

МОНОМОРФНОСТЬ ИЗОФЕРМЕНТНЫХ ЛОКУСОВ В ПРИРОДНЫХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ АМАРАНТА (*AMARANTHUS L.*)



Методом электрофореза в крахмальном геле выявляли электрофоретические спектры АДГ, ГДГ, МДГ, ИДГ и МЭ у амаранта. Проанализировано 93 популяции и четыре сорта. Наличие полиморфизма в отдельных популяциях позволило установить генетический контроль перечисленных ферментов. Выявлена низкая аллозимная изменчивость в исследованном материале: 73 популяции и четыре сорта были мономорфны по всем изученным ферментам. Редкий полиморфизм наблюдался лишь в ряде популяций по отдельным локусам — Adh, Mdh 2, Gdh, Idh 1, Idh 2 и Mod 2. Полученные результаты свидетельствуют о наличии генетического мономорфизма у амаранта по изученным локусам.

Введение. Благодаря развитию методов биохимии и прежде всего методов электрофореза, а также открытию эндонуклеаз и полимеразной цепной реакции раскрыта гигантская наследственная изменчивость популяций. «Однако, почти во всех экспериментах по выявлению изменчивости в популяциях, наряду с полиморфными белками и фрагментами ДНК существуют генетически инвариантные, мономорфные генные локусы. Такой генетический мономорфизм есть реальное явление в природе, его анализ представляется плодотворным как для молекулярной генетики и теорий видообразования, так и для решения ряда практических задач в связи с проблемой генетического груза популяций и рационального использования биологических ресурсов» [1].

Следует сказать, что основные обобщения и выводы делаются на основе полиморфизма белков в терминах биохимической популяционной генетики. Данные о полиморфизме ДНК используются в меньшей степени, так как эта область исследования, особенно бурно развивающаяся в последнее десятилетие, в понимании сути популяционно-генетических процессов все еще не располагает возможностями, соизмеримыми с возможностями биохимической генетики популяций — методологически более зрелой области науки.

Амарант — ценная зерновая, овощная, кормовая, лекарственная, декоративная и техническая культура. Это растение с тысячелетней историей, известное со времен цивилизации инков, ацтеков и майя, в течение длительного времени находилось в забвении. Возобновление интереса к амаранту относится примерно к середине XX века. Эта перспективная культура переживает второе рождение благодаря исключительно ценным полезным качествам. Успехи селекции любой сельскохозяйственной культуры в значительной степени определяются уровнем развития ее частной генетики. Амарант относится к числу растений со слабой генетической изученностью. Это объясняется сложностью гибридизации из-за исключительно малых размеров репродуктивных органов и особенностей строения соцветий. Применение изоферментного анализа, широко используемого для изучения разных растительных объектов [2], позволит избежать эти трудности и открывает возможности для изучения эволюции, систематики и частной генетики амаранта.

Материалы и методы. Исследовали 93 популяции видов амаранта, произрастающих в природной флоре и в культуре различного эколого-географического происхождения, из коллекции Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург), а также четыре сорта — Валентина, Чергинский, Эльбрус и Kugelmaranth. Изученные 70 популяций отнесены к 20 различным видам, а для остальных видовая принадлежность не определена. В коллекции представлены образцы, имеющие резкие различия по морфологическим признакам: разнообразию окрасок, габитусу, форме соцветий, пигментации различных частей растений и др.

Выявляли спектры пяти ферментов: алкогольдегидрогеназы (К.Ф.1.1.1.1. АДГ), глутаматдегидрогеназы (К.Ф.1.4.1.3. ГДГ), малатдегидрогеназы (К.Ф.1.1.1.37. МДГ), изоцитратдегидрогеназы (К.Ф.1.1.1.42. ИДГ) и малик-энзима (К.Ф.1.1.1.40. МЭ). Для электрофоретического разделения изоферментов использовали стандартный (с небольшими модификациями) метод горизонтального электрофореза в 14%-ном крахмальном геле в трис-цитратной системе, разработанной Мейзелем и др. [3], с последующим гистохимическим выявлением их активности. Для приготовления гомогената использовали 0,15 М буфер трис-НСl, рН 8,3. Гелевый буфер (рН 7,0) содержал 0,0125 М трис и 0,0041 М лимонную кислоту, а электродный буфер (рН 7,0) содержал те же самые компоненты, но в более высокой концентрации: 0,0375 М трис и 0,0125 М лимонную кислоту. Продолжительность электрофореза составляла 6 ч при напряжении в 160 В. Средняя проба каждого образца — 200 семян.

Результаты исследований и их обсуждение. Алкогольдегидрогеназа (АДГ) является наиболее изученным ферментом растений. Показано сходство генетического контроля и свойств самого фермента у многих видов [4]. Спектр АДГ амаранта имеет одну зону активности с быстро- или медленномигрирующими вариантами фермента. Быстромигрирующий вариант (FF) широко распространен в популяциях разных видов амаранта, в то время как медленномигрирующий вариант (SS) редок. Встречаются растения с трехполосным типом спектра (рис. 1) — FF, SS и FS (вариант с промежуточной подвиж-

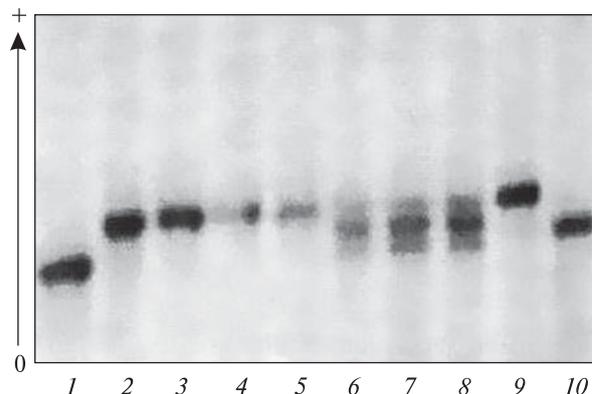


Рис. 1. Типы изоферментных спектров АДГ у амаранта: 1, 10 — фенотип SS, 2–5 — фенотип FF, 6–8 — фенотип FS

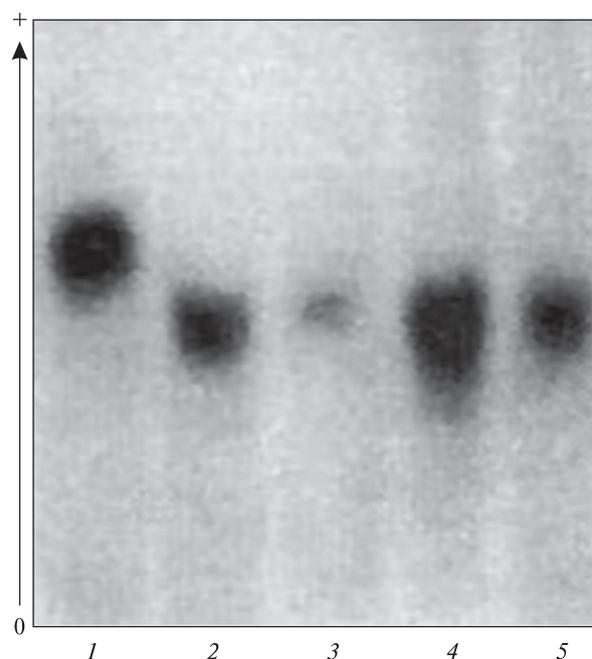


Рис. 2. Типы спектров ГДГ у амаранта: 1 — фенотип FF, 2–5 — фенотип SS

ностью). Наличие в популяциях растений с одно- и трехполосным типами спектров, а также сведения о димерной четвертичной структуре молекулы АДГ у растений [5, 6] свидетельствуют о том, что синтез фермента АДГ контролируется одним локусом *Adh* с двумя аллелями — *Adh F* и *Adh S*. Результаты расщепления по локусу *Adh* в популяции 11080 *A. cruentus* L. представлены в табл. 1, из которой видно, что достоверное отклонение от теоретически ожидаемого соотношения 1:2:1 характерно для всех

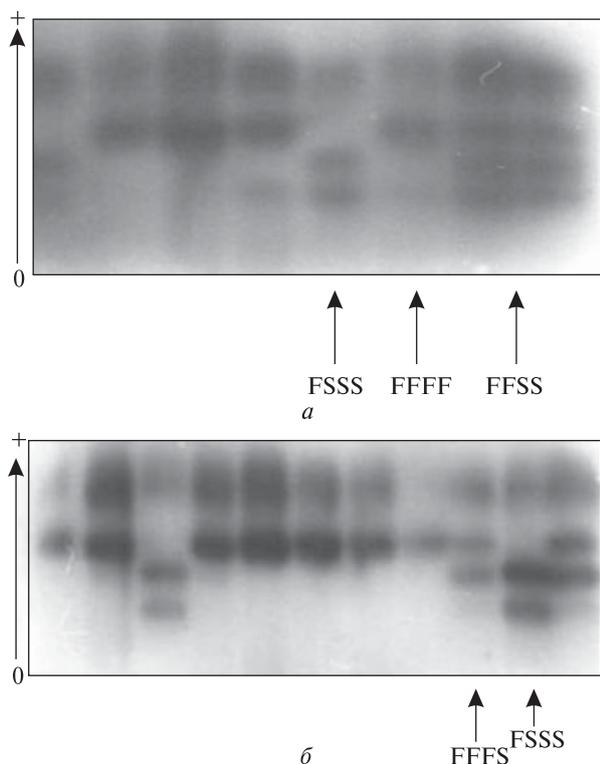


Рис. 3. Изозимные спектры МДГ у амаранта

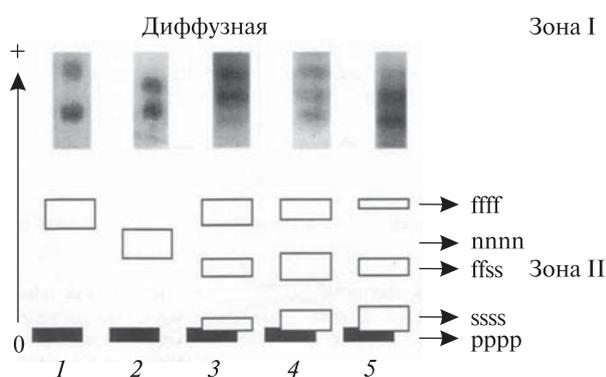


Рис. 4. Схематическое изображение спектров МДГ у амаранта. Фенотипы: 1 – FFFF, 2 – NNNN, 3 – FFFS, 4 – FFSS, 5 – FSSS

Таблица 1

Соотношение фенотипических классов в расщепляющейся по локусу *Adh* популяции 11080 *Amaranthus cruentus*

Всего	FF	FS	SS	χ^2
112	49	43	20	21.04

трех классов. Занижено количество растений с фенотипами FS и SS. Такие отклонения могут наблюдаться при наличии селективного оплодотворения, обусловленного различиями в жизнеспособности гамет [7].

Глутаматдегидрогеназа (ГДГ) разных видов растений контролируется разным числом локусов, отличающихся своей экспрессией. ГДГ по своей четвертичной структуре – гексамер. Изоферментный спектр ГДГ амаранта представлен одной зоной активности, в которой имеются два типа спектров с одним вариантом фермента, но разной подвижностью (фенотипы FF и SS) (рис. 2) – это продукты локуса *Gdh* с аллелями *Gdh F* и *Gdh S*. В исследованном материале преобладал аллель *Gdh S*, частота растений, несущих редкий аллель *Gdh F* не превышала 1%. Гетерозигот по ГДГ не обнаружено.

Малатдегидрогеназа (НАД-МДГ) также относится к числу хорошо изученных ферментов. У разных видов растений выявлены различия по числу локусов, степени полиморфизма и взаимодействию разных аллелей и локусов [8, 9]. Молекула МДГ по четвертичной структуре – димер [9–11].

Изоферментный спектр МДГ, выявленный в популяции 11043 (*Amaranthus cruentus*), имеет две зоны активности – быстромигрирующую (I) и медленную (II) (рис. 3, а, б и рис. 4). Быстрая зона в данных условиях электрофореза диффузная. В зоне II выявлены пять типов спектров: два – двухполосных (фенотипы FFFF и NNNN) и три трехполосных (фенотипы FFFS, FFSS и FSSS). Наличие пяти теоретически возможных классов – двух гомозигот FFFF, SSSS, одного дуплекса FFSS и двух триплексов FFFS и FSSS – характерно для тетраплоидных гетерозигот, контролируемых одним локусом, который детерминирует димерный фермент с двумя аллелями. Согласно полученному расщеплению искомая форма амаранта – тетраплоид. Три трехполосных спектра – это два триплекса FFFS, FSSS и один дуплекс FFSS. Необычны лишь два двухполосных спектра – FFFF и NNNN. Для объяснения этих спектров мы предположили, что малатдегидрогеназа данной зоны контролируется двумя неаллельными генами: мономорфным *Mdh 1* и полиморфным *Mdh 2* с тремя аллелями: *Mdh 2-F*, *Mdh 2-N* и *Mdh2-S*.

Структура популяций амаранта по частотам аллелей трех изоферментных локусов – *Adh*, *Mdh* и *Gdh*

Вид	Популяция	Происхождение	Аллели локуса					
			<i>Adh</i>		<i>Mdh</i>		<i>Gdh</i>	
			FF	SS	FF	SS	FF	SS
<i>A. caudatus</i>	11001	Таджикистан	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11002	Бурундия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11003	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11007	Камерун	0,99	0,01	0,98	0,02	0,00	1,00
	11015	Гана	0,99	0,01	0,99	0,01	0,99	0,01
	11020	Мали	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11023	Польша	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11033	Бельгия	0,99	0,01	0,99	0,01	0,99	0,01
	11040	Нидерланды	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11047	Украина	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11048	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11049	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11064	Венгрия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11078	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11079	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11089	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11091	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. cruentus</i>	11004	США	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11005	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11006	Румыния	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11008	Непал	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11012	Казахстан	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11014	Казахстан	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11017	Камерун	0,99	0,01	0,95	0,05	0,00	1,00
	11018	Китай	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11019	Китай	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11031	Таджикистан	0,97	0,03	1,00	0,00	0,00	1,00
	11032	Чехия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11038	Германия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11042	Финляндия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11043	Узбекистан	0,91	0,09	0,87	0,13	0,03	0,97
	11045	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11073	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11074	Индия	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	0,00	1,00
	11075	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11076	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
11080	Россия	0,63	0,37	1,00	0,00	0,01	0,99	
ТСХА	Россия	1,00	0,00	0,07	0,93	0,00	1,00	
ТСХА	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00	
<i>A. hybridus</i>	11016	Греция	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11022	Германия	1,00	0,00	0,96	0,04	0,00	1,00
	11083	Германия	1,00	0,00	0,98	0,02	0,00	1,00
	11087	Россия	1,00	0,00	0,95	0,05	0,00	1,00
	11088	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. hypochondriacus</i>	11010	США	1,00	0,00	1,00	0,00	0,99	0,01
	11024	Ямайка	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00

Вид	Популяция	Происхождение	Аллели локуса					
			<i>Adh</i>		<i>Mdh</i>		<i>Gdh</i>	
			FF	SS	FF	SS	FF	SS
<i>A. aureus</i>	11055	Германия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11093	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. lividus</i>	11036	Румыния	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11037	Россия	0,99	0,01	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. edulis</i>	11030	Гана	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. erytostahis</i>	11060	Россия	1,00	0,00	0,05	0,95	0,00	1,00
	11092	Россия	1,00	0,00	0,00 *	1,00 *	0,00	1,00
<i>A. crispus</i>	11063	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. deflexus</i>	11057	Германия	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. gangeticus</i>	11061	Индия	0,00 *	1,00 *	0,00 *	1,00 *	0,00	1,00
	11085	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. leucospermus</i>	11058	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11059	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. mangostanus</i>	11009	Китай	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. mantegazzianus</i>	11028	Австрия	1,00	0,00	0,98	0,02	0,00	1,00
	11070	Аргентина	0,99	0,01	1,00	0,00	0,01	0,99
<i>A. nobilis</i>	11062	Россия	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. spinosus</i>	11013	Германия	1,00	0,00	0,99	0,01	0,00	1,00
<i>A. powellii</i>	11027	Германия	0,00 *	1,00 *	0,00 *	1,00 *	0,00	1,00
	11065	Греция	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11066	Чехия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. tricolor</i>	11095	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
<i>A. epinard</i>	11021	Гвинея	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11025	Гвинея	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	0,00	1,00
	11053	Гвинея	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
Вид не определен	11029	Италия	0,99	0,01	1,00	0,00	0,00	1,00
	11034	Мексика	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11035	Гана	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11039	Болгария	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11040	Нидерланды	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11042	Финляндия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11044	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11046	Индия	1,00	0,00	0,00 *	1,00 *	1,00 *	0,00 *
	11050	Танзания	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11051	Танзания	0,99	0,01	1,00	0,00	0,00	1,00
	11052	Мали	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	—	—
	11054	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11056	Гана	1,00	0,00	1,00	0,00	1,00 *	0,00 *
	11067	Узбекистан	1,00	0,00	0,90	0,10	0,00	1,00
	11068	Заир	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	11077	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,01	0,99
	11081	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
11082	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00	
11084	Конго	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00	
11090	США	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00	

Вид	Популяция	Происхождение	Аллели локуса					
			<i>Adh</i>		<i>Mdh</i>		<i>Gdh</i>	
			FF	SS	FF	SS	FF	SS
Сорта	11094	Индия	0,00 *	1,00 *	1,00	0,00	0,00	1,00
	11098	Индия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	Чергинс	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	Эльбрус	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	Валентина	Россия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00
	Kugelmaranth	Германия	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,00

Примечание. Жирным шрифтом отмечены полиморфные популяции. *Популяции, мономорфные по редкому аллелю. Прочерк – отсутствие данных.

Продукты этих генов различаются по подвижности и выявляются на фореграмме в виде двух отдельных полос. Изофермент rrrr мономорфного локуса *Mdh 1* имеет медленную подвижность и комигрирует с изоферментом ssss медленного аллеля *Mdh 2-S* полиморфного локуса *Mdh 2*. Два быстрых аллеля *Mdh 2-F* и *Mdh 2-N* локуса *Mdh 2* имеют незначительные различия по подвижности (рис. 4) [7].

Изоцитратдегидрогеназа (ИДГ) – димерный фермент. Генетическая система ИДГ существенно различается у разных видов. Различия касаются числа локусов, степени их полиморфизма, взаимодействия разных аллелей и локусов. В спектре ИДГ у амаранта зафиксированы две зоны активности фермента (рис. 5). Быстрая зона контролируется локусом *Idh 1*, медленная зона – локусом *Idh 2*. Каждый локус имеет по два аллеля, контролирующих быстрый (FF) и медленный варианты (SS) фермента. В исследованном материале преобладает быстрый аллель обоих локусов – *Idh 1-F* и *Idh 2-F*. Гетерозигот по ИДГ в коллекции не обнаружено.

Малик-энзим (МЭ) – тетрамер [4]. В спектре малик-энзима в разных популяциях амаранта выявляются от одной до трех зон активности. Быстрая зона (I) – диффузная, в средней зоне (II) преобладает однополосный фермент с быстрой подвижностью (FF), редко встречаются образцы со средней (NN) и медленной подвижностью (SS). Медленная зона (III) мономорфна, контролируется локусом *Mod 1*. Средняя зона контролируется локусом *Mod 2* с аллелями *Mod 2-F*, *Mod 2-N* и *Mod 2-S* (рис. 5). Гетерозигот не выявлено.

В настоящем исследовании описана структура популяций, культивируемых и из природной флоры видов амаранта, а также четырех сортов по частотам аллелей изоферментных локусов (табл. 2). В популяциях 11015 (*Amaranthus caudatus* L., Гана), 11033 (*A. cruentus* L., Бельгия) и 11043 (*A. cruentus* L., Узбекистан) установлен полиморфизм по трем локусам одновременно – *Adh*, *Mdh 2* и *Gdh*. Популяции 11007 (*A. caudatus* L., Камерун) и 11017 (*A. cruentus* L., Камерун) были полиморфны по локусам *Adh*, *Mdh 2* и еще две популяции – 11070 (*A. mantegazzianus* L., Аргентина) и 11080 (*A. cruentus* L. Россия) – по локусам *Adh* и *Gdh*. Редкий полиморфизм, означающий низкую частоту редкого аллеля (1–2 %) и отсутствие гетерозигот, зафиксирован в ряде популяций по отдельным локусам. Кроме того, несколько популяций были мономорфны по редкому аллелю *Adh-S*. Это наблюдали в популяциях 11021 (*A. epinard* L., Гвинея), 11062 (*A. nobilis* L., Россия), 11074 (*A. cruentus* L., Индия) и др. В табл. 2 не включены данные по частотам аллелей локусов *Idh 1* и *Idh 2*,

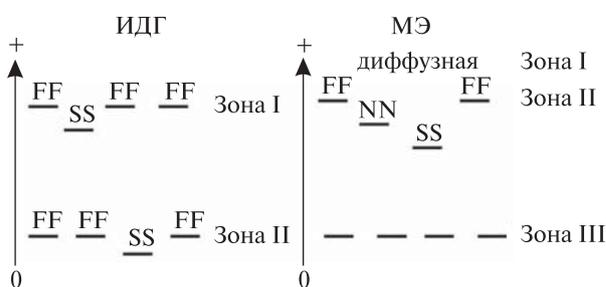


Рис. 5. Схематическое изображение спектров ИДГ и МЭ у амаранта: зоны I, II, III

так как в ряде популяций выявлена очень низкая активность ИДГ, а в большинстве популяций активен только один локус *Idh 2* и его доминирующий аллель *Idh 2-F*. Что касается малик-энзима, то в большинстве популяций преобладает аллель *Mod 2-F*, а аллели *Mod 2-N* и *Mod 2-S* встречаются крайне редко. Таким образом, выявлена низкая изозимная изменчивость в исследованном материале. Четыре сорта и 73 популяции были мономорфны по пяти изученным ферментам. Ярко выраженная морфологическая дифференциация коллекции амаранта не сопровождалась генетической дифференциацией по ферментным локусам. Аналогичные результаты описаны в работах зарубежных исследователей [12, 13].

К настоящему времени накоплен обширный материал по выявлению и изучению белкового полиморфизма в растительных популяциях. Обнаружен значительный размах изменчивости по этому показателю в популяциях различных видов [1, 14, 15]. Показано, что генетическая вариабельность внутри и между популяциями может меняться под влиянием мутаций, генетического дрейфа, системы скрещиваний и селекции [16]. Распределение генетических вариантов носит зачастую неслучайный характер. В природных популяциях с высокой степенью инбридинга генетическая дивергенция по изоферментным маркерам низка. Длительный инбридинг и ограниченная возможность перекрестного опыления могут привести к уменьшению внутривыборочной изменчивости и гомозиготизации выборок. Распределение аллельных частот в природных популяциях является также следствием естественного отбора, который в течение многих поколений регулировал приток в популяции спонтанно возникающих аллелей. Неблагоприятные мутации удерживаются на низкой частоте благодаря действию естественного отбора, а некоторые мутации, обладающие селективным преимуществом, в определенных генотипических сочетаниях получают возможность распространения и становятся частыми [17]. Кроме того, связанные с энергетическим метаболизмом изоферменты в меньшей степени подвержены действию отбора, чем ферменты, катализирующие субстрат из внешней среды [1].

Низкий уровень изменчивости, выявленный в настоящем исследовании, в той или иной

степени может быть обусловлен любым из факторов, изложенных выше. Наши результаты по низкой аллозимной изменчивости у амаранта совпадают с данными других исследователей. При изучении амаранта из Индии американскими исследователями выявлен высокий уровень морфологической изменчивости и почти полное отсутствие изозимной [13]. Другой группой исследователей при изучении трех из природной флоры видов амаранта — *A. hybridus*, *A. retroflexus* и *A. powelli* из девяти районов Калифорнии, а также трех окультуренных видов — *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* и *A. cruentus* [12] тоже обнаружена низкая внутри- и межвидовая изозимная изменчивость. Аналогичные результаты, которые получены другими авторами, использовавшими разные ферменты для изучения амаранта из разных географических регионов, позволяют предположить, что низкий уровень генетической изменчивости по ферментным локусам вероятно является видоспецифическим признаком амаранта. Мономорфные биохимические признаки, согласно гипотезе Алтухова [1], связаны с жизненно важными функциями, остающимися неизменными в меняющейся среде. «Генетический мономорфизм — отсутствие изменчивости заведомо наследственного признака на всем видовом ареале или же наличие в пределах вида редких дискретных вариантов с частотой, не исключающей их поддержание повторяющимися мутациями. Это определение подчеркивает реальность генетического мономорфизма как природного явления, характеризующего виды в целом, и предполагает обнаружение такой инвариантности на любом структурном уровне организации живого» [1].

R.S. Yudina, A.V. Zheleznov, V.K. Shumni

MONOMORPHISM OF ISOENZYME LOCI IN NATURE AND CULTIVATED AMARANTH (*AMARANTHUS* L.) POPULATIONS

Starch gel electrophoresis was used for isozyme analysis of ADH, GDH, MDH, IDH, and ME in populations of amaranth. Experiments were performed with 93 populations and 4 cultivars. Some populations proved to be polymorphic, and this fact allowed analysis of the genetic control of the enzymes listed. The populations examined showed poor allozyme variability. Monomorphism for all loci studied was observed in 73 populations and 4 varieties.

Only some populations demonstrated rare polymorphism for a single locus each: *Adh*, *Mdh 2*, *Gdh*, *Idh 1*, *Idh 2*, or *Mod 2*. The results demonstrate genetic monomorphism of amaranth for the studied loci.

Р.С. Юдіна, А.В. Железнов, В.К. Шумный

МОНОМОРФНІСТЬ ІЗОФЕРМЕНТНИХ ЛОКУСІВ
В ПРИРОДНИХ ТА КУЛЬТИВОВАНИХ
ПОПУЛЯЦІЯХ АМАРАНТУ (*AMARANTHUS* L.)

Методом електрофорезу в крохмальному гелі виявлено електрофоретичні спектри АДГ, ГДГ, МДГ, ІДГ і МЕ у амаранту. Проаналізовано 93 популяції і чотири сорти амаранту. Присутність поліморфізму в окремих популяціях дозволила виявити генетичний контроль зазначених ферментів. Виявлено низьку аллозимну мінливість в дослідженому матеріалі – 73 популяції і чотири сорти були мономорфними за всіма переліченими ферментами. Рідкісний поліморфізм спостерігали лише в небагатьох популяціях за окремими локусами – *Adh*, *Mdh 2*, *Gdh*, *Idh 2* і *Mod 2*. Отримані результати свідчать про наявність генетичного мономорфізму у амаранту за вивченими локусами.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Изд. 3-е. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
2. *Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Parts A and B* / Eds S.D. Tanksley, T.J. Orton. – Amsterdam : Elsevier, 1983. – 950 p.
3. Meizel S., Markert C.L. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail *Polyanassa obsoletus* // Arch. Biochem. Biophys. – 1967. – **122**. – P. 753–765.
4. Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. – Новосибирск : Наука, 1986. – 144 с.
5. Schwartz D., Endo T. Alcohol dehydrogenase polymorphism in maize: simple and compound loci // Genetics. – 1966. – **53**. – P. 709–715.
6. Freeling M., Schwartz D. Genetic relationships between the multiple alcohol dehydrogenase (*adh 1*) of maize // Biochem. Genet. – 1973. – **8**. – P. 27–36.
7. Юдина Р.С., Железнов Н.Б., Захарова О.В., Железнов А.В., Шумный В.К. Изозимная оценка генетической коллекции амаранта (*Amaranthus* L.) // Генетика. – 2005. – **41**, № 12. – С. 1681–1687.
8. Goodman M.M., Stuber C.W., Lee C.N., Johnson F.M. Genetic control of malate dehydrogenase isozymes in maize // Genetics. – 1980. – **94**. – P. 153–168.
9. Benito C., Salinas J. The chromosomal location of malate dehydrogenase isozymes in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 1983. – **64**. – P. 255–258.
10. McMillin D.E., Scandalios J.G. Genetic, immunological and gene dosage studies of mitochondrial and cytosolic MDH variants in maize // Heredity. – 1982. – **73**. – P. 177–182.
11. Тарасова Р.С. Генетика и феногенетика малатдегидрогеназы сахарной свеклы : Дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 134 с.
12. Hauptli H., Jain S.K. Biosystematics and agronomics potential of some weedy and cultivated *Amaranthus* // Theor. Appl. Genet. – 1978. – **52**. – P. 177–185.
13. Jain S.K., Wie L., Vaida K.R. Levels of morphological and isozymic of Indian *Amaranthus*: a striking contrast // Heredity. – 1980. – **71**. – P. 283–285.
14. Nevo E., Beiles A., Kaplan D. Natural selection of allozyme polymorphism a microsite test revealing ecological genetic differentiation in wild barley // Evolution. – 1986. – **40**. – P. 13–20.
15. Nevo E., Beiles A., Krugman T. Natural selection of allozyme polymorphism a microgeographic climatic differentiation in wild emmer wheat (*Triticum dicoides*) // Theor. Appl. Genet. – 1988. – **75**. – P. 529–538.
16. Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of the population // Science. – 1987. – **236**. – P. 787–792.
17. Ayala F.J. Adaptive evolution of protein // Acta Biol. Jugosl. – 1977. – **9**. – P. 1–15.

Поступила 17.06.09