

УДК 575.17

РІЗНОМАНІТНІСТЬ ЗАПАСНИХ БІЛКІВ У КРИМСЬКИХ ПОПУЛЯЦІЯХ *DASYPYRUM VILLOSUM*

Н.О. КОЗУБ^{1,2}, О.І. СОЗІНОВА^{1,2}, Я.Б. БЛЮМ²

¹ Інститут захисту рослин НААН, 03022, Київ, вул. Васильківська, 33, Україна

² ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України», 04123, Київ, вул. Осиповського, 2а, Україна

E-mail: natalkozub@gmail.com

Проаналізовано різноманітність за електрофоретичними спектрами запасних білків вибірок з двох кримських популяцій *Dasyryum villosum* (Берегове Бахчисарайського району та заповідника «Херсонес Таврійський» (м. Севастополь)). Проводили електрофорез загального білку зернівок у поліакриламідному гелі в присутності додецилсульфату натрію (SDS) та аналізували різноманітність високомолекулярних субодиниць глютенінів, кодованих локусом *Glu-V1*, а також варіантів ω -гліадину на SDS-електрофореграмах, контрольованих *Gli-V1*. Ідентифіковано вісім алелів локусу *Glu-V1* та чотири алелі, що кодують ω -гліадини, локусу *Gli-V1*. Досліджені кримські популяції *D. villosum* статистично істотно відрізняються між собою за частотами алелів *a*, *b*, *c* локусу *Glu-V1* та характеризуються високою частотою нуль-алеля (*k*) за цим локусом. Істотні відмінності між популяціями спостерігаються за варіантами ω -гліадину на SDS-електрофореграмах, контрольованими локусом *Gli-V1*, причому генна різноманітність за цим маркером є більшою в популяції Берегового, ніж у популяції Херсонеса. ω -Гліадини на SDS-електрофореграмах є зручною маркерною системою для аналізу популяцій *D. villosum*, яку можливо застосовувати одночасно з аналізом високомолекулярних субодиниць глютенінів.

Ключові слова: *Dasyryum villosum*, високомолекулярні субодиниці глютенінів, ω -гліадин, поліморфізм, алелі.

Вступ. Дикі злаки є джерелом нових генів для збагачення генофонду культурних пшениць [1, 2]. Одним із таких злаків є *Dasyryum villosum* (L.) P. Candargy, в літературі також часто вживається його інша назва, а саме, *Haynaldia villosa* (L.) Schur.

Основний ареал розповсюдження *D. villosum* — Середземномор'я, хоча він зустрічається і в Центральній і Східній Європі та Західній Азії [3].

D. villosum є однорічним перехреснозапильним диплоїдним видом ($2n = 14$), його геномна формула VV [3]. З початку XX століття проводились велика кількість схрещувань цього злаку із різними видами і сортами пшениці, у результаті чого було створено амфідиплоїди та інтрогресивні лінії. Завдяки цим схрещуванням у геном пшениці перенесено низку нових генів стійкості до хвороб, а також генів, що покращують хлібопекарську якість зерна, яка визначається значною мірою алельним складом локусів запасних білків [4]. Наприклад, від цього виду у пшениці перенесено такі ефективні гени стійкості до хвороб, як ген стійкості до борошнистої роси *Pm21* [5, 6], ген стійкості до жовтої іржі *Yr26* [7], ген стійкості до церкоспорельозу (збудник — *Pseudocercospora herpotrichoides*) *Pch3* [8].

З використанням ліній пшениці з доданими хромосомами *D. villosum*, а також амфідиплоїдів між твердою пшеницею і *D. villosum* (AABBVV) було визначено хромосомну локалізацію генів запасних білків цього виду. Як і у пшениці, у *D. villosum* виявлено високомолекулярні (полімерні), бідні на сірку (мономерні), багаті на сірку (мономерні γ -типу і полімерні) проламіни [9]. На хромосомі 1V знаходяться локус високомолекулярних субодиниць глютенінів (*Glu-V1*), локус, що кодує ω та γ гліадини (*Gli-V1*) та локус низькомолекулярних субодиниць глютенінів (*Glu-V3*).

© Н.О. КОЗУБ, О.І. СОЗІНОВА, Я.Б. БЛЮМ, 2020

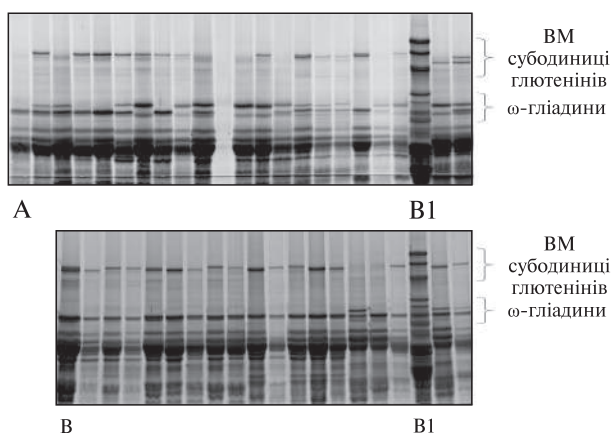


Рис. 1. SDS-електрофореграма загальних білків окремих зернівок *D. villosum* та сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1). А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса

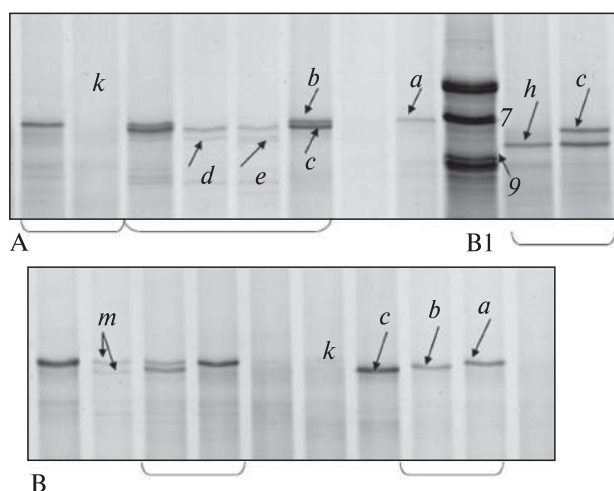


Рис. 2. Фрагменти SDS-електрофореграм високомолекулярних субодиноць глютенінів окремих зернівок *D. villosum*. Стрілками і буквами позначено субодиноці, кодовані відповідними алелями локусу *Glu-V1*; 7 і 9 – субодиноці, кодовані генами локусу *Glu-B1* сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1). Дужками обмежено спектри зернівок з одного колоса. А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса

Хромосома 6V несе локус *Gli-V2*, який кодує білки, подібні до α -гліадинів пшениці. Крім того, на відміну від пшениці, на хромосомі 4V локалізовано локус *Gli-V3*, який також кодує білки, подібні до α -гліадинів [10]. У низці робіт показано позитивний вплив присутності певних локусів запасних білків від *D. villosum*,

в першу чергу *Glu-V1*, на хлібопекарську якість транслокаційних ліній пшениці [11–14].

Аналіз частот маркерних локусів природніх популяцій дозволяє проводити моніторинг стану цих популяцій та розробити стратегії для збереження різноманіття виду в природніх умовах та для закладки колекцій. Дослідженням популяцій *D. villosum*, зокрема їх різноманітності за локусами запасних білків займалися італійські та американські вчені [3, 15, 16]. Докладно дослідженими за локусами запасних білків є популяції Італії та, меншою мірою, бувшої Югославії. Zhong і Qualset [15] вивчили різноманітність високомолекулярних субодиноць глютенінів у популяціях *D. villosum*, зібраних в Італії (12 популяцій) та Югославії (2 популяції). В Україні *D. villosum* зустрічається в Криму, заносні популяції також описані біля Одеси та Львова [3, 17]. Різноманітність кримських природніх популяцій *D. villosum* досі не вивчено. Метою даної роботи було дослідження різноманітності запасних білків *D. villosum* у двох популяціях Криму.

Матеріали і методи. Матеріалом дослідження слугували вибірки з популяцій *D. villosum* Криму. Зразки (колоси) було зібрано в 2012 р. 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 зернівки з популяції Берегового і 50 з популяції Херсонеса. Для порівняння різних електрофореграм на кожену пластину наносили білки сорту пшениці м'якої *Triticum aestivum* L. Безоста 1.

Електрофорез загального білку зернівок у присутності додецилсульфату натрію (SDS) проводили за модифікованою методикою Laemmli [18]. Алелі локусу високомолекулярних (BM) субодиноць глютенінів *Glu-V1* позначали як описали Zhong і Qualset [15], де рухомість компонента, кодованого алелем *Glu-V1a*, близька до рухомості субодиноці 7, кодованої локусом *Glu-B1* м'якої пшениці [19]. При записі генотипів зернівок враховували дозу гена (відносну інтенсивність білкових компонентів на електрофоретичних спектрах). Для ідентифікації алелів гліадинів аналізували ω -гліадини на SDS-електрофореграмах.

На основі чисельностей генотипів зернівок за маркерними локусами з врахуванням дози гена підраховували число гамет з певним генотипом. Оцінювали число алелів за локусом у популяції та частоти алелів (число гамет з певним алелем до загальної кількості гамет). Для аналізу відмінностей за частотами алелів між популяціями використовували критерій χ^2 або точний критерій Фішера. Очікувану гетерозиготність (генну різноманітність) за локусом розраховували за формулою $H = 1 - \sum p_i^2$ [20].

Результати досліджень та їх обговорення. ВМ 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. 1).

Електрофоретичні спектри ВМ субодиниць глютенінів *D. villosum* містять один або два компоненти, або не мають жодного компонента. Оскільки *D. villosum* є перехреснозапильним видом, серед зернівок зустрічаються як гомозиготи, так і гетерозиготи за локусом *Glu-V1*. Спостерігався поліморфізм серед досліджених зернівок за електрофоретичною рухомістю ВМ субодиниць глютенінів. Рухомість ВМ субодиниць глютенінів *D. villosum* була більшою за рухомість субодиниць 7, кодованої локусом *Glu-B1* сорту м'якої пшениці Безоста 1. Подібні рухомості даних білків були виявлені в роботі [15] при дослідженні зразків *D. villosum* з італійських та югославських популяцій.

Серед загальної вибірки проаналізованих зернівок з двох популяцій (104 зернівки) було виявлено вісім різних алелів локусу *Glu-V1*, з яких один є нуль алелем (алель *k*). На рис. 2 відмічено субодиниці, кодовані різними алелями локусу *Glu-V1*, а їхні схеми наведено на рис. 3. У досліджених кримських популяціях присутні 8 із 14 описаних в літературі алелів локусу *Glu-V1*.

Також досліджували різноманітність спектрів ω -гліадинів *D. villosum*, одержаних за допомогою SDS-електрофорезу. Зону електрофоретичного спектру, в якій знаходяться ω -гліадини, наведено на рис. 1. У даній зоні спектру серед досліджених зернівок *D. villosum* спостерігались 1–2 інтенсивні компоненти. Бу-

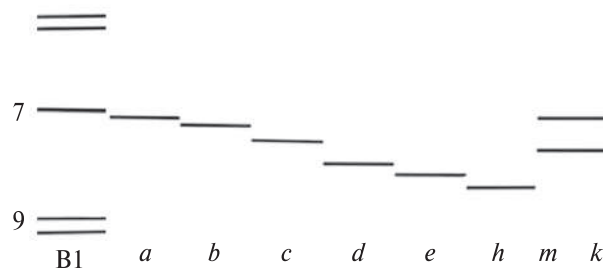


Рис. 3. Схема високомолекулярних субодиниць глютенінів *D. villosum*, кодованих різними алелями локусу *Glu-V1*, та сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1); 7 і 9 – субодиниці, кодовані генами локусу *Glu-B1* сорту Безоста 1 (B1)

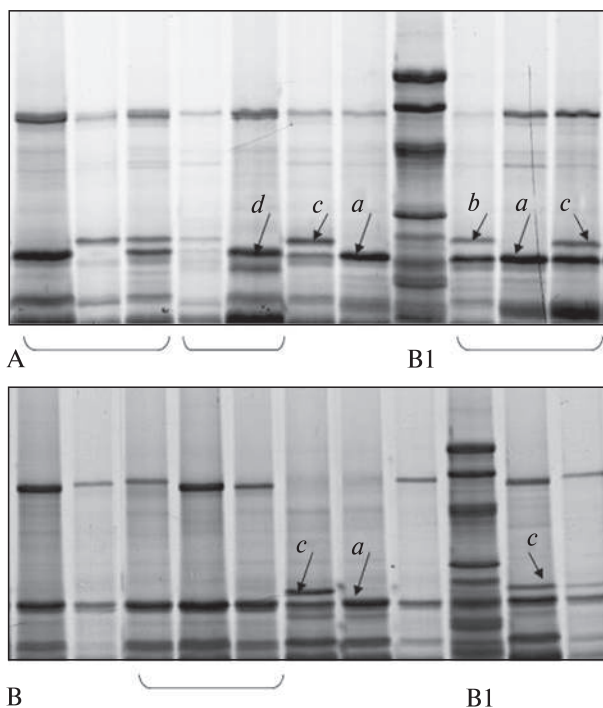


Рис. 4. Фрагменти SDS-електрофореграм запасних білків окремих зернівок *D. villosum* та сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1). Стрілками і буквами *a–d* позначено ω -гліадини, кодовані відповідними алелями локусу *Glu-V1*. А – популяція Берегового, В – популяція Херсонеса

ло ідентифіковано чотири алелі, що кодують ω -гліадини, з використанням SDS-електрофорезу, які було позначено *a–d*. Компоненти, кодовані даними алелями локусу *Glu-V1*, наведено на рис. 4, а їхня схема – на рис. 5.

Подібний підхід до дослідження різноманітності ω -гліадинів із використанням SDS-елек-

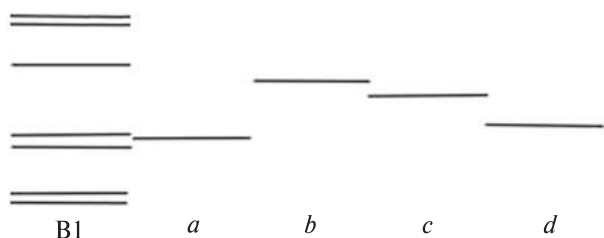


Рис. 5. Схема ω-гліадинів *D. villosum*, кодованих різними алелями локусу *Gli-V1*, та сорту *T. aestivum* Безоста 1 (B1) при розділенні SDS-електрофорезом

трофорезу застосовувався раніше для аналізу сортів і ліній гексаплоїдної та тетраплоїдної пшениці [21–23] та тритикале [24].

Отже, нами було підібрано маркерні зони електрофоретичних спектрів запасних білків, які дозволяють описувати різноманіття популяцій *D. villosum*: високомолекулярні субодиниці глютенінів та ω-гліадини на SDS-електрофореграмах. Використовуючи вищенаведені

Частоти алелів за локусами запасних білків у вибірках з природніх популяцій *D. villosum* Криму серед 2N гамет (N – кількість проаналізованих зернівок)

Локус, алелі	Берегове (N = 54)	Херсонес (N = 50)	Істотність відмінностей частот	Загальна вибірка (N = 104)
<i>Glu-V1</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>t</i>	0,000	0,010		0,005
<i>Gli-V1</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.

позначення алелів маркерних локусів, записували генотипи проаналізованих зернівок та підраховували кількості гамет з певними алелями. Частоти алелів за досліджуваними маркерними локусами у вибірках з двох популяцій та в загальній вибірці наведено в таблиці.

У загальній вибірці за локусом *Glu-V1* з найбільшими частотами зустрічаються алелі *k*, *b*, *c*. За ω-гліадинами, кодованими локусом *Gli-V1*, переважає алель *a* (59 %).

У вибірці з Берегового за локусом *Glu-V1* ідентифіковано сім алелів, найбільш часто зустрічаються алелі *k*, *b*. У вибірці із Херсонеса виявлено п'ять алелів цього локусу і переважаючими є алелі *k*, *a*, *c*. Обидві популяції мають високу частоту алеля *k* (нуль-алеля). Слід відмітити, що частота алеля *k* значно перевищує його частоту зустрічання в італійських та югославських популяціях [15]. Досліджені кримські популяції статистично істотно відрізняються між собою за частотами алелів *a*, *b*, *c* локусу *Glu-V1* (таблиця). Генне різноманіття за локусом *Glu-V1* виявилось достатньо високим: 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 югославських популяціях, де *H* варіювала від 0,700 до 0,857.

В обох популяціях виявлено по чотири варіанти ω-гліадинів, кодованих локусом *Gli-V1*. У популяції Берегового з приблизно однаковими частотами зустрічаються три алелі: *a*, *b*, *c*, тоді як у популяції Херсонеса переважає один алель, *a* (85 %). Популяції істотно (P < 0,001) відрізняються за частотами цих алелів (таблиця), зокрема, популяція Берегового відрізняється від популяції Херсонеса підвищеною частотою алелів *b*, *c*, що кодують ω-гліадини з більшою молекулярною масою, ніж у гліадина, кодованого алелем *a*. Очікувана гетерозиготність у популяції Берегового (0,721) за цим локусом була вищою, ніж у популяції Херсонеса (0,267).

Отже, популяції *D. villosum* Берегового і Херсонеса статистично 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* слід врахову-

вати при міжвидовій гібридизації із пшеницею при створенні матеріалу для покращення якості зерна. Очевидно, що внесення нуль-алеля за локусом *Glu-VI* в геном пшениці не буде сприяти підвищенню хлібопекарської якості зерна.

Висновки. У вибірках з двох кримських популяцій *D. villosum* (Берегове Бахчисарайського району та заповідника «Херсонес Таврійський» (м. Севастополь)) з використанням SDS-електрофорезу ідентифіковано вісім алелів локусу *Glu-VI* та чотири алелі гена, що кодує ω -гліадини, локусу *Gli-VI*. Останню маркерну систему запропоновано нами вперше для *D. villosum*. Досліджені кримські популяції статистично істотно відрізняються між собою за частотами алелів *a*, *b*, *c* локусу *Glu-VI* та характеризуються високою частотою нуль-алеля за цим локусом. Істотні відмінності між популяціями спостерігаються за варіантами ω -гліадину на SDS-електрофореграмах, контрольованими локусом *Gli-VI*, а саме за частотами алелів *a*, *b*, *c*, причому генна різноманітність за цим маркером є більшою в популяції Берегового, ніж в популяції Херсонеса. ω -Гліадини на SDS-електрофореграмах є зручною маркерною системою для аналізу популяцій *D. villosum*, яку можливо застосовувати одночасно з аналізом ВМ субодиниць глютенінів.

Дотримання етичних стандартів. Дана стаття не містить будь-яких досліджень з використанням тваринних об'єктів.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Це дослідження не отримувало будь-якого конкретного гранту від фінансових установ в державному, комерційному або некомерційному секторах.

VARIATION OF STORAGE PROTEINS IN CRIMEAN POPULATIONS OF *DASYPHYRUM VILLOSUM*

N. Kozub, O. Sozinova, Ya. Blume

Institute of Plant Protection of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, 03022, 33 Vasylkivska St., Kyiv
SI «Institute of Food Biotechnology and Genomics of NAS of Ukraine», 04123, 2a Osypovskogo St., Kyiv
E-mail: natalkozub@gmail.com

The objective of the investigation was to study variation of storage proteins in two Crimean populations of *Dasyphyrum villosum* from Beregove of the Bakhchisarai region and from the Tauric Chersonese National Reserve (Sevastopol). Sodium dodecyl sulfate (SDS) polyacrylamide gel electrophoresis of seed storage proteins was performed to analyze diversity of high-molecular-weight glutenin subunits encoded by the *Glu-VI* locus, as well as ω -gliadin variants on SDS-electrophoregrams encoded by *Gli-VI*. In the two Crimean populations of *D. villosum*, eight alleles at the *Glu-VI* locus and four *Gli-VI* alleles encoding ω -gliadin were identified. The Crimean populations of *D. villosum* differed significantly in the frequencies of the alleles *a*, *b*, and *c* at the *Glu-VI* locus and both had a high frequency of the null-allele (*k*). The populations showed significant differences in frequencies of ω -gliadin variants on SDS-electrophoregrams encoded by *Gli-VI*, and gene diversity with respect to this marker was higher in the population of Beregove than that in the Chersonese population. ω -Gliadins on SDS-electrophoregrams are a convenient marker system for analysis of *D. villosum* populations, which can be employed simultaneously with analysis of high-molecular-weight glutenin subunits.

РАЗНООБРАЗИЕ ЗАПАСНЫХ БЕЛКОВ У КРЫМСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *DASYPHYRUM VILLOSUM*

Н.А. Козуб, О.И. Созинова, Я.Б. Блум

Проанализировано разнообразие по электрофоретическим спектрам запасных белков выборки из двух крымских популяций *Dasyphyrum villosum* (Береговое Бахчисарайского района и заповедник «Херсонес Таврический» (г. Севастополь)). Проводили электрофорез общего белка зерновок в полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия (SDS) и анализировали разнообразие высокомолекулярных субъединиц глютеинов, кодируемых локусом *Glu-VI*, а также вариантов ω -глиядина на SDS-электрофореграмах, контролируемых *Gli-VI*. Идентифицированы восемь аллелей локуса *Glu-VI* и четыре аллеля, кодирующих ω -глиядины, локуса *Gli-VI*. Исследованные крымские популяции *D. villosum* статистически значимо отличаются между собой по частотам аллелей *a*, *b*, *c* локуса *Glu-VI* и характеризуются высокой частотой нуль-аллеля (*k*) по этому локусу. Значимые отличия между популяциями наблюдаются по вариантам ω -глиядина на SDS-электрофореграмах, контролируемых локусом *Gli-VI*, причем генное разнообразие по этому маркеру выше в популяции Берегового, чем в популяции Херсонеса. ω -Глиядины на SDS-электрофореграмах являются удобной маркерной системой для анализа популяций *D. villosum*, которую мож-

но использовать одновременно с анализом высокомолекулярных субъединиц глютеинов.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Hajjar, R., Hodgkin, T., The use of wild relatives in crop improvement: A survey of development over last 20 years, *Euphytica*, 2007, vol. 156, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>.
2. Gill, B.S., Friebe, B.R., White, F.F., Alien introgressions represent a rich source of genes for improvement, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2011, vol. 108, no. 19, pp. 7657–8. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1104845108>.
3. De Pace, C., Vaccino, P., Cionini, P.G., Pasquini, M., Bizzarri, M., and Qualset, C.O., *Dasyphyrum*. In: Kole C., editor. *Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Cereals*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2011, pp. 185–292. doi: 10.1007/978-3-642-14228-4.
4. Shewry, P.R., Halford, N.G., Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization, *J. Exp. Botany*, 2002, vol. 53, no. 370, pp. 947–58. doi: 10.1093/jexbot/53.370.947.
5. Chen, P.D., Qi, L.L., Zhou, B., Zhang, S.Z., and Liu, D.J., Development and molecular cytogenetic analysis of wheat-*Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew, *Theor. Appl. Genet.*, 1995, vol. 91, pp. 1125–8. <https://doi.org/10.1007/BF00223930>.
6. 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., *Pm21* from *Haynaldia villosa* encodes a CC-NBS-LRR protein conferring powdery mildew resistance in wheat, *Molecular Plant*, 2018, vol. 11, no. 6, pp. 874–8. doi: 10.1016/j.molp.2018.02.013.
7. Yildirim, A., Jones, S.S., Murray, T.D., and Line, R.F., Evaluation of *Dasyphyrum villosum* populations for resistance to cereal eyespot and stripe rust pathogens, *Plant Dis.*, 2000, vol. 84, pp. 40–4. doi: 10.1094/PDIS.2000.84.1.40.
8. Murray, T.D., De La Pena, R.C., Yildirim, A., and Jones, S.S., A new source of resistance to *Pseudocercospora herpotrichoides*, cause of eyespot disease of wheat, located on chromosome 4V of *Dasyphyrum villosum*, *Plant Breed.*, 1994, vol. 113, pp. 281–6. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1994.tb00737.x>.
9. Shewry, P.R., Parmar, S., and Pappin, D.J.C., Characterization and genetic control of the prolamins of *Haynaldia villosa*: relationship to cultivated species of the *Triticeae* (rye, wheat, and barley), *Biochem Genet.*, 1987, vol. 25, pp. 309–25. doi: 10.1007/bf00499323.
10. Blanco, A., Resta, P., Simeone, R., Parmar, S., Shewry, P.R., Sabelli, P., and Lafiandra, D., Chromosomal location of seed storage protein genes in the genome of *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy, *Theor. Appl. Genet.*, 1991, vol. 82, pp. 358–62. <https://doi.org/10.1007/BF02190623>.
11. De Pace, C., Snidaro, D., Ciaffi, M., Vittori, D., Ciofo, A., Cenci, A., Tanzarella, O.A., Qualset, C.O., and Scarascia Mugnozza, G.T., Introgression of *Dasyphyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality, *Euphytica*, 2001, vol. 117, pp. 67–75. <https://doi.org/10.1023/A:1004095705460>.
12. Vaccino, P., Banfi, R., Corbellini, M., and De Pace, C., Improving the wheat genetic diversity for end-use grain quality by introgression of chromatin from the wheat wild relative *Dasyphyrum villosum*, *Crop Sci.*, 2010, vol. 50, pp. 528–40. doi: 10.2135/cropsci2009.04.0179.
13. Zhao, W., Qi, L., Gao, X., Zhang, G., Dong, J., Chen, Q., Friebe, B., and Gill, B.S., Development and characterization of two new *Triticum aestivum*-*Dasyphyrum villosum* Robertsonian translocation lines T1DS 1V#3L and their effect on grain quality, *Euphytica*, 2010, vol. 175, pp. 343–50. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0177-0>.
14. Ruiqi, Z., Mingyri, Z., Xiue, W., and Peidu, C., Introduction of chromosome segment carrying the seed storage protein genes from chromosome IV of *Dasyphyrum villosum* showed positive effect on bread-making quality of common wheat, *Theor. Appl. Genet.*, 2014, vol. 127, pp. 523–33. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2244-0>.
15. Zhong, G.Y., Qualset, C.O., Allelic diversity of high molecular-weight glutenin protein subunits in natural populations of *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy, *Theor. Appl. Genet.*, 1993, vol. 86, pp. 851–8. doi: 10.1007/BF00212612.
16. Zhong, G.Y., Qualset, C.O., Quantitative genetic diversity and conservation strategies for an allogamous annual species, *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy (*Poaceae*), *Theor. Appl. Genet.*, 1995, vol. 91, pp. 1064–73. <https://doi.org/10.1007/BF00223920>.
17. Tsvelev, N.N., *Grasses of the USSR*, Leningrad: Nauka, 1997, 788 p. (in Russian).
18. Laemmli, U.K., Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4, *Nature*, 1970, vol. 227, no. 5259, pp. 680–5. doi: 10.1038/227680a0.
19. Payne, P., Lawrence, G., 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 Res. Commun.*, 1983, vol. 11, no. 1, pp. 29–34.
20. Nei, M., Analysis of gene diversity in subdivided

- populations, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 1973, vol. 70, pp. 3321–3. doi: 10.1073/pnas.70.12.3321.
21. Kozub, N.A., Sozinov, I.A., Kopus', M.M., Kolyeba, O.P., and Koleyeba, O.Yu., Identification of gliadin blocks on SDS-electrophoregrams using near-isogenic lines for gliadin loci, *Tsitologiya i Genetika.*, 1994, vol. 28, no. 2, pp. 25–30.
22. Ribeiro, M., Carvalho, C., Carnide, V., Guedes-Pinto, H., and Igrejas, G., Towards allelic diversity in the storage proteins of old and currently growing and hexaploid wheats in Portugal, *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2011, vol. 58, pp. 1051–73. doi: 10.1007/s10722-010-9642-9.
23. Nieto-Taladriz, M., Branlard, G., and Dardevet, M., Polymorphism of omega-gliadins in wheat as revealed by the two-step APAGE/SDS-PAGE technique, *Theor. Appl. Genet.*, 1994, vol. 87, pp. 1001–5. doi: 10.1007/BF00225795.
24. Igrejas, G., Guedes-Pinto, H., Carnide, V., and Branlard, G., Seed storage protein diversity in triticale varieties grown in Portugal, *Plant Breed.*, 1999, vol. 118, pp. 303–6. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.1999.00379.x>.

Надійшла в редакцію 24.05.19
Після доопрацювання 04.07.19
Прийнята до друку 18.03.20