

ИЗОФЕРМЕНТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ПШЕНИЦЕВЫХ ЗЛАКОВ

Изучение мировых ботанических и генетических ресурсов культурных растений и их дикорастущих сородичей является ключевой задачей на пути их рационального использования в народном хозяйстве. Важность решения этой задачи осознана благодаря исследованиям Н. И. Вавилова, его сотрудников и последователей.

Н. И. Вавилову принадлежат фундаментальные исследования по вопросам внутривидовой изменчивости зерновых культур трибы пшеницевых — пшеницы, ржи и ячменя (Вавилов, 1917, 1922, 1923, 1926, 1935 и др.). На основе собранного им обширного фактического материала Н. И. Вавилов пришел к важным общебиологическим обобщениям о виде как о сложной морфо-физиологической системе (Вавилов, 1931; Vavilov, 1940) и о наличии у видов характерной системы гомологической изменчивости морфо-физиологических признаков (Вавилов, 1935; Vavilov, 1922). Важное значение сохраняет учение Н. И. Вавилова о центрах происхождения и генетической изменчивости культурных растений, обогатившее фитогеографию новыми идеями.

Развитие молекулярной биологии на основе раскрытия молекулярных основ наследственности открыло новые возможности для развития исследований Н. И. Вавилова по изучению ботанических и генетических ресурсов растений на молекулярно-генетическом уровне. В отделе молекулярной биологии Всесоюзного н.-и. института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) проводятся иммунохимические и электрофоретические исследования белков семян культурных растений в связи с их филогенетической систематикой и разработкой белковых маркеров для характеристики их генофонда (Конарев, 1983). Начиная с 1968 г. нами проводятся исследования по выяснению закономерностей эволюционной изменчивости изоферментов у зерновых культур трибы пшеницевых и их дикорастущих сородичей — излюбленных объектов исследований Н. И. Вавилова (Jaaska, 1987). Изучение внутривидового полиморфизма белков и ферментов с выяснением генетической основы изменчивости позволяет использовать электрофоретические аллельные варианты в качестве удобных молекулярно-генетических маркеров в селекции растений (Созинов, 1985; Яаска, 1985).

Под изоферментами подразумевают множественные молекулярные формы одного и того же фермента, выявляемые обычно гель-электрофорезом в сочетании с последующим гистохимическим окрашиванием. Получаемые при изоферментном анализе электрофоретические изоферментные спектры — энзимограммы (или зимограммы) отражают количество, структуру и активность генов, кодирующих изоферменты и контролирующих их биосинтез. Непосредственная связь между электрофоретическим изоферментным фенотипом и генотипом делает изоферментный анализ особенно ценным в микроэволюционных и филогенетических исследованиях. Электрофоретические или изоэлектрические варианты ферментов, отражающие аллельные изменения в локусе фермента, т. н. аллельные изоферменты (= аллозимы), представляют особую ценность при изучении внутривидовой дифференциации, генетических ресурсов вида, видо-

образования, а также при оценке филогенетических взаимосвязей между видами одного рода или близких родов одной трибы.

В настоящей статье будут рассматриваться некоторые общие закономерности эволюционной изменчивости изоферментов в связи с вопросами микроэволюции, видообразования и разграничения видов в трех родах пшеницевых — пшеницы (*Triticum* L.), ржи (*Secale* L.) и ячменя (*Hordeum* L.). Частные вопросы систематики и филогенеза пшеницевых злаков по изоферментным признакам обсуждались в обзоре (Jaaska, 1987), где представлена новая гипотеза по спорному вопросу происхождения двух видов дикорастущих тетраплоидных пшениц.

Род пшеницы *Triticum* L.

В современной систематике пшеницы до сих пор нет единого мнения относительно понимания сущности вида, что приводит к различиям в ранге таксонов и объеме вида. Соперничают две филогенетические системы рода пшеницы, основывающиеся на концепциях морфо-типологического и биологического вида (табл. 1).

Таблица 1

Современные филогенетические системы рода пшеницы, основанные на морфо-типологической концепции эволюционного вида и на генетической концепции биологического вида

Морфо-типологическая система (Дорофеев, Мигушова, 1979)	Генетическая система (Mac Key, 1966; Мак Кей, 1968)
Sect. <i>Monococcon</i> Dum. <i>T. boeoticum</i> Boiss. <i>T. monococcum</i> L. <i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.	Sect. <i>Monococcon</i> Flaksb. ($2n=14$) <i>T. monococcum</i> L. (s.l.) ssp. <i>boeoticum</i> (Boiss.) L. et L. var. <i>boeoticum</i> var. <i>thaoudar</i> (Reut.) Perc. ssp. <i>monococcum</i> <i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.
Sect. <i>Urartu</i> Dorof. et A. Filat. <i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil	
Sect. <i>Timopheevii</i> A. Filat. et Dorof. <i>T. araraticum</i> Jakubz. <i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk. <i>T. militinae</i> Zhuk. et Migush. <i>T. zhukovskyi</i> Men. et Er.	Sect. <i>Dicoccoidea</i> Flaksb. ($2n=28$) <i>T. timopheevii</i> Zhuk. (s.l.) ssp. <i>armeniicum</i> (Jakubz.) MK. ssp. <i>timopheevii</i> <i>T. turgidum</i> L. emend. Thell. ssp. <i>dicoccoides</i> (Körn.) Thell. ssp. <i>dicoccum</i> (Schrank.) Thell. ssp. <i>georgicum</i> (Dek. et Men.) MK. ssp. <i>turgidum</i> convar. <i>turgidum</i> convar. <i>durum</i> (Desf.) MK. convar. <i>polonicum</i> (L.) MK. convar. <i>turanicum</i> (Jakubz.) MK. ssp. <i>carthlicum</i> (Nevski) L. et L.
Sect. <i>Dicoccoidea</i> Flaksb. <i>T. dicoccoides</i> (Koern.) Schweinf. <i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schuebl. <i>T. karamyshevii</i> Nevski <i>T. ispahanicum</i> Heslot <i>T. turgidum</i> L. <i>T. durum</i> Desf. <i>T. polonicum</i> L. <i>T. turanicum</i> Jakubz. <i>T. aethiopicum</i> Jakubz. <i>T. carthlicum</i> Nevski (= <i>T. persicum</i> Vav.)	
Sect. <i>Triticum</i> <i>T. aestivum</i> L. <i>T. compactum</i> Host. <i>T. sphaerococcum</i> Perc. <i>T. petropavlovskyi</i> Udacz. et Migush. <i>T. macha</i> Dek. et Men. <i>T. spelta</i> L.	Sect. <i>Speltoidea</i> Flaksb. ($2n=42$) <i>T. aestivum</i> L. emend. Thell. ssp. <i>aestivum</i> ssp. <i>compactum</i> (Host.) MK. ssp. <i>sphaerococcum</i> (Perc.) MK. ssp. <i>spelta</i> (L.) Thell. ssp. <i>macha</i> (Dek. et Men.) MK. <i>T. zhukovskyi</i> Men. et Ericz.

Традиционная систематика, начатая многими тритикологами в начале века (*Percival*, 1922) и развитая Н. И. Вавиловым (1935), выделяла видовые таксоны пшеницы по морфологическим признакам, следуя морфо-типологической концепции политипического вида. Эта система усовершенствована тритикологами ВИР с учетом новейших данных о геномном составе и происхождении полиплоидных пшениц (Дорофеев, Мигушова, 1979).

Традиционная систематика пшеницы была пересмотрена Дж. Мак Кеем (Mac Key, 1966; Мак Кей, 1968) на основе концепции биологического вида, ставящей первичным критерием вида наличие репродуктивной изоляции генофондов. Это привело, как видно из табл. 1, к снижению ранга многих традиционных видов пшеницы до уровня подвида и группы разновидностей. При сравнении обеих систем нетрудно заметить, что биологические виды пшеницы в системе Дж. Мак Кея соответствуют секциям рода в системе Дорофеева—Мигушовой.

Совокупность наших изоферментных данных, опубликованных во многих статьях (Jaaska, 1987) и представленная в табл. 2, выявляет соответствие дивергенции ряда изоферментов с геномным составом полиплоидных видов и с наличием репродуктивной изоляции при одинаковом уровне плоидности. Так, дивергенция по изоферментам кислой фосфатазы КФ-А точно соответствует шести репродуктивно изолированным биологическим видам по системе Дж. Мак Кея, которые отличимы и по некоторым другим изоферментам. Для видовых таксонов пшеницы, между которыми отсутствует репродуктивный барьер по стерильности или пониженной жизнеспособности гибридов и которые выделены в ранг вида только по морфологическим признакам, характерно отсутствие дивергенции изоферментов. Культурные пшеницы с богатой внутривидовой морфологической изменчивостью оказались мономорфными по изученным нами изоферментам. Существующая внутривидовая аллозимная изменчивость изоферментов эстеразы у дикорастущей диплоидной пшеницы не выявила корреляции с изменчивостью морфологических признаков, по которым выделяются внутривидовые ботанические разновидности (Jaaska, 1980 и неопубликованные данные). Только в одном случае *T. compactum* var. *rubriceps* морфологическая дивергенция на разновидностином уровне соответствовала появлению мутантного генотипа эстеразы ЭСТ-А, встречаемого у образцов разновидности различного географического происхождения.

Из представленных данных следует, что эволюционная дивергенция по изоферментным и морфологическим признакам у пшениц происходит, как правило, самостоятельно, если она не обусловлена специфическими процессами видообразования, которые приводят к появлению барьера репродуктивной изоляции.

У пшениц видообразование с появлением репродуктивной изоляции, как правило, связано с отдаленной гибридизацией и аллополиплоидизацией. Изоферментный состав полиплоидных пшениц усложнен по сравнению с диплоидами, отражая геномный состав и аллополиплоидное происхождение в результате кодоминантности изоферментов, характерных составным геномам и соответствующим диплоидным предкам. Поэтому наши изоферментные данные хорошо отражают филогенетическую систему рода пшеницы.

Соответствие изоферментной дивергенции с наличием генетической репродуктивной изоляции можно рассматривать как довод в пользу обоснованности применения биологической концепции вида в систематике пшеницы. Следует, однако, учитывать, что биологическая концепция вида разработана и строго применима только к свободно перекрещиваемым аллогамным растениям, но не к унипарентальным самоопылителям. Известно (Максимова, 1972; de Vries, 1971; и др.), что среди пшениц,

Изменчивость изоферментов в роде пшеницы по унифицированным значениям электрофоретической подвижности (по 100-балльной шкале, в скобках — редкие варианты)

Таксон	Изофермент						
	КФ-А	ЭСТ-А	ЭСТ-Б	ААТ-Б	ААТ-В	СОД-Б	АДГ-А
Sect. <i>Monococcon</i>							
<i>T. monococcum</i> s.l.							
ssp. <i>monococcum</i>	55/51	77	65	58	38	53	56
ssp. <i>boeoticum</i>	55/51	75(77,67)	65	58	38	53	56
<i>T. urartu</i>	58/53	67	60(65)	58	38	58	56
Sect. <i>Timopheevii</i>							
<i>T. timopheevii</i> s.l.							
ssp. <i>armeniicum</i>	58/53/61	75/84 (75/81)	70/65	58	43/38 (47/38)	58	56
ssp. <i>timopheevii</i>	58/53/61	75/84	70/65	58	43/38	58	56
	55/51						
<i>T. zhukovskyi</i>	58/53/61	75/84	70/65	58	43/38	58/53	56
Sect. <i>Dicoccoidea</i>							
<i>T. turgidum</i> s.l.							
ssp. <i>dicoccoides</i>	58/53/48	75/84 (75/0)	70/65	58	43/38	58	62/56
ssp. <i>dicoccon</i>	"	75/84	"	"	"	"	"
ssp. <i>georgicum</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>turgidum</i>	"	"	"	"	"	"	"
convar. <i>turgidum</i>	"	"	"	"	"	"	"
convar. <i>durum</i>	"	"	"	"	"	"	"
convar. <i>polonicum</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>abyssinicum</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>carthlicum</i>	"	"	"	"	"	"	"
Sect. <i>Triticum</i>							
<i>T. aestivum</i> s.l.	33/38						
ssp. <i>aestivum</i>	58/53/48	75/84	70/67/65	58/62	43/38	58	62/56
ssp. <i>compactum</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>sphaerococcum</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>spelta</i>	"	"	"	"	"	"	"
ssp. <i>macha</i>	"	"	"	"	"	"	"

Примечания: а) Сокращенные символы ферментов: КФ — кислая фосфатаза, ЭСТ — эстераза, ААТ — аспаргат-аминотрансфераза, СОД — супероксиддисмутаза, АДГ — алкогольдегидрогеназа.

б) У редких аборигенных образцов *T. dicoccoides* и *T. durum* обнаруживается четырехкомпонентный фенотип КФ-А — 58/53/48/43.

особенно у культурных полиплоидов, несмотря на открытое цветение реально преобладает самоопыление. Искусственный отбор и самоопыление совместно создают реальный барьер изоляции, способствуя сохранению жизнеспособных, морфологически и экологически дивергентных форм культурной пшеницы. Нами было предложено (Jaaska, 1987) рассматривать традиционные видовые таксоны (линнеоны) пшеницы, не разделенные барьерами гибридной стерильности, в эволюционном аспекте как полувиды с сохранением бинарных названий.

Помимо самоопыления, у пшениц существуют и специфические барьеры генетической изоляции, связанные с широким распространением в роде генов гибридной летальности и депрессии, обуславливающих явления гибридного некроза, хлороза и карликовости (Наскидашвили, 1984).

Эти гены создают реальные внутри- и межвидовые барьеры генетической изоляции, ограничивающие гибридизацию и возможные потоки генов в роде независимо от морфологической дивергенции и способствующие сохранению отдельных видов и внутривидовых форм. Их участие в видообразовании связано в основном с созданием генотипических ограничений к биотипам предковых видов, участвовавших в видообразовании на основе гибридизации и полиплоидизации.

Итак, наличие барьера репродуктивной изоляции у пшениц не может служить единственным критерием видового ранга, а должно сочетаться с морфологической и кариотипической дивергенцией. Ввиду преобладания в роде, особенно у культурных полиплоидов, самоопыления, то по практическим соображениям оправдано выделение морфо-типологических видов, сохраняемых искусственным отбором человека. В более широком эволюционно-теоретическом плане интерфертильные морфо-типологические виды (линнеоны) самоопылителей (пшеницы) соответствуют подвидам или полувидам биологических видов. У последних морфологическая дифференциация связана с генетической изоляцией на основе реорганизации ядерного генома и/или цитоплазматических плазмидов.

На основе повторных гибридизаций и мутаций показано полифилетическое и политопическое происхождение многих морфо-типологических видов полиплоидной культурной пшеницы (Мак Кей, 1968; Гандилян, 1972; Дорофеев, 1979 и др.). Это означает, что они не филогенетические виды монофилетического происхождения, а состоят из групп биотипов различной эволюционной истории. Наши изоферментные данные о мономорфизме у культурных пшениц изоферментов, полиморфных у их диплоидных предшественников, указывают (Jaaska, 1987) на монофилетическое происхождение только исходных первичных полиплоидов, из которых современные линнеоны образовались в результате последующих гибридизационных процессов на полиплоидном уровне.

Род ржи *Secale* L.

Систематики-триктологи весьма расходятся во взглядах относительно объема и критериев вида в роде ржи. Так, Р. Ю. Рожевиц (1947), исходя из морфо-географической концепции монотипического вида, развиваемой В. Л. Комаровым (1944) и его сотрудниками, описал в ранге вида 14 эко-географических рас и морфологических форм ржи. В монографии Э. Шимана (Schiemann, 1948) признается только пять видов — многолетники *S. montanum* Guss. и *S. africanum* Stapf. и однолетники *S. cereale* L., *S. ancestrale* Zhuk., *S. sylvestre* Host.

Г. Кхуш (Khush, 1962, 1963) пришел к заключению, что по наличию барьеров стерильности и мейотических нарушений у гибридов вследствие хромосомных транслокаций в роде ржи можно выделить максимум пять биологических видов — *montanum*, *africanum*, *cereale*, *vavilovii*, *sylvestre*. Применение концепции биологического вида поддерживается В. Д. Кобыляским (1975), который признает четыре вида — *montanum* s. l., *cereale* s. l., *sylvestre*, *iranicum* Kobyl. (= *S. vavilovii* Grossh. sensu Khush, non auct.). Из них два первых относятся к облигатным перекрестникам, а два последних — к клейстогамным самоопылителям.

Наши изоферментные исследования показали (Яска, 1975, 1981), что все интерфертильные эко-географические формы однолетней *S. cereale* s. l., в том числе европейская культурная ssp. *cereale*, неломкоколосая сорно-полевая ssp. *segetale* из Закавказья и ломкоколосая сорная и дикая ssp. *ancestrale* s. l. обладают общим аллозимным генофондом с гомологической изменчивостью ряда изоферментов (табл. 3). Это же справедливо и относительно интерфертильных эко-географических

Изменчивость изоферментов в роде ржи по унифицированным значениям электрофоретической подвижности (по 100-бальной шкале, в скобках — редкие варианты)

Вид, подвид	Изоферменты						
	ААТ-Б	ААТ-В	АДГ-А	ААДГ-Е	СОД-А	СОД-Б	ЭСТ-А
<i>S. montanum</i> s. l.							
ssp. <i>montanum</i>	55	38,48	48	59,64	85	53	75,73
ssp. <i>anatolicum</i>	55	38,48	48(56)	59,64 (52)	85	53	75,73 (71,68)
<i>S. cereale</i> s. l.							
ssp. <i>cerale</i>	55	38,35	48	59,64	85	53	73
ssp. <i>segetale</i>	55	38,35	48	59,64	85	53	73
ssp. <i>ancestrale</i> s. l.	55(52)	38,35	48	59,64	85	53	73(71)
<i>S. iranica</i>	55	38	48	64	85	53	73
<i>S. sylvestre</i>	55	38	48	65	85	53	71(0)
<i>D. villosum</i> (= <i>S. villosum</i>)	55,58	38,35	56	59,64	90	58	75,68

форм многолетней ржи *S. montanum* s. l. Отсутствие аллозимной дивергенции между эко-географическими формами свидетельствует о единстве их генофонда и поддерживает их внутривидовой таксономический статус в ранге подвидов. Возведение интерфертильных эко-географических рас *S. cereale* s. l. до видового ранга, как это предлагается в недавних систематических обработках рода (Цвелев, 1976; Гандилян, 1979), нельзя считать теоретически обоснованным ввиду того, что все они облигатные перекрестники и в Закавказье в симпатрических популяциях дают фертильные гибриды. В обработке Н. Н. Цвелева (1976) интерфертильные эко-географические формы *S. cereale* s. l. считаются видами, тогда как подобные же формы многолетней ржи — подвидами, что концептуально не последовательно.

Большое сходство аллозимных генофондов однолетней и многолетней ржи указывает на их близкое родство, что соответствует сведениям об их частичной интерфертильности и наличии в природе межвидовых гибридов в виде ржи Державина (*S. × derzhavinii* Tzvel.). Все же между ними по отдельным изоферментам (ААТ-В, КФ-А, ЭСТ-А и др.) выявляется аллозимная дивергенция (табл. 3), соответствующая видообразованию. Это рассматривалось нами (Jaaska, 1979; Яаска, 1981) как свидетельство того, что новые частые аллозимы индуцировались у *S. cereale* в ходе дивергенции от *S. montanum* в результате специфических видообразовательных процессов на основе гибридизации и транслокаций хромосом (Khush, 1963; Stutz, 1972 и др.).

Эволюционный путь от *S. montanum* к *S. cereale* включает два этапа, соответствующие фиксации на популяционном уровне двух хромосомных транслокаций, по которым эти два вида различаются (Stutz, 1972). Нами было высказано предположение (Яаска, 1975), что переходным звеном на пути происхождения *S. cereale* была гибридизация с однолетним самоопылителем типа *S. iranica* Kobyl. (= *S. vavilovii* sensu Khush), который уже имеет одну хромосомную транслокацию и дивергировался от *S. montanum*. Самоопылитель *S. iranica* характеризуется мономорфизмом общих для *S. montanum* и *S. cereale* аллозимов (табл. 3).

Н. И. Вавилов считал (1926, 1939), что неломкоколосая культурная

рожь произошла политопически от малоломкой и ломкоколосой форм сорной ржи в результате отбора человеком форм с меньшей ломкостью колоса. Эта гипотеза, однако, не объясняет, почему до сих пор никому не удалось отметить появление малоломких форм у ломкоколосой сорной ржи в условиях ее культуры (Жуковский, 1971). В то же время известны случаи, когда формы с неломким стержнем колоса появляются в потомстве от скрещивания разных ломкоколосных видов. Поэтому представляется возможным, что в гибридной популяции *S. iranica* × *S. montanum* появилась вторая хромосомная транслокация и индуцировались генные мутации, ответственные за уменьшение ломкости колоса и за появление новых аллозимов ААТ-В и КФ-А, специфичных для *S. cereale* и отсутствующих у обоих предковых видов.

Итак, нами сформулирована гипотеза (Яска, 1975), согласно которой исходные формы *ssp. ancestrale* и *ssp. segetale* возникли одновременно в гибридной популяции *S. iranica* × *S. montanum*, из которой отбор в древнем земледелии привел к сохранению и формированию *ssp. segetale*, а естественный отбор — к распространению в природе *ssp. ancestrale*. Отсутствие аллозимной дивергенции у трех эко-географических подвигов *S. cereale* при значительной внутривидовой гомологической изменчивости аллозимов отдельных изоферментов (КФ-А, ААТ-В, ААДГ-Е) говорит о том, что дальнейшая внутривидовая эволюция и эко-географическая экспансия *S. cereale* совершались на базе аллозимного генофонда, образованного в процессе видообразования и дополненного лишь отдельными редкими аллозимами на основе стохастической мутабельности. Нами были представлены данные (Jaaska, 1979; Яска, 1981) в пользу относительной селективной нейтральности частых аллозимов КФ-А и ААТ-В, прошедших через «сито» естественного отбора в отдаленные времена в процессе видообразования. В современных популяциях такие частые нейтральные аллозимы распределяются в основном в результате дрейфа генов (генетико-автоматических процессов).

Однолетняя клейстогамная рожь *S. sylvestre* морфологически четко дивергирована от других таксонов ржи и ее видовой статус никогда не вызывал сомнений. Отличительной особенностью этого вида является поразительное постоянство и мономорфизм его аллозимного генофонда в пределах ареала распространения, а также большое сходство по аллозимам с другими видами ржи. Дивергенция *S. sylvestre* выявлена только по фиксации уникальных аллозимов кислой фосфатазы (КФ-А) и пероксидазы (ПО-Д), не указанных в табл. 3. Найден только один случай внутривидовой аллозимной изменчивости — появление нулевой мутации эстеразы ЭСТ-А в природной популяции на барханах вблизи г. Ашхабада, где она имеет высокую частоту среди собранной выборки. Из этого можно сделать вывод, что активность изофермента ЭСТ-А вообще не обязательна для жизнедеятельности и выживания растений в природе. Следовательно, аллозимы ЭСТ-А также относятся к селективно нейтральным; их мономорфизм или полиморфизм нельзя объяснить естественным отбором.

Линнеевский вид *S. villosum* L., несмотря на большую аллозимную общность с другими видами ржи, выявляет и четкую дивергенцию по изоферментам, мономорфным и одинаковым у остальных видов ржи, в частности — по СОД-А и СОД-Б (табл. 3). Эти данные говорят в пользу выделения *S. villosum* из рода ржи в особый род *Dasypyrum* (Coss. et Dur.) Vorb. как *D. villosum* (L.) Vorb.

Подводя итоги, можно сказать, что аллозимная дивергенция и в роде ржи связана с видообразованием на основе гибридизации, что приводит к генетической изоляции на основе хромосомных транслокаций или перехода от аллогамии к аутогамии. Изоферментные данные поддерживают применение концепции биологического вида в систематике ржи.

Род ячменя *Hordeum* L.

Эволюционная изменчивость изоферментов у евразийских видов ячменя хорошо совпадает с системой рода, разработанной по морфологическим критериям (Невский, 1941; Цвелев, 1976), позволяя, однако, внести отдельные коррективы и уточнения (табл. 4).

Три вида ячменя, культурный *H. vulgare* L., его дикий сородич *H. spontaneum* C. Koch и многолетний *H. bulbosum* L., имеют одинаковые электроморфы (аллозимы) ААТ-Б и ААТ-В и отличаются от остальных (табл. 4). Этот результат соответствует данным цитогенетики о близости геномов этих трех видов ячменя по сравнению с геномами остальных видов и обосновывает перенос *H. bulbosum* в типовой подрод (Bothmer и др., 1983).

H. vulgare и *H. spontaneum* составляют interfertильную пару, которые иногда рассматривают как подвиды одного биологического вида *H. vulgare* s. l.: ssp. *vulgare* и ssp. *spontaneum* (C. Koch) Thell. Наши изоферментные данные (табл. 4 и Яаска, Яаска, 1977), не выявляющие аллозимную дивергенцию между ними, в принципе поддерживают такой подход. Однако ввиду преобладания у обоих самоопыления, как барьера изоляции, допустимо, как и в случае пшениц, считать их аутогамными морфо-типологическими видами, соответствующими в эволюционном плане полувидам.

Обнаружение у обоих видов обширной гомологической изменчивости изостерас с одинаковыми генетическими вариантами рассматривалось нами (Яаска, Яаска, 1977) как свидетельство о длительном периоде их

Таблица 4

Изменчивость изоферментов в роде ячменя по унифицированным значениям электрофоретической подвижности (по 100-балльной шкале, в скобках — редкие варианты) (Jaaska, Jaaska, 1986 и новые данные)

Таксон	Изоферменты					
	ААТ-Б	ААТ-В	АДГ-А	ААДГ-Е	6-ФГД	СОД-А
Subgenus <i>Hordeum</i>						
Sect. <i>Hordeum</i>						
<i>H. vulgare</i> (2n=14)	51	43	48	59	59	85
<i>H. spontaneum</i> , (2n=14)	51	43	48	59	59	85
Sect. <i>Bulbohordeum</i>						
<i>H. bulbosum</i> (2n=14, 28)	51	43(38)	48(40)	59,64,50	59	85
Subgenus <i>Hordeastrum</i>						
Sect. <i>Hordeastrum</i>						
<i>H. glaucum</i> (2n=14)	55	38	48(56)	59	63	85
<i>H. marinum</i> s. str. (2n=28)	55	38	48/56,48	59	59/67	85
<i>H. hrasdanicum</i> , (2n=42)	55/58	38/43	48/56	59	59/63/67	85
					59/63/71	
<i>H. marinum</i> s. str., (2n=14)	51(55)	38,33	56	59	59(50)	92,90
<i>H. geniculatum</i> , (2n=28)	46/51	38/43	56	59	59	85/90
		33/43				
Sect. <i>Stenostachys</i>						
<i>H. brevisubulatum</i> s. l.						
ssp. <i>brevisubulatum</i> s. l. (2n=28)	55,51/55	38,33/38	56,48/56	59,59/64	59	85
ssp. <i>violaceum</i> (2n=14,28)	46/55, 51/55, 46,51,55	38	56	64,70/59	59	85
<i>H. jubatum</i> (2n=28)	51/55	38	48/56	59	59	85

параллельной эволюции. Изоферментные данные позволяют предполагать их одновременное происхождение на основе гибридизационных процессов с участием диплоидных биотипов перекрестника *H. bulbosum* (табл. 4). Их самостоятельная эволюция основана на образовании в такой гибридной популяции самофертильных однолетних форм с различной ломкостью колоса, имеющей адаптивное значение для успешного развития в условиях культуры или дикой природы.

Три однолетних самоопылителя, *H. glaucum* Steud., *H. murinum* L. и *H. hrasdanicum* Gandil., морфологически настолько близки, что их часто рассматривают подвидами одного политипического вида *H. murinum* s.l. (Цвелев, 1976). Однако они четко отличаются по уровню пloidности, образуя ряд от диплоида (*H. glaucum*) до гексаплоида (*H. hrasdanicum*). Изоферментные данные показывают фиксацию гетерозиготности у тетраплоида *H. murinum* s.str. и гексаплоида *H. hrasdanicum* по нескольким изоферментам, что характерно аллополиплоидам (табл. 4). Таким образом обосновывается видовой статус этих трех таксонов *H. murinum* s.l., дивергировавших на основе аллополиплоидии. Все три вида диагностически отличимы по изоферментам 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-ФГД, табл. 4). *H. hrasdanicum* отличается от *H. murinum* фиксацией двойной гетерозиготности с тремя гомеологичными изоферментами 6-ФГД (59/63/67 и 59/63/71), что может наблюдаться только у гексаплоида. Из представленных данных следует также, что диплоид *H. glaucum* с уникальным изоферментом 6-ФГД-63 служил донором третьего генома гексаплоида *H. hrasdanicum*, но не участвовал в происхождении тетраплоида *H. murinum* s.str., предки которого по представленным изоферментным данным однозначно не выясняются. Можно лишь предположить его происхождение от скрещивания *H. bulbosum* с неизвестным аутогамным диплоидом, носителем аллозима 6-ФГД-67.

Два однолетних самоопылителя, *H. marimum* Huds. s.str. и *H. geniculatum* All., также составляют морфологически весьма сходную пару, четко отличимую только по уровню пloidности. Поэтому они часто принимаются в ранге подвидов комплекса *H. marimum* s.l. (Цвелев, 1976). Изоферментные данные показывают для тетраплоида *H. geniculatum* фиксацию гетерозиготности в локусах изоферментов ААТ-Б, ААТ-В и СОД-А, обосновывая этим его аллополиплоидную природу и видовую обособленность от диплоида *H. marimum* s.str. (табл. 4).

В роде ячменя, как и в роде ржи, прослеживается тесная связь между способом размножения вида и внутривидовой аллозимной изменчивостью. По степени и характеру внутривидовой изменчивости наблюдается четкое различие между само- и перекрестноопылителями.

Для перекрестников характерна внутривидовая изменчивость полиморфных изоферментов с сегрегацией гомо- и гетерозиготных аллозимных генотипов. В роде ячменя, как видно из табл. 4, наибольшей аллозимной изменчивостью обладают *H. bulbosum* и *H. brevisubulatum* s.l., которые оба являются многолетними перекрестниками.

В отличие от этого, большинство локальных природных популяций самоопылителей выявили мономорфизм характерного аллозима, а аутогамные аллополиплоиды — фиксацию гетерозиготного аллозимного генотипа. Лишь в очень редких случаях регистрировали внутривидовую индивидуальную изменчивость. Чаще наблюдали дифференциацию между локальными популяциями или мономорфизм.

О некоторых общих закономерностях эволюционной изменчивости изоферментов в связи с микроэволюцией и видообразованием

Из совокупности изоферментных данных следует, что каждый вид характеризуется определенной выборкой мономорфных или полиморф-

ных изоферментов с ограниченным числом частых аллозимов (табл. 2—4). Такой вывод созвучен с теоретическим положением Н. И. Вавилова (1931, 1935) о том, что «виды имеют характерную для каждого систему наследственной изменчивости всех признаков, включая физиологические и биохимические». Согласно Н. И. Вавилу «система изменчивости вида подчиняется закону гомологических рядов, а наличие закономерностей изменчивости в пределах линнеевских видов чрезвычайно упрощает изучение систем наследственного многообразия».

Наши аллозимные данные подтверждают закономерный характер внутри- и межвидовой изменчивости, выявляя мозаичное переплетение дивергентной и гомологичной изменчивости изоферментов на разных таксономических уровнях от внутривидового до межродового. Они указывают на зависимость системы внутривидовой аллозимной изменчивости в первую очередь от системы размножения вида. Сравнение представленных в табл. 2—4 унифицированных по электрофоретической подвижности данных показывает сохранение ограниченности аллозимного генофонда и аллозимной изменчивости в пределах трех родов трибы пшеницевых.

В изоферментных данных ясно отражены два основных типа эволюционной изменчивости — дивергентная и параллельная. Дивергентная изменчивость изоферментов выражается в появлении электрофоретически различных генетических вариантов — аллозимных электроморфов. Она наблюдается как на внутривидовом уровне в виде внутривидовой полиморфизма, межпопуляционной или внутривидовой дифференциации, так и на видовом уровне в появлении видо- и геномспецифичных аллозимов.

Параллельная гомологическая изменчивость выражается в наличии электрофоретически одинаковых аллозимов у близкородственных видов и внутривидовых таксонов (эко-географических подвидов и аутогамных полуидов).

Гомологическая эволюционная изменчивость изучалась подробно Н. И. Вавиловым (Vavilov, 1922; Вавилов, 1935) на примере морфологических признаков растений. Объясняя появление гомологической изменчивости Н. И. Вавилов приводит, как и Ч. Дарвин, две возможные причины: 1) «мутации в близких видах и родах идут, как правило, в одном направлении» и 2) «разнообразие форм может быть унаследовано от общего предка». Согласно Ч. Дарвину (1952) «есть две возможности появления одинаковых признаков у разных видов — одинаковая изменчивость вследствие одинаковой конституции и проявление признаков общего предка».

Н. И. Вавилов обратил внимание на то, что гомология по внешним морфологическим признакам не всегда отражает истинную генетическую гомологию, ибо сходный морфологический фенотип могут давать мутации в разных негомологичных локусах. В этом отношении аллозимные признаки имеют явное превосходство над внешнеморфологическими, благодаря более непосредственной связи между электрофоретическим фенотипом фермента и кодирующим его структуру геном. Поэтому выводы, сделанные на основе данных о фенотипической аллозимной изменчивости, можно с большей уверенностью перенести на молекулярно-генетический уровень.

Полученные нами данные о случаях гомологической аллозимной изменчивости у пшеницевых злаков позволяют сделать вывод о справедливости обеих причин появления гомологической изменчивости, приведенных Ч. Дарвином и Н. И. Вавиловым. Примером появления гомологической изменчивости в результате унаследования от предка может быть ААДГ-Е у *S. cereale* s. l. и *S. montanum* s. l. В отличие от этого гомологическая изменчивость частых аллозимов КФ-А и ААТ-В, наблюдаемая у

трех эко-географических подвидов *S. cereale* s.l., хотя и связанных общностью происхождения, обусловлена появлением в процессе видообразования новых аллозимов, отсутствующих у предкового вида *S. montanum* s.l. Гомологическая изменчивость ароматической алкогольдегидрогеназы ААДГ-Е, наблюдаемая у двух дикорастущих тетраплоидных пшениц (Jaaska, 1984), также появилась в ходе видообразования, ибо диплоидные предковые виды не имеют всех изоферментов ААДГ-Е тетраплоидов. Только наиболее часто встречаемый генотип ААДГ-Е тетраплоидных пшениц сочетает кодоминантно аллозимы, характерные для диплоидных предков — пшениц и эгилопсов. Дивергенция двух современных тетраплоидных пшениц от исходного первичного амфидиплоида (Jaaska, 1987) связана с появлением гомологической аллозимной изменчивости ААДГ-Е, с дивергенцией по ААДГ-Б и АДГ-А, а также по ДНК цитоплазмы.

Для объяснения отмеченных случаев появления гомологической изменчивости нейтральных аллозимов у близкородственных таксонов ржи нами было выдвинуто положение (Jaaska, 1979; Яаска, 1981), согласно которому специфические мутации, свойственные геному данного вида и индуцируемые в периоды видообразования (когда они проходят через sito естественного отбора), ответственны за появление нескольких нейтральных относительно друг друга частых аллелей, в дальнейшем распространяющихся путем генетико-автоматических процессов (дрейфа).

Изоферментная изменчивость у рассмотренных пшеницевых в большой мере связана с видообразованием, совершаемым на основе следующих процессов:

1. Межвидовая гибридизация с последующей аллополиплоидизацией и дивергенцией на уровне полиплоидов — в родах пшеницы и ячменя.

2. Межвидовая гибридизация с последующей хромосомной перестройкой (транслокациями) без изменения уровня плоидности — преобладает в роде ржи, но встречается и в родах пшеницы и ячменя.

3. Специфические мутации, вызывающие изменение образа жизни (переход от многолетия к однолетию) или способа размножения (переход от аллогамии к аутогамии) — в родах ржи и ячменя.

Эволюционная аллозимная изменчивость обнаруживает явную зависимость от типа видообразования. Так, переход от аллогамии к аутогамии приводит к обеднению аллозимного генофонда нового вида вплоть до фиксации мономорфизма в большинстве ферментных локусах.

Аллополиплоидия у аутогамных пшениц и ячменей приводит, с одной стороны, к обогащению изоферментного состава вследствие кодоминантного проявления изоферментов, дивергентных у предковых видов. С другой стороны, наблюдается и сужение аллозимного генофонда по сравнению с предковыми диплоидами. Из этого следует, что в образовании аутогамных аллополиплоидов участвуют лишь единичные биотипы предковых диплоидов, давшие начало первичным амфидиплоидам (Jaaska, 1980, 1987). Дальнейшее формо- и видообразование с формированием современных таксонов завершалось уже на полиплоидном уровне (Гандилян, 1972; Дорофеев, 1979).

У аллогамных полиплоидов, например, у *H. bulbosum* и *H. brevisubulatum* s.l., в отличие от аутогамных, внутривидовая аллозимная изменчивость сохраняется.

В аллозимной изменчивости изоферментов у пшеницевых злаков отражается явление мозаичной эволюции, которая хорошо известна в эволюционной теории на примере морфо-физиологических признаков. Мозаичная эволюция изоферментов заключается в их неравномерной эволюционной изменчивости в пределах одного вида или рода, а также

в колебаниях изменчивости одного и того же изофермента в зависимости от вида и способа его размножения.

Приведем некоторые примеры. Среди изученных нами ферментов эволюционно наиболее консервативными оказались малат- и глутамат-дегидрогеназы, которые не выявили электрофоретической дивергенции в пределах трех родов пшеницевых. С другой стороны, отдельные изоферменты эстеразы выявили значительную внутривидовую изменчивость даже у самоопылителей, например, у *H. vulgare* и *H. spontaneum* (Яска, Яска, 1977).

Кислая фосфатаза КФ-А показала поразительное внутривидовое постоянство у аутогамных пшениц и выделялась богатой внутривидовой изменчивостью у аллогамной *S. cereale* s.l. Два изофермента супероксиддисмутазы, хлоропластный изофермент СОД-А и цитоплазматический изофермент СОД-Б, в общем проявляют эволюционный консерватизм в трех родах. Однако при общем эволюционном постоянстве СОД-А наблюдается независимое и явно конвергентное появление одинакового аллозима СОД-А90 у двух диплоидных видов, принадлежащих к разным родам и не связанных происхождением из общего предка — *Hordeum marinum* и *Dasypyrum villosum*. При общем постоянстве СОД-Б в родах пшеницы и эгилопса наблюдается неожиданная дивергенция этого изофермента у двух весьма близких диплоидных пшениц — *T. boeoticum* и *T. urartu*. Эти примеры показывают флуктуации эволюционной изменчивости изоферментов СОД.

Ограниченность изоферментной изменчивости к нескольким частым аллозимам, появляющимся независимо в трех родах пшеницевых, приводит к предположению о существовании предпочтительной изменчивости генов, контролирующих изоферменты, к определенным аллельным состояниям. Выявление видоспецифических мономорфных аллозимов, а также параллельной изменчивости ограниченного числа одинаковых аллозимов у близкородственных, но генетически изолированных видов указывает на то, что специфичность мутаций, контролирующих появление частых аллозимов, каким-то образом зависит от особенностей структуры самих генов. В последнее время получены и экспериментальные данные, указывающие на реальное существование специфических мутаций, преддетерминированных структурой ДНК (Салганик и др., 1986).

Для объяснения ограниченности и специфики аллозимной изменчивости нами неоднократно выдвигалось (Яска, 1979; Яска, 1981; и др.) эволюционно-теоретическое положение, согласно которому специфичность и потенции эволюционной изменчивости каждого вида зависят в первую очередь от особенностей молекулярной структуры генома, сформированной в результате предшествовавшей эволюции. Это положение созвучно с мыслью Ч. Дарвина о существовании определенной изменчивости, зависящей от природы вида.

Наряду с геномспецифической определенной или предпочтительной изменчивостью, индуцируемой у пшеницевых злаков в периоды видо- и формообразования отдаленной гибридизацией, реально существует и постоянно проявляется в популяциях спонтанная мутабельность, которая приводит к появлению случайных мутаций в результате ошибок в процессе репликации генетического материала. Случайные мутации ответственны за появление либо селективно нейтральных редких аллелей (аллозимов), либо адаптивно значимых аллелей (аллозимов), подхватываемых или отвергаемых отбором, естественным или искусственным. При этом нужно оговориться, что и спонтанная мутабельность не является абсолютно случайной, а в определенных пределах также зависит от особенностей генотипа.

Итак, можно заключить, что изучение аллозимной изменчивости позволяет получить ценные данные для познания общих закономерностей

изменчивости, микроэволюции и видообразования, а также особенностей этих процессов в отдельных таксономических группах. Этим подкрепляется актуальность высказанной Н. И. Вавиловым еще в 1931 г. мысли о том, что «всестороннее изучение методами разных наук системы изменчивости вида, характеризующий потенциал эволюции вида, является важной задачей биосистематики». Молекулярно-генетические и биохимические методы, включая изоферментный анализ, способны внести новый вклад в развитие биосистематики и эволюционного учения, развивая научное наследие Н. И. Вавилова на новом, молекулярно-генетическом уровне познания.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. О происхождении культурной ржи. — Тр. Бюро по прикл. бот., 1917, 10, № 7—10, 561—590.
- Вавилов Н. И. О происхождении гладкоостных ячменей. — Тр. по прикл. бот. и сел., 1922, 12, № 1, 53—128.
- Вавилов Н. И. К познанию мягких пшениц. — Тр. по прикл. бот. и сел., 1923, 13, № 1, 149—257.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. — Тр. по прикл. бот. и сел., 1926, 16, № 2, 1—248.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система М.-Л., 1931.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.-Л., 1935, 1, 17—128.
- Вавилов Н. И. Новое звено в эволюции культурной ржи. — В кн.: Президенту Академии наук СССР академику В. Л. Комарову. М.-Л., 1939, 167—173.
- Гандилян П. А. Спонтанная гибридизация, мутации и вопросы филогении пшеницы. — Генетика, 1972, 8, № 8, 5—19.
- Гандилян П. А. К систематике рода *Secale* L. и его разнообразие в Армянской ССР. 1. Видовая дифференциация. — Биол. ж. Армении, 1979, 29, № 11, 27—35.
- Дарвин Ч. Происхождение видов М., 1952.
- Дорофеев В. Ф. Отдаленная гибридизация и полиплоидия в эволюции и селекции пшеницы. — С.-х. биол., 1979, 14, № 3, 285—296.
- Дорофеев В. Ф., Мигушова Э. Ф. Система рода *Triticum* L. — Вестн. с.-х. науки, 1979, № 2, 18—27.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971, 130—139.
- Кобылянский В. Д. К систематике и филогении рода *Secale* L. — Бюл. ВИР, 1975, вып. 48, 64—71.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.-Л., 1944.
- Конарев В. Г. Белки растений как генетические маркеры. М., 1983.
- Максимова И. Л. Особенности открытого цветения пшеницы в связи с перекрестным опылением. — Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1972, вып. 182, 175—179.
- Мак Кей Дж. Генетические основы систематики пшениц. — С.-х. биология, 1968, 3, № 1, 12—25.
- Наскидашвили П. П. Межвидовая гибридизация пшеницы. М., 1984.
- Невский С. А. Материалы к познанию дикорастущих ячменей в связи с происхождением *Hordeum vulgare* L. и *Hordeum distichum* L. (опыт монографии рода *Hordeum* L.). — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1941, вып. 5, 64—255.
- Рожевич Р. Ю. Монография дикорастущих и сорно-полевых видов ржи *Secale* L. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1947, сер. 1, вып. 6, 105—163.
- Салганик Р. И., Дианов Г. И., Мазинг А. В. Мутации, преддетерминированные первичной структурой ДНК. — Генетика, 1986, 22, № 10, 2398—2407.
- Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., 1985.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Род 23. Дазипирум, Род 24. Рожь, Род 29. Ячмень. Л., 1976, 170—175, 192—201.
- Яска В. Эволюционная изменчивость ферментов и филогенетические взаимосвязи в роде *Secale* L. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1975, 24, № 3, 179—198.
- Яска В. Э. Генетический полиморфизм аспартат-аминотрансферазы у видов ржи. — Генетика, 1981, 17, № 3, 523—531.
- Яска В. Э. Изоферменты как молекулярно-генетические маркеры в селекции растений. — В сб.: Молекулярные механизмы генетических процессов. Молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. М., 1985, 251—266.
- Яска В., Яска В. Изоферменты эстеразы у дикорастущего и культурного ячменя. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1977, 26, № 4, 292—301.

- Bothmer, R. von, Flink, J., Jacobsen, N., Kotimäki, M., Landström, T. Interspecific hybridization with cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.). — *Hereditas*, 1983, **99**, 219—244.
- Jaaska, V. Genetic polymorphism of acid phosphatase in population of rye, *Secale cereale* L. s.l. — *ENSV TA Toim. Biol.*, 1979, **28**, N 2, 185—193.
- Jaaska, V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. — *Theor. Appl. Genet.*, 1980, **56**, 273—284.
- Jaaska, V. NAD-dependent aromatic alcohol dehydrogenase in wheats (*Triticum* L.) and goatgrasses (*Aegilops* L.): evolutionary genetics. — *Theor. Appl. Genet.*, 1984, **67**, 535—540.
- Jaaska, V. Isoenzyme contribution to the systematics and phylogeny of the *Triticinae* crops and grasses. — In: *The Plant Cover of the Estonian SSR. Flora, Vegetation and Ecology*. Tallinn, 1987, 133—159.
- Jaaska, V., Jaaska, V. Isoenzyme variation in the barley genus *Hordeum* L. I. Alcohol dehydrogenase and superoxide dismutase. — *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 1986, **181**, 301—328.
- Khush, G. S. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. II. Interrelationships of wild species. — *Evolution*, 1962, **16**, N 4, 484—496.
- Khush, G. S. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. III. Cytogenetics of weedy ryes and origin of cultivated rye. — *Econ. Bot.*, 1963, **17**, N 1, 60—71.
- Mac Key, J. Species relationships in *Triticum*. — *Hereditas*, 1966, N 2, Suppl. 237—275.
- Percival, J. *The Wheat Plant. A Monograph*. London, 1921.
- Schiemann, E. *Weizen, Roggen, Gersten. Systematik, Geschichte und Verwendung*. Jena, 1948.
- Stutz, H. C. On the origin of cultivated rye. — *Amer. J. Bot.*, 1972, **59**, N 1, 59—70.
- Vavilov, N. The law of homologous series in variation. — *J. Genetics*, 1922, **12**, N 1, 47—89.
- Vavilov, N. The new systematics of cultivated plants. — In: *The New Systematics*. Oxford, 1940, 549—566.
- Vries, A. P. de. Flowering biology of wheat, particularly in view of hybrid seed production — a review. — *Euphytica*, 1971, **20**, N 2, 152—170.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
25/III 1987

Vello JAASKA

ISOENSÜUMNE MUUTLIKKUS JA LIIGITEKE NISULISTEL

On antud ülevaade autori andmetest isoensüümide evolutsioonilise muutlikkuse kohta kolmes nisuliste triibuse kõrreliste perekonnas (nisu *Triticum* L., rukis *Secale* L., oder *Hordeum* L.), lähtudes mikroevolutsiooni, liigitekke ja evolutsioonilise muutlikkuse üldistest seaduspärasustest ning N. Vavilovi seisukohtadest neis küsimustes.

On käsitletud liigitekke viise, liigikontseptsioone ja kriteeriume nisulistel, vaadeldud isoensüümide mosaiikset evolutsiooni, divergentsi ja paralleelset (homoloogilist ja konvergentset) muutlikkust ning nende võimalikke põhjusi.

Vello JAASKA

ISOENZYME VARIABILITY AND SPECIATION IN THE TRITICEAE GRASSES

Unified electrophoretic mobility data on the isoenzyme variability in the three *Triticeae* genera, *Triticum* L., *Secale* L. and *Hordeum* L., are surveyed, presented in Tables and discussed in relation to microevolution, speciation, evolutionary variation and on the basis of N. Vavilov's views on those issues.

The alloenzyme data reflect two major types of evolutionary variation — divergent and parallel variation. Divergence in allozymic or isoenzyme composition is shown to correspond to the species delimitation on the basis of reproductive isolation barriers and allopolyploidy, thus supporting the use of biological species concept in the *Triticeae* systematics. The traditional interfertile morpho-taxonomic species of self-pollinators, such as in cultivated wheats, barley and their closest wild relatives, are suggested to consider as semi-species. Divergence of allozymic and morphological characters at the intra-specific level occurs, as a rule, independently, but becomes correlated when caused by speciation.

Speciation in the three *Triticaceae* genera is caused by wide inter-specific hybridization, bringing to allopolyploidy (in wheat and barley), chromosomal translocations (in rye) and to fixation of specific mutations, causing transfer from perennials to annuals and from allogamy to autogamy (in barley and rye). The allozymic variability is shown to depend on the type of speciation. The change in the breeding system from allogamy to autogamy leads to narrowing of the allozymic gene pool up to fixation of monomorphy at most enzyme loci. Allopolyploidy in wheats and barleys, on the one hand, enriches the species isoenzyme composition due to codominant expression of isoenzymes divergent in precursors. On the other hand, it results in narrowing of the allozymic variation compared with that in diploid precursors. Intrapopulational allozymic variability is maintained in allogamous polyploids, such as *Hordeum bulbosum* and *H. brevisubulatum* s.l.

Parallel isoenzyme variation is expressed by the occurrence of electrophoretically identical alloenzymes in different genera, species and intraspecific taxa. It is considered to be either homologous (in related species and intraspecific taxa) or convergent (in unrelated species of different genera). Examples of both types of parallel allozymic variation and mosaic evolution of isoenzymes, as well as their possible causes, are discussed. Homologous allozymic variation is shown to be induced by and during speciation. In some cases it may be inherited from the precursor species.

Each species is characterized by a set of monomorphic and polymorphic isoenzymes with a limited number (from one to four) of frequent alloenzymes. The limitedness of allozymic variants shared in the three *Triticaceae* genera is considered to suggest the existence of a specific preferential variation of protein genes (isoenzymes) to limited preferential allelic states (allozymes), predestinated by the molecular structure of genes and the species genomes. The definite variation to frequent alleles is thought to be induced at the periods of speciation followed by relative stability in the species gene pool. The indefinite variability is caused permanently by stochastic mutability. It accounts for the appearance of either rare neutral or adaptively significant allozymes. The latter will either be eliminated when harmful or increased in frequency when favourable by natural selection.