

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. Поморцев¹ *, С. В. Болдырев¹, Е. В. Лялина¹

¹Институт 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 Израила).

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-

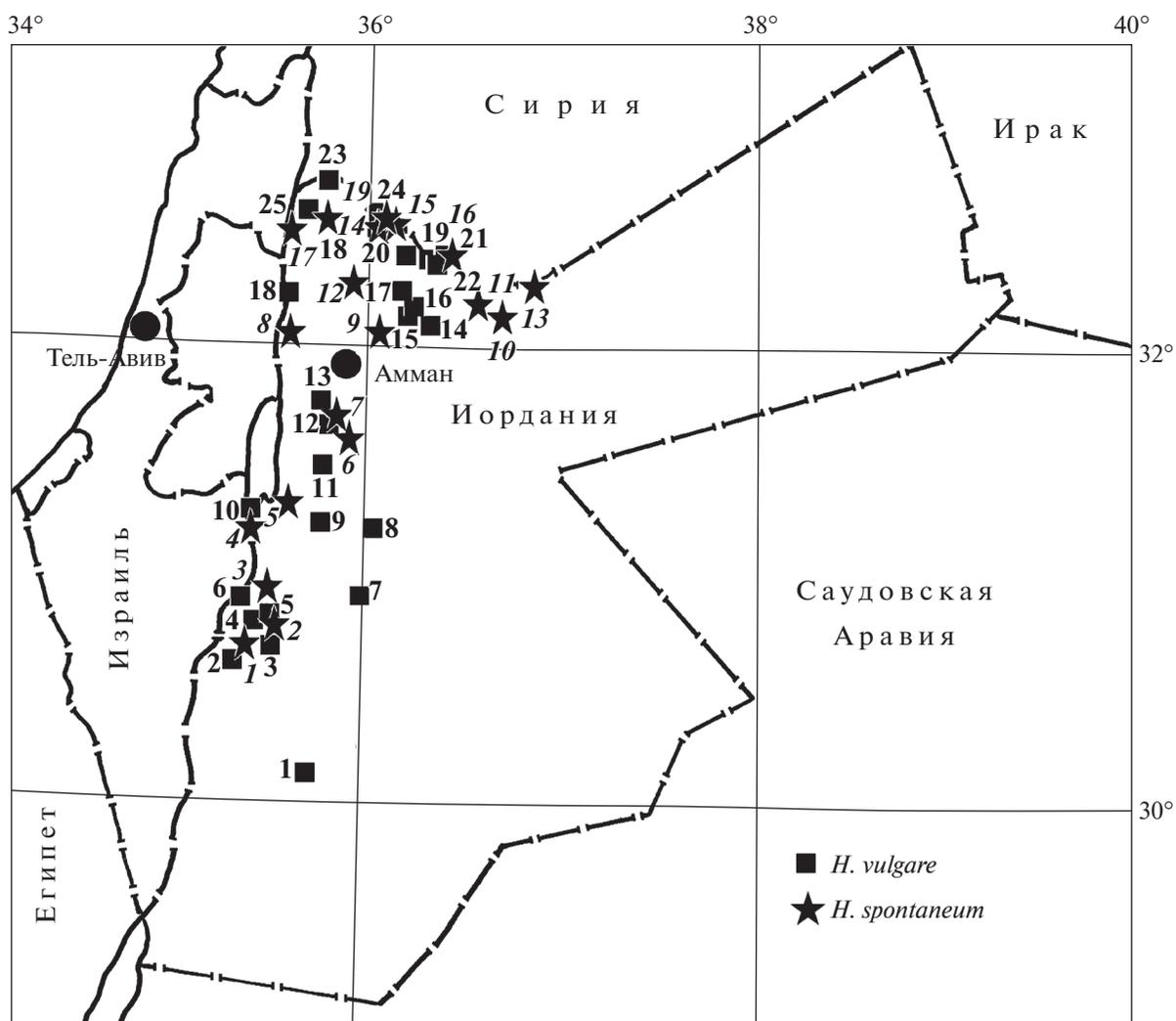


Рис. 1. Места сборов образцов культурного и дикого ячменя в Иордании.

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

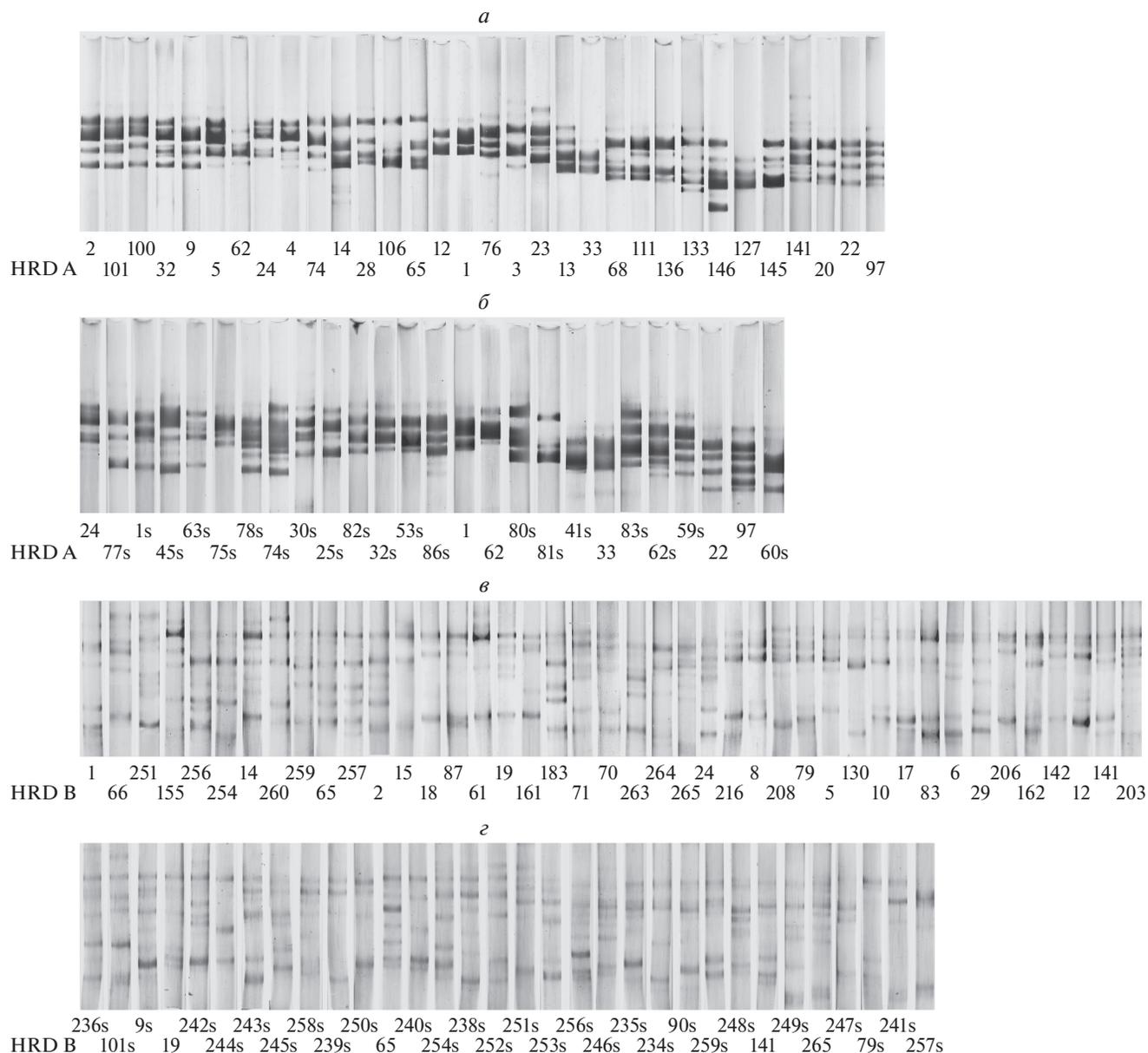


Рис. 2. Варианты блоков компонентов гордеинов, контролируемые аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B* в культурном (*a, в*) и диком (*б, з*) ячмене из Иордании. Символом “s” обозначены блоки компонентов гордеинов, обнаруженные исключительно у *H. spontaneum*.

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^{a,*}, S. V. Boldyrev^a, and E. V. Lyalina^a

^aVavilov 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.