

УДК 634.2:581.48:581.19:547.964:543.545

В. И. Авдеев**А. Ж. Саудабаева****Сравнительное исследование плодовых видов растений подсемейств сливовых и ореховых методом электрофореза запасных белков семян**

В статье приводятся новые данные по белковому маркированию видов, сортов и форм ряда плодовых растений из подсемейств сливовых, ореховых. Обсуждаются молекулярные процессы эволюции растений в условиях природы и культуры.

Ключевые слова: виды миндаля, миндалеперсик, слива колючая (тёрн), микровишня низкая, виды вишни, ореха, абрикос, белковые маркёры, интродукция, селекция, сорта, формы, систематика, эволюция.

За последние 22 года путём анализа маркёров запасных белков семян изучены различные сорта и формы 120 видов растений из семейств розанных, крыжовниковых, вишневых, бобовых. Это позволило ответить на целый ряд вопросов, связанных с биосистематикой изучаемых таксонов, практической идентификацией сортов и форм [1—3]. Из новых таксонов недавно был изучен ряд видов рода орех (*Juglans L.*) семейства ореховых и сортов, форм, гибридов из подсемейства сливовых (*Prunoideae Focke*) семейства розанных. Впервые полностью изучены полипептидные спектры широко расселённых в Евразии видов — миндаля низкого, вишни кустарниковой (степной), сливы колючей (тёрна) и интродуцированных в Оренбуржье миндаля Ледебурга с реликтовым типом ареала, микровишни войлочной, миндалеперсика И. В. Мичурина, сортов вишни обыкновенной, местных оренбургских форм абрикоса (все относятся к подсемейству сливовых), видов ореха из подсемейства ореховых. У всех видов и культиваров имеется характерное варьирование полипептидных компонентов на электрофореграммах (ЭФ), но есть свои особенности (табл. 1—7).

У миндаля низкого (*A. nana*) в природных условиях (Домбаровский р-н Оренбуржья) это варьирование выражено слабо, т.е. в местных популяциях под влиянием естественного отбора сложился единый тип генома. Получена разная интенсивность обычного для сливовых и других растений компонента 50 и появление нехарактерного для этого вида миндаля компонента 85. Однако этот компонент может выявляться в популяциях других видов миндаля, растущих в Передней Азии. Это генетическое явление объясняется депрессией древних генов [3]. Повышенный же полиморфизм компонентов отмечается у особей миндаля низкого, растущих в г. Оренбурге, т.е. в урбанизированных условиях. Здесь появляются и новые маркёры во всех зонах ЭФ — это компоненты 16, 25, 29 среди 7S-глобулинов, 35, 38, 46, 49, 51, 69, 70, 72, 74 среди кислых 12S-глобулинов и упомянутый выше компонент 85 среди основных 12S-глобулинов. Учитывая, что эти новации характерны в основном для высокомолекулярных компонентов, на основании выдвинутой теории [3, 4] можно заключить, что они отражают процесс эволюции в антропогенной урбосреде. В ряде случаев эти новации связаны с выпадением прежних компонентов 39, 68, 71 (табл. 1). Если состав полипептидов сопоставить со схемой эволюции вида *A. nana* [3], то видно, что его популяции на юго-востоке Оренбуржья сохраняют ключевые компоненты 90, 86, 84, 82, но исчез компонент 78, стабильно заместившись также на новые

© Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж., 2013

для *A. nana* компоненты 77 и 79 (см. табл. 1; рис. 1). Итак, при остающейся внешней схожести морфологических признаков в пределах ареала у *A. nana* в геноме идут бурные процессы биохимической эволюции.

Внешне похож на вид *A. nana* и миндаль Ледебур, имеющий крайне реликтовый ареал на востоке Казахстана, в хребте Тарбагатай, и на Алтае. В условиях Оренбуржья этот вид сохраняет при интродукции свои основные внешние признаки [5] и белковые маркёры (табл. 1). Но у миндаля Ледебур заметно меньше компонентов на ЭФ, чем у миндаля низкого. Учитывая же высокорослость этого вида (он в 2—3 раза выше, чем *A. nana*), можно считать, что миндаль Ледебур является не молодым видом, а реликтовым, более древним видом секции карликовых миндалей, сохраняющим древнейший (обеднённый) состав белковых маркёров миндалей этой секции.

Интересен анализ маркёров миндалеперсика. Этот гибрид И. В. Мичурин получил от скрещивания миндаля Ледебур с персиком Давида [6]. При общих для миндалей низкого и Ледебур компонентах 50, 63, 79, 90 и ряда других миндалеперсик имеет от миндаля Ледебур компоненты 34, 36, 60, 100, но есть компоненты 19, 22, 30, 65, реже 69, 79, 85, 87, свойственные миндалю низкому. Видимо, И. В. Мичурин использовал в скрещивании всё же гибрид обоих видов миндаля. Отметим, что компоненты 87, 90, 100 имеют и виды персика [3], тогда как у изучаемого миндалеперсика нет даже ключевых для миндалей и персиков компонентов 84, 82. Эти древние компоненты могли быть репрессированными, что часто наблюдается при гибридизации. Ранее было отмечено, что у персиков тип эндокарпия («косточки») маркируется группой компонентов 90, 79, а также 88 или 89 [3]. Первые два из них наследуются у миндалеперсика и, видимо, являются основными при формировании признаков эндокарпия.

Из данных видно, что у миндаля низкого на ЭФ имеются 33 или 34 полипептидных компонента в природных условиях и 36, реже 43 компонента в условиях г. Оренбурга. В спектре же миндаля Ледебур насчитывается 31 компонент, а у миндалеперсика — 36 компонентов (см. табл. 1 и 2).

Высокий полиморфизм по маркёрам имеет тёрн, растущий в пределах территории Оренбургской опытной станции садоводства и виноградарства (ООССиВ). На его ЭФ отмечены 27 или 28, реже 38 компонентов, у близкой к сливе микровишни войлочной выявлены 26 компонентов. Итак, разнообразие по маркёрам выше у *A. nana* на 15—20%, чем у *P. spinosa*. Интересно сравнить по ним же особи тёрна, имеющие на ООССиВ отпрысковое (вегетативное) происхождение (табл. 2, первые две строки по тёрну). Отчётливо видно, что по белковым маркёрам эти особи тёрна также идентичны, есть различия только в интенсивности компонента 80. Таким образом, белковые маркёры наследуются только по материнской линии, и для ЭФ-анализа достаточно даже одного семени.

У изученного тёрна выражены таксономически значимые компоненты [3] на ЭФ — 80, 85, таковы компоненты 82, 87 и 83, присущие не всем особям. При этом компонент 85 может замещаться на компонент 86, подобные замещения испытывают компоненты 30, 44, 50 и др. К новациям относятся компоненты 25, 28, 46 и др., но большинство компонентов, кроме 14, 18, 42, 58, 80, 102, а также общих пяти компонентов, подвергаются репрессиям. Итак, у тёрна, на фоне меньшего числа маркёров, эволюция, судя по полиморфизму этих компонентов, проходит в 4—5 раз интенсивнее, чем у миндаля низкого (см. табл. 1 и 2).

Таблица 1

Полипептидные спектры форм видов *Amygdalus L.* на территории Оренбуржья (2010 г.)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл — слабой, 2 балла — средней интенсивности)																											
7S-глобулины, полипептиды														12S-глобулины, кислые полипептиды													
12	15	16	19	20	22	24	25	29	30	32	34	35	36	38	39	41	43	45	46	49	50	51	52	55	57	59	
Миндаль низкий («бобовник») — <i>Amygdalus nana L.</i> (не приведены общие компоненты в позициях 1, 3, 7, 9 с интенсивностью в 1 балл)																											
Юго-восток области, Домбаровский район (рис. 1)																											
1	1		1		2	2			2	2					2		2	1			2		1	1		1	
1	1		1		2	2			2	2					2		2	1			1		1	1		1	
Центральный регион области, г. Оренбург																											
1	2	1			1	1	1	1	2	2		1		1		2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	
1	1		1		2	2			2	2					2		2	1			2		1	1	1	1	
1	1		1		2	2			2	2				2			2	1			2		1	1	1	1	
1	1		1		2	2			2	2					2		2	1			2		1	1	1	1	
1	1		1		2	2			2	2					2		2	1			2		1	1	1	1	
Миндаль Ледебур — <i>Amygdalus ledebouriana Schlecht.</i> , в коллекции ООССиВ, г. Оренбург (не приведены компоненты в позициях 5, 7, 9, 11, 13 с интенсивностью в 1 балл)																											
	1		1	1				1	1			1		1			1		1		2			1			
12S-глобулины, полипептиды																											
кислые														основные													
60	61	63	65	68	69	70	71	72	74	77	79	80	82	84	85	86	87	88	90	94	96	99	100	103	106	112	
Миндаль низкий («бобовник») — <i>Amygdalus nana L.</i> (последовательность объектов та же, что и в верхней части таблицы)																											
	1	1	1	1				2			2	1		1	2		1			1		1	2		1	1	
	1	1	1	1				2			2	1		1	2	1	1			1		1	2		1	1	
	1	1			1	1		1	1	2	1		2	1		2		1	1		1	1		1	1		
	1	1	1	1				2			2	1		1	2		2	2	1	1		1	2		1	1	
	1	1	1	1				2			2	1		1	2		1	2	2	1		1	2		1	1	
	1	1	1	1				2			2	1		1	2		1	2	2	1		1	2		1	1	
	1	1	1	1				2			2	1		1	2		2	2	2	1		1	2		1	1	
Миндаль Ледебур — <i>Amygdalus ledebouriana Schlecht.</i> , в коллекции ООССиВ, г. Оренбург																											
1		1				1		1				2		1	1		2			2	1	1	1	1	1	1	

Таблица 2

Полипептидные спектры форм миндалеперсика, сливы колючей (тёрна) — *Prunus spinosa L.*
и микровишни войлочной — *Microcerasus tomentosa (Thunb.) Erem. et Yushev* (2010 г.)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл — слабой, 2 балла — средней интенсивности)																																
7S-глобулины, полипептиды														12S-глобулины, кислые полипептиды																		
11	12	13	14	17	18	19	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	38	40	42	44	45	46	49	50	53	54	55	57
Миндалеперсик, или миндаль Посредник И. В. Мичурин (в культуре), г. Оренбург																																
1		1	1	1		1		1			2		1		2	1		2		2			2		2		1		1			
Дикорастущий тёрн, г. Оренбург																																
	1		1		1	1	1				1			1		1		2	1	1	2	1	1			2		1		1		
	1		1		1	1	1				1			1		1		2	1	1	2	1	1			2		1		1		
		2	1		2			2	1		2	1		2	1						2		2			2		2	1			
		2	2					2	1					2	2			1			2	2		1		2		2	1			
		1	1					1	1					2	2	2		2			2		1			2		1			1	
Микровишня войлочная, г. Оренбург, ООССиВ (в культуре)																																
1		1			1			1			1			1		1	2		1		1	2			1	1	1					
12S-глобулины, полипептиды																																
кислые														основные																		
58	59	60	61	63	64	65	66	68	69	70	71	73	74	79	80	82	83	85	86	87	88	90	92	93	95	97	98	99	100	102	105	110
Миндалеперсик, или миндаль Посредник И. В. Мичурин (в культуре), г. Оренбург																																
		1		1		1					1	1				2		2		1		1	1			1	2		1	1		
Дикорастущий тёрн, г. Оренбург																																
1			1		1			1	1			2	2			2		2	1	1			2		1				1			

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл — слабой, 2 балла — средней интенсивности)																								
Орех сердцевидный — <i>Ju. cardiformis Maxim.</i>																								
1			1			1			2	1	2	2				1	1	1		1	1			
Орех грецкий (скороплодные формы) — <i>Ju. regia L.</i>																								
1		1			1		1			1					1	1	1		2		2			
1		1			1		1			1					1	1	1		2		2			
1		1			1		1			1					1	1	1		2		2			
Орех серый — <i>Ju. cinerea L.</i>																								
1			1			1			2		1			1	1	1	1		1		2			
Орех большой — <i>Ju. major Heller</i>																								
1		1			1		2		2	2			1	1		2		2			2			
12S-глобулины, полипептиды																								
кислые											основные													
55	57	61	62	64	67	69	72	74	75	77	80	82	84	86	87	90	92	94	95	100	103	104	107	112
Орех маньчжурский — <i>Ju. mandshurica Maxim.</i>																								
1	1			1		1			1		1		2	2		2	2			1		1		
Орех сердцевидный — <i>Ju. cardiformis Maxim.</i>																								
1	1	1	1			1	1	1			1	1		2		2	2		1	1		1		1
Орех грецкий (скороплодные формы) — <i>Ju. regia L.</i>																								
			1		1	2			2	2					2	2	2	2		1	2		2	1
			1		1	2			1	2					2	2	2	2		1	2		2	1
			1		1	2			1	2	2				2	2	2	2		1	2		2	1
Орех серый — <i>Ju. cinerea L.</i>																								
1			1			1	1	1			1	1		2		2	2			1		1		1
12S-глобулины, полипептиды																								
кислые											основные													
55	57	61	62	64	67	69	72	74	75	77	80	82	84	86	87	90	92	94	95	100	103	104	107	112
Орех большой — <i>Ju. major Heller</i>																								
2	1				1	2	2		1		2	2			2	1	2	1		1		1	2	1

Примечание. В спектрах не приведены общие компоненты 7S-глобулинов в позициях 1, 5, 7, 9, 10 (1 балл). В спектрах ореха грецкого не приведён компонент основных 12S-глобулинов в позиции 110 (1 балл). Семена видов ореха получены от Р. М. Хуснутдинова.

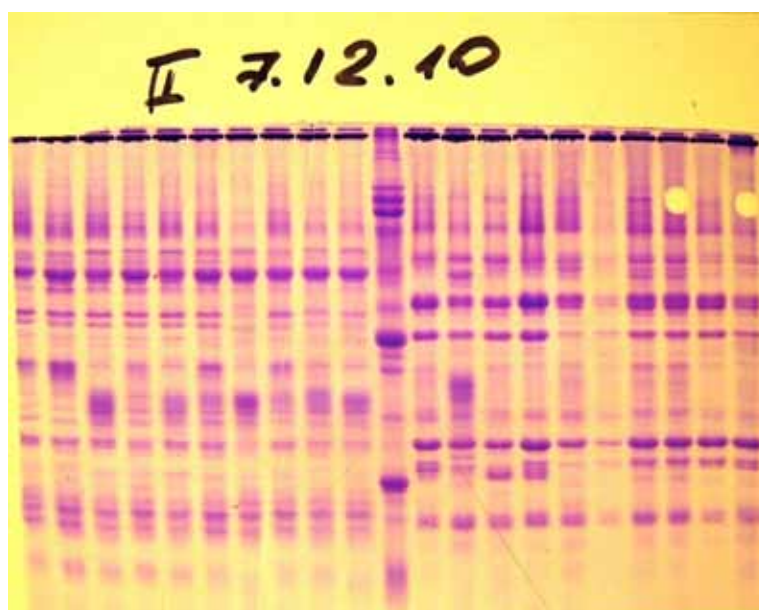


Рис. 1. Электрофореграмма (ЭФ) местных форм сливовых растений юго-востока Оренбуржья: слева — культивируемого абрикоса (*Armeniaca Scop.*), справа — дикорастущего миндаля низкого (*Amygdalus nana L.*) из Домбаровского р-на [в центре расположен спектр молекулярного метчика: полипептиды культивируемой сои сорта Венгерка — *Glycine max (L.) Merr.*]

Таблица 6

Полипептидные спектры отборных форм местного абрикоса восточного и юго-восточного Оренбуржья (2011 г.)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл — слабой, 2 балла — средней интенсивности)																															
7S-глобулины, полипептиды																															
18	19	20	21	23	24	25	27	28	29	30	31	33	34	35	36	37	39	40	43	44	45	46	48	49	50	51	52	53	54		
Формы из пгт Новоорск (последовательно сверху вниз — НОР-Скл-Ц-14/2-4, НОР-Скл-Ц-8/2-27, Нор-Скл-Ц-14/2-3)																															
1		1		1	1	1	2		2		2		2		2	2	1	1	1		2	1	1	1	1		1	1	2		
1		1		1	1	1	2		2		2		1		2	2	1	1	1		2	1	1	1	1		1	1	2		
1			1	1	1		1		2		2		1	2		2	2			1	2		2	1	1	1		1			
Формы из Домбаровского района (Дб-ГФ-Г-3/2-10, Дб-ГФ-Г-8/1-8, Дб-ГФ-Ц-8/1-9) и Светлинского района (С-Е-4-3, С-12/3-3)																															
	1		1	1		1	1		2		2	2		2	2		2	1	1	1	2		1	1		1		1			
1		1		1	1	1	2		2		2		2		2	2	1	1	1		2	1	1	1	1		1	1	2		
	1		1	2		1		1	2		1	1		2		2	1	1	1	2		2		1	1	1	1		1		
1		1		1	1	1	2		2	2	2		2		2	2	1	1	1		2	1	1	1	1		1	1	2		
1		1		1	1	1	2		2	2	2		2		2	2	1	1	1		2	1	1	1	1		1	1	2		
12S-глобулины, полипептиды																															
кислые																основные															
56	57	58	60	62	64	65	67	68	69	70	71	72	73	75	76	77	78	79	82	83	85	87	89	91	93	94	97	98	99		
Формы из пгт Новоорск (последовательно сверху вниз — НОР-Скл-Ц-14/2-4, НОР-Скл-Ц-8/2-27, Нор-Скл-Ц-14/2-3)																															
1		2		1	1	1		1		1		1		1	2		1	2		1	1	1		2	2	1	1		1		
1		2		1	1	1		1		1		1		1	2		1	2		1	1	1		2	2	1	1		1		
	1	2	1	1			2			2		1		1		2		2		1	1	1		2	2		2				
Формы из Домбаровского района (Дб-ГФ-Г-3/2-10, Дб-ГФ-Г-8/1-8, Дб-ГФ-Ц-8/1-9) и Светлинского района (С-Е-4-3, С-12/3-3)																															
	2	1	1	1	1	1		1		1		1				2	1			1		1		1		2					
1		2		1	1	1		1		1		1		1	2		1	2		1	1	1		2	2	1	1		1		
	2		1			2	1		2		2		1			2		1		1		2	1	1	1		2				
1		2		1	1	1		1		1		1		1	1		1	2		1	1	1		2	2	1	1		1		
1		2		1	1	1		1		1		1		1	2		1	2		1	1	1		2	2	1	1		1		

Примечание. Не приведены общие компоненты 7S-глобулинов в позициях 1, 3, 5, 7, 9, 10, 12 и 15 интенсивностью в 1 балл, а также разные у форм частные компоненты 107, 109 — по 1 баллу (формы Нор-Скл-Ц—14/2-4, НОР-Скл-Ц-8/1-9, НОР-Скл-Ц-8/2-27, Дб-ГФ-Г-8/1-8, С-Е-4-3, С-Е-12/3-3); компоненты 101 (2 балла), 110 и 112 — по 1 баллу (форма НОР-Скл-Ц-14/2-3); компоненты 101, 103, 112 — по 1 баллу (форма Дб-ГФ-Ц-8/1-9); компоненты 100, 102, 110, 112 — по 1 баллу (Дб-ГФ-Г-3/2-10). У формы Дб-ГФ-Ц-8/1-9 есть постоянный компонент 81 (1 балл).

Таблица 7

Полипептидные спектры отборных форм местного абрикоса восточного, северо-восточного, центрального Оренбуржья и сорта Королевский Оранжевый (2011 г.)

Название отборной формы, сорта	Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл — слабой, 2 балла — средней интенсивности)																															
	7S-глобулины, полипептиды																															
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32										
Восточное Оренбуржье, г. Орск, 21 форма, семя горькое																																
Ок-ДН-11-1		2		1	1		1		1		1	1		2		1		1	2		2											
Ок-П-3		2		1	1		1		1		1	1		2		1		1	2		2											
Ок-ДН-11-2		2		1	1		1		1		1	1		2		1		1	2		2											
Ок-ДН-11-3		1			2				2		1	1		2		2			2					2								
Ок-П-6		1			2				2		1	1		2		2			2				2					2				
Ок-В-63	1			1				2					2			1			2				2		2							
Ок-Дача-Крупный	2			2		1		2	2	1		2	1	1		1		2	2				2	2				1				
Ок-Дача-Мелкий	2			2		1		2	2	1		2	1	1		1		2	2				2	2				1				

12S-глобулины, кислые полипептиды																							
	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	
Ок-П-1	2	2	2				1	1			2		2			1		1		1			
Ок-М-1	2	2		2	1	1	1			2		2	2	2			1	1		1			
Ок-К-1-3	2	2		2		1	1	1		2		2	2	2			1	1		1			
Ок-Н-1-3	2	2		2		1	1			2		2	2	2			1	1		1			
Ок-Н-1-5	2	1			1	1		1		2	2		1	2	1		1	1			1		
Ок-Н-1-2	2	1			1	1		1		2	2		1	2	1		1	1			1		
Королевский Оранжевый	1	1		1			1		1		2			1		2		1			2		
Э-3-97	2		2	2		2	2			2		2		2	1	1		1				1	
Э-1-2	2			2	2		1			1	2		2				1		1				
Э-2	2			2	2		1	1	2	1	2		2				1		1				
Э-97-3	2		2	2			2			2		2		2		1		1				1	
Э-Сц-Пк-1		2		1		1	1		1		2		2		1		1	1					
Э-Тп-Пк-2	2		2	2		2	2			2		2		2	1	1		1				1	
Э-ВМД-1	1	2	1			1	1			2				1		2	1	1		2		1	
ОР-К-1-2		2			1					1		2	1		1				1			1	
12S-глобулины, кислые полипептиды																							
	55	56	57	58	59	60	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	
Ок-ДН-11-1		2		1		1		1		1			2		2		2		2		2		
Ок-П-3		2		1		1		1		1			2		2		2		2		2		
Ок-ДН-11-2		2		1		1		1		1			2		2		2		2		2		
Ок-ДН-11-3				1		1	1		2	1				2		2		2		1		2	
Ок-П-6		1		1		1	1		2	1				2		2		2		1		2	
Ок-В-63	1		1		1	1		1	1	1		1	2		2		2		1			2	
Ок-Дача- Крупный		1	1		1			1	1		1		2		1				1		2		
Ок-Дача- Мелкий		2	2		1			1	1		1		2		1				1		2		
Ок-Дача- Средний		2	2		2		1			1			1			2			1				
Ок-11-15		1	2		1		1			2			1			1			1				
12S-глобулины, кислые полипептиды																							
	55	56	57	58	59	60	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	
Ок-Ж-2		1	2		1		1			2			1			1			1				
Ок-С-1-2		2	1		1		1			2			1			1			1				
Ок-Ж-2-1		1	2		1		1			2				2		2			2				
Ок-С-1	1	2		1	1	1	1		2		1				2	2			1			2	
Ок-К-1-2	2	2		1	1	1	1		2		1				2	2			1			2	
Ок-П-1	1	2		1	1	1	1		2		1		2		2	2			1			2	
Ок-М-1	1		2			1	1		2		1				2	1			1			2	
Ок-К-1-3	1		2			1			2	1					2	1			1			2	
Ок-Н-1-3	1		2			1	1			2	1	2			2	1			1			2	
Ок-Н-1-5	1		1	1	1			1	2		1			2		1		1		2		2	
Ок-Н-1-2	1		1	1	1			1	2		1			2		1		1		2		2	
Королевский Оранжевый	1			2		1	1					2			1			2		2		2	
Э-3-97		2		2		1	1		2	1				2		2		2		1		2	
Э-1-2		1			1		2		2				2		2			1			2		
Э-2		1			1		2		2				2		2			1			2		
Э-97-3	1		1		1	1		1	1		1	1		2			2	1				2	
Э-Сц-Пк-1	1		2		2	1		2		1				2		2		1	2			1	
Э-Тп-Пк-2		2		2		1	1		2	1				2		2		2		1		1	
Э-ВМД-1			2			1	1			2		1		1			2		2			1	
ОР-К-1-2	2				1	1			2		2			2	2		1			1			

12S-глобулины, полипептиды																						
	кислые		основные																			
	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
Ок-ДН-11-1	2	2				2		2		1		1	1			2			2		1	
Ок-П-3	2	2				1		2		2		1	1			2			2		1	
Ок-ДН-11-2	2	2				2		1		1		1	1			2			2		1	
Ок-ДН-11-3		2					1			1		1	1			2			1		1	
Ок-П-6		1					1			1		1	1			2			1		1	
Ок-В-63		2				1						1		2			2				2	1
2S-глобулины, полипептиды																						
	кислые		основные																			
	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
Ок-Дача-Крупный	2			2		1		1			1		1				2			2	1	
Ок-Дача-Мелкий	2		1	2		1		1			1		1				2			2	1	
Ок-Дача-Средний		2	2		1				1	1			1		1		2				2	1
Ок-11-15		2	2		1				1	1			1		1		2				2	1
Ок-Ж-2		2	2		2				1	2			1		1		2				2	1
Ок-С-1-2		2	2		1				1	2			1		1		2				2	1
Ок-Ж-2-1		2	2		1				1	1			1		1		2				2	1
Ок-С-1	2		2	1					1			1	1					2			2	
Ок-К-1-2	2		2	1					1			1	1					2			2	
Ок-П-1	2		2	1					1			1	1					2			2	
Ок-М-1		2		2			1			2		1	1	1	1				2		2	
Ок-К-1-3	2	2		2			1			2		1	1	1	1				2		2	
Ок-Н-1-3		2		2			1			2		1	1	1	1				2		2	
Ок-Н-1-5		1				1		1			1			2			2				2	
Ок-Н-1-2		1				1	1	1			1			2			2				2	
Королевский Оранжевый				2		1	2			1		1		1		1		1				1
Э-3-97		2					1			1		1	1			2				1	1	
Э-1-2		2			2	1			1			2				2				2	1	
Э-2		2			1	1			1			2				2				2	1	
Э-97-3		2				1			1			1		2			2				2	1
Э-Сц-Пк-1	2		2	1			1		1		1			1			2				2	1
Э-Тп-Пк-2		2				1			1			1		2			2				2	1
Э-ВМД-1			1		1	2	2			1		1				1				1		2
ОР-К-1-2	2		2		2			1	1				1	1	1			1	2			2

Примечание. Не приведены общие компоненты 1, 3, 5, 7, 9, 10 (1 балл), а также частные компоненты 100 (1 балл — у шести форм по списку от Ок-С-1 до Ок-Н-1-3), компонент 100 (2 балла — у формы ОР-К-1-2); по 1 баллу — компоненты 107, 109, 111 (у форм от Ок-М-1 до Ок-Н-1-3), 102 (ОР-К-1-2), 107, 109, 111 (от Ок-М-1 до Ок-Н-1-3), 102, 104, 112 (Э-ВМД-1), 102, 110, 112 (Королевский Оранжевый).

Высокий белковый полиморфизм отмечен также и у дикорастущей вишни кустарниковой. На ООССиВ у её особой насчитывается 40—42 компонента, т.е. их разнообразие выше, чем у миндаля низкого, на 10% и тёрна — на 30%. Но у вишни число варьирующих компонентов выше в 2,5 раза, чем у миндаля низкого, но в 1,5 ниже, чем у тёрна. Стабильны около 50% компонентов, их больше в низкомолекулярной зоне (компоненты 70, 77, 85, 95 и мн. др.). Новации же характерны для высокомолекулярной зоны, кроме компонентов 1, 3, 5, 7 из зоны 7S-глобулинов (табл. 3). Стало быть, и здесь, согласно нашей теории [4], наблюдается чёткая биохимическая эволюция. Используя белковые маркёры, сделана попытка идентифицировать некоторые изученные сорта вишни. Как и ожидалось, маркёры сортов находятся в средней части ЭФ, но различия сортов не столь

чёткие, как у дикорастущих форм. Так, сорт Память Кизлярина можно выделить по наличию сильного (2 балла) компонента 49, которого нет у иных изученных сортов. Сорт Эффектная связан с отсутствием компонентов 49 и 52, но сорт Новоселецкая отличается от сорта Маяк только более слабыми (1 балл) компонентами 50 и 96 (табл. 4). Всего у этих сортов 36 или 37 компонентов, т.е. на 10% меньше, чем у дикорастущих форм. Высокая стабильность спектров ЭФ у сортов вишни говорит в пользу их слабых генетических различий. В условиях природы у вишни кустарниковой изменчивость по признакам плода невысокая (коэффициент фенотипической вариации составляет 5—12%) [7], так что и в культуре следует ожидать не столь высокой изменчивости по белковым спектрам ЭФ.

К числу таксономических маркёров вишни кустарниковой относится целый ряд компонентов — 80, а также 83, 85, 88, 89 [3]. Из таблицы 3 видно, что у изученных особей они сохраняются, кроме компонента 89, но стабильными являются ещё 24 компонента из разных зон ЭФ, а, как отмечалось, их больше среди 12S-глобулинов. У сортов же общим и варьирующим с дикорастущими формами является только компонент 52, есть ряд новых и старых стабильных общих компонентов. Обращает на себя внимание, что у этих сортов в зоне основных 12S-глобулинов в число ключевых входят новые компоненты 82, 84, 86, но они не были характерны для дикорастущих форм (табл. 3 и 4). Ранее был изучен спектр вишни сорта Васильевская [1], полностью относящегося к сортам чисто вишни обыкновенной (*C. vulgaris*), которая возникла как культивируемый вид-гибрид вишни кустарниковой и черешни [*C. avium* (L.) Moench] в Европе [8]. У сорта Васильевская среди основных 12S-глобулинов сохраняются компоненты 83 и 85, однако появился и слабый (1 балл) компонент 82, характерный уже для восточноевропейских (Курская обл.) дикорастущих форм *C. fruticosa* [1]. Из этих данных следует, что, во-первых, компонент 82 может на востоке ареала репрессироваться, во-вторых, у сортовых гибридных вишен могут по-разному проявляться те или иные компоненты, что позволяет, в-третьих, эти сорта на ЭФ в той или иной степени идентифицировать. Для изученных четырёх сортов (табл. 4) характерна репрессия целого ряда других компонентов, но они могут затем депрессироваться у своих потомков при половом размножении.

До настоящего времени было мало известно о различиях видов ореха по белковым маркёрам. Это растение интересно тем, что оно очень древнее. Так, виды ореха росли в Евразии, по крайней мере, с конца мелового периода, т.е. 70—80 млн. лет назад и более. Известный в Северной Америке орех серый (табл. 5) широко произрастал в Евразии 35 млн. лет назад и ранее. Самый популярный в культуре орех грецкий его моложе на 10—15 млн. лет [9]. Изученные 3 вида из Евразии (орехи маньчжурский, сердцевидный, грецкий) и Северной Америки (орехи серый и большой) имеют, тем не менее, сходный тип полипептидных спектров. Число компонентов в них колеблется от 28 (у ореха маньчжурского) и до 34 (у ореха сердцевидного), в среднем — 31 компонент (табл. 5). По ореху грецкому изучены 5 форм-сеянцев [10], но выделены 3 типа спектров, которые между собой почти идентичны, уникальными являются 7 компонентов — 15, 51, 54, 103, особенно 19, 32 и 110. Общими для всех видов выделяются только 5 компонентов — 40, 80, 90, 92, 100. Орех грецкий более всего связан с видами Евразии и орехом серым, менее — с орехом большим. Среди орехов из Евразии наиболее близки виды Восточной Азии (орехи маньчжурский, сердцевидный). Менее сходны виды Северной Америки (орехи серый, большой), а виды обоих континентов связывает общность с орехом серым. Полагают, что орех серый ещё 2—3 млн. лет назад произрастал в Восточной Азии, дав начало ореху маньчжурскому [11]. Орех серый по маркёрам наиболее связан с орехами сердцевидным и маньчжурским, так как они имеют 30% только им присущих (специфических) компонентов. Даже североамериканский *Ju. major* объединяет с орехом серым только один

специфический компонент 48 (что составляет 5—6%). По белковым маркёрам подтверждается представление о том, что предком видов ореха на востоке Евразии и в Северной Америке являлся древний вид, близкий к *Ju. cinerea*. Молодой западноевразийский орех грецкий не имеет (не считая 10 всеобщих межвидовых компонентов) с орехом серым специфических компонентов, однако они есть у него с *Ju. mandshurica* (компонент 24) и *Ju. cardiformis* (компоненты 49, 74). Орех грецкий мог возникнуть от древнего вида, родственного этим двум восточноазиатским видам и ореху серому, а это случилось во второй половине третичного периода на фоне горообразования и аридизации климата. До этого времени в Евразии имели обширные ареалы несколько видов ореха, близких по листьям к *Ju. cinerea* и к названным выше современным восточноазиатским видам. Известно, что с эпохи эоцена (55 млн. лет назад и позже) в лесах на севере Тянь-Шаня (Иссыккулье, Средняя Азия), где встречается теперь только орех грецкий, было отмечено по пыльце частое присутствие рода *Juglans* с елью, буком, падубом, вязом и др. [9, 11, 12].

Полипептидные спектры абрикоса изучаются с 1990 г. [1—3, 13 и др.]. За всё время исследованы более 350 форм и сортов, в том числе местного оренбургского абрикоса — около 250 форм. У форм Оренбуржья отмечено значительное число полипептидных компонентов: на востоке — это 41 компонент (формы Нор-Скл-Ц-14/2-3, Э-1-2) и 42 компонента (ОК-В-63), до 50 компонентов (Ок-Н-1-5, НОР-Скл-Ц-14/2-4, НОР-Скл-Ц-8/2-27, Э-Сц-Пк-1), на юго-востоке — также 41 компонент (Дб-ГФ-Г-3/2-10) и до 51 компонента (Дб-ГФ-Г-8/1-8, С-12/3-3). Для сорта Королевский Оранжевый сложность ЭФ-спектра только средняя — 44 компонента. Кроме того, у разных форм и сортов может проявляться и ряд других компонентов. Таким образом, культивируемый абрикос превышает по сложности ЭФ сорта вишни на 25%, дикорастущие тёрн — на 50%, миндаль — на 30%, вишню — на 10%. Почти на 50% спектры абрикоса сложнее и спектров видов ореха (см. табл. 1—7). Структура спектров изученных форм местного абрикоса колеблется, но можно отметить следующие особенности.

На востоке Оренбуржья слабые компоненты (1 балл) составляют 57%, среди 7S-глобулинов их практически в 2 раза больше. На юго-востоке области, однако, доля слабых компонентов составляет 71%, среди 7S-глобулинов этих слабых компонентов (76%) в 3 раза больше, чем сильных, а во всём спектре слабых компонентов в 2,5 раза больше. Такое резкое преобладание (в 1,5 раза) доли слабых компонентов отличает абрикосы юго-востока от остальных районов. Доля же 7S-глобулинов в спектре ЭФ во всех регионах области равна около 35% (табл. 6 и 7). В связи с этим отметим, что на юго-востоке местные формы в засушливые годы не снижают своей продуктивности (урожайности, массы плода), превосходя по этим признакам формы абрикоса на востоке в 2—3 раза, на западе Оренбуржья — в 4—5 раз [3, 14, 15].

По сортам вишни слабых компонентов в спектре больше в 3 раза, их среди 7S-глобулинов больше в 7—8 раз, 7S-глобулины занимают в спектре 40%. Среди дикорастущих видов сливовых эти показатели по вишне составляют соответственно 2 раза, 2,5 раза и 30%; миндалю — по 2,3 раза, 30%, тёрну — 2,2 раза, почти 5 раз и 35% (см. табл. 1—4). Из этих данных видно, что по доле 7S-глобулинов в спектре (35%) формы абрикоса ближе к сортам вишни, дикорастущим видам миндаля, тёрна, вишни (30—40%). То есть основной тренд эволюции двудольных растений на прирост доли высокомолекулярных 7S-полипептидов [4] у местных культивируемых абрикосов Оренбуржья выражен уже значительно [3]. Формы абрикоса по преобладанию слабых компонентов спектра (2,5 раза) не уступают видам сливовых и сортам вишни (2—3 раза), однако среди 7S-глобулинов слабых компонентов у абрикоса меньше, чем у тёрна, видов миндаля, вишни в 1,2 раза и чем у сортов вишни — более чем в 3,5 раза. У сорта Королевский

Оранжевый эти показатели не выше, даже ниже, чем у оренбургских форм. Спектры у абрикосов сложнее, чем у сортов вишни изученных дикорастущих видов, что отражает их стремительную эволюцию в культуре. Резкий же рост на ЭФ доли слабых (индивидуальных) полипептидов у видов, форм сливовых также отражает усложнение их генома, прошедшую и текущую эволюцию, но за счёт более высокой степени специализации генов.

Анализируя спектры полипептидов, отметим связи между ними и признаками плода. Так, для спектров абрикоса маньчжурского (*A. mandshurica*) характерны среди кислых 12S-глобулинов компонент 47, маркирующий его неустойчивость к зимне-весеннему выпреванию, и видовые компоненты 82, 84, 86 из зоны основных 12S-глобулинов. Отмечалось также, что компоненты этого вида абрикоса удерживаются у 25—30% местных форм, но быстро вытесняются компонентами абрикоса обыкновенного — *A. vulgaris* [2, 3, 13; и др.]. У форм Ок-Ж-2, Дб-ГФ-Г-3/2-10 сохраняется компонент 82, компоненты 82 и 84 есть и у формы Э-ВМД-1 (табл. 6 и 7). Характерно, что эти формы схожи по плодам, особенно ярким, почти сплошным красным румянцем на оранжевой или (как у двух последних форм) жёлто-зелёной основной окраске кожице плода [14, 15]. Этой редкой окраской они весьма напоминают сорт Арзами — известный сорт из Средней Азии, но довольно крупноплодный (формы из Оренбуржья имеют массу плода лишь 10—19 г). В происхождении сорта Арзами предполагают участие китайского сорта, несущего гены *A. mandshurica*. Компоненты 82, 84, 86 имеют соответственно ещё целый ряд форм, при этом компонент 47 может сочетаться с компонентами 86 и (или) 84. Также установлено, что у этих форм присутствуют признаки листовой пластинки от *A. mandshurica* — это оттянутая вершина и пильчатая зубчатость её края [3, 14]. Видовые компоненты от *A. vulgaris* (81, 83, 85) и *A. mandshurica*, как выявлено ранее, могут частично репрессироваться и взаимно чередоваться. У сорта Королевский Оранжевый с компонентами 81, 83 может даже сочетаться компонент 86 (см. табл. 6 и 7).

Список использованной литературы

1. Авдеев В. И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции : дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1997. 328 с.
2. Авдеев В. И. Белковые маркеры в систематике и селекции двудольных растений : учеб. пособие. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 56 с.
3. Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 408 с.
4. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poaeseae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 2. С. 59—65.
5. Авдеев В. И. Видовой состав древесных и кустарниковых экзотов Оренбургского Приуралья : учеб. пособие. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 86 с.
6. Рихтер А. А. Миндаль // Труды ГНБС ВАСХНИЛ. Ялта, 1972. Т. 47. 112 с.
7. Авдеев В. И., Ломакин Н. И. Структура и флорогенетические особенности вишарников Оренбургского Зауралья // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2008. № 1. С. 154—156.
8. Юшев А. А. Генофонд родов *Microcerasus Webb emend. Spach, Padellus Vass.* и *Cerasus Mill.* для селекции : дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1993. 50 с.
9. Авдеев В. И., Хуснутдинов Р. М. Аспекты эволюции и интродукции *Juglans regia L.* // Научное обеспечение адаптивного садоводства уральского региона : материалы науч.-практ. конф. Екатеринбург : РАСХН, 2010. С. 189—194.
10. Хуснутдинов Р. М. Интродукция родовым комплексом рода *Juglans L.* в условиях Оренбурга // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2011. № 2. С. 238—241.
11. Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши / А. Н. Криштофович // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. : АН СССР. 1958. Вып. 3. С. 7—41.

12. Фортуна А. Б. Палеоген-неогеновые флоры и растительность Иссык-кульской впадины // Северный Тянь-Шань в кайнозой : сб. статей. Фрунзе : Илим, 1979. С. 21—30.
13. Шмыгарёва В. В. Формовое разнообразие культивируемого *Armeniaca Scop.* на востоке Оренбургского Приуралья : дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2011. 129 с.
14. Стародубцева Е. П. Состав, классификация местных форм *Armeniaca Scop.* Оренбургского Приуралья : дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2012. 186 с.
15. Саудабаева А. Ж. Местный абрикос на юго-востоке Оренбуржья // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5. С. 252—254.

Поступила в редакцию 28.01.2013 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: nrem_83@mail.ru; aleka_87@bk.ru

Саудабаева Алия Жонысовна, аспирант
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru

V. I. Avdeev

A. J. Saudabayeva

Comparative study of fruit plants of plum and walnut subfamilies by electrophoresis of seed storage proteins

The paper presents new data on protein labeling species, varieties and forms of fruit trees of plum and walnut subfamilies. The authors discuss the molecular processes of plant evolution accounting nature and culture.

Key words: types of almonds, almond peach, blackthorn (the turn), short micro cherry, types of cherries and walnuts, apricot, protein markers, introduction, selection, kinds, forms, taxonomy, evolution.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: nrem_83@mail.ru; aleka_87@bk.ru

Saudabayeva Aliya Zhonysovna, Graduate Student
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru