

УДК 581.19:582.542.1(477.75+470.56)

В. И. Авдеев, А. Ж. Саудабаева

Новые данные по белковым маркерам ряда дикорастущих видов злаков Крыма и Приуралья

С использованием метода вертикального гель-электрофореза запасных белков-проламинов у ряда дикорастущих видов злаков (*Poaceae Barnh.*), произрастающих в Приуралье и Крыму, проведен биосистематический анализ. При этом в 2013—2014 гг. были выявлены изменения в формулах проламинов, вызванные влиянием экологических факторов.

Ключевые слова: Крым, Приуралье, дикорастущие злаки, спектры проламинов.

На обширных просторах степей Евразии произрастают в различных ее регионах не только близкие рода, но и ряд видов. Эволюция их была разной, что связано с особенностями истории этих регионов. Так, если на территории Приуралья флора сформировалась в довольно стабильных условиях развития юго-восточной части Восточноевропейской (Русской) платформы, то на территории древней Понтической суши, частью которой стал современный Крымский полуостров, происходили процессы платформенного развития, затем геологически быстрые процессы орогенеза и, напротив, погружения основной части Понтической суши. В результате названных процессов возникли горы, затем образовалось Черное море. В приморской части южного берега Крыма сохранилась часть древнесредиземноморской флоры, а в горах и на равнине развивались различного типа степи, несущие древнюю и пришлую флору [1, 2 и др.]. Поэтому всегда представляло большой научный интерес сравнительное изучение степной флоры Крыма (приморской, равнинной частей, горных степей — яйл) и северных степных территорий не только с помощью обычных ботанических методов, но и молекулярных маркеров. Это позволяет быстро оценить степень участия в этих флорах древнесредиземноморских видов или же видов, имеющих северное (бореальное) происхождение. Кроме того, использование молекулярных (белковых) маркеров дает возможность выявить уровень генетического разнообразия и экологической изменчивости изучаемых видов, что имеет значение для их практического использования. В данной статье опубликована только часть полученных данных. Поскольку они оригинальные, в последующем будут приведены все подобные сведения.

Семена злаков (зерновки) собирали в состоянии полной зрелости в 2013—2014 гг. в Оренбурге (Приуралье, рис. 1) и в приморской части Крыма (юг Европы, г. Ялта, г. Севастополь и их окрестности). Для анализа запасных белков семян (проламинов) методом вертикального гель-электрофореза и последующего написания формул этих белков использовали общепринятую международную методику ISTA в модификации ВНИИР им. Н. И. Вавилова; в качестве маркера на электрофореграммах использовали запасные белки семян гексаплоидной мягкой пшеницы сорта Мироновская 808 (*Triticum aestivum L.*; $2n = 42$) [3, 4]. При написании формул проламинов степень яркости их полипептидных компонентов выражали следующим образом: курсив — яркость слабая, 1 балл; прямой (обычный) шрифт — яркость средняя, 2 балла; полужирный шрифт — яркость сильная, 3 балла [5]. Названия таксонов семейства злаков (*Poaceae Barnh.*) давали по системе А. А. Цвелева [6]. Важно отметить, что внутри всех изученных видов злаков получены только однотипные (моморфные) спектры проламиновых компонентов.

© Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж., 2014



Рис. 1. Участок степи в г. Оренбурге, где собирали образцы семян. На переднем плане — ассоциация житняка гребенчатого (*Agropyron cristatum ssp. cristatum*) с сопутствующим разнотравьем

В работах предшественников [4] есть данные по белковым маркерам у пшеницы белотической. Из этих данных следует, что в ее спектрах содержатся 13—16 компонентов, что на 3—5 компонентов меньше, чем получено в наших исследованиях. Из данных таблицы 1 видно, что в изученных спектрах ω -зона имеет 4 полипептида, имеющих у видов трибы пшеницевых (от компонента № 2 до компонента № 6). В прежних данных [4] были обнаружены 2—5 таких компонентов, при этом отсутствовал компонент $\omega 2$. Но в наших исследованиях не обнаружен компонент $\omega 3$. В зоне же γ -полипептидов были выявлены 3—4 компонента, в прежних данных обнаружены только 1—4. В β -зоне найдены 5—6 компонентов, что на 2—3 компонента больше, чем в прежних данных, причем компонент $\beta 1$ является очень редким. Более или менее полное сходство с прежними сведениями существует в α -зоне, однако компонент $\alpha 5$ является обычным в полученных нами спектрах (см. табл. 1).

Впервые изучены особи этой пшеницы с разной окраской колоса. Можно заметить, что черноколосые особи четко отличаются от двух остальных типов особей отсутствием сильного компонента $\omega 2$, слабых компонентов $\gamma 1$ (но есть слабый компонент $\gamma 5$) и $\beta 1$, а компоненты $\gamma 2, 2_3$ обладают только лишь слабой интенсивностью. Все особи с пигментированным колосом (красной, черной окраски) не содержат среднего по интенсивности компонента $\beta 3_1$ (см. табл. 1), свойственного только белоколосым особям. Из этих данных можно сделать вывод о генетических различиях особей с разной окраской колоса. Так, у пшеницы-двузернянки *{Triticum dicoccon (Schrank) Schuebl. s.l. (2n = 28) [6]}*, чаще всего называемой *Triticum dicocum*, и ряда других видов белая окраска колоса контролируется только рецессивным аллелем, черная и красная окраска — двумя доминантными аллелями гена, при этом черная окраска доминирует над красной окраской. В итоге у видов пшеницы один и тот же ген окраски колоса представлен тремя разными аллелями [7].

В современной литературе указывается, что компоненты ω89 маркируют хромосому 1D, полученную от эгилопса — *Aegilops L.* [4]. Пшеница беотическая, не имея генов эгилопса, является «чистой» пшеницей, что подтверждают наши данные. Однако эти компоненты, особенно ω8, содержатся в спектрах видов из различных триб злаков (в том числе мортука пшеничного), что говорит о том, что компоненты ω89, а также ω246 являются древними для целого ряда их родов [8, 9]. Касаясь мортука пшеничного, отметим следующее. Ареал его охватывает районы Южной и Восточной Европы, Кавказа, Малой Азии, северо-запада Передней Азии, Южного Урала, Средней Азии (кроме Памира), юга Сибири и до запада Центральной Азии (Джунгария) и Гималаев. Виды рода мортука на юго-западе доходят до севера Африки [6]. Ареал мортука пшеничного в целом совпадает с ареалом и экологией рода *Aegilops* [6, 9]. Мортука пшеничный имел возможность гибридно получить от эгилопса компонент ω8. Однако обращает на себя внимание сильное сходство спектров полипептидов мортука пшеничного с диплоидными видами — ячменем Невского (также имеющего только лишь компонент ω8) и особенно с пшеницей беотической, но у нее, как отмечалось, нет этого компонента [8; см. табл. 1]. Поэтому род мортука, как и древнейший ячмень [10, 11], зародились в субтропических степях на западе Евразии (так же как и древний род *Triticum*), причем задолго до начала формирования более молодого рода эгилопс [9].

Таблица 1

Формулы проламинов запасных белков семян у дикорастущих видов злаков (2013 и 2014 гг.)

Названия полипептидных компонентов в проламиновом спектре				
БП	α-полипептиды	β-полипептиды	γ-полипептиды	ω-полипептиды
Пшеница беотическая — <i>Triticum beoticum</i> Boiss. (2n = 14), Крым, близ г. Севастополя, 2013 г.				
белоколосые особи				
	23456 ₁ 7 ₁	23 ₁ 3 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	12 ₂ 2 ₃	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃
красноколосые особи				
	23456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	12 ₂ 2 ₃	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃
черноколосые особи				
	23456 ₁ 7 ₁	123 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 2 ₃ 4 ₂ 5	24 ₂ 6 ₃
Мортука пшеничный — <i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski (2n = 14), г. Оренбург, 2014 г.				
	2456 ₁ 6 ₃ 7 ₁	23 ₁ 3 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁
Костер растопыренный — <i>Bromus squarrosus</i> L. (2n = 14)				
Приуралье, г. Оренбург, 2014 г.				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₁ 10 ₂
Крым, близ п. Гурзуф, 2013 г.				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₁ 10 ₂
Неравноцветник кровельный — <i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski (2n = 14)				
Приуралье, г. Оренбург, 2014 г.				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂ 5 ₂	12 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 4 ₃ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂
Крым, близ п. Гурзуф, 2013 г.				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂ 5 ₂	12 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 4 ₃ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂

Ранее у злаков в культуре (пшеница, ячмень) по годам была выявлена изменчивость спектров проламинов [5]. При повторном изучении тех же видов в Оренбурге на одних

и тех же популяциях в 2014 г. также была обнаружена эта экологическая изменчивость спектров. Так, например, у мортука пшеничного, относящегося к подтрибе пшеницевых (*Triticinae Trin. ex Griseb.*), в обычный жаркий 2013 г. в спектрах найдены 15 [8], а в холодный 2014 г. — 22 компонента (табл. 1). Это обнаруженное явление обусловлено экологически нестабильной частью генома [12], и у этого вида мортука она составляет 32%. В спектрах мортука в 2014 г. появились новые компоненты ω_2 , $\gamma_{4,5}$, $\beta_{3,4,5}$ и α_5 . Другими словами, в более прохладные годы у видов полнее выявляется генетический состав запасных белков семян. В аномально жаркий и засушливый 2010 г. у культивируемых местных оренбургских форм абрикоса (род *Armeniaca Scop.*), двудольного растения, в спектрах исчезли 9—19% прежних компонентов [13, 14], отражающих, таким образом, нестабильную часть генома абрикоса. На эту особенность ранее не обращали должного внимания.

Возникли изменения по годам и в спектрах костра растопыренного в одной и той же популяции (табл. 1). Обычно в ω -зоне у злаков не отмечается компонента 10_1 . Но у этого вида он явно выражен, причем как в Оренбуржье в 2014 г., так и в Крыму в 2013 г. Кроме этого компонента, в Оренбуржье в 2014 г. в сравнении с 2013 г. [8] отмечены в спектрах следующие изменения. Ослабла интенсивность в ω -зоне всех компонентов (от № 4 до № 10), но компонент ω_2 усилился. В γ -зоне усилена интенсивность компонента 5, однако ослаблен компонент 4_2 , появился интенсивный новый компонент 2_3 . В β -зоне также появился среднеинтенсивный компонент 5_2 , а изменений не произошло в α -зоне. Если в 2012 г. у этого вида злака из трибы костровых (*Bromeae Dum.*) был 21 компонент [8], то в 2014 г. их стало 24 (табл. 1), т.е. нестабильная часть генома составляет уже 12% (в 2,7 раза меньше, чем у мортука пшеничного). Компонентов фракции быстрых полипептидов (БП) во все годы у всех этих изученных видов не было обнаружено. Это говорит о глубокой эволюционной древности этих растений [11].

У одних и тех же видов, растущих в Крыму и Оренбуржье, также были отмечены различия по спектру проламинов. Если взять, например, 2013 г., то у костра растопыренного, росшего в Оренбуржье, обнаружен 21 компонент [8], а в условиях южного берега Крыма (п. Гурзуф) — 24 компонента. При этом в Крыму усилился компонент $\omega_{4,2}$, но ослаб компонент $\omega_{6,3}$, в зонах γ и α также возникли ослабления или, наоборот, усиления компонентов (см. табл. 1). Более географически стабилен спектр у вида *Anisantha tectorum*, имеющего крупный ареал в Евразии — от юга Скандинавии и всей Европы, по всей Средней Азии и всему Кавказу, в Малой и Передней Азии, Джунгарии, на юге Сибири, далее на юго-восток — до Японии, Гималаев [6]. В целом у изученных двух видов — *Bromus squarrosus*, *Anisantha tectorum* — выявлены в обоих регионах Евразии по 24 компонента, но существуют некие особенности, указанные выше. Все это говорит о высокой генетической близости изученных видов злаков, растущих в столь разных эколого-географических условиях.

В заключение авторы выражают благодарность кандидату биологических наук Л. Э. Рыфф и соискателю Р. Р. Волошину (Государственный Никитский ботанический сад) за предоставление для исследований семян злаков.

Список использованной литературы

1. Вульф Е. В. Историческая география растений. М.; Л. : АН СССР, 1944. 648 с.
2. Шлезингер А. Е. Черноморская впадина — глубочайший молодой провал на поверхности Земли // Природа. 1978. № 5. С. 88—94.
3. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. акад. РАСХН В. Г. Конарева. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2000. 188 с.

4. Теоретические основы селекции / под ред. акад. ВАСХНИЛ В. Г. Конарева. Т. 1. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. М. : Колос, 1993. 448 с.
5. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж., Красавин В. Д. Состав проламинов у ряда культивируемых злаков Оренбуржья и проблемы белкового маркирования // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 5. С. 25—29.
6. Цвелев А. А. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
7. Спирин Ю. А. Характер наследования количественных и качественных признаков при гибридизации *T. durum Desf.* с другими видами пшеницы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1973. 30 с.
8. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Белковые маркеры ряда дикорастущих злаков Оренбуржья и проблемы биосистематики // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 1 (9). С. 7—11. URL: <http://www.vestospu.ru>
9. Авдеев В. И. Молекулярно-биологические аспекты ареаловедения видов подтрибы пшеницевых // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 1—8. URL: <http://www.vestospu.ru>
10. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1998. 376 с.
11. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poa-seae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 2. С. 59—65.
12. Авдеев В. И., Комар-Темная Л. Д., Саудабаева А. Ж. Белковые маркеры ряда южных декоративных культиваров косточковых плодовых растений [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 3 (7). С. 1—13. URL: <http://www.vestospu.ru>
13. Авдеев В. И. Биоэкологические и морфологические связи маркеров запасных белков семян у культиваров абрикоса // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 2. С. 241—246.
14. Саудабаева А. Ж. Формовое разнообразие на юго-востоке, молекулярно-биологические особенности *Armeniaca Scop.* Оренбуржья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2013. 20 с.

Поступила в редакцию 15.08.2014 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

Саудабаева Алия Жоньсовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru

UDC 581.19:582.542.1(477.75+470.56)

V. I. Avdeev, A. J. Saudabayeva

New data on the number of protein markers of wild grasses in the Crimea and Cisurals

The biosystematic analysis was conducted with the method of vertical gel electrophoresis of storage prolamines in a number of wild grasses (*Poaceae* Barnh.) native to Cisurals and the Crimea. At the same time 2013—2014 saw the changes in prolamine formulas caused by the influence of environmental factors.

Key words: the Crimea, Cisurals, wild grasses, prolamine spectra.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

Saudabayeva Aliya Zhonysovna, Candidate of Biological Sciences, Research Associate
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru