

## Белковые маркёры ряда видов миндаля. Секции *Spartioides Spach* и *Lycioides Spach*

**В.И. Авдеев**, д.с.-х.н., профессор,  
ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ

Среди ксерофитных видов миндаля (*Amygdalus* L.) выделяют 3 вида из секции *Spartioides Spach* (подрод *Amygdalus*), 7 видов из секции *Lycioides Spach* [подрод *Dodecandra (Spach) Browicz*]. Как показали более подробные данные [1], первая секция представлена в Евразии одним обширным видом – миндалём арабским (*Amygdalus arabica Olivier*), во второй же секции крупнейший ареал имеет миндаль колючейший (*Amygdalus spinosissima Bunge*), внутри которого в качестве подвида выделяют эндемичный миндаль туркменский – *Amygdalus spinosissima ssp. turcomanica (Lincz.) Browicz* [2–4, 10].

В систематике рода миндаль, основанной только на морфобиологических признаках, существуют серьёзные разногласия. Так, К.П. Попов [3], судя по его результатам промера косточек (эндокарпиев), затем уже расчёта коэффициента удлинённости этого органа, пришёл к выводу, что миндаль туркменский был изначально обособленным видом, однако за счёт гибридизации с миндалём колючейшим приобрёл статус его подвида. Есть мнение, что миндаль арабский был основателем секции *Lycioides* [5], а виды этой секции, гибридизировав

с *Amygdalus communis* L. (из секции *Amygdalus*), дали начало *Amygdalus bucharica* Korsh. из той же секции *Amygdalus* [6]. Некоторые считают даже, что миндаль бухарский – это межродовой гибрид *Amygdalus communis* с видом микровишни – *Microcerasus microcarpa* (С.А. Mey) Erem. et Yushev [5]. Анализ этих и других данных показывает, что морфологические признаки не могут быть единственно надёжными в исследованиях по систематике растений.

Это побудило провести дополнительные работы по изучению белковых маркёров семян [4, 7]. В этих работах чаще всего анализировали данные по зоне основных легуминоподобных глобулинов, наиболее ценной для систематики, ниже даны самые подробные данные по всем зонам этих белков, получаемым на электрофореграмме (табл. 1–4). Сборы семян миндаля для электрофореза в хребте Тереклитау (Южный Таджикистан, Средняя Азия), в Юго-Западном и Центральном Копетдаге (Передняя Азия) проводил автор статьи [4], в других регионах – К.П. Попов [3]. Полозиции полипептидных компонентов (табл. 1–4) были использованы для расчёта степени близости таксонов миндаля (табл. 5).

Миндаль арабский имеет в зоне основных легуминоподобных глобулинов группу стабильных

1. Типы полипептидных спектров глобулинов семян *Amygdalus arabica Olivier* из разных географических популяций Туркмено-Хорасанских гор

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																		
3	5	8	11	14	16	18	19	22	24	26	27	28	29	32	34	36	38	39
Юго-Западный Копетдаг, 1988 г. и Северный Иран (провинция Хорасан), 1980 г.																		
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2	1		1	1	2	1	2	
Центральный Копетдаг (местечко Дурун), 1990 г.																		
1	1	1	1	1	1	1		1	2	1		1		2	2	2		1
40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	53	54	57	58	59	60	61	63
Юго-Западный Копетдаг, 1988 г. и Северный Иран (провинция Хорасан), 1980 г.																		
1	1		1	1		1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Центральный Копетдаг (местечко Дурун), 1990 г.																		
		1			1		2			2	2		1		1			
64	66	68	69	70	72	73	74	76	77	79	80	82	84	87	89	90	92	95
Юго-Западный Копетдаг, 1988 г. и Северный Иран (провинция Хорасан), 1980 г.																		
	1	1		1			1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	
Центральный Копетдаг (местечко Дурун), 1990 г.																		
1			1		2	1		1			1	2	1	1	2	1	1	1

Примечание: не показаны интенсивностью в 1 балл следующие компоненты: 1, 105, 110 для первой группы популяций (из Юго-Западного Копетдага и Северного Ирана; общее число компонентов – 50) и 1, 98, 100, 105, 110 для второй группы (общее число компонентов – 40)

2. Типы полипептидных спектров глобулинов семян *Amygdalus spinosissima ssp. turcomanica (Lincz.) Browicz* из популяций Центрального Копетдага (гора Душак, 1989 г.)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																		
1	3	5	7	8	10	12	14	17	18	20	22	24	26	27	28	29	30	31
1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1		1
1	1	1			1		1		1	1	1	2	1		1		1	
32	33	34	35	36	38	39	41	43	45	46	48	50	52	53	56	58	59	60
	1		1		1	1	1	1	1	2		1		1	1		1	
1		1		1	2		1	1	1	2	1	1	1		1	1		1
62	63	64	65	66	69	71	73	75	76	77	78	79	82	84	86	88	90	91
1	1		1		1	1			1		1	1	1	1	2	1	2	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1

Примечание: не показаны интенсивностью в 1 балл компоненты 93, 95, 99, 100, 110 в первой популяции (общее число компонентов – 47) и компоненты 93, 95, 99 – во второй популяции (общее число компонентов – 48)

компонентов, так называемый химический радикал вида (от 80 до 92), у миндаля туркменского – компоненты с 78 по 91 (табл. 1, 2) или же только компонент 90 (табл. 3). Кроме них у миндаля арабского в различных зонах электрофореграммы также есть стабильные группы (1, 34, 47, 50, 71 и мн.др.), а общее число компонентов доходит до 50 шт. (табл. 1). У миндаля туркменского полиморфизм во всех зонах настолько велик, что стабильными являются лишь группы компонентов 20, 46, 50; общее же число компонентов составляет 38–48 шт. (табл. 3). Едиными для обоих видов миндаля в зоне радикала являются компоненты 82, 84, 90 (табл. 1, 2) или, как исключение, только компонент 90 (табл. 1, 3). У миндаля колючейшего в зоне радикала стабильны компоненты от 79 до 90; общее число составляет 43–58 шт., больше всего их на хребте Тереклитау, что на юге Таджикистана. Полиморфизм у этого вида занимает среднее положение между миндалями арабским и туркменским (табл. 4). Общность же морфологически близких миндалей туркменского и колючейшего в зоне

радикала обеспечивает в основном компонент 90, отчасти компоненты 79, 82, 84, 88. У миндаля колючейшего стабильны также и группы компонентов 1, 22, 46, 50, 71 и мн. др. (табл. 2–4).

У миндаля арабского найдены особи с опушёнными по краю лепестками цветка [1]. На юго-западе Копетдага таких особей насчитывается 45%, однако по белковым маркерам они не имеют различий с неопушёнными особями [4]. Окраска косточки у миндалей арабского и туркменского коричневая с разными оттенками (зумеланическая окраска), но характер её различен. В типе миндаля арабский имеет двойную окраску: на фоне коричневой окраски чётко выражены бурые пятна (крапчато-бурая, пятнистая окраска). У миндаля туркменского же окраска ровная, размытая, от тёмно-коричневой до бурой («оржавленной»). Эти типы (фены) окраски были выделены впервые и позволили оценить степень интрогрессивной гибридизации между такими видами миндаля. Так, у миндаля туркменского на горе Душак найдены 2,8% особей с пятнистой окраской, а в том же Центральном Копетдаге, но

3. Типы полипептидных спектров глобулинов семян *Amygdalus spinosissima* ssp. *turcomanica* (Lincz.) Browicz из популяций Центрального Копетдага (местечко Чаек, 1990 г.)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																		
10	11	12	13	14	15	16	17	18	20	22	24	25	26	27	28	29	30	31
1				1		1		1	1	1	1		1		1		1	1
	1		1						1	1				1		1		
1			1		1			1	1			1		1				1
1	1	1					1		1	2		1			2		1	
	1	1		1		1	1		1	1				1		1		
1				1		1	1		1	1				1		1		1
1		1			1		1		1	1		1		1		1		
<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>	<b>40</b>	<b>42</b>	<b>43</b>	<b>44</b>	<b>46</b>	<b>48</b>	<b>49</b>	<b>50</b>	<b>51</b>	<b>52</b>	<b>53</b>	<b>54</b>
	1		1		1		1	1		1	2	1		1	1		1	
		1					2	1	1		2			1			1	
	1			1			2	1			2	1		2		1		
2		1		1		2		2	2		2			2		1	1	
1		1				1		2	1		1		1	1		2		2
1	1				1	1			1		1	1		1		1		
1		1		1				1	1		1	2	1	1	1	1		1
<b>55</b>	<b>58</b>	<b>59</b>	<b>60</b>	<b>61</b>	<b>64</b>	<b>66</b>	<b>67</b>	<b>68</b>	<b>69</b>	<b>70</b>	<b>72</b>	<b>73</b>	<b>74</b>	<b>75</b>	<b>76</b>	<b>77</b>	<b>78</b>	<b>79</b>
	1			1			1			1		1			1		1	
	1	1			1	1			2					1		2	2	
		1			1			1		2			1		2		2	2
1	2		1			1			2		2			2			1	
	1	1			1		1		1	1		1		1		2		1
1		1		1					1	1		1			1			1
1		1		1	1	1			1	1	1				1	1		1
<b>81</b>	<b>82</b>	<b>83</b>	<b>84</b>	<b>85</b>	<b>86</b>	<b>87</b>	<b>88</b>	<b>89</b>	<b>90</b>	<b>91</b>	<b>92</b>	<b>93</b>	<b>94</b>	<b>95</b>	<b>96</b>	<b>97</b>	<b>98</b>	<b>99</b>
	2			2		2			2			1				1		
	1		2				1		1	2	1	1		1	1			
2			2				2		2			1	1			1		
2		2					2		2	1		1			2			2
2			2		1			2	1				1	1			2	
2		2		2			2		2	1		1			1			1
1		2		2		2			2			1			1			1

Примечание: не показаны интенсивностью в 1 балл следующие компоненты: в первом спектре – 7, 101, 104, 106, 110, 112 (общее число компонентов – 41); во втором спектре – 2, 4, 7, 8, 100, 101, 103, 107, 110 (общее число компонентов – 38); в третьем спектре – 3, 6, 8, 100, 103, 106, 108 (общее число компонентов – 38); в четвёртом спектре – 1, 4, 6, 8, 102, 105, 108, 112 (общее число компонентов – 43); в пятом спектре – 2, 4, 5, 6, 8, 100, 102, 104, 106, 112 (общее число компонентов – 47); в шестом спектре – 3, 5, 8, 102, 104, 106, 109 (общее число компонентов – 42); в седьмом спектре – 4, 5, 7, 8, 102, 104, 107, 110 (общее число компонентов – 48)

в местечке Дурун, у миндаля арабского произрастают 19,4% особей с размытой окраской косточки [4]. Изучение белковых маркёров показало, что пятнистой окраской миндаль туркменский обязан наличию интрогрессивного компонента 89 от миндаля арабского, а размытой окраской миндаль арабский – группы компонентов 88, 90 от миндаля туркменского. В таблице 3 у одной из особей миндаля туркменского можно наблюдать очень редкий компонент 89 (свойственный миндалю арабскому, см. спектр № 5); и действительно, его косточка по признакам близка к миндалю арабскому. Однако здесь же схожи по косточке с миндалём арабским и особи, имеющие спектры № 1 (с компонентом 87 от миндаля арабского) и № 2 (92 от того же вида). Итак, тип окраски косточки миндаля арабского обеспечивают по отдельности компоненты 87, 89, 92, а тип окраски миндаля

туркменского – в основном компонент 88. Интересно, что особь со спектром № 7 (табл. 3) имеет тип косточки, близкий к миндалю колючейшему (окраска светло-коричневая, ровная, поверхность бороздчатая), и у неё отсутствует компонент 92, хотя и есть компонент 90. Очевидно, компонент 92 в этой популяции играет ведущую роль как доминантный признак.

В.П. Денисов, изучая миндаль туркменский на горе Душак, где часть особей имеет бороздчатую поверхность косточки, воспринял их как миндаль Вавилова [8]. Но внешне – это типичный миндаль туркменский [4, 9], хотя и в спектрах многих его особей есть необычные компоненты 85, особенно 81 (табл. 3). Во всех спектрах миндаля колючейшего также находится компонент 81 (табл. 4), он же имеется и у миндаля бухарского – *Amygdalus bucharica* [4, 7]. Отсюда, учитывая, что компоненты

4. Типы полипептидных спектров глобулинов семян  
*Amygdalus spinosissima* ssp. *spinosissima* на юге Средней Азии

Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																			
1	2	3	4	5	7	8	10	11	12	13	14	15	16	18	19	22	24	25	26
Юг Таджикистана, хребет Тереклитау, 1981 г. (общее число компонентов – 58 и 54)																			
1		1		1	1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	2	
1	1	1		1	1	1	1		1		1		1	1		1			1
Юг Таджикистана, хребет Аруктау, 1980 г. (общее число компонентов – 44, 45 и 43)																			
1			1			1	1					1		1		1	2		
1		1	1			1	1					1		1		1	2		
1			1						1			1		1		1	1		
Юг Узбекистана, хребет Нуратау, 1980 г. (общее число компонентов – 45 и 44)																			
1			1			1	1					1		1		1	1		
1			1			1	1					1		1		1	1		
Юго-восток Туркменистана, хребет Кугитанг, 1980 г. (общее число компонентов – 44 и 43)																			
1			1			1	1					1		1		1	2		
1			1			1	1					1		1		1	1		
27	28	29	30	31	33	35	37	38	39	40	41	42	43	44	46	48	49	50	53
Юг Таджикистана, хребет Тереклитау, 1981 г.																			
	2	2		2	1		2		2	2	1			2	2	2	2	2	1
	2	1		2	2			1		2	1	1			2	2	1	1	1
Юг Таджикистана, хребет Аруктау, 1980 г.																			
1			2		1	1	2			1			1		2			1	1
1			1		1	1	2			2			1		2	1		1	1
2			2		1	2	2			1			1		2			1	1
Юг Узбекистана, хребет Нуратау, 1980 г.																			
1			2		1	1	2			1			1		2	1	1	1	1
1			1		1	1	1			1			1		2			1	1
Юго-восток Туркменистана, хребет Кугитанг, 1980 г.																			
1			2		1	1	2			1			1		2	2	1	1	1
1			1		1	1	1			1			1		1	1		1	1
56	58	59	60	62	63	64	65	68	69	71	73	75	78	79	81	82	84	88	90
Юг Таджикистана, хребет Тереклитау, 1981 г.																			
2	1		2			1	1	1	1	1	1	1		1	2	2	1	2	2
1	1			1			1	1	1	1	1	1		1	2	2	1	2	2
Юг Таджикистана, хребет Аруктау, 1980 г.																			
1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2
1	1		1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2
1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1
Юг Узбекистана, хребет Нуратау, 1980 г.																			
1	1		1		1		1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	1	2	2
1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1
Юго-восток Туркменистана, хребет Кугитанг, 1980 г.																			
1	1		1		1			1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2
1	1		1		1			1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1

Примечание: не приведены следующие компоненты (1 балл): в Тереклитау – 92, 94, 95, 96, 98, 99, 101, 102, 104, 107, 109, 111, 112 (первый спектр) и 94, 97, 99, 102, 104, 106, 108, 112 (второй спектр); в Аруктау, Нуратау и Кугитанге – 92, 95, 97, 101, 104, 107, 110, 112

81, 85 присущи именно дикорастущему миндалю Вавилова [7], есть основания полагать, что миндаль туркменский в Копетдаге сохраняет в своём геноме часть генов исчезнувшего там и вообще исчезающего в Средней Азии миндаля Вавилова из секции *Amygdalus*. Как известно, на юге Средней Азии и в сопредельных аридных районах в эпоху плейстоцена (1 млн лет назад и менее) росли леса с участием ясеня, берёзы, платана, ореха грецкого и др., где мог быть и мезофитный миндаль Вавилова.

Полученный материал позволяет прийти к следующим выводам. Анализ полиморфных спектров миндалей туркменского, колючейшего показывает, что доля в них участия миндаля арабского составляет около 55%. В то же время общность первых двух видов составляет в среднем 78% (от 69 до 88%). Основным носителем общих компонентов является миндаль арабский, менее всего таких компонентов – у миндаля туркменского как наиболее уникального, обособленного таксона (табл. 5). Различия видов миндаля по белковым маркерам наиболее

5. Степень общности суммарных полипептидных спектров видов *Amygdalus* L.

Миндаль арабский	шт.	Миндаль арабский		Миндаль туркменский		Миндаль колючейший	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%
		–	–	52	55	42	56
%	–	–	85	–	69	–	
Миндаль туркменский	шт.	–	–	–	–	66	88
	%	–	–	–	–	69	–
Миндаль колючейший	шт.	–	–	–	–	–	–
	%	–	–	–	–	–	–

Примечание: прочерк означает отсутствие излишних расчётных данных. Для всех трёх изученных таксонов общими являются 40 компонентов. У миндаля арабского они занимают 66%, туркменского – 42%, колючейшего – 53% компонентов

чётко выражены в зоне низкомолекулярных основных легуминоподобных глобулинов (радикала). У миндаля арабского ключевыми являются компоненты 87, 89, 92, у миндаля колючейшего – 81, у миндаля туркменского – 86, 91. У последнего из названных в зоне радикала высокий полиморфизм связан с интрогрессией генома от других видов миндаля, в т.ч. от миндаля Вавилова. Выявлены компоненты радикала, связанные с окраской эндосперма (косточки). Поскольку белковые спектры миндаля туркменского содержат также компоненты миндаля Вавилова, миндаль туркменский имеет повышенное значение для селекционной работы.

**Литература**

1. Денисов В.П. Дикорастущие миндали секции *Spartioideae* *Spach* // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. М., 1976. Т. 57. Вып. 1. С. 100–109.
2. Запрыгаева В.И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.-Л.: Наука, 1964. 695 с.
3. Попов К.П. Род миндаль (*Amygdalus* L.) в Туркмении // Известия АН ТССР. Серия биол. наук. 1981. № 6. С. 24–29.
4. Авдеев В.И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции: дисс. ... докт. с.-х. наук. СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1997. 326 с.
5. Ерёмин Г.В. Отдалённая гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
6. Денисов В.П. Новая секция рода миндаль – *Amygdalus* L. – sect. *Buchaeamygdalus* Denisov sect. nova // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1999. Т. 155. С. 25–30.
7. Авдеев В.И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2012. 408 с.
8. Денисов В.П. Миндаль Вавилова (*Amygdalus vavilovii* M. Pop.) в Копетдаге // Бюллетень ВИР. 1981. Вып. 113. С. 44–48.
9. Авдеев В.И. «Загадочный» миндаль Вавилова // Роль Варзобской горно-ботанической станции «Кондара» в развитии экспериментальной ботаники, лесоводства и плодводства в Таджикистане: матер. юбилейной науч. конференции. Душанбе: Дониш, 2014. С. 4–11.
10. Browicz K. *Amygdalus* // Flora des iranischen Hochlandes und der umramenden Gebirge. Persien, Afghanistan. Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. Wien: Akademische Druck-Verlagsanstalt Granz-Austria. 1969. № 66 / 30. S. 187–204.