

## Запасные белки семян как молекулярные маркёры (на примере культивируемого абрикоса Оренбуржья)

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

В Евразии, родине культивируемого абрикоса (*Armeniaca Scop.*), известны 13 древних и молодых очагов происхождения его культиваров (сортов и форм). В их числе на территорию Оренбуржья приходится быстро формирующийся молодой вторичный Приуральский микроочаг, имеющий сложный состав [1, 2]. Уже 23 года оренбургский местный абрикос изучают по разным биологическим и хозяйственным признакам, включая полипептидные (молекулярные) маркёры запасных белков семян [1–9 и др.]. В итоге он становится, пожалуй, одним из самых изученных в мире. Но, как всегда и бывает в науке, именно интенсивное изучение генофонда этого растения позволило обнаружить новые проблемы и утратить ряд старых научных иллюзий [10, 11]. Задача этой статьи состоит в их дальнейшем анализе с использованием как ранее опубликованных [1, 3–9 и др.], так и расширенных прежних экспериментальных данных (табл. 1–3).

Запасные белки семян задуманы как маркёры генетических различий в широком диапазоне – от вида до сорта, но в основе этой концепции лежали исследования лишь только по ряду культиви-

руемых и дикорастущих злаков, также некоторых двудольных растений. В этой же концепции были выдвинуты представления о низкой изменчивости белковых маркёров (БМ) внутри особей, линий и об экологической стабильности БМ по годам ([12] и др.). Оба этих представления означают, что идентификация отдельных особей, линий по БМ представляется в любое время не только быстрой, но и высокоэффективной.

Действительно, огромный опыт изучения морфологических, большинства анатомических, биохимических признаков растений указывает на их высокую изменчивость как у особей, так и популяций, видов. В противовес этому, следуя названной концепции, полипептидные спектры у абрикоса (как и большинства изученных плодовых видов) являются столь малоизменчивыми, что возникают серьёзные трудности при идентификации по БМ отдельных особей. Кроме того, часто не удаётся связать БМ с важнейшими признаками растений – окраска, форма плода, урожайность и т.д. [10]. В своё время на востоке Оренбуржья (г. Орск, пгт Энергетик) по БМ изучено 95 сеянцевых форм абрикоса [5]. Различия выявлены по этим населённым пунктам, т.е. двум местным популя-

ям, но ряд форм выделяются и по отдельным БМ (табл. 1–3). Так, у некоторых из них есть редкий компонент 27. В Орске у многих форм он связан с компонентами 45, 48, 50, а его формы-носители могут различаться по отсутствию компонента 76, наличию слабого компонента 72. Но, имея компонент 27, формы Ок-9Я-81-1 (табл. 1) и Ок-9Я-81-2 не отличаются по всем другим компонентам, даже по форме и окраске плода, а лишь по вегетативным признакам. Такой же редкий компонент 47, встречающийся на востоке Оренбуржья пока у 25–30% местных форм, не обнаруживает чёткой связи с иными компонентами, кроме компонента 86 абрикоса маньчжурского – *A. mandshurica* (Maxim.) Skvortz. из Энергетика. Компоненты 82, 84, 86, 47, присущие названному виду, постепенно исчезают из популяций, замещаясь на компоненты 81, 83, 85, 48 от абрикоса обыкновенного – *A. vulgaris* Lam. [4, 5]. Кроме всех этих данных (табл. 1–3) между разными формами из восточного Оренбуржья есть различия и по другим компонентам: сильный 47 и слабый 74 (форма Ок-Л-8); сильный 79 (Ок-ДН-29-2); слабый 75 вместо обычного 76 и отсутствует 74 (Ок-Л-9); из Энергетика – сильный 55 и слабый 76 (Э-3-1), различное сочетание сильных и слабых компонентов 72, 74, 76 у других форм и т.д. Отметим, что наличие слабого компонента (1 балл) не является вполне надёжным признаком, так как его интенсивность может иметь технологическую причину и изменяться по годам (см. ниже). Таким образом, по спектрам у местных форм абрикоса близость такова, что их идентификация возможна лишь при их сопоставлении друг с другом по группе или одиночным компонентам, но лучше использовать при этом и внешние признаки.

Феномен изменчивости спектров абрикоса по годам выявлен на формах, растущих на юго-востоке Оренбуржья. В 2010 г., жарком и засушливом, у форм выпадало до 20% компонентов, которые восстанавливались в благоприятные годы. Компоненты, не изменившие вовсе своей интенсивности в 2010 г., были восприняты как экологические маркёры устойчивости к сложившимся тогда неблагоприятным условиям [7 и др.]. Позже подобные маркёры были найдены в спектрах и других культиваров абрикоса, а такая же или даже более высокая экологическая нестабильность спектров была выявлена и у злаков [9, 11 и др.]. Этот феномен подрывает сложившиеся представления о стабильности БМ по годам, но, с другой стороны, позволяет через изменение их состава маркировать экологические факторы. В этой связи напрашивается вывод, что БМ не столько связаны с выявленными единичными внешними признаками, сколько отражают адаптации растений к конкретным экологическим факторам среды [10]. Для примера сопоставим данные по БМ у формы Ок-ДН-11-1. В 2005 г. (табл. 1) у неё было разной интенсивности 50 компонентов, в 2011 г. – 47

компонентов [8]. Из них за эти годы были общими лишь 19 компонентов (т.е. 38% в 2005 г. и 40% в 2011 г.). В их числе сохранили по годам интенсивность компоненты 5, 7, 10, 19, 58, 90 (1 балл) и 29, 42, 50, 68, 72, 74, 76, 83 (2 балла), изменили её – 15, 79, 85 (в 2011 г. были 2 балла), 21, 45 (на 2 балла – в 2005 г.). Итак, из 50 и 47 компонентов экологическую стабильность сохраняли по годам только 28–30%. Многие компоненты сместили свои позиции (12, 20, 22, 24, 26, 31, 33, 35, 39, 51, 53 и др.). Редкий случай, но у этой формы и ряда других из Орска и Энергетика ([8]) в 2011 г. даже не выявился обычный видовой компонент 81 из зоны основных легиминоподобных глобулинов (ОЛГ). Кроме того, у формы Ок-ДН-11-1 в 2011 г. также не было характерного для *A. mandshurica* компонента 47 [1, 8], но в 2005 г. он в спектре был (табл. 1). Нужно отметить, что 2005 и 2011 гг. оказались метеорологически довольно близкими, по абрикосу урожайными. Интересно и то, что из всего списка компонентов, маркирующих устойчивость к засухе форм абрикоса на юго-востоке Оренбуржья [9], стабильными из вышеперечисленных у названной формы являются компоненты 5, 7, 90. Стабильный же при засухе у ряда форм из юго-востока компонент 15 оказался у Ок-ДН-11-1 в 2011 г. неустойчивым. Совсем другая ситуация сложилась на юго-востоке Оренбуржья, где местные формы оказались устойчивыми к засухе. Здесь у трёх форм в 2010 г. было 43–51, в 2011 г. – 48–58 компонентов. Из них стабильными оказались от 81% (форма С-Е-4-3 в 2011 г.) до 100% компонентов (в 2010 г. это формы НОР-Скл-Н-11/2-19, НОР-Скл-Ц-16/2-22 и С-Е-4-3). Нестабильны по формам компоненты 3, 10, 17, 42, 55, 62 и ряд др. ([7–9]). У различных форм абрикоса по годам есть изменения и по ряду других компонентов. Это связано с разным происхождением форм, поэтому с неодинаковой их адаптацией.

Кроме идентификации культиваров БМ необходимы также для решения проблем систематики и теории эволюции. Но их всегда принимали как маркёры генетических изменений за длительный исторический период [12], хотя ещё со времён Ч. Дарвина известна скачкообразная эволюция животных и растений в условиях культуры. Поэтому имело интерес выявить БМ такой эволюции [1]. В этом плане абрикос Оренбуржья является очень перспективным объектом. Так, за период изучения 1993–2012 гг. в его генофонде прошли изменения в сторону резкого повышения зимостойкости, урожайности и качества плодов ([1–7]; табл. 1–3; рис.). Другими словами, состав морфологических и биохимических признаков культивируемого абрикоса явно усложнился, что могло привести и к изменению состава БМ. В этой связи начиная с 1993–1995 гг. у форм местного абрикоса собирали семена, которые подвергали электрофорезу запасных белков семян с 2002 г., когда названная

1. Типы полипептидных спектров у отборных форм абрикоса из г. Орска со светлой окраской плода, 2005 г.

Название формы	Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабый, 2 балла – сильной интенсивности)																						
	2	5	7	8	10	13	15	18	19	21	23	25	27	29	30	32	34	36	37	40	42	44	45
	Беловато-жёлтая основная окраска и яйцевидная форма плода, высокая урожайность (в возрасте 7 лет составляет 50 кг с дерева)																						
Ок-9Я-81-1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2
	Жёлтая основная окраска и овально-яйцевидная форма плода, масса плода – 30 г, урожайность дерева в возрасте 10 лет – 55 кг																						
Ок-Р-9	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2
	Светло-оранжевая основная окраска и яйцевидная форма плода																						
	Урожайность в возрасте 9 лет составляет 60 кг с дерева																						
Ок-ДН-11-1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2
	Плод мелкий (17–18 г массой), но мякоть очень вкусная (5 баллов)																						
Ок-Б-8-2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2
46	47	48	50	52	55	58	61	64	68	72	74	76	79	81	83	85	88	90	92	94	97	99	
Ок-9Я-81-1	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1
Ок-Р-9	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1
Ок-ДН-11-1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1
Ок-Б-8-2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1

2. Типы полипептидных спектров у отборных оранжевоплодных форм абрикоса из г. Орска, 2005 г.

Название формы	Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабый, 2 балла – сильной интенсивности)																						
	2	5	7	8	10	13	15	18	19	21	23	25	27	29	30	32	34	36	37	40	42	44	45
	Округлая форма плода, масса плода – 28 г, урожайность в возрасте 13 лет – 90 кг с дерева																						
Ок-Б-4-3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Яйцевидная форма плода, высокая маслянисть семени косточки																						
Ок-П-5	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	Яйцевидная форма плода, масса – 30 г, высокая маслянисть семени косточки, урожайность в возрасте 10 лет – 70 кг с дерева																						
Ок-7Н-10	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
46	47	48	50	52	55	58	61	64	68	72	74	76	79	81	83	85	88	90	92	94	97	99	
Ок-Б-4-3	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1
Ок-П-5	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1	1
Ок-7Н-10	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1

Примечание. В таблицах 1 и 2 не даны общие компоненты 100, 102, 105, 108, 110 и 112 (интенсивностью в 1 балл). Начиная с компонента 46 для краткости повторно не приведены характеристики форм. В таблицах 1–3 помологические признаки форм взяты из диссертации [5]

3. Типы полипептидных спектров у отборных местных форм абрикоса из пгт Энергетик, 2005 г.

Название формы	Позиции полипептидных компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																						
	2	5	7	8	10	12	15	19	22	25	27	28	29	30	32	35	38	40	42	44	46	47	48
Э-3-95-1	Беловато-жёлтая основная окраска и округлая форма плода, масса – 33 г, урожайность в возрасте 7 лет – 40 кг с дерева																						
	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2
Э-3-71	Оранжевая основная окраска и округлая форма плода, масса – 30 г, урожайность в возрасте 14 лет – 100 кг с дерева																						
	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1
Э-3-91	Оранжевая основная окраска и яйцевидно-округлая форма плода, масса – 34 г, урожайность в возрасте 5 лет – 35 кг с дерева																						
	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2
50	52	55	57	60	63	65	67	69	72	74	76	78	81	83	85	86	88	90	92	94	96	99	
Э-3-95-1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1
Э-3-71	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1
Э-3-91	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1

Примечание. В таблице 3 не даны общие компоненты 102, 105, 107, 110 и 112 (1 балл). С компонента 50 не приведены характеристики форм



Дб-ГФ-3/2-10 из Домбаровского р-на



ОР-Ч-Ч-1-1 из пригорода Оренбурга



Ок-ДН-11-1 из г. Орска (восток) (юго-восток) (центральная часть)

Рис. – Отборные формы местных абрикосов из различных частей Оренбуржья

технология во ВНИИР им. Н.И. Вавилова уже полностью сложилась. На первом этапе изучения местного абрикоса [2] по БМ были проанализированы спектры форм, растущих в 1993–1995 гг. в Энергетике и Орске, в 2002 г. – в г. Оренбурге. На востоке области преобладали формы, близкие по спектрам к *A. vulgaris*, в Оренбурге – к *A. vulgaris*, *A. mandshurica* и особенно гибриды между ними [1, 3, 4]. Более подробный учёт компонентов по всем зонам спектра – вицилиноподобных глобулинов (ВГ), основных (ОЛГ) и кислых легиминоподобных глобулинов (КЛГ) – показал, что те, первые формы, имели по 44–46 компонентов. Спектры их, кроме гибридных форм, были почти однотипными. У гибридных форм из Оренбурга в зоне ОЛГ комбинировались компоненты обоих видов абрикоса, кроме 81 и 86 [3]. Среди изученных в Орске тогда произрастали (теперь уже исчезнувшие) формы-основатели, завезённые семенами из пригорода Киева и названные ОВ-43-1, ОВ-43-2, ОВ-43-3 [1]. Но от них и форм из Энергетика (Э-3, Э-9 и др.) сохранилось сеянцевое потомство.

Все изменения в спектрах на фоне эволюции в культуре форм абрикоса могут сводиться к появлению новых компонентов (новаций) и исчезновению в спектрах прежних компонентов. При этом новации бывают двух типов: ранее неизвестные и замещающие прежние компоненты. Как показал анализ общего (суммарного) состава компонентов по годам, в процессе эволюции местного абрикоса Оренбуржья выявлены все три типа изменений в разных зонах спектра [1]. Остановимся на этом подробнее.

На 1993–2005 гг. общий состав спектров у форм, с учётом расширенных данных, охватывал 109 компонентов стандартной полипептидной шкалы, кроме компонентов 9, 11, 16 из зоны ВГ, т.е. около 97%. На 2006–2012 гг., с учётом же старых и новых данных [3–9], общий состав достиг 100%. Рост его в сравнении с первыми формами с 44–46 компонентами составил 2,5 раза. Это произошло за счёт преобладания новаций у потомков первых форм, имевших однотипные спектры [1, 4]. Но формы в разных частях Оренбуржья содержали в 2010–2012 гг. 37–58 компонентов [9], у современных сортов – 44–63 компонента. В этой связи интересно было сопоставить у форм стабильность по годам массы плода, урожайности и БМ. На юго-востоке у изученных форм [7] таких компонентов за 2010–2011 гг. было 28–41 шт., или 65–80% от числа единых у всех форм стабильных компонентов, общие из них – 5, 7, 12 (ВГ), 35, 59 (КЛГ), 81 (ОЛГ). С учётом данных по иным формам, где ряда компонентов нет [9], стабильные БМ – это 7, 12, 81, они же и БМ 35 были и у форм-основателей в Орске. У многих других форм эти компоненты тоже есть, но у некоторых

форм БМ 81 не выявляется во влажное лето [7–9]. В условиях жаркой погоды (гипертермии) эти БМ, давая стабильную завязываемость и массу плода, позволяют получать и стабильную урожайность. Связь с зимними морозами (гипотермией), учитывая данные [3, 5, 7–9], дают БМ от *A. vulgaris* (особенно 81) и *A. mandshurica* (84, 86). Из признаков плода была выявлена у гибридов лишь связь яркой розовой покровной окраски с БМ 82 (2 балла) от *A. mandshurica* [7 и др.].

По изложенным данным можно сделать вывод, что БМ, по крайней мере, у абрикоса взаимосвязаны с так называемыми биологическими свойствами [12], или, точнее, функциональными признаками (адаптации к гипер- и гипотермии, урожайность и т.п.), менее же – с признаками органов, что может затруднять молекулярную идентификацию культиваров. При этом нужно учитывать, что по годам компоненты спектра подвержены экологической изменчивости.

## Литература

1. Авдеев В.И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург: Издат. центр ОГАУ, 2012. 408 с.
2. Авдеев В.И. Современное состояние изученности абрикоса в Оренбуржье // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 2. С. 50–60. URL: // <http://www.vestospu.ru>.
3. Авдеев В.И., Гнусенкова Е.А. Белковое маркирование видов и культиваров абрикоса. Сообщение 2. Виды *Armeniaca Scop.*, примитивные формы и сорта // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2004. № 4. С. 55–58.
4. Авдеев В.И., Саудабаева А.Ж., Стародубцева Е.П. Генофонд местного абрикоса Оренбуржья (Приуралье) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2011. № 2 (30). С. 234–238.
5. Шмыгарёва В.В. Формовое разнообразие культивируемого *Armeniaca Scop.* на востоке Оренбургского Приуралья: дисс. ... канд. биол. наук. Оренбург: ОГПУ, 2011. 129 с.
6. Стародубцева Е.П. Состав, классификация местных форм *Armeniaca Scop.* Оренбургского Приуралья: дисс. ... канд. биол. наук. Оренбург: ОГАУ, 2012. 184 с.
7. Саудабаева А.Ж. Формовое разнообразие на юго-востоке, молекулярно-биологические особенности *Armeniaca Scop.* Оренбуржья: дисс. ... канд. биол. наук. Оренбург: ОГАУ, 2013. 127 с.
8. Авдеев В.И., Саудабаева А.Ж. Сравнительное исследование плодовых видов растений подсемейств сливовых и ореховых методом электрофореза запасных белков семян // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 1. С. 61–73. URL: // <http://www.vestospu.ru>.
9. Авдеев В.И., Саудабаева А.Ж. Сравнительный анализ белковых маркёров у одичавших форм северных абрикосов Восточной Европы и культиваров Евразии // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 4. С. 1–9. URL: // <http://www.vestospu.ru>.
10. Авдеев В.И. Проблемы белкового маркирования признаков культивируемых и дикорастущих видов растений // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 4 (36). С. 212–215.
11. Авдеев В.И. К проблеме использования современных методов в систематике растений // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2016. № 1. С. 1–5. URL: // <http://www.vestospu.ru>.
12. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции / Под ред. академика РАСХН В.Г. Конарева // Теоретические основы селекции. М.: Колос, 1993. Т. 1. 448 с.