ГЕНЕТИКА, 2022, том 58, № 3, с. 267–298

ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ

УДК 575.116.4:312.32.633.16

СТРУКТУРА ПОЛИМОРФИЗМА ГОРДЕИНОВ, КОНТРОЛИРУЕМЫХ АЛЛЕЛЯМИ ЛОКУСОВ *Hrd A* И *Hrd B*, В ДИКОМ ЯЧМЕНЕ (*Hordeum spontaneum* C. Koch)

© 2022 г. А. А. Поморцев[1, *], А. В. Рубанович[1], Е. В. Лялина[1]

[1]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия*

**e-mail: pomortsev@vigg.ru*

Поступила в редакцию 15.06.2021 г.
После доработки 21.07.2021 г.
Принята к публикации 21.07.2021 г.

Методом электрофореза в крахмальном геле изучен полиморфизм гордеинов, контролируемых аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B*, в 258 образцах *H. spontaneum* из 18 стран Северной Африки, Ближнего Востока и Азии. В результате было обнаружено 225 вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локуса *Hrd A*, которые были сгруппированы в 16 семейств. Среди вариантов HRD A, найденных в *H. spontaneum*, 33 (14.7%) ранее были выявлены и в *H. vulgare*. В диком ячмене было обнаружено 308 вариантов, контролируемых аллелями локуса *Hrd B*, которые были сгруппированы в 18 семейств блоков компонентов гордеина. Среди вариантов HRD B также 33 (10.7%) варианта ранее были идентифицированы в культурном ячмене. Семейства существенно различаются по числу составляющих их вариантов блоков: для HRD A – от 4 (AVII) до 48 (AI), для HRD B – от 5 (BXI, BXIV) до 49 (BXIII). Показана мозаичность и неравномерность частот в распространении семейств вариантов HRD A и HRD B в исследованных образцах *H. spontaneum*. Обнаружено, что самое большое разнообразие вариантов блоков компонентов в целом и самое большое число “культурных” вариантов HRD A и HRD B присутствуют в популяциях *H. spontaneum* из Израиля. При этом в израильских образцах дикого ячменя были представлены все семейства HRD A, а также все семейства HRD B за исключением одного. С учетом этих данных и данных литературы по геномному анализу, исследованию экзома и анализу нуклеотидных последовательностей генов *Btr1/btr1* и *Btr2/btr2* у дикого и культурного ячменя сделано предположение, что самое первое введение ячменя в культуру произошло на севере Израиля.

Ключевые слова: дикий ячмень, гордеин-кодирующие локусы, полиморфизм гордеина, семейства блоков компонентов гордеина, центр происхождения.

DOI: 10.31857/S0016675822030110

Ранее нами были проведены исследования структуры полиморфизма электрофоретических вариантов блоков компонентов гордеина в 1197 образцах стародавних сортов ячменя из 22 стран, входящих в вавиловские центры разнообразия и граничащих с ними, а также 1047 селекционных сортов из стран Европы, Азии, Америки и Африки [1]. По гордеинам, контролируемым аллелями локуса *Hrd A*, было выявлено 156 вариантов блоков компонентов, локуса *Hrd B* – 271 вариант и локуса *Hrd F* – 5 вариантов. Основываясь на данных литературы о молекулярных механизмах формирования полиморфизма гордеинов, исследовании искусственных мутантов по гордеин-кодирующим локусам [1–7], среди вариантов гордеинов A и B были выделены дискретные группы фенотипически схожих блоков компонентов – семейства блоков компонентов. Для HRD A было выделено 12 семейств, для HRD B – 17 семейств, которые существенно различались по числу составляющих их вариантов блоков – от 3 до 60. Было сделано предположение, что появление собственно семейств HRD A и HRD B обусловлено, с одной стороны, спонтанной гибридизацией между *H. vulgare* и *H. spontaneum* при распространении культурного ячменя, с другой стороны, накоплением мутаций в гордеин-кодирующих локусах. Цель настоящей работы – изучение структуры полиморфизма гордеинов A и B в *H. spontaneum* и ее сравнение со структурой полиморфизма этих локусов в культурном ячмене.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Разнообразие запасных белков, контролируемых локусами *Hrd A* и *Hrd B* в *H. spontaneum*, изучали путем электрофоретического анализа гордеинов в 258 образцах из 18 стан Северной Африки,

Таблица 1. Число исследованных образцов *H. spontaneum* из различных стран

№ п/п	Страна	Число образцов	№ п/п	Страна	Число образцов
1	Ливия	7	10	Сирия	23
2	Египет	1	11	Иордания	34
3	Кипр	3	12	Ирак	21
4	Армения	1	13	Западный Иран	43
5	Азербайджан	2	14	Туркменистан	18
6	Юго-Восточная Турция	37	15	Узбекистан	4
7	Ливан	10	16	Таджикистан	2
8	Израиль	30	17	Афганистан	3
9	Палестина	17	18	Пакистан	2
Всего					258

Ближнего Востока и Азии (табл. 1). Территории этих стран входят в ареал *H. spontaneum* [8]. Материал для исследований был получен из Генбанков: National Small Grains Research Collection USDA (Абердин, Айдахо, США), International Center for Agricultural Research in the Dry Areas – ICARDA (Алеппо, Сирия), Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research – (IPK) (Гатерслебен, Германия). Часть материала была собрана и предоставлена доктором H. Ozkan, Department of Field Crops, Faculty of Agriculture, University of Çukurova, Adana, Турция. Популяции дикого ячменя из Израиля представляли собой оригинальные сборы в основном из районов Галилейского моря (оз. Кинерет), а также Голанских высот и Хайфы. Материал был собран О. Раскиной, А. Беляевым и Е. Бадаевой в 2000–2008 гг. При работе с коллекционным материалом были обнаружены образцы, которые, по нашему мнению, нельзя отнести к *H. spontantum*. Например образец IG 38709 из Палестины был представлен не колосками, характерными для *H. spontaneum*, у которых при разламывании колоса при созревании остаются членики колосового стержня (рис. 1,*а*), а индивидуальными, хорошо выполненными зерновками, не сросшимися с члениками колосового стержня (рис. 1,*б*). Кроме этого, при электрофоретическом анализе гордеина в некоторых образцах дикого ячменя из Ирана была установлена их гетерозиготность по аллелям гордеин-кодирующих локусов, которые встречались как в *H. vulgare*, так и в *H. spontaneum* [9]. Не исключено, что это спонтанные гибриды между диким и культурным ячменем, возникшие при репродуцировании коллекционного материала. Такие образцы из исследований были исключены. Для каждого образца дикого ячменя анализировали гордеины в 5–10 индивидуальных зерновках.

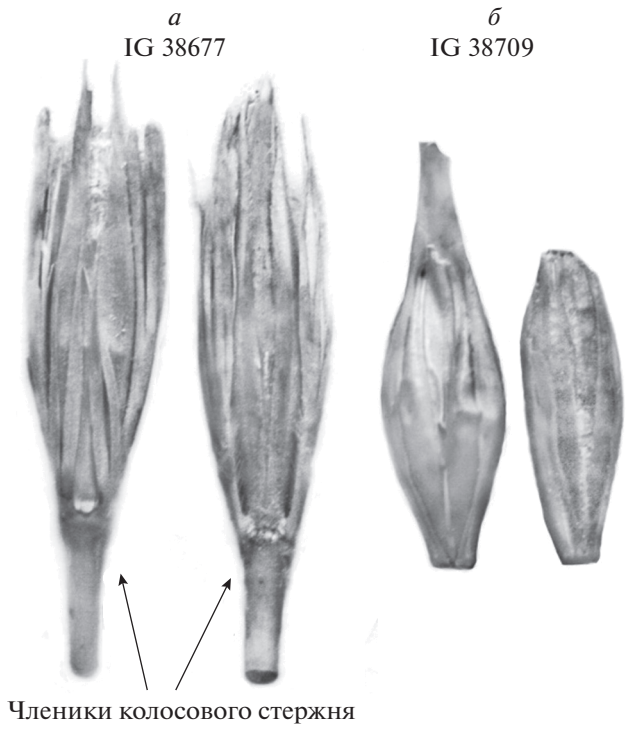

Рис. 1. *а* – колосок образца *H. spontaneum* IG 38677, *б* – зерновки, представляющие образец *H. spontaneum* IG 38709.

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 [10] с некоторыми модификациями [11]. Анализ сходства исследованных популяций *H. spontaneum* проводили методом главных компонент с помощью пакета программ SPSS 19.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате электрофоретического анализа гордеина в 258 образцах *H. spontantum* было обнаружено 225 вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локуса *Hrd A*, из которых 33 (14.7%) ранее были выявлены и в культурном

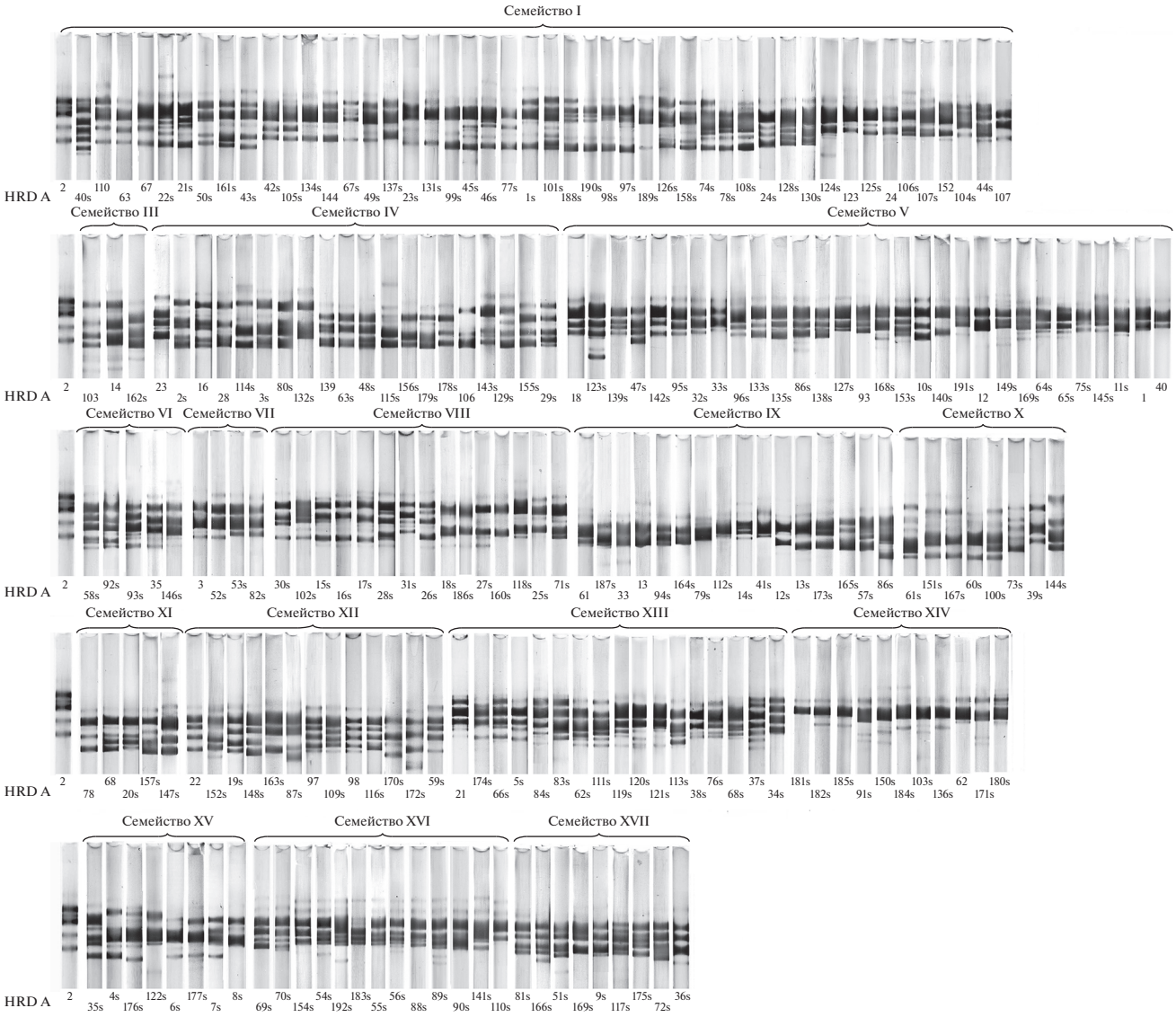

Рис. 2. Варианты блоков компонентов гордеина, контролируемые аллелями локуса *Hrd A*, обнаруженные при анализе 258 образцов *H. spontaneum*. Символом “s” обозначены варианты блоков компонентов гордеина, обнаруженные исключительно в *H. spontaneum*.

ячмене (рис. 2, табл. 2). Из 308 идентифицированных в диком ячмене вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локуса *Hrd B*, так же 33 (10.7%) варианта ранее были обнаружены в *H. vulgare* (рис. 3, табл. 2).

По гордеину А в диком ячмене по аналогии с культурным ячменем мы выделили 16 групп фенотипически схожих вариантов блоков компонентов – семейств вариантов блоков компонентов (рис. 2, табл. 2). Ранее в культурном ячмене нами были выделены 12 семейств и один вариант HRD A21, который не относился ни к одному из семейств [1]. Сравнивая структуру полиморфизма гордеина А в диком и в культурном ячмене, в *H. spontaneum* мы обнаружили 11 семейств, включающих как варианты, характерные только для дикого ячменя, так и варианты, выявленные ранее в культурном ячмене. К семейству, обозначенному нами в *H. spontaneum* как AXIII (включающее 17 вариантов), относится вариант HRD A21 не вошедший ни в одно из семейств в *H. vulgare* (рис. 2). Кроме этого, в диком ячмене мы выделили отдельное семейство AXIV, в которое вошел вариант HRD A62. Этот вариант блока компонентов гордеина в культурном ячмене относили ранее к семейству AI [1]. Однако выявление в *H. spontaneum* восьми близких с HRD A62 вариантов позволило объединить их в отдельное семейство (рис. 2). Представители семейств AXV–AXVII, выделенные в диком ячмене, ранее в культурном ячмене обнаружены не были. В исследованных образцах

Таблица 2. Число вариантов блоков компонентов гордеинов А и В, объединяемых в различные семейства в *H. spontaneum*

Число вариантов блоков компонентов гордеина А в семействах					
Семейство	Число вариантов	Семейство	Число вариантов	Семейство	Число вариантов
AI	39/9	AVIII	15/0	AXIV	8/1
AIII	1/2	AIX	13/3	AXV	10/0
AIV	15/5	AX	8/0	AXVI	13/0
AV	25/5	AXI	3/2	AXVII	9/0
AVI	4/1	AXII	10/3		
AVII	3/1	AXIII	16/1		
Всего					192/33
Число вариантов блоков компонентов гордеина В в семействах					
BI	27/1	BVII	18/0	BXIII	39/10
BII	14/3	BVIII	15/2	BXIV	5/0
BIII	10/2	BIX	20/2	BXV	14/1
BIV	21/5	BX	9/0	BXVII	8/2
BV	19/1	BXI	5/0	BXVIII	6/0
BVI	5/3	BXII	20/1	BXIX	20/0
Всего					275/33

Примечание. В числителе – число вариантов блоков компонентов гордеинов А и В, обнаруженных исключительно в *H. spontaneum*, в знаменателе – число вариантов гордеинов А и В, обнаруженных как в *H. spontaneum*, так и в ранее исследованных образцах *H. vulgare*.

H. spontaneum мы не выявили варианты гордеина А, которые можно было бы отнести к семейству AII, представленному в *H. vulgare* пятью вариантами [1]. Напротив, в семействе AX в диком ячмене мы не обнаружили варианты, идентичные с вариантами, вошедшими в это семейство в культурном ячмене (рис. 4, табл. 2). В образцах *H. spontaneum* наибольшее число вариантов включало семейство AI – 48 (21.3%) (табл. 2). К самым многочисленным семействам в диком ячмене относились также AV – 30 (13.3%), AIV – 20 (8.9%), AXIII – 17 (7.6%), AIX – 16 (7.1%) и AVIII – 15 (6.7%). Остальные десять семейств объединяли от трех (AIII) до тринадцати (AXII) вариантов. Таким образом, шесть семейств из 16 включали 64.9% вариантов блоков компонентов гордеина А, обнаруженных в диком ячмене. Заметим, что в культурном ячмене семейства AI, AV и AVIII также объединяли самое большое число вариантов блоков компонентов гордеина А: 60 (38.5%) и по 16 (10.3%) соответственно [1].

В *H. spontaneum* 308 вариантов гордеина В были сгруппированы в 18 семейств (рис. 3, табл. 2). При этом в 12 семейств вошли варианты блоков компонентов, обнаруженные как в диком, так и в культурном ячмене. В то же время, в семействах BVII, BX, BXI и BXIV отсутствовали общие для *H. spontaneum* и *H. vulgare* варианты блоков компонентов гордеина. В диком ячмене нам не встретились варианты гордеина В, которые можно было бы отнести в семейство BXVI. В культурном ячмене в это семейство входили три варианта [1]. В *H. spontaneum* были выделены семейства BXVIII и BXIX, представителей которых в культурном ячмене мы не обнаружили. Наибольшее число вариантов блоков компонентов гордеина В включали семейства: BXIII – 49 (15.9%), BI – 28 (9.1%), BIV – 26 (8.4%), BIX – 22 (7.1%), BXII – 21 (6.8%), BV и BXIX – по 20 (6.5%). В состав остальных 11 семейств входили от 5 (BXI) до 18 (BVII) вариантов гордеина В. Таким образом, семь семейств из 18 объединяют 60.3% вариантов блоков компонентов гордеина В, идентифицированных в *H. spontaneum*. В культурном ячмене семейства BXIII, BIV, BIX и BXII также включали наибольшее число вариантов блоков компонентов: BXIII – 41 (15.1%), BIV – 26 (9.6%), BIX – 19 (7.8%), BXII – 24 (8.9%) [1].

Присутствие вариантов блоков компонентов, входящих в семейства HRD A и HRD B в исследованных образцах дикого ячменя из различных стран оказалось неодинаковым. Так, в популяциях *H. spontaneum* из Израиля были обнаружены варианты гордеина А, представляющие все 16 семейств (табл. 3). В сирийских образцах были выявлены представители 12 семейств, в иранских – 11, а в Турецких – 10 семейств. В исследованных популяциях из других стран присутствовали

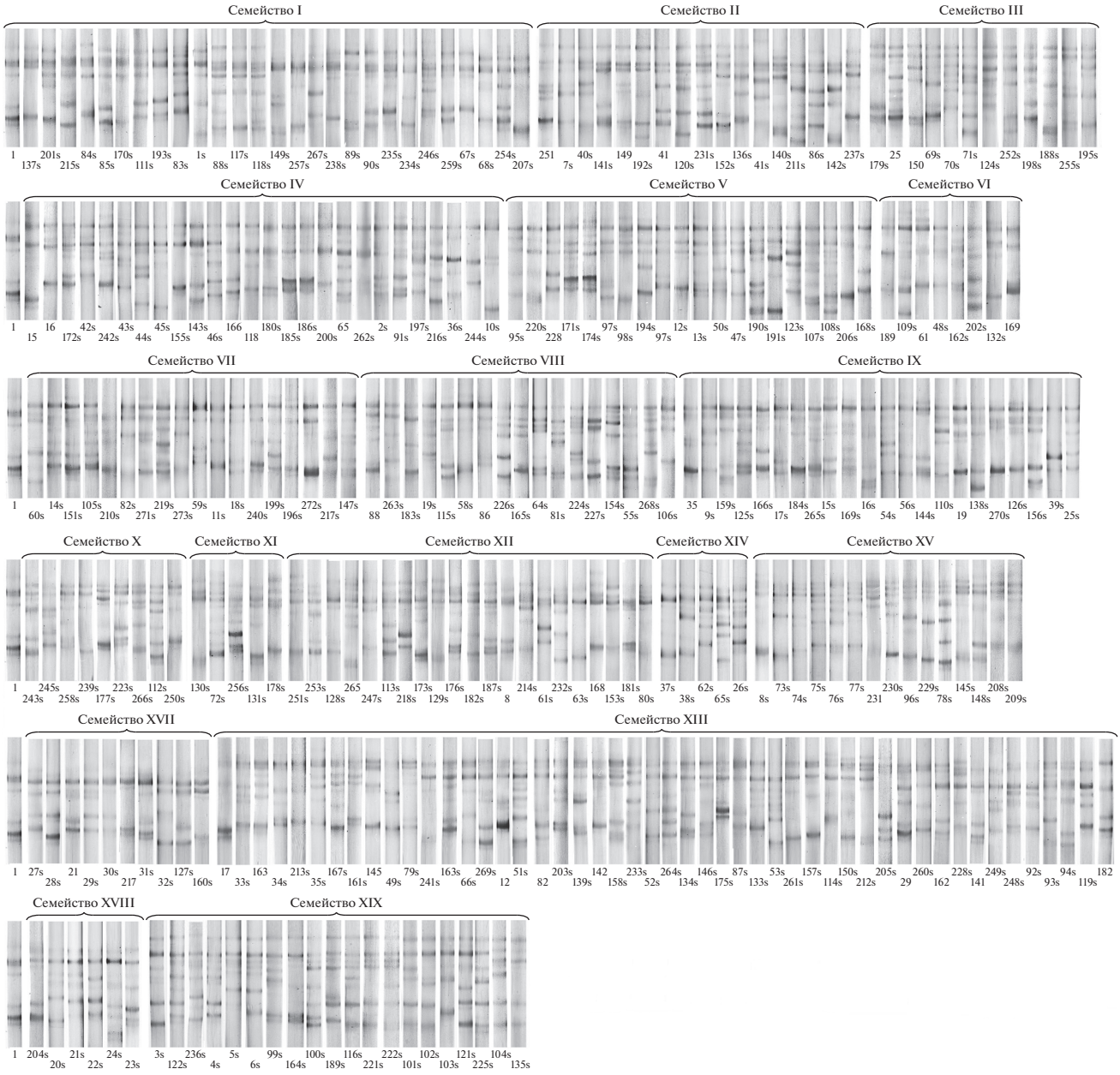

Рис. 3. Варианты блоков компонентов гордеина, контролируемые аллелями локуса *Hrd B*, обнаруженные при анализе 258 образцов *H. spontaneum*. Символом “s” обозначены варианты блоков компонентов гордеина, обнаруженные исключительно в *H. spontaneum*.

представители от одного (Египет, Азербайджан) до девяти (Иордания) семейств гордеина А. Аналогичная картина наблюдалась и для семейств гордеина В (табл. 3). В израильских образцах дикого ячменя были обнаружены представители 17 семейств, за исключением BXIV. Варианты гордеина В, вошедшие в это семейство, присутствовали только в популяциях из Турции и Ирана с суммарными частотами 0.0359 и 0.0932 соответственно (табл. 3). Относительно широко семейства гордеина В были представлены в *H. spontaneum* из Турции, Сирии и Ирана (по 14 семейств), а также из Ирака (13 семейств), Палестины (11 семейств) и Иордании (10 семейств). В образцах дикого ячменя из других стран были найдены варианты, относящиеся к от одного (Египет, Армения) до семи (Туркменистан) семействам гордеина В (табл. 3).

Распространение вариантов блоков компонентов, составляющих семейства гордеина А в различных странах также было неравномерным (табл. 3). В частности, варианты семейства AXII были обнаружены в 13 странах с суммарными ча-

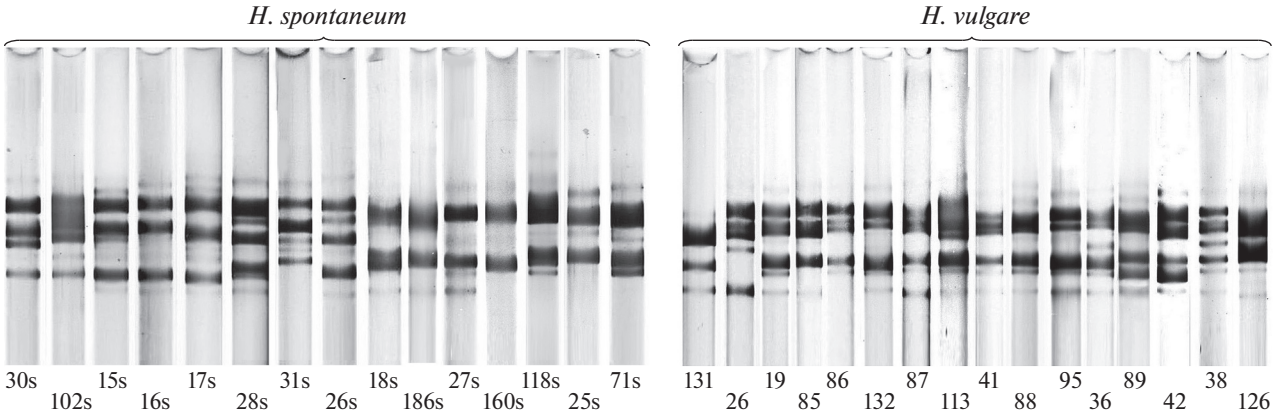

Рис. 4. Варианты блоков компонентов, контролируемые аллелями локуса *Hrd A*, объединенные в семейство AVIII в *H. spontaneum* и *H. vulgare*.

стотами от 0.05 (Узбекистан) до 1.00 (Азербайджан). С относительно высокими суммарными частотами представители этого семейства встречались в *H. spontaneum* из Турции (0.3066), Ирака (0.2), Палестины (0.1883), Иордании (0.1685) и Туркменистана (0.1444). Варианты, составляющие семейство AV, обнаруженные в диком ячмене из 12 стран, с наибольшими частотами присутствовали в образцах из Кипра (0.3333), Ирана (0.2981), Израиля (0.2864), Ливии (0.2286). В популяциях дикого ячменя из 11 стран идентифицированы варианты гордеина A, объединенные в семейство AIX. Наибольшие суммарные частоты этого семейства наблюдались в образцах из Узбекистана (0.4), Ливии (0.2571), Туркменистана (0.1889), Афганистана (0.1334) и Израиля (0.1194). В образцах из десяти стран Ближнего Востока и Азии присутствовали варианты блоков компонентов, входящие в семейства: AI с частотами от 0.0407 (Иран) до 1.0 (Египет), семейство AVIII с частотами от 0.0261 (Иордания) до 0.24 (Ирак) и семейство AXVII с частотами от 0.0261 (Сирия) до 0.6667 (Кипр). Варианты блоков компонентов гордеина A, составляющие остальные десять семейств, были обнаружены с различными суммарными частотами в образцах *H. spontaneum* от трех до девяти стран.

Неравномерное распространение в образцах дикого ячменя из различных стран наблюдалось и для вариантов семейств гордеина B (табл. 3). Так, представители семейства BXIII присутствовали в *H. spontaneum* из 13 стран с суммарными частотами от 0.04 (Ирак) до 1.0 (Египет, Армения). Относительно широкое распространение имели также семейства: BXIX – в 12 странах с частотами от 0.0418 (Израиль) до 0.8 (Таджикистан), BI и BIX – в 10 странах с частотами от 0.0235 (Туркменистан) до 0.3333 (Кипр) и от 0.0353 (Палестина) до 0.45 (Азербайджан) соответственно. Представители остальных 14 семейств были обнаружены в образцах от двух (BXIV и BXVIII) до девяти (BII и BVII) стран с различными частотами (табл. 3).

Выше было отмечено, что в исследованных образцах *H. spontaneum* присутствовали варианты гордеинов A и B, идентичные обнаруженным ранее в *H. vulgare* (по 33 для HRD A и HRD B). В целом “культурные” варианты гордеина A были идентифицированы в образцах дикого ячменя из 14 стран и относились к 11 семействам (табл. 4). В *H. spontaneum* из 11 стран присутствовали блоки компонентов семейства AXII, контролируемые аллелями *A22* (в семи странах), *A97* (в пяти странах) и *A98* (в четырех странах) с различными частотами (табл. 4, приложение). Заметим, что в культурном ячмене это семейство включает пять вариантов и обнаружено в образцах местного ячменя из девяти стран [1]. В образцах дикого ячменя из семи стран (Турции, Израиля, Палестины, Иордании, Ирака, Ирана, Туркменистана) с различными частотами присутствовали “культурные” варианты, контролируемые аллелями *Hrd A1*, *A12*, *A18*, *A40*, *A93*, относящиеся к семейству AV (табл. 4, приложение). В образцах местного культурного ячменя это семейство включает 16 вариантов и обнаружено в популяциях из 19 стран [1]. В *H. spontaneum* из Ливии, Турции, Израиля, Сирии, Иордании и Ирана с различными частотами присутствовали варианты блоков компонентов A16, A23, A28, A106 и A139, вошедшие в семейство AIV (табл. 4, приложение). В *H. vulgare* это семейство объединяет восемь вариантов, и его представители встречались в местных сортах из 13 стран [1]. Варианты блоков компонентов, контролируемые аллелями *Hrd A2, A24*, *A63*, *A67*, *A110*, *A123*, *A144* и *A115*, представляющие семейство AI, с различными частотами выявлены в диком ячмене из Турции, Израиля, Сирии, Иордании и Ирана. При этом все указанные варианты, исключая A144, присутствовали в *H. spontaneum* из Израиля. Заметим, что вариант HRD A2 имеет самое широ-

Таблица 3. Суммарные частоты вариантов блоков компонентов семейств HRD A и HRD B в *H. spontaneum* из стран Северной Африки, Ближнего Востока и Азии

Семейство	Страна																	
	Ливия	Египет	Кипр	Армения	Азербайджан	Турция	Ливан	Израиль	Палестина	Сирия	Иордания	Ирак	Иран	Туркменистан	Узбекистан	Таджикистан	Афганистан	Пакистан
AI	0.3429	1	0	0	0	0.1486	0.24	0.1138	0.2236	0.2646	0.2316	0	0.0407	0.1889	0	0	0	0
AIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0179	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0.1
AIV	0.0286	0	0	0	0	0.0495	0	0.034	0	0.0696	0.0526	0	0.0851	0	0	0	0	0.6
AV	0.2286	0	0.3333	0	0	0.1443	0.1	0.2864	0.0588	0.1787	0.1579	0.16	0.2981	0.0777	0	0.3	0	0
AVI	0	0	0	0	0	0	0.12	0.008	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
AVII	0.0857	0	0	0	0	0	0	0.016	0	0.1913	0.1789	0	0	0	0	0	0	0
AVIII	0	0	0	0.2	0	0.1394	0.08	0.0895	0.0706	0.0261	0.0527	0.24	0.1222	0.1112	0	0	0	0
AIX	0.2571	0	0	0	0	0.027	0	0.1194	0	0.0174	0.0631	0.05	0.0931	0.1889	0.4	0	0.1334	0.1
AX	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.01	0	0.0087	0.0421	0.05	0	0.1333	0	0	0	0
AXI	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0.1176	0	0	0	0.1164	0.0556	0	0	0.3333	0
AXII	0	0	0	0.6	1	0.3066	0	0.0779	0.1883	0.0957	0.1685	0.2	0.0931	0.1444	0.05	0	0.2	0.2
AXIII	0	0	0	0.2	0	0.09	0.1	0.0339	0.1411	0.0522	0.0526	0.08	0.0232	0	0	0	0	0
AXIV	0.0571	0	0	0	0	0	0.04	0.0775	0.1647	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AXV	0	0	0	0	0	0.027	0	0.022	0	0	0	0	0.0815	0	0	0	0	0
AXVI	0	0	0	0	0	0	0.32	0.0459	0.0353	0.0435	0	0.03	0	0	0	0	0	0
AXVII	0	0	0.6667	0	0	0.0541	0	0.0418	0	0.0261	0	0.19	0.0233	0.1	0.55	0.7	0.3333	0
BI	0.2857	0	0.3333	0	0	0.036	0.06	0.0419	0.0588	0.2684	0.2843	0	0.031	0.0235	0	0	0	0
BII	0	0	0.2667	0	0	0.036	0	0.0418	0.0588	0.0174	0	0.04	0.0154	0	0.25	0	0.3333	0
BIII	0	0	0.4	0	0	0.0313	0	0.0598	0	0	0.0316	0	0.0349	0.2235	0	0	0	0
BIV	0.2571	0	0	0	0	0.1376	0.1	0.2054	0	0.0609	0.0315	0.11	0.0581	0	0	0	0	0
BV	0	0	0	0	0	0.0676	0.08	0.1153	0.0353	0.1391	0	0.04	0.1125	0.1529	0	0	0	0
BVI	0	0	0	0	0	0.0089	0	0.018	0.0706	0.0174	0	0.13	0	0	0	0	0	0
BVII	0	0	0	0	0.25	0.0676	0.1	0.0339	0	0.0435	0.0105	0.06	0.0582	0.2471	0	0	0	0
BVIII	0.0572	0	0	0	0	0.0834	0	0.1096	0.0706	0.0187	0	0.03	0.0233	0	0	0	0.1334	0
BIX	0	0	0	0	0.45	0.0767	0	0.0358	0.0353	0.0521	0.0631	0.05	0.0929	0.1412	0	0.2	0	0
BX	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0.0087	0.179	0.01	0	0	0	0	0	0.3
BXI	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.002	0.1177	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
BXII	0	0	0	0	0	0.0359	0	0.0299	0.2353	0.0261	0.0842	0.07	0	0	0	0	0	0
BXIII	0.4	1	0	1	0.3	0.2206	0.28	0.211	0.2353	0.1738	0.1263	0.04	0.0772	0	0	0	0.3333	0
BXIV	0	0	0	0	0	0.0359	0	0	0	0	0	0	0.0932	0	0	0	0	0
BXV	0	0	0	0	0	0.149	0	0.014	0.0235	0.0174	0	0.17	0.0233	0	0	0	0	0
BXVII	0	0	0	0	0	0	0	0.0338	0	0.0087	0	0.02	0.0772	0.0118	0	0	0	0
BXVIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.1281	0	0	0	0	0
BXIX	0	0	0	0	0	0	0.38	0.0418	0.0588	0.1478	0.1474	0.23	0.1747	0.2	0.75	0.8	0.2	0.7

Таблица 4. Число вариантов блоков компонентов в семействах HRD A *H. spontaneum* из стран Северной Африки, Ближнего Востока и Азии

Семейства HRD A	Страна																	
	Ливия	Египет	Кипр	Армения	Азербайджан	Турция	Ливан	Израиль	Палестина	Сирия	Иордания	Ирак	Иран	Туркменистан	Узбекистан	Таджикистан	Афганистан	Пакистан
I	5/0	2/0	0/0	0/0	0/0	6/2	4/0	15/7	6/0	5/2	6/1	0/0	1/1	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
III	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/1
IV	0/1	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1	0/0	9/2	0/0	1/1	2/1	0/0	2/3	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
V	2/0	0/0	1/0	0/0	0/0	2/1	1/0	17/4	0/1	2/0	3/1	2/2	2/2	2/1	0/0	1/0	0/0	0/0
VI	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	2/1	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
VII	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/1	0/0	3/0	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
VIII	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	6/0	2/0	6/0	2/0	2/0	2/0	2/0	4/0	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0
IX	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	0/0	6/3	0/0	0/1	1/1	0/1	3/0	1/0	1/0	0/0	1/0	1/0
X	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	4/0	0/0	1/0	1/0	1/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XI	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	0/1	0/0	0/0	0/0	1/2	0/1	0/0	0/0	0/1	0/0
XII	0/0	0/0	0/0	1/1	1/1	0/2	0/0	7/0	2/1	1/2	1/2	1/2	1/2	0/1	0/1	0/0	0/1	1/0
XIII	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	4/1	1/0	5/0	2/0	1/0	2/0	4/1	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XIV	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	9/0	2/0	0/0	0/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XV	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XVI	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/0	4/0	1/0	3/0	0/0	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XVII	0/0	0/0	2/0	0/0	0/0	2/0	0/0	4/0	0/0	2/0	0/0	3/0	1/0	1/0	1/0	1/0	1/0	0/0
Всего	**11/1**	**2/0**	**3/0**	**3/1**	**1/1**	**25/7**	**16/0**	**97/18**	**15/3**	**22/6**	**20/7**	**15/6**	**20/12**	**8/3**	**2/1**	**2/0**	**2/2**	**3/1**

Примечание. В табл. 4 и 5 в числителе – число вариантов блоков компонентов гордеинов, обнаруженных исключительно в *H. spontaneum*, в знаменателе – число вариантов блоков компонентов гордеинов, обнаруженных как в *H. spontaneum*, так и в *H. vulgare.*

кое распространение в культурном ячмене. Он присутствовал с разными частотами в местных образцах *H. vulgare* из 21 страны от Марокко до Китая и Непала, за исключением Горного Бадахшана (Таджикистан). В популяциях из других стран обнаружены отдельные варианты, входящие в это семейство (табл. 4, приложение). Сравнительно большое число вариантов HRD A, выявленных ранее в культурном ячмене, присутствовало в образцах из Ирана (12), Иордании и Турции (по 7), Сирии и Ирака (по 6) (табл. 4). В целом "культурные" варианты гордеина A обнаружены главным образом в популяциях дикого ячменя от Юго-Восточной Турции до Западного Ирана, исключая Ливан. При этом самое большое число таких вариантов было выявлено в *H. spontaneum* из Израиля – 18 (табл. 4, приложение).

Аналогичная картина наблюдается и в распространении вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локуса *Hrd B*, идентифицированных ранее в *H. vulgare*. Так, "культурные" варианты гордеина B, относящиеся к 12 семействам, обнаружены в образцах *H. spontaneum* из десяти стран (табл. 5). В популяциях из восьми стран с различными частотами присутствовали блоки компонентов семейства BXIII, контролируемые аллелями: *B12* (в Турции), *B17* и *B182* (в Иране), *B29* и *B162* (в Израиле), *B82* (в Ливии), *B141* (в Израиле и Ливии), *B142* (в Израиле и Ираке), *B145* (в Армении), *B163* (в Израиле, Палестине и Ираке) (приложение). В местных образцах *H. vulgare* к этому семейству относится 41 вариант, эти варианты присутствуют в популяциях из 21 страны [1]. "Культурные" варианты, относящиеся к семейству BIV, идентифицированы в диком ячмене из пяти стран: в Израиле (B15, B16 и B65), в Иордании (B65), в Сирии и Иране (B118), а также в Ираке (B166) (приложение). В культурном ячмене к этому семейству относятся восемь вариантов, и его представители были найдены в образцах из 21-ой страны [1]. Единичные представители семейств BI, BII, BIII, BV, BVI, BVIII, BIX, BXII, BXV и BXVII с различными частотами были обнаружены в образцах *H. spontaneum* от одной до трех стран (приложение). В целом "культурные" варианты гордеина B, как и гордеина A,

Таблица 5. Число вариантов блоков компонентов в семействах HRD B *H. spontaneum* в странах Северной Африки, Закавказья, Ближнего Востока и Азии

Семейства HRD B	Страна																	
	Ливия	Египет	Кипр	Армения	Азербайджан	Турция	Ливан	Израиль	Палестина	Сирия	Иордания	Ирак	Иран	Туркменистан	Узбекистан	Таджикистан	Афганистан	Пакистан
I	1/0	0/0	1/0	0/0	0/0	2/0	3/0	8/1	2/0	7/0	8/0	0/0	1/1	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
II	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	2/0	0/0	6/1	1/0	1/0	0/0	1/2	1/1	0/0	1/0	0/0	1/0	0/0
III	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	3/0	0/0	5/1	0/0	0/0	1/0	0/0	0/1	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0
IV	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	5/0	1/0	8/3	0/0	1/1	2/1	1/1	3/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
V	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/0	1/0	13/1	1/0	5/1	0/0	1/0	2/1	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0
VI	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	2/2	1/0	1/1	0/0	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
VII	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	4/0	1/0	6/0	0/0	1/0	1/0	1/0	3/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
VIII	2/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/1	0/0	5/0	0/1	2/0	0/0	2/0	1/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0
IX	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	2/1	0/0	7/0	1/0	1/0	1/1	1/0	6/1	2/0	0/0	1/0	0/0	0/0
X	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	0/0	1/0	5/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0
XI	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	1/0	2/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XII	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	0/0	9/0	2/1	1/0	2/1	1/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XIII	1/1	1/0	0/0	0/1	1/0	6/1	2/0	17/5	3/1	7/0	5/1	0/2	3/2	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0
XIV	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	3/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XV	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	6/0	0/0	4/0	0/1	1/0	0/0	4/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XVII	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/1	0/0	1/0	0/0	0/1	6/1	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XVIII	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	1/0	0/0	0/0	0/0	0/0	5/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
XIX	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	2/0	4/0	1/0	6/0	2/0	3/0	4/0	2/0	3/0	1/0	1/0	1/0
Всего	**5/1**	**1/0**	**3/0**	**0/1**	**4/0**	**46/3**	**10/0**	**99/15**	**14/4**	**36/3**	**28/4**	**17/8**	**39/9**	**8/1**	**4/0**	**2/0**	**4/0**	**2/0**

выявлены главным образом в популяциях дикого ячменя от Юго-Восточной Турции до Западного Ирана, исключая Ливан. При этом самое большое число таких вариантов было идентифицировано в *H. spontaneum* из Израиля – 15 (табл. 5, приложение).

Таким образом, наблюдается мозаичность и неравномерность частот в распространении семейств вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B* в исследованных образцах *H. spontaneum* из различных стран мира. Матрицу суммарных частот семейств одновременно гордеинов A и B в популяциях дикого ячменя из 16 стран, за исключением Армении и Египта (каждая из которых была представлена одним образцом), подвергли факторному анализу методом главных компонент. Первые две компоненты описывают 31.2% изменчивости частот семейств HRD A и HRD B (рис. 5). Как видно из рисунка, по первой главной компоненте популяции дикого ячменя разделились следующим образом: в отрицательную область значений вошли популяции из стран Азии восточнее Ирана, а также из Азербайджана и Кипра. В положительной области значений первой компоненты оказались популяции из Северной Африки (Ливия), Ближнего Востока и Ирана. Отметим, что аналогичное распределение популяций на основе суммарных частот семейств HRD A и HRD B было получено и при факторном анализе местных образцов культурного ячменя [1].

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ структуры полиморфизма гордеинов, контролируемых аллелями локусов *Hrd A* и *Hrd B* в образцах *H. spontaneum* и *H. vulgare* показал значительное сходство между ними. Среди 12 семейств блоков компонентов гордеина A в культурном ячмене и 16 семейств в диком ячмене общими оказались 13 семейств (с учетом семейства AXIII, в которое вошел вариант HRD A21, не отнесенный ни к одному из семейств в культурном ячмене). При этом в 11 семействах присутствовали варианты, обнаруженные как исключительно в *H. spontaneum*, так и идентичные ранее выявлен-

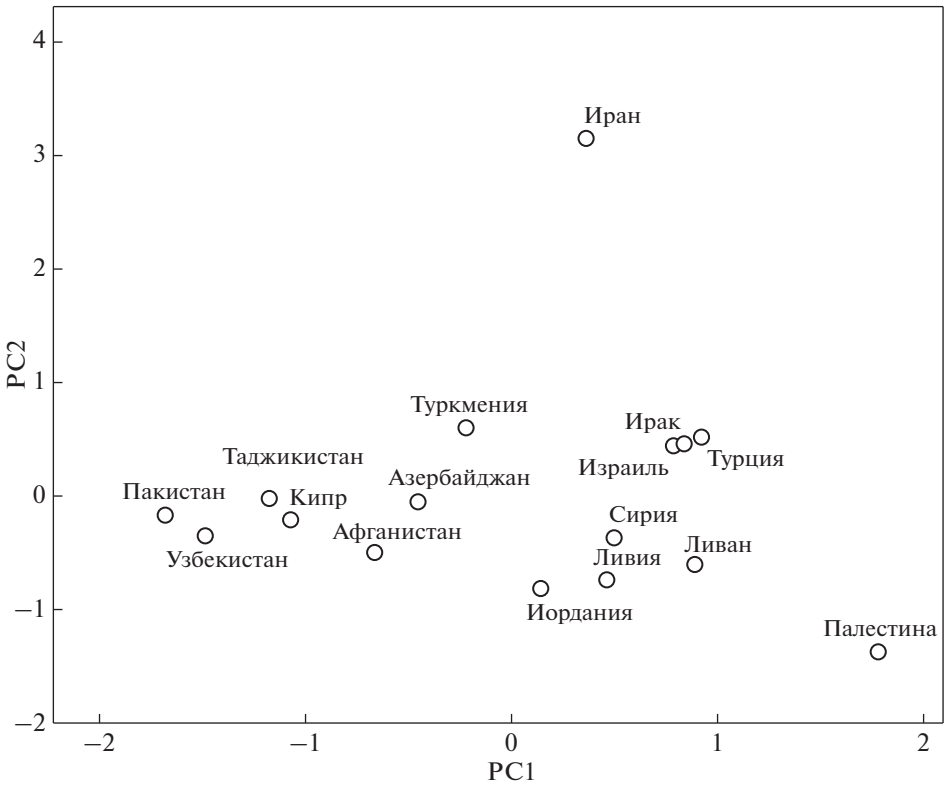

Рис. 5. Положение популяций *H. spontaneum* из 16 стран в координатах первой и второй компонент изменчивости суммарных частот вариантов семейств А и В гордеинов.

ным в *H. vulgare*. Аналогичное сходство между диким и культурным ячменем наблюдалось и в структуре полиморфизма вариантов блоков компонентов, контролируемых аллелями локуса *Hrd B*. Из 18 семейств гордеина В *H. spontaneum* в 12 семейств вошли варианты блоков компонентов, обнаруженные как в диком, так и в культурном ячмене. Разное число представителей семейств А и В гордеинов, выделенных в диком ячмене, были обнаружены в популяциях из всех стран от Ливии до Пакистана. При этом представители всех семейств HRD A и HRD B (за исключением BXIV) были найдены только в образцах из Израиля. Здесь же обнаружено наибольшее число “культурных” вариантов гордеинов А (18) и В (15), относящихся к шести и восьми семействам соответственно. Однако “культурные” варианты гордеина А, входящие в семейства AIII, AXI, AXII, AXIII и AXIV, ненайденные в израильских популяциях, присутствовали в *H. spontaneum* из Армении, Азербайджана, Турции, Палестины, Сирии, Иордании, Ирака, Ирана, Туркменистана, Узбекистана, Афганистана и Пакистана (табл. 4, приложение).

Подобным же образом, “культурные” варианты HRD B семейств BVIII, BIX, BXII и BXV, ненайденные в израильских популяциях *H. spontaneum*, обнаружены в образцах дикого ячменя из Турции, Палестины, Иордании, Ирака и Ирана (табл. 5, приложение). Такое “мозаичное” распространение как семейств гордеинов А и В, так и “культурных” вариантов, не исключает, что различные популяции *H. spontaneum* из стран от Ливии до Пакистана могли быть донорами тех или иных аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в результате спонтанной гибридизации с *H. vulgare* при его распространении. При этом, учитывая присутствие в популяциях дикого ячменя из Израиля представителей практически всех семейств HRD A и HRD B, а также самое большое число вариантов блоков компонентов, идентичных выявленным в культурном ячмене, можно предположить, что именно на территории Израиля был первоначально введен в культуру ячмень.

Наши данные согласуются с результатами геномного анализа с использованием 6152 SNP в 803 местных популяциях культурного ячменя из Европы, Северной Африки, Ближнего Востока и Азии, а также в 277 образцах *H. spontaneum* [12]. Эти авторы пришли к заключению, что генетический вклад отдельных диких популяций в культурный ячмень различается по всему геному. Отдельные геномы местных популяций *H. vulgare* из различных стран указывают на общую их родословную с географически близкими популяциями *H. spontaneum*. При этом самая большая доля

вклада в родословную культурного ячменя (57%) происходит от популяции дикого ячменя из Южного Леванта (современный Израиль). В генофонд местных популяций культурного ячменя вклад вносят также популяции *H. spontaneum* из Северного Леванта (12%), Центральной Азии (11%), Северной Месопотамии (10%) и Сирийской пустыни (9%).

К аналогичным выводам привело и исследование экзома в 310 образцах дикого и культурного ячменя, которое позволило структурировать *H. vulgare* на шесть генетических групп [13]. Тем не менее, как показали авторы, все они произошли от единой популяции, которая появилась на западе Плодородного Полумесяца. Распространение культурного ячменя за пределы этого района сопровождалось потоком генов от местных популяций дикого ячменя и последующим отбором, что привело к появлению современной генетической характеристики *H. vulgare*, которая была интерпретирована как свидетельство множественного одомашнивания [13]. Этому выводу соответствуют и результаты кластерного анализа на основе суммарных частот семейств HRD A и HRD B в культурном и диком ячмене.

Важнейшим признаком, по которому отличаются культурный и дикий ячмень, является неломкость и ломкость колосового стержня. Вероятно, что первым шагом в одомашнивании дикого ячменя было выделение форм с прочным колосовым стержнем, не распадающимся на членики при созревании [14]. Ломкость колосового стержня обусловлена наличием двух комплементарных генов *Btr1* и *Btr2*, локализованных в коротком плече хромосомы 3H ячменя. У культурных ячменей существуют три варианта генотипов. 1) *Btr1Btr1btr2btr2* – восточный тип, обозначаемый R. Takahashi как “E”; 2) *btr1btr1Btr2Btr2* – западный тип “W” и 3) *btr1btr1btr2btr2,* или тип “we” [14]. Подробный анализ сортов и линий ячменя из разных районов мира показал, что большинство сортов (95–100%) из “восточных” районов – Китая, Южной Кореи и Южной Японии, состоят из сортов типа E. В оставшейся части мира, которую R. Takahashi называет “западным” районом, включая Юго-Западную Азию, Европу, Россию, Манчжурию, Северную Корею, Северную Японию и большую часть Индии, 60–80% культурных ячменей имеют тип W, 20–40% – тип E и очень редко – тип we, означая, таким образом, существование двух линий потомства у культурных ячменей, которые ведут свое происхождение из различных мест.

Современные исследования молекулярной структуры генов *Btr1/btr1* и *Btr2/btr2* с помощью секвенирования показало, что *btr1*, в сравнении с *Btr1*, несет делецию одной пары нуклеотидов в кодирующей последовательности, а *btr2,* в сравнении с *Btr2*, – делецию 11 пн. Анализ молекулярного датирования показал, что аллель *btr1* возник 50000 ± 10000 лет назад, а аллель *btr2* – 40000 ± ± 10000 лет назад. На основе анализа серии тестовых гибридов было установлено, что сорта типа *btr1* широко распространены, но в основном встречаются у сортов ячменя Европы и Ближнего Востока. Сорта типа *btr2* распространены в основном в Восточной Азии и в Северной Африке. Исследование разнообразия последовательностей в обоих локусах в выборке образцов культурного и дикого ячменя, показало, что предок культурных сортов типа *btr2* произрастал в северной части Сирии и на юго-востоке Турции. *H. spontaneum*, наиболее близкий к *btr1*-типу, можно разделить на две группы, которые расположены в южной части Леванта, другая генетически однородная группа – в Центральной Азии. Наиболее генетически разнообразные сохранившиеся популяции дикого ячменя относятся к южной части Леванта [15]. Эти авторы считают вероятным, что азиатские образцы *H. spontaneum* могли происходить из материала, распространенного людьми при миграции из Леванта. Таким образом, прослеживая эволюционную историю аллельной изменчивости генов *Btr1* и *Btr2*, можно заключить, что как в пространстве, так и во времени, независимые отборы генотипов с неломким колосовым стержнем были сделаны во время одомашнивания ячменя человеком в южных и северных регионах Леванта. Предполагается, что неравномерность распространения генотипов *Btr1Btr1btr2btr2* и *btr1btr1Btr2Btr2* на востоке и западе может быть связана, с одной стороны с лучшей адаптацией их к различным эколого-климатическим условиям, с другой стороны является прямым результатом миграции людей [15].

Еще одним аргументом, что Израиль может быть местом первоначальной доместикации ячменя, являются данные археологических исследований. На Ближнем Востоке самое раннее использование человеком зерна ячменя зафиксировано в Охало II (около Галилейского моря) и датируется XVII тысячелетием до н.э. [16]. Кроме этого, по данным археоботаников, климатические условия на территории современного Израиля и Палестины существенно не менялись за последние 10–12 тыс. лет [17]. Это позволяет надеяться на отсутствие существенного влияния внешних условий на генетическую структуру популяций как *H. spontaneum*, так и *H. vulgare*. Вместе с тем, при археологических раскопках в южном Египте около Асуана, в районе Каббания, были обнаружены зерна культурного ячменя, возраст которых оценивался в 18000 лет [18]. Однако позднее эта датировка была уточнена – 4850 ± 200 лет до н.э. [19]. Таким образом, на сегодняшний день самые древние свидетельства использования ячменя человеком находятся в Охало II.

В заключении следует отметить мнение Н.И. Вавилова о центре происхождения ячменя. Так, по свидетельству Ф.Х. Бахтеева [20], в своей неопубликованной работе “Опыт эволюционной генетики культурных ячменей”, относящейся еще к 1939 г., Н.И. Вавилов “с предельной ясностью указывает, что происхождение культурных ячменей территориально связано с Передней Азией. Вследствие этого другие, прежде установленные им центры формообразования, он сам признает вторичными”. О значении Передней Азии как центра происхождения важнейших зерновых культур, Н.И. Вавилов писал в своем личном письме доктору Г. Филду (H. Field) 6 декабря 1938 г.: “Сейчас у меня нет сомнений в том, что первоначальной родиной пшеницы была Передняя Азия, включая Сирию, Палестину, Закавказье, Иран и Малую Азию. Здесь родина пшеницы, ячменя, ржи и некоторых зернобобовых” [21].

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. *Поморцев А.А., Рубанович А.В., Лялина Е.В.* Структура и пути формирования полиморфизма гордеинов, контролируемых аллелями гордеин-кодирующих локусов в культурном ячмене (*Hordeum vulgare* L.) // Генетика. 2021. Т. 57. № 5. С. 544–556. https://doi.org/10.31857/S0016675821050088
2. *Поморцев А.А., Нецветаев В.П., Созинов А.А.* Полиморфизм культурного ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по гордеинам // Генетика. 1985. Т. 21. № 4. С. 629–639.
3. *Shewry P.R., Bunce N.A.C., Kreis M. et al.* Polymorphism at the *Hor 1* locus of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Biochemical Genetics. 1985. V. 23. № 5/6. P. 391–403.
4. *Bunce N.A.C., Forde B.G., Kreis M. et al.* DNA restriction fragment length polymorphism of hordein loci: Application to identifying and fingerprinting barley cultivars // Seed Sci. Techn. 1986. V. 14. P. 419–429.
5. *Саянова О.В., Мехедов С.Л., Буркитбаев Е.М. и др.* Структурная организация генов С-гордеинов ячменя // Генетика. 1994. Т. 30. № 6. С. 749–755.
6. *Sayanova O., Pomortsev A., Ladogina M. et al.* Analysis of C-hordein deficient mutant of barley // Barley Genet. Newslet. 1992. V. 22. P. 53–56.
7. *Kanazin V., Ananiev E., Blake T.* Variability among members of *Hor-2* multigene family // Genome. 1993. V. 26. P. 397–403.
8. *von Bothmer R., Jacobsen N., Baden C. et al.* An Ecogegraphical Study of the Genus *Hordeum*. Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 1991. P. 25.
9. *Поморцев А.А., 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 Иране (как части Дуги Плодородия) // Генетика. 2016. Т. 52. № 10. С. 1146–1158. https://doi.org/10.7868/S001667581610009X
10. *Созинов А.А., Попереля Ф.А.* Методика вертикального дискового электрофореза в крахмальном геле и генетический принцип классификации глиадинов. Одесса, 1978. 16 с.
11. *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.
12. *Poets A.M., Fang Z. Clegg M.T. et al.* Barley landraces are characterized by geographically heterogeneous genomic origin // Genome Biology. 2015. V. 16. № 173. https://doi.org/10.1186/s13059-015-0712-3
13. *Civáň P., Drosou K., Armisen-Gimenez D.* Episodes of gene flow and selection during the evolutionary history of domesticated barley // BMC Genomic. 2021. V. 22. № 227. https://doi.org/0.1186/s12864-021-07511-7
14. *Takahashi R.* The origin and evolution of cultivated barley // Advances in Genetics. N.Y.: Academic Press Inc. Publishers, 1955. V. II. P. 227–266.
15. *Pourkheirandish M., Hensel G., Kilian B. et al.* Evolution of the grain dispersal system in barley // Cell. 2015. V. 162. P. 527–539. https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.07.002
16. *Willcox G.* Archeobotanical evidence for the beginnings of agriculture in Southwest Asia // Proc. of Harlan Symp. The Origins of Agriculture and Crop Domestication. Aleppo, 10–14 May, 1997. P. 25–38.
17. *Лисицына Г.Н., Прищепенко Л.В.* Палеоботанические находки Кавказа и Ближнего Востока. М.: Наука, 1977. 115 с.
18. *Wendorf F., Schild R., El Hadidi N. et al.* Use of barley in the Egyptian late paleolithic // Science. 1979. V. 205. P. 1341–1347. https://doi.org/10.1126/science.205.4413.1341
19. *Wendorf F., Endore F., Schild R. et al.* New radiocarbon dates on the cereals from Wadi Kubbaniya // Science. 1984. V. 225. № 4662. P. 645–646.
20. *Бахтеев Ф.Х.* Эколого-географические основы филогении и селекции ячменей *Hordeum sativum* Jess. М.-Л.: Изд-во академии наук СССР, 1948. 202 с.
21. *Вавилов Н.И.* Научное наследие в письмах. Международная переписка. М.: Наука, 2003. Т. VI (1938–1940). С. 101.

Structure of Polymorphism of Gordeins Controlled by Alleles of Loci *Hrd A* and *Hrd B* in Wild Barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch)

A. A. Pomortsev[a], *, A. V. Rubanovich[a], and E. V. Lyalina[a]

[a] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

**e-mail: pomortsev@vigg.ru*

Starch gel electrophoresis was used to study the polymorphism of hordeins controlled by the alleles of the *Hrd A* and *Hrd B* loci in 258 *H. spontaneum* samples from 18 countries in North Africa, the Middle East, and Asia. As a result, 225 variants of component blocks controlled by alleles of the *Hrd A* locus were found, which were grouped into 16 families. Among the *HRD A* variants found in *H. spontaneum*, 33 (14.7%) were previously identified in *H. vulgare*. In wild barley, 308 variants controlled by alleles of the *Hrd B* locus were found, which were grouped into 18 families of hordein component blocks. Among HRD B variants, 33 (10.7%) variants were also previously identified in cultivated barley. The families differ significantly in the number of block variants that make up them: for HRD A from 4 (AVII) to 48 (AI), for HRD B – from 5 (BXI, BXIV) to 49 (BXIII). Mosaicity and non-uniformity of frequencies in the distribution of families of variants HRD A and HRD B in the studied samples of *H. spontaneum* are shown. It was found that the greatest variety of component block variants in general and the largest number of "cultural" variants of HRD A and HRD B are present in the *H. spontaneum* populations from Israel. At the same time, all the HRD A families were represented in the Israeli wild barley samples, as well as all the HRD B families, with the exception of one. Taking into account these data, and the literature data on genomic analysis, exome study and analysis of the nucleotide sequences of the *Btr1/btr1* and *Btr2/btr2* genes in wild and cultural barley, it was assumed that the very first introduction of barley into the culture took place in northern Israel.

Keywords: wild barley, hordein-coding loci, hordein polymorphism, hordein component block families, center of origin.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Частоты аллелей локусов *Hrd A* и *Hrd B* в исследованных образцах *H. spontaneum* из различных стран

Alleles of locus *Hrd A*	Family	Libya	Egypt	Cyprus	Armenia	Azerbaijan	Turkey	Lebanon	Israel	Palestine	Syria	Jordan	Iraq	Iran	Turkmenistan	Uzbekistan	Tajikistan	Afghanistan	Pakistan
A1s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0.0105	0	0.0233	0	0	0	0	0
A2s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
A3s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
A4s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
A5s	XIII	0	0	0	0	0	0.0406	0	0	0.1176	0	0	0.01	0.0116	0	0	0	0	0
A6s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A7s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A8s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A9s	XVII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0.0087	0	0.04	0.0233	0	0	0	0	0
A10s	V	0	0	0	0	0	0	0.1	0.008	0	0	0	0	0.0229	0	0	0	0	0
A11s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A12s	IX	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0.0465	0	0	0	0	0
A13s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A14s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A15s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0.0291	0	0	0	0	0
A16s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0261	0	0	0.0291	0	0	0	0	0
A17s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.21	0.0291	0	0	0	0	0
A18s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0349	0	0	0	0	0
A19s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0824	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A20s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A21s	I	0	0	0	0	0	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A22s	I	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A23s	I	0	0	0	0	0	0.0406	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A24s	I	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A25s	VIII	0	0	0	0	0	0.0089	0.04	0.0159	0	0	0.0316	0	0	0	0	0	0	0
A26s	VIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A27s	VIII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0.0556	0	0	0	0
A28s	VIII	0	0	0	0	0	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A29s	IV	0	0	0	0	0	0.0406	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A30s	VIII	0	0	0	0.2	0	0.0541	0.04	0.0577	0.0588	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
A31s	VIII	0	0	0	0	0	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A32s	V	0	0	0	0	0	0.063	0	0	0	0	0.0632	0	0	0	0	0	0	0
A33s	V	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A34s	XIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A35s	XV	0	0	0	0	0	0.027	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A36s	XVII	0	0	0	0	0	0.0406	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A37s	XIII	0	0	0	0	0	0.0135	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A38s	XIII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A39s	X	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A40s	I	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A41s	IX	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A42s	I	0	0	0	0	0	0.0135	0.06	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
A43s	I	0	0	0	0	0	0	0.18	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
A44s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0783	0	0	0	0	0	0	0	0
A45s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A46s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0384	0	0	0	0	0	0	0	0
A47s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
A48s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6
A49s	I	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A50s	I	0	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A51s	XVII	0	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0.1	0.55	0.7	0	0
A52s	VII	0.086	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
A53s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0.1304	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
A54s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
A55s	XVI	0	0	0	0	0	0	0.02	0.0298	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
A56s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0

A57s	IX	0.114	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A58s	VI	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
A59s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0.0421	0.05	0	0	0	0	0	0
A60s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
A61s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
A62s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A63s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0.0316	0	0	0	0	0	0	0
A64s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0358	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
A65s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A66s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A67s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A68s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A69s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
A70s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A71s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
A72s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0	0	0	0	0.333	0
A73s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0
A74s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A75s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A76s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
A77s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
A78s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
A79s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.133	0
A80s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A81s	XVII	0	0	0.267	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A82s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0.1263	0	0	0	0	0	0	0
A83s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
A84s	XIII	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A85s	IX	0.143	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A86s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1352	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
A87s	XII	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2
A88s	XVI	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A89s	XVI	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A90s	XVI	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A91s	XIV	0	0	0	0	0	0	0.04	0.002	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A92s	VI	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A93s	VI	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A94s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0.1889	0.4	0	0	0.1
A95s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0222	0	0.3	0	0
A96s	V	0.2	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0.0111	0	0	0	0
A97s	I	0.029	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A98s	I	0.029	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A99s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1889	0	0	0	0
A100s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1333	0	0	0	0
A101s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A102s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A103s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1059	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A104s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A105s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A106s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0.0353	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A107s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A108s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0353	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A109s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0.0471	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A110s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0353	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A111s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0235	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A112s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.0457	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A113s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A114s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A115s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A116s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.0338	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A117s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A118s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A119s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A120s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A121s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A122s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A123s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A124s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A125s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A126s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A127s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A128s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A129s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A130s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A131s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A132s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A133s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0179	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A134s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A135s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A136s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A137s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A138s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A139s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A140s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A141s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A142s	V	0	0	0.333	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A143s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A144s	X	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A145s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A146s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A147s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A148s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A149s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A150s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.0298	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A151s	X	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A152s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A153s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A154s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A155s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A156s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A157s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A158s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A159s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0219	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A160s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A161s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.0138	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A162s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.0138	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A163s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A164s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A165s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A166s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A167s	X	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A168s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A169s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.0138	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A170s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A171s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A172s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A173s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A174s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0199	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A175s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A176s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A177s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A178s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A179s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A180s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A181s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.0358	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A182s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A183s	XVI	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A184s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A185s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A186s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0556	0	0	0	0
A187s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
A188s	I	0.086	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A189s	I	0.143	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A190s	I	0.057	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A191s	V	0.029	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A192s	XVI	0.057	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A1	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0933	0	0	0.0421	0.03	0.0349	0	0	0	0	0
A2	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0
A3	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A12	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0199	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A13	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A14	III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
A16	IV	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0.0309	0	0	0	0	0
A18	V	0	0	0	0	0	0.0678	0	0.0278	0	0	0	0.1	0.217	0.0444	0	0	0	0
A21	XIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0.04	0.0116	0	0	0	0	0

A22	XII	0	0	0	0.6	0.2	0.063	0	0	0	0.0261	0.1053	0.02	0.0465	0	0	0	0	0
A23	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A24	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A28	IV	0.029	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A33	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.0557	0	0	0.0105	0.05	0	0	0	0	0	0
A35	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A40	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0138	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A61	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
A62	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0949	0	0	0	0	0	0	0
A63	I	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A67	I	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A68	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0698	0.0556	0	0	0.333	0
A78	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1176	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A93	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A97	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0.0609	0.0211	0.13	0	0	0.05	0	0	0
A98	XII	0	0	0	0	0	0.2436	0	0	0	0	0	0	0.0233	0.1444	0	0	0.2	0
A103	III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
A106	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
A107	I	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A110	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A123	I	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A139	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
A144	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
A152	I	0	0	0	0	0	0	0	0.0338	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0

Alleles of locus *Hrd B*	Family	Libya	Egypt	Cyprus	Armenia	Azerbaijan	Turkey	Lebanon	Israel	Palestine	Syria	Jordan	Iraq	Iran	Turkmenistan	Uzbekistan	Tajikistan	Afghanistan	Pakistan
B1s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B2s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B3s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0815	0.0235	0	0	0	0
B4s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.0233	0	0	0	0	0
B5s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0466	0	0	0	0	0
B6s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B7s	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B8s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B9s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0.0233	0	0	0	0	0
B10s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B11s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B12s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0139	0.0353	0	0	0	0.0543	0	0	0	0	0
B13s	V	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0.0466	0	0	0	0	0
B14s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B15s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0.05	0.0116	0	0	0	0	0
B16s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B17s	IX	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B18s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B19s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B20s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0466	0	0	0	0	0
B21s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B22s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B23s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B24s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B25s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0

B26s	XIV	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B27s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B28s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B29s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B30s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B31s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0154	0	0	0	0	0
B32s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B33s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0.0114	0	0	0	0	0
B34s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0115	0	0	0	0	0
B35s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B36s	IV	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B37s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0466	0	0	0	0	0
B38s	XIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B39s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B40s	II	0	0	0	0	0	0.0225	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
B41s	II	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B42s	IV	0	0	0	0	0	0.0157	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B43s	IV	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B44s	IV	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B45s	IV	0	0	0	0	0	0.0542	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B46s	IV	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B47s	V	0	0	0	0	0	0.0135	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B48s	VI	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B49s	XIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B50s	V	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B51s	XIII	0	0	0	0	0	0.0721	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B52s	XIII	0	0	0	0	0	0.0766	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B53s	XIII	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B54s	IX	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B55s	VIII	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B56s	IX	0	0	0	0	0	0.0407	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B57s	V	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B58s	VIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B59s	VII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B60s	VII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B61s	XII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B62s	XIV	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B63s	XII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B64s	VIII	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B65s	XIV	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B66s	XIII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B67s	I	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0.0353	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B68s	I	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B69s	III	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B70s	III	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B71s	III	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B72s	XI	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B73s	XV	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B74s	XV	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0
B75s	XV	0	0	0	0	0	0.0407	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B76s	XV	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B77s	XV	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B78s	XV	0	0	0	0	0	0.0271	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
B79s	XIII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B80s	XII	0	0	0	0	0	0.0135	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B81s	VIII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B82s	VII	0	0	0	0	0	0.0068	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B83s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B84s	I	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.0261	0	0	0	0.0235	0	0	0	0
B85s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0

B86s	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
B87s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0347	0	0	0	0	0	0	0	0
B88s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B89s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0857	0	0	0	0	0	0	0	0
B90s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0696	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B91s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
B92s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B93s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
B94s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B95s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
B96s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0174	0	0	0	0	0	0	0	0
B97s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B98s	V	0	0	0	0	0	0	0.08	0.002	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B99s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0.05	0	0	0	0	0	0
B100s	XIX	0	0	0	0	0	0	0.28	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
B101s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0347	0.0948	0.13	0	0	0.3	0	0	0.7
B102s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B103s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B104s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B105s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
B106s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B107s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B108s	V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0.04	0	0	0	0	0	0
B109s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0.02	0	0	0	0	0	0
B110s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0521	0	0	0	0	0	0	0	0
B111s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
B112s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B113s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0261	0	0	0	0	0	0	0	0
B114s	XIII	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B115s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.01	0	0	0	0	0	0

B116s	XIX	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B117s	I	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B118s	I	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B119s	XIII	0	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B120s	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0
B121s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0
B122s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1765	0.4	0.8	0	0
B123s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0.1529	0	0	0	0
B124s	III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1059	0	0	0	0
B125s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0
B126s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0
B127s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0
B128s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.153	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B129s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B130s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B131s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1059	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B132s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B126s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0
B127s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0
B128s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.153	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B129s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B130s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0118	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B131s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1059	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B132s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B133s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0824	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B134s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B135s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B136s	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B137s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0235	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B138s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0353	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B139s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0588	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B140s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B141s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B142s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B143s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B144s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B145s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B146s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B147s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B148s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B149s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B150s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B151s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B152s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B153s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B154s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B155s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B156s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B157s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B158s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B159s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B160s	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.0298	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B161s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0596	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B162s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B163s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B164s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B165s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0658	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B166s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B167s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B168s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B169s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B170s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B171s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B172s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B173s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B174s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B175s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B176s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B177s	X	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B178s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B179s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B180s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B181s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B182s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B183s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B184s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B185s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.0716	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B186s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B187s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B188s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.0398	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B189s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B190s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B191s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0298	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B192s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B193s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B194s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B195s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B196s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B197s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B198s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B199s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B200s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B201s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B202s	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B203s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B204s	XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B205s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B206s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B207s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B208s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B209s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B210s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B211s	II	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B212s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B213s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0298	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B214s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B215s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B216s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0
B217s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0.0159	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B218s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B219s	VII	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.06	0	0.2471	0	0	0	0
B220s	V	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B221s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0.0199	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B222s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B223s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
B224s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0378	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B225s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
B226s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
B227s	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.133	0
B228s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0

B229s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0
B230s	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0
B231s	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0
B232s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0
B233s	XIII	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B234s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
B235s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0737	0	0	0	0	0	0	0
B236s	XIX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
B237s	II	0	0	0.267	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B238s	I	0	0	0.333	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B239s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0526	0	0	0	0	0	0	0
B240s	VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B241s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
B242s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B243s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
B244s	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B245s	X	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B246s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0316	0	0	0	0	0	0	0
B247s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
B248s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B249s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B250s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B251s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B252s	III	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0.0316	0	0	0	0	0	0	0
B253s	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B254s	I	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
B255s	III	0	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B256s	XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B257s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0316	0	0	0	0	0	0	0
B258s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0

B259s	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0211	0	0	0	0	0	0	0
B260s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0099	0	0.0521	0	0	0	0	0	0	0	0
B261s	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0	0	0	0	0	0	0	0
B262s	IV	0.257	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B263s	VIII	0.029	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B264s	XIII	0.114	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B265s	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0
B266s	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3
B267s	I	0.286	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B268s	VIII	0.029	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B269s	XIII	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B270s	IX	0	0	0	0	0.45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B271s	VII	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B272s	VII	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B273s	VII	0	0	0	0	0	0.0338	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B1	I	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B8	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0235	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B12	XIII	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B16	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B15	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B17	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B19	IX	0	0	0	0	0	0.0089	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B21	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.0077	0	0	0	0	0
B25	III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0349	0.1176	0	0	0	0
B29	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B35	IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B41	II	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
B61	VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0087	0	0	0	0	0	0	0	0
B65	IV	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0
B82	XIII	0.286	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B86	VIII	0	0	0	0	0	0.0068	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B88	VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0706	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B118	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0435	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B141	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0.0421	0	0	0	0	0	0	0
B142	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0
B145	XIII	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B149	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
B150	III	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B162	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.0239	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B163	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0.0353	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0
B166	IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0
B168	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
B169	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B182	XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0233	0	0	0	0	0
B189	VI	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0	0
B213	XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0235	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B217	XVII	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B228	V	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0.0521	0	0	0.0116	0	0	0	0	0
B251	II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0077	0	0	0	0	0
B265	XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0105	0	0	0	0	0	0	0