

Белковые маркёры видов вишни (*Cerasus* Mill.)

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

Вишня (*Cerasus* Mill.) относится к числу наиболее популярных плодовых растений из подсемейства сливовых (*Prunoideae* Focke). Центр разнообразия её видов сейчас приходится на Восточную Азию с Дальним Востоком. Согласно последним оценкам [1], в природных условиях произрастают 58 видов, а из них на западе Евразии растут 2 различных вида, в Северной Америке – 1–4 очень близких вида. Известный в мировом садоводстве вид вишня обыкновенная (*C. vulgaris* Mill.) имеет культивируемое происхождение. Но виды вишни восточной части Евразии слабо исследованы даже по обычным признакам, не говоря уже о молекулярных. Исключение составляют 3 вида (вишни сахалинская,

курульская и Максимовича) с Дальнего Востока [2]. С 1990 г. и позднее по белковым (молекулярным) признакам изучены следующие виды: вишня птичья, или черешня (*C. avium* (L.) Moench; 2n = 16); вишня кустарниковая, или степная (*C. fruticosa* Pall.; 2n = 32); вишня обыкновенная (*C. vulgaris* Mill.; 2n = 32); вишня курильская (*C. kurilensis* (Miyabe) Kaban. et Vorobiev.; 2n = 16); вишня Максимовича (*C. maximowiczii* (Rupr.) Kom.; 2n = 16); вишня сахалинская (*C. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom.; 2n = 16); вишня Маака (*C. maackii* (Rupr.) Egem. et Simag.; 2n = 32); вишня пенсильванская (*C. pennsylvanica* (L.f.) Loisel.; 2n = 16), из них вишня Маака имеет интрогрессии от тетраплоидного (2n = 32) рода черёмуха – *Padus* Mill. (табл. 1–4) [1–4]. При изучении были использованы между-

1. Типы полипептидных спектров форм и сортов диплоидной черешни (*C. avium* (L.) Moench)

Позиции компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																		
1	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Дикорастущие формы из Восточной Европы (Молдова; см. также примечание)																		
1	1		1	1	1		1			1	1	1	1		1		1	
1	1		1	1	1		1			1	1	1	1		1		1	
Культивары (см. примечание)																		
1	1		1		1			1	1	1	1						1	
1		1	1	1		1	1		1	1				1		1		
20	21	22	23	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Дикорастущие формы																		
1		1	1		1	1		1			1		1	1		1	1	
1		1	1		1	1		1			1		1	2		1	1	
Культивары																		
	1	1			2		1		1	2	2		1		2		2	
1	1	1	1	2	1		1	2		2	1	1		1	2		1	
39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	57	
Дикорастущие формы																		
1		1	1		1		1		1	1	1		1	1	1		1	
1		1	1		1		1		1	1	1		1	1	1		1	
Культивары																		
1			1	1	1	1	1	1		1	1	1		1		1	1	
1	1	1		1	1		1	2		1	1	1		1	1	2		
58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	71	72	73	74	76	77	
Дикорастущие формы																		
	1	1	1			1	1		1	1	1		1		1		1	
	1	1	1			1	1		1	1	1		1		1		1	
Культивары																		
	1	1		1		1			1		1		2		1	1		
2		1			1		1	1		1		1		1		1		
79	80	82	83	85	87	88	89	90	92	95	97	98	99	100	101	102	103	
Дикорастущие формы																		
1		1	2	2	2	1	1		1	1		1		1		1		
1		1	2	2	2	1	1		1	1		1		1		1		
Культивары																		
1	2	2		2		2			1	1	1		1		1			
1		1		1	1	1			1	1	1		1		1		1	

Примечание. Дикорастущим формам идентичны спектры также двух сортов черешни (типа сортов Наполеон чёрная, Наполеон розовая). В группе «культивары» (типа сортов Дрогана жёлтая, золотая) у второго спектра не приведены уникальные компоненты в позициях 105, 107, 108 и 110 (интенсивностью в 1 балл)

народные методики, разработанные во ВНИИР им. Н.И. Вавилова.

Обращает внимание различное количество полипептидных компонентов, имеющееся даже в пределах тетраплоидной *C. vulgaris*. Так, у сортов Шубинка, Василевская, относимых к типу *C. vulgaris* [5], имеется 60–69 компонентов, у остальных сортов, близких к *C. fruticosa* [5], их 35–37, т.е. в среднем на 75–80% меньше (табл. 2). Такое превышение можно объяснять их близостью к *C. avium*, но оно связано лишь с компонентами 38, 44, 79,

88, 95, а более десятка других компонентов (от 19 до 98) может различаться и у самой черешни (табл. 1 и 2). Эти же компоненты, кроме 44 и особенно 98, различаются и у *C. fruticosa*. Итак, столь сильные отличия культиваров *C. vulgaris* связаны с нестабильной частью генома обоих родителей (*C. avium* и *C. fruticosa*), так что культивары из разных групп *C. vulgaris* [5] могут экологически смешаться и в другие группы [6].

Вообще, проблема вклада в генетическую изменчивость дикорастущих и культивируемых ор-

2. Типы полипептидных спектров сортов тетраплоидной вишни обыкновенной (*C. vulgaris* Mill.)

Позиции компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																		
1	2	3	4	5	7	8	9	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
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	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
1		1		1	1		1	1	1	1	1		1	1				1
1		1		1	1		1	1	1	1	1		1	1				1
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
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	1	1	
1	1	1		1		1	2			1	1	1	2	2	2	1	1	
1		2		1		1			2						2		2	
1		2		1		1			2						2		2	
1		2		1		1			2						2		2	
40	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	54	55	56	58	59	60	
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	1		1	
	1	2	2	1	1	1		1	1	1		1	1			1	1	
					2		1		1			1					1	
					2		1	2	2			1					1	
					2		1		1		1	1					1	
					2		1		2		1	1					1	
62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	77	78	79	80	
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	1	1	
	1				1		1					1						
	1				1		1					1						
	1				1		1					1						
81	82	83	84	85	86	87	88	89	91	92	93	94	95	96	97	98	100	
2			2				1	1	1	2	1	2	2			1	1	
2			2				1	1	1	2	1	2	2			1	1	
	1	2		2		1	1	1	1		1		1		2	2		
	2		2		1										1			
	2		2		1										1			
	2		2		1										1			
	2		2		1										1			

Примечание. Считая сверху вниз, не приведены в первом и втором спектрах (сорта типа Шубинка) компоненты 102, 104, 108 и 110; в четырёх последних спектрах, полученных в аномально засушливый и жаркий 2010 г., не приведены компоненты 103, 107 и 109 (все – по одному баллу). Изученные сорта следующие: третий спектр – сорт Васильевская; четвёртый спектр – сорт Эффектная, пятый спектр – сорт Память Кизлярина, шестой спектр – сорт Новоселецкая, седьмой спектр – сорт Маяк

3. Типы полипептидных спектров форм тетраплоидной вишни кустарниковой (*C. fruticosa* Pall.)

Позиции компонентов по шкале (1 балл – слабой, 2 балла – сильной интенсивности)																	
1	2	3	5	7	9	11	12	13	14	16	17	18	19	20	22	23	24
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
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		2
1		1	1	1			1		1			1				2	
1		1	1	1			1		1			1				2	
25	26	28	29	30	31	32	33	34	35	36	38	39	41	42	43	44	45
	1	1	2			1	1	1	2	2	1	1		1	2	1	2
	1	1	2			1	1	1	1	1	1	1		2	2	2	2
	1	1	2			1	1	1	1	1	2	1		2	2	1	1
	2		1	2					1	1		1	1		1		2
2					2					2		2		2		2	1
2					2					2		2		2		2	1
46	47	49	50	51	52	53	54	55	57	59	60	62	63	64	65	66	67
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	1			1	1		1	1	1	1		1		1
	2		1	1		1			2		1	1		1		1	
	1		1	1	1			2	1		1	1			1		1
	1		1	1	1			2	1		1	1			1		1
69	70	71	74	75	77	78	79	80	82	83	85	87	88	89	90	91	93
1		1		2		2	1	2	1	2	2	1	1	1		1	1
1		1		2		2	1	2	1	2	2	1	1	1		1	1
1		1		2		2	1	2	1	2	2	1	1	1		1	1
	2		2		2			2		1	2			1	1		
	2		2		2			1		1	2			1	1		1
	2		2		2			1		1	2			1	1		1

Примечание. Сверху вниз не приведены в первых трёх спектрах компоненты 95 (1 балл), 97 и 98 (по 2 балла); в последних трёх спектрах (полученных в 2010 г.) – 98 (соответственно 1, 2 и 2 балла), 103, 106 (2, 1 и 1 балл), 109, 112 (все – по одному баллу). Формы следующие: первый и второй спектры – из Татарстана, третий спектр – Курской области (Восточная Европа), три последних спектра – из Оренбуржья (Приуралье)

организмов нестабильной части генома далека от решения [7]. Так, полагают, что превышение изменчивости домашних организмов над их дикими предками обусловлено именно этой частью генома, т.е. различными носителями мобильных генов. Но по данным таблиц 1–3 видно, что не всегда у растений в условиях культуры полипептидные спектры сложнее, нежели у их дикорастущих видов-предков. Так, у дикорастущих форм *C. avium* отмечены 58 компонентов, а у изученных сортов их почти столько же, 51–58 компонентов (табл. 2); у форм *C. fruticosa* насчитывается 39–59 компонентов, у близких же к ней сортов – лишь 35–37 компонентов (табл. 3) [5]. Очевидно, что падение числа компонентов в культуре есть показатель негативных условий внешней среды.

Таким образом, анализ полипептидных спектров запасных белков семян позволяет выявить, насколько внешние условия существования благоприятны для возделываемых и интродуцированных культиваров. Но этот анализ может быть сделан только за счёт изменений в нестабильной части генома. У вишни доля этой нестабильной части очень велика, составляя по формам и сортам 50–80%.

У местных же, оренбургских, форм абрикоса она не превышает 20% [8]. В генетике давно известно явление метилирования оснований ДНК, приводящее к преобладанию (доминированию) у гибридов только материнского спектра белков семян [7]. Этот генетический эффект стабилизирует в поколениях тип спектра одного из предков (обычно матери), тем самым резко уменьшая или совсем исключая нестабильную часть генома другого предка. В этом случае метилирование оснований ДНК является процессом, сдерживающим рост доли мобильных носителей генов и приводящим в итоге к стабилизации белковых спектров, к адаптации организмов в изменчивых условиях среды.

В теории эволюции её магистральным направлением считается прирост количества ДНК, тем самым усложнение генома и полипептидного состава [1]. Отсюда в качестве древнейших таксонов нужно принимать те, которые имеют наиболее бедные спектры. Так, на основании палеоданных из рода *Cerasus Mill.* ими являются *C. pennsylvanica*, *C. maximowiczii*, *C. avium*, их намного моложе *C. fruticosa*, *C. sachalinensis* [1, 3]. Как отмечалось, первые два вида, а также вид *C. sachalinensis* со-

4. Типы полипептидных спектров диплоидных видов *Cerasus* Mill. из Евразии (вишни Максимовича и сахалинская) и Северной Америки (вишня пенсильванская)

Позиции компонентов по шкале (1 балл – слабый, 2 балла – сильной интенсивности)																		
1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Вишня пенсильванская – <i>C. pennsylvanica</i> (L.f.) Loisel.																		
1		1		1		1	1			1		1		1		1		
Вишня Максимовича – <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.																		
1	1			1		1			1		1		1		1		1	
Вишня сахалинская – <i>C. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Kom.																		
1		1	1	1	1			1			1	1		1	1			
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	32	33	34	35	36	37	38	
Вишня пенсильванская – <i>C. pennsylvanica</i> (L.f.) Loisel.																		
	1	1	1			1		1	1		1	1		2	1			1
Вишня Максимовича – <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.																		
1		2		1	2		1		1	1	1	1		1	2			2
Вишня сахалинская – <i>C. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Kom.																		
		1		1	1	1		2	2	1	1		2	1	2	2		
39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	50	51	52	53	54	55	56	57	
Вишня пенсильванская – <i>C. pennsylvanica</i> (L.f.) Loisel.																		
1		2	2	2			1		2	1		1	1			1		
Вишня Максимовича – <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.																		
	2		1			1		2	2	1	1			1	1	1		
Вишня сахалинская – <i>C. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Kom.																		
2			2	2	2	2	1	1	2	1	1				1			1
58	60	62	64	65	66	67	70	72	73	74	75	76	78	79	80	82	83	
Вишня пенсильванская – <i>C. pennsylvanica</i> (L.f.) Loisel.																		
1	1		1			1	1	1		1		1	1		1	2	1	
Вишня Максимовича – <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.																		
1		1		1		1	1		1		1		1	1		2	2	
Вишня сахалинская – <i>C. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Kom.																		
1		1			1		1	1					1	2		1	2	
85	87	88	89	91	92	94	95	96	98	99	101	102	103	104	105	107	108	
Вишня пенсильванская – <i>C. pennsylvanica</i> (L.f.) Loisel.																		
2	1	1	1	1	1		1		1		1			1	1	1		
Вишня Максимовича – <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.																		
2	1	1	1	1	1		1		1				1		1			1
Вишня сахалинская – <i>C. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Kom.																		
2	2	2	1	1		2		1		1		1			1			

Примечание. У вишен пенсильванской и Максимовича не приведён общий компонент 110 (1 балл)

держат 53–55 компонентов, виды *C. avium* – 57 компонентов, *C. fruticosa* – 39–59 компонентов (табл. 1, 3, 4). В итоге у древних видов спектры беднее не более чем на 10%. Наиболее молодым выглядит только *C. fruticosa*. Культурный (т.е. действительно эволюционно молодой) вид *C. vulgaris* имеет в обычные годы до 60–69 компонентов. Сравнительно богатые спектры (40–45 компонентов и более) также получены при изучении четырёх видов вишни (*C. kurilensis*, *C. maximowiczii*, *C. sachalinensis*, *C. maackii*), естественно растущих на Дальнем Востоке [2]. Такая близость дикорастущих видов по количеству компонентов, видимо, обусловлена тем, что эти древние виды не остановились в своей эволюции, а быстро изменяются в современную эпоху. В этом плане виды вишни существенно отличаются от видов рода *Juglans* L. (орех). Этот род очень древний, ему не менее чем

70–80 млн лет. В спектрах пяти его изученных видов из Евразии и Северной Америки найдены только 28–34 компонента [4]. Т.е. этот род мало изменялся в процессе эволюции, но и, в отличие от рода *Cerasus* Mill., очень резко сократил свой древний ареал.

Используя белковые маркёры, можно уточнить родственные связи видов вишни. Так, отмечено, что молодой вид *C. fruticosa*, помимо древних типовых компонентов 83 и 85, содержит интрогрессии от восточноазиатских видов. Это проявляется в их общности по компоненту 36, который отсутствует у *C. avium*, растущего в природе [3]. Дальнейший анализ показал, что изученные виды с Дальнего Востока и *C. fruticosa* чётко объединяют также компоненты 45, 47, 62, однако они могут иногда выявляться и у сортов *C. avium*. Что интересно, эти же четыре компонента (от 36 до 62) нестабильны у

сортов *C. vulgaris*, растущих в засушливых условиях. Есть связи *C. pennsylvanica* с евразийскими видами. Так, общими со всеми изученными видами являются компоненты 22, 29, 35, 42, 87, 88, 89, но у *C. fruticosa* они могут стать нестабильными при засухе. Компонент 48 является общим для видов Дальнего Востока, *C. pennsylvanica* и *C. avium*, а, например, компонент 70 есть у видов Дальнего Востока, *C. pennsylvanica* и в засушливых условиях у *C. fruticosa*. Все вышеназванные компоненты лишь частично (в связи с засушливыми условиями) присущи культиварам *C. vulgaris*, кроме стабильного компонента 22; компонент же 46, наоборот, сохраняется в этих неблагоприятных условиях (табл. 1–4).

Итак, предпринятый подробный анализ белковых маркёров у видов, сортов и форм *Cerasus* Mill. позволил установить родственные связи изученных видов, выявить стабильные полипептидные электрофоретические компоненты, которые сохраняются в различных экологических условиях среды, и, наоборот, оценить вклад в изменчивость видов и культиваров нестабильной части генома. Полученные данные объясняют выявленные различия в классификационном положении одних и тех же культиваров вишни [5, 6], а также могут быть использованы при прогнозе поведения сортов,

форм и интродуцентов в новых условиях культуры, позволяют назвать полипептиды, связанные с конкретными адаптациями растений к факторам внешней среды.

Литература

1. Авдеев В.И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2012. 408 с.
2. Царенко В.П., Царенко Н.А. Дикорастущие косточковые плодовые растения Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2007. 302 с.
3. 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. 238 с.
4. Авдеев В.И., Саудабаева А.Ж. Сравнительное исследование плодовых растений подсемейств сливовых и ореховых методом электрофореза запасных белков семян // Вестник Оренбургского ГПУ. Электронный научный журнал. Оренбург, 2013. № 1. С. 61–73. www.vestospu.ru
5. Юшев А.А. Генофонд родов *Microcerasus* Webb emend. Sprach, *Padellus* Vass. и *Cerasus* Mill. для селекции: дисс. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 1993. 50 с.
6. Авдеев В.И., Сапрыкина И.А. Анализ современного генофонда вишни и сливы на территории Оренбуржья // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2014. № 1 (45). С. 137–141.
7. Авдеев В.И., Комар-Тёмная Л.Д., Саудабаева А.Ж. Белковые маркёры ряда южных декоративных культиваров косточковых плодовых растений // Вестник Оренбургского ГПУ. Электронный научный журнал. 2013. № 3. С. 1–13. <http://www.vestospu.ru>
8. Авдеев В.И. Биоэкологические и морфологические связи маркёров запасных белков семян у культиваров абрикоса // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 2 (40). С. 241–246.