

## АЛЛЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГОРДЕИН-КОДИРУЮЩИХ ЛОКУСОВ *Hrd A* И *Hrd B* У ДИКОГО (*Hordeum spontaneum* С. Koch) И КУЛЬТУРНОГО (*Hordeum vulgare* L.) ЯЧМЕНЯ В ИЗРАИЛЕ И ПАЛЕСТИНЕ

© 2019 г. А. А. Поморцев<sup>1</sup>, \*, А. В. Рубанович<sup>1</sup>, О. Н. Ковалева<sup>2</sup>, Е. В. Лялина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

<sup>2</sup>Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

\*e-mail: a.pomortsev@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2019 г.

После доработки 07.05.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

Методом электрофореза в крахмальном геле изучен полиморфизм гордеинов, контролируемых локусами *Hrd A* и *Hrd B*, в 13 местных образцах культурного и в 31 популяции дикого ячменя из Израиля и Палестины. Для локуса *Hrd A* в *H. spontaneum* и *H. vulgare* идентифицированы 114 и 11 аллелей, для локуса *Hrd B* – 114 и 22 аллелей соответственно. Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах дикого ячменя варьировали в пределах 0.0019–0.0910 и 0.0019–0.0743 соответственно, а культурного ячменя – в пределах 0.0143–0.4215 и 0.0071–0.200 соответственно. В израильских популяциях *H. spontaneum* и *H. vulgare* из 120 аллелей локуса *Hrd A* обнаружено шесть общих аллелей, а из 135 аллелей локуса *Hrd B* – только один. При этом в *H. spontaneum* присутствовали 18 аллелей локуса *Hrd A* и 15 аллелей локуса *Hrd B*, найденные нами ранее также в местных образцах культурного ячменя из различных стран, входящих и сопредельных с центром разнообразия ячменя. “Культурные” аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B* обнаружены в основном в популяциях дикого ячменя из района озера Кинерет. В популяции *H. spontaneum* из Суситы присутствовали генотипы *Hrd A3 B162* и *Hrd A24 B65*, обнаруженные и в местном культурном ячмене из Сирии и Иордании. В целом, анализ аллельного разнообразия гордеин-кодирующих локусов в популяциях израильского дикого ячменя, состава и распространения обнаруженных в *H. spontaneum* “культурных” аллелей и отдельных генотипов в местных образцах культурного ячменя из 20 стран показал, что некоторые популяции *H. spontaneum* из Израиля могли быть донорами отдельных аллелей и генотипов гордеин-кодирующих локусов для *H. vulgare* в результате интрогрессии при спонтанной гибридизации в ходе распространения культурного ячменя.

**Ключевые слова:** культурный ячмень, дикий ячмень, гордеин-кодирующие локусы, центры происхождения.

**DOI:** 10.1134/S0016675819110092

Ячмень является одним из первых одомашненных человеком растений. Предполагается, что ячмень был введен в культуру на Ближнем Востоке в VIII–VII тыс. до н.э. [1, 2]. Однако о месте доместикации ячменя другими авторами в различное время выдвигались иные гипотезы, согласно которым культурный ячмень впервые появился в тех или иных районах от Северной Африки до Тибета: Южной Туркмении [3], Юго-Западноазиатском центре разнообразия растений [4], Тибете [5, 6], Египте [3], Марокко [7], Эфиопии [8], Юго-восточной Турции [9], в долине р. Иордан [10], Западном Пакистане [11]. Одни гипотезы основываются на имевшихся в определенный момент времени данных археологических раскопок, другие – на изучении существую-

щего морфологического разнообразия, исследовании полиморфных белков и ДНК-маркеров. Кроме этого, предложена гипотеза, что культурный ячмень – результат множественной спонтанной интрогрессии генетического материала от местных популяций *H. spontaneum* в культурный ячмень при его распространении человеком в ареале дикого ячменя [12]. Авторы этой гипотезы считают, что такой взгляд на вопрос о происхождении культурного ячменя предпочтительнее, чем дискретные центры происхождения. Проведенные нами ранее исследования аллельного разнообразия высокополиморфных локусов *Hrd A* и *Hrd B*, контролирующих синтез гордеина в зерне, в образцах местного культурного и дикого ячменя из Западного Ирана [13], Юго-Восточной Турции

[14], Сирии [15] и Иордании [16] позволили сделать вывод, что территории каждой из этих стран вряд ли могут рассматриваться как центры доместикации ячменя. Однако нельзя исключить интрогрессию отдельных аллелей гордеин-кодирующих локусов в *H. vulgare* от *H. spontaneum* в результате спонтанной гибридизации при распространении культурного ячменя.

Исследование аллельного разнообразия высокополиморфных локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах местного культурного и дикого ячменя из Израиля и Палестины в свете изучения вопроса о центре происхождения представляет особый интерес. С одной стороны, эта территория входит в состав Дуги Плодородия, с другой стороны, на Ближнем Востоке самое раннее использование человеком зерна ячменя, датируемое XVII тыс. до н.э., зафиксировано в Охало II около Галилейского моря [17]. Кроме этого, археоботанические исследования свидетельствуют, что климатические условия на территории современного Израиля и Палестины существенно не менялись за последние 10–12 тыс. лет [18]. Это позволяет надеяться на отсутствие значительного влияния внешних условий на генетическую структуру популяций как дикого, так и культурного ячменя.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Аллельное разнообразие локусов *Hrd A* и *Hrd B* изучали в 31 популяции *H. spontaneum* и 13 образцах местного культурного ячменя. Популяции дикого ячменя представляли собой оригинальные сборы в районах Голанских высот, Галилейского моря (оз. Кинерет), Хайфы и границы с Палестиной (рис. 1, табл. 1). Материал был собран О. Раскиной, А. Беляевым и Е. Бадаевой в 2000–2008 гг. Всего из популяций *H. spontaneum* гордеины были исследованы в зернах от 503 растений. Образцы *H. vulgare*, собранные в 1922–1926 гг., были получены из коллекции генетических ресурсов ВИР им. Н.И. Вавилова. От каждого образца культурного ячменя гордеины анализировали в 10 отдельных зернах. Варианты блоков компонентов, контролируемые аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B*, и генетические формулы гордеина по этим локусам определяли по каталогам, составленным нами ранее на основе изучения более 1600 образцов культурного ячменя из стран, входящих в центры разнообразия и граничащих с ними [19]. Аллели этих локусов и соответствующие им варианты блоков компонентов гордеинов А и В, которые были выявлены исключительно в *H. spontaneum*, обозначали цифрами с индексом “s”.

Электрофорез гордеинов проводили в столбиках 12–14%-ного крахмального геля с 3 М мочевиной в алюминий-лактатном буфере с pH 3.1 по методике А.А. Созинова и Ф.А. Поперели [20] с некоторыми модификациями [19]. С целью изу-

чения возможной дифференциации или сходства исследованных популяций *H. spontaneum* как между собой, так и с образцами *H. vulgare*, проводили иерархический кластерный анализ по методу ближайшего соседа с использованием корреляций Пирсона в качестве меры близости распределений аллельных частот [21]. Контроль за результатами анализа при подборе адекватного алгоритма кластеризации осуществляли с помощью грубой дендрограммы, построенной по матрице числа общих аллелей. Вычисления проводились с помощью пакета статистических программ SPSS 19.0.0.1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате электрофоретического анализа гордеинов в образцах дикого и культурного ячменя из Израиля и Палестины нами было обнаружено 114 и 11 аллелей локуса *Hrd A* соответственно (рис. 2, а, в). Для локуса *Hrd B* в образцах *H. spontaneum* было выявлено также 114 аллелей, а в образцах *H. vulgare* – 22 аллеля (рис. 2, б, г). Генетические формулы гордеина в исследованных образцах дикого и культурного ячменя представлены в табл. 1. Присутствующие в популяциях *H. spontaneum* из Израиля аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B* значительно различались по частотам (табл. 2). Среди аллелей локуса *Hrd A* у дикого ячменя по частоте выделялся аллель *A1* (0.0910). С относительно высокой частотой встречались также аллели *A30s* (0.0539), *A33* (0.0520). Частоты остальных аллелей варьировали в пределах 0.0019–0.0427. В образцах *H. spontaneum* также впервые были обнаружены 74 аллеля (*A112s* – *A185s*), не встречавшиеся у исследованных нами ранее образцов дикого ячменя из Ирана [13], Турции [14], Сирии [15] и Иордании [16].

Из 114 аллелей локуса *Hrd B*, выявленных в образцах дикого ячменя из Израиля, самую высокую частоту имели четыре аллеля: *B186s* (0.0743), *B185s* (0.0669), *B165s* (0.0650) и *B161s* (0.0558). С относительно высокой частотой встречались аллели *B188s* (0.0372) и *B224s* (0.0353). Частоты остальных 108 аллелей находились в пределах 0.0019–0.0279 (табл. 2). Для этого локуса 82 аллеля (*B140s* – *B215s*, *B217s*, *B218s*, *B220s*, *B221s*, *B222s* и *B224s*) к настоящему времени были обнаружены только в израильских популяциях *H. spontaneum*.

В образцах культурного ячменя из Палестины и Израиля для локуса *Hrd A* были найдены 11 аллелей, из которых по частоте преобладал аллель *A2* (0.4215). Относительно высокую частоту имели аллели *A18* (0.1714), *A3*, *A17* (0.0714) и *A41* (0.0571). Частоты остальных шести аллелей этого локуса варьировали в пределах 0.0143–0.0500. В исследованных образцах для локуса *Hrd B* были обнаружены 22 аллеля, из которых три характеризовались наибольшей частотой: *B18* (0.2000), *B198* (0.1144) и *B14* (0.1000). Сравнительно высокую ча-

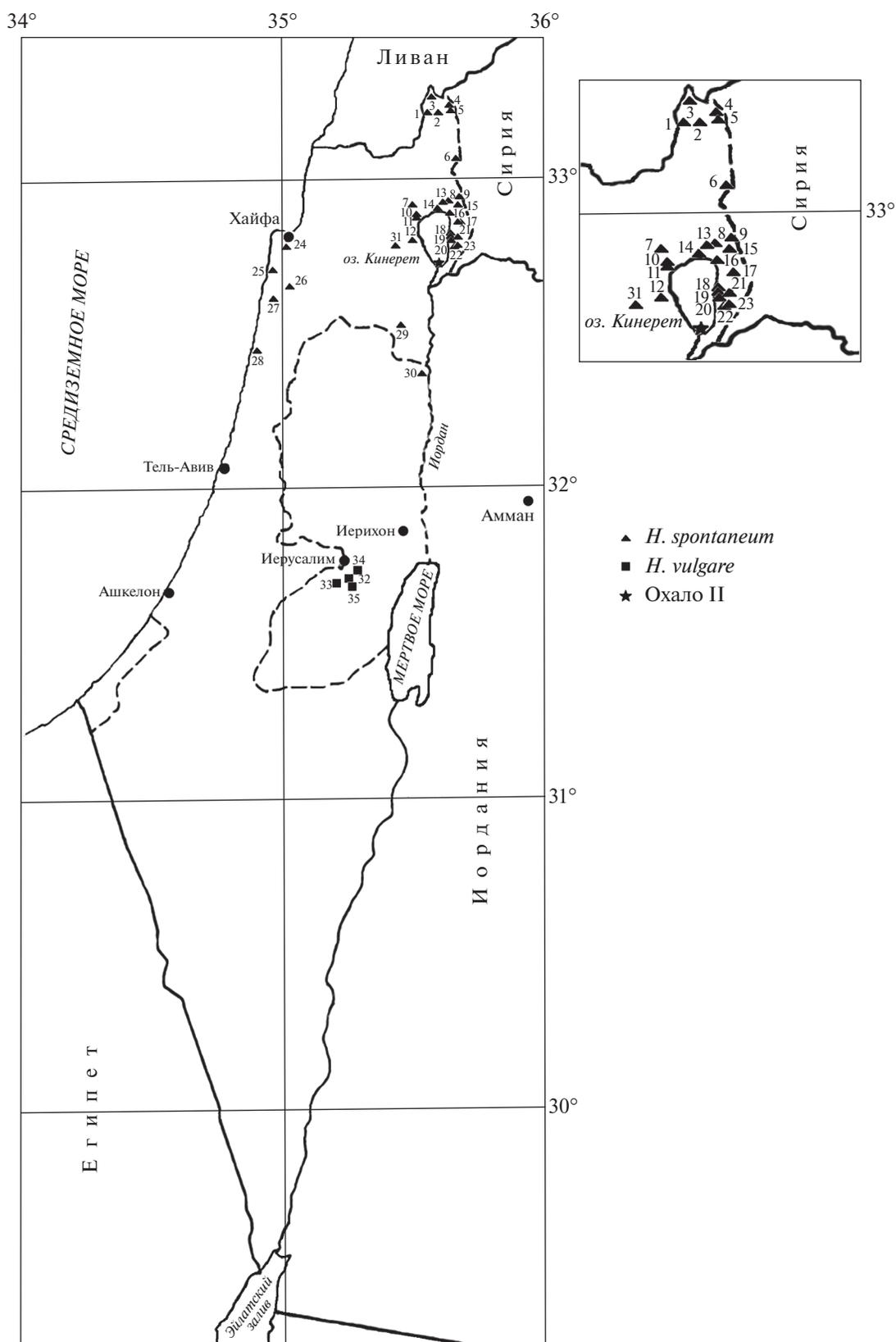


Рис. 1. Места сборов образцов *H. spontaneum* и *H. vulgare* в Израиле и Палестине.

**Таблица 1.** Генетические формулы гордеина и места сбора образцов дикого (*H. spontaneum*) и культурного (*H. vulgare*) ячменя в Израиле и Палестине

№ п/п	№ каталога ВИР	Формула гордеина по локусам		Место сбора образцов, координаты
		<i>Hrd A</i>	<i>Hrd B</i>	
<i>H. spontaneum</i>				
1	Оригинальные сборы	162s + 175s	211s + 213s	Мицпе Пеэр (1)*
2	То же	131s + 155s + 166s + 167s	203s + 204s	Нахаль Орвим (2)
3	»	55s + 180s + 181s + 182s + + 183s + 184s + 185s	180s + 189s + 192s + 215s + + 220s + 221s + 222s + 224s	Хермон (3)
4	»	12 + 55s + 150s + 151s	189s + 190s + 191s + 192s	33°16' с.ш., 35°45' в.д. (4), Мигдал Шамс
5	»	105s + 152	15 + 97s	33°14' с.ш., 35°41' в.д., Баниас (5)
6	»	152 + 91s + 158s + 159s + 160s	41 + 161s + 199s + 200s + 247s	33°06' с.ш., 35°48' в.д. (6), Эль Кунейтра
7	»	106s + 116s + 134s	182s + 183s + 187s	Рош Пина (7)
8	»	175s + 176s + 177s	162 + 213s	Кешет (8)
9	»	151s + 169s + 172s + + 173s + 174s	161s + 210s + 213s	32°55' с.ш., 35°45' в.д., дорога на Джанатан (9)
10	»	24 + 138s + 139s + 142s	174s + 177s + 178s	Табигха, известняк (10)
11	»	1 + 96s + 140s + 141s	141 + 189 + 158s + 179s	Табигха, базальт (11)
12	»	1 + 2 + 12 + 118s + 119s + + 120s + 121s + 122s + 123s + + 124s + 125s + 147s	123s + 152s + 153s + 154s + + 155s + 156s + 157s + + 158s + 159s	32°49' с.ш., 35°29' в.д. (12), Арбель
13	»	33 + 30s	208s + 209s + 210s	32°59' с.ш., 35°41' в.д. (13), Казрин
14	»	63 + 110	192s + 212s	Долина р. Иордан, мост Эрик (14)
15	»	10s + 39s + 107s + 113s + 114s + + 115s + 116s + 161s	87s + 140s + 141s + 142s + + 143s + 144s + 145s + 146s + + 147s + 148s + 149s + 150s + + 151s	32°55' с.ш., 35°41' в.д., Йехудия (15)
16	»	1 + 3 + 18 + 61 + 41s + 52s + + 116s + 126s	160s + 161s + 162s + 163s + + 164s + 260s	Галма (16)
17	»	116s + 170s + 171s	162 + 206s + 207s	Авней Эйттан (17)
18	»	1 + 3 + 12 + 13 + 18 + 23 + + 24 + 28 + 33 + 116s + + 127s + 128s + 129s + 130s + + 131s + 132s	65 + 162 + 169 + 15s + 33s + + 146s + 163s + 165s + 166s + + 167s + 168s + 169s	32°46' с.ш., 35°39' в.д., Сусита (18)
19	»	15s	193s	32°47' с.ш., 35°38' в.д. (19), Нахаль Ен Гев
20	»	20s + 53s + 94s + 109s + 162s + + 163s + 164s + 165s	47s + 150s + 165s + 196s + + 201s + 202s + 248s + 254s	Кфар Харув (20)

Таблица 1. Окончание

№ п/п	№ каталога ВИР	Формула гордеина по локусам		Место сбора образцов, координаты
		<i>Hrd A</i>	<i>Hrd B</i>	
21	Оригинальные сборы	$16s + 152s + 153s + 154s + 155s + 156s$	$85s + 156s + 194s + 195s + 196s + 260s$	Неот а-Галан (21)
22	»	$33 + 117s$	$165s + 197s + 198s$	32°40' с.ш., 35°39' в.д. (22), Хамат Гаден
23	»	$15s + 157s$	$47s + 165s$	5 км от Хамат Гаден (23)
24	»	$1 + 12 + 30s + 64s + 112s + 148s + 149s$	$165s + 171s + 184s + 185s + 186s + 188s + 252s$	Хайфа, Технион (24)
25	»	$133s + 134s$	$217 + 161s + 170s + 171s + 172s$	а-Боним (25)
26	»	$67s + 133s + 135s + 161s$	$19s + 98s + 173s + 174s$	Кармель, кибуцу Офер (26)
27	»	$33 + 63 + 67 + 1s + 25s + 126s + 178s + 179s$	$150 + 163 + 134s + 195s + 214s + 217s + 218s$	32°37' с.ш., 34°59' в.д., Мишпе Офир (27)
28	»	$40 + 123 + 152$	$142 + 12s + 160s + 161s$	32°28' с.ш., 34°53' в.д., Кесария (28)
29	»	$35 + 136s + 137s$	$1 + 175s + 176s$	32°29' с.ш., 35°29' в.д., Бет Шиан (29)
30	»	$143s + 144s + 145s + 146s$	$29 + 228 + 181s + 245s$	Мехола (30)
31	»	$1 + 168s + 169s$	$16 + 200s + 205s$	Эльром (31)
<i>H. vulgare</i>				
32	к-3453	2	$1 + 19 + 53$	Палестина, 1922 г.
33	к-4606	$2 + 3 + 24 + 32$	$35 + 53 + 82 + 277$	Палестина, 1923 г.
34	к-4620	17	18	»
35	к-4621	$2 + 24$	$198 + 218$	»
36	к-5272	18	18	Палестина, 1922 г.
37	к-5273	$2 + 3 + 18$	$17 + 18 + 31$	»
38	к-5274	$2 + 3 + 159$	$3 + 6 + 24$	»
39	к-7417	$2 + 28 + 159$	$3 + 17 + 19 + 24$	Вифлеем, долина Пастухов, 1926 г. (32)
40	к-7418	2	14	Хеврон (33)
41	к-7426	$2 + 20 + 28$	$1 + 20 + 278 + 279$	Елеонская гора (34)
42	к-7432	$2 + 160$	$14 + 17 + 18$	гора Бейт Джала (35)
43	к-8084	2	$119 + 280 + 281$	Назарет- базар
44	к-8085	$2 + 20 + 41$	$11 + 20 + 53$	То же

\* В скобках указаны номера точек сборов на рис. 1; символом “s” обозначены варианты гордеинов А и В, к настоящему времени обнаруженные исключительно в *H. spontaneum*.

стоту имели также аллели *B53* (0.0787), *B11*, *B17* и *B119* (0.0571). Частоты остальных 15 аллелей находились в пределах 0.0071–0.0429 (табл. 2).

В результате проведенного кластерного анализа большинство (74%) популяций дикого ячменя

и представленные как одна популяция образцы культурного ячменя распределились по четырем основным кластерам (рис. 3). В первый, самый большой кластер I вошли 11 популяций дикого ячменя и объединенная популяция местных сортов культурного ячменя. Преимущественно в этот

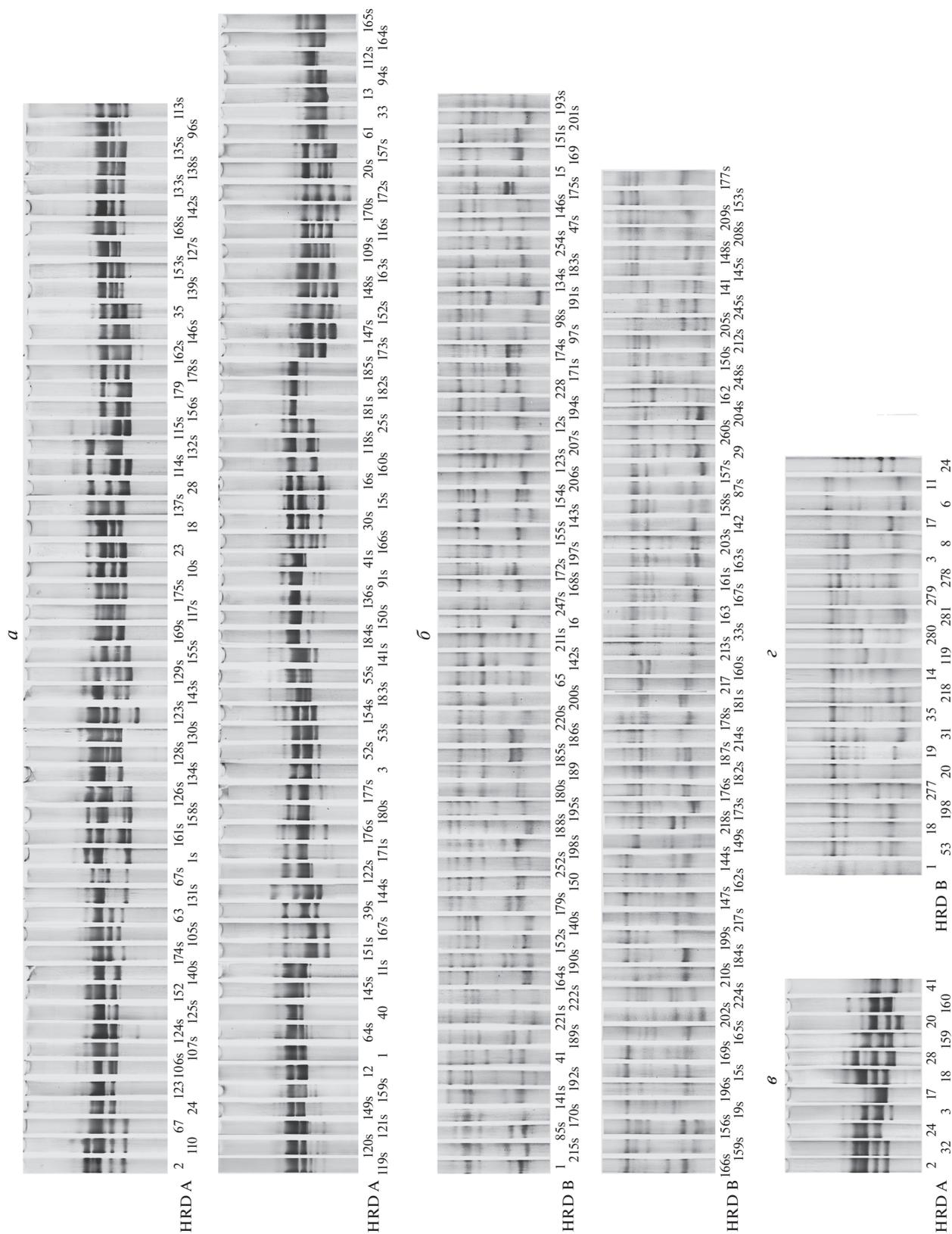


Рис. 2. Варианты блоков компонентов гордеинов, контролируемых аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженные в популяциях *H. spontaneum* (а, б) и *H. vulgare* (в, г) из Израиля и Палестины.

**Таблица 2.** Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах дикого (*H. spontaneum*) и культурного (*H. vulgare*) ячменя из Израиля и Палестины

Аллели <i>Hrd A</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>	Аллели <i>Hrd A</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>
1	0.0910	0	126s	0.0037	0
2	0.0019	0.4215	127s	0.0019	0
3	0.0074	0.0714	128s	0.0019	0
12	0.0186	0	129s	0.0056	0
13	0.0019	0	130s	0.0019	0
17	0	0.0714	131s	0.0037	0
18	0.0260	0.1714	132s	0.0037	0
20	0	0.0143	133s	0.0167	0
23	0.0037	0	134s	0.0093	0
24	0.0037	0.05	135s	0.0019	0
28	0.0019	0.05	136s	0.0019	0
32	0	0.0214	137s	0.0019	0
33	0.0520	0	138s	0.0056	0
35	0.0037	0	139s	0.0019	0
40	0.0130	0	140s	0.0019	0
41	0	0.0571	141s	0.0019	0
61	0.0019	0	142s	0.0019	0
63	0.0130	0	143s	0.0019	0
67	0.0019	0	144s	0.0019	0
110	0.0093	0	145s	0.0019	0
123	0.0093	0	146s	0.0037	0
152	0.0409	0	147s	0.0019	0
159	0	0.0429	148s	0.0112	0
160	0	0.0286	149s	0.0093	0
1s	0.0019	0	150s	0.0279	0
10s	0.0074	0	151s	0.0037	0
11s	0.0019	0	152s	0.0093	0
15s	0.0242	0	153s	0.0112	0
16s	0.0019	0	154s	0.0056	0
20s	0.0019	0	155s	0.0037	0
25s	0.0149	0	156s	0.0019	0
30s	0.0539	0	157s	0.0056	0
39s	0.0019	0	158s	0.0037	0
41s	0.0019	0	159s	0.0204	0
52s	0.0019	0	160s	0.0019	0
53s	0.0056	0	161s	0.0130	0
55s	0.0335	0	162s	0.0130	0
64s	0.0335	0	163s	0.0037	0
67s	0.0019	0	164s	0.0037	0
91s	0.0019	0	165s	0.0037	0
94s	0.0019	0	166s	0.0019	0
96s	0.0019	0	167s	0.0019	0
105s	0.0074	0	168s	0.0019	0

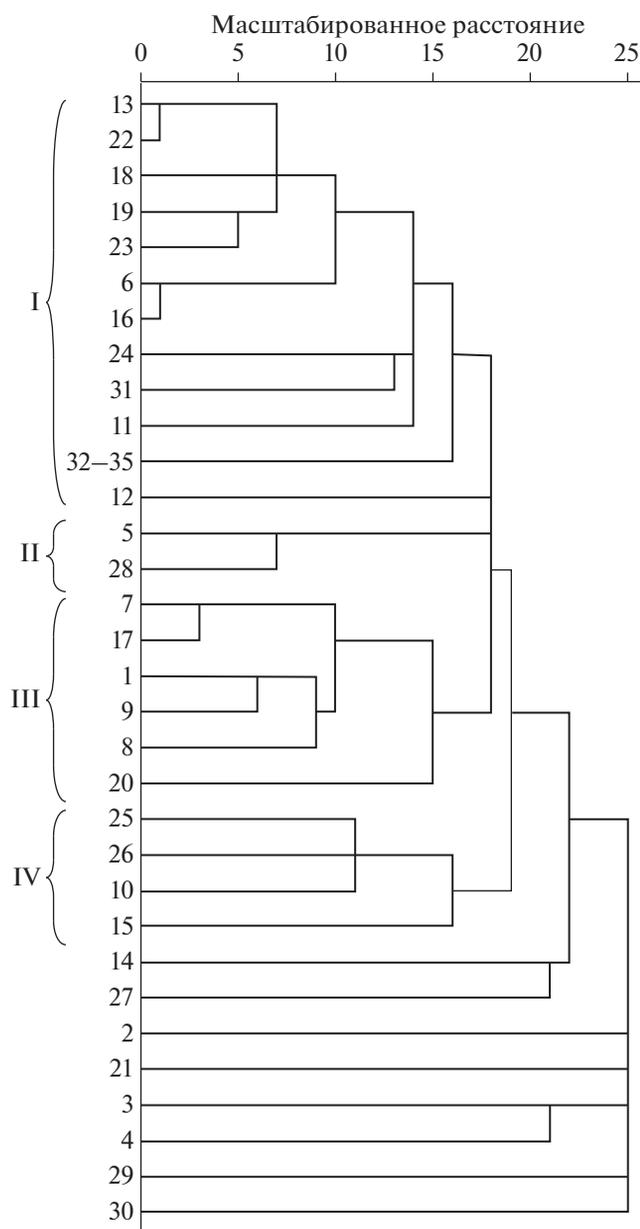
Таблица 2. Продолжение

Алели <i>Hrd A</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>	Алели <i>Hrd A</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>
106s	0.0019	0	169s	0.0130	0
107s	0.0019	0	170s	0.0093	0
109s	0.0056	0	171s	0.0037	0
112s	0.0427	0	172s	0.0019	0
113s	0.0056	0	173s	0.0019	0
114s	0.0074	0	174s	0.0186	0
115s	0.0037	0	175s	0.0093	0
116s	0.0316	0	176s	0.0037	0
117s	0.0149	0	177s	0.0056	0
118s	0.0056	0	178s	0.0019	0
119s	0.0037	0	179s	0.0019	0
120s	0.0019	0	180s	0.0056	0
121s	0.0019	0	181s	0.0335	0
122s	0.0019	0	182s	0.0037	0
123s	0.0019	0	183s	0.0074	0
124s	0.0019	0	184s	0.0019	0
125s	0.0019	0	185s	0.0019	0
Алели <i>Hrd B</i>	<i>H. sponaneum</i>	<i>H. vulgare</i>	Алели <i>Hrd B</i>	<i>H. sponaneum</i>	<i>H. vulgare</i>
1	0.0037	0.0214	161s	0.0558	0
3	0	0.0286	162s	0.0074	0
6	0	0.0214	163s	0.0149	0
8	0	0.0071	164s	0.0037	0
11	0	0.0571	165s	0.0650	0
14	0	0.1000	166s	0.0056	0
15	0.0074	0	167s	0.0019	0
16	0.0019	0	168s	0.0019	0
17	0	0.0571	169s	0.0019	0
18	0	0.2000	170s	0.0037	0
19	0	0.0500	171s	0.0112	0
20	0	0.0429	172s	0.0056	0
24	0	0.0429	173s	0.0019	0
29	0.0037	0	174s	0.0093	0
31	0	0.0143	175s	0.0019	0
35	0	0.0071	176s	0.0019	0
41	0.0037	0	177s	0.0019	0
53	0	0.0787	178s	0.0019	0
65	0.0037	0	179s	0.0019	0
119	0	0.0571	180s	0.0093	0
141	0.0019	0	181s	0.0019	0
142	0.0074	0	182s	0.0112	0
150	0.0019	0	183s	0.0019	0
162	0.0223	0	184s	0.0093	0
163	0.0019	0	185s	0.0669	0

Таблица 2. Окончание

Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>	Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. spontaneum</i>	<i>H. vulgare</i>
169	0.0037	0	186s	0.0743	0
189	0.0019	0	187s	0.0019	0
198	0	0.1144	188s	0.0372	0
217	0.0037	0	189s	0.0093	0
218	0	0.0286	190s	0.0019	0
228	0.0019	0	191s	0.0279	0
277	0	0.0357	192s	0.0093	0
278	0	0.0143	193s	0.0186	0
279	0	0.0071	194s	0.0112	0
280	0	0.0071	195s	0.0056	0
281	0	0.0071	196s	0.0056	0
12s	0.0130	0	197s	0.0149	0
15s	0.0037	0	198s	0.0112	0
19s	0.0019	0	199s	0.0019	0
33s	0.0019	0	200s	0.0186	0
47s	0.0074	0	201s	0.0112	0
85s	0.0019	0	202s	0.0037	0
87s	0.0037	0	203s	0.0056	0
97s	0.0093	0	204s	0.0019	0
98s	0.0019	0	205s	0.0112	0
123s	0.0019	0	206s	0.0149	0
134s	0.0037	0	207s	0.0037	0
140s	0.0037	0	208s	0.0074	0
141s	0.0056	0	209s	0.0019	0
142s	0.0019	0	210s	0.0037	0
143s	0.0019	0	211s	0.0056	0
144s	0.0019	0	212s	0.0093	0
145s	0.0019	0	213s	0.0279	0
146s	0.0056	0	214s	0.0019	0
147s	0.0037	0	215s	0.0019	0
148s	0.0019	0	217s	0.0149	0
149s	0.0074	0	218s	0.0019	0
150s	0.0037	0	220s	0.0056	0
151s	0.0019	0	221s	0.0186	0
152s	0.0112	0	222s	0.0074	0
153s	0.0019	0	224s	0.0353	0
154s	0.0019	0	245s	0.0019	0
155s	0.0037	0	247s	0.0056	0
156s	0.0093	0	248s	0.0056	0
157s	0.0019	0	252s	0.0056	0
158s	0.0056	0	254s	0.0019	0
159s	0.0019	0	260s	0.0093	0
160s	0.0279	0			

Примечание. Символом “s” обозначены аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженные к настоящему времени исключительно в *H. spontaneum*.



**Рис. 3.** Дендрограмма для 32 популяций *H. spontaneum* и *H. vulgare* по методу ближайшего соседа с использованием корреляции Пирсона в качестве меры близости (SPSS). I–IV — кластеры, арабские цифры — номера точек сбора на рис. 1.

кластер объединились образцы *H. spontaneum* из района оз. Кинерет (точки сборов 22, 13, 18, 19, 23, 16, 31, 11, 12), одна популяция из района Эль Кунейтра на северо-востоке Израиля (6) и одна популяция из района Хайфы в северо-западной части страны — точка сбора 24 (рис. 1, 3). Только в двух популяциях, образующих этот кластер (точки сборов 19 и 23), отсутствовали аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B*, которые нами ранее были идентифицированы в культурном ячмене различных стран [19]. При этом в образцах дикого ячменя из

точек сборов 12, 16 и 18 присутствовали аллели гордеин-кодирующих локусов, обнаруженные и в образцах культурного ячменя из Израиля (табл. 1). Второй по величине кластер III составили пять популяций из района оз. Кинерет (точки сборов 7, 17, 8, 9, 20) и одна популяция из района Мицпе Пеэр на севере Израиля (точка 1). Только в образцах из района Авней Эйтан (17) и Кешет (8) были обнаружены растения с аллелем *B162*, который ранее мы находили в образцах местного культурного ячменя из мировой коллекции. Кластер IV включает две популяции из района оз. Кинерет (точки 10 и 15) и популяции из района а-Боним (25) и района Кармель, кибуцу Офер (26). В популяции из Табигхи (10) присутствовал аллель *A24*, обнаруженный также в образцах культурного ячменя из Израиля и Палестины. Кластер II представлен всего двумя популяциями: из района Баниас на севере Израиля (5) и района Кесарии около Средиземноморского побережья страны (28). В обеих популяциях найдены аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B*, идентифицированные нами ранее в культурном ячмене из мировой коллекции. Остальные восемь популяций *H. spontaneum* из различных районов Израиля не входили ни в один из кластеров. В пяти из них также обнаружены аллели гордеин-кодирующих локусов, идентифицированные нами в образцах из мировой коллекции ячменя [19]. Таким образом, “культурные” аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B* присутствовали в 21 из 31 изученной популяции *H. spontaneum* из Израиля и Палестины.

Если принять гипотезу, что доместикация ячменя произошла на территории современных Израиля и Палестины, можно было бы ожидать присутствие в образцах дикого и культурного ячменя одних и тех же аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B*, а также присутствие в диком ячмене представителей самых широко распространенных аллелей этих локусов не только в местных образцах культурного ячменя в Израиле и Палестине, но и в других странах мира. Среди 114 аллелей локуса *Hrd A*, идентифицированных в образцах *H. spontaneum*, 18 аллелей были нами ранее обнаружены в мировой коллекции культурного ячменя [19]. Однако в исследованных образцах культурного и дикого ячменя из Израиля и Палестины общими для них являлись только пять аллелей: *A2*, *A3*, *A18*, *A24* и *A28*. Их частоты значительно различались в культурном и диком ячмене и находились в пределах 0.05–0.4215 и 0.0019–0.026 соответственно (табл. 2). Для локуса *Hrd B* в образцах дикого ячменя было выявлено 15 “культурных” аллелей. Однако только один из них — *B1*, частота которого в *H. spontaneum* составила 0.0037, присутствовал в палестинских образцах культурного ячменя с частотой 0.0214.

В табл. 3 приведены частоты “культурных” аллелей локуса *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженных в об-

разцах *H. spontaneum* из Израиля и Палестины и в исследованных ранее местных образцах культурного ячменя из 20 стран мира, входящих в центры разнообразия ячменя и сопредельных с ними [14, 22–28]. Как видно из таблицы, среди аллелей локуса *Hrd A* самым распространенным является аллель *A2*, обнаруженный в местных образцах культурного ячменя из 19 стран мира с высокими частотами – от 0.0719 в Йемене до 0.8000 в Тунисе. В Израиле этот аллель идентифицирован только в одном растении *H. spontaneum* популяции из Арбея. В образцах культурного ячменя из 13 различных стран были найдены аллели *A3* и *A24*, где их частоты варьировали от 0.0266 (Иордания) до 0.2334 (Марокко) и от 0.0032 (Иран) до 0.4572 (Эфиопия) соответственно. В диком ячмене из Израиля аллель *A3* был найден только в двух популяциях: из районов Галмы (16) и Сусита (18) около оз. Кинерет (табл. 1, рис. 1). Аллель *A18* присутствовал в образцах *H. vulgare* из 12 стран Северной Африки, Средней и Восточной Азии с частотой от 0.0307 (Египет) до 0.6441 (Узбекистан). В Израиле этот аллель был найден только в одной популяции *H. spontaneum* из района Галмы (16). Каждый из аллелей *A1*, *A12* и *A33* был обнаружен в культурном ячмене из 10 стран. При этом аллели *A1* и *A12* отсутствовали в образцах из стран Северной Африки. Максимальную частоту 0.14 аллель *A1* имел в культурном ячмене из Сирии, а аллель *A12* (0.1362) – в Киргизии. Для аллеля *A33* самые высокие частоты отмечены в Иордании (0.2707), Сирии (0.2250) и Марокко (0.1222). Аллель *A1* обнаружен в израильских популяциях дикого ячменя из районов Табигха (11), Арбель (12), Галма (16), Сусита (18) и Эльром (31), находящихся около оз. Кинерет, и из района Хайфы (табл. 1, рис. 1). Аллель *A12* был найден в двух популяциях *H. spontaneum*, собранных в районе оз. Кинерет–Сусита (18), Арбель (12), и в популяции из окрестностей Хайфы (24). Аллель *A33* присутствовал в популяциях израильского дикого ячменя из Казрин (13), Сусита (18), Хамат Гаден (22) – район оз. Кинерет, а также в образце из Мицпе Офир (27). Аллели *A13*, *A23*, *A28*, *A61*, *A63*, *A67*, *A110*, *A123* и *A152* в культурном ячмене из различных стран распространены на значительно меньшей территории и с низкими частотами. Эти аллели присутствовали в единичных популяциях израильского *H. spontaneum*, преимущественно из района оз. Кинерет, за исключением аллелей *A63*, *A67* и *A123*, найденных и в образцах из Мицпе Офир (27), и Кесария (28). Мы не рассматривали распространение аллелей *A35* и *A40*, поскольку они были нами ранее обнаружены только в отдельных современных сортах ячменя европейской селекции.

Среди 15 “культурных” аллелей локуса *Hrd B*, найденных в образцах *H. spontaneum* из Израиля, относительно широкое распространение в куль-

турном ячмене имел аллель *B1*, который с низкими частотами (от 0.002 до 0.025) присутствовал в культурном ячмене из 10 стран Северо-Восточной Африки Средней Азии, Ближнего Востока (табл. 3). Самые высокие частоты этого аллеля отмечены в Киргизии (0.2510) и Китае (0.0396). Аллель *B16* с наибольшими частотами встречался в культурном ячмене из Китая (0.1146), Непала (0.1000) и Пакистана (0.0714), а в образцах из остальных четырех стран его частота была в пределах 0.0024 (Афганистан) – 0.0256 (Египет). В израильском *H. spontaneum* этот аллель обнаружен только в одной популяции из Эльрома (31). Аллель *B65* преимущественно распространен в культурном ячмене стран Ближнего Востока, где его частота варьировала в пределах 0.0706 (Ирак) – 0.2182 (Сирия). С низкими частотами он присутствовал в культурном ячмене из Турции (0.0011), Узбекистана (0.0020) и Индии (0.0213). При этом в диком ячмене из Израиля этот аллель обнаружен только в одной популяции из Суситы (18). Остальные “культурные” аллели этого локуса характеризовались мозаичным характером распространения в *H. vulgare* и низкими частотами в различных странах мира. В диком израильском ячмене эти аллели встречались в единичных популяциях в различных районах страны. Обращает на себя внимание популяция *H. spontaneum* из Суситы (18), в которой обнаружено девять “культурных” аллелей для локуса *Hrd A* и три – для локуса *Hrd B*. Кроме этого, генотипы *Hrd A3 B162* и *Hrd A24 B65*, присутствующие в этой популяции, обнаружены нами ранее в отдельных образцах культурного ячменя только из Иордании и Сирии [25]. Учитывая, что гордеин-кодирующие локусы наследуются сцепленно – величина рекомбинации между ними составляет 12.6% [29], а также близкое расположение района оз. Кинерет к границам Сирии и Иордании, можно предположить, что указанные генотипы могли появиться в культурном ячмене в результате интрогрессии популяции *H. spontaneum* из Суситы или каких-то других популяций дикого ячменя из этого района Израиля. Следует отметить, что подавляющее большинство “культурных” аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в исследованных популяциях *H. spontaneum* встречаются в одном генотипе с аллелями этих локусов, обнаруженных до сих пор только в диком ячмене.

Таким образом, представленные данные об аллельном разнообразии гордеин-кодирующих локусов в популяциях израильского дикого ячменя, составе и распространении обнаруженных “культурных” аллелей и отдельных генотипов в местных образцах культурного ячменя из 20 стран позволяют сделать вывод, что некоторые популяции *H. spontaneum* из Израиля могли быть донорами отдельных аллелей и генотипов гордеин-кодирующих локусов для *H. vulgare* в результате интро-

Таблица 3. Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженных в *N. sprotaeum* из Израиля и Палестины, также присутствующие в образцах местных культурных ячменей из стран Северной и Северо-Восточной Африки, Ближнего Востока, Передней, Центральной и Восточной Азии

Страна	Аллели локуса <i>Hrd A</i>																	Аллели локуса <i>Hrd B</i>																	Литературная ссылка
	1	2	3	12	13	18	23	24	28	33	61	63	67	110	123	152	1	15	16	29	41	65	141	142	150	162	163	169	189	217	228				
Марокко	0.0	0.1000	0.2334	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1222	0.0	0.0	0.0778	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Тунис	0.0	0.8000	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Алжир	0.0	0.2545	0.1455	0.0	0.1273	0.0455	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0636	0.0091	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Египет	0.0	0.3872	0.0	0.0	0.0256	0.0307	0.0	0.0333	0.0256	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0256	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Турция	0.0022	0.2934	0.0946	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0527	0.0172	0.0419	0.0	0.0	0.0011	0.0043	0.0	0.015	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Эфиопия	0.0068	0.2174	0.0	0.0085	0.0	0.0	0.0	0.4572	0.0	0.0718	0.0308	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Йемен	0.0	0.0719	0.0	0.0	0.0	0.0011	0.0	0.1180	0.0112	0.0438	0.0011	0.0	0.0	0.0	0.009	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Афганистан	0.0095	0.1405	0.0667	0.0167	0.0012	0.3273	0.0036	0.0226	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Ирак	0.0059	0.2412	0.0589	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0088	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Иордания	0.0911	0.1382	0.0266	0.0029	0.0147	0.0	0.0266	0.0088	0.0118	0.2707	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Сирия	0.1400	0.1466	0.0567	0.0033	0.0	0.0	0.0	0.0067	0.0	0.2250	0.0017	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Иран	0.0730	0.02826	0.0968	0.0159	0.0127	0.054	0.0	0.0032	0.0063	0.0190	0.0	0.0	0.0	0.0365	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Туркмения	0.0020	0.2116	0.0784	0.0314	0.002	0.2019	0.0	0.0	0.0018	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Узбекистан	0.0	0.0227	0.0394	0.0	0.0	0.6441	0.0039	0.0059	0.0	0.0049	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Киргизия	0.0170	0.3360	0.0511	0.1362	0.0	0.1276	0.0	0.0	0.0213	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Таджикистан	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0739	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Китай	0.0125	0.2854	0.0187	0.0333	0.0	0.1417	0.0	0.0146	0.0021	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Непал	0.0	0.1800	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Пакистан	0.0	0.1214	0.0	0.0143	0.0	0.3929	0.0	0.0214	0.0	0.0143	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Индия	0.0	0.2	0.0467	0.0042	0.0123	0.0383	0.0	0.0255	0.0	0.0	0.0042	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Страна	1	15	16	29	41	65	141	142	150	162	163	169	189	217	228	1	15	16	29	41	65	141	142	150	162	163	169	189	217	228	Литературная ссылка				
Марокко	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0					
Тунис	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Алжир	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22			
Египет	0.0	0.0	0.0256	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Турция	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0011	0.0	0.0096	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14			
Эфиопия	0.0250	0.0	0.0068	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23			
Йемен	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0539	0.0011	0.0011	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	28			
Афганистан	0.0048	0.0095	0.0024	0.0036	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0059	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24			
Ирак	0.0091	0.0061	0.0	0.0	0.0	0.0706	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Иордания	0.0088	0.0059	0.0	0.0266	0.0	0.1824	0.0176	0.0029	0.0	0.0118	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	25			
Сирия	0.0050	0.2670	0.0	0.0	0.0	0.2182	0.0133	0.0217	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Иран	0.0095	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Туркмения	0.0059	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0176	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Узбекистан	0.0020	0.0	0.0	0.0039	0.0	0.0020	0.0	0.0	0.0	0.0	0.001	0.0	0.001	0.0039	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26			
Киргизия	0.2510	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0043	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Таджикистан	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Китай	0.0396	0.0	0.1146	0.0	0.0	0.0	0.0416	0.0021	0.0146	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Непал	0.0	0.0	0.1000	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Пакистан	0.0	0.0	0.0714	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0				
Индия	0.0	0.0	0.0213	0.0	0.029	0.0213	0.0	0.0213	0.0128	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27			

грессии при спонтанной гибридизации при распространении культурного ячменя.

Авторы выражают благодарность О. Раскиной, А. Беляеву и Е. Бадаевой за предоставленный материал *H. spontaneum* из Израйла.

Работа выполнена по государственному заданию № 0112-2019-0002.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Harlan J.R., Zohary D. Distribution of wild wheats and barley // Science. 1966. V. 153. № 3740. P. 1074–1080. <https://doi.org/10.1126/science.153.3740.1074>
2. Zohary D., Hopf M. Domestication of Plants in the Old World. The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and Nile valley. Oxford: Clarendon Press, 1988. 245 p.
3. Бахтеев Ф.Х. К истории культуры ячменя в СССР // Матер. по истории земледелия СССР: Сб. II. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 204–257.
4. Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.
5. Åberg E. *Hordeum agriocrithon* nova sp. a wild six rowed barley // Ann. Roy. Agr. Col. Sweden. 1938. V. 6. P. 159–216.
6. Zhang Q., Saghai Maroof M.A., Yang P.G. Ribosomal DNA polymorphisms and the Oriental-Occidental genetic differentiation in cultivated barley // Theor. Appl. Genet. 1992. V. 84. № 5. P. 682–687. <https://doi.org/10.1007/BF00224168>
7. Molino-Cano J.-L., Fra-Mon P., Salcedo G. et al. Morocco as possible domestication centre for barley: biochemical and agromorphological evidence // Theor. Appl. Genet. 1987. V. 73. № 4. P. 531–536. <https://doi.org/10.1007/BF00289190>
8. Negassa M. Patterns of phenotypic diversity in an Ethiopian barley collection, and the Arussi-Bale Highland as a center of origin of barley // Hereditas. 1985. V. 102. № 1. P. 139–150. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1985.tb00474.x>
9. Lev-Yadum S., Gopher A., Abbo S. The cradle of agriculture // Science. 2000. V. 288. P. 1602–1603. <https://doi.org/10.1126/science.288.5471.1602>
10. Kilian B., Özkan H., Kohl J. et al. Haplotype structure at seven barley genes: relevance to gene pool bottlenecks, phylogeny of ear type and site of barley domestication // Mol. Gen. Genomics. 2006. V. 276. P. 230–241. <https://doi.org/10.1007/s00438-006-0136-6>
11. Morrell P.L., Clegg M.T. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 9. P. 3289–3294.
12. Poets A.M., Fang Z., Clegg M.T., Morrell P.L. Barley landraces are characterized by geographically heterogeneous genomic origin // Genome Biol. 2015. V. 16. P. 173. <https://doi.org/10.1186/s13059-015-0712-3>
13. Поморцев А.А., Лялина Е.В. Аллельное разнообразие гордеин-кодирующих локусов *Hrd A* и *Hrd B* у культурного (*Hordeum vulgare* L.) и дикого (*H. spontaneum* C. Koch) ячменя в Иране (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2016. Т. 52. № 10. С. 1146–1158. <https://doi.org/10.7868/S001667581610009X>
14. Поморцев А.А., Болдырев С.В., Лялина Е.В. Аллельное разнообразие гордеин-кодирующих локусов *Hrd A* и *Hrd B* у культурного (*Hordeum vulgare* L.) и дикого (*H. spontaneum* C. Koch) ячменя в Турции (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2017. Т. 53. № 4. С. 449–459. <https://doi.org/10.7868/S0016675817030092>
15. Поморцев А.А., Болдырев С.В., Лялина Е.В. Аллельное разнообразие гордеин-кодирующих локусов *Hrd A* и *Hrd B* у культурного (*Hordeum vulgare* L.) и дикого (*Hordeum spontaneum* C. Koch) ячменя в Сирии (как части Дуги плодородия) // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1275–1284. <https://doi.org/10.1134/S0016675818110127>
16. Поморцев А.А., Болдырев С.В., Лялина Е.В. Аллельное разнообразие гордеин-кодирующих локусов *Hrd A* и *Hrd B* у культурного (*Hordeum vulgare* L.) и дикого (*Hordeum spontaneum* C. Koch) ячменя в Иордании (как части Дуги плодородия) // Генетика. 2019. Т. 55. № 3. С. 290–299. <https://doi.org/10.1134/S0016675819030135>
17. Willcox G. Archeobotanical evidence for the beginnings of agriculture in Southwest Asia // Proc. Harlan Symp. The Origins of Agriculture and Crop Domestication. Aleppo, 10–14 May, 1997. P. 25–38.
18. Лисицына Г.Н., Прищепенко Л.В. Палеоботанические находки Кавказа и Ближнего Востока. М.: Наука, 1977. 115 с.
19. Поморцев А.А., Лялина Е.В. Оценка сортовой принадлежности и сортовой чистоты семян ячменя методом электрофоретического анализа запасных белков зерна // Методич. пособие к практикуму “Белковые маркеры для генетической паспортизации и улучшения геномов растений хозяйственно ценных видов”. М.: Цифровичок, 2011. 86 с.
20. Созинов А.А., Попереля Ф.А. Методика вертикального дискового электрофореза в крахмальном геле и генетический принцип классификации глиадинов. Одесса, 1978. 16 с.
21. Hennig C., Meila M., Murtagh F., Rocci R. Handbook of Cluster Analysis. CRC Press, a Chapman & Hall book. 2016. 730 p.
22. Поморцев А.А., Калабушкин Б.А., Терентьева И.А. Полиморфизм гордеинов у ячменей Северной Африки // Генетика. 2002. Т. 38. № 11. С. 1498–1510.
23. Поморцев А.А. Исследование полиморфизма гордеинов у ячменей Эфиопии // Генетика. 2001. Т. 37. № 10. С. 1371–1382.

24. Поморцев А.А., Мартынов С.П., Ковалева О.Н., Лялина Е.В. Полиморфизм по гордеин-кодирующим локусам культурного ячменя (*Hordeum vulgare* L.) Афганистана // Генетика, 2010. Т. 46. № 11. С. 1507–1515.  
https://doi.org/10.1134/S1022795410110086
25. Поморцев А.А., Мартынов С.П., Лялина Е.В. Полиморфизм гордеин-кодирующих локусов в местных популяциях культурного ячменя (*Hordeum vulgare* L.) стран Ближнего Востока // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 709–721.  
https://doi.org/10.1134/S1022795408060112
26. Поморцев А.А., Мартынов С.П., Ковалева О.Н., Лялина Е.В. Полиморфизм по гордеин-кодирующим локусам в популяциях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) Ирана и стран Средней Азии // Генетика. 2011. Т. 47. № 11. С. 1545–1564.  
https://doi.org/10.1134/S1022795411110147
27. Поморцев А.А., Мартынов С.П., Лялина Е.В. Полиморфизм по гордеин-кодирующим локусам популяций ячменя (*Hordeum vulgare* L.) стран Восточной Азии (Китай, Непал, Пакистан, Индия) // Генетика. 2012. Т. 48. № 8. С. 934–950.  
https://doi.org/10.1134/S1022795412050183
28. Поморцев А.А., Лялина Е.В. Полиморфизм культурного ячменя (*Hordeum vulgare* L.) Южной Аравии по гордеин-кодирующим локусам // Генетика. 2007. Т. 43. № 5. С. 660–667.
29. Созинов А.А., Нецветаев В.П., Григорян Э.М., Обрацов И.С. Картирование локусов *Hrd* у ячменя (*Hordeum vulgare* L. emed. Vav/ et Vach.) // Генетика. 1978. Т. 14. № 9. С. 1610–1619.

### Allele Diversity of Hordein-Coding Loci *Hrd A* and *Hrd B* in Wild (*Hordeum spontaneum* C. Koch) and Cultivated (*Hordeum vulgare* L.) Barley in Israel and Palestine

A. A. Pomortsev<sup>a,\*</sup>, A. V. Rubanovich<sup>a</sup>, O. N. Kovaleva<sup>b</sup>, and E. V. Lyalina<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy Science, Moscow, 119991 Russia

<sup>b</sup>Federal Research Center Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg, 190000 Russia

\*e-mail: a.pomortsev@gmail.com

Starch gel electrophoresis was performed to study polymorphism of hordeins encoded by the *Hrd A* and *Hrd B* loci in 13 local accessions of cultivated barley and 31 populations of wild barley from Israel and Palestine. One hundred and fourteen and 22 alleles for *Hrd A* locus, and 114 and 22 alleles for locus *Hrd B* were identified in *H. spontaneum* and *H. vulgare*, respectively. For *H. spontaneum* allelic frequencies ranged from 0.0019 to 0.0910 and from 0.0019 to 0.0743 for *Hrd A* and *Hrd B* loci, respectively. For *H. vulgare* allelic frequencies for these loci varied from 0.0143 to 0.4215 and from 0.0071 to 0.200, respectively. In the Israeli populations of *H. spontaneum* and *H. vulgare* of 120 alleles of the locus of *Hrd A*, six common alleles were found, and of 135 alleles of the locus of *Hrd B* — only one. At the same time, 18 alleles of the *Hrd A* locus and 15 alleles of the *Hrd B* locus were present in *H. spontaneum*, which we previously found in local samples of cultural barley from different countries entering and adjacent to the center of barley diversity. The “cultured” alleles of the *Hrd A* and *Hrd B* loci are found mainly in wild barley populations from the Kinneret region. The population of *H. spontaneum* from Susita was also present in the *Hrd A3 B162* and *Hrd A24 B65* genotypes, also found in local cultural barley from Syria and Jordan. In general, analysis of the allelic diversity of hordein-coding loci in Israeli wild barley populations, the composition and distribution of “cultural” alleles and individual genotypes found in *H. spontaneum* in local cultural barley samples from 20 countries showed that some *H. spontaneum* populations from Israel could to be donors of individual alleles and genotypes of hordein-coding loci for *H. vulgare* as a result of introgression in spontaneous hybridization during the occurrence of cultural barley.

**Keywords:** cultivated barley, wild barley, hordein-coding loci, centers of origin.