

**Карпова Татьяна Александровна**

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВИДА  
ПШЕНИЦЫ *TRITICUM SPELTA* L. ПО АЛЛЕЛЯМ  
ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ**

03.02.07 – генетика

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2012г.

Работа выполнена в лаборатории генетики растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук, доцент **Упелниек Владимир Петрович**  
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор **Богданов Юрий Федорович**  
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, лаборатория цитогенетики ИОГен РАН, г. Москва, главный научный сотрудник

кандидат биологических наук **Кокшарова Тамара Афанасьевна**  
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, кафедра генетики Биологического факультета, г. Москва, главный научный сотрудник

**Ведущее учреждение:**

Российский государственный аграрный университет – МСХА  
имени К.А. Тимирязева, г. Москва

Защита диссертации состоится «15» марта 2012 г. в \_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 002.214.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук по адресу: 119991, ГСП-1, г. Москва, ул. Губкина, д. 3. Факс: (499) 132-89-62, e-mail: aspirantura@vigg.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук.

Автореферат разослан « » \_\_\_\_\_ г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Т.А. Синельщикова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Наиболее важной продовольственной культурой в мире, а также одной из древнейших культур является пшеница. Данная культура представлена на земном шаре большим разнообразием видов. Наиболее распространенной среди зерновых культур и из всех видов пшеницы является мягкая пшеница, занимающая наибольшую посевную площадь (Якубцинер М.М., 1956; Bushuk, 1994; Curtis, 2002). Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) относится к голозерным гексаплоидным видам. К гексаплоидам относится также и пленчатая пшеница спельта *Triticum spelta* L. (AABBDD).

В настоящее время спельта занимает меньшие площади посевов в мире, по сравнению с мягкой пшеницей. Она встречается в Германии, Италии, Испании, Франции, США. Спельта привлекает внимание селекционеров ценными свойствами, которые отсутствуют у мягкой пшеницы (Perrino et al., 1996). К ним относят: устойчивость растения к патогенам, лучшую адаптивность к неблагоприятным факторам среды (Rüegger et al., 1990, 1993), повышенное содержание белка в зерне (до 21%), пищевые достоинства зерна (Pruska-Kedzior et al., 2008). Кроме того, мука из зерна спельты обладает уникальными вкусовыми качествами и высоким содержанием витаминов (Campbell, 1997). Однако широкому распространению этой культуры препятствует ее низкая урожайность и ряд морфологических характеристик, отрицательных в производственном отношении, а именно ломкость колоса и трудность его обмолота (Гончаров, 2002). В современных селекционных программах спельту интенсивно используют в скрещиваниях с мягкой пшеницей с целью улучшения последней: для повышения устойчивости к болезням, улучшения реологических свойств теста и качества выпечки хлеба.

Несмотря на то, что спельта, как и мягкая пшеница, относится к широко изучаемым видам, генетический контроль блоков глиадинов (запасных белков эндосперма) и аллельное разнообразие глиадинкодирующих локусов на данный момент остаются не изучены. В настоящее время для исследований биоразнообразия, филогении и эволюции используются различные молекулярно-генетические маркеры, одним из них у злаков являются запасные белки

(Metakovsky, 1990). Запасные белки являются маркерами устойчивых ассоциаций генов, обуславливающих адаптацию генотипов к определенным условиям среды; хлебопекарные качества, устойчивость к ряду заболеваний, что позволяет их использовать для решения практических задач селекции.

### **Цель и задачи исследования**

Цель настоящей работы состояла в анализе полиморфизма и наследования запасных белков – глиадинов у вида гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L.. Для выполнения этой цели были поставлены и решены следующие задачи:

1. Методом гибридологического анализа изучить генетический контроль электрофоретических компонентов глиадина у вида *T. spelta* L. Провести серию гибридизаций между образцами спельты и мягкой пшеницы.
2. Исследовать полиморфизм запасных белков – глиадинов у 80 образцов вида *T. spelta* L. с помощью метода электрофореза белков.
3. Идентифицировать аллели глиадинкодирующих локусов у образцов европейской и азиатской спельты.
4. Составить каталог аллельных вариантов блоков компонентов глиадина вида *T. spelta* L.
5. Определить разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов среди образцов яровой и озимой спельты.
6. Провести сравнение аллельных вариантов блоков компонентов глиадина, идентифицированных у *T. spelta* L., с известными аллельными вариантами глиадина сортов мягкой пшеницы *T. aestivum* L.

### **Научная новизна**

Впервые изучен генетический контроль компонентов глиадина и их наследование в виде блоков компонентов глиадина у вида *T. spelta* L. Выявлены семейства блоков компонентов глиадина.

Впервые идентифицированы аллельные варианты блоков компонентов глиадина у ряда образцов азиатской и европейской спельты. Выявлено 86 новых аллельных вариантов по глиадинкодирующим локусам первой и шестой гомеологическим группам хромосом у спельты. Создан каталог аллельных вариантов блоков компонентов глиадина спельты, включающий 141 аллель по пяти глиадинкодирующим локусам.

В результате анализа аллельного разнообразия глиадинкодирующих локусов вида *T. spelta* L. оказалось возможным подтвердить существование двух подвидов – азиатского и европейского. Установлено различие азиатской и европейской групп спельты (яровых и озимых образцов) по составу и частоте аллельных вариантов по всем глиадинкодирующим локусам.

Показано отличие испанской спельты от других европейских спельт и сходство с мягкой пшеницей по аллелям глиадинкодирующих локусов хромосом шестой гомеологической группы. Результаты данной работы подтверждают разделение европейского подвида спельты на иберийскую и баварскую группы.

### **Практическая значимость**

Результаты генетической структуры образцов спельты по аллелям глиадинкодирующих локусов могут быть успешно применены в селекционно-семеноводческих программах, в которых спельту используют в скрещиваниях с мягкой пшеницей для улучшения хозяйственно-полезных свойств пшеницы. В частности, знание генетического контроля компонентов глиадина позволит повысить эффективность селекционного процесса, направленного на повышение качества зерна за счет направленного отбора ценных аллелей, маркирующих этот признак в гибридных популяциях селекционных питомников.

Изучение разнообразия популяций спельты с использованием блоков компонентов глиадина позволит получить дополнительную информацию о филогенетических отношениях вида *Triticum spelta* L. в роде *Triticum* L.

### **Апробация результатов**

Основные результаты работы были представлены на 2-ой научной конференции МОГиС, посвященной 115-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова (МСХА, 2003), V съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2009), на III Всероссийской научно-практической конференции «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира» (Волгоград, 2010).

### **Декларация личного участия автора**

Автор самостоятельно получила спектры глиадинов образцов спельты (материал предоставлен ВНИИР им. Н.И. Вавилова руководителем отдела пшениц О.П. Митрофановой и проф. В.А. Пухальским (ИОГен РАН)); провела ряд

необходимых скрещиваний, что позволило изучить генетический контроль и наследование блоков компонентов глиадины у вида *T. spelta* L.; провела идентификацию аллелей глиадинкодирующих локусов у образцов азиатской и европейской спельты. Автор лично оформлял результаты своих исследований в виде статей. Суммарное личное участие автора составило восемьдесят пять процентов.

### **Публикации**

По материалам диссертации опубликовано три статьи, из них две в журналах, рекомендованных ВАК, трое тезисов, один патент на изобретение.

### **Структура и объем диссертации**

Диссертация изложена на 127 страницах, состоит из введения, пяти глав, обсуждения, выводов, списка литературы, включающего 190 источников, и приложения. Работа иллюстрирована 23 рисунками и 15 таблицами.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Материал.** В работе было исследовано 75 местных образцов спельты, две линии и три селекционных сорта спельты. Материал предоставлен д.б.н. О.П. Митрофановой (ВНИИР им. Н.И. Вавилова) и проф. В.А. Пухальским (Институт общей генетики им Н.И. Вавилова РАН).

**Методы.** Электрофорез в ПААГе проводили по стандартной методике (Bushuk, Zillman, 1978) с модификациями (Metakovsky, Novoselskaya, 1991). Идентификацию блоков компонентов глиадины осуществляли согласно каталогу (Metakovsky, 1991).

Матрица генетических расстояний подсчитана на основе расчета квадрата евклидовых расстояний (Животовский, 1991):  $d^2 = \sum (p_i - q_i)^2$ , где  $p_i$  и  $q_i$  – частоты встречаемости блоков компонентов глиадинов в разных выборках спельт. На основе матрицы генетических расстояний были проведены кластерный анализ по методу Уорда (Ward, 1963) и многомерное шкалирование по методу Крускала (Крускал, 1986). Для проведения статистического анализа полученных результатов использовали программу «STATISTICA 7,0 for Windows StatSoft, Inc. (1998)».

## ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

### ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ КОМПОНЕНТОВ ГЛИАДИНА У ВИДА *TRITICUM SPELTA* L.

Для изучения наследования ранее не идентифицированных у спельты аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов (новых аллелей) была проведена гибридизация между генотипами, различающимися по электрофоретическим спектрам.

#### Гибридологический анализ наследования компонентов глиадина в комбинации скрещивания к-20539/Ершовская 32

В результате анализа электрофореграмм 104 зерен  $F_2$  в комбинации к-20539/Ершовская 32 были обнаружены две группы компонентов у образца к-20539, генетический контроль которых ранее установлен не был. В первую группу входили компоненты 3, 4, 18, во вторую – 7, 8, 9, 13 (рис. 1). В ходе гибридологического анализа было установлено, что данные компоненты наследовались сцеплено (блоками). Исходя из аналогичного расположения компонентов глиадина электрофоретических спектров у мягких пшениц можно было предположить, что компоненты 3, 4, 18 контролируются локусом *Gli-A1*, а 7, 8, 9, 13 – локусом *Gli-B1*. Число зерен с присутствием или отсутствием каждого из блоков (80:24 и 74:30, соответственно) соответствовало теоретически ожидаемому соотношению 3:1 ( $\chi^2=0,20$ ,  $P<0,50$  и  $\chi^2=0,82$ ,  $P<0,25$ , соответственно). Компоненты 3, 4, 18 и аллель *Gli-A1i* (Ершовская 32), а также 7, 8, 9, 13 и аллель *Gli-B1e* (Ершовская 32) наследуются блоками, т.к. число зерен в фенотипических классах по каждой паре (24:53:27 и 30:49:25, соответственно) было близко к соотношению 1:2:1, ожидаемому в случае кодоминантного моногибридного наследования ( $\chi^2=0,21$ ,  $P<0,50$  и  $\chi^2=0,82$ ,  $P<0,25$ , соответственно) (табл. 1).

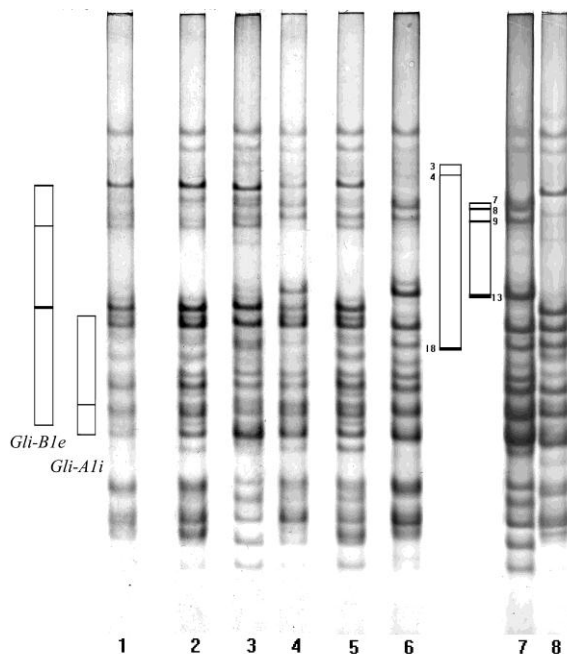


Рис. 1. Электрофоретические спектры глиадинов родительских форм и некоторых зерен F<sub>2</sub>, полученных от скрещивания к-20539/Ершовская 32: 1 – Ершовская 32; 2, 6 – гомозиготы по локусам *Gli-A1* и *Gli-B1*; 3 – гетерозигота по *Gli-B1*, гомозигота по *Gli-A1*; 4 – гетерозигота по локусам *Gli-A1* и *Gli-B1*; 5 – гомозигота по *Gli-B1*, гетерозигота по *Gli-A1*; 7 – к-20539; 8 – Безостая 1.

Таблица 1. Распределение зерен F<sub>2</sub> по генотипическим классам в комбинации к-20539/Ершовская 32

Хромосома	Генотипические классы	Число зерен		$\chi^2$
		Фактическое	Ожидаемое	
1А	Компоненты 3, 4, 18 - гомозигота	27	26	0,21
	Гетерозигота	53	52	
	Аллель <i>Gli-A1i</i> - гомозигота	24	26	
1В	Компоненты 7, 8, 9, 13 – гомозигота	25	26	0,82
	Гетерозигота	49	52	
	Аллель <i>Gli-B1e</i> - гомозигота	30	26	

### Гибридологический анализ наследования компонентов глиадина в комбинации скрещивания к-20558/Ершовская 32

При анализе 112 зерновок F<sub>2</sub> от скрещивания к-20558/Ершовская 32 был обнаружен ряд совместно наследуемых компонентов в спектре образца к-20558 (рис. 2). Установлено, что число зерен с присутствием и отсутствием данного аллеля (компоненты 1\*, 2\*, 3\*, 5\*, 6\*, 7\*) в спектрах гибридных зерен соответствовало теоретически ожидаемому соотношению 3:1 ( $\chi^2=0,19$ ,  $P<0,50$ ). Поскольку, аллель *Gli-B1e* сорта Ершовская 32 и компоненты 1\*, 2\*, 3\*, 5\*, 6\*, 7\*, наследующиеся совместно в виде блока сцепленных компонентов у образца к-20558, составляют аллельную пару, то можно считать, что генетический контроль этих компонентов осуществляется глиадинкодирующим локусом хромосомы 1В генома спельты.



Число зерен в трех фенотипических классах по данной аллельной паре (26:62:24) близко к соотношению 1:2:1, теоретически ожидаемому при моногибридном кодоминантном наследовании ( $\chi^2=1,35$ ,  $P<0,10$ ) (табл. 2).

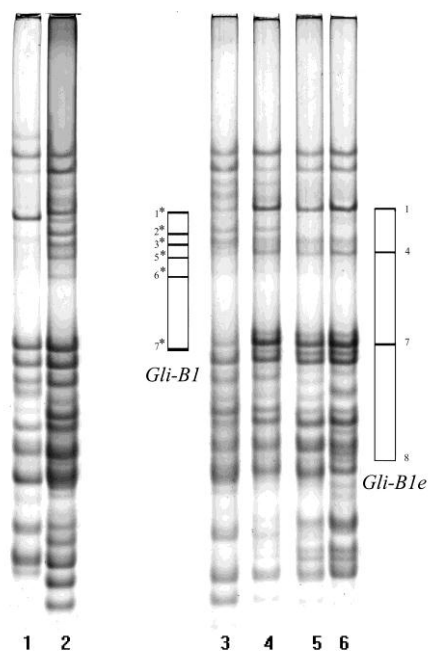


Рис. 2. Электрофоретические спектры глиадинов родительских форм и некоторых зерен  $F_2$ , полученных от скрещивания к-20558/Ершовская 32: 1 – Безостая 1; 2 – к-20558; 3 – гомозигота по локусу *Gli-B1* (компоненты 1\*, 2\*, 3\*, 5\*, 6\*, 7\*); 4 – гетерозигота по локусу *Gli-B1*; 5 – гомозигота по локусу *Gli-B1e* (компоненты 1, 4, 7, 8); 6 – Ершовская 32.

Таблица 2. Распределение зерен  $F_2$  по генотипическим классам в комбинации к-20558/Ершовская 32

Хромосома	Генотипические классы	Число зерен		$\chi^2$
		Фактическое	Ожидаемое	
1В	Компоненты 1*, 2*, 3*, 5*, 6*, 7* - гомозигота	24	28	1,35
	Гетерозигота	62	56	
	Аллель <i>Gli-B1e</i> - гомозигота	26	28	

В результате проведенного гибридологического анализа был установлен генетический контроль компонентов глиадина. Это позволит в дальнейшем проводить идентификацию аллелей глиадинкодирующих локусов спельты и оценивать биоразнообразие вида *T. spelta* L.

## Каталог аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов вида *T. spelta* L.

Проанализировано более 2,5 тысяч электрофоретических спектров глиадинов отдельных зерновок. В ходе сравнительного анализа электрофоретических спектров глиадина спельты со спектром сорта-стандарта мягкой пшеницы Безостая 1 были определены генетические формулы глиадина у всех проанализированных образцов спельты.

Множественный аллелизм наблюдался по всем глиадинкодирующим локусам хромосом 1A, 1B, 1D, 6A и 6D (рис. 3). Варианты блоков компонентов глиадина даны в сравнении со схемой электрофоретического спектра сорта-стандарта мягкой пшеницы Безостая 1. Сходные аллельные варианты блоков компонентов глиадина по количеству, относительной электрофоретической подвижности и интенсивности окрашивания отдельных компонентов, были объединены в семейства. В итоге все аллельные варианты оказалось возможным включить в 15 семейств. Так, по локусу *Gli-A1* выделено три семейства аллелей. В первое семейство входили аллели *Gli-A1b, n, m, e, 7<sup>s</sup>, 9<sup>s</sup>* (имели от одного до четырех компонентов, из которых один или два компонента в  $\gamma$ -зоне спектра сильно выражены); во второе - *Gli-A1g, f, a, h, i, j* (состояли из двух – трех компонентов); в третье семейство – аллели *Gli-A1o, 12<sup>s</sup>* (имели три компонента).

По локусу *Gli-B1* также выделено три семейства аллелей. Первое семейство аллельных вариантов глиадина локуса *Gli-B1* включало аллели - *Gli-B1b, e, g, f, 15<sup>s</sup>, 16<sup>s</sup>* (имели от четырех до шести компонентов, один из которых являлся доминирующим по интенсивности окрашивания в  $\gamma$ -зоне, есть компоненты, которые находились в  $\beta$ -зоне спектра); второе семейство включало аллели - *Gli-B1c, n, 10<sup>s</sup>, 12<sup>s</sup>, 17<sup>s</sup>, 8<sup>s</sup>, 7<sup>s</sup>* (спектр содержал от трех до семи компонентов, которые расположены в  $\gamma$ - и  $\omega$ -зонах спектра); третье – аллели *Gli-B1m, k, 5<sup>s</sup>, 11<sup>s</sup>* (имеют три – пять компонентов, расположенных в  $\omega$ -зоне). Аллель *Gli-B1l* не был отнесен ни к одному из семейств.

Аллели, контролируемые локусами хромосомы 1D, обладали большим сходством. Один из самых интенсивно окрашенных компонентов в зоне  $\gamma$ -глиадинов одинаков у всех блоков.

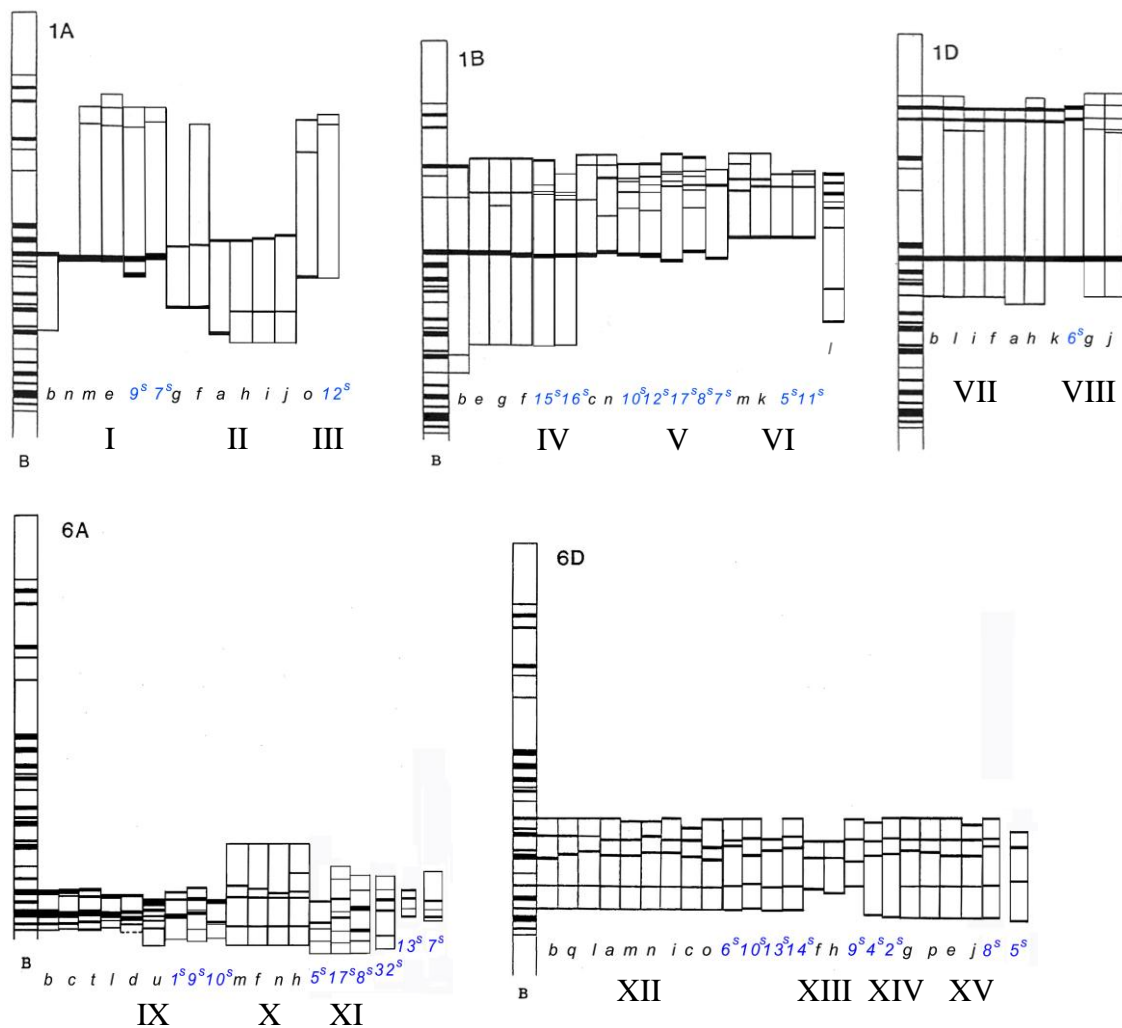


Рис. 3. Схемы аллельных вариантов блоков компонентов глиадина

В первое семейство локуса *D1* входили аллели: *b, l, i, f, a, h, k, 6<sup>s</sup>*; во второе – *g, j*. По локусу *Gli-A2* выделялись, как минимум, три семейства аллелей: первое семейство - *Gli-A2b, c, t, l, d, u, 1<sup>s</sup>, 9<sup>s</sup>, 10<sup>s</sup>*; второе - *Gli-A2m, f, n, h*; третье - *Gli-A25<sup>s</sup>, 17<sup>s</sup>, 8<sup>s</sup>*. Аллели *Gli-A27<sup>s</sup>* и *Gli-A213<sup>s</sup>* и *Gli-A232<sup>s</sup>* не были отнесены ни к одному из семейств, поскольку не имели одинаковых по электрофоретической подвижности компонентов. Компоненты локуса *Gli-D2* расположены в  $\alpha$ - и  $\beta$ -зонах спектра. Выделено четыре семейства аллелей локуса *Gli-D2*. Первое семейство включало аллели *Gli-D2b, q, l, a, m, n, i, c, o, 6<sup>s</sup>, 10<sup>s</sup>, 13<sup>s</sup>, 14<sup>s</sup>*; второе – аллели *Gli-D2g, p, e, j, 5<sup>s</sup>, 8<sup>s</sup>*; третье - *Gli-D2f, h, 9<sup>s</sup>*; четвертое – аллели *Gli-D22<sup>s</sup>, 4<sup>s</sup>*. Аллель *5<sup>s</sup>* не был отнесен ни к одному из семейств. В состав аллельных вариантов блоков компонентов глиадина локуса *Gli-D2* в основном входили четыре – пять компонентов, кроме третьего семейства, в состав которого входили аллели, представленные тремя – четырьмя компонентами. Всего было идентифицировано 23 аллельных варианта по

локусу *Gli-A1*; 26 - по локусу *Gli-B1*; 17 – по локусу *Gli-D1*; 45 - по локусу *Gli-A2* и 30 аллельных вариантов блоков компонентов глиадины по локусу *Gli-D2*. В итоге был идентифицирован 141 аллель по пяти глиадинкодирующим локусам. Среди идентифицированных аллелей нами были обнаружены аллели, которые не встречались ранее у мягкой пшеницы и не были отмечены в каталоге аллелей глиадины мягкой пшеницы. Поэтому данные аллели мы охарактеризовали как «новые» и обозначили их соответствующими цифрами с верхним индексом «<sup>s</sup>», что означает первичное их нахождение в спельте.

### **АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АЛЛЕЛЕЙ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ ВИДА *TRITICUM SPELTA* L.**

Согласно делению спельты на два подвида (Фляксбергер, 1935; Дорофеев и др., 1979) все изучавшиеся образцы спельты были разделены нами на две группы, исходя из географии распространения: азиатские (Иран, Таджикистан, Азербайджан, Туркменистан) и европейские (Испания, Швейцария, Австрия, Германия, Чехословакия<sup>1</sup>, Югославия<sup>1</sup>, Польша).

Из всех 80 изученных образцов 25 были гетерогенны по глиадинкодирующим (*Gli*-) локусам, т.е. состояли из двух и более (пяти) генотипов (биотипов). Причем, наибольшая гетерогенность по глиадинкодирующим локусам была выявлена в азиатской группе спельт (54%), тогда как в европейской группе гетерогенными по глиадинкодирующим локусам оказались 19% образцов – к-20541, к-20543, к-20546, к-20591, к-62951, к-13294, к-20380, к-20383, к-40830, к-29607, к-45767. Высокий уровень полиморфизма глиадины азиатской спельты дает основание предположить, что она является самой древней гексаплоидной пшеницей. Сравнение полиморфизма глиадинов в образцах спельты из разных стран показало, что наибольшей гетерогенностью (71%) по глиадинкодирующим локусам обладали спельты Ирана – к-45750, к-45546, к-45814, к-45817, к-45818.

---

<sup>1</sup> - Здесь и далее в границах до 1990 г.

Наиболее однородными по спектрам глиадины были образцы спельты из Швейцарии (к-26340, к-24696, к-24697, к-24698, к-24699, к-24700, к-24701, к-24703, к-24705, к-24709, к-26343), Югославии<sup>1</sup> (к-24724, к-46020), Польши (к-15013, к-15014, к-15016). Необходимо отметить, что среди представленных образцов спельты обнаружены образцы с идентичными спектрами глиадины. Как видно из табл. 3. наиболее часто они встречались в Швейцарии (66,7%) и Германии (73,8%).

Таблица 3. Образцы спельты с идентичными спектрами глиадины

Страна	Всего образцов	Образцы с идентичными спектрами	Процент образцов с идентичными спектрами, %
Иран	7	к-45818, к-45819	28,6
Таджикистан	11	к-52459	9,1
Туркменистан	3	к-52452	33,3
Швейцария	12	к-24696, к-24697, к-24698, к-24699, к-24700, к-24701, к-26340, к-26343	66,7
Германия	19	к-1727, к-1728, к-19141, к-19097; к-9991, к-20376; к-20382, к-20392; к-1724, к-6537; к-40830, к-62971	63,2
Австрия	4	к-23383	25
Германия	19	к-20380 (II биотип)	5,3
Югославия	2	к-24724	50
Германия	19	к-6535	5,3
Польша	3	к-15014, к-15016	66,7

Можно предположить, что это связано либо с общностью их происхождения, либо с техническими ошибками, возникшими в ходе поддержания этих образцов в коллекции.

### **Частоты встречаемости аллелей глиадинкодирующих локусов у озимой и яровой спельты**

Среди изучавшихся образцов спельты было выявлено 29 яровых форм (из которых 23 происходили из европейских стран и 6 – из азиатских), один образец полуозимого типа развития и 50 озимых форм (из них 30 образцов относились к европейским спельтам, 20 – к азиатским). Из табл. 4 видно, что озимые азиатские спельты характеризуются большим разнообразием по числу аллелей глиадинкодирующих локусов.

Таблица 4. Частота встречаемости аллелей глиадинкодирующих локусов среди яровых и озимых азиатских спельт

<i>Gli-A1</i>	Частота, %		<i>Gli-B1</i>	Частота, %		<i>Gli-D1</i>	Частота, %	
	яровые	озимые		яровые	озимые		яровые	озимые
<i>m</i>	16,67	<b>30</b>	<i>b</i>	16,67	<b>40</b>	<i>a</i>	<b>50</b>	<b>30</b>
<i>e</i>	-	5	<i>k</i>	-	25	<i>f</i>	-	10
<i>n</i>	-	10	<i>m</i>	-	10	<i>i</i>	-	10
<i>j</i>	-	15	<i>e</i>	-	5	<i>l</i>	-	5
<i>f</i>	<b>33,33</b>	5	<i>n</i>	16,67	-	<i>b</i>	<b>33,33</b>	5
<i>a</i>	16,67	-	<i>g</i>	16,67	-	<i>k</i>	-	10
<i>g</i>	16,67	-	<i>f</i>	-	5	<i>g</i>	16,67	<b>30</b>
<i>b</i>	16,67	-	<i>c</i>	16,67	-	<i>j</i>	16,67	-
<i>i</i>	16,67	-	<i>1<sup>s</sup></i>	-	5	<i>1<sup>s</sup></i>	-	5
<i>1<sup>s</sup></i>	-	5	<i>2<sup>s</sup></i>	-	5	<i>2<sup>s</sup></i>	-	5
<i>2<sup>s</sup></i>	-	5	<i>3<sup>s</sup></i>	-	15	<i>3<sup>s</sup></i>	-	10
<i>3<sup>s</sup></i>	-	10	<i>4<sup>s</sup></i>	-	5	<i>4<sup>s</sup></i>	-	5
<i>4<sup>s</sup></i>	-	5	<i>5<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>5<sup>s</sup></i>	-	5	<i>6<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>6<sup>s</sup></i>	-	10	<i>7<sup>s</sup></i>	<b>33,33</b>	-			
<i>8<sup>s</sup></i>	-	5	<i>8<sup>s</sup></i>	16,67	-			
			<i>9<sup>s</sup></i>	-	5			

<i>Gli-A2</i>	Частота, %		<i>Gli-D2</i>	Частота, %	
	яровые	озимые		яровые	озимые
<i>t</i>	-	5	<i>m</i>	16,67	15
<i>n</i>	-	10	<i>l</i>	-	5
<i>l</i>	-	10	<i>i</i>	-	20
<i>m</i>	-	5	<i>p</i>	-	15
<i>c</i>	-	5	<i>g</i>	16,67	5
<i>d</i>	-	5	<i>q</i>	16,67	5
<i>b</i>	-	5	<i>o</i>	-	5
<i>h</i>	16,67	-	<i>n</i>	-	5
<i>u</i>	-	5	<i>e</i>	-	10
<i>1<sup>s</sup></i>	<b>50</b>	-	<i>b</i>	16,67	-
<i>2<sup>s</sup></i>	-	<b>20</b>	<i>c</i>	16,67	-
<i>3<sup>s</sup></i>	-	10	<i>j</i>	-	10
<i>4<sup>s</sup></i>	-	10	<i>1<sup>s</sup></i>	-	5
<i>6<sup>s</sup></i>	16,67	-	<i>2<sup>s</sup></i>	-	5
<i>17<sup>s</sup></i>	16,67	-	<i>3<sup>s</sup></i>	-	5
<i>18<sup>s</sup></i>	-	5	<i>4<sup>s</sup></i>	-	5
<i>19<sup>s</sup></i>	-	5	<i>5<sup>s</sup></i>	16,67	-
<i>20<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>21<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>22<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>23<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>24<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>25<sup>s</sup></i>	-	5			
<i>26<sup>s</sup></i>	-	5			

Среди яровых образцов наибольший полиморфизм аллелей глиадинкодирующих локусов наблюдался у форм европейской спельты (табл. 5). Состав аллелей в группе яровых азиатских образцов заметно отличался от состава аллелей яровых европейских образцов. Так, у яровых азиатских образцов из всех известных и новых аллелей по локусу *Gli-A1* были распространены следующие: *f*, *m*, *a*, *g*, *b*, *i*; тогда как у яровых европейских: *f*, *m*, *a*, *g*, *o*, *h*, *7<sup>s</sup>*, *9<sup>s</sup>*.

Таблица 5. Частота встречаемости аллелей глиадинкодирующих локусов среди яровых и озимых европейских спельт

<i>Gli-A1</i>	Частота, %		<i>Gli-B1</i>	Частота, %		<i>Gli-D1</i>	Частота, %	
	яровые	озимые		яровые	озимые		яровые	озимые
<i>m</i>	8,69	-	<i>g</i>	4,35	-	<i>f</i>	13,04	9,68
<i>a</i>	4,35	6,45	<i>b</i>	<b>26,09</b>	<b>25,81</b>	<i>a</i>	<b>47,83</b>	<b>32,26</b>
<i>o</i>	4,35	-	<i>f</i>	-	3,23	<i>k</i>	13,04	-
<i>h</i>	4,35	16,13	<i>l</i>	4,35	3,23	<i>j</i>	4,35	-
<i>f</i>	<b>21,74</b>	<b>29,03</b>	<i>k</i>	4,35	-	<i>h</i>	-	16,13
<i>g</i>	8,69	-	<i>e</i>	4,35	-	<i>b</i>	-	16,13
<i>7<sup>s</sup></i>	<b>21,74</b>	-	<i>5<sup>s</sup></i>	8,69	-	<i>5<sup>s</sup></i>	4,35	-
<i>9<sup>s</sup></i>	<b>30,43</b>	<b>38,71</b>	<i>10<sup>s</sup></i>	4,35	-	<i>6<sup>s</sup></i>	<b>26,09</b>	<b>29,03</b>
<i>10<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>11<sup>s</sup></i>	<b>21,74</b>	-	<i>7<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>11<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>12<sup>s</sup></i>	8,69	-			
<i>12<sup>s</sup></i>	-	9,68	<i>13<sup>s</sup></i>	-	9,68			
			<i>14<sup>s</sup></i>	-	3,23			
			<i>15<sup>s</sup></i>	-	<b>25,81</b>			
			<i>16<sup>s</sup></i>	-	3,23			
			<i>17<sup>s</sup></i>	<b>21,74</b>	<b>32,26</b>			

<i>Gli-A2</i>	Частота, %		<i>Gli-D2</i>	Частота, %	
	яровые	озимые		яровые	озимые
<i>f</i>	<b>34,78</b>	9,68	<i>p</i>	13,04	-
<i>c</i>	4,35	-	<i>a</i>	<b>26,09</b>	3,23
<i>m</i>	4,35	-	<i>e</i>	4,35	3,23
<i>b</i>	-	3,23	<i>f</i>	<b>47,83</b>	3,23
<i>n</i>	4,35	-	<i>g</i>	-	<b>35,48</b>
<i>5<sup>s</sup></i>	-	<b>25,81</b>	<i>l</i>	4,35	9,68
<i>6<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>n</i>	-	3,23
<i>7<sup>s</sup></i>	<b>34,78</b>	3,23	<i>h</i>	8,69	-
<i>8<sup>s</sup></i>	13,04	-	<i>6<sup>s</sup></i>	-	<b>25,81</b>
<i>9<sup>s</sup></i>	-	12,9	<i>7<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>10<sup>s</sup></i>	-	6,45	<i>8<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>11<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>9<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>12<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>10<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>13<sup>s</sup></i>	-	6,45	<i>11<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>14<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>12<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>15<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>13<sup>s</sup></i>	4,35	-
<i>16<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>14<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>27<sup>s</sup></i>	-	3,23	<i>15<sup>s</sup></i>	-	3,23
<i>28<sup>s</sup></i>	-	3,23			
<i>29<sup>s</sup></i>	-	3,23			
<i>30<sup>s</sup></i>	4,35	-			
<i>31<sup>s</sup></i>	-	3,23			
<i>32<sup>s</sup></i>	-	3,23			
<i>33<sup>s</sup></i>	-	3,23			
<i>34<sup>s</sup></i>	4,35	-			
<i>35<sup>s</sup></i>	4,35	-			

Среди аллелей локуса *Gli-B1* у яровых азиатских спельт были идентифицированы аллели: *b, n, g, c, 7<sup>s</sup>, 8<sup>s</sup>*; у яровых европейских - *b, g, f, l, k, e, 5<sup>s</sup>, 10<sup>s</sup>, 11<sup>s</sup>, 12<sup>s</sup>, 17<sup>s</sup>*. Среди аллелей локуса *Gli-D1* у яровых азиатских спельт встречались аллели: *a, b, g, j*; тогда как у яровых европейских - *a, j, f, k, 5<sup>s</sup>, 6<sup>s</sup>*. У всех проанализированных образцов спельты аллель *Gli-D1g* встретился у шести озимых образцов из Азии: Таджикистан – к-52438, к-52445, к-52449, к-52457, к-52469, к-52470 и у одного ярового образца из Азербайджана – к-45365. У европейских же озимых и яровых образцов спельты данный аллель отсутствовал.

Поскольку, аллели *Gli-A17<sup>s</sup>* и *Gli-A19<sup>s</sup>* не встречались среди образцов азиатской спельты, а также не были найдены у сортов мягкой пшеницы, они были охарактеризованы нами как аллели эндемичные для тех регионов, где встречались: аллель *Gli-A17<sup>s</sup>* распространен в Испании (образцы к-20539, к-20541, к-20543, к-20558, к-20625), *Gli-A19<sup>s</sup>* найден у образцов Швейцарии (к-26340, к-24696, к-24697, к-24698, к-24699, к-24700, к-24701, к-26343), Германии (к-1724, к-1727, к-1728, к-6537, к-19097, к-19141, к-20764), Чехословакии (к-29607, к-45767) и Польши (к-15014, к-15016). Аллель *Gli-B115<sup>s</sup>* встречался только среди образцов Швейцарии (к-26340, к-24696, к-24697, к-24698, к-24699, к-24700, к-24701, к-26343). Аллель *Gli-D16<sup>s</sup>* эндемичен для спельты Швейцарии, Германии, Польши. Аллель *Gli-A27<sup>s</sup>* оказался характерным для образцов из Германии, Чехословакии, Польши. Необходимо отметить, что яровые и озимые формы европейской спельты отличались не только составом аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов, но и частотой доминирующих аллелей локуса *Gli-D2* (табл. 5).

Известно, что аллель *Gli-D1g* имеет сопряженность с показателями зимостойкости у пшеницы (Созинов, Попереля, 1979). Все высокоморозостойкие сорта озимой пшеницы имеют в формуле два-три аллеля из следующей серии: *Gli-A1m, Gli-A1o, Gli-D1g, Gli-A2f, Gli-D2e* (Созинов, Лаптев, 1986). В генетической формуле глиадинов среди образцов озимой азиатской спельты в основном встречался только один аллель, связанный с морозостойкостью – *Gli-A1m* (частота 30%) или *Gli-D1g* (частота 30%). Только один образец из Таджикистана (к-52457) имел в генетической формуле глиадинов два аллеля - *Gli-A1m* и *Gli-D1g*. Тогда как озимые европейские спельты имели совсем другие аллели: по локусу *Gli-A1* - аллели *Gli-A19<sup>s</sup>* (частота 38,71%) и *Gli-A1f* (частота 29,03%); по локусу *Gli-D1* – аллели *Gli-D1a*



(32,26%), *Gli-D16<sup>s</sup>* (29,03%); по локусу *Gli-A2* – аллель *Gli-A25<sup>s</sup>* (25,81%); по локусу *Gli-D2* – аллели *Gli-D2g* (35,48%) и *Gli-D26<sup>s</sup>* (25,81%).

Несомненный интерес представляет тот факт, что среди всех идентифицированных аллелей были выделены специфичные аллели, которые встречались только в яровых или только в озимых спельтах. Так, для яровых образцов спельты были характерны аллели *Gli-A1g*, *Gli-B1g*, *Gli-D1j*; для озимых – аллели *Gli-B1f*, *Gli-A2b*, *Gli-D2n*.

### **Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов у европейских образцов спельты**

В данной работе были проанализированы электрофоретические спектры спельты – представителей Северо-Западной и Центральной Европы (44 образца) и спектры испанских образцов спельты (10 образцов). В ходе анализа в группе баварских спельт в отличие от испанских идентифицировано 69 вариантов аллелей по пяти глиадинкодирующим локусам. У испанских спельт выявлено 23 аллельных варианта. У европейских спельт практически не были обнаружены устойчивые ассоциации аллелей по глиадинкодирующим локусам как по первой так и по шестой гомеологическим группам хромосом. Исключение представляют только баварские спельты, у которых выявлена незначительная связь аллеля *Gli-A1f* с аллелем *Gli-D1a*.

В ходе анализа полиморфизма глиадина было показано отличие электрофоретических спектров испанских образцов спельты от спектров других европейских спельт. Установлено, что аллельные варианты блоков компонентов глиадина, контролируемые локусами *Gli-A1*, *Gli-B1* встречающиеся у испанских образцов спельты, не обнаружены у других европейских спельт. При этом аллель *a*, контролируемый локусом *Gli-D1*, являлся часто встречаемым как у испанских (55%), так и у баварских спельт (33%), а также и у многих мягких пшениц, что, вероятно, связано с адаптивной значимостью данного аллеля. Интересно отметить, что аллель *Gli-A2f*, распространенный у испанских спельт (в девяти из десяти образцов – к-20538, к-20539, к-20541 (биотип), к-20543, к-20558, к-20568, к-20569, к-20591 (биотип), к-20625), являлся типичным для современных сортов мягкой пшеницы. Между тем, в электрофоретических спектрах образцов спельты других стран (Иран,

Таджикистан, Азербайджан, Туркменистан, Швейцария, Австрия, Германия, Югославия, Польша) аллель *Gli-A2f* не был найден или встречался крайне редко с частотой 4% (в образцах Чехословакии – к-45766, к-45768). Еще одной особенностью испанских спельт являлось полное отсутствие характерных только для спельты, аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов по локусу *Gli-A2*.

### **Генетическое разнообразие аллелей глиадинкодирующих локусов у азиатских образцов спельты**

Генетические формулы глиадина были определены у 26 образцов азиатской спельты. Показано, что спельты Ирана, Таджикистана, Азербайджана и Туркменистана отличались между собой генетическими формулами глиадина, а также частотой встречаемости отдельных аллелей. У азиатских спельт по локусу *Gli-A1* идентифицировано 16 аллелей, среди которых найдено семь новых аллелей (*Gli-A11<sup>s</sup>*, *Gli-A12<sup>s</sup>*, *Gli-A13<sup>s</sup>*, *Gli-A14<sup>s</sup>*, *Gli-A15<sup>s</sup>*, *Gli-A16<sup>s</sup>*, *Gli-A18<sup>s</sup>*) ранее не встречавшихся у мягких пшениц по данному локусу. По локусу *Gli-B1* идентифицировано 17 аллелей (из них девять новых). По локусу *Gli-D1* найдено 12 аллельных вариантов глиадина (из которых – четыре новых – *Gli-D11<sup>s</sup>*, *Gli-D12<sup>s</sup>*, *Gli-D13<sup>s</sup>*, *Gli-D14<sup>s</sup>*). Новые аллельные варианты обнаружены у 19% образцов азиатской спельты, за исключением образцов из Ирана. Наибольшим разнообразием по составу аллелей глиадинкодирующих локусов и по встречаемости новых аллелей выделялся локус *Gli-A2* (24 аллеля, из которых 15 – новые). Новые аллельные варианты по данному локусу встречались у 81% азиатских спельт. По локусу *Gli-D2* идентифицировано 17 аллелей, из них новые аллельные варианты (*Gli-D21<sup>s</sup>*, *Gli-D22<sup>s</sup>*, *Gli-D23<sup>s</sup>*, *Gli-D24<sup>s</sup>*, *Gli-D25<sup>s</sup>*) были найдены у 19% образцов спельты.

Следует отметить, что по локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2* и *Gli-D2* в образцах азиатской спельты не были обнаружены устойчивые ассоциации аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов, а именно повторяющиеся одинаковые сочетания аллельных вариантов по глиадинкодирующим локусам, составляющие генетическую формулу глиадинов.

### **Сравнительный анализ частот аллелей глиадинкодирующих локусов европейской и азиатской спельты**

На основании полученных результатов установлено, что аллельный состав блоков компонентов глиадина в азиатской группе спельт значительно отличался от

аллельного состава в европейской группе. Доля новых аллельных вариантов блоков компонентов глиаина по всем глиаинкодирующим локусам у европейских спельт преобладала, по сравнению с азиатскими. Необходимо отметить, что по локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-A2*, *Gli-D2* количество обнаруженных новых аллельных вариантов преобладало над уже известными аллелями. Исключение составлял локус *Gli-D1*, один из аллелей которого (*Gli-D1a*) встречался с доминирующей частотой как в азиатских, так и европейских спельтах.

Обе группы спельты имели ряд общих аллелей по всем глиаинкодирующим локусам. При этом по локусу *Gli-A2* выявлено меньшее число общих аллелей – *Gli-A2n*, *Gli-A2m*, *Gli-A2b*, *Gli-A2c*, два из которых – *Gli-A2n*, *Gli-A2m* относились к одному семейству блоков компонентов глиаина, а аллели *Gli-A2b*, *Gli-A2c* – к другому семейству (Metakovsky, 1991). Остальные аллели по данному локусу были охарактеризованы как эндемичные для Европейского и Азиатского регионов. В ходе анализа показано, что эндемичные аллельные варианты блоков компонентов глиаина европейских спельт не встречались в образцах азиатских спельт.

### **Генетическая близость европейской и азиатской спельты по генам глиаина**

Степень генетического сходства и различия образцов европейской и азиатской спельты была представлена с помощью дендрограммы построенной по методу Уорда (Ward, 1963) на основе матрицы парных евклидовых расстояний. Все изученные образцы спельты разделились на два кластера. Первый кластер (I) включал образцы из Польши, Югославии, Австрии. Второй кластер (II) распадается на два субкластера. В состав первого субкластера (II А) входили образцы из Швейцарии, Чехословакии, Туркменистана; Испании, Азербайджана; тогда как во второй (II В) входили образцы из Германии, Таджикистана, Ирана.

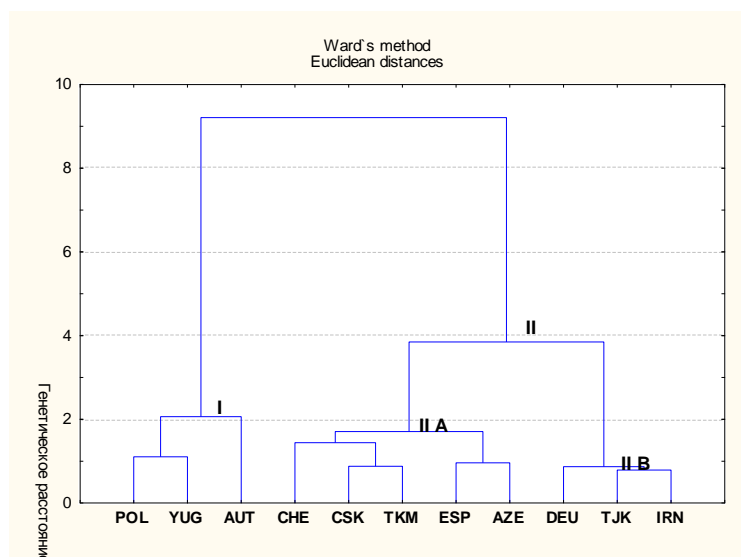


Рис. 4. Дендрограмма образцов спельты по частотам аллелей глиадинкодирующих локусов

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБРАЗЦОВ *TRITICUM SPELTA* L. И *TRITICUM AESTIVUM* L. С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ АЛЛЕЛЕЙ ГЛИАДИНКОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

### Морфологические характеристики *T. spelta* L. и *T. aestivum* L.

Ряд морфологических особенностей сортов пшеницы приурочен к определенным эколого-географическим районам. Известно, что краснозерные пшеницы преобладают в зонах с влажным и умеренным климатом. При этом краснозерные яровые формы чаще встречаются в Северо-Западной Европе, тогда как белозерные разновидности мягкой пшеницы распространены в субтропическом поясе (Индия, Иран, Афганистан). Остистые пшеницы распространены в странах с континентальным сухим климатом. В Северо-Западной и Центральной Европе с их влажным климатом остистые сорта полностью отсутствуют. Подобное распределение характерно также и для спельты, а именно в Европе преобладают краснозерные безостые разновидности, а в Азии – белозерные остистые.

### Анализ частот аллелей глиадинкодирующих локусов у образцов видов *T. spelta* L. и *T. aestivum* L.

Сравнительный анализ полиморфизма глиадина спельты с мягкой пшеницей показал явное различие их спектров по числу и частоте встречаемости аллельных вариантов компонентов глиадина.

В результате сравнения было показано, что у образцов спельты, в отличие от сортов мягкой пшеницы, не выделяются устойчивые ассоциации аллелей по глиадинкодирующим локусам.

### **Сравнение аллельных вариантов блоков компонентов глиадина образцов испанской спельты и местных сортов мягкой пшеницы Испании**

Сравнение частот встречаемости аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов испанской спельты проводили с 59 образцами мягкой пшеницы Испании (Ruiz et. al., 2002). В результате проведенного сравнения установлено, что новые аллельные варианты компонентов глиадинов были найдены по локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2* (у мягкой пшеницы и спельты), *Gli-D2* (у мягкой пшеницы). По всем глиадинкодирующим локусам разнообразие аллелей у мягкой пшеницы превышало разнообразие спельты.

### **ОБСУЖДЕНИЕ**

Гексаплоидные мягкие пшеницы, произраставшие ранее в Европе и Азии, существенно отличались по многим морфологическим признакам. Так, в Европе встречалась разновидность *var. europaeae* с характерным хрупким колосом и легким обмолотом. В Азии обнаруживалась разновидность *var. asiaticae* с жестким, труднообмолачиваемым колосом (Вавилов, 1926; Фляксбергер, 1935). Среди европейских пшениц преобладали безостые формы, азиатские были представлены, в основном, остистыми формами. В отношении спельты известна дифференциация на европейский (*ssp. spelta*) и азиатский (*ssp. kuckuckianum*) подвиды, разделение которых осуществлялось на основании морфологических особенностей и географического происхождения образцов (ботаническая классификация) (Фляксбергер, 1935; Дорофеев и др., 1979).

Данные по аллельному разнообразию глиадинкодирующих локусов, а именно составу и частоте идентифицированных ранее известных и эндемичных аллелей глиадинкодирующих локусов, подтверждают разделение спельты на европейский и азиатский подвиды. Наибольший полиморфизм по аллелям глиадинкодирующих локусов наблюдался среди озимых образцов у азиатской спельты, среди яровых – у европейской спельты. Всего идентифицирован 141 аллель по пяти глиадинкодирующим локусам хромосом первой и шестой гомеологических групп.

Наряду с известными аллелями, согласно каталогу мягкой пшеницы, определены новые ранее не идентифицированные аллели глиадинкодирующих локусов спельты. Причем, данные аллели можно назвать эндемичными для Европейского и Азиатского регионов, за исключением аллеля *Gli-A26<sup>s</sup>*, который встречался в образцах азиатской яровой спельты (частота 16,67%) и в образцах европейской озимой спельты (частота 3,23%). Не были выделены устойчивые ассоциации аллельных вариантов блоков компонентов глиадинов спельты. В то время как у сортов современных и местных сибирских пшениц были выявлены генотипы с устойчивыми ассоциациями аллельных вариантов глиадина по хромосомам первой гомеологической группы (Николаев, 2008).

Как известно, Вавилов (1926) определял основным центром видообразования и разнообразия мягкой пшеницы горные и предгорные районы Юго-Западной Азии. Вавилов впервые высказал предположение о переднеазиатском происхождении спельты. Он считал горные районы хранителями сортового разнообразия и историческими центрами происхождения. Результаты наших исследований показали, что наибольший полиморфизм по аллелям глиадинкодирующих локусов был отмечен в образцах азиатской спельты, причем наиболее гетерогенными оказались спельты Ирана. Также наибольшее разнообразие спельты по имеющимся разновидностям сосредоточено в азиатских странах. Исходя из выше изложенного, можно предположить, что первично спельта возникла в Азии.

По результатам аллельного разнообразия глиадинкодирующих локусов спельты, была определена наибольшая частота новых аллельных вариантов по локусу *Gli-A2* как у европейской, так и азиатской спельты. Возможно, это можно было бы объяснить большей склонностью к возникновению мутаций по данному локусу. Однако, известно, что частота встречаемости как спонтанных, так и индуцированных мутаций по локусам хромосом первой и шестой гомеологических групп, примерно одинакова (Упелниек, 1994). Поэтому можно предположить, что уменьшение разнообразия аллелей блоков компонентов глиадина по первой гомеологической группе хромосом вероятно связано с отбором в процессе селекции на хозяйственно-ценные признаки, адаптивностью к экологическим условиям или одновременно сочетанием этих факторов отбора.

Часто встречающимся аллелем среди образцов азиатской и европейской спельты был аллель *Gli-D1a*. Можно с большей долей вероятности предполагать адаптивную значимость данного аллеля у спельты. Известно, что аллель *Gli-D1a* встречается достаточно широко среди сортов мягкой пшеницы, как современных, так и стародавних (Николаев, 2008). Данный факт, вероятнее всего, объясняется селекционно-адаптивным преимуществом (Метаковский и др., 1986). Данный аллель является также возможным маркером адаптивности в качестве непосредственных участников протеолиза проламинов при прорастании зерна (Упелник и др., 2003).

Результаты полиморфизма глиадинкодирующих локусов европейской спельты позволили выделить испанскую спельту. Так, аллели локусов *Gli-A1*, *Gli-B1*, встречающиеся у испанской спельты, не обнаружены у других европейских спельт. Эндемичные аллели по локусу *Gli-A2* практически не встречались, преобладал по частоте аллель *Gli-A2f*, являющийся типичным аллелем для сортов мягкой пшеницы. Испанские спельты, по сравнению с баварскими, отличались низким уровнем полиморфизма по аллелям глиадинкодирующих локусов и представляли собой однородную группу по данным хромосомного анализа (Дедкова и др., 2004).

Необходимо отметить, что исследование полиморфизма показало генетическую близость спельты и мягкой пшеницы. Так, яровые и озимые образцы спельты значительно различались по частотам встречаемости аллелей. Данная картина также характерна и для мягкой пшеницы. Также у спельты наиболее полиморфными по числу аллельных вариантов были локусы хромосом шестой гомеологической группы - *Gli-A2*, *Gli-D2*, что также соответствует данным по аллельному разнообразию глиадинкодирующих локусов у мягкой пшеницы (Николаев и др., 2005). Установлено, что уровень аллельного разнообразия глиадинкодирующих локусов у испанской мягкой пшеницы был выше, чем у испанской спельты. На этом основании можно допустить более древнее происхождение мягкой пшеницы в Испании, чем спельты.

Наличие генетического материала ржи в германских образцах указывает на их вторичное происхождение, поскольку известно, что для создания современных сортов спельты интенсивно используют мягкую пшеницу (Siedler et al., 1994; Luo et al., 2007), сорта которой могли содержать данную хромосомную перестройку.

Следует отметить, что образцы пшеницы с наличием в их клейковине белков ржи (секалинов) имеют низкие хлебопекарные качества (Попереля, Созинов, 1977; Zeller et al., 1982). Наличие аллеля *Gli-B1l* является характерной особенностью современных сортов селекции Мироновского института пшениц им. В.М. Ремесло. Данный аллель является также маркером генов устойчивости растений пшеницы к возбудителям ржавчинных болезней (Попереля, Бабаянц, 1980), так как в коротком плече хромосомы 1R находится ряд генов (*Pm8*, *Yr9*, *Sr31*, *SrR*, *Lr26*), придающих пшенице устойчивость к грибным патогенам (Koebner et al., 1986). Транслокация 1BL/1RS входит в геном многих европейских сортов мягкой пшеницы (Zeller, Hsam, 1983).

Наиболее типичный аллель *Gli-A1m* для таджикской и иранской спельты, не встречался в германских спельтах. Тогда как аллель *Gli-B1b*, типичный для «южных» регионов (Драгович, 2008), встречался в таджикской и иранской спельте, а также в германской, но при этом не встречался в швейцарской спельте, которая также относится к «северной» группе. Вероятно, аллели, характерные для «южных» стран передались путем скрещиваний с мягкой пшеницей в европейские страны («северные»). Проведенная кластеризация спельты указала возможное сходство туркменской и чехословацкой спельты. Аллель *Gli-A1f*, характерный для «северных» регионов, встречался в образцах швейцарской и чехословацкой спельты, но не в туркменской и других азиатских спельтах. Это свидетельствует о том, что аллели, характерные для азиатской спельты не были переданы путем скрещиваний в европейские спельты. Данный факт еще раз подтверждает независимое происхождение европейской и азиатской спельты. Испанские и азербайджанские спельты выделились в отдельный кластер по общим аллелям локусов *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* - *Gli-A1a*, *Gli-B1g*, *Gli-D1a*, *Gli-D1j*. Тогда как, аллели локусов *Gli-A1*, *Gli-B1*, встречающиеся в образцах испанской спельты, не обнаружены в образцах европейской спельты. Подобная дифференциация спельты, основанная на различиях аллельного состава глиадинкодирующих локусов, в целом совпадала с полученной ранее кластеризацией спельты по учету интенсивности компонентов глиадина (Романова, 2002).



## ВЫВОДЫ

1. Установлено наследование блоков компонентов гиадина у вида *T. spelta* L. Создан каталог аллельных вариантов блоков компонентов гиадина спельты, включающий 141 аллель по локусам *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1*, *Gli-A2*, *Gli-D2*. Выявлено 15 семейств блоков компонентов гиадина: по *Gli-A1* – 3 семейства, по *Gli-B1* – 3 семейства, по *Gli-D1* – 2, по *Gli-A2* – 3, по *Gli-D2* – 4.
2. Впервые у спельты идентифицированы новые аллели гиадинкодирующих локусов первой и шестой гомеологических групп хромосом. Так, по локусу *Gli-A1* выявлено 12 новых аллелей, по локусу *Gli-B1* – 17, по *Gli-D1* – 7, по *Gli-A2* – 35 и по локусу *Gli-D2* – 15 новых аллелей.
3. Результаты анализа аллельного разнообразия гиадинкодирующих локусов вида *T. spelta* L. позволили подтвердить существование двух подвидов – азиатского (*kuckuckianum*) и европейского (*spelta*).
4. Показано, что европейские и азиатские спельты не имели значимых различий по числу идентифицированных аллелей (81 и 86 аллелей, соответственно), но различались по аллельному составу.
5. Установлено, что испанские спельты образуют отдельную группу среди европейских спельт, что подтверждает разделение европейского подвида спельты на иберийскую и баварскую группы. Показано значительное сходство испанской спельты с мягкой пшеницей по аллелям гиадинкодирующих локусов хромосом шестой гомеологической группы.
6. У европейской, как и азиатской спельты яровые и озимые формы различались по составу и частотам аллелей гиадинкодирующих локусов.
7. Впервые показано, что аллельное разнообразие по гиадинкодирующим локусам хромосом первой гомеологической группы было выше у образцов яровой европейской спельты по сравнению с озимой европейской и азиатской спельтой (озимой и яровой), а также видом *T. aestivum* L.

## ПУБЛИКАЦИИ

1. Николаев А.А., Брежнева (Карпова) Т.А. Сравнительный анализ полиморфизма локусов аллельных вариантов глиадинкодирующих локусов у сортов мягких пшениц разных периодов селекции // Материалы 2-ой научной конференции МОГиС, посвященной 115-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова. МСХА. 2003. С. 171-172.
2. Брежнева (Карпова) Т.А., Упелниек В.П. Эндемичные аллели глиадинкодирующих локусов гексаплоидной пшеницы *T. spelta* L. // V съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Часть I. Москва. 21-28 июня 2009. С. 192.
3. Брежнева (Карпова) Т.А., Упелниек В.П. Генетическое разнообразие европейской спельты // Сб. ст. III Всероссийской научно-практической конференции «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира». Волгоград, 4-6 августа. 2010. С. 317-320.
4. Брежнева (Карпова) Т.А., Упелниек В.П. Генетический полиморфизм вида *Triticum spelta* L. по глиадинкодирующим локусам // Plant Breeding and Seed Production. 2009. V. XV. № 2. P. 43-52.
5. Брежнева (Карпова) Т.А., Упелниек В.П., Пухальский В.А. Генетический контроль компонентов глиадина у вида пшеницы *Triticum spelta* L. // Генетика. 2010. Т. 46. № 5. С. 640-644.
6. Николаев А.А., Фисенко А.В., Новосельская–Драгович А.Ю., Брежнева (Карпова) Т.А., Упелниек В.П. Полиморфизм глиадина у современных сортов яровой мягкой пшеницы Сибири // Селекция и семеноводство. 2005. № 4. С. 13-18.
7. Патент на изобретение № 2381069: «Лабораторный измельчитель зерна и устройство для отбора и загрузки в него зерна». Авторы: Князьков Н.Н., Брежнева (Карпова) Т.А., Губарева Н.К., Князьков С.Н., Конарев А.В., Кудрявцев А.М., Янковский Н.К. / 2008