosum* та тетраплоїдний самозапильний вид *Ae. biuncialis*, що ростуть на Кримському півострові. Для *D. villosum* Zhong and Qualset (1993) було розроблено номенклатуру алелів локусу *Glu-V1* високомолекулярних субодиниць глютенінів, тоді як різноманітність гліадинів раніше не вивчалась. Нами було запропоновано дослідження ω-гліадинів, кодованих локусом *Gli-V1*, на SDS-електрофореграмі як маркерну систему для аналізу популяцій *D. villosum* та показано відмінності між двома популяціями цього виду за цим маркером та за *Glu-V1*. Варто відмітити використаний нами підхід до ідентифікації алелів та генотипу рослини, що базується на аналізі окремих зернівок з одного колоса з врахуванням дози гена (відносної інтенсивності компонентів) через триплоїдність ендосперму: дві дози гена (інтенсивніші компоненти) забезпечують материнські гамети; за материнським компонентом у вибірці зерен з колоса може бути тільки 1–2 різні алелі, а за батьківським компонентом різноманітність може обмежуватись лише кількістю проаналізованих зерен з колоса. Цей підхід можна використовувати і при аналізі насіннєвого матеріалу інших перехреснозапильних злаків, наприклад, жита.

Хоча *Ae. biuncialis* є одним з найбільш поширених видів егілопсів, важливим компонентом третинного генофонду пшениці (Qi et al., 2007; Schneider et al., 2008; Chaudhary et al., 2014), його різноманітність за кластерами проламінових генів залишалась не вивченою, в першу чергу, через його тетраплоїдну природу. Для дослідження різноманітності нами було зібрано колекцію зразків із природних популяцій з різних частин ареалу *Ae. biuncialis* Кримського півострова: східної,

південної, південно-західної, та західної. Для ідентифікації алелів *Ae. biuncialis* було здійснено схрещування між зразками *Ae. biuncialis* з різними проламіновими спектрами та аналіз розщеплення у вибірок зернівок F₂. За допомогою гібридологічного аналізу з та дослідження розмноженої колекції зразків *Ae. biuncialis*, первинних зборів з кримських популяцій було ідентифіковано низку алелів локусів високомолекулярних субодиниць *Glu-U1* і *Glu-M^b1* та гліадинових *Gli-U1* і *Gli-M^b1*: ідентифіковано 11 алелів локусу *Glu-U1*, 19 алелів *Glu-M^b1*, 21 алель *Gli-U1*, 12 *Gli-M^b1*. Кількість алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis*, виявлена на матеріалі з невеликої частини ареалу виду (Кримського півострова), виявилась вищою ніж у його диплоїдних попередників *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*, у яких Rodriguez-Quijano et al. (2001) ідентифікували, відповідно, 8 алелів локусу *Glu-U1* та 19 алелів локусу *Glu-M1*.

Для 15 кримських популяцій *Ae. biuncialis* визначено частоти алелів *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1* і *Gli-M^b1*, показники різноманітності, переважні алелі в популяціях та частинах ареалу. Дослідження популяційної структури кримських зразків *Ae. biuncialis* за допомогою алгоритму програми STRUCTURE на основі алелів локусів запасних білків показало, що оптимальною кількістю кластерів є $K = 2$: в першому кластері переважають зразки з усіх популяцій східної і південної частини ареалу, в другому – зразки всіх популяцій західної частини, а популяція Херсонеса відноситься до обох кластерів з приблизно однаковою часткою участі (рис. 6.21). Подібний розподіл виявлено і іншими методами мультилокусного аналізу: за показником генетичної диференціації Джоста на основі алелів проламінових локусів популяції *Ae. biuncialis* розподілились на два кластери, один з яких включає популяції західного регіону, інший – популяції з решти регіонів, у тому числі, популяцію із заповідника Херсонес таврійський, що є географічно ближчою до популяцій півдня і сходу (рис. 6.18, 6.19).

Популяція із заповідника Херсонес таврійський – єдина досліджена популяція південно-західного регіону, виявилась особливою за своєю генетичною структурою. Зібрана вибірка з цієї популяції з невеликої території виявилась надзвичайно різноманітною, зокрема, за кількістю різних генотипів за поєднанням

чотирьох досліджених локусів – на рівні різноманітності популяцій західної частини ареалу, вибірки з яких було зібрано зі значно більшої території. Виявилось, що в популяції Херсонеса максимальні частоти мають алелі, типові для східної частини ареалу за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* (алелі *a*, *d*, *j* локусу *Gli-U1*, *Glu-U1b*, *Glu-M^b1a*) і лише за локусом *Gli-M^b1* переважає алель (*Gli-M^b1g*), типовий для західного регіону. Водночас характерними лише для популяції Херсонеса є високі частоти алелів *Glu-U1g* та *Glu-M^b1g* (табл. 6.11). Більша генетична спорідненість популяції *Ae. biuncialis* Херсонеса до географічно віддалених популяцій сходу і півдня Кримського півострова, найбільш ймовірно, визначається подібністю умов навколишнього середовища, зокрема, ґрунтових умов. Відмінності популяцій за складом алелів можуть визначатись і адаптивним значенням ділянок, маркерованих певними алелями локусів запасних білків. Оскільки серед генотипів популяції Херсонеса за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини, це дало змогу припустити, що поліморфізм за *Gli-M^b1* має менше адаптивне значення в популяції Херсонеса, ніж за *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і є результатом близької географічної відстані до популяцій західного регіону Кримського півострова.

В той же час за такою адаптивно-важливою ознакою як швидкість виколошування-цвітіння, серед кримських зразків виділяються популяції зі східної частини Кримського півострова, які характеризуються найшвидшим виколошуванням, що, ймовірно пов'язано з найбільш посушливими умовами східної частини ареалу, порівняно з іншими частинами, коли рослина повинна встигнути зацвісти до настання посухи. Подібну диференціацію виявлено для *Ae. tauschii*, де зразки *Ae. tauschii* з раннім цвітінням поширені в східній частині ареалу виду – у зонах з більш континентальним кліматом (Matsuoka et al., 2008). Збільшення швидкості цвітіння у зв'язку із глобальним потеплінням показано і для ізраїльських популяцій *T. dicoccoides* та *H. spontaneum* (Nevo et al., 2012; Qian et al., 2020).

Аналіз популяційної структури *Ae. biuncialis* за допомогою алгоритму програми STRUCTURE показав чіткий випадок ефекту засновника в популяції NB (географічно обмежена популяція з тераси Никітського ботанічного саду НААН), в якій 31% складав нетиповий для південної частини ареалу генотип з часткою участі $> 0,8$ в кластері 2, типовому для популяцій західної частини ареалу (табл. 6.21).

За результатами дослідження кореляції географічних і генетичних відстаней за Mantel-тестом (рис. 6.22), генетичні відмінності популяцій *Ae. biuncialis* лінійно збільшуються з географічними відстанями, генетична різноманітність структурована в географічному просторі, і 52% генетичної дивергенції пояснюються географічними відстанями. Однак, серед дослідженої сумарної вибірки *Ae. biuncialis* розміром 1020 зразків ідентифіковано 331 різних генотипів за поєднанням чотирьох локусів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, з яких 18 генотипів (або 5% від загальної кількості різних генотипів) зустрічаються з сумарною частотою 40%. Це може свідчити про адаптивне значення таких поєднань. Найбільш частий за представленістю в різних популяціях генотип – *Gli-U1a Gli-M^b1a Glu-U1b Glu-M^b1a*, який ідентифіковано у шести популяціях зі східної, південної і південно-західної частин ареалу (частота в загальній популяції Кримського півострова – 5,2%).

Відомо, що високомолекулярні субодиниці глютенінів у пшениці і споріднених видів мають консервативну структуру: N-кінцевий домен завдовжки 86–89 амінокислотних залишків у субодиниць x-типу і 104 залишки у субодиниць u-типу, C-кінцевий домен завдовжки 42 залишки і центральний домен завдовжки 630–830 амінокислотних залишків (Shewry et al., 2002; Zhang et al., 2008). Центральний домен має багаті на глютамін, пролін і гліцин нонапетидні та гексапептидні повтори у обох типів субодиниць та додаткові трипептидні мотиви у x-субодиницях і кількість повторів визначає різницю в молекулярній масі високомолекулярних субодиниць глютенінів (Shewry et al., 2002; Zhang et al., 2008). Механізмами дивергенції генів, що обумовлюють високий рівень поліморфізму високомолекулярних субодиниць глютенінів у пшениці і її родичів, є помилки реплікації через проковзування полімерази в районі повторів, нерівний

кросинговер, «незаконна» рекомбінація, які викликають делеції і дуплікації в послідовностях генів, в основному, пов'язані зі зміною кількості повторів (Zhang et al., 2008; Jiang et al., 2012). Тому поліморфізм високомолекулярних субодиниць глютенінів х- та у-типу *Ae. biuncialis* можна пояснити делеціями і дуплікаціями послідовностей відповідних генів. Нуль-алелі за генами х- або у-субодиниць також, очевидно, є результатом мутацій різного типу, наприклад, вставка транспозона або точкова мутація з утворенням стоп-кодону (Gu et al., 2004).

Аналіз частот алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis* (табл. 6.9, 6.10) та окремо алельних варіантів генів різних х- і у-субодиниць у 15 популяціях дав змогу зробити висновки про «базові» алелі та про походження певних алелів у результаті мутацій, що привели до зміни розміру молекули або утворення нуль-алеля за геном х- або у-субодиниці.

Серед зразків популяцій *Ae. biuncialis* з Кримського півострова ідентифіковано 10 алелів локусу *Glu-U1* (*a-g, i-k*) (рис. 6.9, табл. 6.9). Алель *Glu-U1f*, що експресує у-субодиницю U6 та має мутацію в гені х-субодиниці, яка привела до утворення нуль-алеля за цим геном, очевидно, виник у результаті мутації в гені х-субодиниці U5 алеля *Glu-U1b* (U5+U6), оскільки алель *f* зустрічається в популяціях, де високу частоту має алель *b*. Алель *Glu-U1b* є поширеним алелем у східному і південному регіонах та єдиним, що експресує х-субодиницю U5 (рис. 7.6).

З алеля *Glu-U1c* (U4+U8) виник алель *Glu-U1i* (U4) та, менш ймовірно, *Glu-U1d* (U4+U7) через мутації в гені у-субодиниці. З поширеного алеля *Glu-U1e* через мутації в гені х-субодиниці, ймовірно, виникли рідкісні алелі *j* та *k*. Щодо алелів *a, g, e* локусу *Glu-U1*, можна було б припустити виникнення такої серії алелів через мутації в гені у-субодиниці якогось з них, однак дані за частотами в кримських популяціях не дають підстав для визначення якогось алеля як похідного одного з них (рис. 7.6).

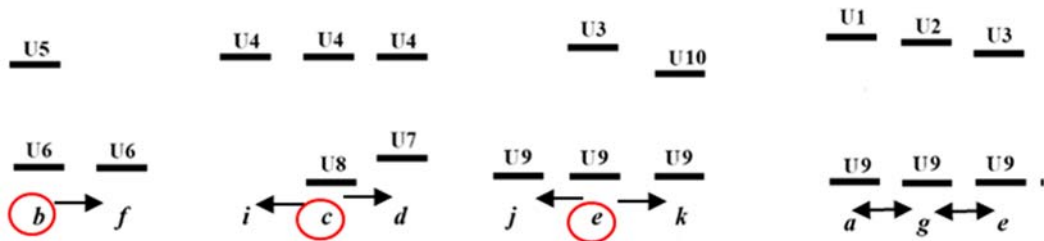


Рис. 7.6 Схема гіпотетичного походження алелів локусу *Glu-U1* на основі частот алелів у кримських популяціях *Ae. biuncialis*. Наведено схеми блоків, кодованих алелями *a–k* локусу *Glu-U1*. U1–U10 – позначення субодиниць, однаковими цифрами позначені субодиниці з однаковою рухливістю (U1–U5, U10 – x-субодиниці, U6–U9 – y-субодиниці)

У вибірці кримських зразків ідентифіковано 19 алелів *Glu-M^b1* (*a–s*) (табл. 6.10). З них 12 могли виникнути через мутації поширених алелів. З алеля *Glu-M^ba* могли виникнути алелі *r*, *d*, *i* через мутації в гені y-субодиниці та рідкісні алелі *s*, *k* через мутації в гені x-субодиниці (рис. 7.7). В свою чергу, мутації в гені x-субодиниці алеля *Glu-M^bd*, ймовірно, привели до виникнення алелів *j* та *l*. Мутації в гені x-субодиниці алеля *Glu-M^bm* (типового для західної частини ареалу на Кримському півострові) зумовили появу алелів *e* та *p* в західній частині ареалу Кримського півострова. Аналогічно, алелі *f* та *o* є результатом мутацій в гені x-субодиниці алеля *Glu-M^bg* (рис. 7.7). Переважна більшість похідних алелів є рідкісними. Щодо поширених алелів *a*, *m*, *b*, та *c* локусу *Glu-M^b*, також можна припустити виникнення такої серії алелів через мутації в гені y-субодиниці. Однак дані поширення цих алелів у популяціях Кримського півострова не дозволяють цього зробити, і вказують на те що алелі локусу *Glu-M^b a, m, b, g* (та, ймовірно, *c*) є базовими (найбільш давніми) алелями в кримській популяції *Ae. biuncialis*. За локусом *Glu-U1* до таких базових алелів, що були у генотипів при формуванні середземноморської флори на Кримському півострові, можна віднести, в першу чергу, алелі *b*, *c* та *e* (і можливо, ще *a* та *g*), решта алелів, найбільш ймовірно, є результатом мутацій вже в кримських популяціях.

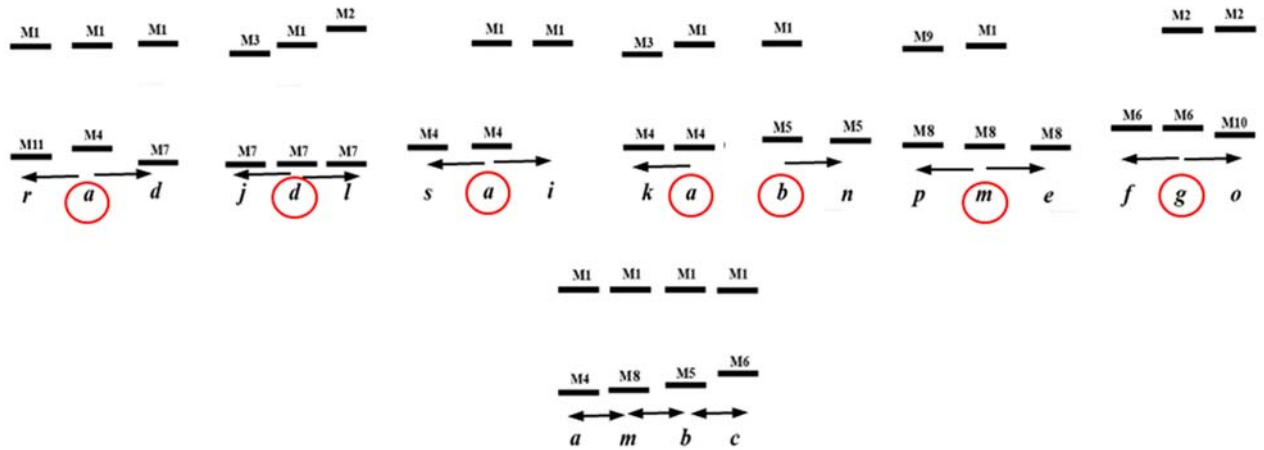


Рис. 7.7 Схема гіпотетичного походження алелів локусу *Glu-M^b1* на основі частот алелів у кримських популяціях *Ae. biuncialis*. Наведено схеми блоків, кодованих алелями *a-k* локусу *Glu-M^b1*. M1–M10 – позначення субодиниць, однаковими цифрами позначені субодиниці з однаковою рухливістю (M1–M5, M9 – x-субодиниці, M4–M8, M10, M11 – y-субодиниці)

Виникнення нових алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів через внутрішньолокусну рекомбінацію є малоімовірним через низьку частоту перезапилення в кримських популяціях *Ae. biuncialis*, яка коливається від 0 до 13% (в популяції KD1) і, в середньому для загальної вибірки зразків *Ae. biuncialis* Криму, становить $4,10 \pm 0,12\%$.

Для збереження різноманітності українських популяцій *Ae. biuncialis ex situ*, з використанням алелів проламінових локусів як генетичних маркерів створено і зареєстровано в НЦГРРУ генетичну колекцію *Ae. biuncialis* за принципом M-стратегії створення корової колекції (van Hintum et al., 2000) (пункт 6.2.4). У зареєстрованій колекції представлено 60% від загальної кількості ідентифікованих алелів локусу *Glu-U1*, 47% алелів *Glu-M^b1*, 62% алелів *Gli-U1*, та 100% ідентифікованих нами в кримських популяціях алелів локусу *Gli-M^b1*.

Потенціал цієї колекції продемонстровано створенням інтрогресивних ліній *T. aestivum* з експресією локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis*, що має позитивний ефект на показник хлібопекарної якості (SDS-седиментація) (підрозділ 3.13). Крім того, створений матеріал *T. aestivum* з цілою хромосомою 1U дав змогу визначити частоту поперечного розщеплення за центромерою у гібридів пшениці,

моносомних за хромосоною 1U *Ae. biuncialis* (9,04±1,42 %) та явище більшої частоти втрати пліч 1US ніж 1UL. Формування центричних транслокацій, особливо при наявності двох різних унівалентів, є поширеною формою інтрогресій в геномі *T. aestivum*. Такими центричними транслокаціями є згадані вище транслокації 1BL.1RS, 1AL.1RS. З використанням подвійних моносоміків різноманітні центричні транслокації у пшениці одержано, наприклад, за участю хромосом жита (Lukaszewski, 2010, 2015), *Thinopyrum elongatum* (Tanaka et al., 2017), *D. villosum* (Liu et al., 2011). Варто відмітити, що позитивний ефект алеля *Gli-U1b* від *Ae. biuncialis* на показник SDS-седиментації був близьким до ефекту алеля *Glu-B1a1*. У нашому дослідженні впливу інтрогресованого алеля на хлібопекарну якість як стандарти було використано сорти *T. aestivum* з високими показниками хлібопекарної якості – Панна (бал якості 12 за Glu-score (Payne et al., 1984; Wrigley et al., 2009)), Безоста 1 (бал якості 9). Водночас, позитивний ефект інтрогресованих алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів від егілопсів інші дослідники (Wang et al., 2013; Garg et al., 2014, 2016; Rakszegi et al., 2017; Wang et al., 2018; Du et al., 2018, 2019a, 2019b) показували порівнянням показників інтрогресивних ліній з сортом Chinese Spring, який має низькі показники якості (бал якості 6).

Отже, в результаті даного дослідження ідентифіковано низку нових алелів (кластерів генів) проламінових локусів, в першу чергу, у *T. aestivum* та *Ae. biuncialis*, створено матеріал з новими проламіновими алелями *T. aestivum* мутантного, рекомбінантного та інтрогресивного походження, одержано нову інформацію щодо генетичного контролю проламінів на житньому плечі 1RS, досліджено частоту рекомбінації у гетерозигот за двома транслокаціями з участю 1RS в геномі *T. aestivum* та визначено частоту поперечного розщеплення за центромерою у гібридів пшениці, моносомних за хромосоною 1U *Ae. biuncialis*. Комплексне дослідження алелів проламінових локусів у тетраплоїдних і гексаплоїдних пшениць дало змогу виявити їхні спільні алелі, зокрема, алелі локусу *Gli-B1*, що можуть бути найдавнішими проламіновими алелями у гексаплоїдній пшениці, які вона одержала від тетраплоїдного предка. У свою чергу, дослідження генетичної структури популяцій *Ae. biuncialis* Кримського півострова дало змогу

виявити «базові» алелі високомолекулярних субодиниць глютенінів, що, найбільш ймовірно, потрапили разом приходом перших генотипів *Ae. biuncialis* з інших територій – сучасної Греції, Туреччини, тощо, та похідні алелі, що є результатом мутацій у популяціях *Ae. biuncialis* уже на Кримському півострові.

Висновки

За результатами аналізу колекцій генотипів *T. aestivum* та споріднених видів, проведення гібридологічного аналізу, мутагенезу, створення та вивчення гібридного матеріалу з інтрогресіями, ідентифіковано низку нових алелів (варіантів кластерів генів) проламінових локусів, зокрема тих, що є результатом внутрішньолокусної рекомбінації, мутацій, інтрогресії, які є чинниками мінливості цих локусів, та доповнено інформацію про генетичний контроль проламінових компонентів та ефекти певних алелів.

1. Ідентифіковано низку нових алелів проламінових локусів *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A1*, *Gli-A3*, *Gli-A2*, *Sec-N*, *Sec-1 (Gli-R1)*, *Glu-B1* рекомбінантного, мутантного, інтрогресивного та рекомбінантно-інтрогресивного походження.

2. Частота мутацій гліадинових локусів, індукованих гамма-опроміненням сухих зерен *T. aestivum* дозою 200 Гр, становить 7,4% і є на порядок вищою за частоту спонтанних мутацій (0,5%).

3. Встановлено генетичну відстань $0,65 \pm 0,18$ сМ між групами генів локусу *Gli-D1 T. aestivum* – геном, що кодує ω -гліадин j_5 блоку “j”, і генами, що кодують решту ω -гліадинів (j_{1-4}), цього алеля. Визначено відстань $0,27 \pm 0,14\%$ сМ між групами генів алеля локусу *Gli-D1 Ae. cylindrica* та їх розміщення відносно гена кольору колоскових лусок (*Rg-D1c – Gli-D1cl₁₋₃–Gli-D1cl_{4,5}*–центромера).

4. На житньому плечі 1RS ідентифіковано новий секаліновий локус *Sec-N*, його картовано дистально від локусу *Sec-1 (Gli-R1)* на відстані 10–20 сМ та зроблено припущення, що *Sec-N* є гомеологічним локусам *Gli-1* пшениці. Ідентифіковано 4 алелі локусу *Sec-N*.

5. Ідентифіковано носіїв транслокації 1AL.1RS типу Amigo серед сортів *T. aestivum* української і російської селекції, транслокацію 1BL.1RS з секаліновими алелями локусів *Sec-1* та *Sec-N* типу Amigo у сорту MV Táltos, створено лінію CWX з транслокацією 1BL.1RS з секаліновими алелями від жита Воронежське СГІ, ідентифіковано нову транслокацію 1BL.1RS з новими алелями секалінових локусів

у сорту Вишиванка, створено популяцію F₆ рекомбінантно-інбредних ліній пшениці з рекомбінантними плечима 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій 1AL.1RS та 1BL.1RS, промаркерованими секаліновими локусами. Частота рекомбінації між 1RS у складі транслокацій 1AL.1RS та 1BL.1RS становить 7 ± 1 %.

6. Міжвидовою гібридизацією та маркерним добром створено матеріал *T. aestivum* з інтрогресіями хромосоми 1U *Ae. biuncialis* або лише її довгого плеча, замаркерованих алелями локусів *Glu-U1* та *Gli-U1* у носіїв цілої хромосоми або лише *Glu-U1* у носіїв 1UL. Присутність інтрогресованого алеля локусу *Glu-U1* від *Ae. biuncialis* пов'язана з високим значенням показника седиментації SDS30.

7. Частота поперечного розщеплення за центромерою у гібридів *T. aestivum*, моносомних за хромосомою 1U *Ae. biuncialis*, складає $9,04 \pm 1,42$ %. Виявлено більшу частоту втрати пліч 1US, ніж 1UL.

8. Показники перезапилення збільшуються зі збільшенням дози житнього плеча 1RS у складі транслокації 1BL.1RS у геномі *T. aestivum* при сприятливих для цього погодних умовах під час цвітіння (в умовах низької вологи і відсутності опадів).

9. Для транслокації 1AL.1RS типу Amigo не є характерною знижена частота передачі через гамети у гетерозигот *T. aestivum* за її присутністю, на відміну від 1BL.1RS типу Кавказ. Виявлено позитивний ефект присутності транслокації 1AL.1RS типу Amigo на прояв ознак продуктивності, порівняно з наявним плечем 1AS, в умовах Лісостепу та відсутність відмінностей у зоні Степу.

10. Гамма-опромінення сухих зерен F₁ *T. aestivum* дозою 200 Гр приводило до відносного підвищення частоти пилкових зерен з транслокацією 1BL.1RS, які взяли участь у формуванні зернівок F₂, порівняно з контролем. У варіанті з гамма-опроміненням у дозі 200 Гр (або відповідній дозі за рівнем зниження виживання – 20–30%) зерен F₂ найменше знижує ознаки продуктивності відносно свого значення у контролі гомозигота за 1BL.1RS типу Кавказ, порівняно з гетерозиготою і гомозиготою без транслокації.

11. Одночасна присутність двох транслокацій 1AL.1RS типу Amigo і 1BL.1RS типу Кавказ у гібридів в геномі *T. aestivum* приводить до зниження озерненості. Сорт Миронівська 67 несе фактори, які підсилюють зниження озерненості у гібридів із двома різними транслокаціями. Показано можливість гетерозису у гібридів з двома транслокаціями 1AL.1RS і 1BL.1RS, незважаючи на зниження озерненості, однак прояв гетерозису залежить від генетичного тла.

12. За допомогою маркерного добору створено лінії пшениці м'якої озимої з транслокацією 1BL.1RS, зчепленою зі алелем *Glu-B1a1*, які мають показник SDS-седиментації на рівні сорту Безоста 1 (при наявності алеля *Glu-D1d*).

13. У групі українських озимих сортів пшениці м'якої виявлено не випадкові асоціації алелів локусів запасних білків *Gli-B1*, *Gli-A3*, *Gli-D1* та ДНК-маркерів генів стійкості проти збудників хвороб: гена *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* стійкості проти низки біотрофних фітопатогенів, гена *TDF_076_2D* помірної стійкості проти збудників фузаріозу колоса, гена *Tsn1* чутливості до токсинів А некротрофних грибів-збудників піренофорозу та септоріозу колоса. Визначено формування не випадкових асоціацій алелів локусів запасних білків у групах сортів пшениці м'якої озимої української селекції, створених після 1996 р.: особливістю групи сортів МПП спільно з ІФРiГ є поєднання алелів *Gli-A1w* (маркер транслокації 1AL.1RS типу Amigo), *Glu-B1d*, для групи сортів СГІ – це поєднання алелів *Gli-A1g*, *Glu-B1a1*.

14. Відмічено зміни в популяційній структурі за проламіновими локусами для групи сортів СГІ, створених після 2010 р, порівняно з групами сортів СГІ, створених у попередні періоди, на відміну від однотипної популяційної структури сортів МПП у три періоди селекції (до 1996 р., з 1996 по 2010, після 2010 р). Для груп сортів СГІ і МПП різних періодів створення показано поступові зміни частот деяких алелів проламінових локусів, які корелюють з підвищенням температури. Можна припустити, що алелі локусів запасних білків, частота яких істотно зросла за останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими ділянками, зокрема, пов'язаними з реакцією рослини на підвищену температуру.

15. Визначено алельний склад проламінових локусів грецьких сортів та ліній *T. aestivum* та ідентифіковано носіїв транслокації 1BL.1RS типу Кавказ. Серед грецьких зразків *T. durum*, місцеві популяції мають більшу різноманітність за алелями проламінових локусів ніж комерційні сорти. Більшість комерційних грецьких сортів *T. durum* мають фіксовану асоціацію алелів *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c*, *Glu-B1u*. Найбільш ймовірною причиною формування такої стабільної асоціації є пов'язаність цих алелів з високим рівнем якості пасти. Існування аналогічної переважної асоціації за трьома маркерними локусами у місцевих популяцій – *Gli-A1r*, *Gli-B1h*, *Glu-A1c* вказує на можливість формування коадаптивної асоціації алелів, яка може бути пов'язана зі стійкістю до стресових факторів під час вегетації.

16. За локусом *Gli-B1* у колекції *T. spelta* переважає алель *h* і споріднений алель *hs**, ці алелі також поширені у тетраплоїдних пшениць. Гібридологічним аналізом визначено, що у *T. spelta* var. *caeruleum* темний колір колоса визначається геном на хромосомі 1A, зчепленим з алелем *Gli-A1j*.

17. Переважні алелі локусу *Gli-B1* пов'язані з належністю *T. dicoccum* до певного підвиду: алель *Gli-B1h* і споріднені алелі (*ha**, *hb**, *hs**) є характерними для європейських полб (subsp. *dicoccum*), *Gli-B1x* – для східних полб (subsp. *asiaticum* Vav.), *Gli-B1g* – для ефіопських полб (subsp. *abyssinicum* Vav.).

18. Виявлено спільні алелі за проламіновими локусами у досліджених вибірках зразків різних видів пшениці і тритикале. Зокрема, ідентифіковано спільні алелі локусу *Gli-B1 g*, *h*, *x* у гексаплоїдних і тетраплоїдних пшениць та показано, що алель *Gli-A3e* є спільним для *T. dicoccum* і *T. aestivum*. Ймовірно, спільні алелі є найбільш «архаїчними» алелями, і генотипи тетраплоїдної пшениці з подібними алелями були предковими формами гексаплоїдної пшениці.

19. Запропоновано аналіз ω -гліадинів на SDS-електрофореграмі як маркер *Gli-V1* для дослідження популяцій *D. villosum*, який можливо застосовувати одночасно з аналізом високомолекулярних субодиниць глютенінів. Визначено показники різноманітності за локусами *Glu-V1* та *Gli-V1* та виявлено відмінності популяцій *D. villosum* Берегового і Херсонеса за частотами алелів цих локусів.

20. У *Ae. biuncialis* ідентифіковано алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і локусів гліадинів *Gli-U1*, *Gli-M^b1*: 11 алелів локусу *Glu-U1*, 19 алелів *Glu-M^b1*, 21 алель *Gli-U1*, 12 – *Gli-M^b1*. Різноманітність ідентифікованих алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Ae. biuncialis*, виявлена на матеріалі з незначної, маргінальної частини ареалу виду – з Кримського півострова, перевищує відому різноманітність алелів у його диплоїдних попередників *Ae. umbellulata* та *Ae. comosa*.

21. За результатами мультилокусного аналізу різними методами, кримські популяції *Ae. biuncialis* діляться на два кластери, один з яких включає популяції західного регіону, інший – популяції з південного і східного регіонів Кримського півострова. Найбільшу середню генетичну різноманітність за N_e виявлено в популяціях західного регіону та в популяції південного заходу із заповідника Херсонес Таврійський. У популяціях *Ae. biuncialis* ідентифіковано підвищену частоту 18 поєднань алелів за 4 маркерними локусами, що може свідчити про адаптивне значення таких поєднань. Частота перезапилення в кримських популяціях *Ae. biuncialis*, в середньому, становить $4,10 \pm 0,12\%$.

22. Популяція із заповідника Херсонес Таврійський, що є географічно ближчою до популяцій заходу півострова, виявилась генетично ближчою до популяцій півдня і сходу, очевидно, через подібність ґрунтових умов. Оскільки серед генотипів популяції Херсонеса за локусами *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* переважають алелі, типові для східної частини ареалу, і лише за *Gli-M^b1* переважає алель, типовий для західної частини, можна припустити, що поліморфізм за *Gli-M^b1* має менше адаптивне значення у цій популяції, ніж за *Gli-U1*, *Glu-U1*, *Glu-M^b1* і є результатом близької географічної відстані до популяцій західного регіону Криму. Водночас, виявлено географічну диференціацію за швидкістю виколошування-цвітіння у *Ae. biuncialis* – найбільш ранньостиглими є зразки із східної частини ареалу виду Кримського півострова.

23. Створено генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», яку зареєстровано в НЦГРРУ. В колекції зафіксовано від 47% до 100%

різноманітності алелів за локусами *Gli-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*, *Glu-U1* кримських популяцій *Ae. biuncialis*. Збереження зразків *Ae. biuncialis* в колекції НЦГРРУ дасть змогу використовувати їх як стандарти алелів для дослідження та моніторингу природних популяцій світового генофонду виду та у міжвидовій гібридизації як джерело нових корисних генів для розширення генофонду *T. aestivum*.

Практичні рекомендації

Зразки *Ae. biuncialis*, зареєстровані в НЦГРРУ під номерами UA0400157–UA0400171, UA0400187–UA0400195, що складають генетичну колекцію *Ae. biuncialis* «Колекція зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за алелями локусів запасних білків *Glu-U1*, *Glu-M^b1*, *Gli-U1*, *Gli-M^b1*», зареєстровану в Свідоцтво № 262 від 20 лютого 2017 р., рекомендується використовувати у міжвидовій гібридизації з пшеницею м'якою як джерело нових корисних генів, а також як стандарти алелів для дослідження та моніторингу природних популяцій з використанням цих маркерних локусів.

Озимі лінії пшениці м'якої, з транслокацією 1BL.1RS типу Кавказ, зчепленою з алелем *Glu-B1a1* рекомендується використовувати в селекційній роботі для створення сортів, що поєднують переваги присутності транслокації 1BL.1RS типу Кавказ (зокрема, наявність відповідних генів стійкості до збудників хвороб) та алель надвисокої якості зерна *Glu-B1a1*, пов'язаний з високою силою тіста.

Список посилань

1. Антонюк, М.З., Терновская, Т.К. и Созинов, А.А., 1994. Идентификация блоков электрофоретических компонентов запасных белков, кодируемых генами трех видов эгилопса. *Физиология и биохимия культурных растений*, 5, с.474-481.
2. *Атлас: Автономна республіка Крим*. 2003. Київ-Симферополь: Таврійський національний університ ім. В.І. Вернадського, Кримський науковий центр НАН України і МОНУ, Інститут географії НАН України, Інститут передових технологій.
3. Бабаянц, О.В., 2011. *Імунологічна характеристика рослинних ресурсів пшениці та обґрунтування генетичного захисту від збудників хвороб грибної етіології у Степу України*. Доктор наук. Національний університет біоресурсів і природокористування України.
4. Благодарова, О.М., Литвиненко, М.А. та Голуб, Є.А., 2004. Геногеографія алелів гліадин-і глютенінкодуєчих локусів українських сортів озимої м'якої пшениці. *Збірник наукових праць СГП-НАЦ НАІС*, 6(46), с.179-193
5. Богуславский, Р.Л. и Голик, О.В., 2004. *Род Aegilops L. как генетический ресурс селекции*. Харьков.
6. Брежнева, Т.А. и Упелниек, В.П., 2010. Генетическое разнообразие европейской спельты, В: *Сборник статей III Всероссийской научно-практической конференции "Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира"*. Волгоград, 4-6 августа 2010. Изд-во AVATARS, 2010. с.317-320.
7. Брежнева Т.А., Упелниек В.П. и Пухальский В.А., 2009. Генетический контроль компонентов глинаина у вида пшеницы *Triticum spelta* L. *Генетика*, 46(5), с.562-565.
8. Ведь, И.П. 2000. *Климатический атлас Крыма*. Комитет по науке и региональному развитию при Совете министров АР Крым, ИДЕРТЦК, Крымская АН. Симферополь.

9. Гродзинский, Д.М., 1989. *Радиобиология растений*. Киев: Наук. думка.
10. Дорофеев, В.Ф., Филатенко, А.А., Мигушова, Э.Ф., Удачин, Р.А. и Якубцинер, М.М., 1979. *Пшеница. Культурная флора СССР*. Ленинград: Колос.
11. Заика, Е.В., Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Созинов, А.А. и Стариченко, В.Н., 2014. Анализ генотипов сортов озимой мягкой пшеницы ННЦ «Институт земледелия НААН» по аллелям локусов запасных белков. *Вестник Белорусской Сельскохозяйственной Академии*, 4, с.53–57.
12. Карпова, Т.А., 2012. *Генетическое разнообразие вида пшеницы *Triticum spelta* L. по аллелям глиадинкодирующих локусов*. Кандидат наук. Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва.
13. Клименко, Я.В. та Ларченко, К.А., 2006. Частота хромосомних аберацій озимой пшениці, індукованих мутагенами при дії на насіння та проростки. *Физиология и биохимия культурных растений*, 38(3), с.222- 227.
14. Коваль, С.Ф., 1994. Генетика изогенных линий яровой пшеницы Новосибирская 67. 1. Локализация гена коричневой окраски чешуи колоса у мягкой пшеницы в 1D хромосоме. *Генетика*, 30(4), с.570-571.
15. Коваль, С.Ф., Метаковский, Е.В., Кудрявцев, А.М. и Созинов, А.А., 1986. О сцеплении семейств аллелей глиадинкодирующих локусов с генами опушения и окраски колоса у пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*, 2, с.31-36.
16. Козуб, Н.А. та Созинов, И.А. 1993 Сопряженность аллельных состояний глиадин- и глютеинодирующих локусов с предзиготическими процессами у озимой пшеницы. *Цитология и генетика*, 27(5), с.35-39.
17. Козуб, Н.А. та Созинов, И.А., 2000. Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 34(2), с.69-76.
18. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2001. Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum*. *Цитология и генетика*, 35(5), с.74-80.

19. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2003а. Частота рекомбинации в локусе *Gli-D1* мягкой пшеницы *T. aestivum* L. *Цитология и генетика*, 37(5), с.80–83.
20. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Лісова, Г.М., Созінов, О.О., Ксиніас, І.Н., Гоулі-Вавдіноуді, Е. та Роупакіас, Д.Г., 2003б. Алельний склад за локусами запасних білків групи грецьких сортів ярої м'якої пшениці. *Цитология и генетика*, 37(6), с.39-40.
21. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Собко, Т.О. та Созінов, О.О., 2005. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції. *Цитология и генетика*, 39(4), с.20-24.
22. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Колючий, В.Т. и Созинов, А.А., 2006а. Сорты мягкой пшеницы украинской селекции с ржаными 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокациями. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, Київ: Логос, с.216-220.
23. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінов, О.О. та Колючий, В.Т., 2006б. Сорти з житніми транслокаціями в миронівській генетичній колекції озимої м'якої пшениці. В: *Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 13–16 листопада, 2006 р., Київ, с.185-186.
24. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. та Созинов, А.А., 2007. Частота перекрестного опыления у мягкой пшеницы. *Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології*. Збірник наукових праць, 2, Київ: Логос, с.104-108.
25. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2008. Особенности передачи ржанных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.163-168.
26. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2009. Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Aegilops lorenti*, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 6, с.140-144.
27. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д. та Нецветаев, В.П., 2010а. Идентификация ржанных транслокаций у сортов

- озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*, 15(86), В. 12, с.47–54.
28. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Колочий, В.Т., Власенко, В.А., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2010b. Сорты мягкой пшеницы украинской и российской селекции с геном устойчивости к стеблевой ржавчине Sr1RSAmigo. В: *Управление продукционным процессом в агротехнологиях 21 века: реальность и перспективы*. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 35-летию образования Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства. 15–16 июля 2010 г., Белгород: «Отчий край», с.222-225.
29. Козуб, Н.О., Созинов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созинов О.О., 2010с. Ідентифікація сортів м'якої пшениці, потенційно стійких до раси стеблової іржі UG99, за допомогою біохімічних маркерів. *Захист і карантин рослин*, 56, с.74-81.
30. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Бидный, А.Я., Демьянова, Н.А., Собко, Т.А., Колочий, В.Т., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2011. Идентификация сортов мягкой пшеницы с эффективным геном устойчивости Sr1RSAmigo к расе стеблевой ржавчины UG99 *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 10, с.243-247.
31. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов А.А., 2012а. Эффекты присутствия ржаной 1AL/1RS транслокации в геноме мягкой пшеницы. *Биологизация адаптивно-ландшафтной системы земледелия – основа повышения плодородия почвы, роста продуктивности сельскохозяйственных культур и сохранения окружающей среды*. Материалы Всероссийской научно-практической конференции БелНИИСХ Россельхозакадемии, Белгород, 12–13 июля 2012 г., Белгород: Отчий край, с.283-288.
32. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д. и Нецветаев, В.П., 2012b. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*, 3, с.68-74.

33. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2013. Вплив гамма-опромінення сухих зерен на продуктивність рослин м'якої пшениці, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації. *Фактори експериментальної еволюції організмів. Збірник наукових праць*, 12, с.42-46.
34. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2013. Реєстрація зразків-стандартів алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 13, с.65-69.
35. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014а. Різноманітність за локусами запасних білків популяцій *Aegilops biuncialis* Vis. західного побережжя Криму *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.156-160.
36. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014б. Створення колекції зразків-стандартів алелів локусів запасних білків *Aegilops biuncialis* В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Генетика і селекція: досягнення та проблеми. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2014 р.*, с. 51-52.
37. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015а. Колекція зразків-стандартів алелів запасних білків для збереження та контролю різноманіття генетичних ресурсів дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. *Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві. Матеріали Міжнародної науко-практичної конференції, Київ, 1-3 липня 2015р.*, с.88-91.
38. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Карелов, А.В., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015б. Поширеність пшенично-житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS у сортів пшениці м'якої озимої української селекції. *Захист і карантин рослин*, 9(61), с. 148-155.
39. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Ксиніас, І.Н., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015с. Поліморфізм високомолекулярних субодиниць

- глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 17, с.308-312.
40. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., та Созінов, О.О., 2016а. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем надвисокої якості *Glu-B1a1*. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали II Міжнародної науково-практичної конференції, 3 листопада 2016 р., Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: Нілан-ЛТД, с.45-47.
 41. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016б. Ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS у гібридів пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантним плечем 1RS. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*, 27(67), с. 117–125.
 42. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2016с. Деякі ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS в геномі пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантними транслокаціями. В: *Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці*. Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 100-річчю селекції пшениці в Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннєзнавства і сортовивчення, Одеса, 1-3 червня 2016 р., НААН, СГІ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.94–95.
 43. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016д. Генетична колекція *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*,. 18, с.181-185.
 44. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016е. Створення ліній пшениці м'якої з рекомбінантним плечем 1RS як джерела нових поєднань генів стійкості до збудників хвороб і шкідників. *Захист і карантин рослин*, 62, с.143-150.
 45. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016ф. Характеристика генетичної колекції дикого родича пшениці

- Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта*. Матеріали міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2016 р., с.123-125.
46. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2017. Ідентифікація нових алелів запасних білків пшениці м'якої. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю створення Українського інституту експертизи сортів рослин, 7 червня 2017 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.46-48.
 47. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б., та Созінов, О.О., 2017а. Перехресне запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.143-147.
 48. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2017б. Оцінка зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за часом цвітіння. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, с.134-138.
 49. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017с. Частота перехресного запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. Матеріали VI міжнародної наукової конференції Умань: Видавець «Сочінський», 2017, с.101-105.
 50. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2017d. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем *Glu-B1a1*. *Захист і карантин рослин*, 63, с.77-85.
 51. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2018а. Створення ліній пшениці м'якої озимої з алелем локусу *Glu-U1* від *Aegilops biuncialis* Vis., пов'язаним з високою якістю зерна. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали IV Міжнародної науково-практичної конференції,

- присвяченої 95-річчю сортовипробування в Україні, 7 червня 2018 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.36–38.
52. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2018b. Створення і дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 23, с.297-301.
53. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Созінова, О.І., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2018c. Секалінові локуси як маркери для ідентифікації рекомбінантних плечей 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій пшениці м'якої. В: *Біотехнологія – інноваційний шлях розвитку селекції рослин*. Тези доповідей Міжнародної наукової конференції, Одеса, 8-10 жовтня 2018 р., Одеса: Агропринт, с.128-129.
54. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019a. Мутанти за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 24, с.109-114.
55. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019b. Дослідження матеріалу пшениці м'якої від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за допомогою маркерів хромосоми 1U. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 25, с.55-59.
56. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019c. Аналіз матеріалу пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за локусами запасних білків як генетичних маркерів хромосоми 1U. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 року, Умань, с.81-85.
57. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019d. Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-*

- генетична наука і освіта (Парієві читання). Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 р. Умань, с.77-81.
58. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Стариченко, В.М. та Заїка, Є.В., 2019е. Генотипи нових сортів пшениці м'якої озимої селекції ННЦ «Інститут землеробства» НААН за локусами запасних білків. В: В.Ф. Камінського, ред. *Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора Івана Вікторовича Яшовського*. Матеріали міжнародної наукової конференції, 14–15 серпня 2019 р., Чабани, Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», с.36-37.
59. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Богуславський Р.Л., 2019ф. Ідентифікація нових гліадинових алелів у сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна. В: *Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах*. Збірник тез міжнародної наукової конференції, присвяченої пам'яті і науковій спадщині видатного вченого Василя Яковича Юр'єва, яка відбулася 3–5 липня 2019 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Харків, с.214-215.
60. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2019g. Частоти алелів мінорного локусу *Gli-A3* в групах українських сортів пшениці м'якої озимої і асоціації з його участю. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції, 7 червня 2019 р., м. Київ. с.31-32.
61. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2020. Особливості передачі маркерів хромосоми 1U *Aegilops biuncialis* Vis. у гібридів пшениці м'якої. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*, 3, С.20-25
62. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020b. Вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на показники якості зерна пшениці м'якої. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.94-99.
63. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020с. Аналіз показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. *Селекційно-генетична наука і освіта*

- (Парієві читання). Матеріали ІХ Міжнародної наукової конференції (19 березня 2020 р.). Умань. С. 70–75.
64. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Чайка, В.М., Бідник, Г.Я, Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Янсе, Л.А., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2020d. Популяційна структура *Triticum aestivum* L. Степу України за локусами запасних білків у різні періоди селекції. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.239-244.
65. Колючий, В.Т., Животков, Л.А. и Созинов, А.А., 1987. Полиморфизм глиадины и различная способность к спонтанному переопылению у сортов пшеницы мироновской селекции. *Доклады ВАСХНИЛ*, 4, с.5-7.
66. Конарев, Ал.В., Долгих, В.В. и Сендерский, И.В., 2014. Свойства нативных и рекомбинантных протеиназ слюнных желез клопа вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), гидролизующих клейковину пшеницы. *Вестник защиты растений*, 2, с.3-16.
67. Копусь, М.М., 1994. О естественной геногеографии глиадиновых аллелей у озимой мягкой пшеницы. *Селекция и семеноводство*, 5, с.9-14.
68. Кудрявцев, А.М., 2007. *Создание системы генетических маркеров твердой пшеницы (T. durum Desf.) и ее применение в научных исследования и практических разработках*. Доктор наук. Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва.
69. Литвиненко, М.А. та Топал, М.М., 2015. Ефекти пшенично – житніх транслокацій 1AL/1RS і 1BL/1RS на якість зерна у сортів пшениці м'якої озимої. *ScienceRise*, 3(1), с.82-87.
70. Мазер, К. и Джинкс, Дж. 1985. *Биометрическая генетика*. М.: Мир.
71. Мельникова, Е.Е., Букреева, Г.И., Беспалова, Л.А., Жук, О.А. та Бортникова, Н.Ю., 2016. Динамика генетического разнообразия сортов и линий мягкой пшеницы краснодарской селекции по аллелям глиадинкодирующих локусов. *Достижения науки и техники АПК*, 30(3), с. 51-53.
72. Метаковский, Е.В., 1990. Организация семейства глиадин-кодирующих генов – генетического маркера у пшеницы. В: *Молекулярные механизмы генетических процессов*. Москва: Наука, с.157-168.

73. Метаковский, Е., 2015. *Запасные белки зерна пшеницы. Гены, наследование, изменчивость, мутации, филогения, семеноводство, качество муки*. Lambert Academic Publishing.
74. Метаковский, Е.В., Коваль, С.Ф., Новосельская, А.Ю. и Созинов, А.А., 1986. Изучение адаптивной и селекционной ценности аллелей глиадинкодирующего локуса хромосомы 1D яровой мягкой пшеницы с помощью анализа гибридной популяции и коллекционного набора сортов. *Генетика*, 22(5), с.843-850.
75. Мінняйло, А.А., Чайка, В.М., Рибалко, Ю.В., Гавей, І.В., Павленко, А.В., Козуб, Н.О., Зана, Мухаммед Махмуд, та Мінняйло, Н.В., 2019. *Збереження біорізноманіття. Монографія*. А.А. Мінняйло ред. Київ, 2019.
76. Моргун, В.В. и Логвиненко, В.Ф., 1995. *Мутационная селекция пшеницы*. Киев: Наукова думка.
77. Мощный, І.І. та Благодарова, О.М., 2004. Успадкування стійкості до хвороб та морфологічних ознак у гібридів м'якої пшениці з інтрогресивними лініями. *Збірник наукових праць СГІ-НАЦ НАІС. – Одеса*, 6 (46), с.179-193.
78. Мощный, И.И., Файт, В.И. та Благодарова, Е.М., 2009. Идентификация и характеристика 1R(1B) замещенных линий мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 43(3), с.26-35.
79. Назаренко, М.М., 2007. Вживаність і структура врожайності як показники мутагенної депресії у першому поколінні мутантів сортів озимої м'якої пшениці. *Физиология и биохимия культурных растений*, 39(5), с.438-446.
80. Нецветаев, В.П., Образцов, И.С. и Созинов, А.А., 1982. Картирование локуса *Hrd G* в хромосоме 5 ячменя, *Молекулярные механизмы генет. процессов (V Всесоюзный симпозиум)*, Москва: Наука. с. 110.
81. Нінієва, А.К., Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Рибалка, О.І., Леонов, О.Ю., Твердохліб, О.В. та Богуславський, Р.Л., 2013. Характеристика зразків *Triticum spelta* L. за показниками якості зерна та електрофоретичними спектрами запасних білків. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 1(1), с.96-105.

82. Новосельская-Драгович, А.Ю., Крупнов, В.А., Сайфулин, Р.А. и Пухальский, В.А., 2003. Динамика генетического разнообразия саратовских сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (по глиадинкодирующим локусам) за 80-летний период научной селекции. *Генетика*, 39(10), с.1338-1346.
83. Оксьом, В.П., 2010. Вплив мутагенних чинників на рослини M_1 озимої пшениці та його зв'язок із частотою змінених форм у другому поколінні. *Физиология и биохимия культурных растений*, 42(5), с.153-162.
84. Панин, В.М. и Нецветаев, В.П., 1986. Генетический контроль глиадина и некоторых форм морфологических признаков колоса у твердой озимой пшеницы. *Научно-технический бюллетень ВСГИ (Одесса)*, 2, с.31-36.
85. Поліщук, А.М., Чеботар, С.В., Благодарова, О.М., Козуб, Н.А., Созінов, І.А. та Сиволап, Ю.М., 2010. Аналіз сортів та майже-ізогенних ліній м'якої пшениці за допомогою ПЛР з алель-специфічними праймерами до *Gli-1* та *Glu-3* локусів. *Цитология и генетика*, 44(6), с.22-31.
86. Попереля, Ф.О., 1996. Три основні генетичні системи якості зерна озимої м'якої пшениці. В: *Реалізація потен-ційних можливостей сортів та гібридів Селек-ційно-генетичного інституту в умовах України: Зб. наук. праць СГІ*. Одеса. с.117-132.
87. Попереля, Ф.А. и Созинов, А.А., 1977. Биохимическая генетика глиадина и селекция пшеницы. В: *Труды. ВАСХНИЛ*, С. 65-70.
88. Попереля, Ф.О. та Благодарова, О.М., 1998. Генетика якості зерна перших генотипів надсильної пшениці України. *Цитология и генетика*, 32(6), с.11-19.
89. Попереля, Ф.А., Бито, М. и Созинов, А.А., 1980. Связь блоков компонентов глиадина с выживаемостью растений и их продуктивностью, окраской колоса и качеством муки у гибридов F_2 от скрещивания сортов Безостая 1 и Црвена звезда. *Доклады ВАСХНИЛ*, 4, с.4-7.
90. Рибалка, О.І., 2008. Чужорідна генетична варіабельність у поліпшенні якості зерна пшениці. *Цитология и генетика*, 42(4), с.18-26.
91. Рибалка, О.І., 2011. *Якість пшениці та її поліпшення*. Київ: Логос.

92. Рибалка, О.І., Аксельруд, Д.В., Карпюк, Ю.М., Хохлов, О.М. та Нагуляк, О.І., 1997. Створення гібридів озимої м'якої пшениці з *Aegilops cylindrica*, їх вивчення та перспективи використання. *Цитология и генетика*, 31(4), с.45-51.
93. Рибалка, О.І., Червоніс, М.В., Топораш, І.Г., Сурженко, І.О., Боделан, О.Л. та Щербина, З.В., 2006. Наукове обґрунтування розробки нових методів оцінки хлібопекарської якості борошна пшениці. *Хранение и переработка зерна*, 1(79), с.43-48.
94. Рокицкий, П.Ф., 1973. *Биологическая статистика*. Минск: Вышэйшая школа.
95. Рыбалка, А.И. и Созинов, А.А., 1979. Картирование локуса *GLD 1B*, контролирующего биосинтез запасных белков мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 13(4), с.276-282.
96. Собко, Т.А., 1984. Ідентифікація локусу, який контролює синтез спирторозчинних білків ендосперму озимої пшениці. *Вісник сільськогосподарської науки*, 7, с.78-80.
97. Собко, Т.О. та Попереля, Ф.О., 1986. Частота, з якою зустрічаються алелі гліадинкодуєчих локусів у сортів м'якої озимої пшениці. *Вісник сільськогосподарської науки*, 5, с.84-87.
98. Собко, Т.А. и Созинов, А.А., 1993. Генетический контроль морфологических признаков колоса и взаимосвязь аллельной изменчивости маркерных локусов хромосом 1А и 1В озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 27(5), с.15-22.
99. Собко, Т.А. и Созинов, А.А., 1997. Картирование локусов, контролирующих морфологические признаки колоса и запасные белки зерна, в хромосоме 1А озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 31(4), с.18-26.
100. Собко, Т.А. и Созинов, А.А., 1999. Анализ генетической структуры возделываемых в Украине сортов озимой мягкой пшеницы с использованием генетических маркеров. *Цитология и генетика*, 33(5), с.30-41.
101. Созинов, А.А., 1985. *Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции*. Москва: Наука.

102. Созинов, А.А. и Попереля, Ф.А., 1974. Методика вертикального дискового электрофореза белков в крахмальном геле. *Информационный бюллетень СЭВ*, 1, с.135-138.
103. Созинов, А.А. и Попереля, Ф.А., 1977. Электрофорез глиадины как метод идентификации пшениц, у которых 1В-хромосома полностью или частично замещена 1R-хромосомой ржи. *Доклады ВАСХНИЛ*, 2, с.2-4.
104. Созинов, А.А. и Попереля, Ф.А., 1978. *Методика вертикального дискового электрофореза белков в крахмальном геле и генетический принцип классификации глиадинов*. Одесса.
105. Созинов, А.А. и Попереля, Ф.А., 1979. *Полиморфизм проламинов и селекция*. *Вестник сельскохозяйственной науки*, 10, с.21-34.
106. Созинов, И.А. и Хохлов, А.Н., 1987. Молекулярно-генетические маркеры при изучении гетерозиса озимой пшеницы. В: *Молекулярные механизмы генетических процессов*. 6 Всесозный симпозиум, Москва. С.142-143.
107. Созинов, А.А., Попереля, Ф.А. и Стаканова, А.И., 1975. Гибридологический анализ как метод изучения генетических закономерностей биосинтеза глиадины. *Научно-технический бюллетень ВСГИ*, 24, с.10-14.
108. Созинов, А.А., Стельмах, А.Ф. и Рыбалка, А.И., 1978. Гибридологический и моносомный анализ глиадинов у сортов мягкой пшеницы. *Генетика*, 14(11), с.1955-1967.
109. Созинов, И.А., Козуб, Н.А. и Хохлов, А.Н., 1994. Реципрокные различия предзиготических процессов по локусам запасных белков у растений F₁ пшеницы. *Цитология и генетика*, 28(2), с.30-35.
110. Созинов, І.О., Козуб, Н.О., Рябчун, В.К. та Созинов, О.О., 2010. Запасні білки як генетичні маркери для аналізу зразків тритикале. В: *Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 7–10 вересня 2010 р., Одеса, с.56
111. Созинов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В. та Созинов, О.О., 2012. Мутації за глиадиновими локусами, індуковані гама-опроміненням зерен F₁ м'якої пшениці, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.198-203.

112. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2014. Вплив гамма-опромінення на ознаки продуктивності м'якої пшениці в залежності від генотипу і умов вирощування *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.39-43.
113. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Кириленко, В.В., Дергачов, О.Л., та Васильківський, С.П., 2015. Ідентифікація вихідного матеріалу пшениці озимої миронівської селекції за електрофоретичними спектрами запасних білків. *Агробіологія*, 2, с.46-53.
114. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Озерненість та інші ознаки продуктивності рослин F₁ пшениці м'якої від схрещування форм з транслокаціями 1BL/1RS і 1AL/1RS. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 18, с.154-158.
115. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Порівняння груп сортів *Triticum aestivum* L. Степу і Лісостепу України за маркерами господарчо-важливих генів *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.193-198.
116. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Созінова, О.І., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Тищенко, В.М., Гусенкова, О.В., Кучерявий, І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Генотипування сортів пшениці м'якої полтавської селекції за локусами запасних білків та за геном *Tsn1* чутливості до токсину А *Pyrenophora tritici-repentis*. В: *Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 90-річчю з дня народження генетика, селекціонера, професора М.М. Чекаліна, 18–19 квітня 2019 р., Полтава, с.100-101.
117. Созінова, О.І., Козуб, Н.О. та Пірко, Н.М., 2014. Аналіз різноманітності запасних білків *Dasyurum villosum* В: *Збагачення генетичного різноманіття рослин*. Тези Міжнародної наукової наради, Харків, 8-9 жовтня 2014 р, с.128-129.

118. Стельмах, А.Ф., Файт, В.И. та Мартынюк, В.Р., 2000. Генетические системы типа и скорости развития мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 34(2), с.39-45.
119. Файт, В.И., 2003. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*, 37(5), с.57-64.
120. Фляксбергер, К.А., 1935. Пшеница — род *Triticum* L. В: *Культурная флора СССР. Том 1. Хлебные злаки. Пшеница*. Москва - Ленинград: Государственное издательство совхозной и колхозной литературы. с.17-367.
121. Хлесткина, Е.К., 2012. Гены, детерминирующие окраску различных органов пшеницы *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 16(1), с.202-216.
Цвелев, Н.Н., 1976. *Злаки СССР*. Ленинград: Наука.
122. Чернаков, В.М. и Метаковский, Е.В., 1993. Спонтанные мутации по глиадинкодирующим локусам, найденные при анализе колосового и линейного материала яровой мягкой пшеницы. *Генетика*, 29(1), с.114-124.
123. Abeyssekara, N.S., Friesen, T.L., Liu, Z., McClean, P.E., and Faris, J.D., 2010. Marker development and saturation mapping of the tan spot Ptr ToxB sensitivity locus *Tsc2* in hexaploid wheat. *Plant Genome*, 3, pp.179-189.
124. Aguiriano, E., Ruiz, M., Fite, R., and Carrillo, J.M., 2006. Analysis of genetic variability in a sample of the durum wheat (*Triticum durum* Desf.) Spanish collection based on gliadin markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53, pp.1543-1552.
125. Aguiriano, E., Ruiz, M., Fite, R., and Carrillo, J.M., 2008. Genetic variation for glutenin and gliadins associated with quality in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum*) landraces from Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 6(4), pp.599-609.
126. Altenbach, S.B., Chang, H., Simon-Buss, A., Jang, Y., Denery-Papini, S., Pineau, F., Gu, Y.Q., Huo, N., Lim, S., Kang, C., and Lee, J., 2018. Towards reducing the immunogenic potential of wheat flour: Omega gliadins encoded by the D genome of hexaploid may also harbor epitopes for the serious food allergy WDEIA. *Biomed Central Plant Biology*, 18, e.291.

127. Alvarez, J.B., Caballero, L., and Martín, L.M., 2007. Variability for morphological traits and high molecular weight glutenin subunits in Spanish spelt lines. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 5(3), pp.128-130.
128. Alvarez, M.A., Tranquilli, G., Lewis, S., Kippes, N., and Dubcovsky, J., 2016. Genetic and physical mapping of the earliness *per se* locus *Eps-A^m1* in *Triticum monococcum* identifies *EARLY FLOWERING 3 (ELF3)* as a candidate gene. *Functional & Integrative Genomics*, 16(4), pp.365–382.
129. Amieur, N., Bouguennec, A., Marcoz, C., Sourdille, P., Bourgoïn, M., Khelifi, D., and Branlard, G., 2002a. Diversity of seven glutenin and secalin loci within triticale cultivars grown in Europe. *Euphytica*, 123, pp.295-305.
130. Amieur, N., Dardevet, M., Khelifi, D. Bouguennec, A., and Branlard, G., 2002b. Allelic variation of HMW and LMW glutenin subunits, HMW secalin subunits and 75K gamma-secalins of hexaploid triticale. *Euphytica*, 123, 179-186.
131. An, X., Li, Q, Yan, Y., Xiao, Y., Hsam, S.L.K., and Zeller, F.J., 2005. Genetic diversity of European spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L. em Thell.) revealed by glutenin subunit variations at the *Glu-1* and *Glu-3* loci. *Euphytica*, 146, pp. 193-201.
132. Anderson, O. and Greene, F., 1997. The α -gliadin gene family. II. DNA and protein sequence variation, subfamily structure, and origins of pseudogenes. *Theoretical and Applied Genetics*, 95, pp.59-65.
133. Anderson, O. and Hsia, C., 2001. The wheat γ -gliadin genes: characterization of ten new sequences and further understanding of γ -gliadin gene family structure. *Theoretical and Applied Genetics* 103, pp.323-330.
134. Anderson, O.D., Gu, Y.Q., Kong, X., Lazo, G.R., and Wu, J., 2009. The wheat omega-gliadin genes: structure and EST analysis. *Functional & Integrative Genomics*, 9(3), pp.397-410.
135. Anderson, O.D., Dong, L., Huo, N., and Gu, Y.Q., 2012. A new class of wheat gliadin genes and proteins. *PLoS One*, 7(12), e52139.

136. Anderson, O.D., Huo, N., and Gu, Y.Q., 2013. The gene space in wheat: the complete γ -gliadin gene family from the wheat cultivar Chinese Spring. *Functional & Integrative Genomics*, 13(2), pp.261-73.
137. Anonymous, 2017. CAUTION: Risk of wheat stem rust in Mediterranean Basin in the forthcoming 2017 crop season following outbreaks on Sicily in 2016 [online] https://wheatrust.org/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_SR_Rresults/Sicily_CAUTION_2_February.pdf [Accessed 10 October 2020]
138. Appendino, M.L. and Slafer, G.A., 2003. Earliness *per se* and its dependence upon temperature in diploid wheat lines differing in the major gene *Eps-A^m1* alleles. *The Journal of Agricultural Science*, 141, pp.149-154.
139. Autran, J.C. and Bourdet, A., 1975. L'identification des varietes de ble: établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines du grain. *Annales de l'amélioration des plantes*, 25(3), pp.277-301.
140. Axford, D.W.E., McDermott, E.E., and Redman, D.G., 1979. Note on the sodium dodecyl sulfate test of breadmaking quality: Comparison with Pelshenke and Zeleny tests. *Cereal Chemistry*, 6(6), pp.82-584.
141. Balfourier, F., Bouchet, S., Robert, S., De Oliveira, R., Rimbart, H., Kitt, J., Choulet, F., International Wheat Genome Sequencing Consortium, BreedWheat Consortium, and Paux, E., 2019. Worldwide phylogeography and history of wheat genetic diversity. *Science Advances* 5(5), eaav0536.
142. Baracskaï, I., Balázs, G., Liu, L., Ma, W., Oszvald, M., Newberry, M., Tömösközi, S., Láng, L., Bedő, Z., and Bekes, F., 2011. A retrospective analysis of HMW and LMW glutenin alleles of cultivars bred in Martonvásár, Hungary. *Cereal Research Communications*, 39, pp.225-236.
143. Barkworth, M.E. and von Bothmer, R., 2009. Scientific Names in the Triticeae. In: G. Muehlbauer and C. Feuillet, eds. *Genetics and Genomics of the Triticeae. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*, 7. New York: Springer.
144. Bekes, F., Cavanagh, C.R., Martinov, S., Bushuk, W., and Wrigley, C.W., 2006. *The*

Gluten Composition of Wheat Varieties and Genotypes. Part II. Composition table for the HMW subunits of glutenin (3rd edition). [\[online\] https://www.cerealsgrains.org/initiatives/definitions/Documents/GlutenFree/II_HMW_Subunits.pdf](https://www.cerealsgrains.org/initiatives/definitions/Documents/GlutenFree/II_HMW_Subunits.pdf) [Accessed 1 September 2020].

145. Bellil, I., Bouguennec, A., and Khelifi, D., 2010. Diversity of seven glutenin and secalin loci within Triticale cultivars grown in France. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 38(2), pp. 48-55.
146. Bellil, I., Hamdi, O., and Khelifi, D., 2014. Diversity of five glutenin loci within durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum* (Desf.) Husn.) germplasm grown in Algeria. *Plant Breeding*, 133, pp.179-183.
147. Benito, C., Frade, J.M., Orellana, J., and Carrillo, J.M., 1990. Linkage and cytogenetic maps of genes controlling endosperm storage proteins and isozymes in rye (*Secale cereale* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 79, pp.347-352.
148. Bennet, M.D. and Smith, J.B., 1975. Confirmations of the identification of rye chromosomes in 1B/1R wheat-rye substitution and translocation lines. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 17, pp.117-120.
149. Bernhardt, N., 2015. Taxonomic Treatments of Triticeae and the Wheat Genus *Triticum*. In: M. Molnar, C. Ceoloni, and J. Doležel, eds. *Alien Introgression in Wheat. Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics*. Springer International Publishing Switzerland. pp.1-20.
150. Bhattacharya, S., 2017. Deadly new wheat disease threatens Europe's crops. *Nature*, 542, pp.145-146.
151. Blanco, A., Bellomo, M.P., Cenci, A., De Giovanni, C., D'Ovidio, R., Iacono E., Laddomada, B., Pagnotta, M.A., Porceddu, E., Sciancalepore, A., Simeone, R., and Tanzarella, O.A., 1998. A genetic linkage map of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 97, pp.721-728.
152. Borzouei, A., Kafi, M., Khazaei, H., Naseriyan, B., and Majdabadi, A., 2010. Effects of gamma radiation on germination and physiological aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Pakistan Journal of Botany*, 42(4), pp.2281-2290.

153. Boychenko, S., Voloshchuk, V., Movchan, Ya., Serdjuchenko, N., Tkachenko, V., Tyshchenko, O., and Savchenko, S., 2016. Features of climate change un Ukraine: scenarios, consequences for nature and agroecosystems. *Proceedings of the National Aviation University*, 69(4), pp.96-113.
154. Branlard, G., Autran, J.C., and Monneveux, P., 1989. High molecular weight glutenin subunit in durum wheat (*T. durum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 78(3), pp.353-358.
155. Branlard, G., Dardevet, M., Saccomano, Lagoutte, R. F. and Gourdon, J., 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica*, 119, pp. 59–67.
156. Branlard, G., Dardevet, M., Amiour, N., and Igrejas, G., 2003. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, pp.669-679.
157. Branlard, G., Giraldo, P., He, Z., Igrejas, G., Ikeda, T.M., Janni, M., Labuschagne, M.T., Wang, D., Wentzel, B., and Zhang, K., 2020. Contribution of genetic resources to grain storage protein composition and wheat quality. In: G. Igrejas, T. Ikeda, and C. Guzmán, eds. *Wheat Quality for Improving Processing and Human Health*. Springer, Cham.
158. Britt, A.B., 1996. DNA damage and repair in plant. *Annual review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, pp. 75–100.
159. Brzezinski, W. and Mendelewski, P., 1989. Improved PAGE procedure for identification of wheat, barley and oat cultivars, *XII Eucarpia Congress*. 1989, 28-2.
160. Bushuk, W. and Zillman, R.R., 1978. Wheat cultivar identification by gliadin electrophorograms. 1. Apparatus, method, and nomenclature. *Canadian Journal of Plant Science*, 58, pp.505-515.
161. Caballero, L., Martín, L.M., and Alvarez, J.B., 2004. Intra-and interpopulational diversity for HMW gluteinin subunits in Spanish spelt wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 51, pp.175-181.

162. Caballero, L., Martín, L.M., and Alvarez, J.B., 2008. Genetic diversity in Spanish populations of *Triticum spelta* L. (*escanda*): example of an endangered genetic resource. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55, pp.675-682.
163. Caballero, L., Peña, R.J., Martín, L.M., and Alvarez, J.B., 2010. Characterization of Mexican Creole wheat landraces in relation to morphological characteristics and HMW glutenin subunit composition. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57, pp.657-665.
164. Cai, X. and Liu, D., 1989. Identification of a 1B/1R wheat-rye chromosome translocation. *Theoretical and Applied Genetics*, 77, pp.81-83.
165. Carrillo, J.M., Vazquez, J.F. and Orellana, J., 1990. Linkage relationships between the loci *Sec 1* and *Sec 3* in rye (*Secale cereale* L.). *Heredity*, 64, pp.125-130.
166. Carrillo, J.M., Vazquez, J.F., and Orellana, J., 1992. Identification and mapping of the *Gli-R3* locus on chromosome 1R of rye (*Secale cereale* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 84, pp.237-241.
167. Carrillo, J. M., Martinez, M. C., Moita Brites, C., Nieto-Taladriz, M.Y., and Vasquez, J. F., 2000. Relationship between endosperm proteins and quality in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). In: C. Royo, M.M. Nachit, N. DiFonzo, and J.L. Araus, eds. *Durum wheat improvement in the Mediterranean countries: New Challenge*. Seminaires Mediterraneennes 40, pp. 463-467.
168. Carver, B. F. and Rayburn, A.L., 1994. Comparison of related wheat stocks possessing 1B or 1RS.1BL chromosomes: Agronomic performance. *Crop Science*, 34(6), pp.1505-1510.
169. Cassidy, B., Dvorak, J., and Anderson, O., 1998. The wheat low-molecular-weight glutenin genes: characterization of six new genes and progress in understanding gene family structure. *Theoretical and Applied Genetics*, 96, pp.743-750.
170. Chacón, E.A., Vázquez, F.J., Giraldo P., Carrillo, J.M., Benavente, E., and Rodríguez-Quijano, M., 2020. Allelic variation for prolamins in spanish durum wheat landraces and its relationship with quality traits. *Agronomy*, 10(1), e.136.

171. Chaudhary, H.K., Kaila, V., Rather, S.A., Badiyal, A., Hussain, W., Jamwal, N.S., and Mahato, A., 2014. *Wheat. Alien Gene Transfer in Crop Plants. Vol. 2 Achievements and Impacts*. Springer Science+Business Media, LLC. pp.1-26.
172. Chee, P.W., Talbert, L.E., and Lavin, M., 1995. Molecular analysis of evolutionary patterns in U genome wild wheats. *Genome*, 38(2), pp. 290-297.
173. Chegdali, Y., Ouabbou, H., Essamadi, A., Cervantes, F., Ibba, M.I., and Guzmán, C., 2020. Assessment of the glutenin subunits diversity in a durum wheat (*T. turgidum ssp. durum*) collection from Morocco. *Agronomy*, 10(7), e.957.
174. Chen, P.D., Qi, L.L., Zhou, B., Zhang, S.Z., and Liu, D.J., 1995. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat–*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theoretical and Applied Genetics*, 91, pp.1125-1128.
175. Chen, T., Tantasawat, P.A., Wang, W., Gao, X., and Zhang, L., 2018. Population structure of Chinese southwest wheat germplasms resistant to stripe rust and powdery mildew using the DArT-seq technique. *Ciência Rural, Santa Maria*, 48(4), e20160066.
176. Chernakov, V.M. and Metakovsky, E.V., 1994. Diversity of gliadin-coding locus allelic variants and evaluation of genetic similarity of common wheat varieties from different breeding centers. *Genetika*, 30, pp.509-517.
177. Cho, K., Beom, H.R., Jang, Y.R., Altenbach, S.B., Vensel, W.H., Simon-Buss, A., Lim, S.H., Kim, M.G., and Lee, J.Y., 2018. Proteomic Profiling and Epitope Analysis of the Complex α -, γ -, and ω -Gliadin Families in a Commercial Bread Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 19(9), e.818.
178. Ciaffi, M., Lafiandra, D., Porceddu, E. and Benedettelli, S., 1993. Storage-protein variation in wild emmet wheat (*Triticum turgidum ssp. dicoccoides*) from Jordan and Turkey. I. Electrophoretic characterization of genotypes 2. *Theoretical and Applied Genetics*, 86, pp.474-480
179. Clark-Carter, D., 1997. *Doing Quantitative Psychological Research: From Design to Report*. Psychology Press.
180. Clarke, B., Mukai, Y., and Appels, R., 1996. The Sec-1 locus on the short arm of

- chromosome 1R of rye (*Secale cereale*). *Chromosoma*, 105, pp.269-275.
181. Clarke, B.C. and Appels, R., 1999. Sequence variation at the *Sec-1* locus of rye, *Secale cereale* (*Poaceae*). *Plant Systematics and Evolution*, 214, pp.1-14.
182. Clements, R.L., 1988. A continuous acetic acid system for polyacrylamide gel electrophoresis of gliadins and other prolamines. *Electrophoresis*, 9(2), pp.90-93.
183. Cockram, J., Jones, H., Leigh, F.J., O'Sullivan, D., Powell, W., Laurie, D.A., and Greenland, A.J., 2007. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), pp.1231-1244.
184. Colas, I., Shaw, P., Prieto, P., Wanous, M., Spielmeyer, W., Mago, R., and Moore, G., 2008. Effective chromosome pairing requires chromatin remodeling at the onset of meiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105(16), pp.6075-6080.
185. Cox, T.S., Raupp, W.J., and Gill, B.S., 1994. Leaf rust-resistance genes *Lr41*, *Lr42*, and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Science*, 34, pp.339-343.
186. Critchley, B.R., 1998. Literature review of sunn pest *Eurygaster integriceps* Put. (*Hemiptera, Scutelleridae*). *Crop Protection*, 7(4), pp.271-287.
187. Cruz, E., Espitia-Rangel, E., Villasenor-Mir, H., Molina-Galan, J., Riquelme, I., Santacruz, A., and Peña, R., 2010. Genetic diversity of glutenins and gliadins in Mexican bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agrociencia*, 44, pp.187-195.
188. Czarnecki, E.M and Lukow, O.M., 1992. Linkage of stem rust resistance gene *Sr33* and the gliadin (*Gli-D1*) locus on chromosome 1DS. *Genome*, 35, pp.565-568.
189. D'Ovidio, R. and Masci, S., 2004. The low-molecular-weight glutenin subunits of wheat gluten. *Journal of Cereal Science*, 39, pp.321-339.
190. Dakouri, A., McCallum, B.D., Walichnowski, A.Z., and Cloutier, S., 2010. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(2), pp.373-384.

191. Darlington, C.D., 1939. Misdivision and the genetics of the centromere. *Journal of Genetics*, 37, pp.341-364.
192. De Pace, C., Snidaro, D., Ciaffi, M., Vittori, D., Ciofo, A., Cenci, A., Tanzarella, O.A., Qualset, C.O., and Scarascia Mugnozza, G.T., 2001. Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality. *Euphytica*, 117, pp.67-75.
193. De Pace, C., Vaccino, P., Cionini, P.G., Pasquini, M., Bizzarri, M. and Qualset, C.O., 2011. *Dasypyrum*. In: C. Kole, ed. *Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Cereals*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 85-292.
194. Diab, A., Kantety, R.V., Ozturk N.Z., Benscher, D., Nachit, M.V., and Sorrells, M.E., 2008. Drought - inducible genes and differentially expressed sequence tags associated with components of drought tolerance in durum wheat. *Scientific Research and Essay*, 3, pp.9-26.
195. Diethelm, M., Schmolke, M., Groth, J., Friedt, W., Schweizer, G., and Hartl, L., 2014. Association of allelic variation in two *NPRI*-like genes with *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Molecular Breeding*, 34(1), pp.31-43.
196. Dilbirligi, M., Erayaman, M., Sandhu, D., Sidhu, D., and Gill, K.S., 2004. Identification of wheat chromosomal regions containing expressed resistance genes. *Genetics*, 166, pp.461-481.
197. Dong, L., Zhang, X., Liu, D., Fan, H., Sun, J., Zhang, Z., Qin, H., Li, B., Hao, S., Li, Z., Wang, D., Zhang, A., and Ling, H.Q., 2010. New insights into the organization, recombination, expression and functional mechanism of low molecular weight glutenin subunit genes in bread wheat. *PLoS One*, 5(10), e13548.
198. Dong, Z., Yang, Y., Li, Y., Zhang, K., Lou, H., An, X., Dong, L., Gu, Y.Q., Anderson, O.D., Liu, X., Qin, H., and Wang, D., 2013. Haplotype variation of *Glu-D1* locus and the origin of *Glu-D1d* allele conferring superior end-use qualities in common wheat. *PLoS One*, 8(9), e74859.
199. Dong, Z., Yang, Y., Zhang, K., Li, Y., Wang, J., Wang, Z., Liu, X., Qin, H., and Wang, D., 2017. Development of a new set of molecular markers for examining *Glu-A1* variants in common wheat and ancestral species. *PLoS One*, 12(7), e0180766.

200. Dreisigacker, S., Xiao, Y., Sehgal, D., Guzman, C., He, Z., Xia, X., and Peña, R.J., 2020. SNP markers for low molecular glutenin subunits (LMW-GSs) at the *Glu-A3* and *Glu-B3* loci in bread wheat. *PLoS One*, 15(5), e0233056.
201. Du, X., Ma, X., Min, J., Zhang, X., and Jia, Z., 2018. Development of a wheat-*Aegilops searsii* substitution line with positively affecting Chinese steamed bread quality. *Breeding Science*, 68(2), pp.289-293.
202. Du, X., Xia, B., He, F., and Ren, M., 2019a. 1Mx2.1, a novel high-molecular-weight glutenin subunit from *Aegilops comosa* and its relationship to high-quality dough. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 17(4), pp.379-381.
203. Du, X., Jia, Z., Yu, Y., Wang, S., Che, B., Ni, F., and Bao, Y., 2019b. A wheat-*Aegilops umbellulata* addition line improves wheat agronomic traits and processing quality. *Breeding Science*, 69(3), pp.503-507.
204. Dubcovsky, J. and Dvorak, J., 2007. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 316(5833), pp.1862-1866.
205. Dubcovsky, J., Luo, M.-C., Zhong, G.Y., Bransteitter, R., Desai, A., Kiliann, A., Kleinhofs, A., and Dvorzak, J., 1996. Genetic map of diploid wheat, *Triticum monococcum* L., and its comparison with maps of *Hordeum vulgare* L. *Genetics*, 143, pp. 983–999.
206. Dubcovsky, J., Echaide, M., Giancola, S., Rousset, M., Luo, M.C., Joppa, L.R., and Dvorak, J., 1997. Seed-storage-protein loci in RFLP maps of diploid, tetraploid, and hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 95, pp.1169-1180.
207. DuPont, F.M., Vensel, W.H., Encarnacao, T., Chan, R. and Kasarda, D.D., 2004. Similarities of omega gliadins from *Triticum urartu* to those encoded on chromosome 1A of hexaploid wheat and evidence of their post-translational processing. *Theoretical and Applied Genetics*, 108, pp.1299-1308.
208. DuPont, F.M., Chan, R., Lopez, R., and Vensel, W.H., 2005. Sequential extraction and quantitative recovery of gliadins, glutenins, and other proteins from small samples of wheat flour. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(5), 1575-1584.

209. Dupont, F.M., Vensel, W.H., Tanaka, C.K., Hurkman, W.J., and Altenbach, S.B., 2011. Deciphering the complexities of the wheat flour proteome using quantitative two-dimensional electrophoresis, three proteases and tandem mass spectrometry. *Proteome Science*, 9, e.10.
210. Dvořák, J., 1972. Genetic variability in *Aegilops speltoides* affecting homoeologous pairing in wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 14, pp.371-380.
211. Dvořák, J. and Chen, K.-C., 1984. Distribution of nonstructural variation between wheat cultivars along chromosome arm 6Bp: evidence from the linkage map of the arm. *Genetics*, 106, pp.325-333.
212. Dvořák, J., Deal, K.R., Luo, M.-C., You, F.M., Borstel, K.V., and Dehghani, H., 2012. The origin of spelt and free-threshing hexaploid wheat. *The Journal of Heredity*, 103(3), pp. 426-441.
213. Earl, D.A. and von Holdt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), pp.359-361.
214. Effertz, R.J., Anderson, J.A., and Francl, L.J., 2001. Restriction fragment length polymorphism mapping of resistance to two races of *Pyrenophora tritici-repentis* in adult and seedling wheat. *Phytopathology*, 91, pp.572-578.
215. Ehdaie, B., Whitkus, R., and Waines, J., 2003. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. *Crop Science*, 43, pp.710-717.
216. El-Feki, W., Byrne, P.F., Reid, S.D., and Haley, S.D., 2018. Mapping quantitative trait loci for agronomic traits in winter wheat under different soil moisture levels. *Agronomy*, 8, e.133.
217. Evanno, G., Regnaut, S., and Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), pp.2611-2620.
218. Faris, J.D., Anderson, J.A., Francl, L.J., and Jordahl, J.G., 1997. RFLP mapping of resistance to chlorosis induction by *Pyrenophora tritici-repentis* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, pp.98-103.

219. Faris, J.D., Zhang, Z., Lu, H., Lu, S., Reddy, L., Cloutier, S., Fellers, J.P., Meinhardt, S.W., Rasmussen, J.B., Xu, S.S., Oliver, R.P., Simons, K.J., and Friesen, T.L., 2010. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107(30), pp.13544-13549.
220. Farkas A., Molnár I., Dulai S., Rapi S., Oldal V., Cseh A., Kruppa K., and Molnár-Láng M., 2014. Increased micronutrient content (Zn, Mn) in the 3Mb(4B) wheat – *Aegilops biuncialis* substitution and 3Mb.4BS translocation identified by GISH and FISH. *Genome*, 57, pp.61-67.
221. Feillet, P., Ait-Mouh, O., Kobrehel, K., and Autran, J.C., 1988. The role of low molecular weight glutenin proteins in the determination of cooking quality of pasta products: an overview. *Cereal Chemistry*, 66, pp.26-30.
222. Feldman, M.I., Levy, A.A., Fahima, T., and Korol, A., 2012. Genomic asymmetry in allopolyploid plants: wheat as a model. *Journal of Experimental Botany*, 63(14), 5045-5059.
223. Felix, I., Martinant, J.P., Bernard, M., Bernard, S., and Branlard, G., 1996. Genetic characterization of storage proteins in a set of F₁-derived haploid lines in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 92(3-4), pp.340-346.
224. Feuillet, C., Schachermayr, G., and Keller, B., 1997. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the *Lr10* disease resistance locus of wheat. *The Plant Journal*, 11, pp.45-52.
225. Filip, E., 2018. Composition of high molecular weight glutenin subunits in Polish common wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Food Quality*, 2018, e.2473420.
226. Finn, D., Lukow, O.W., Bushuk, W. and DePauw, R.M., 1994. Milling and baking quality of 1BL/1RS translocation wheats. I. Effects of genotype and environment. *Cereal Chemistry*, 71(2), pp.189-195.
227. Flambeau, M., Redl, A., and Respondek F., 2017. Proteins from wheat: sustainable production and new developments in nutrition-based and functional applications. In:

- S.R. Nadathur, J.P.D. Wanasundara, and L. Scanlin, eds. *Sustainable Protein Sources*. Elsevier Inc. pp. 67-78,
228. Fluch, S., Kopecky, D., Burg, K., Šimková, H., Taudien, S., Petzold, A., Kubaláková, M., Platzer, M., Berenyi, M., Krainer, S., Doležel, J., and Lelley, T., 2012. Sequence composition and gene content of the short arm of rye (*Secale cereale*) chromosome 1. *PLoS One*, 7(2), e30784.
229. Friebe, B., Jiang, J., Raupp, W.J., and McIntosh, R.A., 1996. Gill BS. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: Current status. *Euphytica*, 91, pp.59-87.
230. Froidmont, D. de, 1998. A co-dominant marker for the 1BL/1RS wheat-rye translocation via multiplex PCR. *Journal of Cereal Science*, 27(3), pp.229-232.
231. Furtado, A., Bundock, P.C., Banks, P.M., Fox, G., Yin, X., and Henry, R.J., 2015. A novel highly differentially expressed gene in wheat endosperm associated with bread quality. *Scientific Reports*, 5, e.10446.
232. Galili, G. and Feldman, M., 1984. Mapping of glutenin and gliadin genes located on chromosome 1B of common wheat. *Molecular and General Genetics*, 193, pp.293-298.
233. Gallili, G., Felsenburg, T., Levy, A.A., Altschuler, Y., and Feldman, M., 1988. Inactivity of high-molecular-weight glutenin genes in wild diploid and tetraploid wheats. Proceed. of the 7th International Wheat Genetics Symposium. Vol. 1. Eds. T.E. Millwe and R.M.D. Koebner, Cambridge, 13–16 July, 1988. pp.81-86.
234. Gao, S., Gu, Y.Q., Wu, J., Coleman-Derr, D., Huo, N., Crossman, C., Jia, J., Zuo, Q., Ren, Z., Anderson, O.D., and Kong, X., 2007. Rapid evolution and complex structural organization in genomic regions harboring multiple prolamin genes in the polyploid wheat genome. *Plant Molecular Biology*, 65(1-2), 189-203.
235. Gao, X., Appelbee, M.J., Mekuria, G.T., Chalmers, K.J., and Mather, D.E., 2012. A second 'overexpression' allele at the *Glu-B1* high-molecular-weight glutenin locus of wheat: sequence characterisation and functional effects. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(2), pp.333-343.

236. Garg, M., Kumar, R., Singh, R.P., and Tsujimoto, H., 2014. Development of an *Aegilops longissima* substitution line with improved bread-making quality. *Journal of Cereal Science*, 60(2), pp.389-396.
237. Garg, M., Tsujimoto, H., Gupta, R.K., Kumar, A., Kaur, N., Kumar, R., Chunduri, V., Sharma, N.K., Chawla, M., Sharma, S., and Munday, J.K., 2016. Chromosome specific substitution lines of *Aegilops geniculata* alter parameters of bread making quality of wheat. *PLoS One*, 11(10), e0162350.
238. Gawron'ski, P., Ariyadasa, R., Himmelbach, A., Poursarebani, N., Kilian, B., Stein, N., Steuernagel, B., Hensel, G., Kumlehn, J., Sunish Kumar Sehgal, S.K., Gill, B.S., Gould, P., Hall, A., and Schnurbusch, T., 2014. A distorted circadian clock causes early flowering and temperature-dependent variation in spike development in the *Eps-3A^m* mutant of einkorn wheat. *Genetics*, 196(4), pp.1253-1261.
239. Gianibelli, M.C., Lagudah, E.S., Wrigley, C.W., and MacRitchie, F., 2002a. Biochemical and genetic characterization of a monomeric storage protein (T₁) with an unusually high molecular weight in *Triticum tauschii*. *Theoretical and Applied Genetics*, 104, pp.497-504.
240. Gianibelli, M.C., Masci, S., Larroque, O.R., Lafiandra, D., and MacRitchie, F., 2002b. Biochemical characterisation of a novel polymeric protein subunit from bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Cereal Science*, 35, pp.265-276.
241. Gill, B.S and Kimber, G., 1977. Recognition of translocations and alien chromosome transfers in wheat by the Giemsa C-banding technique. *Crop Science*, 17, pp.264-266.
242. Gill, B.S., Friebe, B.R., and White, F.F., 2011. Alien introgressions represent a rich source of genes for crop improvement. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108(19), 7657-7658.
243. Gill, H.S., Li, C., Sidhu, J.S., Liu, W., Wilson, D., Bai, G., Gill, B.S., and Sehgal, S.K., 2019. Fine mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr42*. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10), e.2445.
244. Giraldo, P., Ruiz, M., Ibba, M.I., Morris, C.F., Labuschagne, M.T., and Igrejas, G., 2020. Durum wheat storage protein composition and the role of LMW-GS in quality.

- In: Igrejas G., Ikeda T., Guzmán C. (eds) *Wheat Quality For Improving Processing And Human Health*. Springer, Cham.
245. Goel, S., Singh, K., Singh, B., Grewal, S., Dwivedi, N., Alqarawi, A.A., Abd Allah, E.F., Ahmad, P., and Singh, N.K., 2019. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population. *PLoS ONE*, 14(3), e0200669.
246. Goncharov, N.P., 2011. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Systematics and Evolution*, 295, pp.1-11.
247. Graybosch, R.A., Peterson, C.J., Hansen, L., Worrall, E.D., Shelton, D.R., and Lukaszewski, A., 1993. Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocation lines. *Journal of Cereal Science*, 17(2), 95-106.
248. Graybosch, R., Bai, G., Amand, P.St., and Sarath, G., 2019. Persistence of rye (*Secale cereale* L.) chromosome arm 1RS in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs of the Great Plains of North America. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66, pp.941-950.
249. Graybosch, R.A., Lee, J.-H., Peterson, C.J., Porter, D.R., and Chung, O.K., 1999. Genetic, agronomic and quality comparisons of two two 1AL.1RS. wheat-rye chromosomal translocations. *Plant Breeding*, 118, pp.125-131.
250. Grigg, D., 1995. The pattern of world protein consumption. *Geoforum*, 26(1), pp.1-17.
251. Gu, Y. Q., Coleman-Derr, D., Kong, X., and Anderson, O.D., 2004a. Rapid genome evolution revealed by comparative sequence analysis of orthologous regions from four Triticeae genomes. *Plant Physiology*, 135(1), pp. 459-470.
252. Gu, Y.Q., Crossman, C., Kong, X., Luo, M., You, F.M., Coleman-Derr, D., Dubcovsky, J., and Anderson, O.D., 2004b. Genomic organization of the complex alpha-gliadin gene loci in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(3), pp.648-57.
253. Gu, Y.Q., Salse, J., Coleman-Derr, D., Dupin, A., Crossman, C., Lazo, G.R., Huo, N., Belcram, H., Ravel, C., Charmet, G., Charles, M., Anderson, O.D., and

- Chalhoub, B., 2006. Types and rates of sequence evolution at the high-molecular-weight glutenin locus in hexaploid wheat and its ancestral genomes. *Genetics*, 174(3), 1493-1504.
254. Gu, Y.Q., Wanjugi, H., Coleman-Derr, D., Kong, X., and Anderson, O.D., 2010. Conserved globulin gene across eight grass genomes identify fundamental units of the loci encoding seed storage proteins. *Functional & Integrative Genomics*, 10(1), pp. 111-122.
255. Gujral, N., Freeman, H.J., and Thomson, A.B.R., 2012. Celiac disease: Prevalence, diagnosis, pathogenesis and treatment. *World Journal of Gastroenterology*, 18(42), pp.6036-6059.
256. Gupta, R.B and Shepherd, K.W., 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutelin. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, pp.65-74.
257. Gustafson, D.I., Horak, M.J., Rempel, C.B., Metz, S.G., Gigax, D.R., and Hucl, P., 2005. An empirical model for pollen-mediated gene flow in wheat. *Crop Science*, 45, pp.1286-1294.
258. Haldane, J.B.S. and Waddington, C.H., 1931. Inbreeding and linkage, *Genetics*, 16, pp.357-374.
259. Hammer, K., 1980. Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzensortimenten: *Aegilops* L. *Kulturpflanze* 28, pp.33-180.
260. Hao, Y., Chen, Z., Wang, Y., Bland, D., Parks, R., Cowger, C., and Johnson, J., 2012. Identification of *Pm8* suppressor at the *Pm3* locus in soft red winter wheat. *Crop Science*, 52, pp.2438-2445.
261. Hao, M., Zhang, L., Ning, S., Huang, L., Yuan, Z., Wu, B., Yan, Z., Dai, S., Jiang, B., Zheng, Y., and Liu, D., 2020. The resurgence of introgression breeding, as exemplified in wheat improvement. *Frontiers in Plant Science*, 11, e.252.
262. Hartl, D. and Clark, A., *Principles of Population Genetics*, Sinauer, Sunderland, MA, 1997.

263. Henkrar, F., El-Haddoury, J., Iraqi, D., Bendaou, N., and Udupa, S.M., 2017. Allelic variation at high-molecular weight and low-molecular weight glutenin subunit genes in Moroccan bread wheat and durum wheat cultivars. *3 Biotech*, 7(5), e.287.
264. Henry, Y. and de Buyser, J., 1985. Effect of the 1B/1R translocation on anther culture ability in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Reports*, 4, pp.307-310.
265. Heun, M., Friebe, B., and Bushuk, W., 1990. Chromosomal location of the powdery mildew resistance gene of Amigo wheat. *Phytopathology*, 80, pp.1129-1133.
266. Hiebert, C.W., Thomas, J.B., McCallum, B.D., and Somers, D.J., 2008. Genetic Mapping of the Wheat Leaf Rust Resistance Gene *Lr60* (*LrW2*). *Crop Science*, 48, pp.1020-1026.
267. Howell, T., Hale, I., Jankuloski, L., Bonafede, M., Gilbert, M., and Dubcovsky, J., 2014. Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status. *Theoretical and Applied Genetics*, 127, pp.2695-2709.
268. Howell, T., Moriconi, J.I., Zhao, X., Hegarty, J., Fahima, T., Santa-Maria, G.E., and Dubcovsky, J., 2019. A wheat/rye polymorphism affects seminal root length and yield across different irrigation regimes. *Journal of Experimental Botany*, 70(15), pp.4027-4037.
269. Howes, N.K., 1986. Linkage between the *Lr10* gene conditioning resistance to leaf rust, two endosperm proteins, and hairy glumes in hexaploid wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 28, pp.595-600.
270. Howes, N.K., Lukow, O.M., Dawod, M.R., and Bushuk, W., 1989. Rapid detection of the 1BL/1RS chromosome translocation in hexaploid wheats by monoclonal antibodies. *Journal of Cereal Science*, 10(1), pp.1-4.
271. Hsam, S.L.K. and Zeller, F.J., 1997. Evidence of allelism between genes *Pm8* and *Pm17* and chromosomal location of powdery mildew and leaf rust resistance genes in the common wheat cultivar 'Amigo'. *Plant Breed.*, 116(2), pp. 119–122.
272. Hsam, S.L.K., Mohler, V., Hartl, L., Wenzel, G., and Zeller, F.J., 2000. Mapping of powdery mildew and leaf rust resistance genes on the wheat–rye translocated chromosome T1BL.1RS using molecular and biochemical markers. *Plant Breeding*,

- 2000, 119(1), pp. 87–9.
273. Hsia, C. and Anderson, O., 2001. Isolation and characterization of wheat ω -gliadin genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 103, pp.37-44.
274. Huang, L., Brooks, S.A., Li, W., Fellers, J.P., Trick, H.N., and Gill, B.S., 2003. Map-based cloning of leaf rust resistance gene *Lr21* from the large and polyploid genome of bread wheat. *Genetics*, 164(2), pp.655-664.
275. Hucl, P. and Matus-Cadriz, M., 2001. Isolation distances for minimizing out-crossing in spring wheat. *Crop Science*, 41, pp.1348-1351.
276. Huo, N., Zhu, T., Zhang, S., Mohr, T., Luo, M.-C., Lee, J.-Y., Distelfeld, A., Altenbach, S., and Gu, Y.Q., 2019. Rapid evolution of α -gliadin gene family revealed by analyzing *Gli-2* locus regions of wild emmer wheat. *Functional & Integrative Genomics*, 19, pp.993-1005.
277. Hurni, S., Brunner, S., Buchmann, G., Herren, G., Jordan, T., Krukowski, P., Wicker, T., Yahiaoui, N., Mago, R., and Keller, B., 2013. Rye *Pm8* and wheat *Pm3* are orthologous genes and show evolutionary conservation of resistance function against powdery mildew. *Plant Journal*, 76(6), pp.957-969.
278. Hussain, A. and Lukow, O.M., 1994. Characterization of the 1B/1R translocation in wheat using water extractable protein concentrate. *Euphytica*, 78(1/2), pp.109-113.
279. Hyne, V., Kearsey, M.J., Martinez, O., Gang, W., and Snape, J.W., 1994. A partial genome assay for quantitative trait loci in wheat (*Triticum aestivum*) using different analytical techniques. *Theoretical and Applied Genetics*, 89, pp.735-741.
280. Ibba, M.I., Kiszonas, A.M., and Morris, C.F., 2017. Evidence of intralocus recombination at the *Glu-3* loci in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 130, pp.891-902.
281. Igrejas, G., Guedes-Pinto, H., Carnide, V., and Branlard, G., 1999a. The high and low molecular weight glutenin subunits and ω -gliadin composition of bread and durum wheats commonly grown in Portugal. *Plant Breeding*, 118, pp.297-302.
282. Igrejas, G., Guedes-Pinto, H., Carnide, V., and Branland, G., 1999b. Seed storage protein diversity in triticale varieties grown in Portugal. *Plant Breeding*, 118, pp.303-306.

283. Irfaq, M. and Nawab, K., 2001. Effect of gamma irradiation on some morphological characteristics of three wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *OnLine Journal of Biological Sciences*, 1 (10), pp.935-937.
284. Islam-Faridi, M.N. and Mujeeb-Kazi, A., 1995. Visualization of *Secale cereale* DNA in wheat germ plasm by fluorescent *in situ* hybridization. *Theoretical and Applied Genetics*, 90(5), pp.595-600.
285. Jackson, E., Holt, L., and Payne, P., 1985. *Glu-B2*, a storage protein locus controlling the D group of LMW glutenin subunits in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Genetical Research*, 46(1), pp.11-17.
286. Janni, M., Cadonici, S., Bonas, U., Grasso, A., Dahab, A.A.D., Visioli, G., Pignone, D., Ceriotti, A., and Marmioli, N., 2018. Gene-ecology of durum wheat HMW glutenin reflects their diffusion from the center of origin. *Scientific Reports*, 8, e.16929.
287. Javornik, B., Sinkovic, T., Vapa, L., Koebner, R.M.D., and Rogers, W.J., 1991. A comparison of methods for identifying and surveying the presence of 1BL.1RS translocations in bread wheat. *Euphytica*, 54(1), pp.43-53.
288. Jiang, Q.-T., Wei, Y.-M., Andre L., Lu Z. -X., Pu Z. -E., Peng Y. -Y., and Zheng Y. -L., 2010. Characterization of ω -secalin genes from rye, triticale, and a wheat 1BL/1RS translocation line. *Journal of Applied Genetics*, 51, pp.403-411.
289. Jiang, Q.T., Ma, J., Wei, Y.M., Liu, Y.X., Lan, X.J., Dai, S.F., Lu, Z.X., Zhao, S., Zhao, Q.Z., and Zheng, Y.L., 2012. Novel variants of HMW glutenin subunits from *Aegilops* section Sitopsis species in relation to evolution and wheat breeding. *BMC Plant Biology*, 12, e.73.
290. Johansson, E., Henriksson, T., Prieto-Linde, M.L., Andersson, S., Ashraf, R., and Rahmatov, M., 2020. Diverse Wheat-Alien Introgression Lines as a Basis for Durable Resistance and Quality Characteristics in Bread Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 11, e.1067.
291. Jones, R.W., Taylor, N.W., and Senti, F.R., 1959. Electrophoresis and fractionation of wheat gluten. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 84, pp.363-376.

292. Jones, S.S., Dvorak, J., and Qualset, C.O., 1990. Linkage relations of *Gli-D1*, *Rg2*, and *Lr21* on the short arm of chromosome 1D in wheat. *Genome*, 33(6), pp.937-940.
293. Jones, S.S., Dvorak, J., Knott, D.R., and Qualset, C.O., 1991. Use of double-ditelosomic and normal chromosome 1D recombinant substitution lines to map *Sr33* on chromosome arm 1DS in wheat. *Genome*, 34, pp.505-508.
294. Jones, P.D., Lister, D.H., Osborn, T.J., Harpham, C., Salmon, M., and Morice, C.P., 2012. Hemispheric and large-scale land surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2010. *Journal of Geophysical Research*, 117, e.D05127.
295. Joukhadar, R., Daetwyler, H.D., Bansal, U.K., Gendall, A.R., and Hayden, M.J., 2017. Genetic diversity, population structure and ancestral origin of Australian wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8, e.2115.
296. Juhász, A., Belova, T., Florides, C.G., Maulis, C., Fischer, I., Gell G., Birinyi, Z., Ong, J., Keeble-Gagnère, G., Maharajan, A., Ma, W., Gibson, P., Jia, J., Lang, D., Mayer, K.F.X., Spannagl, M., International Wheat Genome Sequencing Consortium, Tye-Din, JA, Appels, R, and Olsen, OA., 2018. Genome mapping of seed-borne allergens and immunoresponsive proteins in wheat. *Science Advances*, 4(8), eaar8602.
297. Karelov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Sozinova, O., Mavromatis, A.G., and Xynias, I.N., 2019. Molecular detection of resistance to biotic stress conditions in spring bread wheat cultivars. In: A. Theodoridis, et al., eds., Innovative approaches and applications for sustainable rural development. Springer Nature Switzerland AG: Springer Earth System Sciences, pp.305-324.
298. Karki, D., Wyant III, W., Berzonsky, W.A., and Glover, K.D., 2014. Investigating physiological and morphological mechanisms of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with 1RS translocation. *American Journal of Plant Sciences*, 5(13), pp.1936-1944.
299. Kasarda, D.D., Adalsteins, E., Lew, E.J., Lazo, G.R., and Altenbach, S.B., 2013. Farinin: characterization of a novel wheat endosperm protein belonging to the

- prolamin superfamily. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(10), pp.2407-2417.
300. Kasarda, D.D., 2013. Can an increase in celiac disease be attributed to an increase in the gluten content of wheat as a consequence of wheat breeding? *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61(6), pp.1155-1159.
301. Kato, K., Miura, H., and Sawada, S., 2000. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 101, pp.1114-1121.
302. Katto, C.M., Endo, T.R., and Nasuda, S., 2004. A PCR-based marker for targeting small rye segments in wheat background. *Genes & Genetic Systems*, 79(4), pp.245-250.
303. Kaur, R., Vyas, P., Sharma, P., Sheikh, I., Kumar, R., and Dhaliwal, H.S., 2017. Marker-assisted breeding of recombinant 1RS.1BL chromosome for improvement of bread making quality and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.). In: K. Mukhopadhyay, A. Sachan, and M. Kumar, eds. *Applications of Biotechnology for Sustainable Development*. Springer, Singapore.
304. Kennard, L., Thomas, I., Rutkowski, K., Azzu, V., Yong, P.F.K., Kasternow, B., Hunter, H., Cabdi, N.M.O., Nakonechna, A., and Wagner, A.A., 2018. Multicenter evaluation of diagnosis and management of omega-5 gliadin allergy (also known as wheat-dependent exercise-induced anaphylaxis) in 132 adults. *The Journal of Allergy and Clinical Immunology: In Practice*, 6(6), pp.1892-1897.
305. Khlestkina, E.K., Pshenichnikova, T.A., Röder, M.S., Salina, E.A., Arbuzova, V.S., and Börner, A., 2006. Comparative mapping of genes for glume colouration and pubescence in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113, pp.801-807.
306. Khlestkina, E.K., Salina, E.A., Pshenichnikova, T.A., Röder M. S., and Börner A., 2009. Glume coloration in wheat: allelism test, consensus mapping and its association with specific microsatellite allele. *Cereal Research Communications*, 37, pp.37-43.

307. Kihara, H., 1954. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the Analyzer method. *Cytologia*, 19, pp.336-357.
308. Kilian, B., Mammen, K., Millet, E., Sharma, R., Graner, A., Salamini, F., Hammer, K., and Özkan, H., 2011. *Aegilops. Wild crops relatives: genomic and breeding resources*. Ed. C. Kole. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. pp.1-76.
309. Kim, J.Y., Kim, D.Y., Jang, C.S., and Seo, Y.W., 2007. Development of molecular markers for bentazone resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by gamma-ray irradiation. *Journal of the Korean Physical Society*, 50(5), pp.1499-1505.
310. Kim, J.E., Yoon, Y.M., Cho, S.W., Kang, C.S., Lee, J.Y., and Park, C.S., 2016. Evaluation of gliadin and storage protein activator (spa) in korean wheat cultivars. *Korean Journal of Breeding Science*, 48, pp.206-216.
311. Kimber G., 1988. Evolutionary patterns in the wheat group. In: T.E. Miller and R.M.D. Koebner, eds. *7th International Wheat Genetics Symposium*. Cambridge, England, Bath Press, Bath, Avon, U.K., pp.47-51.
312. Kimber, G. and Feldman, M., 1987. *Wild wheat: an introduction. Special Report 353*. College of Agriculture Univ. Missouri, Columbia.
313. Kishii, M., 2019. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Frontiers in Plant Science*, 10, e.585.
314. Koebner, R.M.D. and Shepherd, K.W., 1986. Controlled introgression to wheat of genes from rye chromosome arm 1RS by induction of allosyndesis 1. Isolation of recombinants. *Theoretical and Applied Genetics*, 73(2), pp.197-208.
315. Kohajdová, Z. and Karovičová, J., 2008. Nutritional value and baking applications of spelt wheat. *Acta Scientiarum Polonorum, Technologia Alimentaria*, 7(3), pp.5-14.
316. Kollers, S., Rodemann, B., Ling, J., Korzun, V., Ebmeyer, E., Argillier, O., Hinze, M., Plieske, J., Kulosa, D., Ganal, M.W., and Röder, M.S., 2013. Whole genome association mapping of *Fusarium* head blight resistance in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS ONE*, 8(2), e57500.

317. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Kopus', M.M., Kolyeba, O.P., and Koleyeba, O.Yu., 1994. Identification of gliadin blocks on SDS-electrophoregrams using near-isogenic lines for gliadin loci. *Tsitologiya i Genetika*, 28(2), pp.25-30.
318. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2003. Recombination of gliadin genes of chromosome 1D in the common wheat hybrid carrying the introgression from *Aegilops cylindrica*. *Plant Breeding*, 122, pp.86-88.
319. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2004. Effect of an introgression from *Aegilops cylindrica* Host on manifestation of productivity traits in winter common wheat F₂ plants. *Russian Journal of Genetics*, 40(12), pp.1378-1382.
320. Kozub, N., Xynias, I.N., Sozinov, I., Lisova, G., Zamani, I.A., Gouli-Vavdinoydi, E., and Roupakias, D.G., 2006. Screening of high-quality bread wheat dihaploid lines by the use of biochemical markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 53(3), pp.396-400.
321. Kozub, N.O., Xynias, I.N., and Sozinov, I.A., 2007. Diversity in seed storage proteins in substituted hexaploid triticales cultivars (× *Triticosecale* Wittmack). *Cereal Research Communications*, 35(3), pp.1469-1476.
322. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2008. Dependence of out-crossing indices on genotypic features in common wheat. *Cytology and Genetics*, 42(3), pp.210-215.
323. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.55-62.
324. Kozub, N.A., Sozinov, and I.A., Sozinov, A.A., 2010. Out-crossing in common wheat, Abstracts of oral and poster presentations, *8th International Wheat Conference*, 1–4 June 2010. St. Petersburg, Russia. pp. 53–54.
325. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Xynias, I.N., and Sozinov, A.A., 2011. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 47(9), pp.1078-1083.

326. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2012. Identification of alleles at the gliadin loci *Gli-UI* and *Gli-M^b1* in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 48(4), pp.390-395.
327. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2013. Study of the effects produced by gamma-irradiation of common wheat F₁ seeds using gliadins as genetic markers. *Cytology and Genetics*, 47(1), pp.13-19.
328. Kozub, N.A., Boguslavskii, R.L., Sozinov, I.A., Tverdokhle, Ye.V., Xynias, I.N., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2014a. Alleles at storage protein loci in *Triticum spelta* L. accessions and their occurrence in related wheats. *Cytology and Genetics*, 48(1), pp.33-41.
329. Kozub, N.A., Motsnyi, I.I., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2014b. Mapping a new secalin locus on the rye 1RS arm. *Cytology and Genetics*, 48(4), pp.203–207.
330. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Niniyeva, A.K., Tverdokhle, Ye.V., Blume, Ya.B., and Boguslavskii, R.L., 2016. Genetic marking of glume color in *Triticum spelta* L. var. *caeruleum* using gliadins. *Cytology and Genetics*, 50(3), pp.168-172.
331. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129.
332. Kozub, N., Sozinov, I., Karelov, A., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., Blume, Ya., and Sozinov, A., 2018. Studying recombination between the 1RS arms from the rye Petkus and Insave involved in the 1BL.1RS and 1AL.1RS translocations using storage protein loci as genetic markers. *Cytology and Genetics*, 52(6), pp.440-447.
333. Kozub, N.O., Sozinova, O.I., and Blume Ya.B., 2020a. Variation of storage proteins in Crimean populations of *Dasyphyrum villosum*. *Cytology and Genetics*, 54(2), pp.91-95.

334. Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020b. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54, pp. 305-317.
335. Kozub, N., Sozinov, I., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., and Blume, Ya., 2020c. Identification of the introgressive-recombinant allele at the *Gli-B1* locus in the common wheat cultivar Lastivka Odeska. В: *Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, 21 жовтня 2020 р., Одеса, СГІ-НЦНС, с.53-54.*
336. Kraic, J., Horvath, L., Gregova, E., and Zak, I., 1995. Standartne metody elektroforetickej separacie gluteninov a gliadinov pšenice v SDS-PAGE a A-PAGE. *Rostlinna výroba*, 41(5), pp.219-223.
337. Krattinger, S.G., Lagudah, E.S., Spielmeier, W., Singh, R.P., Huerta-Espino, J., McFadden, H., Bossolini, E., Selter, L.L., and Keller, B., 2009. A Putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*, 323, pp.1360-1363.
338. Kshara, H., 1954. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the Analyzer method. *Cytologia*, 19, pp. 336-357.
339. Kudryavtsev, A.M, Goggini, G., Benedettelli, S., and Illichevskii, N.N., 1996. Gliadin polymorphism and genetic diversity of modern Italian durum wheat. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, pp.239-248.
340. Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., and Tamura, K., 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35, pp.1547-1549.
341. Kumar, A., Kapoor, P., Chunduri, V., Sharma, S., and Garg, M., 2019. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Frontiers in Plant Science.*, 10, e.308.
342. Kumlay, A.M., Baenziger, P.S., Gill, K.S., Shelton, D.R., Graybosch, R.A., Lukaszewski, A.J., and Wesenberg, D.M., 2003. Understanding the effect of rye chromatin in bread wheat. *Crop Science*, 43, pp.1643-1651.

343. Laemmli, U.K., 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4., *Nature*, 227(5259), pp.680-685.
344. Lafiandra, D., Kasarda, D.D., and Morris, R., 1984. Chromosomal assignment of genes coding for the wheat gliadin protein components of the cultivars 'Cheyenne' and 'Chinese Spring' by two-dimensional (two-pH) electrophoresis. *Theoretical and Applied Genetics*, 68, pp.531-539.
345. Lafiandra, D., Colaprico, G., Kasarda, D.D., and Porceddu, E., 1987. Null alleles for gliadin blocks in bread and durum wheat cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, 74, pp.610-616.
346. Lagudah, E.S., Krattinger, S.G., Herrera-Foessel, S., Singh, R.P., Huerta-Espino, J., Spielmeier, W., Brown-Guedira, G., Selter, L.L., and Keller, B., 2009. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(5), pp.889-898.
347. Laidò, G., Mangini, G., Taranto, F., Gadaleta, A., Blanco, A., Cattivelli, L., Marone, D., Mastrangelo, A.M., Papa', R. and De Vita, P., 2013. Genetic diversity and population structure of tetraploid wheats (*Triticum turgidum* L.) estimated by SSR, DArT and pedigree data. *PLoS ONE*, 8(6), e67280.
348. Lawrence, G.J. and Shepherd, K.W., 1981. Chromosomal location of genes controlling seed proteins in species related to wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 59, pp.25-31.
349. Lawrence, G.J. and Appels, R., 1986. Mapping the nucleolus organizer region, seed protein loci and isozyme loci on chromosome 1R in rye. *Theoretical and Applied Genetics*, 71, pp.742-749.
350. Lawrie, R.G., Matus-Cadriz, M.A., and Hucl, P., 2006. Estimating out-crossing rates in spring wheat cultivars using the contact method. *Crop Science*, 46, pp.247-249.
351. Le, T.A., Kindi, M.Al., Tan, J.A., Smith, A., Heddle, R.J., Kette, F.E., Hissaria, P., and Smith, W.B., 2016. The clinical spectrum of omega-5-gliadin allergy. *Internal Medicine Journal*, 46(6), pp.710-716.
352. Lee, J.H., Graybosh, R.A., and Peterson, C.J., 1995. Quality and biochemical effects of a 1BL/1RS wheat-rye translocation in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*,

- 90(1), pp. 105–112.
353. Lee, Y.J. and Seo, Y.W., 2015. Development of gene-based markers for the identification of wheat-rye translocations possessing 1RS. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 43(4), pp.241-248.
354. Leonard, K.J. and Szabo, L.J., 2005. Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis*. *Molecular Plant Pathology*, 6(2), pp.99-111.
355. Lerner, S.E., Kolman, M.A., and Rogers, W.J., 2009. Quality and endosperm storage protein variation in Argentinian grown bread wheat. I Allelic diversity and discrimination between cultivars. *Journal of Cereal Science*, 49(3), pp.337-345.
356. Li, Z., Pinson, S.R., Park, W.D., Paterson, A.H., and Stansel, J.W., 1997. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 145, pp.453-465.
357. Li, Z.-K., Luo, L.J., Mei, H.W., Wang, D.L., Shu, Q.Y., Tabien, R., Zhong, D.B., Ying, C.S., Stansel, J.W., Khush, G.S., and Paterson, A.H., 2001. Overdominant epistatic loci are primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics*, 158, pp.1737-1753.
358. Li, Q., Yan, Y., Wang, A., An, X., Zhang, Y., Hsam, S., and Zeller, F.J., 2006. Detection of HMW glutenin subunit variations among 205 cultivated emmer accessions (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*). *Plant Breeding*, 125, pp.120-124.
359. Li, M.J., Li, Y.Q., Zhang, N., and Shi, Z.L., 2016a. Cloning of the ω -secalin gene family in a wheat 1BL/1RS translocation line using BAC clone sequencing. *Electronic Journal of Biotechnology*, 21, pp.1-8.
360. Li, Z., Ren, T., Yan, B., Tan, F., Yang, M., and Ren, Z., 2016b. A Mutant with expression deletion of gene *Sec-1* in a 1RS.1BL line and its effect on production quality of wheat. *PLoS One*, 11(1), e0146943.
361. Li, H., Deal, K.R., Luo, M.C., Ji, W., Distelfeld, A., and Dvorak, J., 2017. Introgression of the *Aegilops speltoides* *Su1-Ph1* suppressor into wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8, e.2163.

362. Limpert, E., Felsenstein, F.G., and Andrivon, D., 1987. Analysis of virulence in populations of wheat powdery mildew in Europe. *Journal of Phytopathology*, 120, pp.1-8.
363. Lindsay, M.P. and Skerritt, J.H., 1999. The glutenin macropolymer of wheat flour doughs: structure–function perspectives. *Trends in Food Science and Technology*, 10, pp.247-253.
364. Liu, C. and Shepherd, K.W., 1995. Inheritance of B subunits of glutenin and ω - and γ -gliadins in tetraploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 90, pp.1149-1157.
365. Liu, S., Chao, S., and Anderson, J.A., 2008. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(1), pp.177-183.
366. Liu, H., Liu, S., and Xia, G., 2009. Generation of high frequency of novel alleles of the high molecular weight glutenin in somatic hybridization between bread wheat and tall wheatgrass. *Theoretical and Applied Genetics*, 118, pp.1193-1198.
367. Liu, L., Ikeda, T.M., Branlard, G., Peña, R.J., Rogers, W.J., Lerner, S.E., Kolman, M., Xia, X., Wang, L., Ma, W., Appels, R., Yoshida, H., Yan, Y., and He, Z., 2010. Comparison of low molecular weight glutenin subunits identified by SDS-PAGE, 2-DE, MALDI-TOF-MS and PCR in common wheat. *BMC Plant Biology*, 10, e.124.
368. Liu, C., Qi, L., Liu, W., Zhao, W., Wilson, J., Friebe, B., and Gill, B.S., 2011. Development of a set of compensating *Triticum aestivum*–*Dasyphyrum villosum* Robertsonian translocation lines. *Genome*, 54, pp.836-844.
369. Liu, S., Rudd, J.C., Bai, G., Haley, S.D., Ibrahim, A.M.H., Xue, Q., Hays, D.B., Graybosch, R.A., Devkota, R.N., and Amand, P.St., 2014. Molecular markers linked to important genes in hard winter wheat. *Crop Science*, 54, pp.1304-1321.
370. Lookhart, G.L., Graybosch, R., Peterson, J., and Lukaszewski, A., 1991. Identification of wheat lines containing the 1BL/1RS translocation by high-performance liquid chromatography. *Cereal Chemistry*, 68(3), pp.312-316.
371. Lookhart, G.L., Bean, S.R., Graybosch, R., Chung, O.K., Morena-Sevilla, B., and Baenziger, S., 1996. Identification by high-performance capillary electrophoresis of

- wheat lines containing the 1AL.1RS and the 1BL.1RS translocation. *Cereal Chemistry*, 73(5), pp.547-550.
372. Lopes, M.S, Dreisigacker, S., Peca, R. J., Sukumaran, S., and Reynolds, M.P., 2015. The wheat association mapping initiative (WAMI) population from CIMMYT international nurseries is a set of 287 diverse advanced wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 128, pp.453-464.
373. Lu, M., Wang, L., Zhang, J., Sun, S., Li, Y., Du, W., Wu, J., Zhao, J., Yang, Q., and Chen, X., 2014. Molecular cytogenetic identification of a novel 1AL.1RS translocation line with powdery mildew resistance. *Genetics and Molecular Research*, 13(4), pp.10678-10689.
374. Lukaszewski, A.J., 1990. Frequency of 1RS.1AL and 1RS.1BL translocations in United States wheats. *Crop Science*, 30, pp.1151-1153.
375. Lukaszewski, A.J., 1992. A comparison of physical distribution of recombination in chromosome 1R in diploid rye and in hexaploid triticale. *Theoretical and Applied Genetics*, 83, pp.1048-1053.
376. Lukaszewski, A.J., 2000. Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination. *Crop Science*, 40, pp.216-225.
377. Lukaszewski, A.J., 2010. Behavior of centromeres in univalents and centric misdivision in wheat. *Cytogenetic and Genome Research*, 129, pp.97-109.
378. Lukaszewski, A.J., 2015. Introgressions between wheat and rye. In: M. Molnar, C. Ceoloni, and J. Doležel, eds. *Alien Introgression in Wheat. Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics*. Springer International Publishing Switzerland. pp.163-189.
379. Luo, L.J., Li, Z.-K., Mei, H.W., Shu, Q.Y., Tabien, R., Zhong, D.B., Ying, C.S., Stansel, J.W., Khush, G.S., and Paterson, A.H., 2001. Overdominant epistatic loci are primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. *Genetics*, 158. pp.1755-1771.
380. Luo, W., Ma, J., Zhou, X.-H., Jiang, Y.-F., Sun, M., Yang, Y.-J., Kong, X.-C., Qi, P.-F., Jiang, Q.-T., Liu, Y.-X., Peng, Y.-Y., Chen, G.-Y., Wei, Y.-M., Zheng, Y.-L., and Lan, X.-J., 2016. Genetic analysis of glume hairiness (*Hg*) gene in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 63, pp.763-769.

381. Mac Key, J., 2005. Wheat: its concept. evolution and taxonomy. In: Royo C, et al. (eds) *Durum Wheat Breeding. Current Approaches and Future Strategies*, vol. 1. CRC Press, Boca Raton, pp.3-61.
382. Maccaferri, M., Harris, N.S., Twardziok, S.O., et al., 2019. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets. *Nature Genetics*, 51, pp.885-895.
383. Mago, R., Spielmeyer, W., Lawrence, J., Lagudah, S., Ellis, G., and Pryor, A., 2002. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. *Theor Appl Genet*, 104(8), pp. 1317-1324.
384. Mago, R., Miah, H., Lawrence, G.J., Wellings, C.R., Spielmeyer, W., Bariana, H.S., McIntosh, R.A., Pryor, A.J., and Ellis, J.G., 2005. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(1), pp.41-50.
385. Mago, R., Zhang, P., Vautrin, S., Simkova, H., Bansal, U., Luo, M.-C., Rouse, M., Karaoglu, H., Periyannan S., James, K., Jin Y, Ayliff, M., Bariana H., Park, R., McIntosh, R., Dolezel, J., Berges, H., Spielmeyer, W., Lagudah, E., Ellis, J., and Dodds, P., 2015. The wheat *Sr50* gene reveals rich diversity at a cereal disease resistance locus. *Nature Plants*, 1, e.15186.
386. Malyshev, S.V., Khmyl, T.O., Zabenkova, K.I., Voylokov, A.V., Korzun, V.N., and Kartel, N.A., 1998. RFLP-based mapping of the *Sec-2* and *Sec-5* loci encoding 75K γ -secalins of rye. *Plant Breeding*, 117, pp.329-333.
387. Marchylo, B.A., Lukow, O.M., and Kruger, J.E., 1992. Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. *Journal of Cereal Science*, 15, pp.29-37.
388. Martínez-Cruz, E., Espitia-Rangel, E., Villaseñor-Mir, H.E., Molina-Galán, J.D., Benítez-Riquelme, I., Santacruz-Varela, A., and Peña-Bautista, R.J., 2010. Diversidad genética de gluteninas y gliadinas en trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) mexicanos. *Agrociencia*, 44(2), pp.187-195.

389. Masci, S., Lafiandra, D., Porceddu, E., Lew, E.J.L., Tao, H.P., and Kasarda, D.D., 1993. D-glutenin subunits: N-terminal sequences and evidence for the presence of cysteine. *Cereal Chemistry*, 70, pp.581–585.
390. Masci, S., D'Ovidio, R., Lafiandra, D., and Kasarda, D.D., 1998. Characterization of a low-molecular-weight glutenin subunit gene from bread wheat and the corresponding protein that represents a major subunit of the glutenin polymer. *Plant Physiology*, 118(4), pp.1147-1158.
391. Masci, S., Egorov, T.A., Ronchi, C., Kuzmicky, D.D., Kasarda, D.D., and Lafiandra D., 1999. Evidence for the presence of only one cysteine residue in the D-type low molecular weight subunits of wheat glutenin. *Journal of Cereal Science*, 29(1), pp.17-25.
392. Mater, Y., Baenziger, S., Gill, K., Graybosch, R., Witcher, L., Baker, C., Specht, J., and Dweikat, I., 2004. Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes on recombinant 1RS from Amigo and Kavkaz wheat-rye translocations on chromosome 1RS.1AL. *Genome*, 47(2), pp.92-98.
393. Matsuoka, Y., Takumi, S., and Kawahara, T., 2008. Flowering time diversification and dispersal in Central Eurasian wild wheat *Aegilops tauschii* Coss.: genealogical and ecological framework. *PLoS ONE*, 3(9), e3138.
394. Matsuoka, Y., 2011. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. *Plant Cell Physiology*, 52(5), pp.750-764.
395. Matus-Cadriz, M.A., Hucl, P., Horak, M.J., and Blomquist, L.K., 2004. Gene flow in wheat at the field scale. *Crop Science*, 44, pp.718-727.
396. Mayer, F., Haase, I., Graubner, A., Heising, F., and Paschke-Kratzin, F.M., 2012. Use of polymorphisms in the γ -gliadin gene of spelt and wheat as a tool for authenticity control. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60, pp.1350-1357.
397. McIntosh, R.A., Wellings, C.R., and Park, R.F., 1995. *Wheat Rusts An Atlas of Resistance Genes*. Plant Breeding Institute, The University of Sydney, CSIRO Australia.

398. McIntosh, R.A., Zhang, P., Cowger, C., Parks, R., Lagudah, E.S., and Hoxha, S., 2011. Rye-derived powdery mildew resistance gene *Pm8* in wheat is suppressed by the *Pm3* locus. *Theoretical and Applied Genetics*, 123(3), pp.359-367.
399. McIntosh, R.A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, J., Morris, C., Appels, R., and Xia, X.C., 2013. *Catalogue of Gene Symbols*. Gene Catalogue. [online] <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf> [Accessed 1 November 2020]
400. McIntyre, C.L., Mathews, K.L., Rattey, A., Chapman, S.C., Drenth, J., Ghaderi, M., Reynolds, M., and Shorter, R., 2010. Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(3), pp.527-541.
401. McKendry, A.L, Tague, D.N., and Miskin, K.E., 1996. Effect of 1BL.1RS on agronomic performance of soft red winter wheat. *Crop Science*, 36, pp.844-847.
402. McKendry, A., Tague, D.N., and Ross, K., 2001. Comparative effects of 1BL.1RS and 1AL.1RS on soft red winter wheat milling and baking quality. *Crop Science*, 41, pp.712-720.
403. Medouri, A., Bellil, I., and Khelifi, D., 2014. Genetic diversity of high and low molecular weight glutenin subunits in Algerian *Aegilops geniculata*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(2), pp.453-459.
404. Medouri, A., Bellil, I., and Khelifi, D., 2015a. The genetic diversity of gliadins in *Aegilops geniculata* from Algeria. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 51, pp.9-15.
405. Medouri, A., Bellil, I., and Khelifi, D., 2015b. Polymorphism at high molecular weight glutenin subunits and morphological diversity of *Aegilops geniculata* Roth collected in Algeria. *Cereal Research Communications*, 43, pp.272-283.
406. Mehanna, M.M. and Mneimneh, A.T., 2020. Updated but not outdated "Gliadin": A plant protein in advanced pharmaceutical nanotechnologies. *International Journal of Pharmaceutics*, 587, e.119672.

407. Melnikova, N.V., Kudryavtseva, A.V., and Kudryavtsev, A.M., 2012. Catalogue of alleles of gliadin-coding loci in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Biochimie*, 94(2), pp.551-557.
408. Melnikova, N.V., Mitrofanova, O.P., Liapounova, O.A, and Kudryavtsev, A.M., 2010. Global diversity of durum wheat *Triticum durum* Desf. for alleles of gliadin-coding loci. *Russian Journal of Genetics*, 46, pp.43-49.
409. Mergoum, M., Singh, P.K., Peña, R.J., Lozano-del Rıro, A.J., Cooper, K.V., Salmon, D.F., and Gormez Macpherson, H., 2009. Triticale: A “New” Crop with Old Challenges. In: M.J. Carena, ed., *Cereals*, Springer Science + Business Media, LLC. pp.267-287.
410. Metakovsky, E.V., 1991. Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat . *Journal of Genetics and Breeding*, 45, pp.325-344.
411. Metakovsky, E.V. and Branlard, G., 1998. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. *Theoretical and Applied Genetics*, 96, pp.209-218.
412. Metakovsky, E.V., Novoselskaya, A.Y., Kopus, M.M., Sobko, T.A., and Sozinov, A.A., 1984. Blocks of gliadin components in winter wheat detected by one-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis. *Theoretical and Applied Genetics*, 67, pp.559-568.
413. Metakovsky, E.V., Akhmedov, M.G., and Sozinov, A.A., 1986. Genetic analysis of gliadin-encoding genes reveals gene clusters as well as single remote genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 73, pp.278-285.
414. Metakovsky, E.V., Pogna, N.E., Biancardi, A.M., and Redaelli, R., 1994. Gliadin composition of common wheat cultivars grown in Italy. *Journal of Genetics and Breeding*, 48, pp.55-66.
415. Metakovsky, E.V., Chernakov, V.M., Upelniek, V.P., Redaelli, R., Dardevet, M., Branlard, G., and Pogna, N.E., 1996. Recombination mapping of ω -gliadin-coding loci on chromosome 1A of common wheat: A revision. *Journal of Genetics and Breeding*, 50, pp.277-286.

416. Metakovsky, E.V., Branlard, G., Chernakov, V.M., Upelniek, V.P., Redaelli, R., and Pogna, N.E., 1997. Recombination mapping of some chromosome 1A-, 1B-, 1D- and 6B-controlled gliadins and low-molecular-weight glutenin subunits in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 94(6-7), pp.788-795.
417. Metakovsky, E.V., Gomez, M., Vazquez, J.F., and Carrillo, J.M., 2000. High genetic diversity of Spanish common wheats as judged from gliadin alleles. *Plant Breeding*, 119, pp.37-42.
418. Metakovsky, E.V., Branlard, G., Graybosch, R.A., Bekes, F., Cavanagh, C.R., Wrigley, C.W., and Bushuk, W., 2006. The Gluten Composition of Wheat Varieties and Genotypes Part I. Gliadin Composition Table [online] http://online.cerealsgrains.org/initiatives/definitions/Documents/GlutenFree/I_Gliadin.pdf [Accessed 1 November 2020]
419. Metakovsky, E., Melnik, V., Rodriguez-Quijano, M., Upelniek, V., and Carrillo, J.M., 2018a. A catalog of gliadin alleles: Polymorphism of 20th-century common wheat germplasm. *The Crop Journal*, 6(6), pp.628-641.
420. Metakovsky, E.V., Melnik, V.A., Vaccino, P., and Rodriguez-Quijano, M., 2018b. Comparison of alleles at the *Gli-1* loci of common wheat by means of two-dimensional electrophoresis of gliadin and RFLP analysis. *Cytology and Genetics*, 52, pp.11-20.
421. Metakovsky, E., Melnik, V.A., Pascual, L., and Wrigley, C.W., 2019a. Gliadin genotypes worldwide for spring wheats (*Triticum aestivum* L.) 1. Genetic diversity and grain-quality gliadin alleles during the 20th century. *Journal of Cereal Science*, 87, pp.172-177.
422. Metakovsky, E., Melnik, V.A., Pascual, L., and Wrigley, C.W., 2019b. Gliadin genotypes worldwide for spring wheats (*Triticum aestivum* L.) 2. Strong differentiation of polymorphism between countries and regions of origin. *Journal of Cereal Science*, 87, pp.311-317.
423. Mifflin, B.J., Field, J.M., and Shewry, P.R., 1983. Cereal storage proteins and their effect on technological properties. In: J. Daussant, J. Mosse, J. Vaughan, eds. *Seed Proteins*. London: Academic Press. pp.253-319.

424. Mihálik, D., Gregová, E., Galuszka, P., Ohnoutková, L., Klemková, T., Ondreichková, K., Gubišová, M., Gubiš, J., and Kraic, J., 2012. Characterisation of a novel high-molecular-weight glutenin subunit 1Dy12.3 from hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding.*, 48, pp.157-168.
425. Molnár-Láng, M., Linc, G., Nagy, E.D., Schneider, A., and Molnár, I., 2002. Molecular cytogenetic analysis of wheat-alien hybrids and derivatives. *Acta Agronomica Hungarica*, 50(3), pp.303-311.
426. Molnár, I., Benavente, E., and Molnár-Láng, M., 2009. Detection of intergenomic chromosome rearrangements in irradiated *Triticum aestivum* – *Aegilops biuncialis* amphiploids by multicolour genomic *in situ* hybridization. *Genome*, 52, pp.156-165.
427. Molnár-Láng, M., Cseh, A., Szakács, E., and Molnár, I., 2010. Development of a wheat genotype combining the recessive crossability alleles *kr1kr1kr2kr2* and the 1BL.1RS translocation, for the rapid enrichment of 1RS with new allelic variation. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(8), pp.1535-1545.
428. Monforte, A.J. and Tanksley, S.D., 2000. Fine mapping of a quantitative trait locus (QTL) from *Lycopersicon hirsutum* chromosome 1 affecting fruit characteristics and agronomic traits: breaking linkage among QTLs affecting different traits and dissection of heterosis for yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 100, pp.471-479.
429. Monneveux, P., Reynolds, M.P., Zaharieva, M., and Mujeeb-Kazi, A., 2003. Effect of *T1BL.1RS* chromosome translocation on bread wheat grain yield and physiological related traits in a warm environment. *Cereal Research Communications*, 31, pp.371-378.
430. Moragues, M., Zarco-Hernandez, J., Moralejo, M.A., and Royo, C., 2006. Genetic diversity of glutenin protein composition in durum wheat landraces [*Triticum turgidum* ssp. *turgidum* convar. *durum* (Desf.) MacKey] from the Mediterranean basin. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 53, pp.993-1002.
431. Moreno-Sevilla, B., Baenzinger, P.S., Peterson, C.J., Graybosch, R.A., and McVey, D.V., 1995. The *1BL/1RS* translocation: agronomic performance of F₃-derived line from a winter wheat cross. *Crop Science*, 35(4), pp.1051-1055.

432. Murray, T.D., De La Pena, R.C., Yildirim, A., and Jones, S.S., 1994. A new source of resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides*, cause of eyespot disease of wheat, located on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum*. *Plant Breeding*, 113, pp.281-286.
433. Naito, K., Kusaba, M., Shikazono, N., Takano, T., Tanaka, A., Tanisaka, T., and Nishimura, M., 2005. Transmissible and nontransmissible mutations induced by irradiating *Arabidopsis thaliana* pollen with γ -rays and carbon ions. *Genetics*, 169, pp.881-889.
434. Neeson, R., 2011. Organic spelt production. [online] http://archive.dpi.nsw.gov.au/__data/assets/pdf_file/0003/380784/organic-spelt-production.pdf [Accessed 1 November 2020]
435. Nei, M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 70, pp.3321-3323.
436. Nesbitt, M. and Damuel, D., 1995. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats. In: S. Padulosi, K. Hammer, and J. Heller, eds. *Hulled Wheat. Proceedings of the First International Workshop on Hulled Wheats*, 21-22 July 1995, Castelvecchio Pascoli, Tuscany, Italy. pp.40-99.
437. Nevo, E., 1998. Genetic diversity in wild cereals: regional and local studies and their bearing on conservation *ex situ* and *in situ*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 45, pp.355-370.
438. Nevo, E. and Payne, P.I., 1987. Wheat storage proteins: Diversity of HMW glutenin subunits in wild emmer from Israel. I. Geographical patterns and ecological predictability. *Theoretical and Applied Genetics*, 74, pp. 27-836.
439. Nevo, E., Beiles, A., Storch, N., Doll, H., and Andersen, B., 1983. Microgeographic edaphic differentiation in hordein polymorphisms of wild barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 64, pp. 123–132.
440. Nevo, E., Korol, A.B., Beiles, A., and Fahima, T., 2002. Wild emmer, *Triticum dicoccoides*, wheat progenitor: origin and evolution. In: *Evolution of Wild Emmer and Wheat Improvement*. Berlin, Heidelberg: Springer.

441. Nevo, E., Fu, Y., Pavlicek, T., Khalifa, S., Tavasi, M., and Avigdor, A., 2012. Evolution of wild cereals during 28 years of global warming in Israel. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109(9), pp.3412-3415.
442. Nielsen, N.H., Backes, G., Stougaard, J., Andersen, S.U., and Jahoor, A., 2014. Genetic diversity and population structure analysis of European hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *PLoS ONE*, 9(4), e94000.
443. Nieto-Taladriz, M.T. and Carrillo, J.M., 1996. Complexity of the *Gli-A3* locus in bread wheat. *Plant Breeding*, 115, pp.192-194.
444. Nieto-Taladriz, M., Branlard, G., and Dardevet, M., 1994. Polymorphism of omega-gliadins in wheat as revealed by the two-step APAGE/SDS-PAGE technique. *Theoretical and Applied Genetics*, 87, pp.1001-1005.
445. Nieto-Taladriz, M.T., Rodriguez-Quijano, M., and Carrillo, J.M., 1998. Biochemical and genetic characterisation of a D glutenin subunit encoded at the *Glu-B3* locus. *Genome*, 41, pp.215-220.
446. Novoselskaya-Dragovich, A.Y., Fisenko, A.V., Yankovsky, N.K., Kudryavtsev A.M., Yang Q., Lu, Z., and Wang, D., 2011. Genetic diversity of storage protein genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from China and its comparison with genetic diversity of cultivars from other countries. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58, pp.533-543.
447. Novoselskaya-Dragovich, A.Y., Bepalova, L.A., Shishkina, A.A. Melnik, V.A., Upelnik, V.P., Fisenko, A.V., Dedova, L.V., and Kudryavtsev, A.M., 2015. Genetic diversity of common wheat varieties at the gliadin-coding loci. *Russian Journal of Genetics*, 51, pp.262-271.
448. Nucia, A., Okoń, S., and Tomczyńska-Mleko, M., 2019. Characterization of HMW glutenin subunits in European spring common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66, pp.579-588.
449. Olivera Firpo, P. D., Newcomb, M., Flath, K., Szabo, L. J., Carter, M., Luster, D. G., and Jin, Y., 2017. Characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* isolates derived from an unusual wheat stem rust outbreak in Germany in 2013. *Plant Pathology*, 66, pp.1258-1266.

450. Olivera, P.D., Sikharulidze, Z., Dumbadze, R., Szabo, L.J., Newcomb, M., Natsarishvili, K., Rouse, M.N., Luster, D.G., and Jin, Y., 2019. Presence of a sexual population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Georgia provides a hotspot for genotypic and phenotypic diversity. *Phytopathology*, 109(12), pp.2152-2160.
451. Orabi, J., Jahoor, A., and Backes, G., 2014. Changes in allelic frequency over time in European bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties revealed using DArT and SSR markers. *Euphytica*, 197, pp.447-462.
452. Osborne, T.B. 1907. The proteins of the wheat kernel. Carnegie Institution of Washington publication, no. 84. [online]
<https://archive.org/details/proteinsofwheatk00osborich> [Accessed 1 November 2020]
453. Ovenden, B., Milgate, A., Wade, L.J., Rebetzke, G.J., and Holland, J.B., 2017. Genome-wide associations for water-soluble carbohydrate concentration and relative maturity in wheat using SNP and DArT marker arrays. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 7, pp.2821–2830.
454. Owuochi, J., Sears, R., Brown-Guedira, G., Gill, B.S., and Fritz, A.K., 2003. Heterotic effects of wheat-rye chromosomal translocations on agronomic traits of hybrid wheat (*Triticum aestivum* L.) under an adequate moisture regime. *Euphytica*, 132, pp.67-77.
455. Parks, R., Carbone, I., Murphy, J.P., Marshall, D., and Cowger, C., 2008. Virulence structure of the Eastern US wheat powdery mildew population, *Plant Disease*, 92(7), pp.1074-1082.
456. Pasha, I., Anjum, F.M., and Morris, C.F., 2010. Grain hardness: A major determinant of wheat quality. *Food Science and Technology International*, 16, pp.511-522.
457. Patpour, M., Justesen, A.F, Teclé, A.W, Yazdani, M., Yasaie, M., and Hovmøller, M.S., 2020. First Report of Race TTRTF of Wheat Stem Rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) in Eritrea. *Plant Disease*, 104(3), p.973.

458. Payne, P.I., 1987. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annual Review of Plant Physiology*, 38, pp.141-153.
459. Payne, P.I. and Lawrence, G., 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, 11, pp.29-34.
460. Payne, P.I., Jackson, E.A., and Holt, L.M., 1984a. The association between gamma-gliadin 45 and gluten strength in durum wheat varieties: a direct casual effect or the result of genetic linkage. *Journal of Cereal Science*, 2, pp.73-81.
461. Payne, P., Holt, L., Jackson, E., Law, C., and Damania, A., 1984b. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 304(1120), pp. 359-371.
462. Payne, P.I., Holt, L.M., Johnson, R., and Snape, J.W., 1986. Linkage mapping of four gene loci, *Glu-B1*, *Gli-B1*, *Rgl* and *Yr10* on chromosome 1B of bread wheat. *Genetica Agraria*, 40(2), pp.231-242.
463. Payne, P.I., Nightingale, M.A., Krattiger, A.F., and Holt, L.M., 1987. Relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 40, pp.51-65.
464. Peakall, R. and Smouse, P.E., 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, pp.288-295.
465. Peakall, R. and Smouse, P.E., 2012. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*, 28, pp.2537-2539.
466. Peake, A.S., Gilmour, A., and Cooper, M., 2011. The 1BL/1RS translocation decreases grain yield of spring wheat germplasm in low yield environments of north-eastern Australia. *Crop and Pasture Science*, **62**, pp.276-288.

467. Periyannan, S., Moore, J., Ayliffe, M., Bansal, U., Wang, X., Huang, L., Deal, K., Luo, M., Kong, X., Bariana, H., Mago, R., McIntosh, R., Dodds, P., Dvorak, J., and Lagudah, E., 2013. The gene *Sr33*, an ortholog of barley *Mla* genes, encodes resistance to wheat stem rust race *Ug99*. *Science*, 341(6147), pp.786-788.
468. Perničková, K., Koláčková, V., Lukaszewski, A.J., Fan, C., Vrána, J., Duchoslav, M., Jenkins, G., Phillips, D., Šamajová, O., Sedlářová, M., Šamaj, J., Doležel, J., and Kopecký, D., 2019. Instability of alien chromosome introgressions in wheat associated with improper positioning in the nucleus. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(6), e.1448.
469. Pernollet, J.C. and Mosse, J., 1983. Structure and location of legume and cereal seed storage proteins. *Seed Proteins*. London: Academic Press. pp.155-191.
470. Piston, F., Gil-Humanes, J., Rodríguez-Quijano, M., and Barro, F., 2011. Down-regulating γ -gliadins in bread wheat leads to non-specific increases in other gluten proteins and has no major effect on dough gluten strength. *PLoS ONE*, 6(9), e24754.
471. Pogna, N.E., Autran, J.-C., Mellini, F., Lafiandra, D., and Feillet, P., 1990. Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: Genetics and relationship to gluten strength. *Journal of Cereal Science*, 11(1), pp.15-34.
472. Pogna, N.E., Metakovsky, E.V., Redaelli, R., Raineri, F. and Dachkevitch, T., 1993. Recombination mapping of *Gli-5*, a new gliadin-coding locus on chromosome 1A and 1B in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 87, pp.113-121.
473. Pont, C., Leroy, T., Seidel, M., Tondelli, A., Duchemin, W., Armisen, D., Lang, D., Bustos-Korts, D., Goué, N., Balfourier, F., Molnár-Láng, M., Lage, J., Kilian, B., Özkan, H., Waite, D., Dyer, S., Letellier, T. and Alaux, M., Wheat and Barley Legacy for Breeding Improvement (WHEALBI) consortium, Russell, J., Keller, B., van Eeuwijk, F., Spannagl, M., Mayer, K.F.X., Waugh, R., Stein, N., Cattivelli, L., Haberer, G., Charvet, G., and Salse, J., 2019. Tracing the ancestry of modern bread wheats. *Nature Genetics*, 51(5), 905-911.
474. Popovych, Y., Chebotar, S., Melnik, V., Rodríguez-Quijano, M., Pascual, L., Rogers, W.J., and Metakovsky, E., 2020. Congruity of the polymorphisms in the

- expressed and noncoding parts of the *Gli-B1* locus in common wheat. *Agronomy*, 10, e.1510.
475. Porter, D.R., Webster, J.A., Burton, R.L., and Smith, E.L., 1993. Registration of *GRS1201* greenbug multi-biotype resistant wheat germplasm. *Crop Science*, 33, p.1115.
476. Pretorius, Z.A., 2000. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Disease*, 84(2), p.203.
477. Pritchard, J.R., Stephens, M., and Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), pp.945-959.
478. Pronin, D., Börner, A., Weber, H., and Scherf, K.A., 2020. Wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding from 1891 to 2010 contributed to increasing yield and glutenin contents but decreasing protein and gliadin contents. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68(46), pp.13247-13256.
479. Puchta, H., 2005. The repair of double-strand breaks in plants: molecular mechanisms and consequences for genome evolution. *Journal of Experimental Botany*, 56(409), pp.1-14.
480. Purnhauser, L., Bona, L., and Lang, L., 2011. Identification of *Sr31* and *Sr36* stem rust resistance genes in wheat cultivars registered in Hungary. *Cereal Research Communications*, 39(1), pp.53-66.
481. Purnhauser, L., Bona, L., and Lang, L., 2011. Occurrence of *1BL.1RS* wheat-rye chromosome translocation and of *Sr36/Pm6* resistance gene cluster in wheat cultivars registered in Hungary. *Euphytica*, 179, pp.287-295.
482. Qi, L.L., Echalié, B., Chao, S., Lazo, G.R., Butler, G.E., Anderson, O.D., Akhunov, E.D., Dvorák, J., Linkiewicz, A.M., Ratnasiri, A., Dubcovsky, J., Bermudez-Kandianis, C.E., Greene R.A., Kantety, R., La Rota, C.M., Munkvold JD, Sorrells SF, et al., 2004. A chromosome bin map of 16,000 expressed sequence tag loci and distribution of genes among the three genomes of polyploid wheat. *Genetics*, 168(2), pp.701-712.

483. Qi, L., Friebe, B., Zhang, P., and Gill, B.S., 2007. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Research*, 15, pp.3-19.
484. Qi, W., Tang, Y., Zhu, W., Li, D., Diao, C., Xu, L., Zeng, J., Wang, Y., Fan, X., Sha, L., Zhang, H., Zheng, Y., Zhou, Y., and Kang, H., 2016. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye *IBL•IRS* translocation line expressing superior stripe rust resistance and enhanced grain yield. *Planta*, 244(2), pp.405-416.
485. Qian, C., Yan, X., Shi, Y., Yin, H., Chang, Y., Chen, J., Ingvarsson, P.K., Nevo, E., and Ma, X., 2020. Adaptive signals of flowering time pathways in wild barley from Israel over 28 generations. *Heredity*, 124, pp.62-76.
486. Quraishi, U.M., Pont, C., Ain, Q.U., Flores, R., Burlot, L., Alaux, M., Quesneville, H., and Salse, J., 2017. Combined genomic and genetic data integration of major agronomical traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 8, e.1843.
487. Rabinovich, S.V., 1998. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*, 100(1-3), pp.323-340.
488. Rabokon, A., Demkovich, A., Sozinov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Pirko, Ya., and Blume, Ya., 2019. Intron length polymorphism of β -tubulin genes of *Aegilops biuncialis* Vis. *Cell Biology International*, 43(9), pp.1031-1039.
489. Ragupathy, R., Naeem, H.A., Reimer, E., Lukow, O.M., Sapirstein, H.D., and Cloutier, S., 2008. Evolutionary origin of the segmental duplication encompassing the wheat *GLU-B1* locus encoding the overexpressed Bx7 (Bx7OE) high molecular weight glutenin subunit. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(2), pp.283-296.
490. Rakszegi, M., Molnár, I., Lovegrove, A., Darkó, É., Farkas, A., Láng, L., Bedő, Z., Doležel, J., Molnár-Láng, M., and Shewry, P., 2017. Addition of *Aegilops* U and M chromosomes affects protein and dietary fiber content of wholemeal wheat flour. *Frontiers in Plant Science*, 8, e.1529.
491. Rasheed, A., Wen, W., Gao, F., Zhai, S., Jin, H., Liu, J., Guo, Q., Zhang, Y., Dreisigacker, S., Xia, X., and He, Z., 2016. Development and validation of KASP

- assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 129(10), pp.1843-1860.
492. Rasheed, F., Markgren, J., Hedenqvist, M., and Johansson, E., 2020. Modeling to understand plant protein structure-function relationships-implications for seed storage proteins. *Molecules*, 25(4), e.873.
493. Rayburn, A.L. and Mornhinweg, D.W., 1988. Inheritance of a 1BL/1RS wheat-rye translocated chromosome in wheat. *Crop Science*, 28(4), pp.709-711.
494. Ren, S.X., McIntosh, R.A., Sharp, P.J., and The, T.T., 1996. A storage-protein marker associated with the suppressor of *Pm8* for powdery mildew resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 93(7), pp.1054-1060.
495. Ren, T., Yang, Z., Yan, B., Zhang H.-Q., Shu-Lan Fu, S.-L., and Ren, Z.-L., 2009. Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat. *Euphytica*, 169, pp.207-213.
496. Ren, T., Chen, F., Yan, B., Zhang, H.-Q., and Ren, Z.-L., 2012. Genetic diversity of wheat-rye 1BL.1RS translocation lines derived from different wheat and rye sources. *Euphytica*, 183, pp.133-146.
497. Ren, T., Li, Z., Yan, B., Tan, F., Tang, Z., Fu, S., Yang, M., and Ren, Z., 2016. De novo balanced complex chromosome rearrangements involving chromosomes 1B and 3B of wheat and 1R of rye. *Genome*, 59(12), pp.1076-1084.
498. Ren, T., Tang, Z., Fu, S., Yan, B., Tan, F., Ren, Z., and Li, Z., 2017. Molecular cytogenetic characterization of novel wheat-rye T1RS.1BL translocation lines with high resistance to diseases and great agronomic traits. *Frontiers in Plant Science*, 8, e.799.
499. Ren, T., Ren, Z., Yang, M., Yan, B., Tan, F., Fu, S., Tang Z., and Li, Z., 2018. Novel source of 1RS from Baili rye conferred high resistance to diseases and enhanced yield traits to common wheat. *Molecular Breeding*, 38, e.101.
500. Ribeiro, M., Carvalho, C., Carnide, V., Guedes-Pinto, H., and Igrejas, G., 2011a. Towards allelic diversity in the storage proteins of old and currently growing and hexaploid wheats in Portugal, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58, pp.1051-1073.

501. Ribeiro, M., Seabra, L., Ramos, A., Santos, S., Pinto-Carnide, O., Carvalho, C., and Igrejas, G., 2011b. Polymorphism of the storage proteins in Portuguese rye (*Secale cereale* L.) populations. *Hereditas*, 149, pp.72-84.
502. Rieben, S., Kalinina, O., Schmid, B., and Zeller, S.L., 2011. Gene flow in genetically modified wheat. *PLoS ONE*, 6(12), e29730.
503. Riefolo, C., Ficco, D.B.M., Cattivelli, L., and De Vita, P., 2011. Genetic diversity of gluten proteins in *T. turgidum* L. *Cereal Research Communications*, 39, pp.405-414.
504. Rodriguez-Quijano, M. and Carrillo, J.M., 1996. Linkage map of prolamin loci *Gli-D4* and *Gli-D5* in hexaploid wheat. *Plant Breeding*, 115, pp.189-191.
505. Rodziguez-Quijano, M., Nieto-Taladriz, M.T., and Carrillo, J.M., 2001. Polymorphism of high molecular weight glutenin subunits in three species of *Aegilops*. *Genet. Resources and Crop Evolution*, 48, pp.599-607.
506. Rogowsky, P.M., Guidet, F.L, Langridge, P., Shepherd, K.W., and Koebner, R.M., 1991. Isolation and characterization of wheat-rye recombinants involving chromosome arm 1DS of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 82(5), pp.537-544.
507. Roussel, V., Koenig, J., Beckert, M., and Balfourier, F., 2004. Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes, *Theoretical and Applied Genetics*, 108, pp.920-930.
508. Ru, Z., Juhasz, A., Li, D., Deng, P., Zhao, J., Gao, L., Wang, K., Keeble-Gagnere, G., Yang, Z., Li, G., Wang, D., Bose, U., Colgrave, M., Kong, C., Zhao, G., Zhang, X., Liu, X., Cui, G., Wang, Y., Niu, Z., Wu, L., Cui, D., Jia, J., Appels, R., and Kong, X., 2020. 1RS.1BL molecular resolution provides novel contributions to wheat improvement. *BioRxiv*, 2020.09.14.295733, doi: <https://doi.org/10.1101/2020.09.14.295733>. [online] <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2020.09.14.295733v2> [accessed November 2020]

509. Rubio, P., Daza, L., and Jouve, N., 1999. Meiotic behaviour, chromosome stability and genetic analysis of the preferential transmission of 1B-1R, 1A-1R and 1R(1D) chromosomes in intervarietal hybrids of wheat. *Agronomie*, 19(1), pp.57-68.
510. Ruiqi, Z., Mingyi, Z., Xiue, W., and Peidu, C., 2014. Introduction of chromosome segment carrying the seed storage protein genes from chromosome 1V of *Dasypyrum villosum* showed positive effect on bread-making quality of common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 127, pp.523-533.
511. Ruiz, M. and Carrillo, J.M., 1993. Linkage relationships between prolamins on chromosomes 1A and 1B of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 87, pp.353-360.
512. Sabelli, P.A. and Shewry, P.R., 1991. Characterization and organization of gene families at the *Gli-1* loci of bread and durum wheats by restriction fragment analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 83, pp.209-216.
513. Santis, M.D., Giuliani, M.M., Giuzio, L., Vita, P.D., Lovegrove, A., Shewry, P., and Flagella, Z., 2017. Differences in gluten protein composition between old and modern durum wheat genotypes in relation to 20th century breeding in Italy. *European Journal of Agronomy*, 87, pp.19-29.
514. Sasek, A. and Bartos, P., 1980. Gliadinova spectra odrud psenice s 1B/1R translokaci nebo sustitui: Sbor UVITZ. *Genetika a Šlechťenie*, 16(4), pp.243-251.
515. Saunders, D.G.O., Pretorius, Z.A., and Hovmöller, M.S., 2019. Tackling the re-emergence of wheat stem rust in Western Europe. *Communications Biology*, 2, e.51.
516. Schalk, K., Lexhaller, B., Koehler, P., and Scherf, K.A., 2017. Isolation and characterization of gluten protein types from wheat, rye, barley and oats for use as reference materials. *PLoS One*, 12(2), e0172819.
517. Scherf, K.A., Brockow, K., Biedermann, T., Koehler, P., and Wieser, H., 2015. Wheat-dependent exercise-induced anaphylaxis. *Clinical & Experimental Allergy*, 46, pp.10-20.
518. Schlegel, R. and Meinel, A., 1994. A quantitative trait locus (QTL) on chromosome arm 1RS of rye and its effect on yield performance of hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, 22, pp.7-13.

519. Schlegel, R., 2016. Current list of wheats with rye and alien introgression. V05-16, 1–18. [online] <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression> [Accessed 1 September 2020]
520. Schneider, A. and Molnár-Láng, M., 2009. Detection of the 1RS chromosome arm in Martonvásár wheat genotypes containing 1BL·1RS or 1AL·1RS translocations using SSR and STS markers. *Acta Agronomica Hungarica*, 57(4), pp.409-416.
521. Schneider, A., Linc, G., Molnár, I., and Molnár-Láng, M., 2005. Molecular cytogenetic characterization of *Aegilops biuncialis* and its use for the identification of 5 derived wheat – *Aegilops biuncialis* disomic addition lines. *Genome*, 48, pp.1070-1082.
522. Schneider, A., Molnár, I., and Molnár-Láng, M., 2008. Utilisation of *Aegilops* (goatgrass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*, 163, pp.1-19.
523. Schwarz, G., Felsenstein, F.G., and Wenzel, G., 2004. Development and validation of a PCR-based marker assay for negative selection of the HMW glutenin allele *GluB1-1d* (Bx-6) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 109, pp.1064-1069.
524. Sears, E.R., 1952. Misdivision of univalents in common wheat. *Chromosoma*, 4, pp.535-550.
525. Sebesta, E.E., Wood, E.A., Porter, D.R., Webster, J.A., and Smith, E.L., 1994. Registration of Gaucho greenbug-resistant triticale germplasm. *Crop Science*, 34, p.1428.
526. Seo, Y.W., Graybosch, R.A., Peterson, C.J., and Shelton, D.R., 1995. Assessment of enzyme-linked immunoassay of rye secalins as a tool in the prediction of 1RS wheat quality. *Cereal Chemistry*, 72(3), pp.252-254.
527. Shan, H., Clayshulte, S.R., Haley, S.D., and Byrne, P.F., 2007. Variation for glutenin and waxy alleles in the US hard winter wheat germplasm. *Journal of Cereal Science*, 45, pp.199-208.
528. Shandhu, D., Sidhu, D., and Gill, K.S., 2002. Identification of Expressed sequence markers for a major gene-rich region of wheat chromosome group 1 using RNA fingerprinting-differential display. *Crop Science*, 42, pp.1285-1290.

529. Sharma, S., Bhat, P.R., Ehdaie, B., Close, T.J., Lukaszewski, A.J., and Waines J.G., 2009. Integrated genetic map and genetic analysis of a region associated with root traits on the short arm of rye chromosome 1 in bread wheat. *Theoretical Applied Genetics*, 119(5), pp.783-793.
530. Sharma, A., Sheikh, I., Kumar, R. Kumar, K., Vyas, P., and Dhaliwal, H.S., 2018. Evaluation of end use quality and root traits in wheat cultivars associated with 1RS.1BL translocation. *Euphytica*, 214, e. 62.
531. Sharma, N., Bhatia, S., Chunduri, V., Kaur, S., Sharma, S., Kapoor, P., Kumari, A., and Garg, M., 2020. Pathogenesis of celiac disease and other gluten related disorders in wheat and strategies for mitigating them. *Frontiers in Nutrition*, 7, e.6.
532. Shewry, P.R., 2009. Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60(6), pp.1537-1553.
533. Shewry, P., 2019. What is gluten – why is it special? *Frontiers in Nutrition*, 6, e.101.
534. Shewry, P.R., Bradberry, D., Franklin, J., and White, R.P., 1984. The chromosomal locations and linkage relationships of the structural genes for the prolamin storage proteins (secalins) of rye. *Theoretical and Applied Genetics*, 69, pp.63-69.
535. Shewry, P.R. and Tatham, A.S., 1990. The prolamin storage proteins of cereal seeds: structure and evolution. *Biochemical Journal*, 267(1), pp.1-12.
536. Shewry, P.R. and Halford, N.G., 2002. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), pp.947-958.
537. Shewry, P.R. and Hey, S.J., 2015. The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security*, 4(3), pp.178-202.
538. Shewry, P., Mifflin, B., and Kasarda, D., 1984. The Structural and Evolutionary Relationships of the Prolamin Storage Proteins of Barley, Rye and Wheat. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 304(1120), pp.297-308.
539. Shewry, P.R., Halford, N.G., Belton, P.S., and Tatham, A.S., 2002. The structure and properties of gluten: an elastic protein from wheat grain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 357(1418), pp.133-142.

540. Shewry, P.R., Pellny, T.K., and Lovegrove, A., 2016. Is modern wheat bad for health?. *Nature Plants*, 2(7), e.16097.
541. Singh, N.K. and Balyan, H.S., 2009. Induced mutations in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) CV. 'Kharchia 65' for reduced plant height and improve grain quality traits. *Advances in Biological Research*, 3(5–6), pp.215-221.
542. Singh, N.K. and Shepherd, K.W., 1985. The structure and genetic control of a new class of disulphide-linked proteins in wheat endosperm. *Theoretical and Applied Genetics*, 71, pp.79-92.
543. Singh, N.K. and Shepherd, K.W., 1988a. Linkage mapping of genes controlling endosperm storage proteins in wheat. 1. Genes on the short arms of group 1 chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 75, pp.628-641.
544. Singh, N.K. and Shepherd, K.W., 1988b. Linkage mapping of genes controlling endosperm storage proteins in wheat. 2. Genes on the long arms of group 1 chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 75, pp.642-650.
545. Singh, N.K., Shepherd, K.W., Langridge, P., Clem Gruen, L., Skerritt, J.H., and Wrigley, C.W., 1988. Identification of legumin-like proteins in wheat. *Plant Molecular Biology*, 11(5), pp.633-639.
546. Singh, N.K., Shepherd, K.W., and McIntosh, R.A., 1990. Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rusts and ω -secalins on the short arm of rye chromosome 1R. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, pp.609-616.
547. Singh, N.K., Shepherd, K.W., and Cornish, G.B., 1991. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *Journal of Cereal Science*, 14, pp.203-208.
548. Singh, R.P., Huerta-Espino, J., Rajaram, S., and Crossa, J., 1998. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7Ag and 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Science*, 38, pp.27-33.
549. Singh, R.P., Hodson, D.P., Jin, Y., Huerta-Espino, J., Kinyua, M.G., Wanyera, R., Njau, P., and Ward, R.W., 2006. Current status, likely migration and strategies to mitigate the threat to wheat production from race Ug99 (TTKS) of stem rust

- pathogen. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 1, e.054.
550. Singh, S., Singh, R.P., and Huerta-Espino, J., 2012. Stem rust. In: *Disease Resistance in Wheat*, I. Sharma, ed. CAB International. pp.18-32.
551. Singh, R.P., Hodson, D.P., Jin, Y., Lagudah, E.S., Ayliffe, M.A., Bhavani, S., Rouse, M.N., Pretorius, Z.A., Szabo, L.J., Huerta-Espino, J., Basnet, B.R., Lan, C., and Hovmøller, M.S., 2015. Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: continued threat to food security and prospects of genetic control. *Phytopathology*, 105(7), pp. 872-884.
552. Singh, S.P., Hurni, S., Ruinelli, M. Brunner, S., Sanchez-Martin, J., Krukowski, P., Peditto, D., Buchmann, G., Zbinden, H., and Keller, B., 2018. Evolutionary divergence of the rye *Pm17* and *Pm8* resistance genes reveals ancient diversity. *Plant Molecular Biology*, 98, pp.249-260.
553. Sissons, M.J., Ames, N.P., Hare, R.A., and Clarke, J.M., 2005. Relationship between glutenin subunit composition and gluten strength measurements in durum wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 85, pp.2445-2452.
554. Soriano, J.M. and Alvaro, F., 2019. Discovering consensus genomic regions in wheat for root-related traits by QTL meta-analysis. *Scientific Reports*, 9, e.10537.
555. Sourdille, P., Robe, P., Tixier, M.-H., Doussinault, G., Pavoine, M.-T., and Bernard, M., 1999. Location of *Pm3g*, a powdery mildew resistance allele in wheat, by using a monosomic analysis and by identifying associated molecular markers. *Euphytica*, 110, pp.193-198.
556. Sozinov, A.A., 2001. Conservation of gene associations in commercial varieties of wheat. In: Z. Bedö and L. Láng eds. *Wheat in a Global Environment. Developments in Plant Breeding*, vol 9. Springer, Dordrecht. pp. 97-105.
557. Sozinov, A.A. and Poperelya, F.A., 1980. Genetic classification of prolamines and its use for plant breeding. *Annales de Technologie Agricole*, 29, pp.229-245.
558. Sozinov, A., Sozinov, I., Kozub, N., and Sobko, T., 1999. Stable gene associations in breeding and evolution of grasses. In: *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives. Papers in Honor of Eviatar Nevo.*, S.P. Wasser, ed., Kluwer

- Academic Publishers. pp.97-113.
559. Sozinov, I.A., Kozub, N.A., Sobko, T.A., and Sozinov, A.A., 2010. Frequencies of storage protein alleles in winter common wheat varieties of Ukrainian breeding. Abstracts of oral and poster presentations of the 8th International Wheat Conference, 1–4 June 2010, St. Petersburg, Russia, pp.539-540.
560. Spielmeyer, W., Moullet, O., Laroche, A., and Lagudah, E.S., 2000. Highly recombinogenic regions at seed storage protein loci on chromosome 1DS of *Aegilops tauschii*, the D-genome donor of wheat. *Genetics*, 155(1), pp.361-367.
561. Starovičová, M., Gálová, Z., and Knoblochová, H., 2003. Identification of glutenin markers in cultivars of three wheat species. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 39(2), pp.51-57.
562. Stelmakh, A.F., 1998. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica*, 100, pp.359-369.
563. Szabó, A.T. and Hammer, K., 1995. Notes on the taxonomy of farro: *Triticum monococcum*, *T. dicoccon* and *T. spelta*. In: *Hulled Wheat. Proceedings of the first International Workshop on Hulled Wheats*, Padulosi S., Hammer K., and Heller J., eds. 21-22 July 1995, Castelvecchio Pascoli, Tuscany, Italy. pp.1-29.
564. Szakacs, E., Linc, G., Lang, L., and Molnar-Lang, M., 2004. Detection of the 1A/1R and 1B/1R wheat/rye translocation in new Martonvasar wheat varieties and advanced lines using in situ hybridization. *Növénytermeles*, 53, pp.527-534.
565. Szakács, É., Szőke-Pázsik, K., Kalapos, B., Schneider, A., Ivanizs, L., Rakszegi, M., Vida, G., Molnár, I., and Molnár-Láng, M., 2020. 1RS arm of *Secale cereanum* ‘Kriszta’ confers resistance to stripe rust, improved yield components and high arabinoxylan content in wheat. *Scientific Reports*, 10, e.1792.
566. Tabibzadeh, N., Karimzadeh, G., and Naghavi, M.R., 2013. Distribution of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in Iranian wheat, using PCR based markers and SDS-PAGE. *Cereal Research Communications*, 41, pp.458-467.
567. Tahmasebi, S., Heidari, B., Pakniyat, H., and Dadkhodaie, A., 2015. Consequences of 1BL/1RS translocation on agronomic and physiological traits in wheat. *Cereal Research Communications*, 43, pp.554-566.

568. Tan, F., Zhou, J., Yang, Z., Zhang, Y., Pan, L., and Ren, Z., 2009. Characterization of a new synthetic wheat – *Aegilops biuncialis* partial amphiploid. *African Journal of Biotechnology*, 8(14), pp.3215-3218.
569. Tanaka, H. and Tsujimoto, H., 2012. Positive or negative effects on dough strength in large-scale group-1 chromosome deletion lines of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 186, pp. 57-65.
570. Tanaka, H., Nabeuchi, Ch., Kurogaki, M., Garg, M., Saito, M., Ishikawa, G., Nakamura, T., and Tsujimoto, H., 2017. A novel compensating wheat–*Thinopyrum elongatum* Robertsonian translocation line with a positive effect on flour quality. *Breeding Science*, 67, pp.509-517.
571. Tatham, A.S. and Shewry, P.R., 2012. The S-poor prolamins of wheat, barley and rye: revisited. *Journal of Cereal Science*, 55, pp. 79-99.
572. Tsunewaki, K., 1988. Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops* In: T.E. Miller and R.M.D. Koebner, eds. 7th International Wheat Genetics Symposium, Cambridge, England, Bath Press, Bath, Avon, U.K., pp. 53-62.
573. Upelniek, V.P., Brezhneva, T.A., Dadashev, S.Y. Novozhilova, O.A., Molkanova, O.I., and Semikhov, V.F., 2003. On the use of alleles of gliadin-coding loci as possible adaptability markers in the spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars during seed germination. *Russian Journal of Genetics*, 39, pp.1426-1431.
574. Utebayev, M., Dashkevich, S., Babkenov, A., Shtefan, G., Fahrudanova, I., Bayahmetova, S., Sharipova, B., Kaskarbayev, Z., and Shavrukov, Y., 2016. Application of gliadin polymorphism for pedigree analysis in common wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38, pp.1-14.
575. Utebayev, M., Dashkevich, S., Bome, N., Bulatova, K., and Shavrukov, Y., 2019. Genetic diversity of gliadin-coding alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) from Northern Kazakhstan. *PeerJ*, 7, e7082.
576. Vaccino, P. and Metakovsky, E.V., 1995. RFLP patterns of gliadin alleles in *Triticum aestivum* L.: implications for analysis of the organization and evolution of complex loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 90, pp.173-181.

577. Vaccino, P., Banfi, R., Corbellini, M., and De Pace, C., 2010. Broadening and improving the wheat genetic diversity for end-use grain quality by introgression of chromatin from the wheat wild relative *Dasypyrum villosum*. *Crop Science*, 50, pp.528-540.
578. van Herpen, T.W., Goryunova, S.V., van der Schoot, J., Mitreva, M., Salentijn, E., Vorst, O., Schenk, M.F., van Veelen, P.A., Koning, F., van Soest, L.J., Vosman, B., Bosch, D., Hamer, R.J., Gilissen, L.J., and Smulders, M.J., 2006. Alpha-gliadin genes from the A, B, and D genomes of wheat contain different sets of celiac disease epitopes. *BMC Genomics*, 7, e.1.
579. van Hintum, Th.J.L., Brown, A.H.D., Spillane, C., and Hodgkin, T., 2000. *Core collections of plant genetic resources. IPGRI Technical Bulletin. International Plant Genetic Resources Institute*, Rome, Italy, 3.
580. van Slageren, M.W., 1994. *Wild Wheats: a Monograph of Aegilops L. and Amblyopyrum (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae)*. Wageningen: Agricultural University Papers.
581. Vancini, C., Torres, G.A.M., Miranda, M.Z. de, Consoli, L., Bonow, S., and Grando, M.F., 2019. Impact of high-molecular-weight glutenin alleles on wheat technological quality. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 54, e00639.
582. Varshney, R.K., Prasad, M., Roy, J.K., Kumar Harjit-Singh, N., Dhaliwal, H.S., Balyan, H.S., and Gupta, P.K., 2000. Identification of eight chromosomes and a microsatellite marker on 1AS associated with QTL for grain weight in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 100, pp.1290-1294.
583. Varzakas, T., Kozub, N., and Xynias, I.N., 2014. Quality determination of wheat: genetic determination, biochemical markers, seed storage proteins - bread and durum wheat germplasm. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(14), pp.2819-2829.
584. Vereijken, J.M., Klostermann, V.L.C., Beckers, F.H.R., Spekking, W.T.J., and Graveland, A., 2000. Intercultivar variation in the proportions of wheat protein fractions and relation to mixing behaviour. *Journal of Cereal Science*, 32 (2), pp.159-167.

585. Villareal, R.L., Del-Toro, E., Mujeeb-Kazi, A., and Rajaram, S., 1995. The 1BL/1RS chromosome translocation effect on yield characteristics in a *Triticum aestivum* L. Cross. *Plant Breeding*, 114, pp. 497-500.
586. Villareal, R.L., Rajaram, S., Mujeeb-Kazi, A., and Del-Toro, E., 1991. The effect of chromosome 1B/1R translocation on the yield potential of certain spring wheats (*Triticum aestivum* L.). *Plant Breeding*, 106, pp.77-81.
587. Villareal, R.L., del Toro, E., Rajaram, S., and Mujeeb-Kazi, A., 1996. The effect of chromosome 1AL/1RS translocation on agronomic performance of 85 F₂-derived F₆ lines from three *Triticum aestivum* L. crosses. *Euphytica*, 89, pp.363-369.
588. Von Büren, M., 2001. Polymorphisms in two homeologous γ -gliadin genes and the evolution of cultivated wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 48, pp.205-220.
589. Von Büren, M., Lüthy, J., and Hübner, P., 2000. A spelt-specific γ -gliadin gene: discovery and detection. *Theoretical and Applied Genetics*, 100, pp.271-279.
590. Waga, J., 2002. Inheritance of some ω -gliadin protein subunits in spelt wheat and their linkage with the red glume coding *Rg-1* locus. *Plant Breeding and Seed Science*, 46(2), pp.25-35.
591. Waga, J. and Skoczowski, A., 2014. Development and characteristics of ω -gliadin-free wheat genotypes. *Euphytica*, 195, pp.105-116.
592. Waga, J., Zientarski, J., Szaleniec, M., Obtulowicz, K., Dyga, W., and Skoczowski, A., 2013. Null alleles in gliadin coding loci and wheat allergenic properties. *American Journal of Plant Sciences*, 4(1), pp.160-168.
593. Waines, J.G. and Payne, P.I., 1987. Electrophoretic analysis of the high-molecular-weight glutenin subunits of *Triticum monococcum*, *T. urartu*, and the A genome of bread wheat (*T. aestivum*). *Theoretical and Applied Genetics*, 74, pp.71-76.
594. Waines, J.G. and Hegde, S.G., 2003. Intraspecific gene flow in bread wheat as affected by reproductive biology and pollination ecology of wheat flowers. *Crop Science*, 43, pp.451-463.

595. Wan, Y., Shewry, P.R., and Hawkesford, M.J., 2013. A novel family of γ -gliadin genes are highly regulated by nitrogen supply in developing wheat grain. *Journal of Experimental Botany*, 64(1), pp.161-168.
596. Wang, M.L., Atkinson, M.D., Chinoy, C.N., Devos, K.M., Harcourt, R.L., Liu, C.J., Rogers, W.J., and Gale, M.D., 1991. RFLP-based genetic map of rye (*Secale cereale* L.) chromosome 1R. *Theoretical and Applied Genetics*, 82, pp.174-178.
597. Wang, L.H., Zhao, X.L., He, Z.H., Ma, W., Appels, R., Peña, R.J., and Xia, X.C., 2009. Characterization of low-molecular-weight glutenin subunit *Glu-B3* genes and development of STS markers in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118, pp.525-539.
598. Wang, L., Li, G., Peña, R.J., Xia, X., and He, Z., 2010. Development of STS markers and establishment of multiplex PCR for *Glu-A3* alleles in common wheat (*Triticum aestivum* L.) *Journal of Cereal Science*, 51(3), pp.305-312.
599. Wang, S., Yu, Z., Cao, M., Shen, X., Li, N., Li, X., Ma, W., Weißgerber, H., Zeller, F., Hsam, S., and Yan, Y., 2013. Molecular mechanisms of HMW glutenin subunits from 1S(l) genome of *Aegilops longissima* positively affecting wheat breadmaking quality. *PLoS One*, 8(4), e58947.
600. Wang, D., Li, D., Wang, J., Zhao, Y., Wang, Z., Yue, G., Liu, X., Qin, H., Zhang, K., Dong, L., and Wang, D., 2017. Genome-wide analysis of complex wheat gliadins, the dominant carriers of celiac disease epitopes. *Scientific Reports*, 7, 44609.
601. Wang, J., Wang, C., Zhen, S., Li, X., and Yan, Y., 2018. Low-molecular-weight glutenin subunits from the 1U genome of *Aegilops umbellulata* confer superior dough rheological properties and improve breadmaking quality of bread wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 98(6), pp.2156-2167.
602. Wang, D., Li, F., Cao, S., and Zhang, K., 2020. Genomic and functional genomics analyses of gluten proteins and prospect for simultaneous improvement of end-use and health-related traits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(5), pp.1521-1539.

603. Wanyera, R., Kinuya, M.G., Jin, Y., and Singh, R.P., 2006. The spread of stem rust caused by *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, with virulence on *Sr31* in wheat in Eastern Africa. *Plant Disease*, 90, p.113.
604. WASDE, 2020. World Agricultural Supply and Demand Estimates. WASDE–607. [online] <https://www.usda.gov/oce/commodity/wasde/wasde1220.pdf> [Accessed 20 December 2020]
605. Watry, H., Zerkle, A., and Laudencia-Chingcuanco, D., 2020. Modified acid-PAGE method for rapid screening and phenotyping of wheat gliadin mutant lines. *MethodsX*, 7, 100858.
606. Weng, Y., Azhaguvel, P., Devkota, R.N., and Rudd, J.C., 2007. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat–rye translocations in wheat background. *Plant Breeding*, 126, pp.482-486.
607. Wicker, T., Yahiaoui, N., Guyot, R., Schlagenhauf, E., Liu, Z.D., Dubcovsky, J., and Keller, B., 2003. Rapid genome divergence at orthologous low molecular weight glutenin loci of the A and Am genomes of wheat. *Plant Cell*, 15(5), pp.1186-1197.
608. Wieser, H., Kieffer, R., and Lelley, T., 2000. The influence of 1B/1R chromosome translocation on gluten protein composition and technological properties of bread wheat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 80, pp.1640-1647.
609. Witcombe, J.R., 1983. *A Guide to the Species of Aegilops L. Their taxonomy, morphology and distribution*. IBPGR Secretariat, Rome, Italy.
610. Woychik, J.H., Boundy, J.A., and Dimler, R.J., 1961. Starch gel electrophoresis of wheat gluten proteins with concentrated urea. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 92, pp.277-482.
611. Wrigley, C.W. and Shepherd, K.W., 1974. Identification of Australian wheat cultivars by laboratory procedures: Examination of pure samples of grain. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 14, pp.796-804.
612. Wrigley, C.W., Asenstorfer, R., Batey, I.L., Cornish, G.B., Day, L., Mares, D., and Mrva, K., 2009. The biochemical and molecular basis of wheat quality. Chapter 21. In: Carver, B. F., Ed., *Wheat: Science and Trade*, Oxford, UK: Wiley-Blackwell. pp.495-520.

613. Xing, L., Hu, P., Liu, J., Witek, K., Zhou, S., Xu, J., Zhou, W., Gao, L., Huang, Z., Zhang, R., Wang, X., Chen, P., Wang, H., Jones, J.D.G., Karafiátová, M., Vrána, J., Bartoš, J., Doležel, J., Tian, Y., Wu, Y., and Cao, A., 2018. *Pm21* from *Haynaldia villosa* encodes a CC-NBS-LRR protein conferring powdery mildew resistance in wheat. *Molecular Plant*, 11(6), pp.874-878.
614. Xu, J. and Messing, J., 2009. Amplification of prolamin storage protein genes in different subfamilies of the *Poaceae*. *Theoretical and Applied Genetics*, 119, pp.1397-1412.
615. Xu, L.-L., Li, W., Wei, Y.-M., and Zheng, Y.-L., 2009. Genetic diversity of HMW glutenin subunits in diploid, tetraploid and hexaploid *Triticum* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56, pp.377-391.
616. Xu, Y., Li, S., Li, L. Ma, F., Fu, X., Shi, Z., Xu, H., Ma, P., and An, D., 2017. QTL mapping for yield and photosynthetic related traits under different water regimes in wheat. *Molecular Breeding*, 37, e.34.
617. Xynias, I.N., Kozub, N.O., and Sozinov, I.A., 2006. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars. *Plant Breeding*, 125, pp.408-410.
618. Xynias, I.N., Kozub, N.O., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2007. Biochemical markers in wheat breeding. *International Journal of Plant Breeding*, 1(1), pp.1-9.
619. Xynias, I.N., Kozub, N.A., and Sozinov, I.A., 2011. Analysis of Hellenic durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) germplasm using gliadin and high-molecular-weight glutenin subunit loci. *Cereal Research Communications*, 39(3), pp.415-425.
620. Xynias, I.N., Mavromatis, A.G., Korpetis, E.G., Pankou, C.I., and Kozub, N.O., 2019. Description and characterization of Hellenic wheat germplasm for agronomical and seed quality parameters using phenotypical, biochemical and molecular approaches. *Cytology and Genetics*, 53(4), pp.337-347.
621. Yamada, Y, Yokooji, T, Ninomiya, N, Taogoshi, T, Morita, E, and Matsuo, H., 2019. Evaluation of the allergenicity of ω 5-gliadin-deficient Hokushin wheat (1BS-18) in a wheat allergy rat model. *Biochemistry and Biophysics Reports*, 2019, 20, e.100702.

622. Yamamoto, M. and Mukai, Y., 2005. High-resolution physical mapping of the secalin-1 locus of rye on extended DNA fibers. *Cytogenetic and Genome Research*, 109(1-3), pp.79-82.
623. Yamamoto, T., Lin, H., Sasaki, T., and Yano, M., 2000. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny. *Genetics*, 154, pp.885-891.
624. Yan, Y., Hsam, S.L.K., Yu, J.Z., Jiang, Y., Ohtsuka, I., and Zeller, F.J., 2003. HMW and LMW glutenin alleles among tetraploid and hexaploid European spelt wheat (*Triticum spelta* L.) progenitors. *Theoretical and Applied Genetics*, 107, pp.1321-1330.
625. Yang, M.Y., Ren, T.H., Yan, B.J., Li, Z., and Ren, Z.L., 2014. Diversity resistance to *Puccinia striiformis f. sp. Tritici* in rye chromosome arm 1RS expressed in wheat. *Genetics and Molecular Research*, 13(4), pp.8783-93.
626. Yang, N., McDonald, M.C., Solomon, P.S., and Milgate, A.W., 2018. Genetic mapping of *Stb19*, a new resistance gene to *Zymoseptoria tritici* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 131, pp.2765-2773.
627. Yediay, F.E., Baloch, F.S., Kilian, B., and Özkan, H., 2010. Testing of rye-specific markers located on 1RS chromosome and distribution of 1AL.RS and 1BL.RS translocations in Turkish wheat (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf.) varieties and landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57, pp.119-129.
628. Yen, C. and Yang, J., 2020. *Biosystematics of Triticeae: Volume I. Triticum-Aegilops complex*. China Agriculture Press & Springer Nature Singapore Pte Ltd.
629. Yildirim, A., Jones, S.S., Murray, T.D., and Line, R.F., 2000. Evaluation of *Dasypyrum villosum* populations for resistance to cereal eyespot and stripe rust pathogens. *Plant Disease*, 84, pp.40-44.
630. Yu, S.B., Li, J.X., Xu, C.G., Tan, Y.F., Gao, Y.J., Li, X.H., Qifa, Z., and Saghai Maroof, M.A., 1997. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 94, pp.9226-9231.

631. Yuan, Z., Liu, D., Zhang, L., Zhang, L., Chen, W., Yan, Z., Zheng, Y., Zhang, H., and Yen, Y., 2011. Mitotic illegitimate recombination is a mechanism for novel changes in high-molecular-weight glutenin subunits in wheat-rye hybrids. *PLoS One*, 6(8), e23511.
632. Zeven, A.C., 1983. The character brown ear of bread wheat: A review. *Euphytica*, 32(2), pp.299-310.
633. Zhang, W., Gianibelli, M.C., Ma, W., Rampling, L., and Gale, K.R., 2003. Identification of SNPs and development of allele-specific PCR markers for gamma-gliadin alleles in *Triticum aestivum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(1), pp.130-138.
634. Zhang, Y., Li, X., Wang, A., An, X., Zhang, Q., Pei, Y., Gao, L., Ma, W., Appels, R., and Yan, Y., 2008. Novel x-type high-molecular-weight glutenin genes from *Aegilops tauschii* and their implications on the wheat origin and evolution mechanism of *Glu-D1-1* proteins. *Genetics*, 178(1), pp.23-33.
635. Zhang, L.Y., Liu, D.C., Guo, X.L., Yang, W.L., Sun, J.Z., Wang, D.W., Sourdille, P., and Zhang, A.M., 2011. Investigation of genetic diversity and population structure of common wheat cultivars in northern China using DArT markers. *BMC Genetics*, 12, e.42.
636. Zhang, X., Liu, D., Zhang, J., Jiang, W., Luo, G., Yang, W., Sun, J., Tong, Y., Cui, D., and Zhang, A., 2013. Novel insights into the composition, variation, organization and expression of the low-molecular-weight glutenin subunit gene family in common wheat. *Journal of Experimental Botany*, 64, 2027e2040.
637. Zhang, Y., Hu, X., Juhasz, A., Islam, S., Yu, Z., Zhao, Y., Li, G., Ding, W., and Wujun Ma, W., 2020. Characterising avenin-like proteins (ALPs) from albumin/globulin fraction of wheat grains by RP-HPLC, SDS-PAGE, and MS/MS peptides sequencing. *BMC Plant Biology*, 20, e.45.
638. Zhao, W., Qi, L., Gao, X., Zhang, G., Dong, J., Chen, Q., Friebe, B., and Gill, B.S., 2010. Development and characterization of two new *Triticum aestivum*-*Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines T1DS 1V#3L and their effect on grain quality. *Euphytica*, 175, pp.343-350.

639. Zhao, C., Cui, F., Wang, X., Shan, S., Li, X., Bao, Y., and Wang, H., 2012. Effects of 1BL/1RS translocation in wheat on agronomic performance and quality characteristics. *Field Crops Research*, 127, pp.79-84.
640. Zheng, S., Byrne, P., Bai, G., Shan, X., Reid, S., Haley, S., and Seabourn, B., 2009. Association analysis reveals effects of wheat glutenin alleles and rye translocations on dough-mixing properties. *Journal of Cereal Science*, 50, pp.283-290.
641. Zheng, S., Byrne, P.F., Haley, S.D. Shan, X., and Reid, S.D., 2010. Glutenin allelic variation and 1AL.1RS effects on dough mixing properties of wheat grown in irrigated and rainfed environments. *Euphytica*, 176, pp.357-369.
642. Zhong, G.Y. and Qualset, C.O., 1993. Allelic diversity of high molecular-weight glutenin protein subunits in natural populations of *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy. *Theoretical and Applied Genetics*, 86, pp.851-858.
643. Zhou, J., Han, C., Cao, H., Zhen, S., Yu, Z., Li, X., Ma, W., and Yan, Y., 2013. Fast identification of wheat 1BL.1RS translocation by reversed-phase ultra-performance liquid chromatography (RP-UPLC). *Crop and Pasture Science*, 64(9), pp.865-873.
644. Zhou, J.P., Yao, C.H., Yang, E.N., Yin, M.Q., Liu, C., and Ren, Z.L., 2014. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* addition line conferring quality-associated HMW glutenin subunits. *Genetics and Molecular Research*, 13(1), pp.660-669.
645. Zhou, J.P., Cheng, Y., Zang, L.L., Yang, E.N., Liu, C., Zheng X.L., Deng, K.J., Zhu, Y.Q., and Zhang, Y., 2016. Characterization of a new wheat-*Aegilops biuncialis* 1M^b(1B) substitution line with good quality-associated HMW glutenin subunit. *Cereal Research Communications*, 44(2), pp.198-205.
646. Zikhali, M., Leverington-Waite, M., Fish, L., Simmonds, J., Orford, S., Wingen, L.U., Goram, R., Gosman, N., Bentley, A., and Griffiths, S., 2014. Validation of a 1DL earliness *per se* (*eps*) flowering QTL in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Molecular Breeding*, 34(3), pp.1023-1033.
647. Zikhali, M., Wingen, L.U., and Griffiths, S., 2016. Delimitation of the Earliness *per se* D1 (*Eps-D1*) flowering gene to a subtelomeric chromosomal deletion in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*, 67(1), pp.287-299.

648. Žilić, S., Barać, M., Pešić, M., Dodig, D., and Ignjatović-Micić, D., 2011. Characterization of proteins from grain of different bread and durum wheat genotypes. *International Journal of Molecular Sciences*, 12, pp.5878-5894.
649. Zohary, D. and Feldman, M., 1962. Hybridization between amphidiploids and evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Evolution*, 16, pp.44-61.

Додаток А

Таблиця А.1

Генотипи українських сортів пшениці м'якої озимої за локусами запасних білків

Сорт	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	<i>Gli-A3</i>	Група ²
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Альбатрос одеський	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Альянс	<i>b</i>	<i>b+e</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІР
Аналог	<i>b+f</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІЗ
Антара	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>a+d</i>	<i>a+b</i>	СП
Антонівка	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Анулька	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Апогей луганський	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	СП
Артеміда	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Ассоль	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Астет	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІР
Багіра	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Безмежна	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a+b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Бенефіс	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Білосніжка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Білоцерківська 177	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Білоцерківська 18	<i>c+f</i>	<i>b+d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Білоцерківська 198	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	ЦЛС
Білоцерківська 47	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Білоцерківська напівкарликова	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Благо	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Благодарка одеська	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Богдана	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Богиня	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Борвій	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Бригантина	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>f+j</i>	<i>b</i>	<i>u+d</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Бунчук	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Білоцерківська інтенсивна	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Василина	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІР
Ватажок	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Вдала	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+d</i>	С
Вдячна	<i>y</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Веселка	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Веселка поліська	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Веснянка	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Веста	b	l	b	b	c	d	b	ЦЛС
Ветеран	g	b	g	b	al	d	a	С
Виген	b	d	$f+j$	a	u	d	a	С
Вимпел	$b+o$	b	b	b	c	d	b	С
Витязь	f	b	g	a	c	d	a	СП
Вихованка	w	e	b	$a+b$	c	d	nnn	С
Відрада	b	b	g	b	c	d	b	ЦЛС
Вікторія одеська	b	b	g	b	$u+c$	d	a	С
Естафета миرونівська	b	l	b	b	u	d	b	ЦЛС
Волгоградська	b	b	b	a	c	d	a	ЦЛС
Волинська 2	f	l	i	a	u	d		ЦЛС
Волинська напівінтенсивна	o	l	$b+g$	c	c	d	b	ЦЛС
Володарка	$b+o$	$b+l$	b	$a+b$	$u+c$	d	b	ЦЛС
Волошкова	x	l	b	a	c	d	b	ЦЛС
Гаразівка	o	l	g	$a+c$	c	d		ЦЛС
Гарант	o	h'	b	c	$c+i$	d	c	ЦЛС
Гарантія одеська	$g+o$	b	j	b	al	d	a	С
Гном	x	fg^*	b	b	al	d	a	ІЗ
Годувальниця одеська	b	e	g	b	$u+c$	d	b	С
Голубка	b	b	j	a	u	d	a	С
Гордовита	b	b	j	a	c	d	b	ІР
Господиня	b	b	$b+g$	b	u	d	a	С
Гурт	b	b	f	a	u	d	a	С
Дальницька	b	e	g	b	u	d	b	С
Дар Луганщини	b	b	g	a	c	d	a	СП
Дашенька	f	f	b	b	c	a	a	ЦЛС
Диканька	b	b	g/j	b	u	d	b	СП
Добірна	w	b	b	b	d	a	a	ЦЛС
Доброполька	b	$b+d$	j	a	u	d	a	С
Доброчин	g	b	$g+f$	b	al	d	$a+b$	С
Донецкая 48	o	b	b	a	c	d	b	СП
Донецька 30	l	b	g	a	c	d	a	СП
Донецька 46	l	b	b	a	c	d	a	СП
Донецька 90	b	b	g	$a+b$	c	d	b	СП
Дорідна	b	b	g	a	c	d	b	ІР
Досконала	o	b	b	a	c	d	b	ІР
Достаток	o	l	b	$a+c$	c	d	a	ЦЛС
Дюк	b	b	j	$a+b$	c	d	a	С
Економка	b	$b+l$	b	b	c	d	b	ЦЛС

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Експромт	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Елегія	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		ЦЛС
Елегія миронівщини	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	ЦЛС
Епілог	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	ІЗ
Епоха одеська	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Еритроспермум 122	<i>b+c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Еритроспермум 87	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Еритроспермум 917	<i>m</i>	<i>e</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІР
Естет (Галлея)	<i>ag</i>	<i>h^l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>e+a</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Єдність	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Жайвір	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Журавка	<i>f</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІЗ
Катруся одеська	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Забава одеська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Заграва	<i>b+f</i>	<i>b</i>	<i>g+x</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Задумка Одеська	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Залив	<i>b</i>	<i>b+l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Заможність	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>b+j</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Запорука	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>a+b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Застава одеська	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g+f</i>	<i>b</i>	<i>u+d</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Звитяга	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Землячка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Зимоярка ³	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Зиск	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Зіра	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Зірка	<i>b</i>	<i>b+d</i>	<i>b+j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Злагода	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Злука	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	ЦЛС
Зміна одеська	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Знахідка одеська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Золотоколоса	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Зорепад	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Зустріч	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Іванівська остиста	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Іллічівка	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Істина одеська	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Калинова	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Калита	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІР
Кесарія поліська	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	ІЗ

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Київська 7	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Київська 73	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІЗ
Київська 8	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Київська 9	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Київська остиста	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Кірена Роксолана	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Кірія	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Кнопа	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Княгиня Ольга	<i>w</i>	<i>b+e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	С
Колективна 77	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Колос Миронівщини	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Колумбія	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Кольчуга	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	СП
Комсомольська 56	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g+f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Кооператорка	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Копилівчанка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІЗ
Косовиця	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Кохана	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Краєвид	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Краплина	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Красень	<i>b</i>	<i>c^l</i>	<i>i</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Красуня одеська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Крижинка	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Куяльник	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Лада одеська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a+b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Лазурна	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Лан	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Лановий	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Ластівка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Ласуня	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	ЦЛС
Лебідка	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Левада	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a (b?)</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a (b?)</i>	СП
Легенда Миронівщини	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	ЦЛС
Лелека	<i>g</i>	<i>c^l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Леся	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Либідь	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	ЦЛС
Лимарівна	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Лис.25	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Литанівка	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Ліона	<i>b</i>	<i>b+d</i>	<i>f+j</i>	<i>a+b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Ліра одеська	b	b	j	b	u	d	a	С
Лісова пісня	c	b	b	a	c	d	a	ЦЛС
Лугастар	b	b	g	a	u	d	a	СП
Лузанівка одеська	b	d	g	a	u	d	b	С
Любава одеська	b	$b+d$	$b+j$	a	$u+c$	d	$a+b$	С
Маріца (Мадярка)	b	l	b	b	c	d	a	ЦЛС
Марія	b	b	g	a	$u+c$	d	b	СП
Мелодія одеська	b	e	g	b	c	d	b	С
Мирич	f	l	b	c	c	d		ЦЛС
Мирлебен	o	l	g	c	c	d		ЦЛС
Мирлена	o	b	g	a	c	d	a	ЦЛС
Миронівська 10	o	l	b	a	c	d		ЦЛС
Миронівська 11	b	b	g	b	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 19	f	$b+l$	b	$a+b$	c	d		ЦЛС
Миронівська 25	y	b	f	b	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 264	c	b	g	a	c	d	a	ЦЛС
Миронівська 27	$b+x$	$b+l$	b	b	c	d	$c+d$	ЦЛС
Миронівська 28	o	l	b	a	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 29	y	d	f	a	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 30	b	l	b	b	c	d	$c+b$	ЦЛС
Миронівська 31	f	b	b	a	c	d	$a+b$	ЦЛС
Миронівська 32	f	b	g	$a+b$	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 33	o	l	g	b	c	d		ЦЛС
Миронівська 34	f	b	b	c	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 35	b	b	b	b	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 40	f	b	b	a	c	d	$a+b$	ЦЛС
Миронівська 61	$f+x$	l	b	$a+b$	c	d	$a+b$	ЦЛС
Миронівська 62	f	x	b	b	c	d	a	ЦЛС
Миронівська 63	f	$d+l$	f	$a+b$	c	d	b	ЦЛС
Миронівська 65	c	l	b	b	c	d		ЦЛС
Миронівська 66	f	b	b	$b+c$	c	d	$a+b$	ЦЛС
Миронівська 67	f	l	b	a	c	d	a	ЦЛС
Миронівська 808	f	b	g	a	c	d	a	ЦЛС
Миронівська золотоверха	o	f	g	b	c	d		ЦЛС
Миронівська напівінтенсивна	o	f	g	b	a	d	b	ЦЛС
Миронівська остиста	o	b	g	b	c	d	a	ЦЛС
Миронівська ранньостигла	b	b	f	a	c	d	b	ЦЛС
Миронівська сторічна	f	$x+l$	b	b	c	d	e	ЦЛС

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Миронівська ювілейна	f	b	g	a	c	d	a	ЦЛС
Мирхад	o	f	g	c	c	a	c	ЦЛС
Мирянка	$f+x$	l	b	a	c	d	a	ЦЛС
Митець	f	b	g	$a+b$	u	d	a	ЦЛС
Мірютинка	f	$b+l$	$f+j$	c	c	d	b	ІЗ
Місія одеська	b	b	g	b	u	d	a	С
Модус (Миколаївка)	b	h^l	b	a	d	d	d	ЦЛС
Монолог	w	d	f	b	c	d	nnn	ЦЛС
Монотип	f	h^l	b	b	a	e	b	ЦЛС
Мудрість одеська	$b+g$	b	g	a	al	d	a	С
Надія одеська	b	e	j	b	c	a	b	С
Наснага	$b+g$	b	g	b	c	d	a	С
Наталка	c	b	g	a	c	d	a	ЦЛС
Небокрай	b	b	j	a	u	d	a	С
Нива Київщини	x	b	g	b	c	d	a	ЦЛС
Ніконія	b	b	j	a	u	d	a	С
Новокиївська	f	l	b	$a+b$	c	d	a	ЦЛС
Оберіг Миронівський	o	b	b	b	c	a	b	ЦЛС
Обрій	b	b	j	b	u	d	b	С
Обряд	b	b	g	b	$u+c$	d	b	С
Овідій	$b+c$	b	$b+g$	$a+b$	$u+c$	d	b	СП
Одеська напівкарликова	b	b	$b+g$	b	c	d	b	С
Одеська 117	o	b	$g+f$	a	c	d	b	С
Одеська 120	b	b	f	$a+b$	u	d	b	С
Одеська 132	o	b	b	b	c	d	b	С
Одеська 133	b	b	j	a	u	d	b	С
Одеська 16	$m+o$	b	g	a	$u+c$	d	$a+b$	С
Одеська 160	b	b	g	b	u	d	b	С
Одеська 161	$b+c$	b	$b+j$	$a+b$	c	d	$a+b$	С
Одеська 162	$b+c$	b	$b+j$	$a+b$	c	d	$a+b$	С
Одеська 26	c	b	j	b	c	d	a	С
Одеська 265	b	b	x	b	$u+c$	d	b	С
Одеська 266	b	b	j	a	u	d	b	С
Одеська 267	b	$b+bl^*$	g	b	u	d	b	С
Одеська 268	$b+f$	b	b	$a+b$	u	d	$a+b$	С
Одеська 3	m	d	j	c	c	a	b	С
Одеська 51	$b+o$	b	$b+g$	$a+b$	u	d	b	С
Одеська 66	b	$b+l$	f	a	u	d	b	С

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Одеська 75	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Одеська 76	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Одеська 83	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Одеська 95	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Одеська червоноколоса	<i>g</i>	<i>c^l</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Одеська остистая	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Оксамитна	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Оксана	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Октава	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Олексіївка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a+b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Олеся	<i>f+o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Ольвия	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Ольжана	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Отаман	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Пам'яті Гірка	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Пам'яті Ремесла	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Панна	<i>g</i>	<i>c^l</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Пересвет	<i>b</i>	<i>b+c^l</i>	<i>f+b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Переяславка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	ЦЛС
Перлина Лісостепу	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	ЦЛС
Пивна	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		ЦЛС
Пилипівка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Писанка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Повага	<i>b+o</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Повелія	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Поверна	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІР
Подільянка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Подяка	<i>o</i>	<i>b+d</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Поклик	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Полевик	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Поліська 107	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІЗ
Поліська 1259	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b+g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a+b</i>	<i>b</i>	ІЗ
Поліська 29	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b+c</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	ІЗ
Поліська 70	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	ІЗ
Поліська 71	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІЗ
Поліська 80	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	ІЗ
Поліська 87	<i>b+x</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>a+b</i>	ІЗ
Поліська 90	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	ІЗ
Поліська 92	<i>x</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Поліська 95	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІЗ

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Поліська безоста	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Полукарлик 3	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІР
Порада	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Почаївка	<i>f</i>	<i>h'</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Пошана	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Прибой	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Прима одеська	<i>c</i>	<i>f+d</i>	<i>f+b</i>	<i>b+c</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Прогрес	<i>m</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Прокоф'євка	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>g+x</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Прометей	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Промінь	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Раставиця	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Ремеслівна	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Розкішна	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ІР
Розмай	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Романтика	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Росинка	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	СП
Сагайдак	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	СП
Світанок миронівський	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Святкова	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		ЦЛС
Селена	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Селянка одеська	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Символ одесский	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>		С
Сирена одеська	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b+g</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Скарбниця	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>a</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	С
Славна	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Служниця одеська	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Сміла	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Смуглянка	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Снігурка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Сніжана (Венера)	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Солоха	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Сонечко	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Софійка	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>al</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Спасівка	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Степняк	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Степовичка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a+b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Столична	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Струмок	<i>o</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Супутниця	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Тіра	g	b	$b+j$	a	c	d	a	С
Тітона	b	d	f	b	u	d	b	С
Традиція	g	b	g	b	al	d	a	С
Трипільська	o	b	b	a	c	d	b	ЦЛС
Тронка	$b+o$	b	g	$a+b$	u	d	$a+b$	С
Троян	f	l	$b+g$	a	a	d		ЦЛС
Турунчук	b	b	j	a	u	d	a	С
Ужинок	g	b	g	b	u	d	a	С
Українка 0246	c	b	a	a	c	$a+d$	$a+b$	ЦЛС
Українка одеська	b	b	g	a	u	d	a	С
Фаворитка	o	l	b	c	c	d	$a+b$	ЦЛС
Фантазія одеська	b	b	j	$a+b$	u	d	$a+b$	С
Федорівка	c	b	g	b	u	d	b	С
Феругінеум 1239	m	h^l	g	a	u	b	b	ІР
Хазарка	o	l	b	a	c	d	b	ЦЛС
Харківська 105	m	b	f	a	c	d	b	ІР
Харківська 107	b	b	$b+j$	$a+b$	u	d	b	ІР
Харківська 11	o	b	b	a	c	d	b	ІР
Харківська 4	i	b	g	a	c	d	a	ІР
Харківська 50	f	$b+d$	g	c	u	d	b	ІР
Харківська 63	b	b	b	$a+b$	c	d	b	ІР
Харківська 81	$b+c$	b	$b+g$	a	c	d	b	ІР
Харківська 90	b	b	$b+g$	$a+b$	c	d	b	ІР
Харківська 92	b	b	$b+g$	$a+b$	c	d	b	ІР
Харківська 96	o	b	$f+g$	a	c	d	b	ІР
Харус	b	b	g	a	u	d	$a+b$	ІР
Хвиля	b	d	b	b	u	d	a	С
Херсонська 86	b	b	j	b	u	d	b	СП
Херсонська 97	c	b	b	b	u	d	b	СП
Херсонська 99	b	b	$b+g$	$a+b$	$u+c$	d	b	СП
Херсонська безоста	c	b	$b+g$	b	u	d	b	СП
Хист	b	$b+o$	$f+b$	$a+b$	u	d	a	С
Хоревиця	$b+o$	b	g	b	u	d	b	ЦЛС
Хуртовина	b	b	b	a	c	d	b	ЦЛС
Хуторянка	c	b	g	a	c	d	c	ЦЛС
Цвіт калини	b	c^l	$b+g$	b	al	a	b	ІЗ
Циганка	f	h^l	g	c	h	d	b	ЦЛС
Чайка	o	b	b	a	c	d	b	С
Чарівниця одеська	o	b	b	b	c	d	a	С
Чародійка	x	l	b	a	c	d	c	ЦЛС

Продовж. табл. А.1

1	2	3	4	5	6	7	1	2
Чигиринка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Чорнява	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Шестоपालівка	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Щедра нива	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС
Щедра Полісся	<i>x</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>aa</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	ІЗ
Щедрівка київська	<i>x</i>	<i>d</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ІЗ
Щедрість одеська	<i>g+m</i>	<i>l</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	С
Ювілейна 75	<i>b</i>	<i>c¹</i>	<i>f+b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Ювіляр Миронівщини	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Южная заря	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	С
Юннат одеський	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	С
Яворина	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	ЦЛС
Якорь одесский	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b+j</i>	<i>b</i>	<i>u+c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	С
Ясногірка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	ЦЛС
Ятрань 60	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g+j</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	ЦЛС

Примітки:

¹ –зчеплені з алелем *Gli-B5b*;

² – С – сорти зони Степу (всі СГІ, крім Тітона, Тронка, Шестоपालівка); ЦЛС – сорти зони Центрального Лісостепу (Правобережного Лісостепу) (МІП, ІФРІГ, БЦДС); ІЗ – сорти ІЗР, ІР – сорти ІР; СП – сорти інших селекційних установ Півдня та Сходу

України

³ дворучка.

Додаток Б

Таблиця Б.1

Генотипи сортів пшениці м'якої озимої селекції МП (М) і СГІ (S), зареєстрованих до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 (2), після 2010 р. (3). Для сортів СГІ відмічено сорти, зареєстровані до 1996 (1*), в 1997–2002 (2*), 2003–2010 (3*), 2011–2014 (4*), після 2014 (5*)

Назва сорту	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	<i>Gli-A3</i>	Група	5* періодів
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Волгоградська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Іллічівка	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Комсомольська 56	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g+f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Мирлебен	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M1	
Миронівська 10	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M1	
Миронівська 11	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 19	<i>f</i>	<i>l+b</i>	<i>b</i>	<i>b+a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M1	
Миронівська 25	<i>y</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 264	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Миронівська 27	<i>b+x</i>	<i>l+b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c+d</i>	M1	
Миронівська 28	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 29	<i>y</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 30	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c+b</i>	M1	
Миронівська 32	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b+a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 34	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 40	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M1	
Миронівська 61	<i>f+x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M1	
Миронівська 62	<i>f</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Миронівська 63	<i>f</i>	<i>d+l</i>	<i>f</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська 808	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Миронівська напівінтенсивна	<i>o</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M1	
Миронівська остиста	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Миронівська ювілейна	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M1	
Українка 0246	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a+d</i>	<i>a</i>	M1	
Багіра	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Богдана	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Вдячна	<i>y</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Веселка	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Веснянка	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	M2	
Веста	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Волинська 2	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>i</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>		M2	
Волинська напівінтенсивна	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b+g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Володарка	<i>o+b</i>	<i>b+l</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c+u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Волошкава	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Гаразівка	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>a+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Гарант	<i>o</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c+i</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	M2	
Дашенька	<i>f</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	M2	
Деметра (Миронівська 35)	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Добірна	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Достаток	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c+a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Економка	<i>b</i>	<i>b+l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Експромт	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Естет (Галлея)	<i>ag</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>e+a</i>	<i>b</i>	M2	
Зимоярка	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	M2	
Золотоколоса	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Калинова	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Колос Миронівщини	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Колумбія	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Крижинка	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Ласуня	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>c</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>d?</i>	M2	
Мадярка (Маріца)	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Мирич	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M2	
Мирлена	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Миронівська 31	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M2	
Миронівська 33	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M2	
Миронівська 65	<i>c</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M2	
Миронівська 66	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M2	
Миронівська 67	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Миронівська ранньостигла	<i>y</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Миронівська сторічна	<i>f</i>	<i>x+l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	M2	
Мирхад	<i>o</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	M2	
Мирянка	<i>x+f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Митець	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b+a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Модус (Миколаївка)	<i>b</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	M2	
Монолог	<i>w</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>nnn</i>	M2	
Монотип	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	M2	

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Наталка	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Октава	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Пам'яті Ремесла	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Переяславка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	M2	
Пивна	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M2	
Подольнка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Почаївка	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Ремеслівна	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M2	
Святкова	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M2	
Славна	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Сміла	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Смуглянка	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Снігурка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Сніжана (Венера)	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Троян	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b+g</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>d</i>		M2	
Фаворитка	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b+a</i>	M2	
Хазарка	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Хуртовина	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Ювіляр Миронівський	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Яворина	<i>w</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>nnn</i>	M2	
Ясногірка	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M2	
Балада миронівська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M3	
Берегиня миронівська	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	M3	
Вежа миронівська	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M3	
Горлиця миронівська	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>x+b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M3	
Господиня миронівська	<i>ag</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M3	
Грація миронівська	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	M3	
Елегія миронівщини	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M3	
Естафета миронівська	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>b</i>	M3	
Злука	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c</i>	M3	
Легенда Миронівська	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a+b</i>	M3	
Миронівська золотоверха	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		M3	
Миронівська Слава	<i>x</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	M3	

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
МІП Ассоль	x	b	b	b	c	d	b	M3	
МІП Валенсія	b	$b+l$	g	b	c	d	b	M3	
МІП Вишиванка	$o+x$	b	$b+g$	b	c	d	a	M3	
МІП Дніпрянка	x	l	b	$a+b$	c	d	b	M3	
МІП Княжна	o	$f+b$	g	a	u	d	a	M3	
Оберіг Миронівський	o	b	b	b	c	a	b	M3	
Світанок миронівський	b	l	b	b	c	d	a	M3	
Спасівка	w	b	b	a	d	a	nnn	M3	
Трудівниця миронівська	x	l	b	a	c	d	b	M3	
Альбатрос одеський	b	b	$g+j$	a	u	d	a	S1	1*
Бригантина	b	e	$j+f$	b	$d+u$	d	b	S1	1*
Вимпел одеський	$o+b$	b	b	b	c	d	b	S1	1*
Еритроспермум 122	$b+c$	b	b	$b+a$	c	d	b	S1	1*
Еритроспермум 87	b	b	g	a	c	d	b	S1	1*
Забава одеська	b	b	g	b	u	d	b	S1	1*
Залив	b	$l+b$	b	a	$u+c$	d	b	S1	1*
Зірка	b	$d+b$	$b+j$	b	u	d	b	S1	1*
Кооператорка	m	b	g	a	c	d	a	S1	1*
Лада одеська	b	b	g	$a+b$	$c+u$	d	b	S1	1*
Лан	o	b	b	b	c	d	b	S1	1*
Обрій	b	b	j	b	u	d	b	S1	1*
Одес.полукарлик овая	b	b	$b+g$	b	c	d	b	S1	1*
Одеська 117	o	b	$g+f$	a	c	d	b	S1	1*
Одеська 120	b	b	f	$b+a$	u	d	b	S1	1*
Одеська 132	o	b	b	b	c	d	b	S1	1*
Одеська 133	b	b	j	a	u	d	b	S1	1*
Одеська 16	$m+o$	b	g	a	$u+c$	d	$a+b$	S1	1*
Одеська 160	b	b	g	b	u	d	b	S1	1*
Одеська 161	$b+c$	b	$b+j$	$b+a$	c	d	$a+b$	S1	1*
Одеська 162	$c+b$	b	$j+b$	$a+b$	c	d	$a+b$	S1	1*
Одеська 26	c	b	j	b	c	d	a	S1	1*
Одеська 265	b	b	x	b	$c+u$	d	b	S1	1*
Одеська 266	b	b	j	a	u	d	b	S1	1*
Одеська 268	$b+f$	b	b	$a+b$	u	d	$a+b$	S1	1*
Одеська 3	m	d	j	c	c	a	b	S1	1*
Одеська 51	$b+o$	b	$g+b$	$a+b$	u	d	$b+b$	S1	1*
Одеська 66	b	$b+l$	f	a	u	d	b	S1	1*
Одеська 75	b	b	b	b	c	d	b	S1	1*

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Одеська 76	$o+b$	b	$g+b$	a	c	d	b	S1	1*
Одеська 83	b	b	f	a	u	d	b	S1	1*
Одеська 95	$o+b$	b	$b+g$	b	$u+c$	d	b	S1	1*
Одеська червоноколоса	g	c	f	b	al	d	a	S1	1*
Одеська остиста	b	b	b	a	c	d	b	S1	1*
Ольвия	b	b	x	b	c	d	b	S1	1*
Пересвет	b	$b+c$	$f+b$	b	c	d	a	S1	1*
Порада	o	b	g	b	c	d	b	S1	1*
Прибой	o	b	b	a	c	d	b	S1	1*
Прогрес	m	b	j	b	c	d	$a+b$	S1	1*
Прокоф'євка	$b+g$	b	$x+g$	b	$u+c$	d	$a+b$	S1	1*
Прометей	b	b	g	a	c	d	$a+b$	S1	1*
Промінь	b	b	j	b	u	d	b	S1	1*
Селена	c	b	g	c	c	d	a	S1	1*
Символ одеський	b	b	$j+g$	$a+b$	u	d		S1	1*
Степняк	o	b	b	a	c	d	b	S1	1*
Степовичка	b	b	$g+j$	$a+b$	u	d	a	S1	1*
Українка одеська	b	b	g	a	u	d	a	S1	1*
Фантазія одеська	b	b	j	$b+a$	u	d	$a+b$	S1	1*
Федорівка	c	b	g	b	u	d	b	S1	1*
Хвиля	b	d	b	b	u	d	a	S1	1*
Чайка	o	b	b	a	c	d	b	S1	1*
Чарівниця одеська	o	b	b	b	c	d	a	S1	1*
Ювілейна 75	b	c	$f+b$	b	c	d	a	S1	1*
Южная заря	b	b	b	a	c	d	a	S1	1*
Юннат одеський	b	b	b	a	c	d	b	S1	1*
Якорь одесский	b	b	$b+j$	b	$u+c$	d	$a+b$	S1	1*
Антонівка	$b+o$	b	j	b	u	d	$a+b$	S2	3*
Безмежна	$b+o$	b	j	$a+b$	$c+u$	d	$a+b$	S2	3*
Благодарка одеська	$b+o$	b	b	$a+b$	u	d	$a+b$	S2	3*
Борвій	b	b	g	a	u	d	a	S2	3*
Бунчук	b	b	$b+g$	b	c	d	b	S2	3*
Вдала	b	b	g	$a+b$	u	d	$a+d$	S2	3*
Вікторія одеська	b	b	g	b	$u+c$	d	a	S2	2*
Годувальниця одеська	b	e	g	b	$u+c$	d	b	S2	3*
Господиня	b	b	$g+b$	b	u	d	a	S2	3*
Дальницька	b	e	g	b	u	d	b	S2	3*
Доброполька	b	$d+b$	j	a	u	d	a	S2	2*
Дюк	b	b	j	$b+a$	c	d	a	S2	3*
Епоха одеська	g	b	g	b	al	d	a	S2	3*

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Єдність	b	e	g	b	u	d	b	S2	3*
Жайвір	g	b	g	b	al	d	a	S2	3*
Заграва одеська	$b+f$	b	$g+x$	$b+a$	u	d	$a+b$	S2	3*
Заможність	$o+b$	b	$b+j$	$a+b$	u	d	a	S2	3*
Запорука	o	b	$g+b$	$b+a$	$c+u$	d	$a+b$	S2	3*
Застава одеська	b	e	$g+f$	b	$u+d$	d	$a+b$	S2	2*
Землячка одеська	b	b	$j+g$	b	u	d	a	S2	3*
Зміна	g	b	g	b	al	d	a	S2	3*
Знахідка одеська	b	b	j	a	u	d	a	S2	2*
Зустріч	g	b	x	b	u	d	a	S2	2*
Кірія	b	b	j	b	c	d	a	S2	3*
Косовиця	$b+o$	b	j	$b+a$	c	d	$a+b$	S2	3*
Красень	b	c	i	b	c	d	a	S2	3*
Красуня одеська	b	b	j	b	u	d	a	S2	2*
Куяльник	g	b	g	b	al	d	a	S2	3*
Лелека	g	c	b	b	al	d	a	S2	2*
Леля	b	b	$g+b$	a	u	d	a	S2	2*
Литанівка	b	e	g	b	u	d	b	S2	3*
Ліона	b	$b+d$	$f+j$	$b+a$	$c+u$	d	a	S2	3*
Ліра одеська	b	b	j	b	u	d	a	S2	4*
Лузанівка одеська	b	d	g	a	u	d	b	S2	2*
Любава одеська	b	$d+b$	$b+j$	a	$u+c$	d	$a+b$	S2	2*
Місія одеська	b	b	g	b	u	d	a	S2	3*
Надія одеська	b	e	j	b	c	a	b	S2	2*
Ніконія	b	b	j	a	u	d	a	S2	2*
Одеська 267	b	$b+bl^*$	g	b	u	d	b	S2	2*
Оksamитна	b	b	j	b	c	d	b	S2	2*
Оксана	b	b	g	b	c	d	b	S2	3*
Отаман	b	b	j	b	$c+u$	d	b	S2	3*
Панна	g	c	g	a	al	d	a	S2	2*
Писанка	b	b	g	b	$u+c$	d	b	S2	3*
Повага	$b+o$	b	$g+j$	$a+b$	c	d	$a+b$	S2	3*
Подяка	o	$b+d$	b	b	u	d	b	S2	3*
Польовик	$g+b$	b	g	a	u	d	a	S2	3*
Пошана	b	b	g	b	u	d	a	S2	3*
Прима одеська	c	$f+d$	$f+b$	$b+c$	$u+c$	d	b	S2	2*
Селянка одеська	g	b	g	b	u	d	a	S2	2*
Сирена одеська	o	b	$g+b$	b	$u+c$	d	b	S2	2*
Скарбниця	b	b	j	a	al	d	d	S2	3*
Служниця одеська	b	e	g	b	u	d	b	S2	3*
Струмок	o	d	b	b	c	d	b	S2	2*
Супутниця	b	b	x	b	$c+u$	d	b	S2	3*

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Гіра	g	b	$j+b$	a	c	d	a	S2	2*
Тронка	$b+o$	b	g	$b+a$	u	d	$a+b$	S2	3*
Турунчук	b	b	j	a	u	d	a	S2	3*
Ужинок	g	b	g	b	u	d	a	S2	3*
Білява	g	b	g	b	u	d	a	S3	5*
Ватажок	$b+g$	b	b	b	$c+u$	d	$a+b$	S3	4*
Ветеран	g	b	g	b	al	d	a	S3	4*
Вихованка	w	e	b	$a+b$	c	d	nnn	S3	4*
Віген	b	d	$j+f$	a	u	d	a	S3	4*
Відповідь	g	l	j	b	c	a	a	S3	5*
Гарантія одеська	$g+o$	b	j	b	u	d	a	S3	5*
Гармонія одеська	o	b	$g+x$	b	c	d	a	S3	5*
Голубка одеська	b	b	j	a	u	d	a	S3	4*
Гурт	b	b	f	a	u	d	a	S3	4*
Дачнянка	g	b	g	$a+b$	c	$d+a$	a	S3	5*
Доброчин	g	b	$g+f$	b	al	d	$a+b$	S3	4*
Ера одеська	$b+g$	b	g	b	al	d	a	S3	4*
Житниця одеська	$b+w$	$b+e$	$g+x$	b	$c+u$	d	$a+nn$ n	S3	5*
Журавка одеська	b	$bLast$	j	a	u	d	a	S3	4*
Задумка Одеська	$b+g$	b	g	b	$al+c$	d	a	S3	4*
Звитяга	b	b	j	b	u	d	a	S3	4*
Зиск	g	b	g	b	al	d	a	S3	4*
Злагода	b	b	b	b	u	d	a	S3	4*
Зорепад	g	b	x	b	al	d	a	S3	4*
Істина одеська	b	e	$g+b$	b	u	d	b	S3	4*
Кантата одеська	$b+o$	b	g	b	u	d	a	S3	5*
Катруся одеська	g	b	g	b	al	d	a	S3	5*
Клад	$g+b$	b	g	$a+b$	u	d	a	S3	5*
Княгиня Ольга	w	$b+e$	g	b	c	d	nnn	S3	4*
Кругозір	b	b	g	a	al	d	a	S3	5*
Кубок	g	b	j	$a+b$	c	d	a	S3	5*
Лановий	b	b	j	b	c	d	b	S3	4*
Ластівка одеська	b	$bLast$	j	a	u	d	a	S3	4*
Лебідка одеська	b	e	g	b	u	d	b	S3	4*
Мелодія одеська	b	e	g	b	c	d	b	S3	4*
Мудрість одеська	$b+g$	b	g	a	al	d	a	S3	5*
Наснага	$b+g$	b	g	b	c	d	a	S3	5*
Небокрай	b	b	j	a	u	d	a	S3	4*
Нива одеська	g	b	g	b	c	d	a	S3	4*
Обряд	b	b	g	b	$u+c$	d	b	S3	4*
Перепілка	$g+b$	b	x	b	$c+u$	d	b	S3	5*
Пилипівка	b	b	g	b	u	d	b	S3	4*

Продовж. табл. Б.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Поклик	b	b	f	a	u	d	b	S3	4*
Постать	g	b	g	$a+b$	u	d	a	S3	5*
Розквіт	$g+b$	b	g	a	al	d	b	S3	5*
Розмай	b	d	j	a	u	d	b	S3	4*
СГІ 100	$b+f$	b	$j+b$	$a+b$	$c+u$	d	a	S3	5*
Січ	g	b	g	b	u	d	a	S3	5*
Славен	b	b	$j+null$	$a+b$	c	d	a	S3	5*
Соната одеська	b	b	$g+j$	$a+b$	u	d	a	S3	5*
Софійка	g	b	g	c	al	d	a	S3	5*
Сториця	g	b	g	b	al	d	a	S3	5*
Традиція	g	b	g	b	al	d	a	S3	4*
Хвала	$g+b$	b	g	b	$c+u$	d	a	S3	5*
Хист	b	$b+d$	$f+b$	$b+a$	u	d	a	S3	4*
Щедрість одеська	$g+m$	l	j	b	c	a	a	S3	4*

Додаток В

Таблиця В.1

Генотипи за локусами запасних білків перспективних ліній конкурсного сортовипробування (2012-2015 рр.) та сортів пшениці м'якої озимої Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України

Лінія, сорт	<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
1	2	3	4	5	6	7
Лютесценс 36662	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 36857	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b+a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37262	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 37038	<i>w</i>	<i>b+d</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
Лютесценс 37030	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 37189	<i>b+y</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37203	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37209	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 336889	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>d</i>
Лютесценс 36900	<i>b+c</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37106	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b+c</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37116	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37129	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c+b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>
Лютесценс 37292	<i>f</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 36844	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a+b</i>	<i>d</i>	<i>a</i>
Ферругінеум 36258	<i>b+o</i>	<i>i</i>	<i>f</i>	<i>a+b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 36846	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 37135	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Еритроспермум 37157	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Лютесценс 35354	<i>b+c</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>d</i>
Лютесценс 35232	<i>x</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>

Продовж. табл. В.1

1	2	3	4	5	6	7
Лютесценс 37090	x	l	b	a	c	d
Лютесценс 36921(Трудівниця МИР ²)	x	l	b	a	c	d
Лютесценс 36926	o	$l+b$	$g+b$	a	$u+c$	d
Еритроспермум 37028(Горлиця МИР)	b	d	$x(10)$ $+b$	b	c	d
Лютесценс 36756	b	g	b	b	d	d
Легенда Миронівська	x	l	b	a	c	d
Світанок Миронівський	$b+f$	l	b	b	c	d
Оберіг Миронівський	o	b	b	b	c	a
Миронівська золотоверха	o	l	g	b	c	d
Лютесценс 36832	y	b	f	a	c	d
Волошкова	x	l	b	a	c	d
Ювіляр Миронівський	x	l	b	b	c	d
Економка	$b+x$	$l+b$	b	b	c	d
І.д.Економка	b	$b+l$	b	b	c	d
Калинова	f	l	b	b	u	d
Колос Миронівщини	b	l	b	b	u	d
М.Д. 241/05, 11/06	f	l	j	b	u	d
М.Д. 77558/05	f	b	b	a	u	d
Зерноградка / Лютесценс 33532	b	e	g	b	u	a

Додаток Г

Таблиця Г.1

**Колекція українських сортів пшениці м'якої ярої, у яких визначали
присутність пшенично-житніх транслокацій**

Назва зразка	Номер національного каталогу	Присутність пшенично-житньої транслокації
1	2	3
Ажурная	UA0106173	–
Аншлаг	UA0107289	–
Артемовка	UA0104213	–
Безостая 4 яровая	UA0101248	–
Буковинка	UA0107483	–
Веселоподолянська 12	UA0107611	–
Вишиванка	UA0107290	1BL.1RS нова ¹
Вітка	UA0105398	–
Волинська яра	UA0106671	–
Героїня	UA0105703	–
Гординя	UA0107288	–
Днепрянка	UA0102101	–
Дублянка 4	UA0105715	–
Євдокія	UA0106176	–
Журавка	UA0100083	–
Ивановская 61	UA0105800	–
Кардинал	UA0102160	1BL.1RS типу Кавказ ²
Кворум	UA0107291	–
Киевская 77	UA0102970	–
Клара	UA0105705	1BL.1RS типу Кавказ
Колективна 1	UA0100052	–

Продовж. табл. Г.1

1	2	3
Колективна 3	UA0101500	—
Колективна 5	UA0101501	—
Колективна	UA0104212	—
Коисомольська 29	UA0103033	—
Краса Полісся	UA0104380	—
Луганська 3	UA0105799	—
Луганська 4	UA0103075	—
Луганська 5	UA0101301	—
Луганська 6	UA0103943	—
Лютесценс 28	UA0107478	—
Лютенценс 491	UA0103790	—
Мажор	UA0104377	—
Мельниківська	UA0106168	1BL.1RS типу Кавказ
Мильтурум 162	UA0107481	—
Мироновська 3	UA0101337	—
Мироновська 4	UA0100084	—
Мироновська 5	UA0101381	—
Мироновська крупнозерна	UA0103274	—
Мироновська рання	UA0103226	—
Мироновська ярова	UA0102092	—
Мирослава	UA0106171	—
Одеська 13	UA0103791	—
Особлива	UA0106569	—
Остинка	UA0106958	1BL.1RS типу Кавказ
Отчественная	UA0100962	—

Продовж. табл. Г.1

1	2	3
Отрада	UA0105650	—
Панянка	UA0111044	—
Печерянка	UA0105375	—
Подарунок	UA0111000	—
Провінціалка	UA0111046	—
Рання 93	UA0101068	—
Рання 73	UA0102926	—
Ровенская 60	UA0100135	—
Рубін	UA0101141	1BL.1RS типу Кавказ/-
Свитанок	UA0101141	—
Сімкода миронівська	UA0100938	—
Скороспілка 95	UA0102170	—
Скороспілка 98	UA0103936	—
Скороспілка 99	UA0106112	—
Сперанца	UA0106505	—
Сріблянка	UA0106169	—
Стависька	UA0106496	—
Струна миронівська	UA0106506	1AL.1RS типу Amigo ³
Сюїта	UA0106497	—
Тайна	UA0107509	—
Торчинська	UA0106503	—
Улюблена	UA0111002	—
Фонтан	UA0101412	—
Харківська 18	UA0101498	—
Харківська 22	UA0100050	—
Харківська 24	UA0100051	—

Продовж. табл. Г.1

1	2	3
Харківська 26	UA0101499	—
Харківська 28	UA0103074	—
Харківська 30	UA0104110	—
Харьковская 10	UA0102173	—
Харьковская 12	UA0101497	—
Харьковская 14	UA0102140	—
Харьковская 16	UA0100151	—
Харьковская 2	UA0101495	—
Харьковская 4	UA0100078	—
Харьковская 6	UA0101496	—
Харьковская 75 яровая	UA0103309	—
Харьковская 93	UA0101494	—
Херсонская 183	UA0106098	—
Черемшина	UA0111043	—
Юбелейная	UA0103803	—
Ювильейная яровая	UA0101237	—
Мільтурум 215		—
Елегія		—
Етюд		1AL.1RS типу Amigo

Примітки: ¹ нова транслокація; ² з *Pm8, Sr31, Lr26, Yr9*; ³ з *Sr1RS^{Amigo}, Pm17, Gb2, Cm3*

Продовж. табл. Д.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
30	UA0300138	<i>mixture of varieties</i>	ярий	Вірменія	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>a</i>	<i>k</i>
31	UA0300143	<i>dicoccum</i>	ярий	Латвія	<i>p</i>	<i>d1</i>	<i>a</i>	<i>f</i>
32	UA0300146	<i>volgense</i>	ярий	Югославія	<i>a</i>	<i>m*</i>	<i>b</i>	<i>j (21)</i>
33	UA0300171	<i>aeruginosum</i>	ярий	Росія	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>c</i>	<i>null</i>
34	UA0300183	<i>serbicum</i>	ярий	Росія	<i>o+g</i>	<i>x</i>	<i>b</i>	<i>d</i>
35	UA0300187	<i>volgense</i>	ярий	Росія	<i>o</i>	<i>d2</i>	<i>b+a</i>	<i>d</i>
36	UA0300148	<i>vasconicum</i>	озимий	Італія	<i>km*</i>	<i>hb*</i>	<i>a</i>	<i>u</i>
37	UA0300149	<i>vasconicum</i>	озимий	Італія	<i>km*</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>d</i>
38	UA0300152	<i>dicoccum</i>	озимий	Іспанія	<i>o</i>	<i>d1</i>	<i>a</i>	<i>f</i>
39	UA03000163	<i>dicoccum</i>	озимий	Франція	<i>d1</i>	<i>d1</i>	<i>a</i>	<i>d</i>
40	UA0300164	<i>dicoccum</i>	озимий	Франція	<i>a</i>	<i>bd*</i>	<i>b+c</i>	<i>d+u</i>
41	UA0300214	<i>atratum</i>	озимий	США	<i>r</i>	<i>hs*</i>	<i>d</i>	<i>i</i>
42	UA0300215	<i>dicoccum</i>	озимий	Франція	<i>km*</i>	<i>h+hs*</i>	<i>a+c</i>	<i>u+f</i>
43	IR00293	<i>semicanum</i>	озимий	Україна	<i>p</i>	<i>d1</i>	<i>d</i>	<i>f</i>
44	UA0300192-1	<i>volgense</i>	ярий	Югославія	<i>a+x</i>	<i>x</i>	<i>c+a</i>	<i>d</i>
45	UA0300192-2	<i>serbicum</i>	ярий	Югославія	<i>a</i>	<i>h</i>	<i>a</i>	<i>u+d</i>
46	UA0300197	<i>aeruginosum</i>	ярий	Азербайджан	<i>x+n</i>	<i>x+hc*</i>	<i>a</i>	<i>i</i>

Продовж. табл. Д.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
47	UA0300199	<i>pseudogunbadi</i>	ярий	Іран	<i>p</i>	<i>x+h</i>	<i>a</i>	<i>h</i>
48	UA0300207	<i>mixture of varieties</i>	ярий	Ефіопія	<i>n</i>	<i>x+m*</i>	<i>a+c</i>	<i>u+f</i>
49	UA0300200	<i>haussknechtianum</i>	ярий	Індія	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>h+i</i>
50	UA0300204	<i>arras</i>	ярий	Індія	<i>g+a</i>	<i>g</i>	<i>b+a</i>	<i>d+i</i>
51	UA0300205	<i>arras</i>	ярий	Йемен	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>a</i>	<i>i</i>
53	UA0300212	<i>unimiegei</i>	ярий	Марокко	<i>d3</i>	<i>d3</i>	<i>a</i>	<i>h</i>
54	UA0300232	<i>arras</i>	ярий	Ефіопія	<i>a</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>f</i>
55	UA0300233	<i>nigrum</i>	ярий	Ефіопія	<i>d2</i>	<i>g</i>	<i>c</i>	<i>e</i>
56	UA0300247	<i>aeruginosum</i>	ярий	Росія	<i>x</i>	<i>hc*</i>	<i>a</i>	<i>i</i>

Додаток Е

Таблиця Е.1

Координати місцевостей збору зразків *Ae. biuncialis* на Кримському півострові

№	Місцевість	Позначення популяції	Початок збору		Кінець збору		Середина збору		Примітки
			Широта	Довгота	Широта	Довгота	Широта	Довгота	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Кара-Даг, плато до моря	KD1	44.914949	35.204083	44.913243	35.204577	44.914096	35.20433	
2	Кара-Даг, південний схил Святої гори (гора Карадаг)	KD2	44.925252	35.227249			44.925252	35.227249	орієнтовно
3	Кара-Даг, вздовж берега, вздовж сходів до плато	KD3	44.912226	35.202595	44.912671	35.202967	44.912372	35.202916	середина не по прямій
4	Ечки-Даг	ED	44.910056	35.183583	44.912694	35.183722	44.911375	35.183653	
5	біля Орджонікідзе	O	45.011709	35.326029	45.011263	35.326384	45.011486	35.326207	
6	Утьос	U	44.598171	34.369268			44.598171	34.369268	орієнтовно
7	біля озера поблизу гори Аю-Даг	AD	44.57294	34.297755			44.57294	34.297755	орієнтовно

Продовж. табл. Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
8	Нікітський ботанічний сад, тераса над морем	NB	44.505898	34.241064	44.506223	34.239311	44.506212	34.239991	середина не по прямій
9	Мис Мартьян	MM	44.508208	34.248621	44.507846	34.2461	44.508027	34.247361	
10	Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський	HS	44.612219	33.488303			44.612219	33.488303	
11	Мис Керменчик	KP4	44.844927	33.586516	44.845304	33.588511	44.845116	33.587514	
12	Піщане, Бахчисарайських р-н, від річки Альма до мису Керменчик	P13	44.84093	33.610121	44.841561	33.596485	44.841246	33.603303	
13	Між Береговим і Піщаним Бахчисарайського р-ну (вздовж дороги над морем)	BD13	44.895615	33.6127	44.882023	33.611254	44.888819	33.611977	
14	Південні околиці Берегового Бахчисарайського р-ну	BDD5	44.899444	33.612232	44.896011	33.612303	44.897728	33.6122675	

Продовж. табл. Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
15	Берегове, Бахчисарайський р-н	В7	44.906463	33.613519	44.901016	33.613079	44.90374	33.613299	

Додаток Ж

Виведення формул для визначення частоти рекомбінації і її похибки на основі чисельностей зерен або рослин F₂ для випадку, коли при аналізі зернівок можна відрізнити лише один клас рекомбінантів (на прикладі рекомбінації між алелями *Gli-D1j* та *Gli-D1b*).

Загальну схему частот рекомбінантних і нерекомбінантних генотипів у F₂ показано в табл. Ж.1, де жирним відмічено рекомбінантні генотипи гамет.

Таблиця Ж.1

Частоти рекомбінантних і нерекомбінантних генотипів в F₂ (*r* – частота рекомбінації)

Гамети	$\frac{1-r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{1-r}{2}$
$\frac{1-r}{2}$	$\frac{(1-r)^2}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$	$\frac{(1-r)^2}{4}$
$\frac{r}{2}$	$r\frac{1-r}{4}$	$\frac{r^2}{4}$	$\frac{r^2}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$
$\frac{r}{2}$	$r\frac{1-r}{4}$	$\frac{r^2}{4}$	$\frac{r^2}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$
$\frac{1-r}{2}$	$\frac{(1-r)^2}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$	$r\frac{1-r}{4}$	$\frac{(1-r)^2}{4}$

Аналіз на основі чисельностей зерен F₂

При аналізі зерен F₂ від схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3 на електрофореграмах можна чітко відрізнити наступні класи за гліадинами, кодованими локусом *Gli-D1* (табл. Ж.2):

1) клас “*j.j*”, що включає генотипи, які мають верхні чотири ω-компоненти блоку “*j*” (*j*₁₋₄) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю-відсутністю нижнього ω-компонента *j*₅ блоку “*j*”;

2) клас “*j.b*”, що включає всі генотипи з чотирма верхніми ω-компонентами блоку “*j*” (*j*₁₋₄), незалежно від присутності його нижнього ω-компонента *j*₅, і ω-компоненти блоку “*b*” (*b*₁₋₃);

- 3) клас “ $b.b$ ”, гомозиготний за алелем “ b ”;
- 4) клас “ b^R ”, що включає генотипи, гомозиготні за ω -компонентами блоку “ b ” (b_{1-3}) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю нижнього ω -компоненту j_5 від“ j ” (рис. 3.10, табл. Ж.2).

Таблиця Ж.2

Фенотипові класи за гліадинами, кодованими локусом *Gli-D1*, серед генотипів зерен F_2 (r – частота рекомбінації)

Гамети	$\frac{1-r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{1-r}{2}$
$\frac{1-r}{2}$	1	1	2	2
$\frac{r}{2}$	1	1	2	2
$\frac{r}{2}$	2	2	4	4
$\frac{1-r}{2}$	2	2	4	3

Розрахунок очікуваних частот (n – розмір вибірки) наведено нижче.

Для класу 1:

$$n [(1-r)^2/4 + 2r(1-r)/4 + r^2/4] = n/4 = a;$$

для класу 2:

$$n [4r(1-r)/4 + 2(1-r)^2/4 + 2r^2/4] = n/2 = b;$$

для класу 3:

$$n (1-r)^2/4 = m;$$

для класу 4:

$$n (r^2/4 + 2r(1-r)/4) = r(2-r)/4 = t.$$

Очікувані частоти даних класів, використані для одержання формул для розрахунку частоти рекомбінації (r) і її похибки (S_r), наведено в табл. Ж.3.

Таблиця Ж.3

Очікувані частоти і чисельність класів за електрофоретичними спектрами гліадинів у випадку ідентифікації одного класу рекомбінантів серед зерен F_2 (на прикладі рекомбінації в локусі *Gli-D1* з алелями “*b*” і “*j*” в комбінації схрещування між майже ізогенними лініями пшениці м'якої озимої за гліадиновими локусами D4 і В3)

Клас рослин (№ класу)	Очікувана частота	Фактична чисельність (для формули)	Фактична чисельність в даній роботі
<i>j.j</i> (1)	1/4	<i>a</i>	997
<i>j.b</i> (2)	1/2	<i>b</i>	2092
<i>b.b</i> (3)	$(1 - r)^2/4$	<i>m</i>	992
<i>b^R</i> (4)	$r(2 - r)/4$	<i>t</i>	13
Сума	1	<i>n</i>	4094

На основі чисельностей, що спостерігаються для кожного класу, максимальна ймовірність P різних поєднань чисельностей класів при розщепленні у випадку рекомбінації буде:

$$P = \frac{n!}{a! b! m! t!} \left[\frac{1^a}{4} \times \frac{1^b}{2} \times \left(\frac{2r - r^2}{4} \right)^t \times \left(\frac{(1 - r)^2}{4} \right)^m \right]$$

Функція правдоподібності L для заданих чисельностей має вигляд

$$L \propto \left(\frac{r(2 - r)}{4} \right)^t \times \left(\frac{(1 - r)^2}{4} \right)^m$$

Максимум правдоподібності досягається при тому значенні r , при якому досягає максимуму його логарифм:

$$\ln L = t \ln \frac{1}{4} r + t \ln \frac{1}{4} (2 - r) + 2 m \ln \frac{1}{4} (1 - r),$$

$$\frac{d \ln L}{dr} = 0$$

$$\frac{d \ln L}{dr} = \frac{t}{r} - \frac{t}{2 - r} - \frac{2m}{1 - r} = 0$$

$$(t + m)r^2 - 2(t + m)r + t = 0$$

$$r = \frac{2(t + m) \pm \sqrt{4(t + m)m}}{2(t + m)} = 1 - \frac{2\sqrt{m(t + m)}}{2(t + m)} = 1 - \sqrt{\frac{m}{t + m}}$$

Для розрахунку похибки знаходили інформацію за формулою:

$$I(r) = -\left(\frac{d^2 \ln L(r)}{dr^2}\right)$$

$$I(r) = -\frac{t}{r^2} + \frac{t}{(2-r)^2} + \frac{2m}{(1-r)^2}$$

Підставляємо очікувані частоти у формулу інформації (табл. Ж.3)

$$(t = \frac{2r-r^2}{4}n; m = \frac{(1-r)^2}{4}n):$$

$$I = n \frac{r(2-r)}{4r^2} + n \frac{r(2-r)}{4(2-r)^2} + n \frac{2(1-r)^2}{4(1-r)^2} = \frac{n}{r(2-r)}$$

Дисперсія частоти рекомбінації дорівнює:

$$S_r^2 = \frac{1}{I(r)}$$

Для визначення похибки частоти рекомбінації одержана формула

$$S_r = \sqrt{\frac{r(2-r)}{n}}$$

Аналіз на основі чисельностей рослин F₂

Генотип рослин F₂ від схрещування Юннат одеський × Б-16 визначали аналізом гліадинів 5 окремих зернівок F₃. У рослин F₂ можна виділити шість класів за локусом *Gli-D1* (табл. Ж.4):

1) клас “*j.j*”, який включав генотипи з чотирма верхніми ω-гліадинами блоку “*j*” (*j₁₋₄*) і гомозиготні або гетерозиготні за присутністю-відсутністю нижнього ω-компонента блоку “*j*” (*j₅*);

2) клас “*j.b*”, що несе блок “*j*” або цей алель без гена нижнього омега-компонента *j₅* і алель “*b*”;

3) клас “*b.b*”, гомозиготний за алелем “*b*”;

4) клас “ $b^R.b^R$ ”, що включає генотипи, гомозиготні за омега-компонентами блоку “ b ” (b_{1-3}), і гомозиготні за присутністю нижнього омега-компонента j_5 від блоку “ j ”;

5) клас “ $b.b^R$ ”, що включає генотипи, гомозиготні за ω -компонентами алеля “ b ” (b_{1-3}) і гетерозиготні за присутністю нижнього ω -компонента j_5 від блоку “ j ”;

6) клас “ $j.b^R$ ”, що має блок “ j ” або цей блок без нижнього ω -компонента j_5 і блок “ b^R ” ($b_{1-3} + j_5$).

Таблиця Ж.4

Фенотипові класи за гліадинами, кодованими локусом *Gli-D1*, серед генотипів рослин F_2 (r – частота рекомбінації)

Гамети	$\frac{1-r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{r}{2}$	$\frac{1-r}{2}$
$\frac{1-r}{2}$	1	1	6	2
$\frac{r}{2}$	1	1	6	2
$\frac{r}{2}$	6	6	4	5
$\frac{1-r}{2}$	2	2	5	3

Розрахунок очікуваних частот (n – розмір вибірки) наведено нижче.

Клас 1:

$$n [(1-r)^2/4 + 2r(1-r)/4 + r^2/4] = n/4 = a;$$

клас 2:

$$n [2(1-r)^2/4 + 2r(1-r)/4] = n(1-r)/2 = b;$$

клас 3:

$$n(1-r)^2/4 = m;$$

клас 4:

$$n r^2/4 = q;$$

клас 5:

$$n 2r(1-r)/4 = n r(1-r)/2 = o;$$

клас 6:

$$n (2 r(1 - r)/4 + 2 r^2/4) = nr/2 = t.$$

Очікувані частоти даних класів, використані для одержання формул для розрахунку частоти рекомбінації (r) і її похибки (S_r), наведено в табл. Ж.5.

Таблиця Ж.5

Очікувані частоти и фактичні чисельності класів рослин F_2 у випадку ідентифікації одного класу рекомбінантів за гліадиновими компонентами серед зерен з цих рослин (на прикладі рекомбінації в локусі *Gli-D1* з алелями “ b ” і “ j ” в комбінації схрещування Юннат одеський \times Б-16)

Клас рослин (№ класу)	Очікувана частота	Фактична чисельність (для формули)	Фактична чисельність у даній роботі
$j.j$ (1)	$1/4$	a	81
$j.b$ (2)	$(1 - r)/2$	b	210
$b.b$ (3)	$(1 - r)^2/4$	m	86
$b^R.b^R$ (4)	$r^2/4$	q	0
$b.b^R$ (5)	$r(1 - r)/2$	o	2
$j.b^R$ (6)	$r/2$	t	1
Сума	1	n	380

Функція правдоподібності r для фактичних чисельностей (табл. Ж.5) має вигляд:

$$L_{(r)} \propto (1 - r)^b (r^2)^q [r(1 - r)] r^o r^t [(1 - r)^2]^m$$

$$\ln L = b \ln(1 - r) + q \ln r^2 + o \ln(r(1 - r)) + t \ln r + 2m \ln(1 - r)$$

$$\frac{d(\ln L)}{dr} = -\frac{b}{1 - r} + 2q \frac{r}{r^2} + \frac{o}{r} - \frac{o}{1 - r} + \frac{t}{r} - \frac{2m}{1 - r} = \frac{2q + o + t}{r} - \frac{b + o + 2m}{1 - r}$$

$$\frac{d \ln L}{dr} = 0$$

$$\frac{2q + o + t}{r} - \frac{b + o + 2m}{1 - r} = 0$$

Для розв'язання рівняння робимо заміну:

$2q + o + t = w$, $b + o + 2m = z$. Одержимо рівняння:

$$\frac{w}{r} - \frac{z}{1-r} = 0$$

$$w - r(w + z) = 0$$

$$r = \frac{w}{w + z} = \frac{2q + o + t}{2q + o + t + b + o + 2m} = \frac{2q + o + t}{2q + 2o + t + b + 2m}$$

Для розрахунку похибки знаходимо другу похідну (з використанням вищенаведеної заміни) та інформацію:

$$\frac{d^2 \ln L}{dr^2} = -\frac{w}{r^2} - \frac{z}{(1-r)^2}$$

$$I = \frac{w}{r^2} + \frac{z}{(1-r)^2}$$

Підставимо очікувані чисельності та знайдемо дисперсію.

$$w = n\left(2\frac{r^2}{4} + \frac{1}{2}r(1-r) + \frac{1}{2}r\right) = nr$$

$$z = n\left(\frac{1}{2}(1-r) + \frac{1}{2}r(1-r) + 2\frac{1}{4}(1-r)^2\right) = n(1-r)$$

$$I = \frac{nr}{r^2} + \frac{n(1-r)}{(1-r)^2} = \frac{n}{r(1-r)}$$

$$S_r^2 = \frac{r(1-r)}{n}$$

Одержимо формулу для похибки частоти рекомбінації:

$$S_r = \sqrt{\frac{r(1-r)}{n}}$$

Додаток И

Кліматичні дані: Середні значення кількості опадів та температури на державних метеостанціях Черкас та Одеси в досліджувані періоди часу

Таблиця И.1

Середнє значення кількості опадів (x), мм за періоди 1-3, його стандартна похибка (SE), істотність різниці значень різних періодів для станції Черкаси

Місяць	1961-1991 (1)		1992-2005 (2)		2006-2015 (3)		Істотність різниці		
	x	SE	X	SE	x	SE	2-1	3-2	3-1
I	35	5	32	5	32	5			
II	33	4	27	4	35	7			
III	28	3	42	6	42	9	14*		
IV	37	3	38	6	26	6			
V	39	4	52	7	53	10			
VI	65	5	74	7	77	21			
VII	75	6	58	9	55	9			
VIII	54	6	54	8	48	8			
IX	36	6	59	11	65	14			
X	32	4	46	10	33	7			
XI	39	4	44	4	28	5		-16*	
XII	42	4	30	6	39	8			
За рік	515	21	556	25	532	24			

Примітка: *P<0,05

Таблиця И.2

Середнє значення кількості опадів (x), мм за періоди 1-3, його стандартна похибка (SE), істотність різниці значень різних періодів для станції Одеса

Місяць	1961-1991 (1)		1992-2005 (2)		2006-2015 (3)		Істотність різниці		
	X	SE	x	SE	x	SE	2-1	3-2	3-1
I	38	5	34	8	52	7			
II	37	5	37	7	34	8			
III	29	4	39	6	34	8			
IV	35	5	27	5	33	7			
V	43	6	37	8	36	9			
VI	50	6	56	9	58	12			
VII	58	7	52	12	51	10			
VIII	42	7	47	10	23	9			
IX	41	7	52	15	44	11			
X	26	3	36	8	39	7			
XI	38	6	57	7	36	11	19*		
XII	46	5	32	5	47	13			
За рік	481	21	505	36	486	29			

Примітка: *P<0,05

Таблиця И.3

Середнє значення середньомісячної та середньорічної температури (x), °С, за періоди 1-3, його стандартна похибка (SE), істотність різниці значень різних періодів для станції Черкаси

Місяць	1961-1991 (1)		1992-2005 (2)		2006-2015 (3)		Істотність різниці		
	x	SE	x	SE	X	SE	2-1	3-2	3-1
I	-5,8	0,7	-3,3	0,8	-4,0	0,9	2,5*		
II	-4,6	0,6	-2,7	0,8	-3,5	1,1			
III	0,3	0,6	1,4	0,7	2,5	0,8			2,3*
IV	8,7	0,4	9,3	0,5	9,7	0,4			
V	15,2	0,3	15,2	0,5	16,5	0,6			
VI	18,4	0,3	18,5	0,5	20,1	0,5		1,6*	1,7**
VII	19,8	0,3	20,8	0,5	21,9	0,4			2,1***
VIII	19,1	0,2	19,8	0,3	20,8	0,5			1,7**
IX	14,2	0,2	14,1	0,5	15,0	0,5			
X	7,9	0,3	8,1	0,2	8,3	0,6			
XI	2,1	0,4	1,7	0,9	4,0	0,8			1,8*
XII	-2,5	0,4	-3,1	0,9	-0,9	0,7		2,3*	1,6*
За рік	7,7	0,2	8,3	0,2	9,2	0,2	0,6*	0,9**	1,5***

Примітка: *P<0,05, **P<0,01; ***P<0,001

Таблиця И.4

Середнє значення середньомісячної та середньорічної температури (\bar{x}), °С, за періоди 1-3, його стандартна похибка (SE), істотність різниці значень різних періодів для станції Одеса

Місяць	1961-1991 (1)		1992-2005 (2)		2006-2015 (3)		Істотність різниці		
	\bar{x}	SE	\bar{x}	SE	\bar{X}	SE	2-1	3-2	3-1
I	-2,1	0,6	-0,6	0,6	-0,4	0,8			
II	-1,3	0,5	0,3	0,7	-0,2	0,8			
III	2,7	0,4	3,7	0,5	4,7	0,5			2,0**
IV	9,4	0,3	9,4	0,4	10,5	0,2		1,0*	1,1**
V	15,4	0,3	15,8	0,4	17,0	0,5			1,6**
VI	19,6	0,2	19,9	0,3	21,5	0,3		1,6**	1,9***
VII	21,7	0,2	22,9	0,5	23,9	0,3	1,2*		2,2***
VIII	21,2	0,2	22,3	0,3	23,8	0,4	1,1**	1,5**	2,6***
IX	16,7	0,2	16,9	0,5	18,2	0,5			1,5**
X	10,7	0,3	11,6	0,2	11,9	0,5	0,9*		1,2*
XI	5,4	0,3	5,7	0,7	7,4	0,7			2,0*
XII	0,8	0,3	0,6	0,8	2,3	0,5			1,5*
За рік	10,0	0,2	10,7	0,2	11,7	0,2	0,7**	1,0***	1,7***

Примітка: *P<0,05, **P<0,01; ***P<0,001

Додаток К

Чисельності рослин F₂ реципрокної комбінації схрещення Б-16×Одеська червоноколоса і зернівок F₃ з перезапиленням,
на основі яких визначали показники перезапилення

Таблиця К.1

**Кількість рослин F₂ реципрокної комбінації схрещення Б-16×Одеська червоноколоса і зернівок F₃ з
перезапиленням**

Місце, рік вирощування	Кількість рослин		Загальна кількість зернівок		
	загальна	з перезапиленням	з перезапиленням серед перших 5 проаналізованих	з перезапиленням	проаналізованих з рослин з перезапиленням
Київ, 2004	756	123	193	353	1355
Одеса, 2004	940	77	66	140	1476
Одеса, 2000	1329	29	22	32	337

Таблиця К.2

Кількість рослин F₂ комбінації схрещення Б-16×Одеська червоноколоса і зернівок F₃ з перезапиленням, що відрізняються за напрямком схрещення

Місце, рік вирощування	Напрямок схрещення	Кількість рослин		Загальна кількість зернівок		
		загальна	з перезапиленням	з перезапиленням серед перших 5 проаналізованих	з перезапиленням	проаналізованих з рослин з перезапиленням
Київ, 2004	Б16 × ОКК	363	44	73	138	445
Київ, 2004	ОКК × Б16	393	79	120	215	910
Одеса, 2004	Б16 × ОКК	498	39	32	75	864
Одеса, 2004	ОКК × Б16	442	38	34	65	612
Одеса, 2000	Б16 × ОКК	687	12	9	13	127
Одеса, 2000	ОКК × Б16	642	17	13	19	210

Таблиця К.3

Кількість рослин F₂ і зернівок F₃ з перезапиленням реципрокної комбінації схрещення Б-16×Одеська червоноколоса з різними генотипами за локусами *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Glu-D1* (Київ, 2004)

Генотип	Кількість рослин		Загальна кількість зернівок		
	загальна	з перезапилення м	з перезапиленням серед перших 5 проаналізованих	з перезапилення м	проаналізованих з рослин з перезапиленням
<i>Gli-B1l.l.</i>	136	40	74	142	455
<i>Gli-B1l.c.</i>	383	62	93	166	685
<i>Gli-B1c.c.</i>	237	21	26	45	215
<i>Gli-D1f.f</i>	188	28	43	79	335
<i>Gli-D1f.j</i>	368	61	89	165	635
<i>Gli-D1j.j</i>	194	33	57	103	370
<i>Glu-D1a.a</i>	188	30	48	91	365
<i>Glu-D1a.d</i>	368	55	84	165	615
<i>Glu-D1d.d</i>	194	33	54	86	335

Таблиця К.4

Кількість рослин F₂ і зернівок F₃ з перезапиленням реципрокної комбінації схрещення Б-16×Одеська червоноколоса, що відрізняються за напрямком схрещення, з різними генотипами за локусом *Gli-B1* (Київ, 2004)

Напрямок схрещення	Генотип за <i>Gli-B1</i>	Кількість рослин		Загальна кількість зернівок		
		загальна	з перезапиленням	з перезапиленням серед перших 5 проаналізованих	з перезапиленням	проаналізованих з рослин з перезапиленням
Б16 × ОКК	<i>l.l.</i>	63	14	29	59	160
Б16 × ОКК	<i>l.c.</i>	180	21	34	62	210
Б16 × ОКК	<i>c.c.</i>	120	9	10	17	75
ОКК × Б16	<i>l.l.</i>	73	26	45	83	295
ОКК × Б16	<i>l.c.</i>	203	41	59	104	475
ОКК × Б16	<i>c.c.</i>	117	12	16	28	140

Додаток Л

Таблиця Л.1

**Алелі за ДНК-маркерами генів стійкості до збудників хвороб українських
сортів пшениці м'якої озимої**

Сорт	Група сортів*	<i>Lr34</i>	<i>Tsn1</i>	<i>Tsc2</i>	<i>TDF_076_2D</i>
1	2	3	4	5	6
Альбатрос одеський	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Аналог	ІЗ	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Антонівка	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Артеміда	ІЗ	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Безмежна	С	<i>R/S^l</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Бенефіс	ІЗ	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Білоцерківська напівкарликова	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Благодарка одеська	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Богдана	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Борвій	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Бунчук	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Ватажок	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Вдала	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Вдячна	ЦЛС	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Веснянка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Веста	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Вихованка	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Вікторія	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Волинська 2	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Володарка	ЦЛС	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Волошкава	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Гном	ІЗ	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Годувальниця одеська	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Голубка одеська	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Господиня	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Гурт	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Дальницька	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Добірна	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Доброполька	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Доброчин	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Достаток	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Дюк	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Економка	ЦЛС	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Експромт	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Епілог	ІЗ	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Епоха	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Єдність	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Жайвір	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Журавка	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Заграва одеська	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Задумка	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Заможність	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Запорука	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Застава одеська	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Звитяга	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Землячка	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Зимоярка ²	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Зиск	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Зміна	C	R	S	R	S
Знахідка одеська	C	R/S	R	R	R
Золотокоса	ЦЛС	S	R	R	R
Зорепад	C	R	R	R	S
Зустріч	C	S	R	R	S
Іллічівка	ЦЛС	R/S	S	S	R
Істина	C	S	S	R	R
Калинова	ЦЛС	S	S	S	
Кесарія поліська	ІЗ	R/S	R	S	S
Київська 73	ІЗ	R	R	S	S
Київська остиста	ЦЛС	S	R	R	R
Кірія	C	S	S	R	R
Княгиня Ольга	C	R	R	S	S
Колективна 77	ІЗ	R	R	S	S
Колос Миронівщини	ЦЛС	S	S	R	R
Колумбія	ЦЛС	S	S	R	R
Копилівчанка	ІЗ	S	S	R	S
Косовиця	C	R	S	R	S
Краєвид	ІЗ	S	R	S	S
Красень	C	S	R	R	R
Красуня одеська	C	R	R	R	S
Крижинка	ЦЛС	R	S	R	R
Куяльник	C	R	R	R	R
Лада	C	R	R	R	S
Лановий	C	R	R	R	R
Ластівка одеська	C	R	R	R	S
Ласуня	ЦЛС	S	S	R	R

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Лебідка одеська	C	S	R	R	R
Легенда Миронівщини	ЦЛС	R/S	S	S	
Леля	C	R/S	R	R	R
Литанівка	C	R	R	R	S
Ліона	C	S	R	R	R
Ліра одеська	C	R	R	R	R
Лузанівка одеська	C	R	R	R	R
Любава одеська	C	S	R	R	S
Мирлена	ЦЛС	S	S	R	R
Миронівська 10	ЦЛС	S	S	R	R
Миронівська 11	ЦЛС	S	R	R	R
Миронівська 264	ЦЛС	S	S	R	S
Миронівська 27	ЦЛС	S	S	S	R
Миронівська 28	ЦЛС	S	R	R	R
Миронівська 29	ЦЛС	S	R	S	R
Миронівська 30	ЦЛС	R/S	S	S	R
Миронівська 31	ЦЛС	S	S	S	R
Миронівська 32	ЦЛС	R/S	R	R	R
Миронівська 33	ЦЛС	S	R	R	R
Миронівська 34	ЦЛС	S	R	S	R
Миронівська 35	ЦЛС	S	R	S	R
Миронівська 40	ЦЛС	S	R	R	R
Миронівська 61	ЦЛС	S	S	S	R
Миронівська 65	ЦЛС	R/S	R	R	R
Миронівська 66	ЦЛС	R/S	S	S	R
Миронівська 67	ЦЛС	S	S	S	R

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Миронівська 808	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Миронівська ранньостигла	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Миронівська Сторічна	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Мірютинка	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Місія одеська	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Монотип	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Наталка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Небокрай	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Ніконія	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Оберіг Миронівський	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська 162	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська 265	С	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська 267	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська 51	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська 95	С	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська напівкарликова	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Одеська червоноколоса	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Оксамитна	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Ольвія	С	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Ольжана	ІЗ	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Отаман	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Пам'яті Ремесла	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Панна	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Переяславка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Перлина лісостепу	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Пивна	ЦЛС	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Пилипівка	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Писанка	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Повага	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Подолянка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Подяка	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Поклик	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Поліська 107	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Поліська 1259	ІЗ	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Поліська 29	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Поліська 70	ІЗ	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Поліська 71	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Поліська 80	ІЗ	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Поліська 87	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Поліська 90	ІЗ	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Поліська 92	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
Поліська 95	ІЗ	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Поліська безоста	ІЗ	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Польовик	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Пошана	С	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Прибой	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Прима	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Промінь	С	<i>R/S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Розмай	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Світанок Миронівський	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Святкова	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Селена	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Селянка	С	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Сирена одеська	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Скарбниця	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Славна	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Служниця одеська	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Сміла	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Смуглянка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Снігурка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Сніжана	ЦЛС	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Сонечко	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Столична	ІЗ	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	
Струмок	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Супутниця	С	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Тіра	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Турунчук	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Ужинок	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Українка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Українка одеська	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Фаворитка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Фантазія одеська	С	<i>R/S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
Федорівка	С	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Хазарка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Хуртовина	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Щедра Полісся	ІЗ	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Ювілейна 75	С	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>

Продовж. табл. Л.1

1	2	3	4	5	6
Ювіляр Миронівський	ЦЛС	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>S</i>	<i>R</i>
Юнат одеський	<i>C</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
Ясногірка	ЦЛС	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>

Примітка: * *C* – сорти зони Степу (СП); ЦЛС – сорти зони Центрального Лісостепу (МПП, ІФРiГ, БЦДС); ІЗ - сорти ІЗ, ¹ гетерогенний, ² дворучка.

Додаток М

Таблиця М.1

Матриця попарних географічних відстаней між популяціями *Ae. biuncialis*, розрахована на основі географічних координат, км

	KD1	KD2	KD3	ED	O	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
KD1	0,00														
KD2	2,19	0,00													
KD3	0,22	2,39	0,00												
ED	1,66	3,76	1,52	0,00											
O	14,46	12,35	14,68	15,80	0,00										
U	74,71	76,89	74,52	73,13	88,38	0,00									
AD	81,03	83,20	80,84	79,45	94,68	6,32	0,00								
NB	88,68	90,86	88,49	87,12	102,53	14,47	8,72	0,00							
MM	88,08	90,26	87,88	86,52	101,93	13,92	8,25	0,62	0,00						
HS	139,58	141,62	139,42	137,92	151,62	69,76	64,24	60,71	61,24	0,00					
KP4	127,62	129,49	127,50	125,98	138,12	67,59	63,77	63,89	64,24	27,06	0,00				
P13	126,41	128,28	126,29	124,77	136,95	66,28	62,47	62,63	62,98	27,04	1,32	0,00			
BD13	125,45	127,27	125,33	123,81	135,59	67,98	64,56	65,38	65,69	32,27	5,23	5,33	0,00		
BDD5	125,40	127,21	125,28	123,77	135,46	68,43	65,08	66,00	66,31	33,22	6,17	6,32	0,99	0,00	
B7	125,30	127,11	125,19	123,67	135,31	68,69	65,39	66,38	66,69	33,88	6,83	6,99	1,66	0,67	0,00

Таблиця М.2

Скоректована матриця попарних географічних відстаней між *Ae. biuncialis* популяціями, розрахована на основі географічних координат з поправкою на відстань по периметру узбережжя, км

	KD1	KD2	KD3	ED	O	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
KD1	0,00														
KD2	2,19	0,00													
KD3	0,22	2,39	0,00												
ED	1,66	3,76	1,52	0,00											
O	14,46	12,35	14,68	15,80	0,00										
U	94,71	96,89	94,52	93,13	108,38	0,00									
AD	101,03	103,20	100,84	99,45	114,68	16,32	0,00								
NB	131,68	133,86	131,49	130,12	145,53	14,47	8,72	0,00							
MM	131,08	133,26	130,88	129,52	144,93	13,92	8,25	0,62	0,00						
HS	267,58	169,62	267,42	255,92	279,62	165,76	102,24	93,71	94,24	0,00					
KP4	321,69	223,60	321,32	309,75	333,46	219,54	155,87	147,50	148,04	53,74	0,00				
P13	322,84	224,76	322,49	310,92	334,62	220,73	157,06	148,70	149,24	55,04	1,32	0,00			
BD13	328,00	229,88	327,60	315,99	339,75	225,47	161,76	153,32	153,87	59,41	5,23	5,33	0,00		
BDD5	329,09	230,96	328,68	317,07	340,81	226,61	162,91	154,48	155,03	60,53	6,17	6,32	0,99	0,00	
B7	328,99	230,86	328,59	316,97	340,67	226,86	163,21	154,86	155,40	61,19	6,83	6,99	1,66	0,67	0,00

Таблиця М.3

Матриця генетичних відстаней за Heї на основі частот за проламиновими локусами білків між популяціями

Ae. biuncialis

	KD1	KD2	KD3	ED	O	U	AD	NB	MM	HS	KP4	P13	BD13	BDD5	B7
KD1	0,000														
KD2	0,285	0,000													
KD3	0,060	0,167	0,000												
ED	0,153	0,175	0,083	0,000											
O	0,280	0,170	0,242	0,115	0,000										
U	0,465	0,588	0,520	0,548	0,622	0,000									
AD	0,326	0,416	0,309	0,308	0,545	0,702	0,000								
NB	0,428	0,690	0,351	0,432	0,727	0,700	0,357	0,000							
MM	0,303	0,244	0,204	0,193	0,386	0,667	0,168	0,382	0,000						
HS	0,503	0,444	0,375	0,346	0,527	1,086	0,407	0,507	0,284	0,000					
KP4	1,421	1,108	1,189	1,011	0,681	2,237	1,899	1,547	1,221	0,833	0,000				
P13	2,319	3,798	2,493	2,478	2,183	2,632	2,096	1,310	2,205	0,723	0,655	0,000			
BD13	2,221	3,254	2,054	2,551	2,437	3,371	2,471	1,353	2,120	0,999	0,708	0,174	0,000		
BDD5	2,138	2,727	1,921	2,604	2,683	3,220	2,561	1,397	2,001	1,048	0,735	0,217	0,031	0,000	
B7	2,415	3,763	2,308	3,030	2,716	3,070	2,339	1,228	2,166	1,060	0,605	0,154	0,081	0,047	0,000

Додаток Н

Таблиця Н.1

**Результати оцінки швидкості виголошування-цвітіння (скоростиглості)
зразків *Ae. biuncialis* при вирощуванні на дослідній ділянці (Київ. обл.)**

Рік	Назва зразка	Місце збору*	Сумарний бал скоростиглості	Група цвітіння
1	2	3	4	5
2008	10-2	К-Д	9	1
2008	14N4(9)	К-Д	9	1
2008	10-1	К-Д	9	1
2008	12-4	К-Д	9	1
2008	O2		9	1
2008	14N12	К-Д	9	1
2008	13-1 (2)	К-Д	9	1
2008	50	К-Д	9	1
2008	12-2	К-Д	8	1
2008	14 N12	К-Д	8	1
2008	13-2-2	К-Д	8	1
2008	11-2	К-Д	8	1
2008	O20	К-Д	8	1
2008	O10	К-Д	8	1
2008	4-1-1	ММ	8	1
2008	11-1	К-Д	7	1
2008	12-3	К-Д	7	1
2008	К-Dpl (KD98)	К-Д	7	1
2008	13-2-1	К-Д	7	1
2008	11-2	К-Д	7	1
2008	14-9 I 14-2	К-Д	7	1
2008	12-1.	К-Д	7	1

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2008	O12	К-Д	7	1
2008	S		7	1
2008	14 N12	К-Д	7	1
2008	14 N12	К-Д	7	1
2008	14 N12	К-Д	7	1
2008	14 N12	К-Д	7	1
2008	MM4-4 d	ММ	7	1
2008	10-3	К-Д	7	1
2008	12-5	К-Д	6	2
2008	B3-1	П	6	2
2008	B1		6	2
2008	7-3	Б	6	2
2008	7-3	Б	6	2
2008	MMB-2 b	ММ	6	2
2008	MMB-3 c	ММ	6	2
2008	MMB-4 d	ММ	6	2
2008	BS2	ММ	5	2
2008	MMB-1 a	ММ	5	2
2008	4 N2	Б	4	2
2008	B1-1	П	4	2
2008	F	К-Д	4	2
2008	14-3 I 13-1	К-Д	4	2
2008	MM2-1 a	ММ	4	2
2008	6-2	Б	3	3
2008	B3-2	П	3	3
2008	MM2-4 d	ММ	3	3
2008	MM4-1 a	ММ	3	3

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2008	BS1-2	ММ	2	3
2008	10(8-5)	Б	2	3
2008	7-2.	Б	2	3
2008	ММ1-1	ММ	2	3
2008	ММ1-3 с	ММ	2	3
2008	О3-1	А-Д	1	3
2008	О3-2	А-Д	1	3
2008	О3-3	А-Д	1	3
2008	4-1	ММ	1	3
2008	10(8-5)	Б	1	3
2008	ММ1-2 б	ММ	1	3
2008	ММ4-2 б	ММ	1	3
2008	ММ7-3 с	ММ	1	3
2008	1-1.	ММ	0	3
2008	ММ1-4 d	ММ	0	3
2008	ММ2-2 б	ММ	0	3
2008	ММ7-1 а	ММ	0	3
2008	ММ7-2 б	ММ	0	3
2009	11-2	К-Д	11	1
2009	13-1 (2)	К-Д	11	1
2009	02		11	1
2009	КД98 взДПЛ (КД плато)	К-Д	10	1
2009	12-4	К-Д	10	1
2009	02		9	1
2009	9-3 (2)	К-Д	8	1
2009	4--1 (1)	ММ	8	1
2009	О20		8	1

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2009	13-2-1	К-Д	8	1
2009	14 N12	К-Д	7	2
2009	14 N12	К-Д	6	2
2009	1-1.	ММ	5	2
2009	12-3	К-Д	5	2
2009	B1-2 (2)	П	5	2
2009	14 N12	К-Д	5	2
2009	14N4(9)	К-Д	4	2
2009	B3-2	П	3	3
2009	5-3	А-Д	1	3
2009	B1-1	П	1	3
2009	10(8-5)	Б	1	3
2009	6-2	Б	0	3
2011	10-3	К-Д	8	1
2011	13-1	К-Д	8	1
2011	50	К-Д	8	1
2011	11-2	К-Д	8	1
2011	O10	К-Д	8	1
2011	O2		8	1
2011	GluU1f	К-Д	8	1
2011	KD09 21a	Е-Д	8	1
2011	23a-2	Е-Д	8	1
2011	23a 7кол-3	Е-Д	8	1
2011	21a-4	Е-Д	8	1
2011	21a-6	Е-Д	8	1
2011	23a-1	Е-Д	8	1
2011	23a-2	Е-Д	8	1

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2011	12-3	К-Д	7	1
2011	1-1	ММ	7	1
2011	4-1	ММ	7	1
2011	14N12	К-Д	7	1
2011	B3-1	П	7	1
2011	13-1	К-Д	7	1
2011	12-5	К-Д	7	1
2011	KD09 22a	Е-Д	7	1
2011	KD09 24a	Е-Д	7	1
2011	23a-1	Е-Д	7	1
2011	22a-5	Е-Д	7	1
2011	4-1	ММ	6	2
2011	ММ-2 2007	ММ	6	2
2011	22a-3	Е-Д	6	2
2011	21a-1	Е-Д	6	2
2011	21a-2	Е-Д	6	2
2011	21a-5	Е-Д	6	2
2011	24a-1	Е-Д	6	2
2011	24a-2	Е-Д	6	2
2011	24a-3	Е-Д	6	2
2011	24a-5	Е-Д	6	2
2011	23a-3	Е-Д	6	2
2011	23a-4	Е-Д	6	2
2011	NikBS 1b	ММ	6	2
2011	ММ10 4b-2	ММ	6	2
2011	ММ10 4b-3	ММ	6	2
2011	ММ10-4b-2	ММ	6	2

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2011	MM10-4b-5	MM	6	2
2011	MM10-4b-6	MM	6	2
2011	1-1	MM	5	2
2011	BS2-3 NK07	MM	5	2
2011	MM2-1	MM	5	2
2011	1-1	MM	5	2
2011	MMB-2	MM	5	2
2011	MM7-3	MM	5	2
2011	4N2 (NK08)	Б	5	2
2011	4N2 NK04	К-Д	5	2
2011	B1-2 NK09	П	5	2
2011	22a-1	Е-Д	5	2
2011	22a-2	Е-Д	5	2
2011	22a-4	Е-Д	5	2
2011	24a-4	Е-Д	5	2
2011	24a-6	Е-Д	5	2
2011	MM-2b-1	MM	5	2
2011	MM-2b-4	MM	5	2
2011	MM-2b-8	MM	5	2
2011	BS1-2 (NK08)	MM	4	3
2011	Oz-2 (NK07)	А-Д	4	3
2011	Oz-1 NK07	А-Д	4	3
2011	6-2	Б	4	3
2011	B1-1 (NK04)	П	4	3
2011	B1-1 (NK10)	П	4	3
2011	1-1	MM	4	3
2011	MM7 2007	MM	4	3

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2011	BS1-2 NK07	ММ	3	3
2011	B1-2 NK04	П	3	3
2011	21a-3	Е-Д	3	3
2011	ММ-2b-1	ММ	3	3
2011	ММ-2b-6	ММ	3	3
2011	ММ-2b-7	ММ	3	3
2011	ММ-2b-9	ММ	3	3
2011	ММ10 4b-4	ММ	3	3
2011	ММ10-4b-1	ММ	3	3
2011	ММ10-4b-3	ММ	3	3
2011	ММ10-4b-4	ММ	3	3
2011	ММ10-4b-7	ММ	3	3
2011	ММ10-4b-8	ММ	3	3
2011	ММ-2b-2	ММ	2	3
2011	ММ-2b-3	ММ	2	3
2011	ММ-2b-5	ММ	1	3
2011	ММ10-3b-1	ММ	1	3
2011	ММ10-3b-2	ММ	1	3
2014	B3-1	П	12	1
2014	BS2-3	П	12	1
2014	D1 Ber12	Б	12	1
2014	P2 Pishch	П	12	1
2014	HS Sev12	С	12	1
2014	23a-1	ЕД	12	1
2014	23a-2	ЕД	12	1
2014	21a-4	ЕД	12	1
2014	13-2-1	КД	12	1

Продовж. табл. Н.1

1	2	3	4	5
2014	12-5	КД	12	1
2014	O2		12	1
2014	B1-2	П	12	1
2014	Glu-U1f	КД	12	1
2014	D3 Ber12	Б	11	2
2014	24a-4	ЕД	11	2
2014	24a-1	ЕД	11	2
2014	21a-5	ЕД	11	2
2014	MM2B-7	ММ	11	2
2014	MMB-1	ММ	9	2
2014	BS1-2	ММ	9	2
2014	D2 Ber12	Б	9	2
2014	4-1	ММ	9	2
2014	MMB-1	ММ	8	3
2014	OZ-1	АД	6	3
2014	MM1-3	ММ	4	3
2015	13-2-1	КД	8	1
2015	P2 Піщ	П	8	1
2015	Glu-U1f	КД	7	1
2015	Glu-U1f	КД	7	1
2015	21a-5	ЕД	7	1
2015	HS Sev	С	7	1
2015	P2 Піщ	П	6	2
2015	HS Sev	С	6	2
2015	24a-1	ЕД	5	2
2015	D2 Ber	Б	5	2
2015	D3 Ber	Б	5	2

Продовж. табл. Н.1


1	2	3	4	5
2015	Ae biu B3-1	П	4	3
2015	P2 Піщ	П	4	3
2015	N97	П	4	3
2015	MM 2B-7	MM	3	3
2015	P2 Піщ	П	3	3
2015	HS Sev	С	3	3
2015	HS Sev	С	3	3
2015	D3 Ber	Б	3	3
2015	Ae biu Br1 s	Б	3	3
2015	N168	Б	3	3
2015	D2 Ber	Б	2	3
2015	N168	Б	2	3
2015	MM10 3B-1	MM	1	3
2015	HS Sev	С	1	3

Примітка* А-Д – поблизу Аю-Дага; Б – Берегове та місцевість між Береговим і Піщаним; Е-Д – Ечки-Даг; К-Д – Кара-Даг; MM – мис Мартьян (в т.ч. тераса Нікітського ботанічного саду); П – Піщане; С – Севастополь, заповідник Херсонес Таврійський

Додаток П

Свідоцтва про реєстрацію зразків *Ae. biuncialis* та генетичної колекції
Ae. biuncialis в НЦГРРУ

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

**про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні**

№ 932

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК 6-2

зарєстрований під номером Національного каталогу UA0400159


Зразок посидус ранньостиглість (290 днів) з масою 1000 зерен 19,4 г, та стійкість до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиноць глютенінів Gfu-U1a, Gfu-M⁶1e, гліадінів Gfi-U1f, як генетичних маркерів.


Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блюм Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002610 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру генетичних ресурсів рослин України  **В.К. Рябчун**



УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 931

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма* *№КММВ-2*

зарєєстрований під номером Національного каталогу UA0400168

Зразок поєднує підвищену масу 1000 зерен 22,4 г з стійкістю до борошнистої роси 9б. та посухостійкість 8б. за наявності алелів високомолекулярних субодниць глотемінів Gln-U1b, Gln-M¹a, гліадінів Gln-U1a, Gln-M¹1j як генетичних маркерів.

Колекціонери: *Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блюм Я.Б.*

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № *002639* від *12.06.2012*

Дата видачі свідоцтва *30.10.2012*

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 930

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма* НК 13-1

зарєєстрований під номером Національного каталогу UA0400162

Зразок поєднує підвищені показники густоти продуктивного стеблестоя 529 шт. на 1 м² і масу зерна з 1 м² 58,2 г зі стійкістю до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиноць глютенінів Gln-U1e, Gln-M^b1d, гліадинів Gln-U1a, Gln-M1^b1a як генетичних маркерів.

Колекціонери: *Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.*

Заявник *Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН*

Запит № 002638 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні

№ 919

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці — дика форма НК 010

zareestrovaniy pid nomerom Natsional'nogo katalogu UA0400170

Ранньостиглий (вегетаційний період 286 діб) зразок, поєднує стійкості до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глутенінів Gln-U16, Gln-Mb1a, гліадинів Gln-U1a, Gln-M1b1i як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002610 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні

№ 918

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК В1-1

zareєстрований під номером Національного каталогу UA 0400157

Зразок поєднує підвищені показники густоти продуктивного стеблестою 574 шт. з 1 м² при масі зерна з 1 м² 61,5 г та стійкість до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиноць глотенінів *Gli-V1d*, *Gli-M^b1a*, гліадинів *Gli-V1i*, *Gli-M1^b1c* як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блюм Я.Б

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002626 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчук



УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 920

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

сніверодич пшениці дика форма НК ММ2-1

zareestrovaniy pid nomerom Natsional'nogo katalogu UA0400166

Зразок поєднує підвищені показники маси 1000 зерен 23,3 г, маси зерна з колоса 0,14 г при масі зерна з 1 м² 64,8 г та високу стійкість до борошнистої роси 96, і посухостійкість 96 за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів Gln-U1b, Gln-M^b1a, гліадінів Gln-U1g, Gln-M^b1d як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002628 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



V.K. Rybchun



УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 921

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК 11-2

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400161

Зразок поєднує підвищену урожайність 60,4 г/м²; стійкість до борошнистої роси 9б, за наявності алелів вискомолекулярних субодиниць глютенінів Gln-U1b, Gln-M^b1a, гліадинів Gli-U1a, Gli-M^{1b}1d як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блюм Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002629 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

В.К. Рябчун



УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 922

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК 10-3

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400160

Зразок поєднує підвищену продуктивну кущистість 17 стебел на рослину при густоті продуктивного стеблестою 504 стебла на 1 м²; підвищену урожайність 60,2 г/м², стійкість до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів Gli-U1b, Gli-M^b1d, гліадинів Gli-U1a, Gli-M^b1c як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Ф.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002630 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні

№ 923

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК ОЗ-2

zareestrovaniy pid nomerom Natsional'nogo katalogu UA0400171

Зразок поєднує підвищені показники маси 1000 зерен - 23,1 г та маси зерна з колоса 0,14 г при масі зерна з 1 м² 61,6 г з стійкістю до борошністої роси 9б. та посухостійкості 8б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів Gln-U1b, Gln-M^b1a, гліадинів Gli-U1n, Gli-M1^b1a як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002631 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 924

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці дика форма НК.50

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400164

Зразок поєднує масу зерна з 1 м² - 58,1 г при масі 1000 зерен - 20,4 г та стійкість до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глотенінів Gln-U16, Gln-M⁶1g, гліадинів Gli-U1e, Gli-M1⁶1a як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002632 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун



УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 925

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національним центром генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма НК 14-12*

зарєєстрований під номером Національного каталогу UA0400163

Зразок поєднує підвищені показники числа стебел з 1 м² 564 шт. при масі зерна з 1 м² 75,4 г та стійкості до борошнистої роси 9б. і посухостійкості 8б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-U1b*, *Glu-M^b1f*, гліадинів *Gli-U1d*, *Gli-M1^b1a* як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002633 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

В.К. Рябчун



УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 926

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма НК 1-1*

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400157

Зразок поєднує масу зерна з колосу 0,15 г при масі 1000 зерен 25,7 г та масі зерна з 1 м² 61,6 г посухостійкість 8 б. і стійкість до борошнистої роси 9б. за наявності високомолекулярних субодиниць глютенінів Gfu-U1b, Gfu-M⁶1b, гліадинів Gl-U1b, Gl-M¹1a як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002634 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчук

УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 927

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма НК 4N2*

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400158

Ранньостиглий (284 діб) зразок, поєднує стійкість до борошнистої роси 9 б. за наявності алелів високомолекулярних субодиноць глютеніну Gfu-U1a, Gfu-M^b1e, гліадинів Gfi-U1c, Gfi-M1^b1e як генетичних маркерів.

Колекціонери: *Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.*

Заявник *Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН.*

Запит № *002635* від *12. 06. 2012*

Дата видачі свідоцтва *30.10.2012*

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

В.К. Рябчун



УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 928

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

спієродич пшениці дика форма НК.О2

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400169

Зразок стійкий до борошнистої роси 9б при масі 1000 зерен 21,1 г та масі зерна з 1 м² - 57,7 г за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів Gln-U1g, Gln-M^b1h, гліадинів Gli-U1h, Gli-M^b1h як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002636 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію зразка
генофонду рослин в Україні

№ 929

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститутом рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видав це свідоцтво на зразок генофонду *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці *дика форма* НК ММ7-3

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400167

Зразок поєднує підвищені показники продуктивної кущистості 18 стебел на рослину та густоти стояння стебел 601 шт./м², з стійкістю до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів Glu-U1c, Glu-M^b1a, гліадинів Glu-U1j, Glu-M1^b1b як генетичних маркерів.

Колекціонери: *Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блюм Я.Б.*

Заявник *Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН*

Запит № *002637* від *12.06.2012*

Дата видачі свідоцтва *30.10.2012*

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



УКРАЇНА



С В І Д О Ц Т В О

про реєстрацію зразка генотипу рослин в Україні

№ 919

На підставі повноважень, наданих Національною академією аграрних наук України, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видає це свідоцтво на зразок генотипу *Aegilops biuncialis* Vis.

співродич пшениці — *дика форма* НК 010

zareєстрований під номером Національного каталогу UA0400170

Ранньостиглий (вегетаційний період 286 діб) зразок поєднує стійкості до борошнистої роси 9б. за наявності алелів високомолекулярних субодиниць гліотенінів Gln-U1b, Gln-Mb1a, гліадінів Gln-U1a, Gln-M1b1i як генетичних маркерів.

Колекціонери: Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б

Заявник Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 002610 від 12.06.2012

Дата видачі свідоцтва 30.10.2012

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

ІНСТИТУТ РОСЛИННИЦТВА
ім. В. Я. Юр'єва
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК
УКРАЇНИ

61060, Харків, Московський пр., 142
 тел. (+38) (057) 392-13-43
 факс (+38) (057) 779-84-17
 E-mail: yuriev1908@gmail.com



PLANT PRODUCTION INSTITUTE
nd. a. V. Ya. Yuryev
NATIONAL ACADEMY OF AGRARIAN
SCIENCES OF UKRAINE

61060, Kharkiv, Moskovskiy pr., 142
 phone (+38) (057) 392-13-43
 fax (+38) (057) 779-84-17
 E-mail: yuriev1908@gmail.com

25.01.2019 № 1/19

ДОВІДКА

Дана у тому, що перелічені нижче зразки *Aegilops biuncialis* Vis. (syn. *Ae. lorentii* Hochst.), передані з Інституту харчової біотехнології і геноміки НАН України Козуб Наталією Олександрівною та Созіновим Ігорем Олексійовичем, включені до колекції Національного генбанку рослин України під наступними номерами Національного каталогу України:

Назва зразка	№ Національного каталогу України
NK 12-5	UA0400193
Nk 23a-2	UA0400190
NK 24a-4	UA0400188
NK 4-1	UA0400187
NK B1-2	UA0400189
NK B13-2-1	UA0400192
NK B3-1	UA0400195
NK BS2-3	UA0400194
NK OZ-1	UA0400191

Керівник Національного центру
 генетичних ресурсів рослин України



В.К. Рябчун

УКРАЇНА



СВІДОЦТВО

про реєстрацію колекції
генофонду рослин в Україні

№ 262

На підставі повноважень, наданих Українською академією аграрних наук, Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва, Національний центр генетичних ресурсів рослин України видає це свідоцтво на генетична колекцію генофонду дикого родичу пшениці (егілопса), що включає 24 зразків. Зразки колекції походять з 1 країн.
Автор(и): Козуб Н.О., Созінов І.О., Созінов О.О., Блом Я.Б.

Заявник(и): Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН

Запит № 000083 від "19" лютого 2015р.

Дата видачі свідоцтва 20 лютого 2017 р.

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України



Додаток Р

Список публікацій здобувача

1. Kozub, N.O., Sozinov, I.O., Chaika, V.M., Sozinova, O.I., Janse, L.A., and Blume, Ya.B., 2020. Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytology and Genetics*, 54(4), pp.305-317. DOI: 10.3103/S0095452720040076 (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, опрацювання і аналіз отриманих даних, разом зі співавторами - планування та проведення експерименту, написання статті).
2. Kozub, N.O., Sozinova, O.I., and Blume Ya.B., 2020. Variation of storage proteins in Crimean populations of *Dasypyrum villosum*. *Cytology and Genetics*, 54(2), pp.91-95. DOI:10.3103/S0095452720020097 (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, участь у зборі рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, разом зі співавторами – проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
3. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Вплив мутацій в алелях *Gli-B1b* та *Gli-B1l* на показники якості зерна пшениці м'якої. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.94-99. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1309> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).
4. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Чайка, В.М., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Янсе, Л.А., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2020. Популяційна структура *Triticum aestivum* L. Степу України за локусами запасних білків у різні періоди селекції. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 27, с.239-244. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1333> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

5. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2020. Особливості передачі маркерів хромосоми 1U *Aegilops biuncialis* Vis. у гібридів пшениці м'якої. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*, 3, с.20-25. DOI: 10.18523/2617-4529.2020.3.20-25 (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавтором – проведення експерименту, написання статті).

6. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Мутанти за гліадиновими локусами на основі сорту пшениці м'якої Безоста 1. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 24, с.109-114. DOI: 10.7124/FEEO.v24.1088 (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

7. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я, Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Дослідження матеріалу пшениці м'якої від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за допомогою маркерів хромосоми 1U. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 25, с.55-59. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v24.1088> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

8. Xynias, I.N., Mavromatis, A.G., Korpētis, E.G., Pankou, S.I., and Kozub, N.O., 2019. Description and characterization of Hellenic wheat germplasm for agronomical and seed quality parameters using phenotypical, biochemical and molecular approaches. *Cytology and Genetics*, 53(4), pp.337-347. <https://doi.org/10.3103/S0095452719040108> (Особистий внесок здобувача: разом з іншими співавторами – опрацювання, аналіз отриманих даних, написання статті).

9. Kozub, N., Sozinov, I., Karelov, A., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., Blume, Ya., and Sozinov, A., 2018. Studying recombination between the 1RS arms from the rye Petkus and Insave involved in the 1BL.1RS and 1AL.1RS translocations

using storage protein loci as genetic markers. *Cytology and Genetics*, 52 (6), pp.440-447. <https://doi.org/10.3103/S0095452718060063> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, опрацювання і аналіз отриманих даних, разом з іншими співавторами проведення експерименту, написання статті).

10. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2018. Створення і дослідження матеріалу *Triticum aestivum* L. з інтрогресіями від *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 23, с.297-301. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v23.1031> (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

11. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В., Пилипенко, Л.А., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2017. Порівняння груп сортів *Triticum aestivum* L. Степу і Лісостепу України за маркерами господарчо-важливих генів *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.193-198. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v21.834> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

12. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Блюм, Я.Б., та Созінов, О.О., 2017. Перехресне запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 21, с.143-147. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v21.824> (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, ідентифікація алелів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

13. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2017. Оцінка зразків *Aegilops biuncialis* Vis. за часом цвітіння. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 20, с.134-138.

DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v20.750> (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, розробка методики оцінки за часом цвітіння, разом зі співавторами – написання статті).

14. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Karelov, A.V., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2017. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytology and Genetics*, 51(2), pp.117-129. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020050> (Особистий внесок здобувача ідентифікація алелів і асоціацій генів: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

15. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Niniyeva, A.K., Tverdokhle, Ye.V., Blume, Ya.B., and Boguslavskii, R.L., 2016. Genetic marking of glume color in *Triticum spelta* L. var. *caeruleum* using gliadins. *Cytology and Genetics*, 50(3), pp.168-172. <https://doi.org/10.3103/S0095452716030075> (Особистий внесок здобувача ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

16. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Озерненість та інші ознаки продуктивності рослин F₁ пшениці м'якої від схрещування форм з транслокаціями 1BL/1RS і 1AL/1RS. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 18, с.154-158. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій. аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

17. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Генетична колекція *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 18, с.181-185. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

18. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Ксиніас, І.Н., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поліморфізм високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 17, с.308-312. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

19. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б., Созінов, О.О., 2015. Дослідження реакції рослин пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS на гамма-опромінення *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 16, с.152-155. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

20. Kozub, N.A., Boguslavskii, R.L., Sozinov, I.A., Tverdokhleba, Ye.V., Xynias, I.N., Blume Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Alleles at storage protein loci in *Triticum spelta* L. accessions and their occurrence in related wheats, *Cytology and Genetics*, 48(1), pp.33-41. <https://doi.org/10.3103/S0095452714010046> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз і узагальнення отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

21. Varzakas, T., Kozub, N., and Xynias, I.N., 2014. Quality determination of wheat: genetic determination, biochemical markers, seed storage proteins - bread and durum wheat germplasm. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(14), pp.2819-2829. DOI: 10.1002/jsfa.6601 (Особистий внесок здобувача: разом з іншими співавторами – опрацювання і аналіз власних даних, порівняння з літературними даними, написання статті).

22. Kozub, N.A., Motsnyi, I.I., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov A.A., 2014. Mapping a new secalin locus on the rye 1RS arm, *Cytology and Genetics*, 48(4), pp.203–207. <https://doi.org/10.3103/S0095452714040021> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами –

планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

23. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Blume, Ya.B., and Sozinov, A.A., 2013. Study of the effects produced by gamma-irradiation of common wheat F₁ seeds using gliadins as genetic markers, *Cytology and Genetics*, 47(1), pp.13-19. <https://doi.org/10.3103/S0095452713010040> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

24. Нінієва, А.К., Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Рибалка, О.І., Леонов, О.Ю., Твердохліб, О.В. та Богуславський, Р.Л., 2013. Характеристика зразків *Triticum spelta* L. за показниками якості зерна та електрофоретичними спектрами запасних білків. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*, 1(1), с.96-105. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

25. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаева, Е.Д. и Нецветаев, В.П., 2012. Ржаные транслокации у некоторых сортов озимой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*, 3, с.68–74. doi: 10.15389/agrobiology.2012.3.68rus (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

26. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, AA., 2012. Identification of alleles at the gliadin loci *Gli-U1* and *Gli-M^h1* in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 48(4), pp.390–395. DOI: 10.1134/S1022795412030052 (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, збір рослинного матеріалу, створення гібридного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – написання статті).

27. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Хуняси, I.N., and Sozinov, AA., 2011. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci in *Aegilops biuncialis* Vis. *Russian Journal of Genetics*, 47(9), pp.1078–1083. DOI: 10.1134/S1022795411090092

(Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, збір рослинного матеріалу, створення гібридного матеріалу, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – написання статті).

28. Хуніас, І.Н., Козуб, Н.А., and Созінов, І.А., 2011. Analysis of Hellenic durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) germplasm using gliadin and high-molecular-weight glutenin subunit loci. *Cereal Research Communications*, 39(3), pp.415-425. <https://doi.org/10.1556/CRC.39.2011.3.11> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

29. Козуб, Н.А., Созінов, І.А., Собко, Т.А., Дедкова, О.С., Бадаєва, Е.Д., и Нецветаев, В.П., 2010. Идентификация ржаных транслокаций у сортов озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик. *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*, 15 (86)(12), с.47-54. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

30. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Sobko, T.A., Kolyuchii, V.T., Kuptsov, S.V., and Sozinov, A.A., 2009. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytology and Genetics*, 43(1), pp.55-62. <https://doi.org/10.3103/S0095452709010101> (Особистий внесок здобувача: розробка методики електрофорезу, ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

31. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2008. Dependence of out-crossing indices on genotypic features in common wheat. *Cytology and Genetics*, 42(3), pp.210-215. <https://doi.org/10.3103/S0095452708030080> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків та Perezapilenня, розробка показників Perezapilenня, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

32. Kozub, N.O., Xynias, I.N., and Sozinov, I.A., 2007. Diversity in seed storage proteins in substituted hexaploid triticale cultivars (\times *Triticosecale* Wittmack). *Cereal Research Communications*, 35(3), pp.1469-1476. <https://doi.org/10.1556/CRC.35.2007.3.11> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
33. Xynias, I.N., Kozub, N.O., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2007. Biochemical markers in wheat breeding. *International Journal of Plant Breeding*, 1(1), pp.1-9. (Разом зі співавторами – аналіз літературних даних та власних даних, написання статті)
34. Kozub, N., Xynias, I.N., Sozinov, I., Lisova, G., Zamani, I.A., Gouli-Vavdinoydi, E., and Roupakias, D.G., 2006. Screening of high-quality bread wheat dihaploid lines by the use of biochemical markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 53(3), pp.396-400. <https://doi.org/10.1134/S1021443706030162> (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
35. Xynias, I.N., Kozub, N.O., and Sozinov, I.A., 2006. Seed storage protein composition of Hellenic bread wheat cultivars. *Plant Breeding*, 125, pp.408-410. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
36. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Собко, Т.О. та Созінов, О.О., 2005. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції. *Цитология и генетика*, 39(4), с.20-24. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).
37. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A., 2004. Effect of an introgression from *Aegilops cylindrica* Host on manifestation of productivity traits in

winter common wheat F₂ plants. *Russian Journal of Genetics*, 40(12), pp.1378-1382. DOI: 10.1007/s11177-005-0008-x (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

38. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2003. Частота рекомбинации в локусе *Gli-D1* мягкой пшеницы *T. aestivum* L. *Цитология и генетика*, 37(5), с.80–83. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, виведення формул для оцінки частоти рекомбінації, аналіз даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

39. Козуб, Н.О., Созинов, И.О., Лісова, Г.М., Созинов, О.О., Ксиніас, І.Н., Гоулі-Вавдіноуді, Е., та Роупакіас, Д.Г., 2003. Алельний склад за локусами запасних білків групи грецьких сортів ярої м'якої пшениці. *Цитология и генетика*, 37(6), с.39-40. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

40. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., and Sozinov, A.A. 2003. Recombination of gliadin genes of chromosome 1D in the common wheat hybrid carrying the introgression from *Aegilops cylindrica*. *Plant Breeding*, 122, pp.86-88. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, рекомбінантів, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

41. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2001. Сопряженность 1BL/1RS транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum*. *Цитология и генетика*, 35(5), с.74-80. (Аналіз і узагальнення літературних даних, разом зі співавторами – написання статті).

42. Козуб, Н.А. и Созинов, И.А., 2000. Особенности расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 34(2), с.69-76. (Особистий внесок здобувача: розробка

методики електрофорезу в кислому середовищі; разом зі співавтором – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

43. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем *Glu-B1a1*. *Захист і карантин рослин*, 63, с.77-85. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

44. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з рекомбінантним плечем 1RS як джерела нових поєднань генів стійкості до збудників хвороб і шкідників. *Захист і карантин рослин*, 62, с.143-150. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

45. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS у гібридів пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантним плечем 1RS. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*, 27(67), с.117-125. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, створення рослинного матеріалу, ідентифікація алелів і транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту, написання статті).

46. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Поширеність пшенично-житніх транслокацій 1BL/1RS і 1AL/1RS у сортів пшениці м'якої озимої української селекції. *Захист і карантин рослин*, 61, с.148-155. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

47. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2010. Ідентифікація сортів м'якої пшениці, потенційно стійких до раси

стеблової іржі UG99, за допомогою біохімічних маркерів. *Захист і карантин рослин*, 56, с.74-81. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків, транслокацій, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, написання статті).

48. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Кириленко, В.В., Дергачов, О.Л., та Васильківський, С.П., 2015. Ідентифікація вихідного матеріалу пшениці озимої миронівської селекції за електрофоретичними спектрами запасних білків. *Агробіологія*, 2, с.46-53. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

49. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2014. Вплив гамма-опромінення на ознаки продуктивності м'якої пшениці в залежності від генотипу і умов вирощування *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.39-43. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

50. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Різноманітність за локусами запасних білків популяцій *Aegilops biuncialis* Vis. західного побережжя Криму *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 14, с.156-160. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

51. Заика, Е.В., Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Созинов, А.А. и Стариченко, В.Н., 2014. Аналіз генотипов сортів озимої м'якої пшениці ННЦ «Інститут земледілля НААН» по аллелям локусів запасних білків. *Вестник Белорусской Государственной Сельскохозяйственной Академии*, 4, с.53–57. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків: разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

52. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2013. Реєстрація зразків-стандартів алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Aegilops biuncialis* Vis *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 13, с.65-69. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

53. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Карелов, А.В., Блюм, Я.Б та Созінов, О.О., 2013. Вплив гамма-опромінення сухих зерен на продуктивність рослин м`якої пшениці, що відрізняються за присутністю житньої 1BL/1RS транслокації. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 12, с.42-46. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

54. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Созінов, О.О., 2012. Вплив гама-опромінення зерен F₁ на частоту передачі житньої 1BL/1RS транслокації через гамети у м`якої пшениці. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.99-104. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

55. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Карелов, А.В. та Созінов, О.О., 2012. Мутації за гліадиновими локусами, індуковані гама-опроміненням зерен F₁ м`якої пшениці, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.198-203. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і мутацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

56. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2012. Разнообразие крымских популяций дикого сородича пшеницы *Aegilops biuncialis* Vis. по локусам запасных белков *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, с.455-459. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів

запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

57. Козуб, Н.А., Созинов, И.А, Бидный, А.Я., Демьянова, Н.А, Собко, Т.А., Колючий, В.Т., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2011. Идентификация сортов мягкой пшеницы с эффективным геном устойчивости Sr1RSAmigo к расе стеблевой ржавчины UG99 *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 10, с.243-247. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків і транслокацій, разом зі співавторами – планування і проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

58. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2009. Аллели высокомолекулярных субъединиц глютеинов *Aegilops lorenti*, *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 6, с.140-144. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

59. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов, А.А., 2008. Особенности передачи ржаных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 4, с.163-168. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, ідентифікація алелів запасних білків, аналіз отриманих даних, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

60. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. та Созинов, А.А., 2007. Частота перекрестного опыления у мягкой пшеницы. *Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. Збірник наукових праць*, 2, Київ: Логос, с.104-108. (Особистий внесок здобувача: планування експерименту, аналіз отриманих даних, ідентифікація алелів запасних білків, разом зі співавторами – проведення експерименту написання статті).

61. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Колючий, В.Т. и Созинов, А.А., 2006. Сорты мягкой пшеницы украинской селекции с ржаными 1BL/1RS и 1AL/1RS транслокациями. *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 3, Київ: Логос, с.216-220. (Особистий внесок здобувача: ідентифікація алелів запасних білків,

транслокацій, разом зі співавторами – планування та проведення експерименту, аналіз отриманих даних, написання статті).

62. Karelov, A., Kozub, N., Sozinov, I., Sozinova, O., Mavromatis, A.G., and Xynias, I.N., 2019. Molecular detection of resistance to biotic stress conditions in spring bread wheat cultivars. In: A. Theodoridis, et al., eds., *Innovative approaches and applications for sustainable rural development*. Springer Nature Switzerland AG: Springer Earth System Sciences, pp.305-324. (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, ідентифікація транслокацій, опрацювання і аналіз відповідних даних; разом з іншими співавторами – узагальнення результатів; написання розділу).

63. Мінняйло А.А., Чайка В.М., Рибалко Ю.В., Гавей І.В., Павленко А.В., Козуб Н.О., Зана Мухаммед Махмуд, та Мінняйло Н.В., 2019. *Збереження біорізноманіття. Монографія*. А.А. Мінняйло ред. Київ, 2019. (Особистий внесок здобувача: планування та проведення експерименту, опрацювання і аналіз отриманих даних, написання розділу).

64. Kozub, N., Sozinov, I., Bidnyk, H., Demianova, N., Sozinova, O., and Blume, Ya., 2020. Identification of the introgressive-recombinant allele at the *Gli-B1* locus in the common wheat cultivar Lastivka Odeska. В: *Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин*. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, 21 жовтня 2020 р., Одеса, СГІ-НЦНС, с.53-54.

65. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Созінова, О.І. та Блюм, Я.Б., 2020. Аналіз показників якості зерна ліній пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. В: *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали ІХ Міжнародної наукової конференції, 19 березня 2020 р., Умань, с.70-75.

66. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Стариченко, В.М. та Заїка, Є.В., 2019. Генотипи нових сортів пшениці м'якої озимої селекції ННЦ «Інститут землеробства» НААН за локусами запасних білків. В: В.Ф. Камінського, ред. *Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора*

Івана Вікторовича Яшовського. Матеріали міжнародної наукової конференції, 14–15 серпня 2019 р., Чабани, Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», с.36-37.

67. Созінов, І.О., Козуб, Н.О., Созінова, О.І., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Тищенко, В.М., Гусенкова, О.В., Кучерявий, І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Генотипування сортів пшениці м'якої полтавської селекції за локусами запасних білків та за геном *Tsn1* чутливості до токсину А *Pyrenophora tritici-repentis*. В: *Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 90-річчю з дня народження генетика, селекціонера, професора М.М. Чекаліна, 18–19 квітня 2019 р., Полтава, с.100-101.

68. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2019. Частоти алелів мінорного локусу *Gli-A3* в групах українських сортів пшениці м'якої озимої і асоціації з його участю. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції, 7 червня 2019 р., м. Київ, с.31-32.

69. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Богуславський Р.Л., 2019. Ідентифікація нових гліадинових алелів у сорту пшениці м'якої Миронівська сторічна. В: *Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах*. Збірник тез міжнародної наукової конференції, присвяченої пам'яті і науковій спадщині видатного вченого Василя Яковича Юр`єва, яка відбулася 3–5 липня 2019 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр`єва НААН, Харків, с.214-215.

70. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Нові варіанти пшенично-житніх транслокацій з участю плеча 1RS. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*. Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 р. Умань, с.77-81.

71. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем`янова, Н.О., Созінова, О.І., Карелов, А.В. та Блюм, Я.Б., 2019. Аналіз матеріалу пшениці від гібридизації з *Aegilops biuncialis* Vis. за локусами запасних білків як генетичних маркерів хромосоми 1U. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука і*

освіта (Парієві читання). Матеріали VIII міжнародної наукової конференції 18–20 березня 2019 року, Умань, с.81-85.

72. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Карелов, А.В., Созінова, О.І., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2018. Секалінові локуси як маркери для ідентифікації рекомбінантних плечей 1RS у складі пшенично-житніх транслокацій пшениці м'якої. В: *Біотехнологія – інноваційний шлях розвитку селекції рослин*. Тези доповідей Міжнародної наукової конференції, Одеса, 8-10 жовтня 2018 р., Одеса: Агропринт, с.128-129.

73. Козуб, Н.О., Созінов, І.О. та Блюм, Я.Б., 2018. Створення ліній пшениці м'якої озимої з алелем локусу *Glu-U1* від *Aegilops biuncialis* Vis., пов'язаним з високою якістю зерна. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали IV Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю сортовипробування в Україні, 7 червня 2018 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.36–38.

74. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2017. Частота перехресного запилення у пшениці *Triticum aestivum* L. і її дикого родича *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. Матеріали VI міжнародної наукової конференції Умань: Видавець «Сочінський», 2017, с.101-105.

75. Козуб, Н.О. та Созінов, І.О., 2017. Ідентифікація нових алелів запасних білків пшениці м'якої. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю створення Українського інституту експертизи сортів рослин, 7 червня 2017 р., м. Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.46-48.

76. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2016. Характеристика генетичної колекції дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Селекційно-генетична наука*

i освіта. Матеріали міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2016 р., с.123-125.

77. Козуб, Н.О, Созінов, І.О., Блюм, Я.Б. та Созінов О.О., 2016. Деякі ефекти присутності пшенично-житніх транслокацій з 1RS в геномі пшениці м'якої та створення ліній з рекомбінантними транслокаціями. В: *Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці*. Матеріали міжнародної конференції, присвяченої 100-річчю селекції пшениці в Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннезнавства і сортовивчення, Одеса, 1-3 червня 2016 р., НААН, СГІ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», с.94–95.

78. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., та Созінов, О.О., 2016. Створення ліній пшениці м'якої з транслокацією 1BL/1RS, зчепленою з алелем надвисокої якості *Glu-B1a1*. В: *Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку*. Матеріали II Міжнародної науково-практичної конференції, 3 листопада 2016 р., Київ, Міністерство аграрної політики та продовольства України, Український інститут експертизи сортів рослин, Вінниця: Нілан-ЛТД, с.45-47.

79. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О., Блюм, Я.Б. та Созінов, О.О., 2015. Колекція зразків-стандартів алелів запасних білків для збереження та контролю різноманіття генетичних ресурсів дикого родича пшениці *Aegilops biuncialis* Vis. *Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві*. Матеріали Міжнародної науко-практичної конференції, Київ, 1–3 липня 2015р., с.88-91.

80. Созінова, О.І., Козуб, Н.О. та Пірко, Н.М., 2014. Аналіз різноманітності запасних білків *Dasyrrygm villosum* В: *Збагачення генетичного різноманіття рослин*. Тези Міжнародної наукової наради, Харків, 8-9 жовтня 2014 р, с.128-129.

81. Козуб, Н.О., Созінов, І.О., Бідник, Г.Я., Дем'янова, Н.О. та Созінов, О.О., 2014. Створення колекції зразків-стандартів алелів локусів запасних білків *Aegilops biuncialis* В: О.О. Непочатенко, відп. ред. *Генетика і селекція: досягнення*

та проблеми. Тези доповідей міжнародної наукової конференції, Умань, 18-20 березня 2014 р., с. 51-52.

82. Козуб, Н.А., Созинов, И.А. и Созинов А.А., 2012. Эффекты присутствия ржаной 1AL/1RS транслокации в геноме мягкой пшеницы. *Биологизация адаптивно-ландшафтной системы земледелия – основа повышения плодородия почвы, роста продуктивности сельскохозяйственных культур и сохранения окружающей среды*. Материалы Всерос. научно-практ. конференции БелНИИСХ Россельхозакадемии, Белгород, 12–13 июля 2012 г., Белгород: Отчий край, с.283-288.

83. Созинов, І.О., Козуб, Н.О., Рябчун, В.К. та Созинов, О.О., 2010. Запасні білки як генетичні маркери для аналізу зразків тритикале. В: *Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 7–10 вересня 2010 р., Одеса, с 56

84. Kozub, N.A., Sozinov, I.A. and Sozinov, A.A., 2010. Out-crossing in common wheat. In: Abstracts of oral and poster presentations of the 8th International Wheat Conference, 1–4 June 2010, St. Petersburg, Russia, pp.53-54.

85. Козуб, Н.А., Созинов, И.А., Собко, Т.А., Колючий, В.Т., Власенко, В.А., Нецветаев, В.П. и Созинов, А.А., 2010. Сорты мягкой пшеницы украинской и российской селекции с геном устойчивости к стеблевой ржавчине Sr1RS^{Amigo}. В: *Управление продукционным процессом в агротехнологиях 21 века: реальность и перспективы*. Материалы Международной научно-практической конференции, посвящ. 35-летию образования Белгородского научно-исследовательского института сельского хозяйства. 15–16 июля 2010 г., Белгород: «Отчий край», с.222-225.

86. Козуб, Н.О., Созинов, І.О., Созинов, О.О. та Колючий, В.Т., 2006. Сорти з житніми транслокаціями в миронівській генетичній колекції озимої м'якої пшениці. В: *Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи*. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, 13–16 листопада, 2006 р., Київ, с.185-186.

Продовж. додатку Р

Таблиця Р.1

Апробація результатів дисертації

Конференція	Місце, дата проведення	Форма участі
1	2	3
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта»	Умань, 18-20 березня 2020 р.	публікація тез
міжнародна наукова конференція «Сучасні проблеми генетики, біотехнології і біохімії сільськогосподарських рослин»	Одеса, 21 жовтня 2020 р.	публікація тез
Всеукраїнська науково-практична конференція «Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі»	Умань, 15 жовтня 2020 р.	публікація тез
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Київ, 15–20 вересня 2019 р.	усна доповідь
міжнародна науково-практична конференція «Еколого-генетичні аспекти в селекції польових культур в умовах змін клімату»	Полтава, 18–19 квітня 2019 р.	усна доповідь
міжнародна наукова конференція «Підвищення ефективності селекції і рослинництва у сучасних умовах»	Харків, 3–5 липня 2019 р.	публікація тез
міжнародна наукова конференція «Наукові читання до 100-річчя від дня народження професора Івана Вікторовича Яшовського»	Чабани, 14–15 серпня 2019 р.	публікація тез

Продовж. табл. Р.1

1	2	3
Міжнародна науково-практична конференція «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку»	Київ, 7 червня 2019 р	публікація тез
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта»	Умань, 18-20 березня 2019 р.	публікація тез
Всеукраїнська науково-практична конференція «Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі»	Умань, 26 червня 2019 р.	публікація тез
Всеукраїнська науково-практична конференція «Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі»	Умань, 26 червня 2018 р.	публікація тез
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта»	Умань, 19-21 березня 2018 р.	усна доповідь
міжнародна наукова конференція «Біотехнологія – іноваційний шлях розвитку селекції рослин»	Одеса, 8-10 жовтня 2018 р	усна доповідь
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Яремче, 17–21 вересня 2018 р	публікація матеріалів
Міжнародна науково-практична конференція «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку»	Київ, 7 червня 2018 р.	публікація тез
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта»	Умань, 19-21 березня 2018 р.	усна доповідь

Продовж. табл. Р.1

1	2	3
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Умань, 2–6 жовтня 2017 р.	усна доповідь
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта»,	Умань, 15-17 березня 2017 р.	усна доповідь
Міжнародна науково-практична конференція «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку»	Київ, 7 червня 2017 р.	публікація тез
Міжнародна наукова конференція «Селекційно-генетична наука і освіта	Умань, 18-20 березня 2016 р.	усна доповідь
Міжнародна конференція «Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці»	Одеса, 1-3 червня 2016 р.	усна доповідь
Міжнародна науково-практична конференція «Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку»	Київ, 3 листопада 2016 р.,	публікація тез
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Одеса, 12–16 вересня 2016 р.	усна доповідь
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Чернівці, 14–18 вересня 2015 р	усна доповідь
міжнародна науково-практична конференція «Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві»	Київ, 1–3 липня 2015 р	публікація тез

Продовж. табл. Р.1

1	2	3
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Умань, 22-26 вересня 2014 р.	усна доповідь
міжнародна наукова конференція «Генетика і селекція: досягнення та проблеми»	Умань, 18-20 березня 2014 р.	усна доповідь
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 23-27 вересня 2013 р.	публікація матеріалів
міжнародна наукова конференція «Селекція та генетика сільськогосподарських рослин: традиції та перспективи» (. . .)	Одеса, 17–19 жовтня 2012 р	публікація тез
З'їзд Українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова	Алушта, 24–28 вересня 2012 р	усна доповідь
Всероссийская научно-практическая конференция БелНИИСХ Россельхозакадемии	Белгород, 12–13 липня 2012 р.	публікація матеріалів
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 26-30 вересня 2011 р.	усна доповідь
Международная научно-практическая конференция, посвященная 35-летию БелНИИСХ	Белгород, 15–16 липня 2010 р.	усна доповідь
міжнародна науково-практична конференція «Modern biotechnology of agricultural plants and biosafety»	Одеса, 7–10 вересня 2010 р.	публікація тез

Продовж. табл. Р.1

1	2	3
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 20-24 вересня 2010 р.	постерна доповідь
8th International Wheat Conference (St. Petersburg, Russia, 1–4 June 2010	публікація тез
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 21-25 вересня 2009 р.	постерна доповідь
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 22-26 вересня 2008 р	постерна доповідь
Їзд Українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова	Алушта, 24-28 вересня 2007 р.,	постерна доповідь
Міжнародна науково-практична конференція «Інтегрований захист рослин. Проблеми та перспективи»	Київ, 13–16 листопада, 2006 р.	усна доповідь
Міжнародна конференція «Фактори експериментальної еволюції організмів»	Алушта, 25-28 вересня 2006 р	постерна доповідь