



О.Э. Костерин, О.О. Зайцева,  
В.С. Богданова

Род горох (*Pisum*) включает дикий переднеазиатский вид *P. fulvum*, агрегат разнообразных дикорастущих на территории Средиземноморья и культурных форм, объединяемых в вид *P. sativum*, и небольшой гомогенный вид *P. abyssinicum*, распространенный в культуре в Йемене и Эфиопии (возможно, независимо одомашненный подвид предыдущего). *P. fulvum* и *P. abyssinicum* отличаются от *P. sativum* несколькими хромосомными перестройками, также имеет место односторонняя несовместимость с последним за счет ядерно-цитоплазматического конфликта. Дикие представители *P. sativum* традиционно подразделялись на два таксона варьирующего ранга: «*elatius*» (высокорослые растения маквиса) – и «*syriacum*» = «*humile*» (низкорослые растения травянистых сообществ), однако это деление отражало лишь экологическую адаптацию. Н. Бен-Зеев и Д. Зохари показали, что они разделяются на два кариотипических класса, не совпадающих с экологическими, в одном из которых представлены только дикие формы, в другом – некоторые дикие и все культурные формы. Род *Pisum* интенсивно исследовался методами молекулярной филогении. *P. fulvum* и *P. abyssinicum* формируют собственные филогенетические ветви, культурные формы *P. sativum* также демонстрируют близость, однако дикие представители этого вида давали картину ранней филогенетической радиации, трудноинтерпретируемую без дополнительной информации.

Мы обнаружили простую систему из трех диморфных генов *cox1*, *rbcl* и *SCA* из трех клеточных геномов (см. рис. 1), аллельные замещения в которых оказались маркерами важных событий в истории расселения гороха по ареалу. Большинство из 108 исследованных образцов гороха имели одну из двух контрастных комбинаций аллелей трех названных локусов: 32 имели комбинацию А и 50 – комбинацию В (и это совпало с упомянутыми кариологическими классами). Поскольку локусы функционально не связаны, корреляция их аллельного состояния обусловлена историческими причинами. Найдены и более редкие комбинации аллелей, обозначенные как С и D (10 и 8 образцов). Комбинация А является предковой, поскольку ее имеют *P. fulvum* и *P. abyssinicum* и около трети (13 из 45) дикорастущих *P. sativum*. В таком случае аллельные комбинации превращались друг в друга в последовательности

## Филогеография дикорастущих представителей полевного гороха (*Pisum sativum* L.).

А → С → D – В за счет последовательных мутаций в трех генах. Культурные формы *P. sativum* несут почти исключительно комбинацию В.

Географическое распространение комбинаций показано на рис. 1. На этом основании предложен гипотетический сценарий истории вида *P. sativum*. Он возник в юго-восточном Средиземноморье (где присутствуют и два других вида) и исходно имел комбинацию А. Отсюда «линия А» распространилась на запад; образцы из Сардинии и Менорки могут представлять островные изоляты, оставшиеся от этой волны миграции (в течение плейстоцена уровень Средиземного моря колебался в широких пределах). В ходе миграции произошла мутация в гене *cox1*, превратившая комбинацию А в комбинацию С, носители которой распространены на юге Европы (плюс сомнительный образец из Эфиопии). Мутация в гене *rbcl* превратила комбинацию С в комбинацию D, которую мы находим в Испании, Египте, Сицилии, Турции. В черноморском регионе эта комбинация за счет мутации в гене *SCA* породила комбинацию В, которую несет дикий горох Тавро-Кавказского региона. В Малой Азии носители комбинации В встретились с носителями предковой комбинации А. Доместикации подверглись представители линии В.

Изученные мутации могут служить реперными точками в истории расселения дикого гороха по Средиземноморью и в филогенетическом анализе, который мы провели, используя в качестве объекта ген *His5* субтипа 5 гистона H1. Полученные филогенетические деревья не противоречат предложенному сценарию (рис. 2). Раньше всего обособляется ветвь *P. fulvum*, среди оставшегося материала мы видим многочисленные ветви с неясными филогенетическими отношениями, представленные в основном дикими формами *P. sativum*; среди них расположены кластер *P. abyssinicum* и мощная ветвь, включающая все культурные формы и часть диких форм *P. sativum*. Она представлена носителями комбинаций D и В (три исключения, возможно, связаны со вторичным обменом генами), тогда как остальное дерево представлено носителями комбинаций А (в том числе *P. abyssinicum* и *P. fulvum*) и С. Таким образом, мутации, связанные с образованием комбинации В, маркируют обособление внутри *P. sativum* филогенетической ветви, впоследствии давшей начало культурным формам.

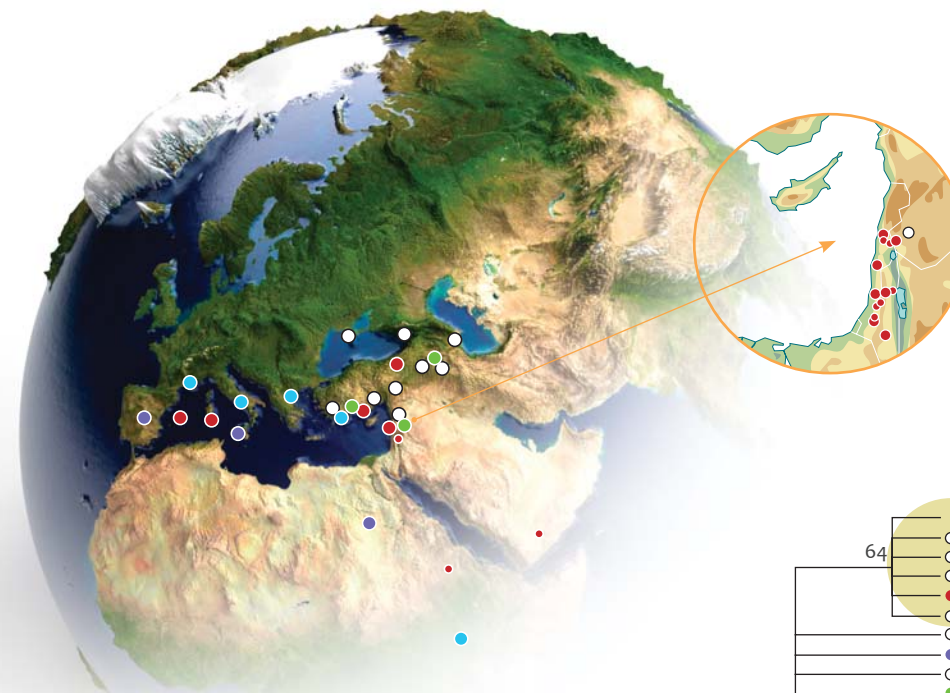


Рис. 1. Географическое распространение носителей различных комбинаций аллелей трех исследуемых генов (*SCA*, *rbcl*, *cox1*) среди дикорастущих представителей *Pisum sativum* L. (крупные круги), *P. fulvum* и культивируемых *P. abyssinicum* (мелкие круги).

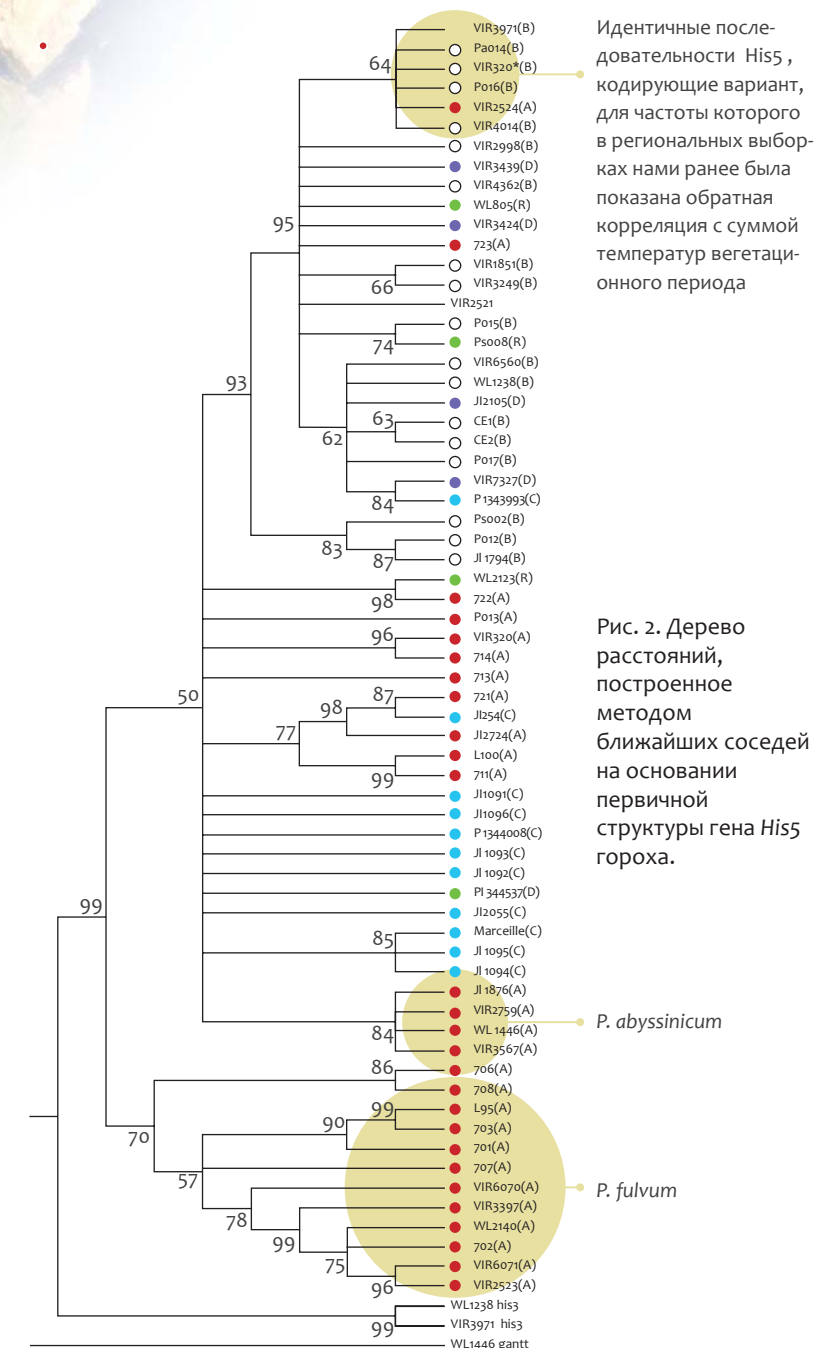
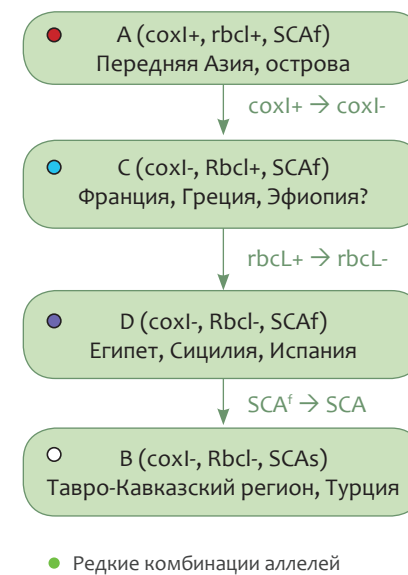


Рис. 2. Дерево расстояний, построенное методом ближайших соседей на основании первичной структуры гена *His5* гороха.