УДК 575.17 + 575.174.015.3 https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1333

КОЗУБ Н. О.[1,2]✉, СОЗІНОВ І. О.[1], ЧАЙКА В. М.[3], БІДНИК Г. Я.[1,2], ДЕМ`ЯНОВА Н. О.[1,2], СОЗІНОВА О. І.[1,2], ЯНСЕ Л. А.[1], КАРЕЛОВ А. В.[1,2], БЛЮМ Я. Б.[2]

[1] Інститут захисту рослин НААН,
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 33, e-mail: natalkozub@gmail.com
[2] ДУ «Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН України»,
Україна, 04123, м. Київ, вул. Осиповського, 2а
[3] Національний університет біоресурсів і природокористування України,
Україна, 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 15
✉ *natalkozub@gmail.com, (097) 212-40-89, (044) 257-22-58*

ПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА *TRITICUM AESTIVUM* L. СТЕПУ УКРАЇНИ ЗА ЛОКУСАМИ ЗАПАСНИХ БІЛКІВ У РІЗНІ ПЕРІОДИ СЕЛЕКЦІЇ

Мета. Метою роботи було дослідження частот алелів та популяційної структури за локусами запасних білків у групах сортів пшениці м'якої озимої, створених у різні періоди селекції в провідному селекційному центрі зони Степу України – Селекційно-генетичному інституті (СГІ). ***Методи.*** Досліджено частоти алелів локусів запасних білків у 167 сортів СГІ, поділених на три групи за часом реєстрації: до 1996 р., з 1996 по 2010 р. включно та після 2010 р. Електрофорез гліадинів у кислому середовищі проводили за методикою Kozub et al. 2009. Високомолекулярні субодиниці глютенінів аналізували SDS-електрофорезом за Laemmli. Популяційну структуру досліджували за допомогою програми STRUCTURE. ***Результати.*** Виявлено зміни в популяційній структурі сортів СГІ: у групі сортів, створених після 2010 р., відбулася зміна домінуючого кластера (порівняно з групою сортів, зареєстрованих до 1996 р.) Зміни частот певних алелів досліджених локусів у групах сортів різного періоду реєстрації корелювали зі змінами середньорічної температури у періоди створення цих сортів. ***Висновки.*** Зміни частот певних алелів локусів запасних білків із часом, найбільш ймовірно, пов'язані з глобальним потеплінням. Можна прогнозувати зростання внеску вихідного матеріалу з регіонів із високими температурами в селекції сортів пшениці м'якої Степу України.

Ключові слова: м'яка пшениця, алелі, гліадини, високомолекулярні субодиниці глютенінів, глобальне потепління.

Локуси запасних білків (гліадинів та високомолекулярних субодиниць глютенінів) широко застосовувалися для дослідження різноманітності світових колекцій пшениці м'якої *Triticum aestivum* L (2n=6x=42, AABBDD) та її родичів, наприклад [1–4]. Було виявлено, що групи сортів, створені в певних країнах або селекційних центрах, мають специфічний набір переважаючих алелів цих локусів, який є результатом добору в певних ґрунтово-кліматичних умовах [2, 5]. Основними факторами ефективності запасних білків як маркерів у генетично-селекційних дослідженнях, незважаючи на велике різноманіття наявних ДНК маркерів, є високий рівень поліморфізму, зв'язок із проявом ознак хлібопекарної якості, кластерна природа «алелів» цих локусів, що кодують блоки компонентів [1, 6].

Гліадини пшениці м'якої кодуються основними (мажорними) локусами, розміщеними дистально на коротких плечах хромосом першої (*Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1*) і шостої (*Gli-A2, Gli-B2 Gli-D2*) гомеологічних груп [6]. З локусами *Gli-A1, Gli-B1* тісно зчеплені мінорні гліадинові локуси: *Gli-A5* (дистально від *Gli-A1* на відстані приблизно 2 сМ), *Gli-A6* (дистально від *Gli-A1* на відстані приблизно 2–5 сМ), *Gli-B5* (дистально від локусу *Gli-B1*) [7], і різноманітність за цими мінорними локусами враховується за ідентифікації алелів локусів *Gli-A1* і *Gli-B1* [5]. Із використанням електрофорезу в кислому середовищі у генофонді пшениці м'якої ідентифіковано більше 180 алелів за шістьма основними гліадиновими локусами, які кодують до 8 компонентів [5]. З локусами *Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1* також тісно зчеплені локуси низькомолекулярних субодиниць гліадинів *Glu-A3, Glu-B3, Glu-D3* [6]. Мінорні локуси *Gli-A3* та *Gli-B3,* що кодують омега-гліадинові компоненти, розміщені на відстані приблизно 20 сМ проксимально від

© **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., БЛЮМ Я. Б.**

Gli-A1 і *Gli-B1* відповідно [7]. На довгих плечах хромосом першої гомеологічної групи знаходяться локуси високомолекулярних субодиниць глютенінів *Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1* [6]. Локуси запасних білків є господарчо-важливими локусами, оскільки вони контролюють білки, що безпосередньо визначають хлібопекарну якість борошна [1, 6].

Останні десятиліття у світі характеризуються значними змінами кліматичних умов, а саме підвищенням температури повітря, в тому числі і в Україні [8]. Для того, щоб дослідити, чи спостерігаються зміни частот певних алелів локусів локусами запасних білків у певні періоди селекції у результаті зміни адаптивного значення зчеплених із ними генів, нами було досліджено частоти алелів та популяційну структуру за локусами запасних білків у групах сортів пшениці м'якої озимої, створених у різні періоди селекції в провідному селекційному центрі зони Степу України – Селекційно-генетичному інституті.

Матеріали і методи

Матеріалом дослідження слугували 167 сортів пшениці м'якої озимої Селекційно-генетичного інституту (СГІ) (м. Одеса). Сорти ділили на три групи за часом реєстрації: до 1996 р., з 1996 по 2010 р. включно та після 2010 р. Групи за періодами реєстрації містили відповідно 56, 59 і 52 сортів. Зерно сортів було люб'язно надано селекціонерами СГІ та Національним центром генетичних ресурсів рослин України (Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН).

Електрофорез гліадинів у кислому середовищі проводили за методикою [9]. Високомолекулярні субодиниці глютенінів аналізували електрофорезом у 10 % гелі за наявності додецилсульфату натрію за Laemmli [10]. Для сортів, створених до 2010 р. [9, 11], було уточнено генотипи за деякими локусами *Gli-1* та *Glu-1*. Алелі локусів високомолекулярних субодиниць глютенінів ідентифікували за каталогом [12] із врахуванням поправок для позначень алелів локусу *Glu-B1* [13]. Алелі локусів гліадинів *Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1* позначали на основі каталогів [5, 14] з доповненнями [9]. Як алель *Gli-A1w* було позначено наявність 1AL/1RS транслокації типу Amigo, маркером якої є експресія характерного блоку секалінів [9], раніше позначеного Gld 1A17 [15]. Генотипи за локусом *Gli-A1* позначали із врахуванням алелів за тісно зчепленими локусами *Gli-A5, Gli-A6*, як рекомендовано [5]. Рідкісні алелі, що відсутні у відомих каталогах алелів локусу *Gli-B1*, позначені з *. Алель, що контролює блок Gld 1D10 [15], позначили, як *Gli-D1x*. Відсутність синтезу гладинів (нуль-алель), контрольованих локусом *Gli-D1*, позначили null.

Частоти алелів локусів *Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1, Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1, Gli-A3* у групах сортів визначали із врахуванням гетерогенності сортів (частоту кожного з двох алелів за локусом у гетерогенного сорту приймали за 0,5). Для аналізу відмінностей за частотами алелів між різними групами сортів використовували критерій $\chi 2$, або точний критерій Фішера. Популяційну структуру досліджували за допомогою програми STRUCTURE, в якій використовується баєсівський алгоритм [16]. Для аналізу використовували дані про генотипи за сімома локусами запасних білків, записані з використанням бінарної системи 0, 1, через гетерогенність значної частини сортів [11]. 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) з незалежними частотами алелів. Оптимальну кількість кластерів визначали за алгоритмом Evanno et al. [17] за максимальною величиною ΔK з використанням вебсайту і програми STRUCTURE HARVESTER [18].

Аналізували дані показників державної метеостанції м. Одеса: місячна і річна сума опадів, середня місячна і річна температура повітря в різні періоди селекції. Із врахуванням тривалості періоду від добору генотипу до створення (реєстрації) сорту не менше 5 років, для сортів першого періоду, створених до 1996 р., аналізували наявні кліматичні дані з 1961 по 1991 р. включно, для другої групи (сорти, створені в 1996 –2010 рр.) – дані за 1992–2005 рр., для третьої групи сортів (створених після 2010 р.) – дані за 2006–2015 рр. Визначали середнє значення показника і стандартну похибку. Достовірність відмінностей між показниками за різні періоди тестували за допомогою критерію Уелча. Також визначали середні значення температури в Одесі для періодів 1960–1990, 1991–1997, 1998–2005, 2006–2009, 2010–2015 рр.. Кореляцію між середніми кліматичними показниками періоду і присутністю певного алеля (у випадку поділу на 3 періоди) або частотою алеля (у ви-

падку 5 періодів) досліджували за допомогою коефіцієнта рангової кореляції Спірмена ρ.

Результати та обговорення

Досліджувані періоди статистично істотно відрізнялися за середньорічною температурою повітря (табл. 1). У другий період у зоні Степу (Одеса) середньорічна температура збільшилася на 0,7 °С, а в третій період – на 1,0 °С порівняно з другим. Водночас не спостерігалося істотної різниці між досліджуваними періодами за середніми значеннями сумарної річної кількості опадів. Середня температура повітря за місяць у третій період статистично істотно підвищилася порівняно з першим періодом з березня по грудень, та найбільш істотне підвищення спостерігалося також 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) – місяць, коли відбувається цвітіння пшениці.

Популяційну структуру сортів досліджено на основі даних генотипів за локусами запасних білків *Gli-A1, Gli-B1, Gli-D1, Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1, Gli-A3* із використанням баєсівського алгоритму програми STRUCTURE [16]. За допомогою алгоритму Evanno et al. [17] визначено, що оптимальною кількістю субпопуляцій є K=2, хоча у випадку сортів СГІ трохи менший пік ΔK спостерігався і за K=5 (рис.).

За K=2 у перший період селекції (до 1996 р.) сорти переважно відносилися до кластера 2 з часткою участі 0,790; у другий період (сорти, зареєстровані в 1996–2010 рр.) були рівномірно розподілені між обома кластерами (частки участі в кластерах 1 і 2 – 0,498 і 0,502 відповідно); у третій період відбувся зсув у бік першого кластера з часткою участі – 0,709 (рис.). Отже, у сортів СГІ останнього періоду селекції відбулася зміна домінуючого кластера, порівняно з сортами, зареєстрованими до 1996 р.

Було проаналізовано зміни частот окремих алелів у три періоди селекції для кожного селекційного центру, які призвели до такої диференціації груп сортів. Частоти алелів наведено в табл. 2.

У сортів СГІ із часом відбулося зниження частоти алеля *Gli-A1o* та значне наростання частоти алеля *Gli-A1g*. За локусом *Gli-D1* зменшилася частота алеля *b* та зросла частота алеля *g*. Частота алеля *Glu-B1al,* яку пов'язують із високою хлібопекарною якістю [13, 19], істотно зросла в 2 і 3 періоди селекції від 2 % до 12 і 24 %. Також відбулася істотна зміна частот алелів за мінорним локусом *Gli-A3*: значно збільшилася частота алеля *Gli-A3a* від 30 % серед сортів першого періоду селекції до 58 % серед сортів другого періоду і до 74 % серед сортів останнього періоду селекції. Одночасно частота алеля *Gli-A3b* знизилася від 70 % до 40 %, і потім до 21 % (табл. 2, 3).

Таблиця 1. Середнє значення середньомісячної та середньорічної температури (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		
	x	SE	x	SE	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*****

Примітки: *P<0,05, **P<0,01; ***P<0,001.

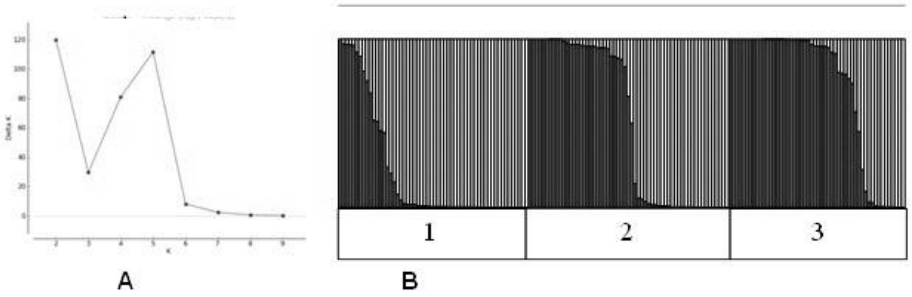

Рис. Результати аналізу за допомогою програми STRUCTURE 167 сортів пшениці м'якої озимої селекції СГІ на основі аналізу локусів запасних білків. А, оцінка числа субпопуляцій за алгоритмом [17]. В, – популяційна структура сортів СГІ (сорти, зареєстровані до 1996 р. (1), з 1996 по 2010 р. (2), після 2010 р. (3)) за K=2.

Таблиця 2. Частоти алелів локусів запасних білків у групах сортів СГІ, створених у різні періоди (1–3), та значення коефіцієнта рангової кореляції Спірмана (ρ)

Локус, алель	1	2	3	ρ	Локус, алель	1	2	3	ρ
Gli-A1					*Glu-A1*				
b	**0,634**	**0,669**	**0,500**		*a*	**0,429**	**0,297**	**0,298**	
c	0,080	0,017	0,000	-0.21**	*b*	**0,536**	**0,695**	**0,683**	
f	0,009	0,008	0,010		*c*	0,036	0,008	0,019	
g	0,027	**0,178**	**0,394**	**0,44*** **					
m	0,063	0,000	0,010						
o	**0,188**	**0,127**	0,038	-0,19*					
w	0,000	0,000	0,048	0,17*					
Gli-B1					*Glu-B1*				
b	**0,875**	**0,737**	**0,788**		*al*	0,018	**0,119**	**0,240**	**0,28*** **
c	0,045	0,051	0,000		*u*	**0,411**	**0,593**	**0,462**	
d	0,045	0,076	0,048		*c*	**0,563**	**0,280**	**0,298**	**-0,21****
e	0,018	**0,119**	0,087		*d*	0,009	0,008	0,000	
f	0,000	0,008	0,000						
l	0,018	0,000	0,038		*Glu-D1*				
*b**	0,000	0,008	0,000		*a*	0,018	0,017	0,048	
*bLast**	0,000	0,000	0,038		*d*	**0,982**	**0,983**	**0,952**	
Gli-D1									
b	**0,357**	**0,144**	0,087						
f	0,107	0,025	0,067		*Gli-A3*				
g	**0,277**	**0,466**	**0,529**	**-0,31*** **	*a*	**0,300**	**0,576**	**0,740**	**0,32*** **
i	0,000	0,017	0,000		*b*	**0,700**	**0,398**	**0,212**	**-0,43*** **
j	**0,214**	**0,305**	**0,250**	**0,18***	*d*	0,000	0,025	0,000	
x	0,045	0,042	0,058		*nnn*	0,000	0,000	0,048	0,17*
null	0,000	0,000	0,010						

Примітки: *P <0,05; ** P<0,01; ***P<0,001.

Періоди створення сортів статистично істотно відрізнялися за середньорічною температурою повітря (табл. 1). Виявлено істотні значення коефіцієнта рангової кореляції Спірмана між наявністю певних алелів запасних білків у сортів та середнім значенням середньорічної температури повітря у різні періоди селекції (табл. 2). Найбільш значною була позитивна кореляція середньорічної температури повітря та наявності алеля *Gli-A1g*, також статистично достовірними були позитивні кореляції з наявністю алелів *Gli-A3a, Glu-B1al, Gli-D1g, Gli-A1w*. Виявлено негативні кореляції з наявністю алелів *Gli-A3b, Gli-D1b, Glu-B1c, Gli-A1c, Gli-A1o.*

Таблиця 3. Частоти алелів локусів запасних білків у групах сортів СГІ, створених у різні періоди , середні значення температури (t) у ці періоди

Період^t	1960-1990	1991-1997	1998-2005	2006-2009	2010-2015
t, ºС	10,1	10,2	11,1	11,7	11,8
Алель	Частоти алелів				
Gli-A1g	0,035	0,250	0,158	0,333	0,696
Gli-A3a	0,386	0,650	0,684	0,667	0,913
Gli-A3b	0,754	0,450	0,526	0,333	0,087
Glu-B1al	0,018	0,100	0,132	0,233	0,261

Примітки: період^t відповідає періоду відбору генотипів для майбутніх сортів, які до 1996, зареєстровано у період 1997–2002, 2003–2010, 2011–2014 років , після 2014 року відповідно.

Істотні значення коефіцієнта рангової кореляції Спірмана (P<0,05) між частотами алелів *Gli-A1g, Gli-A3a, Gli-A3b, Glu-B1al* і середньорічною температурою періоду були одержані і за поділу вибірки сортів СГІ на 5 періодів створення (табл. 3).

Із високою ймовірністю можна припустити, що алелі, частота яких істотно підвищується в останні 20 років, зчеплені з адаптивно важливими ділянками, зокрема пов'язаними з реакцією на підвищену температуру. Поблизу локусів запасних білків прокартовано QTL ознак, пов'язаних із посухостійкістю, розвитком кореневої системи та іншими агрономічними ознаками [20]. Одним із алелів, частота якої істотно зросла серед сортів Степу останнього десятиліття, є алель *Gli-A1g* (табл 2). За повідомленням Поперелі і Благодарової [19], вони ідентифікували цю алель у майже половини колекційного матеріалу з Мексики; ця алель є переважаючою серед сучасних сортів Австралії [5], в основі яких лежить мексиканська гермплазма [21]. Вірогідно, з підвищенням температури зросла роль генетичного матеріалу від мексиканських пшениць, а *Gli-A1g* може бути зчеплена з локусами, пов'язаними з реакцією на підвищену температуру. Можна прогнозувати зростання внеску вихідного матеріалу з регіонів із високими температурами в селекції озимих сортів Степу.

Висновки

У групі озимих сортів пшениці м'якої селекції СГІ, створених після 2010 р., в основному зберігаються характерні набори переважаючих алелів локусів запасних білків, описані раніше. Водночас частота деяких алелів істотно змінилася. Спостерігається чітка пов'язаність змін частот певних алелів у групах сортів зі змінами середньорічної температури та, відповідно, зміни в популяційній структурі за цими локусами. Зміни частот алелів можуть бути пов'язані з формуванням нових коадаптивних асоціацій генів у процесі селекції як відповідь на потепління клімату.

References

1. Sozinov A.A. Protein polymorphism and its importance in genetics and breeding. M: Nauka, 1985. 272 p. [in Russian] / Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М.: Наука, 1985. 272 с.
2. Sozinov A., Sozinov I., Kozub N., Sobko T. Stable gene associations in breeding and evolution of grasses. *Evolutionary theory and processes: modern perspectives*. Papers in Honor of Eviatar Nevo. Wasser, S.P. (ed.), Kluwer Academic Publishers, 1999. P. 97–113.
3. Nevo E., Payne P.I. Wheat storage proteins: diversity of HMW glutenin subunits in wild emmer from Israel. 1. Geographical patterns and ecological predictability. *Theor. Appl. Genet*. 1987. Vol. 74. P. 827–836.
4. Wrigley C.W., Békés F., Cavagh C.R., Bushuk W. *The Gluten Composition of Wheat Varieties and Genotypes*, 2006. https://www.cerealsgrains.org/initiatives/definitions/Documents/GlutenFree/II_HMW_Subunits.pdf (Last accessed: 26.02.2020).
5. Metakovsky E., Melnik V., Rodriguez-Quijano M., Upelniek V., Carrillo J.M. A catalog of gliadin alleles: Polymorphism of 20th-century common wheat germplasm. *The Crop Journal*. 2018. Vol. 6, Is. 6. P. 628–641. https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.02.003.
6. Payne P.I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annual Review of Plant Physiology*. 1987. Vol. 38. P. 141–153.
7. McIntosh R.A. Catalogue of Gene Symbols. Gene Catalogue 2013. URL: https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf (Last accessed: 24.02.2020).
8. Boychenko S., Voloshchuk V., Movchan Ya., Serdjuchenko N., Tkachenko V., Tyshchenko O., Savchenko S. Features of climate change un Ukraine: scenarios, consequences for nature and agroecosystems, *Proceedings of the National Aviation University*. 2016. Vol. 69, No. 4. P. 96–113. doi: 10.18372/2306-1472.69.11061.

9. Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., Kolyuchii V.T., Kuptsov S.V., Sozinov A.A. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine. *Cytol. Genet.* 2009. Vol. 43, № 1. P. 55–62. doi: 10.3103/S0095452717020050.
10. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*. 1970. Vol. 227, No. 5259. P. 680–685. doi: 10.1038/227680a0.
11. Kozub N.A., Sozinov I.A., Karelov A.V., Blume Ya.B., Sozinov A.A. Diversity of Ukrainian winter common wheat varieties with respect to storage protein loci and molecular markers for disease resistance genes. *Cytol Genet*. 2017. Vol. 51, № 2. P. 117–129. doi: 10.3103/S0095452717020050.
12. Payne P.I., 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 Research Comm.* 1983. Vol. 11. P. 29–34.
13. Wrigley C.W., Asenstorfer R., Batey I.L., Cornish G.B., Day L., Mares D., Mrva K. The biochemical and molecular basis of wheat quality. Chapter 21. *Wheat: Science and Trade*. Carver B.F. (Ed.). Oxford. UK: Wiley-Blackwell. 2009. P. 495–520.
14. Metakovsky E.V. Gliadin allele identification in common wheat. II Catalogue of gliadin alleles in common wheat. *J. Genet. Breed*. 1991. Vol. 45. P. 325–344.
15. Sobko T.A., Poperelya F.A. The frequency of alleles of gliadin-coding loci in different cultivars of winter common wheat. *Visnyk Silskohospodarskoi Nauki.* 1986. No. 5. P. 84–87. [in Ukrainian] / Собко Т.О., Попереля Ф.О. Частота, з якою зустрічаються алелі гліадинкодуючих локусів у сортів м'якої озимої пшениці. *Вісник сільськогосподарської науки.* 1986. № 5. С. 84–87.
16. Pritchard J.R., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000. Vol. 155, No. 2. P. 945–959.
17. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 2005. Vol. 14, No. 8. P. 2611–2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
18. Earl. D.A., vonHoldt. B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*. 2012. Vol. 4, No. 2. P. 359–361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7.
19. Poperelya F.O., Blagodarova O.M. Genetics of grain quality of first Ukrainian genotypes of superstrong wheat. *Tsitol Genet*. 1998. Vol. 32, No. 6. P. 11–19. [in Ukrainian] / Попереля Ф.О., Благодарова О.М. Генетика якості зерна перших генотипів надсильної пшениці України. *Цитология и генетика*. 1998. 32, № 6. С. 11–19.
20. Diab A., Kantety R.V., Ozturk N.Z., Benscher D., Nachit M.V., Sorrells M.E. Drought – inducible genes and differentially expressed sequence tags associated with components of drought tolerance in durum wheat, *Scientific Research and Essay.* 2008. Vol. 3. P. 9–26.
21. Joukhadar R., Daetwyler H.D., Bansal U.K., Gendall A.R., Hayden M.J. Genetic Diversity, Population Structure and Ancestral Origin of Australian wheat. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. 2115. doi: 10.3389/fpls.2017.02115.

KOZUB N.O.[1,2], SOZINOV I.O.[1], CHAIKA V.M.[3], BIDNYK H.Ya.[1,2], DEMIANOVA N.A.[1,2], SOZINOVA O.I.[1,2], JANSE L.A.[1], KARELOV A.V.[1,2], BLUME Ya.B.[2]

[1] Institute of Plant Protection, NAAS,
Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylkivska str., 33, e-mail: natalkozub@gmail.com
[2] Institute of Food Biotechnology and Genomics, NAS of Ukraine,
Ukraine, 04123, Kyiv, Osypovskogo str., 2a
[3] National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine,
Ukraine, 03041, Kyiv, Heroyiv Oborony str., 15

POPULATION STRUCTURE OF *TRITICUM AESTIVUM* L. OF THE STEPPE OF UKRAINE AT THE STORAGE PROTEIN LOCI IN DIFFERENT PERIODS OF BREEDING

Aim. Frequencies of alleles at storage protein loci and the population structure were studied in groups of winter common wheat cultivars developed in different periods of time in the leading breeding center of the Steppe of Ukraine, the Plant Breeding and Genetics Institute (PBGI). ***Methods.*** Storage protein allele frequencies were analyzed in 167 PBGI cultivars divided into three groups based on the registration time: before 1996, from 1996 till 2010, an after 2010. APAG electrophoresis of gliadins was performed by the procedure of Kozub et al. 2009. High-molecular-weight glutenin subunits were analyzed by SDS-electrophoresis according to Laemmli. The population structure was studied using the STRUCTURE software. ***Results.*** Changes in the population structure of PBGI cultivars were revealed: in the group of cultivars developed after 2010, the change of the predominant cluster took place in comparison with the cultivars released before 1996. Changes of frequencies of certain alleles at the studied loci in groups of cultivars developed in different periods of time were correlated with changes of the average annual temperature in the periods of development of these cultivars. ***Conclusions.*** Temporal **c**hanges of frequencies of certain alleles at storage protein loci are most probably caused by global warming. The increase in the contribution of germplasm from regions with higher temperatures may be expected for breeding of common wheat cultivars ins the Steppe of Ukraine.
Keywords: common wheat, alleles, gliadins, high-molecular-weight glutenin subunits, global warming.