

**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)**

© 2019 г. А. А. Поморцев<sup>1</sup>\*, С. В. Болдырев<sup>1</sup>, Е. В. Лялина<sup>1</sup>

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

\*e-mail: Pomortsev@vigg.ru

Поступила в редакцию 30.03.2018 г.

После доработки 18.04.2018 г.

Принята к публикации 03.05.2018 г.

Методом электрофореза в крахмальном геле изучен полиморфизм гордеинов, контролируемых локусами *Hrd A* и *Hrd B*, в 34 местных образцах культурного и в 19 образцах дикого ячменя из Иордании. Для локуса *Hrd A* в *H. vulgare* и *H. spontaneum* идентифицированы 32 и 26 аллелей, для локуса *Hrd B* – 42 и 32 аллелей соответственно. Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в культурном ячмене варьировали в пределах 0.0029–0.2707 и 0.0029–0.1824 соответственно, а в диком ячмене – в пределах 0.0105–0.1263 и 0.0105–0.0947 соответственно. В иорданских образцах *H. spontaneum* и *H. vulgare* из 52 аллелей локуса *Hrd A* обнаружено шесть общих аллелей, а из 70 аллелей локуса *Hrd B* – только четыре общих аллеля. Два общих для дикого и культурного ячменя Иордании аллеля локуса *Hrd A* и один аллель локуса *Hrd B* были обнаружены ранее и в *H. spontaneum* из Ирана, Турции и Сирии. Однако три аллеля локуса *Hrd A* и три аллеля локуса *Hrd B* идентифицированы одновременно в культурном и диком ячмене только в Иордании. Отмечено, что самое раннее использование ячменя в Иордании датируется 6700 г. до н. э., тогда как в Сирии – 9000 г. до н. э., а в Израиле – 17 тысячелетие до н. э. Сделан вывод, что Иорданию вряд ли можно рассматривать как центр доместикации ячменя. При этом *H. spontaneum* из Иордании мог являться донором отдельных аллелей гордеин-кодирующих локусов *H. vulgare* в результате интрогрессии при спонтанной гибридизации.

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

**DOI:** 10.1134/S0016675819030135

Изучение происхождения культурных растений, в том числе культурного ячменя, предполагает поиск ответов на вопросы: 1) какой дикий вид (виды) являются предками культурной формы (моно- или полифилетическое происхождение); 2) в каком месте (местах) произошла доместикация (моно- или политопное введение в культуру)? В настоящее время получены убедительные доказательства, что диким предком культурного ячменя является *Hordeum spontaneum* C. Koch [1]. Однако второй вопрос дискутируется до сих пор на протяжении уже более 130 лет. О центре доместикации ячменя выдвинут целый ряд гипотез: 1) Южная Туркмения; 2) Египет [2]; 3) Юго-Западноазиатский центр [3]; 4) Тибет [4, 5]; 5) Марокко [6]; 6) Эфиопия [7]; 7) Юго-Восточная Турция и Северная Сирия [8]; 8) Дуга Плодородия [9]; 9) долина реки Иордан [10]; 10) Западный Пакистан [11]. Обсуждается так же гипотеза о полицентрическом происхождении культурного ячме-

ня [12]. Некоторые из этих гипотез основываются на имевшихся в то или иное время археологических данных. Другие – на изучении существующего разнообразия культурного и дикого ячменя по полиморфным генетическим маркерам (генам, контролирующим морфологические признаки, белковым и ДНК-маркерам). В настоящее время наиболее популярна гипотеза о введении ячменя в культуру в Дуге Плодородия, проходящей от Хузистана по горам Загрос и Тавр в Иране, Ираке, в Центральной и Западной Анатолии, и южной части Палестины (современная территория Израиля).

У ячменя одной из наиболее полиморфных белковых систем являются спирторастворимые белки эндосперма – гордеины. Известно, что гордеины, выявляемые методом электрофореза в крахмальном геле, контролируются семью локусами – *Hrd A*, *Hrd B*, *Hrd C*, *Hrd D*, *Hrd E*, *Hrd F*, *Hrd G*, наследуемыми сцепленно и локализован-

ными в коротком плече хромосомы 5 [13–15]. Локусы *Hrd A* и *Hrd B* являются высокополиморфными (по локусу *Hrd A* у культурного ячменя выявлено более 150 аллелей, по локусу *Hrd B* – более 250 аллелей). Аллели этих локусов кодируют группы совместно наследуемых компонентов гордеинов (блоки компонентов), различающиеся по числу, подвижности и интенсивности входящих в них белковых полос [13, 16]. В силу своего уникального полиморфизма гордеин-кодирующие локусы по эффективности в оценке изменчивости генетических ресурсов не уступают некоторым типам молекулярных маркеров [17]. Ранее нами при сравнительном анализе полиморфизма запасных белков у культурного и дикого ячменя из Израиля, Ирана и Юго-Восточной Турции были получены данные, не позволяющие рассматривать эти территории в качестве центра или центров доместикации ячменя [18–20].

В настоящем сообщении представлены результаты сравнительного анализа аллельного разнообразия локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах культурного и дикого ячменя из северо-западной части Иордании к востоку от р. Иордан, входившей в состав Палестины как части Дуги Плодородия.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гордеины изучали в 34 местных образцах *H. vulgare* и в 19 образцах *H. spontaneum* из северных и западных районов Иордании, которые были любезно предоставлены доктором Яном Валькуном (J. Valkoun) из International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (Aleppo, Syria), а также доктором Бенджамином Килианом (B. Kilian) из IPK (Gatersleben, Germany). Для всех образцов известны географические координаты сборов (рис. 1, табл. 1). 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 [21] с некоторыми модификациями [16]. От каждого образца культурного и дикого ячменя анализировали гордеины в 10 и 5 индивидуальных зерновках соответственно. Варианты блоков компонентов, контролируемые аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B*, и генетические формулы гордеина определяли, пользуясь каталогами, составленными нами ранее в результате анализа более 1600 местных и коммерческих сортов ячменя из 25 стран мира [16]. Аллели этих локусов и соответствующие им варианты блоков компонентов гордеинов А и В, которые нами были обнаружены исключительно у *H. spontaneum*, обозначали цифрами с индексом “s”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении полиморфизма гордеинов методом электрофореза в 34 местных образцах культурного ячменя из Иордании было обнаружено 32 аллеля локуса *Hrd A* и 42 аллеля локуса *Hrd B* (табл. 1, рис. 2, а, в). В результате электрофоретического анализа гордеинов в 19 образцах *H. spontaneum* из Иордании было выявлено 26 аллелей локуса *Hrd A* и 32 аллеля локуса *Hrd B* (рис. 2, б, г).

Обнаруженные в образцах культурного ячменя из Иордании аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B* значительно различались по частотам (табл. 2). Среди аллелей локуса *Hrd A* по частоте выделялись аллели *A33* (0.2707), *A127* (0.2412), *A2* (0.1382) и *A1* (0.0911). Частоты остальных аллелей варьировали в пределах 0.0029–0.0266. Из 26 аллелей этого локуса, присутствовавших в образцах *H. spontaneum*, шесть аллелей (*A1*, *A22*, *A24*, *A33*, *A62*, *A97*) ранее были идентифицированы и у культурного ячменя из мировой коллекции [16]. Эти аллели были обнаружены и в местных иорданских образцах культурного ячменя Иордании (табл. 2). Остальные 20 аллелей этого локуса, выявленные в образцах *H. spontaneum*, в образцах культурного ячменя из мировой коллекции не встречались. Среди аллелей локуса *Hrd A* у дикого ячменя из Иордании наибольшую частоту имели аллели *A82s* (0.1263), *A22* (0.1053) и *A62* (0.0947). Сравнительно высокой частотой характеризовались аллели *A32s* (0.0632), а также *A41s*, *A53s* и *A77s* (0.0526). Частоты остальных аллелей этого локуса варьировали в пределах 0.0105–0.0421.

Из 42 аллелей локуса *Hrd B*, выявленных в образцах культурного ячменя Иордании, самую высокую частоту имели аллели *B65* (0.1824) и *B70* (0.1765). С относительно высокой частотой встречались аллели *B260* (0.0765), *B8* (0.0618), *B263* (0.0471) и *B203* (0.0413). Частоты остальных 36 аллелей находились в пределах 0.0029–0.0266. Среди 32 аллелей локуса *Hrd B*, идентифицированных в *H. spontaneum* из Иордании, три аллеля (*B19*, *B65* и *B141*) были выявлены как в образцах культурного ячменя из мировой коллекции, так и в иорданских образцах. При этом аллель *B265* к настоящему времени был найден в культурном ячмене только в Иордании. Среди аллелей этого локуса в исследованных образцах дикого ячменя наибольшую частоту имели аллели *B101s* (0.0947), *B235s* (0.0737), а также аллели *B9s*, *B234s*, *B236s*, *B239s*, присутствовавшие у изученных образцов с частотой 0.0526. Частоты остальных аллелей этого локуса варьировали в пределах 0.0105–0.0421.

Рассматривая Иорданию как возможное место введения ячменя в культуру и исследуя здесь полиморфизм гордеинов в *H. vulgare* и *H. spontaneum*, логично было ожидать присутствие в образцах культурного и дикого ячменя одних и тех же аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B*, а также присут-

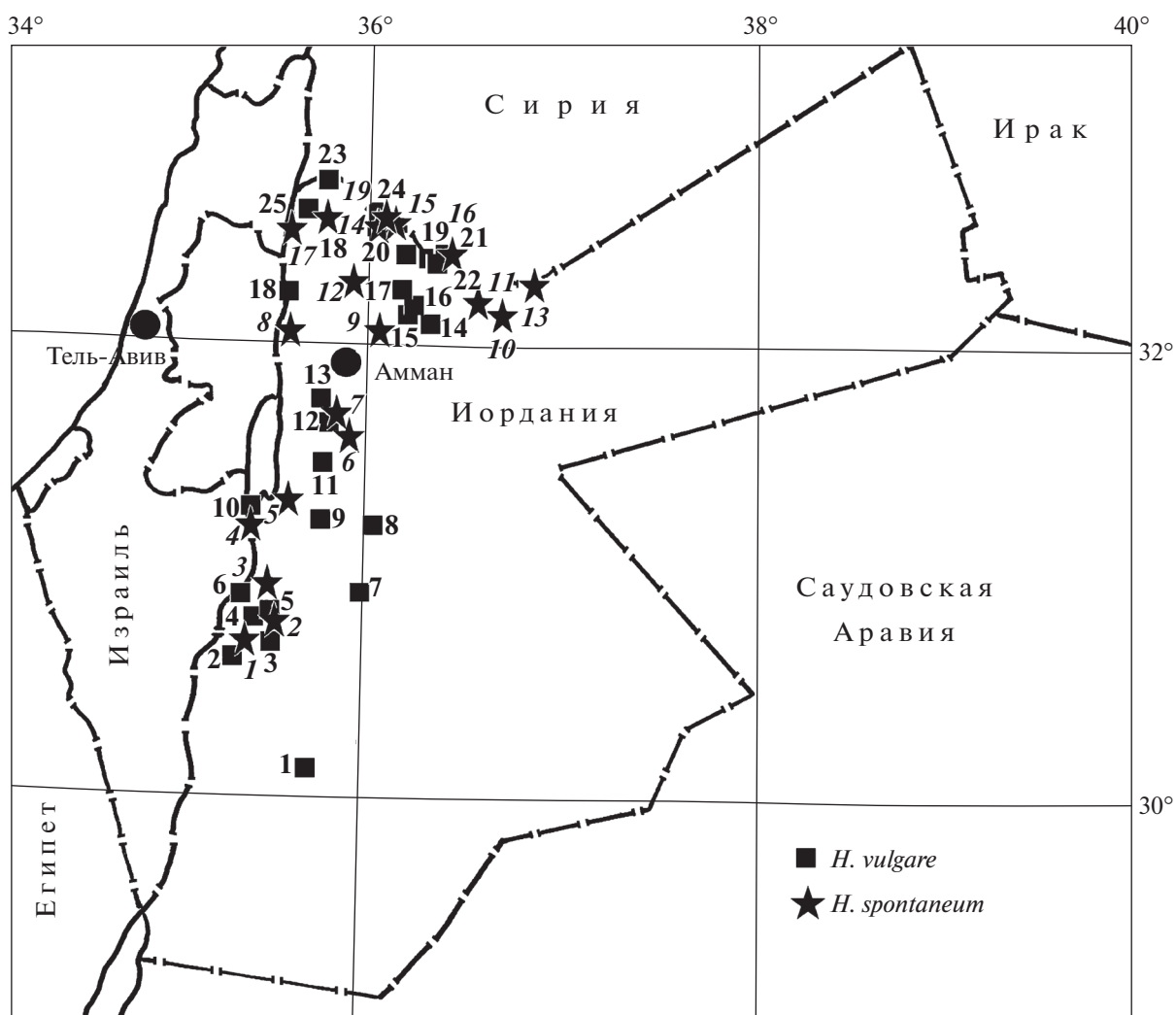


Рис. 1. Места сборов образцов культурного и дикого ячменя в Иордании.

ствие в диком ячмене самых широко распространенных аллелей этих локусов не только в местных образцах культурного ячменя в Сирии, но и в других странах мира. Из 52 аллелей локуса *Hrd A*, идентифицированных у образцов культурного и дикого ячменя из Иордании, только шесть аллелей — *A1*, *A22*, *A24*, *A33*, *A62* и *A97* оказались общими. Их частоты в *H. vulgare* варьировали в пределах 0.0029 (*A22*, *A62*)–0.2707 (*A33*) и у *H. spontaneum* — в пределах 0.0105 (*A24*, *A33*)–0.1053 (*A22*). Из 70 аллелей локуса *Hrd B*, обнаруженных в образцах дикого и культурного ячменя из Иордании общих аллелей оказалось всего четыре — *B19*, *B65*, *B141* и *B265*. При этом частоты аллеля *B19* в культурном и диком ячмене были близкими — 0.0118 и 0.0105 соответственно. Частоты остальных аллелей в культурном и диком ячмене существенно различались. Так, частота аллеля *B65* в *H. vulgare* составила 0.1824, а в *H. spontaneum* — 0.0105. Частоты аллелей *B141* и *B265* в культурном

ячмене Иордании были 0.0176 и 0.0029 соответственно, а в диком ячмене — 0.0421 и 0.0105 соответственно.

В табл. 3 приведены частоты “культурных” аллелей локуса *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженных в образцах *H. spontaneum* из Иордании и в исследованных нами ранее образцах местных культурных ячменей из 21 страны мира, входящих в центры разнообразия ячменя и сопредельных с ними стран. Из таблицы видно, что каждый из аллелей *A24* и *A62* был обнаружен в местном культурном ячмене 14 стран с различными частотами. Так, аллель *A24* с максимальной частотой 0.4572 присутствовал в эфиопских образцах ячменя. С относительно высокими частотами этот аллель был обнаружен в образцах культурного ячменя из Йемена (0.1180), Палестины (0.1000) и Марокко (0.0889). В образцах из других стран, где этот аллель был идентифицирован, его частота варьировала в пределах 0.0032 (Иран)–0.0527 (Турция). Аллель *A62* с мак-

**Таблица 1.** Генетические формулы гордеина и координаты мест сбора образцов культурного и дикого ячменя в Иордании

№ п/п	№ каталога	Формула гордеина по локусам		Место сбора образцов	
		<i>Hrd A</i>	<i>Hrd B</i>	сев. широта	вост. долгота
<i>H. vulgare</i>					
1	IG 31530	33 + 127	5 + 65 + 70 + 260	30°11'	35°50' (1)
2	IG 31531	33 + 74 + 97	18 + 203	30°30'	35°30' (2)
3	IG 31532	33 + 114 + 127	5 + 70 + 71 + 259		То же
4	IG 31533	33	79 + 260		»
5	IG 31534	13 + 33	70 + 79 + 259 + 260	30°37'	35°40' (3)
6	IG 36044	33 + 127	65 + 70 + 203 + 264	30°46'	35°32' (4)
7	IG 31536	5 + 33 + 114 + 127	5 + 65 + 70 + 260 + + 263 + 264 + 265	30°47'	35°40' (5)
8	IG 31537	33 + 101 + 114 + 127 + 145	65 + 71 + 251 + 260 + 263		То же
9	IG 36039	33 + 127	65 + 70 + 203 + 263	30°51'	35°32' (6)
10	IG 31404	1	6 + 8	30°51'	36°00' (7)
11	IG 31462	20 + 33 + 127	5 + 65 + 70	31°14'	36°03' (8)
12	IG 31402	1	6	31°15'	35°46' (9)
13	IG 31403	1 + 3	8 + 155		То же
14	IG 31459	4 + 33 + 127	65 + 70 + 162 + 203	31°18'	35°38' (10)
15	IG 36022	24 + 33 + 127	8 + 65 + 70 + 83 + 203	31°28'	35°46' (11)
16	IG 36023	33 + 127	65 + 70 + 203		То же
17	IG 31401	1 + 3	10 + 15	31°41'	35°50' (12)
18	IG 36043	33 + 133	65	31°47'	36°48' (13)
19	IG 36019	24 + 33 + 127	66 + 70 + 162 + 183 + 203 + 263	32°03'	36°22' (14)
20	IG 35223	2 + 33 + 146	71 + 87 + 263	32°06'	36°13' (15)
21	IG 36016	127	70	32°07'	36°16' (16)
22	IG 36018	20 + 33 + 133	65		То же
23	IG 35226	2 + 4 + 5 + 9 + 12 + 20 + + 100 + 141	65 + 251 + 254 + 257 + 264	32°10'	36°10' (17)
24	IG 36000	2 + 32	14 + 65	32°10'	35°35' (18)
25	IG 35224	5 + 22 + 33 + 114 + 127	2 + 65 + 254 + 256	32°17'	36°15' (19)
26	IG 35225	13 + 14	65 + 263	32°18'	36°10' (20)
27	IG 31553	33 + 127	70 + 141	32°21'	36°12' (21)
28	IG 31549	2	1 + 14 + 61 + 130 + + 161 + 216	32°25'	36°10' (22)
29	IG 31551	33 + 127	65 + 70		То же
30	IG 31541	2 + 28 + 65 + 106	12 + 17 + 65 + 208	32°29'	35°54' (23)
31	IG 31546	2 + 62 + 68 + 76	1 + 14 + 24 + 142	32°32'	36°04' (24)
32	IG 31548	2 + 20 + 136 + 141	2 + 65 + 79 + 206 257		То же
33	IG 31544	2 + 23 + 28 + 106	8 + 12 + 17 + 19 + 29 + 65	32°32'	35°47' (25)
34	IG 31545	2 + 23	8 + 19 + 29		То же

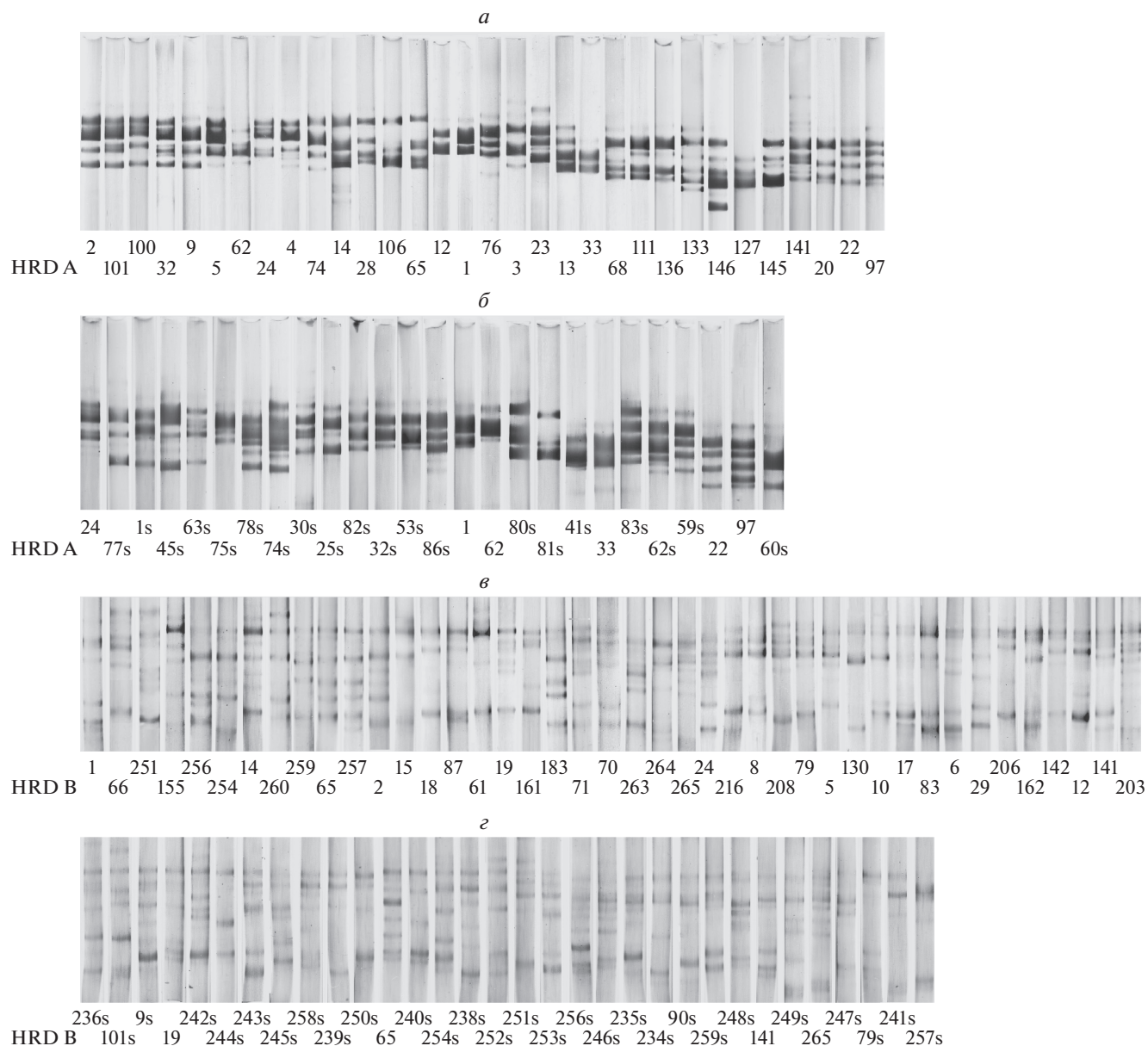
Таблица 1. Окончание

№ п/п	№ каталога	Формула гордеина по локусам		Место сбора образцов	
		<i>Hrd A</i>	<i>Hrd B</i>	сев. широта	вост. долгота
<i>H. spontaneum</i>					
1	IG 40064	62	236s	30°35'	35°34' (1)
2	IG 40063	77s + 82s	79s + 247s + 259s	30°42'	35°42' (2)
3	IG 40055	59s + 62s	9s + 238s	30°53'	35°40' (3)
4	IG 40045	81s + 82s	9s + 239s	31°11'	35°37' (4)
5	IG 40040	32s + 83s	141 + 234s	31°17'	35°45' (5)
6	IG 39821	22 + 33 + 82s	101s + 243s + 253s	31°42'	35°57' (6)
7	IG 39828	62 + 53s	239s + 251s	31°47'	35°54' (7)
8	IG 40014	41s + 81s	19 + 242s + 252s	32°01'	35°44' (8)
9	IG 115780	1s + 63s + 75s	65 + 253s	32°01'	36°01' (9)
10	IG 40035	33	101s	32°03'	36°22' (10)
11	IG 40034	33 + 86s	243s + 245s	32°07'	36°16' (11)
12	IG 40012	1s + 25s	257s + 258s	32°10'	35°55' (12)
13	IG 115782	22 + 32s	101s + 235s	32°15'	36°45' (13)
14	IG 39850	45s + 60s	248s + 249s	32°19'	36°01' (14)
15	IG 39827	32s + 74s + 78s	241s + 246s	32°20'	36°05' (15)
16	IG 115795	22 + 97 + 53s + 78s	235s + 244s + 254s	32°20'	36°32' (16)
17	IG 40002	1 + 24	240s + 250s	32°29'	35°39' (17)
18	IG 39886	62 + 30s	256s + 265	32°32'	35°50' (18)
19	IG 39825	78s + 82s	141 + 90s + 234s	32°32'	36°04' (19)

Примечание. В скобках указаны номера мест сбора на рис. 1; символом “s” обозначены аллели, обнаруженные исключительно у *H. spontaneum*.

симальной частотой встречался в образцах культурного ячменя из Палестины (0.1250). Относительно высокая частота этого аллеля (0.0667) отмечена в Марокко. В образцах *H. vulgare* из остальных 12 стран частота аллеля *A62* варьировала в пределах 0.0017 (Эфиопия)—0.0386 (Египет). Аллели *A1* и *A33* с различными частотами были обнаружены в образцах местного культурного ячменя из 10 стран. Максимальные частоты аллеля *A1* отмечены в Сирии (0.1400) и Иране (0.0730). В образцах культурного ячменя из остальных восьми стран частота этого аллеля варьировала от 0.0020 (Туркмения) до 0.0200 (Израиль). Аллель *A33* с наибольшими частотами встречался в образцах *H. vulgare* из Сирии (0.2250), Марокко (0.1222) и Эфиопии (0.0718). В образцах культурного ячменя из остальных семи стран его частота находилась в пределах 0.0011 (Турция)—0.0438 (Йемен). Аллели *A22* и *A97* не имеют широкого распространения и были обнаружены в культурном ячмене отдельных стран с невысокими частотами. Среди “культурных” аллелей локуса *Hrd B*, идентифицированных в *H. spontaneum* из Иордании, наиболее распространенным в *H. vulgare* является аллель *B19*, обнаруженный с различными

частотами в исследованных образцах культурного ячменя из 15 стран (табл. 3). Наибольшая частота этого аллеля отмечена в образцах из Киргизии (0.2127), Палестины (0.1000), Алжира (0.0910), Туркмении (0.0882), Турции (0.0753) и Афганистана (0.0738). В образцах *H. vulgare* из остальных девяти стран этот аллель встречался с частотами от 0.0030 (Узбекистан) до 0.0400 (Израиль). Аллель *B65* был идентифицирован в образцах культурного ячменя только из пяти стран. Он с высокой частотой присутствовал в ячмене из Сирии (0.2182) и Ирака (0.0706), а в образцах из Узбекистана, Индии и Турции его частота варьировала в пределах 0.0011—0.0213. Аллель *B141* не имеет широкого распространения и был найден в образцах *H. vulgare* только из трех стран, где его частота была в пределах от 0.0133 (Сирия) до 0.0539 (Йемен). Аллель *B265*, как отмечалось выше, был обнаружен только в образцах культурного ячменя из Иордании. Следует заметить, что некоторые “культурные” аллели локусов *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженные в *H. spontaneum* из Иордании, были нами обнаружены в образцах дикого ячменя из других стран. Так, аллель *A1* с частотой 0.0349 встречался в исследованных образцах *H. spontaneum* из



**Рис. 2.** Варианты блоков компонентов гордеинов, контролируемые аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B* в культурном (*a, в*) и диком (*б, з*) ячмене из Иордании. Символом “s” обозначены блоки компонентов гордеинов, обнаруженные исключительно у *H. spontaneum*.

Ирана, аллель *A22* с частотой 0.0465 обнаружен в диком ячмене из Ирана, Турции (0.0630) и Сирии (0.0261) [19, 20, 29]. Аллель *B19* с частотой 0.0089 присутствовал в исследованных образцах *H. spontaneum* Юго-Восточной Турции [20]. При этом аллели *A24, A62, A97, B65, B141* и *B265* были найдены одновременно в культурном и диком ячмене только в Иордании (см. табл. 2).

Таким образом, сравнительный анализ аллельного разнообразия двух высокополиморфных локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах *H. spontaneum* и *H. vulgare* из Иордании показал, что

11.5% аллелей локуса *Hrd A* и 5.7% аллелей локуса *Hrd B* являются общими. При этом два из общих аллелей локуса *Hrd A* и один – локуса *Hrd B* были найдены в диком ячмене и из других стран. Заметим также, что наиболее древнее использование ячменя в Иордании по археологическим данным датируется 6700 г. до н. э. в *Beidha*, тогда как в Сирии – *Tell Abu Hureyga*, наиболее ранние свидетельства использования ячменя относятся к 9000 г. до н. э. [30]. Добавим к этому, что самое раннее использование зерна ячменя на Ближнем Востоке зафиксировано в *Охало II* около Галилейского моря и датируется 17 тыс. до н. э. [31]. Все это сви-

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

Аллели <i>Hrd A</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>	Аллели <i>Hrd A</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>
1	0.0911 ± 0.001	0.0421 ± 0.014	127	0.2412 ± 0.016	0.0
2	0.1382 ± 0.002	0.0	133	0.0176 ± 0.005	0.0
3	0.0266 ± 0.006	0.0	136	0.0029 ± 0.002	0.0
4	0.0059 ± 0.002	0.0	141	0.0059 ± 0.002	0.0
5	0.0118 ± 0.004	0.0	145	0.0029 ± 0.002	0.0
9	0.0029 ± 0.002	0.0	146	0.0088 ± 0.004	0.0
12	0.0029 ± 0.002	0.0	1s	0.0	0.0105 ± 0.007
13	0.0147 ± 0.005	0.0	25s	0.0	0.0316 ± 0.012
14	0.0176 ± 0.005	0.0	30s	0.0	0.0211 ± 0.010
20	0.0147 ± 0.005	0.0	32s	0.0	0.0632 ± 0.017
22	0.0029 ± 0.002	0.1053 ± 0.022	41s	0.0	0.0526 ± 0.016
23	0.0266 ± 0.006	0.0	45s	0.0	0.0105 ± 0.007
24	0.0088 ± 0.004	0.0105 ± 0.007	53s	0.0	0.0526 ± 0.016
28	0.0118 ± 0.004	0.0	59s	0.0	0.0421 ± 0.014
32	0.0118 ± 0.004	0.0	60s	0.0	0.0421 ± 0.014
33	0.2707 ± 0.02	0.0105 ± 0.007	62s	0.0	0.0105 ± 0.007
62	0.0029 ± 0.002	0.0947 ± 0.021	63s	0.0	0.0316 ± 0.012
65	0.0059 ± 0.002	0.0	74s	0.0	0.0105 ± 0.007
68	0.0059 ± 0.002	0.0	75s	0.0	0.0105 ± 0.007
74	0.0088 ± 0.004	0.0	77s	0.0	0.0526 ± 0.016
76	0.0059 ± 0.002	0.0	78s	0.0	0.0421 ± 0.014
97	0.0059 ± 0.002	0.0211 ± 0.010	80s	0.0	0.0105 ± 0.007
100	0.0029 ± 0.002	0.0	81s	0.0	0.0105 ± 0.007
101	0.0029 ± 0.002	0.0	82s	0.0	0.1263 ± 0.024
106	0.0059 ± 0.002	0.0	83s	0.0	0.0421 ± 0.014
114	0.0147 ± 0.005	0.0	86s	0.0	0.0421 ± 0.014
Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>	Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>
1	0.0088 ± 0.004	0.0	256	0.0118 ± 0.004	0.0
2	0.0088 ± 0.004	0.0	257	0.0235 ± 0.006	0.0
5	0.0441 ± 0.008	0.0	259	0.0059 ± 0.003	0.0
6	0.0324 ± 0.007	0.0	260	0.0765 ± 0.011	0.0
8	0.0618 ± 0.009	0.0	263	0.0471 ± 0.008	0.0
10	0.0235 ± 0.006	0.0	264	0.0176 ± 0.005	0.0
12	0.0118 ± 0.004	0.0	265	0.0029 ± 0.002	0.0105 ± 0.007
14	0.0235 ± 0.006	0.0	9s	0.0	0.0526 ± 0.016
15	0.0059 ± 0.002	0.0	79s	0.0	0.0105 ± 0.007
17	0.0059 ± 0.002	0.0	90s	0.0	0.0105 ± 0.007
18	0.0088 ± 0.004	0.0	101s	0.0	0.0947 ± 0.021
19	0.0118 ± 0.004	0.0105 ± 0.007	234s	0.0	0.0526 ± 0.016
24	0.0176 ± 0.005	0.0	235s	0.0	0.0737 ± 0.019
29	0.0266 ± 0.006	0.0	236s	0.0	0.0526 ± 0.016
61	0.0029 ± 0.002	0.0	238s	0.0	0.0421 ± 0.014

Таблица 2. Окончание

Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>	Аллели <i>Hrd B</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. spontaneum</i>
65	0.1824 ± 0.015	0.0105 ± 0.007	239s	0.0	0.0526 ± 0.016
66	0.0029 ± 0.002	0.0	240s	0.0	0.0105 ± 0.007
70	0.1765 ± 0.015	0.0	241s	0.0	0.0211 ± 0.010
71	0.0147 ± 0.005	0.0	242s	0.0	0.0105 ± 0.007
79	0.0088 ± 0.004	0.0	243s	0.0	0.0211 ± 0.010
83	0.0029 ± 0.002	0.0	244s	0.0	0.0105 ± 0.007
87	0.0088 ± 0.004	0.0	245s	0.0	0.0421 ± 0.014
130	0.0059 ± 0.003	0.0	246s	0.0	0.0316 ± 0.012
141	0.0176 ± 0.005	0.0421 ± 0.014	247s	0.0	0.0211 ± 0.010
142	0.0029 ± 0.002	0.0	248s	0.0	0.0105 ± 0.007
155	0.0029 ± 0.002	0.0	249s	0.0	0.0421 ± 0.014
161	0.0118 ± 0.004	0.0	250s	0.0	0.0421 ± 0.014
162	0.0118 ± 0.004	0.0	251s	0.0	0.0105 ± 0.007
183	0.0029 ± 0.002	0.0	252s	0.0	0.0316 ± 0.012
203	0.0413 ± 0.008	0.0	253s	0.0	0.0421 ± 0.014
206	0.0029 ± 0.002	0.0	254s	0.0	0.0211 ± 0.010
208	0.0059 ± 0.003	0.0	256s	0.0	0.0421 ± 0.014
216	0.0029 ± 0.002	0.0	257s	0.0	0.0316 ± 0.012
251	0.0059 ± 0.003	0.0	258s	0.0	0.0211 ± 0.010
254	0.0088 ± 0.004	0.0	259s	0.0	0.0211 ± 0.010

Таблица 3. Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B*, обнаруженных у *H. spontaneum* из Иордании 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>				Ссылка
	<i>A1</i>	<i>A22</i>	<i>A24</i>	<i>A33</i>	<i>A62</i>	<i>A97</i>	<i>B19</i>	<i>B65</i>	<i>B141</i>	<i>B265</i>	
Марокко	0.0	0.0222	0.0889	0.1222	0.0667	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	[22]
Тунис	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	»
Алжир	0.0	0.0226	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0910	0.0	0.0	0.0	»
Египет	0.0	0.0	0.0333	0.0	0.0386	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	»
Эфиопия	0.0068	0.0	0.4572	0.0718	0.0017	0.0	0.0290	0.0	0.0	0.0	[23]
Йемен	0.0	0.0	0.1180	0.0438	0.0045	0.0	0.0146	0.0	0.0539	0.0	[25]
Афганистан	0.0095	0.0	0.0226	0.0309	0.0059	0.0024	0.0738	0.0	0.0	0.0	[24]
Ирак	0.0059	0.0	0.0088	0.0	0.0	0.0	0.0029	0.0706	0.0	0.0	[26]
Сирия	0.1400	0.0	0.0067	0.2250	0.0117	0.0050	0.0	0.2182	0.0133	0.0	»
Палестина	0.0	0.0	0.1000	0.0	0.1250	0.0	0.1000	0.0	0.0	0.0	»
Израиль	0.0200	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0400	0.0	0.0	0.0	»
Иран	0.0730	0.0159	0.0032	0.0190	0.0	0.0	0.0159	0.0	0.0	0.0	[27]
Туркмения	0.0020	0.0	0.0	0.0118	0.0059	0.0	0.0882	0.0	0.0	0.0	»
Узбекистан	0.0	0.0	0.0059	0.0049	0.0010	0.0	0.0030	0.0020	0.0	0.0	»
Киргизия	0.0170	0.0	0.0	0.0	0.0213	0.0	0.2127	0.0	0.0	0.0	»
Таджикистан	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0241	0.0	0.0	0.0	»
Китай	0.0125	0.0125	0.0146	0.0	0.0021	0.0	0.0291	0.0	0.0416	0.0	[28]
Непал	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	0.0214	0.0143	0.0357	0.0	0.0143	0.0	0.0	0.0	»
Индия	0.0	0.0	0.0255	0.0	0.0383	0.0	0.0	0.0213	0.0	0.0	»
Турция	0.0022	0.0	0.0527	0.0011	0.0140	0.0	0.0753	0.0011	0.0	0.0	[20]



детельствует о том, что район Северо-Западной Иордании не является местом домостикации ячменя, но одновременно не исключает того, что *H. spontaneum* в Иордании мог являться донором некоторых аллелей гордеин-кодирующих локусов для *H. vulgare* в результате интрогрессии при спонтанной гибридизации.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Provan J., Russell J.R., Booth A., Powell W. Polymorphic chloroplast simple sequence repeat primers for systematic and population studies in the genus *Hordeum* // Mol. Ecol. 1999. № 8. P. 505–511. doi 10.1046/j.1365-294X.1999.00545.x
2. Бахтеев Ф.Х. К истории культуры ячменя в СССР // Материалы по истории земледелия СССР: Сб. II. М.; Л. Изд-во АН СССР, 1956. С. 204–257.
3. Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Сов. наука. 1940. № 2. С. 55–75.
4. Åberg E. *Hordeum agriocrithon* nova sp. a wild six rowed barley // Ann. Roy. Agr. Col. Sweden. 1938. V. 6. P. 159–216.
5. 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. doi 10.1007/BF00224168
6. Molino-Cano J.-L., Fra-Mon P., Salcedo G. et al. Marocco as possible domestication centre for barley: Biochemical and agromorphological evidence // Theor. Appl. Genet. 1987. V. 73. № 4. P. 531–536. doi 10.1007/BF00289190
7. 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. doi 10.1111/j.1601-5223.1985.tb00474.x
8. Lev-Yadum S., Gopher A., Abbo S. The cradle of agriculture // Science. 2000. V. 288. P. 1602–1603. doi 10.1126/science.288.5471.1602
9. Harlan J.R., Zohary D. Distribution of wild wheats and barley // Science. 1966. V. 153. № 3740. P. 1074–1080. doi 10.1126/science.153.3740.1074
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. doi 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. Allaby R.G. Barley domestication: the end of central dogma? // Genome Biol. 2015. V. 16. № 117. https://doi.org/10.1186/s13059-015-0743-9.
13. Созинов А.А., Нецветаев В.П., Григорян Э.М., Образцов И.С. Картирование локусов *Hrd* у ячменя (*Hordeum vulgare* L. emed. Vav. et Bach.) // Генетика. 1978. Т. 14. № 9. С. 1610–1619.
14. Поморцев А.А., Нецветаев В.П., Попереля Ф.А., Созинов А.А. Идентификация шестого локуса, контролирующего синтез гордеина у озимого ячменя // Докл. ВАСХНИЛ. 1983. № 1. С. 7–9.
15. Netsvetaev V.P., Sozinov A.A. Location of a hordein G locus, Hrd G, on chromosome 5 of barley // Barley Genetics Newsletter. 1984. V. 14. P. 4–6.
16. 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., 2011. 86 с.
17. Dakir El-H., Ruiz M.-L., Garcia P., de la Vega P. Genetic variability evaluation in Moroccan collection of barley, *Hordeum vulgare* L., by means of storage proteins and RAPDs // Genet. Res. and Crop Evol. 2002. V. 49. P. 619–631. doi 10.1023/A:1021228730714
18. Поморцев А.А., Лялина Е.В. Аллельное разнообразие гордеин-кодирующего локуса *Hrd A* у *Hordeum spontaneum* С. Koch – дикого родича культурного ячменя из Израиля (как части Дуги Плодородия) // Тр. по прикл. бот., генет. и селек. 2009. Т. 166. С. 450–457.
19. 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* С. Koch) ячменя в Иране (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2016. Т. 52. № 10. С. 1146–1158. doi 10.7868/S001667581610009X
20. 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* С. Koch) ячменя в Турции (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2017. Т. 53. № 4. С. 449–459. doi 10.7868/S0016675817030092
21. Созинов А.А., Попереля Ф.А. Методика вертикального дискового электрофореза в крахмальном геле и генетический принцип классификации глиадинов. Одесса, 1978. 16 с.
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. doi 10.1134/S1022795410110086
25. 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. doi 10.1134/S1022795407050092
26. 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. doi 10.1124/S1022795408060112
27. 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. doi 10.1134/S1022795411110147
28. 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. doi 10.1134/S1022795412050183
29. 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 Сирии (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1275–1284.
30. 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.
31. Willcox G. Archeobotanical evidence for the beginnings of agriculture in Southwest Asia // Proc. Harlan Symp. The Origins of Agriculture and Crop Domestication. Aleppo, 1997. P. 25–38.

## Allelic Diversity of Hordein-Coding Loci *Hrd A* and *Hrd B* in Cultivated (*Hordeum vulgare* L.) and Wild (*Hordeum spontaneum* C. Koch) Barley from Jordan (as a Part of the Fertile Crescent)

A. A. Pomortsev<sup>a,\*</sup>, S. V. Boldyrev<sup>a</sup>, and E. V. Lyalina<sup>a</sup>

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

\*e-mail: Pomortsev@vigg.ru

Starch gel electrophoresis was used to study polymorphism of hordeins encoded by the *Hrd A* and *Hrd B* loci, in 34 local varieties of cultivated barley and 19 accessions of wild barley from Jordan. Thirty two and 26 alleles for *Hrd A* locus were identified in *H. vulgare* and *H. spontaneum*, respectively, and 42 and 32 alleles were detected for *Hrd B* locus. Allelic frequencies of *Hrd A* and *Hrd B* loci in cultivated barley varied within the range of 0.0029–0.2707 and 0.0029–0.1824 respectively, and within the range of 0.0105–0.1263 and 0.0105–0.0947 in wild barley. Six out of 52 alleles of *Hrd A* and four out of 70 alleles of *Hrd B* were common between Jordanian *H. spontaneum* and *H. vulgare*. Two of six common alleles of *Hrd A* locus found in Jordanian wild and cultivated barley and one common allele of *Hrd B* have earlier been discovered among *H. spontaneum* accessions from Iran, Turkey, and Syria. However, three common alleles of *Hrd A* and three common alleles of *Hrd B* were detected only in Jordanian accessions of wild and cultivated barley. According to archeological records, the earliest indications of barley utilization in Jordan appeared only in 6700 BC, whereas in Syria – 9000 BC and in Israel – 17000 BC. We concluded that Jordan cannot be considered as domestication center of barley. At the same time, Jordanian *H. spontaneum* could contribute some alleles of hordein-coding loci to the gene pool of *H. vulgare* due to introgression resulted from spontaneous hybridization over the course of crop diffusion from domestication center outward.

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