

Кариологическое исследование и биохимическое генное маркирование 10 видов дождевых червей фауны Украины, выявило ряд амфимиктических диплоидных и апомиктических полиплоидных, имеющих клоновую структуру популяций. При этом особый интерес вызывают случаи гипервариабельности апомиктических видов, сопровождающиеся крайней степенью проявления генетического полиморфизма.

Кариологічне дослідження і біохімічне генне маркування 10 видів дощових черв'як фауни України, виявило ряд амфіміктичних диплоїдних та апоміктичних поліплоїдних, що мають клонову структуру популяцій. При цьому особливий інтерес викликають випадки гіперваріабельності апоміктичних видів, що супроводжуються крайнім ступенем прояву генетичного поліморфізму.

Kariological investigation and biochemical gene marking of 10 earthworms species of Ukrainian fauna, has taped the series of amphimictic diploid and apomictic polyploid species, which populations have clonal structure. Cases of hypervariability of apomictic species which are accompanied by very high genetic polymorphism are especially interesting.

**МЕЛЬНИКОВА Н.В., КУДРЯВЦЕВ А.М.**

*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,*

*Россия, 119991, Москва, ГСП 1, ул. Губкина, 3, e-mail: mnv-4529264@yandex.ru*

### **ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ ПО АЛЛЕЛЯМ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ГЕНОВ**

Генетические ресурсы культурных растений являются источником потенциально полезных генов, необходимых селекционерам для получения более урожайных сортов, способных лучше адаптироваться к условиям окружающей среды. В связи с этим в последнее время особое внимание уделяется исследованию распространения и уровня генетического разнообразия для его бережного сохранения и эффективного использования. Широкие возможности для описания разнообразия растений предоставляют молекулярно-генетические маркеры. Для пшеницы в качестве удобных генетических маркеров могут быть использованы аллели глиадинкодирующих генов (Кудрявцев, 2007, Драгович, 2008).

#### **Материалы и методы**

Для оценки мирового генетического разнообразия твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) было исследовано 629 сортов из 45 стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии. Зерновой материал был получен из коллекций Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова и Института растительных генетических ресурсов Болгарии. Для каждого сорта было проанализировано от восьми до ста зерновок. Электрофорез в полиакриламидном геле в кислом алюминий-лактатном буфере (рН 3,1) проводился по стандартной методике (Драгович, 2008). Идентификация аллелей осуществлялась в соответствии с имеющимся каталогом твердой пшеницы (Кудрявцев, 2007). Генетическое разнообразие по локусам глиадинкодирующих генов оценивали согласно Нею по следующей формуле  $H=1-\sum p_i^2$ , где  $H$  - индекс генетического разнообразия Нея (на локус) и  $p_i$  - частота аллеля для того или иного локуса. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием пакета программ Statistica.

#### **Результаты и обсуждение**

Анализ большого числа сортов из географически отдаленных регионов позволил расширить ранее составленный каталог аллелей глиадинкодирующих локусов твердой пшеницы (Кудрявцев, 2007) до 110 аллелей. Дополненный каталог представлен на рис. 1, шестьдесят впервые идентифицированных аллелей отмечены звездочками. По числу

аллелей генетическое разнообразие твердой пшеницы сопоставимо с разнообразием мягкой пшеницы, у которой по четырем глиадинкодирующим локусам (*Gli-A1<sup>d</sup>*, *Gli-B1<sup>d</sup>*, *Gli-A2<sup>d</sup>* и *Gli-B2<sup>d</sup>*) выявлен 121 аллель (Драгович, 2008). Можно отметить, что по локусам *Gli-A1<sup>d</sup>* и *Gli-B1<sup>d</sup>* идентифицировано меньшее число аллелей (14 и 11 соответственно), чем по локусам *Gli-A2<sup>d</sup>* и *Gli-B2<sup>d</sup>* (33 и 52 соответственно). Причем для локусов *Gli-A2<sup>d</sup>* и *Gli-B2<sup>d</sup>* характерно наличие большого числа аллелей, имеющих сходную структуру и отличающихся отдельными компонентами спектра. Такие аллели, по-видимому, произошли от одного предкового аллеля в результате мутационного процесса и являются представителями одного семейства.

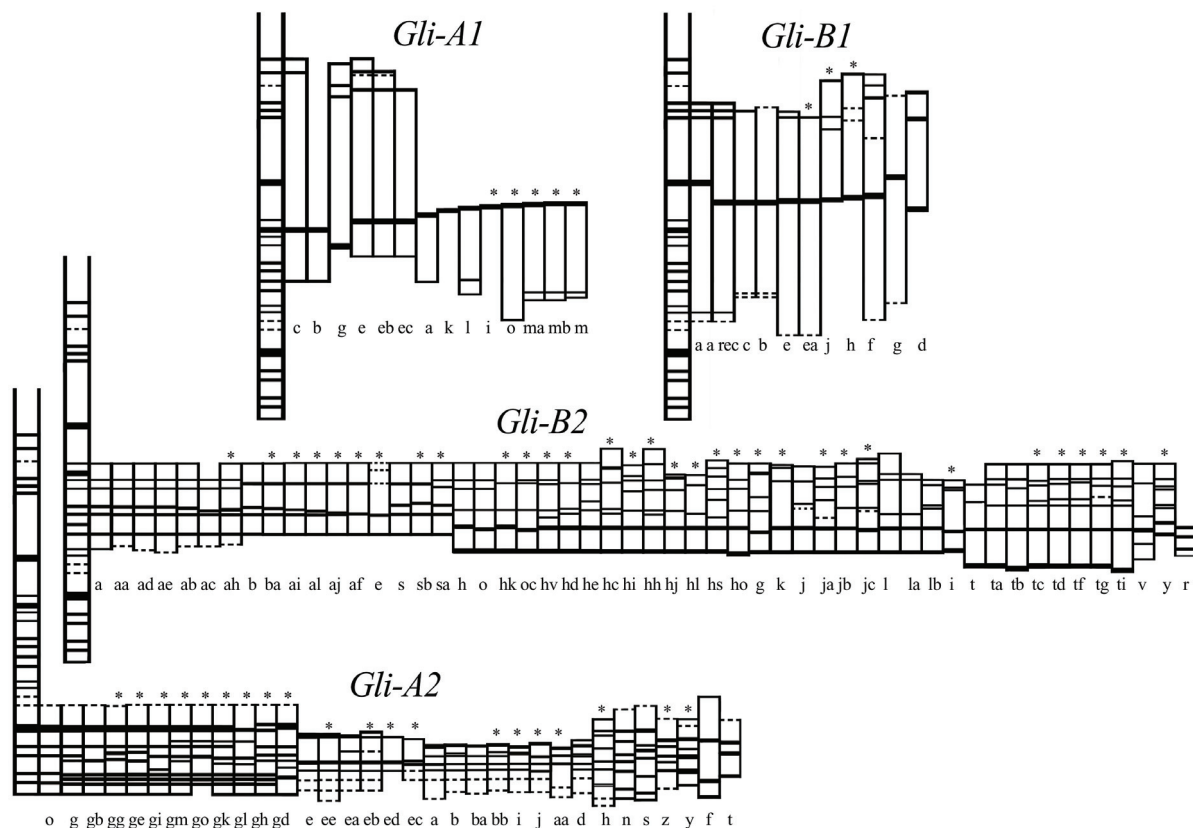


Рисунок 1. Каталог аллелей глиадинкодирующих генов твердой пшеницы. Впервые обнаруженные аллели отмечены звездочкой.

По локусу *Gli-A2<sup>d</sup>* одно семейство представлено аллелями *a, aa, ad, ae, ab, ac, ah, b, ba, ai, al, aj, af, e, s, sa, sb*; другое – *h, o, hk, oc, hv, hd, he, hi, hh, hj, hl, hs, ho, g, k, j, ja, jb, jc, l, la, lb*; третье – *t, ta, tb, tc, td, tf, tg, ti*. По локусу *Gli-B2<sup>d</sup>* семейства включают следующие аллели: 1) *o, g, gb, gg, ge, gi, gm, go, gk, gl, gh, gd*; 2) *e, ea, eb, ec, ed, ee*; 3) *a, b, ba, bb, i, j, aa, d*. По локусам *Gli-A1<sup>d</sup>* и *Gli-B1<sup>d</sup>* число аллелей, относящихся к одному семейству, было невелико. Для локуса *Gli-A1<sup>d</sup>* можно выделить три семейства: в первое входят аллели *c* и *b*; во второе – *e, eb, ec*; в третье – *m, ma, mb*. Для локуса *Gli-B1<sup>d</sup>* также выявлено три семейства: к первому относятся аллели *a* и *a rec*; ко второму – *c* и *b*; к третьему – *e* и *ea*. Вероятно, отсутствие большого числа аллелей в семействах и, вследствие этого, меньшее общее число аллелей для локусов *Gli-A1<sup>d</sup>* и *Gli-B1<sup>d</sup>* связано со сцеплением глиадинкодирующих генов хромосом первой гомеологической группы с генами, влияющими на качество продуктов переработки твердой пшеницы. В связи жестким отбором по признакам качества могло происходить сокращение разнообразия и по глиадинкодирующим генам.

Показано, что некоторые аллели с высокой частотой встречаются в сортах практически всех странах мира. К таким аллелям относятся *Gli-A1<sup>d</sup>c*, *Gli-B1<sup>d</sup>a*, *Gli-B1<sup>d</sup>c*, *Gli-B2<sup>d</sup>a*, *Gli-B2<sup>d</sup>h*. Также существуют аллели, которые можно найти у твердых пшениц определенных регионов, их примером может служить аллель *Gli-A2<sup>d</sup>s*, распространенный лишь среди сортов Франции, Испании и Португалии. Кроме того, иногда аллель встречается только в

сортах одной страны: аллели *Gli-A2<sup>d</sup>gb* и *Gli-A2<sup>d</sup>gl* были обнаружены исключительно у азербайджанских сортов. По-видимому, эндемичные аллели свойственны сортам тех стран, где возделывание твердой пшеницы имеет длительную историю и где сформировались и сохранились уникальные генотипы. Именно в этих странах следует искать интересный для селекции материал.

Для оценки генетического разнообразия использовали критерий Нея. В среднем по всем изученным сортам индекс генетического разнообразия составляет 0,53 для локуса *Gli-A1<sup>d</sup>*, 0,47 - для *Gli-B1<sup>d</sup>*, 0,66 – для *Gli-A2<sup>d</sup>*, и 0,53 - для *Gli-B2<sup>d</sup>*. У твердой пшеницы наибольший уровень генетического разнообразия (в среднем по четырем глиадинкодирующим локусам) был отмечен у сортов Азербайджана ( $H=0,75$ ), Болгарии ( $H=0,75$ ), Португалии ( $H=0,75$ ), Испании ( $H=0,74$ ), Израиля ( $H=0,72$ ) и Турции ( $H=0,72$ ). Таким образом, для сортов твердой пшеницы можно выделить три региона с высоким генетическим разнообразием: первый - Малая Азия; второй – Пиренейский полуостров; третий – Балканы.

Для оценки генетического сходства сортов из разных стран мира на основе частот аллелей были рассчитаны Евклидовы расстояния, и проведена кластеризация методом Ward's (рис. 2). В результате было выделено три кластера.

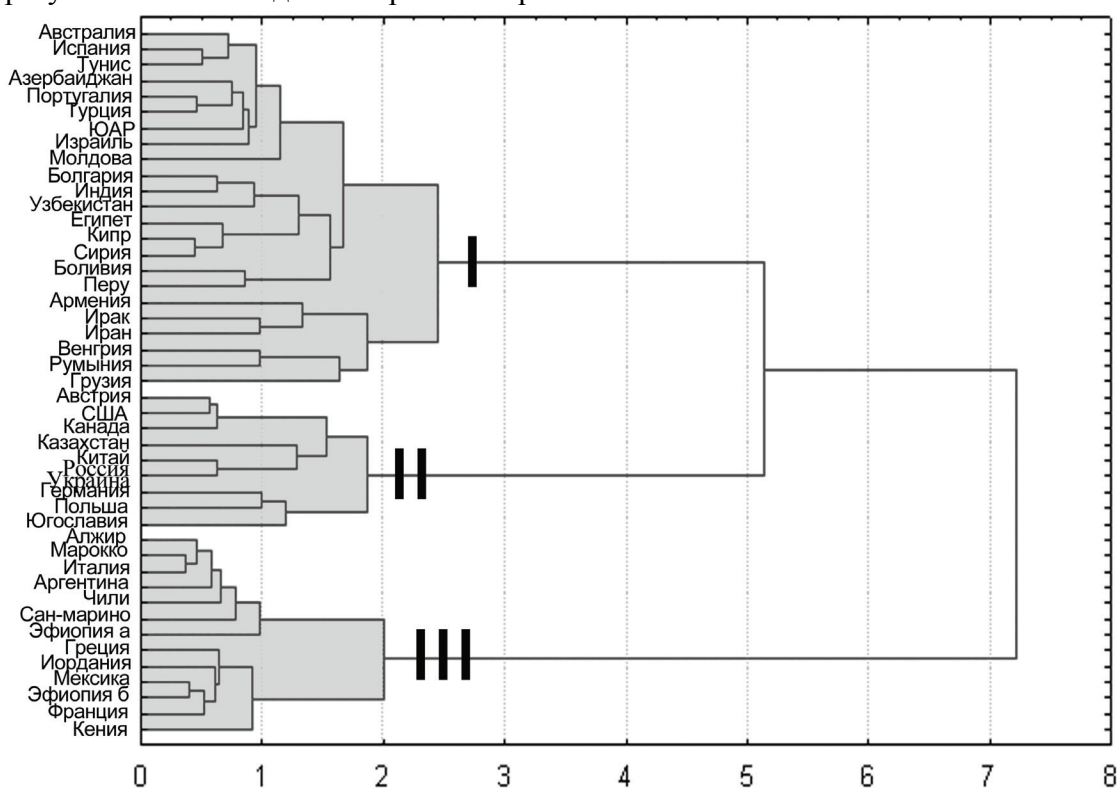


Рисунок 2. Дендрограмма, полученная кластеризацией методом Ward's Евклидовых расстояний, рассчитанных на основе частот аллелей глиадинкодирующих генов сортов твердой пшеницы из разных стран мира.

Первый кластер представлен, в основном, странами дуги плодородия и средиземноморья. В этих регионах культура твердой пшеницы имеет длительную историю возделывания и генетическое разнообразие велико. В среднем для сортов этого кластера  $H$  равен 0,64. Именно в сортах этих стран сохраняется разнообразие, здесь обнаружено большое число аллелей, в том числе эндемичных.

Второй кластер включает в себя страны, в которых распространены твердые пшеницы волжской степной группы. В него входят Россия, Украина, Казахстан, Китай, Польша, Югославия, Германия США и Канада. Твердые пшеницы СССР послужили основой культуры твердой пшеницы в США и Канаде, что объясняет генетическую близость сортов этих стран.  $H$  равен 0,5, что свидетельствует о среднем уровне разнообразия.

Третий кластер составляют средиземноморские страны, Мексика, Чили, Аргентина, а также Эфиопия и Кения. Генетическое сходство твердых пшениц этих стран, скорее всего, обусловлено селекционным процессом, в котором активно участвовали средиземноморские сорта, а также сорта и линии, созданные в СИММУТ. Этим сортам свойственно невысокое генетическое разнообразие (в среднем  $H=0,42$ ). Видимо, сокращение разнообразия в этом случае связано с жестким отбором, ведущимся в СИММУТ.

Таким образом, в первый кластер попали страны, где возделывание твердой пшеницы ведется издавна и в сортах которых сохраняется высокий уровень генетического разнообразия. Второй кластер составляют страны, в которых распространены твердые пшеницы волжской степной группы, их разнообразие ниже, чем в сортах первого кластера. К третьему кластеру относятся страны, использующие сорта и линии твердой пшеницы, созданные в селекционном центре СИММУТ. Они имеют самый низкий показатель генетического разнообразия, что, вероятно, объясняется жестким отбором на хозяйственно важные признаки.

#### **Выводы**

1. Мировое разнообразие твердой пшеницы достаточно высоко и по числу идентифицированных аллелей глиадинкодирующих генов сопоставимо с мягкой пшеницей.
2. Для сортов твердой пшеницы можно выделить три региона с высоким генетическим разнообразием: Малая Азия, Пиренейский полуостров и Балканы.
3. Выявлено три группы стран, сорта твердой пшеницы которых отличающихся по частотам аллелей и уровню генетического разнообразия: 1) страны средиземноморья и дуги плодородия; 2) страны, где возделываются сорта волжской степной группы; 3) страны, сорта которых созданы с использованием селекционного материала СИММУТ.

#### **Литература**

1. Драгович А.Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков - Дис. докт. биол. наук. - Москва: Иоген РАН. - 2008. - 317 с.
2. Кудрявцев А.М. Создание системы генетических маркеров твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) и ее применение в научных исследованиях и практических разработках - Дис. докт. биол. наук. - Москва: Иоген РАН. - 2007. - 305 с.

#### **Резюме**

Исследовано мировое разнообразие твердой пшеницы по аллелям глиадинкодирующих генов. Проанализировано 629 сортов из 45 стран. Впервые идентифицировано 60 аллелей. Показано, что локусы *Gli-A2<sup>d</sup>* и *Gli-B2<sup>d</sup>* обладают, большим разнообразием, чем *Gli-A1<sup>d</sup>* и *Gli-B1<sup>d</sup>*. Выявлено три группы стран, сорта твердой пшеницы которых отличаются как по частотам аллелей так и по уровню генетического разнообразия.

Досліджена світова різноманітність твердої пшениці по алелям гліадинкодууючих генів. Проаналізовано 629 сортів з 45 країн. Вперше ідентифіковано 60 алелів. Показано, що локуси *Gli-A2<sup>d</sup>* і *Gli-B2<sup>d</sup>* мають більшу різноманітність, ніж *Gli-A1<sup>d</sup>* і *Gli-B1<sup>d</sup>*. Виявлено три групи країн, сорти твердої пшениці яких відрізняються як за частотою алелів так і за рівнем генетичного різноманіття.

The world genetic diversity of durum wheat gliadin alleles was studied in 629 cultivars from 45 countries. 60 alleles of the gliadin coding loci were discovered firstly. The higher level of genetic diversity for *Gli-A2<sup>d</sup>* and *Gli-B2<sup>d</sup>* loci then for *Gli-A1<sup>d</sup>* and *Gli-B1<sup>d</sup>* was demonstrated. Three groups of countries which have different allele's frequencies and level of genetic diversity of durum wheat cultivars were revealed.

**МИХАЙЛОВ В.Г., ЩЕРБИНА О.З., ПАРФЕНЮК О.В.**  
ННЦ «Институту землеробства УААН»