

УДК 581.527.2:581.9(235.21)

В. И. Авдеев

А. Ж. Саудабаева

Белковые маркеры ряда дикорастущих злаков Оренбуржья и проблемы биосистематики

Впервые изучен в плане биосистематики полипептидный состав проламинов семян у дикорастущих злаков (*Poaceae Barnhart*) из триб пшеницевых, костровых, овсовых, мятликовых, ковылевых, растущих на территории Оренбуржья (Приуралье).

Ключевые слова: виды подтрибы пшеницевых, белковые маркеры, проблемы систематики.

В настоящее время молекулярные методы стали широко применяться в биосистематике растений. Анализ данных по запасным белкам семян злаков показал, что перспективными являются иммунохимические маркеры [1]. Что же касается широко известных электрофоретических полипептидных маркеров, то данные на этот счет в литературе имеются [2], но они явно недостаточные. В этой связи были начаты работы по изучению этого типа маркеров на различных видах культивируемых злаков (*Poaceae*) из триб пшеницевых (*Triticeae Dum.*) и просовых (*Paniceae R. Br.*). Для этого использовали общепринятые во ВНИИР им. Н. И. Вавилова методики [2, 3]. Из дикорастущих видов злаков исследованы полипептидные спектры 14 видов из триб костровых (*Bromeae Dum.*), овсовых (*Aveneae Dum.*), мятликовых (*Poeae R. Br.*), ковылевых (*Stipeae Dum.*) и пшеницевых, среди них отдельно изучали спектры особей мятлика лугового (*Poa pratensis L.*), имеющих различные типы метелки. В работе использовали систему злаков, данную в монографии Н. Н. Цвелева [4]. С учетом близости по спектрам к пшеницевым сорного и культивируемого проса — *Panicum miliaceum L. s.l.* [2, 4] сведения по этому растению взяты для сравнения (табл. 1).

Ранее, используя имеющиеся данные по биохимии семян, их белковым маркерам, биогеографии видов, ряд других показателей, были в общих чертах определены эволюционный возраст, степень родства, история ареалов многих родов злаков [1, 5, 6]. Теперь же есть возможность с учетом вновь проведенных исследований (табл. 1) уточнить биосистематику для ряда родов и видов.

Из злаков, пожалуй, самыми неизученными являются роды и виды трибы ковылевых, хотя они являются важнейшими эдификаторами степной флоры. В ранней работе [6] показано, что роды ковылевых имеют различный возраст. Род ковыль (*Stipa L.*) является по возрасту довольно молодым, так как, например, он отсутствует в горах Восточной и Южной Африки, где произрастают многие виды умеренной зоны Евразии. Лишь один или два вида ковыля заходят из Евразии на север Африки (горы Атласа), т. е. их ареалы приурочены к Области Древнего Средиземноморья (ОДС). Изученный ковыль Лессинга (табл. 1) не имеет быстрых полипептидов (БП), что говорит о его древности. На это же указывает и его принадлежность к секции «бородатокосыльников» (*Barbatae Junge*), т. е. к генетически одной из исходных секций ковыля [6]. Этот же вид в зоне ω-полипептидов не содержит компонентов в позициях от 7 до 10, которые свойственны пшеницевым и даже древнему роду просо [5; см. табл. 1]. Таким образом, *Stipeae* — обособленная [4] и не более чем средневозрастная секция, в составе которой наиболее древними являются роды ломкоостник — *Piptatherum Beauv.* и чий — *Achnatherum Beauv.* Возраст рода *Stipa*

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

составляет около 30 миллионов лет, возник он в конце эпохи олигоцена третичного периода [6].

Таблица 1

Формулы проламинов запасных белков семян у дикорастущих видов злаков
(Приуралье, запад Оренбургской области, 2013 г.)

Названия компонентов полипептидов в проламиновом спектре				
БП	α-полипептиды	β-полипептиды	γ-полипептиды	ω-полипептиды
Ковыль Лессинга — <i>Stipa lessingiana ssp. lessingiana</i>				
	2457 ₁	5 ₂	2 ₃	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃
Овсяница бороздчатая — <i>Festuca valesiaca ssp. sulcata (Hack.) Schinz et R. Keller</i>				
106872	123456 ₁ 6 ₂ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 3425	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂
Овсяница овечья — <i>Festuca ovina ssp. ovina</i>				
106872	123456 ₁ 6 ₂ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 3425	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂
Мятлик луговой — <i>Poa pratensis L.</i> , особи ранние, со сжатой односторонней метелкой				
74	12456 ₁ 7 ₁	3 ₂		
Мятлик луговой — <i>Poa pratensis L.</i> , особи среднесозревающие, с промежуточной по форме метелкой				
4	12456 ₁ 6 ₃	3 ₂		
Мятлик луговой — <i>Poa pratensis L.</i> , особи позднеспелые, с развесистой метелкой				
4	12456 ₁ 6 ₃	3 ₂		
Тонконог (келерия) гребенчатый, или стройный — <i>Koeleria cristata (L.) Pers.</i>				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	
Тонконог (келерия) жестколистный — <i>Koeleria sclerophylla ssp. sclerophylla</i>				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	
Просо сорное и посевное — <i>Panicum miliaceum L. s.l.</i> [3]				
	125 ₂ 6 ₁ 6 ₂ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 2 ₃ 34 ₂ 5	6 ₂ 6 ₃ 7 ₂ 8 ₁ 9 ₂ 9 ₃ 10 ₂
Моргук пшеничный — <i>Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski</i>				
	246 ₁ 6 ₃ 7 ₁	23 ₂ 4 ₂	2 ₂ 2 ₃ 3	4 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁
Житняк ломкий, или сибирский — <i>Agropyron fragile (Roht) Candargy</i>				
74	12356 ₃ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃
Житняк пустынный — <i>Agropyron desertorum (Fisch. ex Link) Schult.</i>				
	123456 ₃ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃
Житняк гребневидный — <i>Agropyron cristatum (L.) Beauv. s.l.</i>				
	123456 ₃ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃
Житняк гребенчатый — <i>Agropyron cristatum ssp. cristatum</i>				
	2456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂	2 ₂ 34 ₂	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂
Пырей ползучий — <i>Elytrigia repens ssp. repens</i>				
	456 ₁ 7 ₁	3 ₂ 4 ₂ 5 ₂	2 ₂ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂
Ячмень Невского — <i>Hordeum brevisubulatum ssp. nevskianum (Bowd.) Tzvel.</i>				
	456 ₁ 7 ₁	23 ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂	2 ₃ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁
Костер растопыренный — <i>Bromus squarrosus L.</i>				
	2456 ₁ 7 ₁	234 ₁ 4 ₂	2 ₂ 34 ₂ 5	24 ₂ 6 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂

Примечание. В названии полипептидов обозначена курсивом их слабая интенсивность, 1 балл; обычным шрифтом — средняя интенсивность, 2 балла; полужирным шрифтом — сильная интенсивность, 3 балла (см. [5]). Все остальные обозначения в названии полипептидов являются общепринятыми в молекулярной биологии [2, 3].

В современной системе злаков [4] к трибе мятликовых относят подтрибы овсянице-вых (*Festucinae C. Presl.*), мятликовых (*Poinae Stapf*), хотя по маркерам белков они сильно различаются. Эта триба считается древней, но виды мятлика и особенно овсяницы содержат БП (табл. 1). Эти данные не подтверждают того, что виды мятликовых лишены ω -полипептидов [2]. Их нет только у мятлика лугового с его беднейшим спектром, а изученные виды овсяницы имеют как ω -полипептиды, так и БП, а также все другие компоненты. У мятлика лугового в популяциях преобладают особи с рано созревающими и сжатыми метелками, судя по спектру БП, их можно считать эволюционно более молодыми. Спектры же овсяниц за счет сложного состава выглядят гибридными. Известно [2], что виды овсяницы гибридизируют с видами плевела (*Lolium L.*) и могли занять тем самым от плевела часть низкомолекулярных компонентов (например, БП). Видимо, по этой причине вид овсяница гигантская [*Festuca gigantea (L.) Vill.*], содержащий гены плевела [2], имеет только низкомолекулярные компоненты. Древним же видам овсяницы из секции *Festuca* была изначально свойственна богатая зона ω -полипептидов. Из них у овсяниц бороздчатой и овечьей спектры проламинов оказались весьма сходными (табл. 1). Таким образом, из названных подтриб мятликовых древнейшей является подтриба овсянице-вых, возникшая в середине эпохи олигоцена, около 35 миллионов лет назад [6] или немного ранее. Но виды мятлика, имеющие крупные ареалы в Евразии и Северной Америке, зародились позднее, видимо, начиная с эпохи миоцена (30...25 миллионов лет назад).

Значительно различаются по белковым маркерам тонконоги (келерии) гребенчатый и жестколистный (триба овсовых) и костер растопыренный (триба костровых). У костра четко выражена зона ω -полипептидов, тогда как у обоих видов келерии, чрезвычайно близких между собой, ее вовсе нет (табл. 1). Что же касается вида цингерия Биберштейна (триба овсовых), в спектре которой в основном присутствуют БП [2], то это молодой вид-анеуплоид из ОДС [6]. Из системы злаков следует, что триба овсовых является очень крупной [4], в этой связи она нуждается в более подробном исследовании по белковым маркерам. Кроме цингерии Биберштейна в этой трибе изучены еще 4 вида луговика (или щучки), райграса, келерии, полевицы [7]. У них всех нет ω -полипептидов, но выражена зона БП, что позволяет считать их сравнительно молодыми видами. Судя по этим данным [7], исследованный костер трясуновидный, растущий на западе Евразии [4], является довольно древним видом.

Нужно обратить внимание на тот факт, что из подтрибы пшеницевых к пшеницам по формуле проламинов близок диплоидный вид ($2n = 14$) мортук пшеничный — *Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski*, имеющий крупный ареал на западе Евразии (кроме территории Памира). В зоне ω -полипептидов у него отсутствуют «пшеничные» и, отчасти, «ячменные» компоненты $\omega 910$ (но есть компонент $\omega 8$), а в зонах γ - и β -полипептидов нет обычного для них компонента 5 (табл. 1). Учитывая, что все эти компоненты имеются и у видов овсяницы, можно заключить, что мортук — один из древних родов подтрибы пшеницевых. По доле серы в семенах [8] другой вид мортука — *Eremopyrum distans (C. Koch) Nevski* ($2n = 14$ и 28), растущий от севера Африки до южной части Евразии с Закавказьем и Памиром, — необходимо считать средневозрастным таксоном [6]. Компонент $\omega 8$ в сочетании с компонентом $\omega 9$ ныне рассматривают в качестве маркера хромосомы 1D эгилопса [2]. Мортук же мог получить маркер $\omega 8$ от эгилопса, или этот компонент является очень древним и общим полипептидом не только для подтрибы пшеницевых, но и для целого ряда других злаков. Так, например, компонент $\omega 8$ содержится в геноме довольно отдаленных между собой таксонов злаков: у дикорастущих костра растопырен-

ного ($2n = 14$), ячменя Невского [*Hordeum brevisubulatum* ssp. *nevskianum* (Bowd.) Tzvel.; $2n = 14$], у проса сорного и посевного ($2n = 36$), культивируемых видов пшеницы ($2n = 28$ и 42) и ячменя ($2n = 14$) [5; табл. 1].

В литературе приводятся проламиновые формулы видов и культиваров пшеницы-одnozернянки (*Triticum monosocum* L.; $2n = 14$), пшениц беотической и Урарту, ржи, эгилопса, ячменя, проса [2, 5, 9, 10 и мн. др.]. По этим данным, пшеница беотическая в ω -зоне содержит в разных сочетаниях компоненты 34567, пшеница Урарту — только компонент 6 и (или) компоненты 45679, тогда как многие образцы одnozернянки имеют еще и дополнительные компоненты $\omega 12810$, при этом компоненты $\omega 689$ являются полиморфными. Анализ этих данных показывает, что исходным видом, более «чистым», является пшеница Урарту, у которой отсутствуют компоненты-секалины $\omega 234$, маркирующие хромосому 1R генома ржи и содержащиеся, например, в ряде сортов мягкой (*Triticum aestivum* L.; $2n = 42$) и твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.; $2n = 28$). Компоненты $\omega 234$ вместе или порознь есть также у ячменя, эгилопса, но их совсем нет у пшеницы Урарту и проса. Такие компоненты — следствие интрогрессий, часто происходящих у злаков. В сортах твердой тетраплоидной пшеницы присутствуют компоненты $\omega 23468$ (но, заметим, нет компонента $\omega 9$) или имеются лишь компоненты $\omega 246$, что может подтверждать представления о чисто «пшеничном» происхождении тетраплоидных пшениц или же о неких двух различных исходных геномах пшеницы [9, 11].

Образцы пшениц мягкой, беотической, одnozернянки были изучены ДНК-маркерами (RAPD, ITE). Из этих данных [12] можно заключить, что только пшеницы одnozернянка и беотическая чрезвычайно близки, различаясь лишь некоторыми минорными фрагментами ДНК. Другими словами, эти ДНК-маркеры не могут четко выявлять «чистые» и гибридные таксоны. Учитывая же данные по белковым маркерам, можно полагать, что по меньшей мере компоненты $\omega 910$ были, как это обычно считают, приобретены интрогрессивно от видов пырея, эгилопса и т.п., но они имеются и у проса. Проблема, следовательно, заключается в том, чтобы установить для мортука, пшеницы, пырея, житняка и всех других таксонов трибы пшеницевых эволюционно исходные геномы и конкретные виды-доноры, которые участвовали в гибридизации.

Интересен анализ белковых маркеров у изученных видов пырея, житняка (табл. 1). Хорошо видно, что эти растения взаимно близки по спектрам, причем только житняк гребенчатый и пырей ползучий имеют слабый компонент $\omega 10_2$. Этот же компонент, но разной интенсивности, содержат виды овсяницы, просо, костер растопыренный (табл. 1). Кроме того, установлено, что у мягкой пшеницы такие компоненты, как $\omega 8_1 9_1 9_3 10_2$, являются маркерами высокой морозостойкости этих растений [5, 13]. Помимо ряда сортов мягкой пшеницы [5], эти 4 компонента присущи костру растопыренному, житняку гребенчатому, пырею ползучему, овсяницам бороздчатой и овечьей (см. табл. 1). Поэтому в дальнейшем также есть смысл у названных пяти и других видов злаков выявить связь с морозостойкостью этой группы ω -полипептидов.

Список использованной литературы

1. Авдеев В. И. Молекулярно-биологические аспекты ареаловедения видов злаков подтрибы пшеницевых [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 1—8. URL: <http://www.vestospu.ru>
2. Теоретические основы селекции / под ред. акад. В. Г. Конарева. Т. 1 : Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. М. : Колос, 1993. 448 с.
3. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. акад. В. Г. Конарева. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2000. 188 с.
4. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.

5. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж., Красавин В. Д. Состав проламинов у ряда культивируемых злаков и проблемы белкового маркирования // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 5 (43). С. 25—29.
6. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poa-seae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 2 (22). С. 59—65.
7. Конарев А. В., Семихов В. Ф., Примаков С. П., Арефьева Л. П. О составе спирторастворимой фракции белков семян злаков // Сельскохозяйственная биология. 1984. № 7. С. 13—16.
8. Мирошниченко Ю. М., Мирошниченко А. Ю. Влияние географических факторов на химизм растений в степях Афро-Азиатской аридной области // Генетические растительные ресурсы России и сопредельных государств. Оренбург : Димур, 1999. С. 54—55.
9. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М. : Наука, 1985. 272 с.
10. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1998. 376 с.
11. Мак Кей Дж. Род *Triticum* и его систематика // Вавиловское наследие в современной биологии. М. : Наука, 1989. С. 170—185.
12. Маллабаева Д. Ш., Игнатов А. Н., Шейко И. А., Исиков В. П., Гелюта В. П., Бойко Н. Г., Серяпин А. А., Дорохов Д. Б. Использование *RAPD* и *ITE* молекулярных маркеров в изучении генетической структуры крымской популяции *T. boeoticum* Boiss. // Цитология и генетика. 2007. № 3. С. 62—71.
13. Губарева Н. К., Алпатьева Н. В. К вопросу об использовании белковых маркеров в оценке морозостойкости озимой мягкой пшеницы // Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 31—34.

Поступила в редакцию 01.02.2014 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 581.527.2:581.9(235.21)

V. I. Avdeev
A. Z. Saudabaeva

Protein markers of a number of wild cereals in Orenburg region and problems of biosystematics

The authors are the first to have used the biosystemic approach to study polypeptide composition of prolamines of wild cereals (*Poaceae* Barnhart) among the tribes of *Triticeae* Dum., *Bromeae* Dum., *Aveneae* Dum., *Poeae* R. Br., *Stipeae* Dum., growing in Orenburg region (Cisurals).

Key words: types of *Triticeae* subtribe, protein markers, problems of systematics.

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