

КЛАСТЕРИЗАЦІЯ СОРТІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ НА ОСНОВІ ФУНКЦІОНАЛЬНИХ МАРКЕРІВ ВІДОБРАЖАЄ ДИФЕРЕНЦІАЦІЮ ЗА КІЛЬКІСНИМИ ОЗНАКАМИ У ГРУПІ ПОЛТАВСЬКИХ СОРТІВ

Н.О. КОЗУБ^{1,2}, І.О. СОЗІНОВ¹, О.В. ГУСЕНКОВА³,
В.М. ТИЩЕНКО³, О.І. СОЗІНОВА^{1,2}, І.І. КУЧЕРЯВИЙ¹,
А.В. КАРЕЛОВ², О.Л. ФІЛЕНКО², О.І. БОРЗИХ¹, Я.Б. БЛЮМ²

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

² ДУ «Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН України», вул. Байди-Вишневецького, 2а, Київ, 04123, Україна

³ Полтавський державний аграрний університет МОН України, вул. Сковороди 1/3, Полтава, 36003, Україна

E-mail: natalkozub@gmail.com

Серед величезного набору поліморфізмів у геномі пшениці особливе значення мають саме ті, що маркерують локуси, які знаходяться під дією добору. Такими локусами є локуси запасних білків, що прямо визначають рівень хлібопекарської якості, та гени стійкості проти збудників хвороб. У даній роботі проаналізовано різноманітність функціональних маркерів (сім локусів запасних білків та три гени стійкості до хвороб) у групі східноєвропейських генотипів пшениці м'якої озимої (сортів і ліній полтавської селекції). За допомогою методу UPGMA або NJ сорти та лінії розділились на два кластери, що відрізняються за балом якості *Glu-1 score*. Сорти та лінії кластера 1 з нижчим середнім балом якості переважно мали поєднання алелів *Glu-B1c*, *Glu-D1a*, *Gli-B1e* та алель стійкості гена *Lr34*, а сорти і лінії кластера 2 з вищим балом – *Glu-B1u*, *Glu-D1d*, *Gli-B1b*. Для вибірки полтавських сортів виявлено високу кореляцію *Glu-1 score* з величиною седиментації (0,84). Вибірка сортів з кластеру 1, у середньому для двох років, характеризувалась більшим вмістом білка в зерні та деякими ознаками колоса порівняно із середнім значенням ознак вибірки з кластеру 2. Виявлено істотні асоціації алелів *Lr34* та деяких локусів запасних білків, зокрема асоціацію алеля стійкості *Lr34R* та алеля *Glu-D1a*, у групах сортів та ліній, що може відображати адаптивне значення такого поєднання для місцевих ґрунтово-кліматичних умов.

Ключові слова: пшениця м'яка озима, запасні білки, гліадини, високомолекулярні субодиниці глютенінів,

гени стійкості до хвороб, *Lr34*, *Tsn1*, хлібопекарна якість, ознаки продуктивності, асоціації алелів.

Вступ. На даний час для аналізу різноманітності пшениці та дослідження історії селекції використовується цілий набір підходів, що дозволяють реєструвати різноманітність на рівні всього геному: від RAPD і наборів багатьох мікросателітних локусів до DArT (Diversity Arrays Technology), SNP (Single Nucleotide Polymorphism) панелей, повногеномного секвенування (Kuřka Hložáková et al, 2014; Rufo et al, 2019; Leišová-Svobodová et al, 2020; Filip et al; 2020; Sansaloni et al, 2020; Walkowiak et al, 2020).

Серед величезного набору поліморфізмів, одержаних такими методами, важливе значення мають саме ті, що дозволяють диференціювати групи сортів за місцем і періодом створення та маркерують локуси, що знаходяться під дією добору. Наприклад, при аналізі різноманітності канадських ярих сортів пшениці, створених між 1905 і 2018 роками у різних селекційних установах, за допомогою 90K SNP серед 28798 маркерів виявлено SNP під дією добору, що зчеплені з 19 відомими генами (Semagn et al, 2021). Серед них – 6 локусів запасних білків на хромосомах 1A, 1B, 1D, ген стійкості до борошнистої роси *Pm3b*, тісно зчеплений з *Gli-A1/Glu-A3* (Gao et al, 2007), ген стійкості до жовтої іржі *Yr10*, ген нечут-

ливості до ToxA збудника жовтої плямистості (*Tsn1*). Крім того виявилось, що деякі фланкуючі SNP маркери не завжди відображають різноманітність за функціональними локусами, як у випадку з *Glu-B1* у групах твердозерних озимих та ярих канадських сортів (Hargreaves et al, 2021).

Гени запасних білків, глютенінів та гліадинів, було також ідентифіковано як такі, що знаходяться поряд з сигналами поліпшення, виявлених при секвенуванні екзому майже 500 генотипів пшениці різного походження (Pont et al, 2019).

Історично локуси запасних білків були серед перших маркерів, що використовувались для дослідження різноманітності пшениці, геногеографії та історії селекції пшениці (Sozinov et al, 1999) завдяки їх високому поліморфізму. У пшениці м'якої мажорні локуси *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* знаходяться на дистальних ділянках коротких пліч хромосом 1A, 1B, 1D, відповідно, і містять кластери генів, що кодують омега-гліадини (бідні на сірку проламіни), гамма- та дельта-гліадини (багаті на сірку проламіни) (Payne, 1987; Shewry, 2019). З цими локусами тісно зчеплені локуси, що містять кластери генів низькомолекулярних субодиниць глютенінів. На хромосомах 1A і 1B на відстані біля 20 сМ проксимально від *Gli-A1* та *Gli-B1* знаходяться мінорні локуси *Gli-A3* (Sobko, 1984) і *Gli-B3* (*Glu-B2*) (Jackson et al, 1985). З *Gli-A1* тісно зчеплені мінорні локуси *Gli-A5* та *Gli-A6* (Metakovsky et al, 1996), а з *Gli-B1* – *Gli-B5* (Pogna et al, 1993), різноманітність за якими враховується при ідентифікації алелів локусів *Gli-A1* і *Gli-B1* (Metakovsky et al, 2018). На коротких плечах хромосом шостої гомеологічної групи розміщені локуси *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2*, що містять кластери генів альфа-гліадинів (багаті на сірку проламіни). На довгих плечах хромосом першої гомеологічної групи знаходяться гени високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* (Payne, 1987; Shewry, 2019). Саме локуси високомолекулярних субодиниць глютенінів роблять основний внесок у визначення хлібопекарної якості борошна (Payne, 1987; Wrigley et al, 2009; Branlard et al, 2020). Узагальнення багатьох досліджень показало, що групи сортів, створених у різних країнах або навіть селекційних центрах, мають

специфічний набір алелів локусів запасних білків, що може бути результатом добору в певних ґрунтово-кліматичних умовах (Sozinov et al, 1999; Metakovsky et al, 2018, 2019; Kozub et al, 2017, 2020). Крім запасних білків до важливих функціональних маркерів традиційно відносять гени фотоперіодизму, висоти рослини, а також гени стійкості проти збудників хвороб (Semagn et al, 2021). Серед останньої групи генів особливе значення мають гени, що забезпечують тривалу помірну стійкість, причому часто до низки патогенів. Таким важливим геном є ген дорослої стійкості *Lr34* (*Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1*) на хромосомі 7D, що не втрачає свого значення впродовж понад 100 років (Krattinger et al, 2009). Для його ідентифікації розроблено зручні молекулярні маркери (Lagudah et al, 2009; Dakouri et al, 2010).

У даній роботі на основі аналізу алелів функціональних маркерів (група локусів запасних білків та генів стійкості до хвороб) досліджено диференціацію східноєвропейської групи сортів і ліній пшениці м'якої озимої (полтавської селекції) та формування невідповідних асоціацій алелів, пов'язаних з різним проявом кількісних ознак.

Матеріали і методи. Досліджували сорти пшениці м'якої озимої селекції Полтавського державного аграрного університету (ПДАУ, ра-ніше – Полтавська державна аграрна академія), а також селекційні лінії, створені в цій установі (табл. 1).

Аналізували алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, гліадинів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A3* та маркерів генів стійкості проти збудників хвороб *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1*, *Tsn1*, *TDF_076_2D*.

Для визначення алелів локусів запасних білків аналізували по 5–10 окремих зернівок кожного зразка. Електрофорез загального білка зерна проводили за методикою Laemmli (1970), а електрофорез гліадинів у кислому середовищі в поліакриламідному гелі (рН 4,2) – за методикою Kozub et al (2009). Алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* ідентифікували за каталогом Payne and Lawrence (1983) з доповненнями (Wrigley et al, 2009), алелі локусів гліадинів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* – на основі каталогу Metakovsky (1991) з доповненнями

(Kozub et al, 2009). Комбінацію алелів *Gli-A1x(9)* та *Gli-A6b* було позначено як алель *Gli-A1ag* (Kozub et al, 2020) (рис. S1, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>). Алелі локусу *Gli-D1* ідентифікували без урахування кодованого цим локусом мінорного гамма-гліадина з високою рух-

ливістю, тому алелі *a* і *f* у даному дослідженні не розрізняли і умовно позначили як *f*. Алелі локусу *Gli-A3* позначали згідно з McIntosh (2013). На основі алелів локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів визначали показник якості *Glu-1 quality score (Glu-1 score)*

Таблиця 1. Алелі за маркерними локусами, бал якості *Glu-1 score* та приналежність до кластера на дендрограмі, побудованій методом UPGMA

Назва (сорт/лінія)	<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>	<i>Lr34</i>	TDF _{076-2D}	<i>Tsn1</i>	<i>Glu-1 score</i>	Кластер UPGMA *
Аріївка	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	6	1
Вільшана	<i>b</i>	<i>e+l</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u+c</i>	<i>d+a</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	8	1
Говтва	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	7	1
Диканька	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
Зелений гай	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	9	2
Кармелюк	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	10	2
Левада	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>		<i>R</i>	<i>S</i>	10	2
Лютенька	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>			<i>R</i>	7	1
Оржиця	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S+R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
Оржиця нова	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	6	1
Орлик напівкарликовий	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	9	2
Пабатка	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	2
Полтавчанка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	10	2
Радивонівка	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	7	1
Самара-2	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Санжара	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	7	1
Соната полтавська	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
Царичанка	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>j</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
ПС Манжелія	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	5	1
Сагайдак	<i>ag</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>S+R</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	10	2
Сидор Ковпак	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		<i>R</i>	<i>R</i>	9	2
Д-85	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-44	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b+f</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>S+R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	9	2
Д-81	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-52	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	9	2
Д-59	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	7	1
Д-38	<i>b</i>	<i>l</i>	<i>f</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-62	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
Д-65	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	9	2
Д-99	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	5	1
Д-28	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-54	<i>l</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	10	2
Д-32	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-95	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-61	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	7	1
Д-43	<i>o</i>	<i>b</i>	<i>g</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>u</i>	<i>d</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	10	2
Д-91	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>S</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	7	1
Д-23	<i>b</i>	<i>e</i>	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	5	1

Примітка. *на основі алелів локусів запасних білків.

згідно з (Payne et al, 1984; Wrigley et al, 2009) з поправками на присутність транслокації 1BL.1RS.

Для аналізу алелів маркерів генів стійкості проти збудників хвороб ДНК виділяли з суміші 5 зерен за допомогою комерційного набору на основі силіки NeoPrep_100 (Неоген™, Україна). Використані праймери наведено в табл. 2. Для ідентифікації алелів локусу *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1* використовували мультиплексну ПЛР із праймерами, що фланкують маркери *caISBP1* та *caSNP12*, за Dakouri et al (2010). Умови ПЛР були такі: 95 °С 7 хв, потім 32 цикли: денатурація при 94 °С 30 с, відпал при 62 °С 40 с і елонгація при 72 °С 40 с; кінцева елонгація при 72 °С – 7 хв. У випадку алеля стійкості *Lr34R* отримували продукти завдовжки 509 і 234 п.н., у випадку алеля нестійкості *S* – 391 п.н. Для аналізу гена *Tsn1* чутливості до токсину А збудника піренофорозу і септоріозу колоса використовували маркер *fcp623* (Faris et al, 2010) і такі умови ПЛР: 95 °С 7 хв, потім 30 циклів: денатурація при 94 °С 30 с, відпал при 60 °С 30 с і елонгація при 72 °С 40 с; кінцева елонгація при 72 °С – 7 хв. У випадку алеля, асоційованого з чутливістю до токсину А (алель *S*), отримували фрагмент завдовжки 379 п.н., у випадку алеля нечутливості – не отримували фрагментів (алель *R*). Для ідентифікації алелів гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до збудників фузаріозу колоса був використаний молекулярний маркер *INDEL1* (Diethelm et al,

2014). Режим ПЛР: початкова денатурація 12 хв при 95 °С, 30 циклів (денатурація 30 с при 94 °С, відпал у циклі 30 с при 60 °С, елонгація 30 с при 72 °С), кінцева елонгація 7 хв при 72 °С. У результаті ПЛР отримували амплікони завдовжки 212 та 221 п.н. у випадку чутливого алельного стану (*S*), а також поліморфізму дослідженого матеріалу, наявність лише одного фрагмента завдовжки 212 п.н. відповідає алелю стійкості до фузаріозу колоса (алель *R*). Для ПЛР використовували суміш реагентів для ампліфікації ДНК PCR MIX 2x HOT (Неоген™, Україна). Продукти ПЛР розділяли в 2%-ному агарозному гелі з додаванням бромистого етидію.

Частоти алелів у групах сортів 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 групами зразків використовували критерій χ^2 або точний критерій Фішера. Асоціації між алелями генів стійкості, а також локусами запасних білків оцінювали за допомогою коефіцієнта ϕ (Clark-Carter, 1997), для цього дані про генотипи записували з використанням бінарної системи 0, 1. Бінарні дані використовували для побудови дендрограм розподілу сортів методом об'єднання найближчих сусідів (NJ) з 1000 бутстрепів та незважених парних середніх (UPGMA) за допомогою програми DARwin6 (Perrier and Jacquemoud-Collet, 2006). Розпо-

Таблиця 2. Маркери і праймери, використані для проведення ПЛР

Ген	Маркер	Праймер	Нуклеотидна послідовність праймера	Маркерний амплікон (алель, п.н.)	Посилання
<i>Lr34*</i>	<i>caISBP1</i>	<i>caISBP1F1</i>	5'CATATCGAGCTTGCCAAACG3'	R (234+509) S (391)	Dakouri et al, 2010
		<i>caISBP1F2</i>	5'TCAGCCACACAATGTTCCAT3'		
	<i>caSNP12</i>	<i>caISBP1R</i> <i>caSNP12F</i> <i>caSNP12R</i>	5'CGTGAGCACAGAGAAAACCA3' 5'TCCCCAGTTTAACCATCCTG3' 5'CATTTCAGTCACCTCGCAGC3'		
<i>Tsn1</i>	<i>fcp623</i>	<i>Xfcp623-F</i> <i>Xfcp623-R</i>	5'CTATTCGTAATCGTGCCTTCCG3' 5'CCTTCTCTCTCACCGCTATCTCATC3'	S (379)	Faris et al, 2010
<i>TDF_076_2D</i>	<i>INDEL1</i>	<i>INDEL1-F</i> <i>INDEL1-R</i>	5'TCATGCAGTGTTGCTTGATCT3' 5'CCATTCACCTTGAGCAACTTCC3'	R (212) S (212+221)	Diethelm et al, 2014

Примітка. **Lr34/Yr18/Pm38/Sr57Bdv1*.

діл груп сортів різного походження аналізували за евклідовими відстанями на основі частот алелів досліджуваних локусів у групах сортів також за допомогою DARwin6 (Perrier and Jaccotoud-Collet, 2006). Для порівняння використовували раніше одержані дані для груп сортів української селекції (Kozub et al, 2017, 2020): Селекційно-генетичного інституту (СГІ) (Одеса), Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла Національної академії аграрних наук України (НААН) (МІП), Національного наукового центру «Інститут землеробства» НААН (ІЗ), створених до 1996 р. (1), у 1996–2010 рр. (2) та після 2010 р. (3).

Для вибірки сортів (Аріївка, Диканька, Зелений гай, Кармелюк, Лютенька, Оржиця, Полтавчанка, Сагайдак, Царичанка) урожаю 2018–2019 рр. було визначено показники якості зерна: деформація клейковини, склоподібність (%), число падіння, величина седиментації (мл). Для 16 сортів (Аріївка, Вільшана, Говтва, Диканька, Зелений гай, Кармелюк, Левада, Лютенька, Оржиця нова, Полтавчанка, Радивонівка, Сагайдак, Самара-2, Санжара, Соната полтавська, Царичанка) урожаю 2018 і 2019 р. визначено урожайність (ц/га), вміст білку в зерні (%), вміст клейковини (%), ознаки колоса (кількість зерен в колосі, маса зерна з колоса, маса колоса, кількість колосків у колосі, маса тисячі зерен). Сорти вирощували ділянками площею 10 м² у 4-х повтореннях. Ознаки продуктивності колоса визначали для 30 головних колосів з ділянки. Істотність різниці між середніми оцінювали за t-критерієм Стьюдента. Для оцінки кореляції між кількісними ознаками використовували коефіцієнт кореляції Пірсона, для аналізу кореляції між належністю генотипів до кластерів – коефіцієнт рангової кореляції Спірмена.

Результати. Частоти алелів у групі полтавських сортів та кластеризація відносно інших груп сортів. Гліадинові спектри деяких сортів показано на рис. S1. Алелі за сімома локусами запасних білків та трьома маркерами генів стійкості проти збудників хвороб досліджуваних сортів і ліній наведено в табл. 1. Ідентифіковано по чотири алелі локусів *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, три для *Glu-A1*, по два для *Gli-A3*, *Glu-B1*, *Glu-D1* (табл. 3). Сорт Сагайдак має рідкісний алель *Gli-A1ag* (рис. S1B), який раніше було іден-

тифіковано у сортів селекції МІП Господиня миронівська та Естет (Kozub et al, 2020). Цей алель, очевидно, має рекомбінантне походження, носії його відрізняються від носіїв поширеного серед сортів МІП алеля *Gli-A1x(9)* присутністю омега-гліадинового компонента, кодованого алелем *b* тісно зчепленого мінорного локусу *Gli-A6* (як у алеля *f* відомого сорту

Таблиця 3. Частоти алелів маркерних локусів у групах полтавських сортів і ліній

Локус, алель	Сорти	Лінії	Загальна вибірка
<i>Gli-A1</i>			
<i>b</i>	0,857	0,765	0,816
<i>l</i>	0,048	0,118	0,079
<i>o</i>	0,048	0,118	0,079
<i>ag</i>	0,048	0,000	0,026
<i>Gli-B1</i>			
<i>b</i>	0,476	0,353	0,421
<i>d</i>	0,048	0,000	0,026
<i>e</i>	0,310	0,588	0,434
<i>l</i>	0,167	0,059	0,118
<i>Gli-D1</i>			
<i>b</i>	0,476	0,676	0,566
<i>f</i>	0,048	0,147	0,092
<i>g</i>	0,238	0,176	0,211
<i>j</i>	0,238	0,000	0,132
<i>Gli-A3</i>			
<i>a</i>	0,143	0,235	0,184
<i>b</i>	0,857	0,765	0,816
<i>Glu-A1</i>			
<i>a</i>	0,286	0,235	0,263
<i>b</i>	0,667	0,647	0,658
<i>c</i>	0,048	0,118	0,079
<i>Glu-B1</i>			
<i>u</i>	0,452	0,235	0,355
<i>c</i>	0,548	0,765	0,645
<i>Glu-D1</i>			
<i>a</i>	0,310	0,588	0,434
<i>d</i>	0,690	0,412	0,566
<i>Lr34</i>			
<i>R</i>	0,500	0,853*	0,671
<i>S</i>	0,500	0,147	0,329
<i>TDF_076_2D</i>			
<i>R</i>	0,900	1,000	0,946
<i>S</i>	0,100	0,000	0,054
<i>Tsn1</i>			
<i>R</i>	0,714	0,765	0,737
<i>S</i>	0,286	0,235	0,263

Примітка. * Різниця між частотами в групах сортів і ліній істотна на рівні значущості P < 0,05.

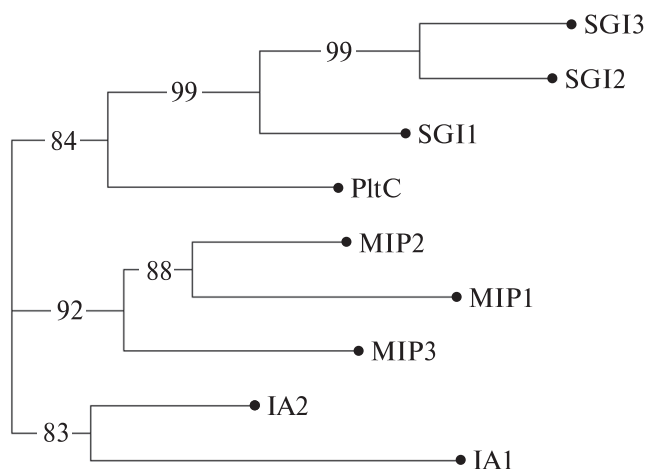


Рис. 1. Дендрограма генетичної подібності між групами українських сортів пшениці м'якої на основі частот алелів локусів запасних білків та маркерів генів стійкості проти збудників хвороб, побудована з використанням методу NJ. PltC – полтавські сорти; SGI – сорти зони Степу (СГІ); MIP – сорти МІП; IA – сорти ІЗ, 1 – створені до 1996 р., 2 – в 1996–2010 рр., 3 – після 2010 р.

Миронівська 808) (рис. S1B). Гетерогенність виявлено у сорту Вільшана за локусами *Gli-B1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, у сортів Оржиця та Сагайдак за *Lr34* та у лінії Д-44 за локусами *Gli-D1* та *Lr34*. Переважними алелями у досліджуваній вибірці є *Gli-A1b*, *Gli-B1b*, *Gli-B1e*, *Gli-D1b*, *Gli-A3b*, *Glu-A1b*, *Glu-B1c*, *Glu-D1a*, *Glu-D1d*, алелі стійкості *R* за *TDF_076_2D* та *Tsn1* (табл. 3). За маркером гена *Lr34* група сортів має однакові частоти алелів *R* та *S*, тоді як у групі ліній переважає алель стійкості, причому серед досліджених локусів лише за *Lr34* виявлено статистично істотні відмінності за частотами алелів між групою сортів і селекційних ліній.

На дендрограмі, побудованій за частотами досліджених маркерних локусів у групі полтавських сортів та у інших попередньо досліджених вибірках українських сортів пшениці м'якої (Kozub et al, 2017, 2020), група полтавських сортів, створених у зоні Східного Лісостепу України, розміщується в одному кластері з групами сортів зони Степу, тоді як групи сортів зони Центрального Лісостепу України формують окремі кластери (рис. 1).

Розподіл полтавських сортів і ліній на основі алелів досліджених функціональних локусів та кореляція з балом якості. Кластерний аналіз на основі алелів запасних білків або їх

у поєднанні з дослідженими маркерами генів стійкості до хвороб за методами UPGMA або NJ розділив полтавські сорти і лінії на два кластери (рис. 2, S2, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>). Кореляція між приналежністю сортів та ліній до кластера 1 або 2 для цих чотирьох дендрограм (табл. S1A, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>) була в межах 0,75–0,95 ($P < 0,05$) (табл. S1B, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>). Кореляція між балом якості *Glu-1 score*, прогнозованим на основі алелів високомолекулярних субодиниць глютенінів з врахуванням присутності транслокації 1BL.1RS (алель *Gli-B1l*), та приналежністю до кластера 1 або 2 складала від 0,77 до 0,87 ($P < 0,05$) і була найвищою при використанні методу UPGMA на основі алелів запасних білків (рис. 2) – 0,87 (табл. S1B). Середнє значення *Glu-1 score* групи сортів і ліній кластера 1 для дендрограми на рис. 2 ($6,7 \pm 0,2$) було істотно ($P < 0,001$) меншим ніж у кластері 2 ($9,5 \pm 0,2$). Сорти кластеру 1 переважно мали поєднання алелів *Glu-B1c*, *Glu-D1a*, *Gli-B1e*, а сорти кластера 2 – *Glu-B1u*, *Glu-D1d*, *Gli-B1b*. Аналіз показників якості вибірки 9 полтавських сортів (Аріївка, Диканька, Зелений гай, Кармелюк, Лютецька, Оржиця, Полтавчанка, Сагайдак, Царичанка) показав високу кореляцію *Glu-1 score* з величиною седиментації (0,84) та числом падіння (0,72) (табл. S2, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>).

Диференціація сортів з різних кластерів за кількісними ознаками. Вибірку 16 сортів, для яких було визначено кількісні ознаки (табл. S3, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>), було поділено на дві групи, відповідно до приналежності до кластера на дендрограмі на рис. 2. До кластеру 1 входили сорти Аріївка, Вільшана, Говтва, Лютецька, Оржиця нова, Радивонівка, Самара-2, до другого – Диканька, Зелений гай, Кармелюк, Левада, Полтавчанка, Соната полтавська, Царичанка, Сагайдак, Санжара. Ці групи істотно відрізняються за *Glu-1 score* (табл. 4). Істотні відмінності між групами спостерігались у 2018 р. за вмістом білка в зерні, вмістом клейковини, масою зерна з колоса, масою колоса, кількістю колосків у колосі та масою 1000 зерен, де вищий рівень прояву ознак мала група з кластера 1 (табл. 4). Також істотними були відмінності між серед-

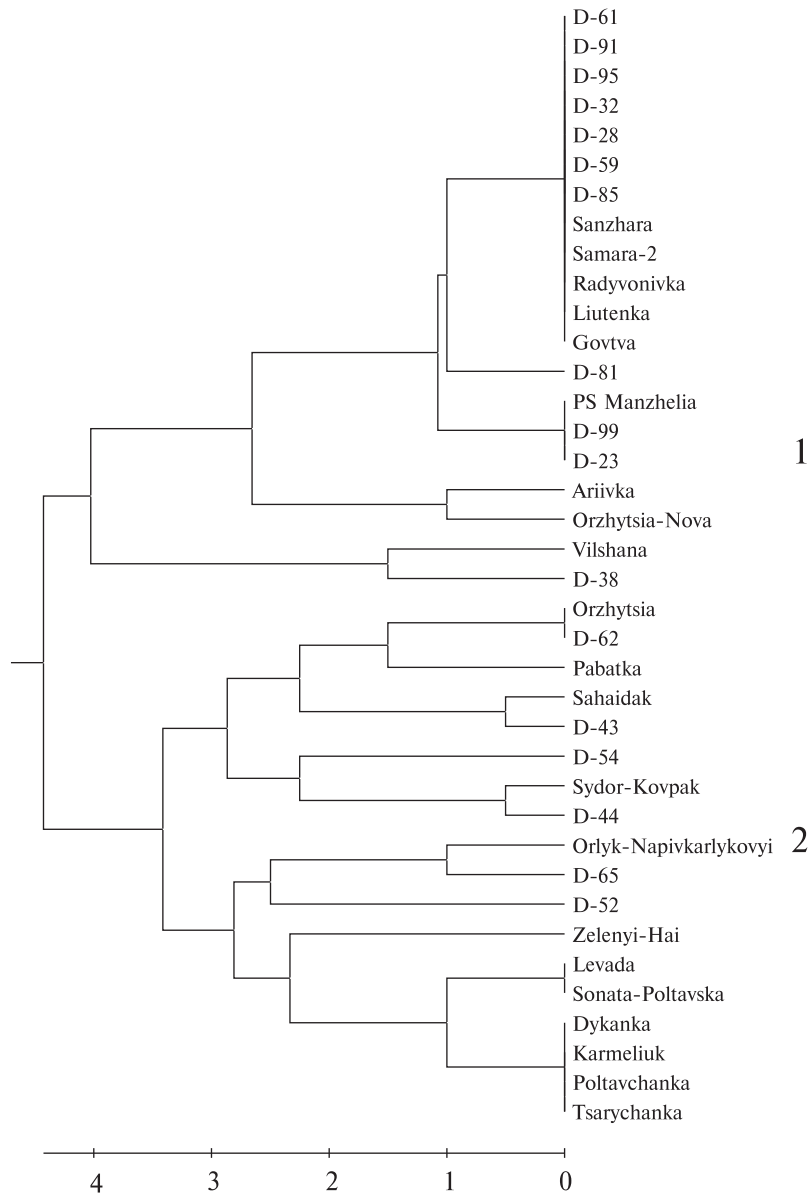


Рис. 2. Дендрограма генетичної подібності між полтавськими сортами і лініями пшениці м'якої на основі алелів локусів запасних білків, побудована методом UPGMA (1, 2 – кластери)

німи значеннями за два роки за вмістом білка в зерні, кількістю колосків у колосі та масою 1000 зерен. У середньому для двох років, спостерігалась негативна кореляція Glu-1 score з ознаками колоса: кількістю зерен з колоса, масою зерна з колоса, масою колоса, кількістю колосків у колосі (табл. S3B).

Асоціації з участю *Lr34*. Більшість сортів кластера 1 мають алель стійкості (*R*) гена *Lr34*, на відміну від сортів кластера 2 (табл. 1). Відповідно, за результатами оцінки 2018

р. група сортів з *Lr34R* (Говтва, Оржиця нова, Радивонівка, Самара-2, Санжара, Диканька) мала істотно вище значення вмісту білка в зерні, вмісту клейковини, маси зерна з колоса, маси колоса, кількості колосків у колосі та маси 1000 зерен ніж група сортів з *Lr34S* (Аріївка, Вільшана, Зелений гай, Кармелюк, Полтавчанка, Соната полтавська, Царичанка) (табл. S4, <https://cytgen.com/articles/5830003s.pdf>). Аналогічно, група з *Lr34R* мала істотно вище значення вмісту білка в зерні, кількості колосків у коло-

сі та маси 1000 зерен у середньому для двох років (табл. S4).

У загальній вибірці полтавських сортів і ліній (табл. 1) виявлено істотні асоціації алелів гена *Lr34* та деяких алелів локусів запасних білків: позитивна асоціація алеля *Lr34S* і *Glu-D1d* ($\phi = +0,48$, $P = 0,006$), негативна асоціація алеля *Lr34R* і *Glu-D1d* ($\phi = -0,43$, $P = 0,020$) та негативна асоціація *Lr34S* і *Gli-D1b* ($\phi = -0,37$, $P = 0,030$).

Обговорення. Для виявлення особливостей формування генотипів пшениці, що є резуль-

татом селекції в певних ґрунтово-кліматичних умовах, було досліджено групу східноєвропейських сортів – сортів, створених у Полтаві впродовж останніх 30 років, а також селекційні лінії, що відображають потенціал наступного етапу селекції. Для дослідження різноманітності вибрано функціональні маркери – локуси запасних білків, що безпосередньо визначають рівень хлібопекарської якості (Payne, 1987; Wrigley et al, 2009; Branlard et al, 2020) та гени стійкості, що забезпечують помірну стійкість до низки патогенів

Таблиця 4. Істотні відмінності за кількісними ознаками (середнє \pm стандартна похибка) між групами полтавських сортів, що належать до різних кластерів

Ознака	Кластер 1	Кластер 2	Істотність відмінностей
Glu-1 score	6,9 \pm 0,2	9,9 \pm 0,1	**
Урожай, ц/га			
2018	43,9 \pm 2,5	43,1 \pm 0,7	
2019	58,0 \pm 4,0	58,1 \pm 1,5	
Середнє	51,0 \pm 3,0	50,6 \pm 0,7	
Вміст білка, %			
2018	14,5 \pm 0,1	14,0 \pm 0,2	*
2019	14,0 \pm 0,1	13,5 \pm 0,3	
Середнє	14,2 \pm 0,1	13,8 \pm 0,2	*
Вміст глютену, %			
2018	26,9 \pm 0,2	25,8 \pm 0,5	*
2019	25,4 \pm 0,4	25,0 \pm 0,7	
Середнє	26,1 \pm 0,2	25,4 \pm 0,5	
Кількість зерен у колосі			
2018	48,7 \pm 2,8	42,5 \pm 2,8	
2019	44,9 \pm 2,9	42,6 \pm 3,9	
Середнє	46,8 \pm 2,7	42,6 \pm 1,6	
Маса зерен у колосі, г			
2018	2,2 \pm 0,1	1,8 \pm 0,1	*
2019	1,8 \pm 0,2	1,8 \pm 0,2	
Середнє	2,0 \pm 0,1	1,8 \pm 0,1	
Маса колоса, г			
2018	2,9 \pm 0,2	2,3 \pm 0,2	*
2019	2,6 \pm 0,2	2,4 \pm 0,2	
Середнє	2,8 \pm 0,2	2,4 \pm 0,1	
Кількість колосків у колосі			
2018	18,8 \pm 0,6	17,4 \pm 0,3	*
2019	19,3 \pm 0,6	17,9 \pm 0,8	
Середнє	19,1 \pm 0,5	17,6 \pm 0,4	*
Маса 1000 зерен, г			
2018	45,8 \pm 0,5	41,1 \pm 0,9	***
2019	40,5 \pm 1,1	41,3 \pm 0,7	
Середнє	43,2 \pm 0,6	41,2 \pm 0,6	*

Примітка. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

(Krattinger et al, 2009; Faris et al, 2010; Diethelm et al, 2014).

За різноманітністю алелів локусів запасних білків група полтавських сортів, що належать до зони Східного Лісостепу України, виявилась ближчою до групи сортів зони Степу України (сорта СП), ніж до груп сортів Центрального Лісостепу України (рис. 1). Варто відмітити, що група полтавських сортів є близькою до групи сортів СП і за частотою алелів гена *Lr34*, у якій біля половини сортів мають цей алель, тоді як частота *Lr34R* є значно нижчою серед сортів МП, що належить до зони Центрального Лісостепу (Kozub et al, 2017).

Аналіз полтавських сортів і ліній з обраними функціональними маркерами виявив диференціацію полтавських генотипів на два кластери, що істотно відрізняються за балом якості, причому такий поділ на дві групи можна спрогнозувати і для наступного покоління сортів, виходячи з аналогічного поділу селекційних ліній. Кластер 1 включає, переважно, сорти і лінії з алелем *Glu-D1a*, інший – з *Glu-D1d*. Алель *Glu-D1d* пов'язують з вищим рівнем хлібопекарної якості, порівняно з *Glu-D1a* (Payne, 1987; Wrigley et al, 2009). Крім того, у кластері 2 істотно вищою є частота алеля *Glu-B1u*, що також забезпечує вищий рівень хлібопекарної якості, порівняно з *Glu-B1c*, що є характерним для кластера 1 (Wrigley et al, 2009). Групи сортів, що входять до кластерів 1 і 2, істотно не відрізняються за урожайністю у роки проведення дослідів. Водночас можна було б говорити про два напрямки селекції, що відрізняються за рівнем хлібопекарної якості: сорти з алелями високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-D1d*, *Glu-B1u*, які забезпечують високий рівень якості (кластер 2), та сорти з переважно алелями *Glu-D1a* *Glu-B1c*, пов'язаними з нижчим рівнем хлібопекарної якості (кластер 1). В умовах 2018–2019 рр. прогнозований бал якості тісно корелював з показником седиментації, у відповідності з Payne et al (1984, 1987), Wrigley et al. (2009). Однак, недавні дослідження (Branlard et al, 2020) показують, що в умовах високої температури при наливі зерна алелями, які сприяють більшому об'єму хліба, виявились алелі, які раніше пов'язували з низьким рівнем хлібопекарної якості, а саме, *Gli-B11* (маркер пшенично-житньої транс-

ло-кації 1BL.1RS від жита Petkus), *Glu-B1d*, *Glu-D1a*. Тому в умовах підвищеної температури повітря і відповідного скорочення періоду наливу зерна через кліматичні зміни, сорти з поєднанням *Glu-D1a* *Glu-B1c*, що належать до кластера 1, можуть мати навіть вищу хлібопекарну якість, ніж група сортів з кластера 2. Такі сценарії є цілком реальними для багатьох країн Європи і, зокрема, для України, де аномалія температури (відхилення від середнього значення за 1961–1990 рр. (<https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/temperature>)) становить більше 1,7 °C (Boychenko et al, 2016; Kozub et al, 2020).

Сорти кластера 1 також мали більше значення вмісту білка в зерні та деяких елементів продуктивності колоса (кількість колосків у колосі, маса зернівки, маса зерна з колоса). Спостерігалась негативна кореляція балу якості *Glu-1 score* з усіма дослідженими ознаками продуктивності колоса, крім маси 1000 зерен. Однак, істотної кореляції між балом якості *Glu-1 score* та вмістом білка в зерні у групі полтавських сортів не виявлено. У багатьох дослідженнях сортів пшениці м'якої показано позитивну кореляцію між величиною SDS-седиментації та вмістом білку в зерні (Preston et al, 1982; de Villiers and Laubscher, 1995), але також є випадки, де такої кореляції не було (Siddiqi et al, 2020; Bona et al, 2003).

Більшість сортів кластера 1 мали алель стійкості *Lr34R*. Відповідно, в певних умовах група сортів з *Lr34R* мала більший вміст білка в зерні, кількості колосків у колосі та маси 1000 зерен ніж група сортів з алелем *Lr34S*. Дослідження асоціацій алелів показує переважно поєднання алеля стійкості *Lr34R* з алелем *Gu-D1a* та алеля чутливості *Lr34S* з *Gu-D1d* у групі сортів. Серед селекційних ліній переважає перше поєднання, що може відображати його адаптивне значення для місцевих ґрунтово-кліматичних умов. Ген *Lr34* (*Lr34/Yr18/Pm38/Sr57/Bdv1*), крім того, що надає помірну стійкість проти збудників іржастих хвороб, борошнистої роси, вірусу жовтої карликовості ячменю (Lagudah et al, 2009), є пов'язаним зі стійкістю до плямистості листя (QTL *Qsb.bhu-7D*), збудником якої є некротрофний гриб *Bipolaris sorokiniana* (Kumar et al, 2018). *Lr34* кодує PDR-подібний ABC транспортер (Krattinger et al, 2009), субстратом якого

є абсцизова кислота (Krattinger et al, 2019) – фітогормон, що забезпечує стійкість до багатьох абіотичних стресів та є медіатором регуляції адаптивної відповіді рослин на стресові умови (Sah et al, 2016).

Водночас, більшість сортів обох кластерів мають ген, пов'язаний з частковою стійкістю до низки некротрофних патогенів, *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum* (Faris et al, 2010), та *B. sorokiniana* (Friesen et al, 2018; Aggarwal et al, 2022) – алель *R* гена *Tsn1*, що надає нечутливість до токсину А, який продукують вказані гриби, а також алель *R* гена *TDF_076_2D* помірної стійкості до збудників фузаріозу колоса (Diethelm et al, 2014), що, певно, визначається селективним тиском некротрофних патогенів при селекції пшениці в даній зоні.

Висновки. Виявлено формування не випадкових асоціацій маркерів функціональних генів, а саме локусів запасних білків та гена *Lr34* тривалої помірної стійкості до низки патогенів, на прикладі групи східноєвропейських сортів і селекційних ліній (полтавської селекції). Сорти і лінії поділялись на два кластери, що відрізнялись за балом якості та за деякими кількісними ознаками (вміст білку в зерні, ознаки колоса). Група сортів з меншим балом якості в певних умовах характеризувались більшим вмістом білку в зерні та деякими ознаками продуктивності колоса, а також мала переважно алель стійкості гена *Lr34*.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей і тварин в якості об'єктів дослідження.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Частина даного дослідження фінансувались проектами № 0123U100962 та 0121U000082.

CLUSTERING OF COMMON WHEAT CULTIVARS BASED ON FUNCTIONAL MARKERS REFLECTS DIFFERENTIATION IN QUANTITATIVE TRAITS IN THE GROUP OF POLTAVA CULTIVARS

N.O. Kozub, I.O. Sozinov, O.V. Husenkova, V.M. Tyshchenko, O.I. Sozinova, I.I. Kucheriavyi, A.V. Karelov, A.V. Filenko, O.I. Borzykh, Ya.B. Blume

Institute of Plant Protection NAAS,
33 Vasylkivska str., Kyiv, 03022, Ukraine
Institute of Food Biotechnology and Genomics
NAS of Ukraine,
2a Baidy-Vyshnevetskoho str., Kyiv, 04123, Ukraine
Poltava State Agrarian University MES of Ukraine,
Skovorody Str., 1/3, Poltava, 36003, Ukraine

Among a vast number of polymorphisms in the wheat genome, of special interest are those that are markers for loci under selection. Such loci include storage protein loci, which directly determine the level of bread-making quality, and disease resistance genes. In this study we analyzed diversity of functional markers (seven storage protein loci and three disease resistance genes) in the group of East-European winter common wheat genotypes (cultivars and lines of Poltava breeding). Using the UPGMA or NJ methods, the cultivars and lines were divided into two clusters differing in the Glu-1 quality score. The cultivars of cluster 1 with the lower mean Glu-1 quality score predominantly carried the combination of alleles *Glu-B1c*, *Glu-D1a*, and *Gli-B1e*, as well as the resistance allele of *Lr34*, whereas those of cluster 2 with the higher quality score mainly had the alleles *Glu-B1u*, *Glu-D1d*, and *Gli-B1b*. In the sample of Poltava cultivars, high correlation between the Glu-1 quality score and the sedimentation value (0,84) was observed. On average for two years, the group of cultivars from cluster 1 showed higher grain protein content and some spike traits in comparison with the means of the sample from cluster 2. Significant associations of *Lr34* alleles and alleles at some storage protein loci were revealed, in particular, the association of the resistance allele *Lr34R* and the allele *Glu-D1a* in both cultivar and line groups, indicating the adaptive value of such a combination for local soil and climate conditions.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Aggarwal R, Agarwal S, Sharma S et al (2022) Whole-genome sequence analysis of *Bipolaris sorokiniana* infecting wheat in India and characterization of *ToxA* gene in different isolates as pathogenicity determinants. 3 Biotech 12(7):151. <https://doi.org/10.1007/s13205-022-03213-3>.
- Bona L, Matuz J, Acs E (2003) Correlation between screening methods and technological quality characteristics in bread wheat. Cereal Res Commun 31:201–204. <https://doi.org/10.1007/bf03543268>
- Boychenko S, Voloshchuk V, Movchan Ya et al (2016) Features of climate change in Ukraine: scenarios, consequences for nature and agroecosystems. Proc Natl Aviation Univ 69(4):96–113. <https://doi.org/10.18372/2306-1472.69.11061>
- Branlard G, Giraldo P, He Z et al (2020) Contribution of genetic resources to grain storage protein com-

- position and wheat quality. In: Igrejas G, Ikeda T, Guzmán C (eds) *Wheat Quality For Improving Processing And Human Health*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-34163-3_4
- Clark-Carter D (1997) *Doing Quantitative Psychological Research: From Design to Report*, Psychology Press/Erlbaum (UK) Taylor & Francis
- Dakouri A, McCallum BD, Walichnowski AZ, 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. *Theor Appl Genet* 121:373–384. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1316-7>
- de Villiers OT, Laubscher EW (1995) Use of the SDSS test to predict the protein content and bread volume of wheat cultivars. *South Afr J Plant Soil* 12:140–142. <https://doi.org/10.1080/02571862.1995.10634353>
- Diethelm M, Schmolke M, Groth J et al (2014) Association of allelic variation in two *NPR1*-like genes with *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Mol Breeding* 34:31–43. <https://doi.org/10.1007/s11032-013-0010-2>
- Faris JD, Zhang Z, Lu H et al (2010) A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:13544–13549. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004090107>
- Filip E, Strońska-Pluta A, Szenejko M, Pluta W (2020) Genetic diversity of Polish cultivars of common wheat (*Triticum aestivum* L.) based on molecular and protein markers. *Not Bot Horti Agrobo* 48:535–548. <https://doi.org/10.15835/nbha48211796>
- Friesen TL, Holmes DJ, Bowden RL, Faris JD (2018) ToxA is present in the U.S. *Bipolaris sorokiniana* population and is a significant virulence factor on wheat harboring *Tsn1*. *Plant Dis* 102:2446–2452. <https://doi.org/10.1094/pdis-03-18-0521-re>
- Gao S, Gu YQ, Wu J et al (2007) Rapid evolution and complex structural organization in genomic regions harboring multiple prolamin genes in the polyploid wheat genome. *Plant Mol Biol* 65:189–203. <https://doi.org/10.1007/s1103-007-9208-1>
- Hargreaves W, N'Daiye A, Walkowiak S et al (2021) The effects of crop attributes, selection, and recombination on Canadian bread wheat molecular variation. *Plant Genome* 14(2):e20099. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20099>
- Jackson EA, Holt LM, Payne PI (1985) *Glu-B2*, a storage protein locus controlling the D group of LMW glutenin subunits in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Genet Res* 46:11–17. <https://doi.org/10.1017/s0016672300022412>
- Kozub NA, Sozinov IA, Sobko TA et al (2009) Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytol Genetics* 43(1):55–62. <https://doi.org/10.3103/S0095452709010101>
- Kozub NA, Sozinov IA, Karelav AV, et al (2017) Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytol Genet* 51(2):117–129. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020050>
- Kozub NO, Sozinov IO, Chaika VM et al (2020) Changes in allele frequencies at storage proteins of winter common wheat under climate change. *Cytol Genet* 54(4):305–317. <https://doi.org/10.3103/S0095452720040076>
- Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeier W et al (2009) A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science* 323:1360–1363. <https://doi.org/10.1126/science.1166453>
- Krattinger SG, Kang J, Vrdunlich S, et al (2019) Abscisic acid is a substrate of the ABC transporter encoded by the durable wheat disease resistance gene *Lr34*. *New Phytol* 223:853–866. <https://doi.org/10.1111/nph.15815>
- Kumar U, Kumar S, Singh RP, et al (2018) Association of *Lr34* gene complex with spot blotch disease resistance at molecular level in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian J Genet Plant Breed* 78:302–308. <https://doi.org/10.31742/ijgpb.78.3.11>
- Kučka Hložáková T, Ggregová E, Vivodík M, Gálová Z (2016) Genetic diversity of European cultivars of common wheat (*Triticum aestivum* L.) based on RAPD and protein markers. *J Central Eur Agric* 17(4):957–969. <https://doi.org/10.5513/JCEA01/17.4.1798>
- Laemmli UK (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227(5259):680–685
- Lagudah ES, Krattinger SG, Herrera-Foessel S, et al (2009) Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theor Appl Genet* 119:889–898. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1097-z>
- Leišová-Svobodová L, Chrpová J, Hermuth J, Dotlačil L (2020) Quo vadis wheat breeding: A case study in Central Europe. *Euphytica* 216:141. <https://doi.org/10.1007/s10681-020-02670-2>
- McIntosh RA (2013) *Catalogue of Gene Symbols*. Gene Catalogue. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jspMacGene>
- Metakovsky EV (1991) Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat. *J Genet Breed* 45:325–344
- Metakovsky EV, Chernakov VM, Upelnik VP et al (1996) Recombination mapping of ω -gliadin-coding

- loci on chromosome 1A of common wheat: A revision. *J Genet Breed* 50:277–286
- Metakovsky E, Melnik V, Rodriguez-Quijano M et al (2018) A catalog of gliadin alleles: Polymorphism of 20th-century common wheat germplasm. *Crop J* 6(6):628–641. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.02.003>
- Metakovsky E, Melnik VA, Pascual L, Wrigley CW (2019) Gliadin genotypes worldwide for spring wheats (*Triticum aestivum* L.) 2. Strong differentiation of polymorphism between countries and regions of origin. *J Cereal Sci* 87:311–317. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.04.015>
- Payne PI (1987) Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Ann Rev Plant Physiol* 38:141–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.38.060187.001041>
- Payne PI, Holt LM, Jackson EA, Law CN (1984) Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Phil Trans R Soc Lond B* 304(1120):359–371. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0031>
- Payne PI, 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 Res Commun* 11:29–34
- Payne PI, Nightingale MA, Krattiger AF, Holt LM (1987) Relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J Sci Food Agriculture* 40:51–65. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740400108>
- Perrier X, Jacquemoud-Collet J-P (2006) DARwin Software. <http://darwin.cirad.fr/darwin>
- Pogna NE, Metakovsky EV, Redaelli R, et al (1993) Recombination mapping of *Gli-5*, a new gliadin-coding locus on chromosome 1A and 1B in common wheat. *Theor Appl Genet* 87:113–121. <https://doi.org/10.1007/bf00223754>
- Pont C, Leroy T, Seidel M et al (2019) Tracing the ancestry of modern bread wheats. *Nat Genet* 51:905–911. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0393-z>
- Preston KR, March PR, Tipples KH (1982) An assessment of the SDS-sedimentation test for the prediction of Canadian bread wheat quality. *Can J Plant Sci* 62:545–553. <https://doi.org/10.4141/cjps.82-083>
- Rufo R, Alvaro F, Royo C, Soriano JM (2019) From landraces to improved cultivars: Assessment of genetic diversity and population structure of Mediterranean wheat using SNP markers. *PLOS ONE* 14(7):e0219867. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219867>
- Sah SK, Reddy KR, Li J (2016) Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front Plant Sci* 7:571. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
- Sansaloni C, Franco J, Santos B, et al (2020) Diversity analysis of 80,000 wheat accessions reveals consequences and opportunities of selection footprints. *Nat Commun* 11(1):4572. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18404-w>
- Semagn K, Iqbal M, Alachiotis N, et al (2021) Genetic diversity and selective sweeps in historical and modern Canadian spring wheat cultivars using the 90K SNP array. *Sci Rep* 11:23773 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02666-5>
- Shewry P (2019) What is gluten – why is it special? *Front Nutr* 6:101. <https://doi.org/10.3389/fnut.2019.00101>
- Siddiqi RA, Singh TP, Rani M et al (2020) Diversity in grain, flour, amino acid composition, protein profiling, and proportion of total flour proteins of different wheat cultivars of North India. *Front Nutr* 7:141. <https://doi.org/10.3389/fnut.2020.00141>
- Sobko TA (1984) Identification of a locus controlling synthesis of alcohol-soluble proteins of winter wheat endosperm. *Visnyk Silskohospodarskoi Nauki* 7:78–80 (in Ukrainian)
- Sozinov A, Sozinov I, Kozub N, Sobko T (1999) Stable gene associations in breeding and evolution of grasses. In: Wasser S (ed) *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives. Papers in Honor of Eviatar Nevo*. Kluwer Academic Publishers, 97–113 p. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4830-6_7
- Walkowiak S, Gao L, Monat C et al (2020) Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature* 588(7837):277–283. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2961-x>
- Wrigley CW, Asenstorfer R, Batey IL et al (2009) The biochemical and molecular basis of wheat quality. In: Carver B.F. (ed) *Wheat: Science and Trade*, Oxford, UK: Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9780813818832.ch21>

Надійшла в редакцію 05.02.24
Після доопрацювання 15.02.24
Прийнята до друку 18.05.2024