

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ АМАРАНТА (*AMARANTHUS L.*) ПО ИЗОФЕРМЕНТНЫМ ЛОКУСАМ

Р.С. Юдина, С.С. Ибрагимова, Н.Б. Железнова

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: yurs@bionet.nsc.ru

Амарант – важнейшая пищевая, кормовая, лекарственная и декоративная культура, известная со времен цивилизации инков и ацтеков. Она широко пропагандируется для интродукции и внедрения в практику сельского хозяйства, в том числе и в Сибири. В данной работе впервые в нашей стране проведено изучение изозимной изменчивости 93 природных и культивируемых популяций и 4 сортов амаранта.

Методом электрофореза в крахмальном геле исследовали изоферменты алкогольдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы, малатдегидрогеназы, изоцитратдегидрогеназы и малик-энзима.

Установлено, что 73 популяции из 93 и 4 сорта были мономорфны по всем исследованным ферментам. Три популяции были полиморфны по трем локусам: *Adh*, *Mdh* и *Gdh* одновременно, 2 популяции полиморфны по локусам *Adh*, *Mdh* и 2 популяции – по локусам *Adh*, *Gdh*. Редкий полиморфизм наблюдался в ряде популяций по отдельным локусам: *Adh*, *Mdh*, *Gdh*, *Idh* и *Me*. Полученные результаты свидетельствуют о наличии генетического мономорфизма у амаранта по изученным локусам.

Введение

Наследуемый полиморфизм белков как характеристика структуры популяций привлекает к себе пристальное внимание многих исследователей. Обнаружен значительный размах изменчивости по данному показателю в популяциях различных видов. Число работ по изучению полиморфизма структурных генов постоянно увеличивается, порождая группу новых генетических проблем, постоянно обсуждаемых в связи с аспектами генетического груза, приспособленности генотипов, дрейфа генов и отбора в поддержании генетического разнообразия (Кирпичников, 1972). Однако при изучении генетико-биохимического полиморфизма в каждой из исследуемых популяций, помимо полиморфных локусов, всегда обнаруживаются и мономорфные локусы, либо у полиморфного локуса преобладает один аллель, а частота редкого аллеля не превышает 1 %.

В Институте цитологии и генетики СО РАН имеется обширная коллекция дикорастущих и доместцированных популяций, а также сортов амаранта различного эколого-географического происхождения.

Значение амаранта трудно переоценить, так как в зависимости от видовых особенностей и условий произрастания он используется как пищевая (салатные и зерновые формы), кормовая, лекарственная и декоративная культура. Частная генетика амаранта изучена слабо ввиду чрезвычайно мелких размеров репродуктивных органов и сложного строения соцветий. Применение изоферментного анализа, широко используемого в исследовании разных растительных объектов (Isozymes ..., 1983), открывает возможности для изучения эволюции, филогении, систематики и частной генетики амаранта.

Материалы и методы

Анализировали 93 популяции и 4 сорта амаранта из коллекции Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург). Популяции представлены оригинальными образцами, имеющими различное географическое происхождение. 70 популяций отнесены к 20 различным видам, а для остальных видовая принадлежность не определена.

Исследовали 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 метод горизонтального электрофореза в 14 %-м крахмальном геле в трис-цитратной буферной системе, разработанной Мейзелем и Маркертом (Meizel, Markert, 1967), с последующим гистохимическим выявлением активности изоферментов на электрофореграммах. Гелевый буфер (рН = 7,0) содержал 0,0125 М трис и 0,0041 М лимонную кислоту, а электродный буфер (рН = 7,0) содержал эти же самые компоненты, но в более высокой концентрации: 0,0375 М трис и 0,0125 М лимонную кислоту. Продолжительность электрофореза составляла 6 часов при напряжении постоянного тока 160 В. Для охлаждения геля применяли кювету со льдом. В каждом варианте опыта для анализа использовали 200 семян образца.

Результаты и обсуждение

Ранее нами был выявлен редкий полиморфизм по ферментам: алкогольдегидрогеназе и малатдегидрогеназе. Алкогольдегидрогеназа контролируется одним локусом *Adh* с двумя аллелями – *Adh-F* и *Adh-S*. Малатдегидрогеназа имеет две зоны активности: быстромигрирующую (I) и медленную (II). В данных условиях электрофореза быстрая зона – диффузная. Медленная зона МДГ контролируется двумя неаллельными генами: мономорфным *Mdh 1* и полиморфным *Mdh 2* с тремя аллелями: *Mdh 2-F*, *Mdh 2-N* и *Mdh 2-S*. У глутаматдегидрогеназы в исследованных ранее популяциях обнаружены два аллеля: преобладающий *Gdh-S* и редкий *Gdh-F*, гетерозигот не выявлено (Юдина и др., 2005).

Данные по изоцитратдегидрогеназе (ИДГ) и малик-энзиму (МЭ) не опубликованы, но установлено, что ИДГ контролируется двумя локусами: *Idh 1* и *Idh 2*. Каждый локус имеет по два аллеля, контролирующих быстрый (FF) и медленный (SS) варианты фермента. В исследованном материале преобладает быстрый аллель обоих локусов: *Idh 1-F* и *Idh 2-F*. Гетерозиготы по ИДГ в коллекции не обнаружены. У малик-энзима (МЭ) один локус, *Mod 1*, мономорфный, а другой, *Mod 2*, имеет три ал-

леля: *Mod 2-F* (быстрый), *Mod 2-N* (средний) и *Mod 2-S* (медленный). Гетерозиготных ферментов по МЭ не выявлено.

В данном исследовании анализировали 93 популяции культивируемых и диких видов амаранта и 4 сорта: Валентина, Чергинский, Эльбрус и Кугельмарант.

Результаты анализа представлены в таблице. В трех 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* и *Gdh*. Две популяции: 11007 (*A. caudatus* L., Камерун) и 11017 (*A. cruentus* L., Камерун) были полиморфны по локусам *Adh*, *Mdh* и еще две популяции: 11070 (*A. mantegazzianus* L., Аргентина) и 11080 (*A. cruentus* L., Россия) – по локусам *Adh*, *Gdh*. Редкий полиморфизм наблюдался в ряде популяций по отдельным локусам. Он означает низкую частоту редкого аллеля (1–2 %) и отсутствие гетерозигот. Кроме того, несколько популяций были мономорфны по редкому аллелю *Adh-S*. Это наблюдалось в популяциях: 11021 (*A. epinard* L., Гвинея), 11062 (*A. nobilis* L., Россия), 11074 (*A. cruentus* L., Индия) и др. В таблицу не включены данные по частотам аллелей локусов *Idh 1* и *Idh 2*, так как в ряде популяций выявлена очень низкая активность ИДГ, которая вообще на электрофореграмме не регистрируется, а в большинстве популяций активен только локус *Idh 2* и его преобладающий 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. 73 популяции, независимо от их видовой принадлежности, и 4 сорта были мономорфны по пяти изученным ферментам.

Как следует из полученных результатов, ярко выраженная морфологическая дифференциация коллекции амаранта не сопровождалась генетической дифференциацией по ферментным локусам. Аналогичные результаты описаны в работах зарубежных исследователей (Hauptli, Jain, 1978; Jain *et al.*, 1980).

К настоящему времени накоплен обширный материал по выявлению и изучению белкового полиморфизма в растительных популяциях. Установлено, что для многих видов характерен

Таблица

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

| Вид | Популяция | Происхождение | Аллели локуса <i>Adh</i> | | Аллели локуса <i>Mdh</i> | | Аллели локуса <i>Gdh</i> | | |
|--------------------|--------------------|---------------|--------------------------|-------------|--------------------------|-------------|--------------------------|-------------|------|
| | | | FF | SS | FF | SS | FF | SS | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | |
| <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 | Украина | 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 | Германия | 1,00 | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 1,00 | | |

Продолжение таблицы

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|--------------------------|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <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. hypochodriacus</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 |
| <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. erytrostahis</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. mantegazzian</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. powellis</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 | |

Окончание таблицы

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-------|--------------|------------|-------|-------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | 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 |
| | 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 |
| Сорта | Чергинский | 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 |

Условные обозначения: жирным шрифтом отмечены полиморфные популяции, * популяции, мономорфные по редкому аллелю, пробел (-) – отсутствие данных.

высокий уровень полиморфизма, хотя существуют виды с низкой аллозимной изменчивостью (Nevo *et al.*, 1986, 1988; Алтухов, 2003). Показано, что генетическая вариабельность внутри и между популяциями может меняться под влиянием мутаций, генетического дрейфа, системы скрещиваний и селекции (Slatkin, 1987). 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 мутантных аллелей. Неблагоприятные мутации удерживаются на низкой частоте благодаря действию естественного отбора, а некоторые мутации, обладающие селективным преимуществом, в определенных генотипических сочетаниях получают возмож-

ность распространения и становятся частыми (Ayala, 1977). Кроме того, изоферменты, связанные с энергетическим метаболизмом, в меньшей степени подвержены действию отбора, чем ферменты, катализирующие субстрат из внешней среды (Алтухов, 2003). Уровень полиморфизма по изоферментам зависит также и от климатических условий, к которым адаптирована популяция.

Низкий уровень изменчивости, выявленный в данном исследовании, в той или иной степени может быть обусловлен любым из факторов, изложенных выше. Что касается культивируемых популяций, то нельзя исключить влияние искусственного отбора на снижение уровня их полиморфизма при интродукции и акклиматизации в новых географических регионах.

Данные по низкой аллозимной изменчивости у изученных нами популяций и сортов совпадают с данными других исследователей. При изучении полиморфизма у локальных образцов амаранта из Индии выявлен высокий уровень морфологической изменчивости и почти полное отсутствие изозимной (Jain *et al.*, 1980). Этот феномен назван авторами удивительным

контрастом. Американскими исследователями также обнаружена низкая внутри- и межвидовая изменчивость при изучении трех диких видов амаранта: *A. hybridus*, *A. retroflexus* и *A. powelli* из девяти районов Калифорнии и трех доместичированных видов: *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* и *A. cruentus* (Hauptli, Jain, 1978). Аналогичные результаты, полученные разными группами исследователей, использовавшими разные ферменты для изучения амаранта из разных географических регионов, позволяют предположить, что низкий уровень генетической изменчивости по изоферментным локусам, вероятно, является видоспецифическим признаком амаранта. В настоящее время известно много примеров мономорфизма биохимических локусов в популяциях различных видов растений и животных. Согласно гипотезе Ю.П. Алтухова (2003), мономорфные биохимические признаки 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 вид в целом, и предполагает обнаружение такой инвариантности на любом структурном уровне организации живого» (Алтухов, 2003, С. 255).

Работа выполнена по проекту 11.9 «Генетическое разнообразие для создания уникальных коллекций и их использования для разработки новых методов селекции», входящему в со-

став подпрограммы «Динамика генофондов» программы «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
- Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции // Усп. соврем. биологии. 1972. Т. 74. № 2. С. 231–246.
- Юдина Р.С., Железнова Н.Б., Захарова О.В. и др. Изозимная оценка генетической коллекции амаранта (*Amaranthus* L.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 12. С. 1681–1687.
- Ayala F.J. Adaptive evolution of protein // Acta Biol. Jugosl. 1977. V. 9. P. 1–15.
- Hauptli H., Jain S.K. Biosystematics and agronomics potential of some weedy and cultivated *Amaranthus* // Theor. Appl. Genet. 1978. V. 52. P. 177–185.
- Isozymes in Plant Genetics and Breeding / Eds S.D. Tanksley, T.J. Orton. Parts A and B. Amsterdam: Elsevier, 1983. 950 p.
- Jain S.K., Wie L., Vaidya K.R. Levels of morphological and isozymic variation of Indian *Amaranthus*: a striking contrast // J. Hered. 1980. V. 71. P. 283–285.
- Meizel S., Markert C.L. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail *Ilyanassa obsoletus* // Arch. Biochem. Biophys. 1967. V. 122. № 3. P. 753–765.
- Nevo E., Beiles A., Kaplan D. Natural selection of allozyme polymorphism a microsite test revealing ecological genetic differentiation in wild barley // Evolution. 1986. V. 40. P. 13–20.
- Nevo E., Beiles A., Krugman T. Natural selection of allozyme polymorphism a microgeographic climatic differentiation in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) // Theor. Appl. Genet. 1988. V. 75. № 3. P. 529–538.
- Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of the population // Science. 1987. V. 236. P. 787–792.

STRUCTURE OF AMARANTH (*AMARANTHUS* L.) POPULATIONS ACCORDING TO ISOENZYME ALLELES

R.S. Yudina, S.M. Ibragimova, N.B. Zheleznova

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: yurs@bionet.nsc.ru

Summary

Amaranth is an important food, fodder, medicinal, and ornamental plant known since the ages of Incas and Aztecs. It is recommended for widespread cultivation, including Siberia. We present a pioneering study of isozyme variability in 93 natural and cultivated populations and 4 cultivars.

Starch gel electrophoresis was used to estimate isozymes of alcohol dehydrogenase, glutamate dehydrogenase, malate dehydrogenase, isocitrate dehydrogenase, and malic enzyme. It was found that 73 of 93 populations and the four cultivars were monomorphic for all the enzymes tested. Three populations were polymorphic for three loci at once: *Adh*, *Mdh*, and *Gdh*; two, for two loci: *Adh* and *Mdh*; and two, for *Adh* and *Gdh*. Rare polymorphisms were observed in some populations for individual loci: *Adh*, *Mdh*, *Gdh*, *Idh*, or *Me*. Our results demonstrate amaranth monomorphism for the loci studied.