

УДК [577+575.17]:582

В. И. Авдеев**К проблеме использования современных методов в систематике растений**

В статье рассматриваются актуальные проблемы, возникающие в систематике растений при использовании современных методов научного исследования и интерпретации полученных результатов.

Ключевые слова: фитосистематика, методы исследования, актуальные проблемы.

В настоящее время в систематике растений как составной части ботаники активно используют новейшие методы, связанные с изучением генетической структуры таксонов (родов, видов и т.д.). В частности, здесь применяют метод белковых маркеров как технологически простой, но надежный, позволяющий быстро получить необходимые результаты. Следует сказать, что этот метод был изначально разработан для целей селекции, семеноводства. Как арбитражный метод он давно принят Международной ассоциацией по семенному контролю (ISTA) практически во всем мире ([1, 2] и мн. др.). Поскольку метод белковых маркеров позволяет не только выявлять генетический состав таксонов [1], но и уточнять их эволюционный возраст, то этот метод оказался исключительно ценным во флорогенетике, при реконструкции истории флор [3].

Хотя метод белковых маркеров имеет двойное назначение (селекция и семеноводство, с одной стороны, фитосистематика — с другой), он все же больше известен селекционерам, а не ботаникам. Поэтому как только об этом методе заходит речь, обычно предлагают способы идентификации, регистрации генов и связанных с ними разных хозяйственно ценных признаков у сортов, линий, популяций культивируемых и дикорастущих растений. Например, для анализа дикорастущих видов злаков предлагается хорошо известный метод регистрации повторяющихся блоков проламинов [4], который базируется в селекционной практике исключительно на контролируемом скрещивании с использованием гибридологического (менделевского) анализа потомства. Вполне естественно, что метод блоков не может быть использован для подопытных дикорастущих популяций овса, тонконога, мятлика и др., они генетически почти не изучены. В этом случае применимы лишь классические методы белкового маркирования, принятые в ISTA, с помощью которых изучают как самоопылители (пшеница и др.), так и виды-перекрестники (рожь), как культивары, так и самые различные дикорастущие виды ([1—3, 5, 6] и др.). Важно отметить, что с помощью этих методов выявлен представительный ряд видов злаков, имеющих в спектрах проламинов (фракции запасных белков семян) весьма значительную долю так называемых быстрых полипептидов (БП). Эти БП маркируют эволюционно молодые таксоны злаков, среди которых можно назвать рода *Poa* L. (мятлик), тонконог (*Koeleria* Pers.) и ряд др. (см. [1, 3, 5]). Именно методы ISTA на сегодня позволяют экспрессно оценивать генетическую общность и различие подопытных таксонов злаков и двудольных растений, развивать современную биосистематику растений. Ведь, как отметил известный биолог-эволюционист А. В. Яблоков [7], даже в отдаленном будущем не представляется возможным осуществить генетическое изучение большинства видов растений.

Метод белковых маркеров основывается на анализе электрофоретических спектров запасных белков семян. Главным образом в среде селекционеров возникло представление, что эти спектры являются обязательно полиморфными. Полагают, что даже два

© Авдеев В. И., 2016

растения одного вида, произрастающие в разных местах, в той или иной степени различаются между собой. Между тем более 40 лет назад в исследованиях отечественных и зарубежных ученых показано, что для природных популяций, гибридов, как и полиморфизм, столь же характерен и мономорфизм белков ([8, 9] и др.). В свое время, 25 лет назад, когда автор этой статьи только начинал исследования по электрофорезу глобулинов (запасных белков семян) у таксонов подсемейства сливовых (*Prunoideae Focke*), сотрудники ВНИИР им. Н. И. Вавилова были уверены, что у этих растений-перекрестников все генотипы (дикорастущие формы) должны так сильно различаться по спектрам, что нельзя выделить даже общие компоненты [10, с. 46—47]. Но первые же данные по электрофорезу белков выявили в популяциях лишь 1—4 типа спектров. Чем это обусловлено?

Во-первых, известно, что запасные белки семян кодируются лишь немногими полиаллельными генами [11], хотя и вот такая «горстка генов» контролирует важнейшие функции растений. Это, во-вторых, приводит к тому, что в процессе естественного отбора в природных условиях сохраняются немногие генотипы, обеспечивающие выживание в колеблющихся условиях среды. Особенно это было характерно для дикорастущих злаков, семена которых собраны внутри отдельных микропопуляций в Крыму [12]. 1—3 типа спектров проламинов выделены у видов эгилопса (*Aegilops L.*) в различных зонах Таджикистана [13].

Более 30 лет назад опубликовано крупное исследование по запасным белкам семян дикорастущих злаков; 24 вида из разных триб злаков были представлены мономорфными спектрами [5]. Весьма показательным является мономорфизм по запасным белкам-глобулинам семян у яблони туркменов (*Malus turkmenorum Juz. et M. Pop.*). У этого переднеазиатского вида изучали спектры семян особей, имеющих красную окраску лепестков цветка и кожицы плода, обычные особи без пигментации, формы с разной величиной и формой плода и т.п. Но во всех случаях спектры этих особей, столь различных по внешним признакам, между собой не различались [14]. Ю. П. Алтухов также объясняет белковый мономорфизм его чрезвычайно высокой адаптивной ценностью [8]. Другой же механизм мономорфизма — длительная модификация, т.е. сохранение в течение нескольких поколений в семенах гибридов только материнского белкового спектра. Этот механизм связывают с метилированием оснований ДНК в геноме опылителя [11].

Представление о белковом полиморфизме сформировалось в основном при изучении культивируемых растений. Так, за многие годы во ВНИИР им. Н. И. Вавилова исследованы 700 различных сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*), внутри которых содержались в общей сложности по 1—30 типов спектров проламинов [15]. В условиях Оренбуржья у сортов этой же пшеницы (Колос Оренбуржья, Пионерская 32, Оренбургская 105, Саратовская 90) по годам выявлено только по одному типу спектра, а у сортов ярового ячменя Натали, Оренбургский Совместный, Анна, Донецкий 8, Оренбургский 11 (*Hordeum vulgare L.*) их было 1—3 типа [16]. Таким образом, в природе и культуре у видов растений существует мономорфизм по белковым маркерам, выражен также и полиморфизм, наличие же лишь нескольких типов спектров представляет собой распространенный промежуточный вариант.

Частным случаем белкового мономорфизма можно считать идентичность спектров семян ряда видов-диплоидов и их гибридов-тетраплоидов. Пример — хорошо известные в саду диплоидная черешня [*Cerasus avium (L.) Moench.*] и ее аллотетраплоидное производное — культивированная вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris Mill.*), у которых часть сортов нельзя различить по белковым маркерам семян [17]. Этот феномен сходства по спектрам диплоидов и полиплоидов — серьезный недостаток метода белкового маркирования.

Нужно отметить и еще одну причину обнаружения «полиморфизма» по белковым маркерам. Дело в том, что на электрофореграммах у многих видов, сортов преобладают компоненты слабой интенсивности. Особенно часто это выражено у двудольных растений, где слабых компонентов бывает до 50—90%. При изучении электрофореграмм часть слабых компонентов не учитывают, что и дает мнимые различия между видами, сортами, формами.

Другим серьезным недостатком методологии белкового маркирования является игнорирование факта, что белковые маркеры как отражение фенотипа подвержены экологической изменчивости. Речь здесь идет о нестабильности по годам полипептидного состава запасных белков семян у культивируемых и дикорастущих злаков [12, 17]. Еще ранее это же явление было установлено у оренбургских местных форм абрикоса (*Armeniaca* Scop.), двудольного растения [18]. При этом доля нестабильных компонентов в спектрах колеблется у разных видов, сортов и форм от 4—10 до 30% и более.

Таким образом, представление о постоянстве по годам состава белковых маркеров явно устарело. Тем не менее у разных сортов, видов сохраняется в спектрах по разным годам «каркас» единых компонентов, что позволяет их успешно различать. И конечно же, можно поверить, что растут в Сибири сорта овса (*Avena* L.), имеющие редкий γ -компонент проламинов (авенинов), но, с другой стороны, нужно учитывать, что у целого ряда его сортов, растущих совсем в другой зоне, этого компонента не обнаружено [2, с. 26, 69]. Здесь сказываются особенности генотипов и влияние местных экологических условий. В этой связи встает вопрос: почему же должны обязательно совпадать спектры авенина у сортов или видов овса в одном регионе (например, в Сибири) с разными видами овса из Крыма, хорошо выверенными флористами местного Никитского ботанического сада?

Подведем итоги. В настоящее время благодаря использованию методов молекулярной биологии обнаружены факты, не согласующиеся с известными концепциями. К ним относятся существование по запасным белкам семян их мономорфных вариантов или крайне ограниченного числа спектров, явления длительной модификации и экологической нестабильности спектров. В ряде случаев различия между таксонами, культиварами возникают искусственно, в результате технической обработки электрофореграмм. Белковые маркеры как сигналы генетических систем перспективны не только в селекции культиваров, но и при решении сложных вопросов эволюции растений.

Список использованной литературы

1. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции / под ред. академика РАСХН В. Г. Конарева. Т. 1. Теоретические основы селекции. М. : Колос, 1993. 448 с.
2. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. академика РАСХН В. Г. Конарева. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2000. 188 с.
3. Авдеев В. И. Основы современного анализа степного флорогенеза. М. : Омега-Л ; Оренбург : Издат. центр Оренб. гос. аграр. ун-та, 2015. 184 с.
4. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М. : Наука, 1985. 272 с.
5. 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.
6. Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1998. 376 с.
7. Яблоков А. В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций // Вавиловское наследие в современной биологии. М. : Наука, 1989. С. 27—37.
8. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М. : Наука, 1983. 280 с.
9. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 400 с.
10. Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург : Издат. центр Оренб. гос. аграр. ун-та, 2012. 408 с.

11. Лутова Л. А., Проворов Н. А., Тиходеев О. Н., Тихонович И. А., Ходжайова Л. Т., Шишкина С. О. Генетика развития растений. СПб. : Наука, 2000. 539 с.
12. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж., Рыфф Л. Э., Мамадьюсупова М. Г. Белки-проламины ряда древних дикорастущих злаков [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2015. № 2 (14). С. 6—10. URL: http://vestospu.ru/archive/2015/articles/2_14_2015.pdf
13. Мамадьюсупова М. Г. Особенности биохимических показателей у пшеницы и ее диких сородичей, произрастающих в разных зонах Таджикистана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 2014. 22 с.
14. Авдеев В. И. Белковые маркеры ряда видов подсемейства *Maloideae* Focke // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 1. С. 8—14.
15. Алпатьева Н. В., Губарева Н. К. Белковые маркеры в изучении биоразнообразия, генетической целостности и хозяйственно ценных признаков озимой мягкой пшеницы // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий : материалы междунар. конф. Оренбург : ОГПУ, 2001. С. 59—60.
16. 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.
17. Авдеев В. И. Проблемы и перспективы белкового маркирования дикорастущих видов растений // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург : ОГАУ, 2002. С. 21—31.
18. Авдеев В. И. Биоэкологические и морфологические связи маркеров запасных белков семян у культиваров абрикоса // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 2. С. 241—246.

Поступила в редакцию 30.09.2015 г.

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

UDC [577+575.17]:582

V. I. Avdeev

On the use of modern methods in plant taxonomy

The article dwells on the topical problems of plant taxonomy while using modern methods of scientific research and interpretation of the obtained results.

Key words: phytotaxonomy, methods of research, topical problems.

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

References

1. *Molekulyarno-biologicheskie aspekty prikladnoy botaniki, genetiki i seleksii / pod red. V. G. Konareva.* T. 1. Teoreticheskie osnovy seleksii [Molecular biological aspects of applied botany, genetics and breeding, ed. by V. G. Konarev. T. 1. Theoretical basis of selection]. Moscow, Kolos Publ., 1993. 448 p. (In Russian).

2. *Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kul'turnykh rastenii po belkam semyan / pod red. V. G. Konareva* [Identification and registration of varieties of the gene pool of cultivated plants by seed protein, ed. by V. G. Konarev]. St. Petersburg, 2000. 188 p. (In Russian).
3. Avdeev V. I. *Osnovy sovremennogo analiza stepnogo florogenez* [Foundations of modern analysis of steppe florogenesis]. Moscow, Omega-L Publ. ; Orenburg, 2015. 184 p. (In Russian).
4. Sozinov A. A. *Polimorfizm belkov i ego znachenie v genetike i seleksii* [Polymorphism of the protein and its significance in genetics and breeding]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 272 p. (In Russian).
5. Konarev A. V., Semikhov V. F., Primak S. P., Aref'eva L. P. O sostave spirtorastvorimoi fraktsii belkov semyan zlakov [On the composition of alcohol-soluble protein fraction of the seeds of cereals]. *Selskokhozyaystvennaya biologiya*, 1984, no. 7, pp. 13-16. (In Russian).
6. Konarev V. G. *Morfogenez i molekulyarno-biologicheskii analiz rastenii* [Morphogenesis and molecular biological analysis of plants]. St. Petersburg, VNIIR n. a. N. I. Vavilov Publ., 1998. 376 p. (In Russian).
7. Yablokov A. V. *Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoi izmenchivosti kak teoreticheskaya osnova fenetiki populyatsii* [The law of homologous series of genetic variation as the theoretical basis of population genetics]. *Vavilovskoe nasledie v sovremennoy biologii* [Vavilov legacy in modern biology]. Moscow, Nauka Publ., 1989, pp. 27-37. (In Russian).
8. Altukhov Yu. P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* [Genetic processes in populations]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 280 p. (In Russian).
9. Kimura M. *Molekulyarnaya evolyutsiya: teoriya neutral'nosti* [The Neutral Theory of Molecular Evolution]. Moscow, Mir Publ., 1985. 400 p. (In Russian).
10. Avdeev V. I. *Abrikosy Evrazii: evolyutsiya, genofond, introduktsiya, selektsiya* [Apricots of Eurasia: evolution, gene pool, introduction, selection]. Orenburg, 2012. 408 p.
11. Lutova L. A., Provorov N. A., Tikhodeev O. N., Tikhonovich I. A., Khodzhayova L. T., Shishkina S. O. *Genetika razvitiya rastenii* [Genetics of plant development]. St. Petersburg, Nauka Publ., 2000. 539 p. (In Russian).
12. Avdeev V. I., Saudabaeva A. Zh., Ryff L. E., Mamadyusfova M. G. Belki-prolaminy ryada drevnykh dikorastushchikh zlakov [Prolamines of ancient wild grass]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyi nauchnyi zhurnal — Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 2015, no. 2 (14), pp. 6—10. (In Russian). Available at: http://vestospu.ru/archive/2015/articles/2_14_2015.pdf
13. Mamadyusfova M. G. *Osobennosti biokhimicheskikh pokazatelei u pshenitsy i ee dikikh sorodichei, proizrastayushchikh v raznykh zonakh Tadzhikistana : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Features of biochemical parameters of the wheat and its wild relatives growing in different regions of Tajikistan. Abstr. Cand. Dis.]. Dushanbe, 2014. 22 p. (In Russian).
14. Avdeev V. I. Belkovye markery ryada vidov podsemeistva Maloideae Focke [Protein markers of a number of species of the subfamily Maloideae Focke]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, no. 1, pp. 8-14. (In Russian).
15. Alpat'eva N. V., Gubareva N. K. Belkovye markery v izuchenii bioraznoobraziya, geneticheskoi tselostnosti i khozyaystvenno-tsennykh priznakov ozimoi myagkoi pshenitsy [Protein markers in the study of biodiversity, genetic integrity and agronomic characteristics of winter wheat]. *Bioraznoobrazie i bioresursy Urala i sopredelnykh territoriy : materialy mezhdunar. konf.* [Biodiversity and Bioresources of the Urals and adjacent territories: Proceedings of the international conference]. Orenburg, 2001, pp. 59-60. (In Russian).
16. Avdeev V. I., Saudabayeva A. Zh., Krasavin V. D. Sostav prolaminov u ryada kul'tiviruemykh zlakov Orenburzh'ya i problemy belkovogo markirovaniya [The composition of prolamin in a number of cultivated cereals of the Orenburg region and the problems of protein labeling]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, no. 5, pp. 25-29. (In Russian).
17. Avdeev V. I. Problemy i perspektivy belkovogo markirovaniya dikorastushchikh vidov rastenii [Problems and perspectives of protein labeling of wild plant species]. *Trudy Instituta bioresursov i prikladnoy ekologii* [Proceedings of the Institute of Biological Resources and Applied Ecology]. Orenburg, 2002, pp. 21-31. (In Russian).
18. Avdeev V. I. Bioekologicheskie i morfologicheskie svyazi markerov zapasnykh belkov semyan u kul'tivarov abrikosa [Biological and morphological markers of seed reserve proteins in apricot cultivars]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, no. 2, pp. 241-246. (In Russian).