



УДК 582.542.1:581.15+577.21

Изменчивость и специфичность сибирских видов *Elymus transbaicalensis*, *E. komarovii*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis* (Poaceae) и некоторых морфологически отклоняющихся форм по гистону H1

А. В. Агафонов¹, Д. Е. Никонова (Герус)¹, Е. В. Шабанова (Кобозева)^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук», ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: agalex@mail.ru

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050, Россия.
E-mail: ekobozeva87@mail.ru

Ключевые слова: гистон H1, интрогрессия, микроэволюция, морфология, электрофорез белков, *Elymus*, Poaceae.

Аннотация. В результате протекания интрогрессивных и рекомбинационных процессов между видами рода *Elymus* L. в составе многих смешанных популяций появляются разные по численности совокупности морфологически отклоняющихся форм. С целью выявления уровней микроэволюционной дифференциации среди группы сибирских видов *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis* проведено исследование электрофоретической изменчивости гистона H1. Показано, что изменчивость *E. komarovii* в пределах Республики Алтай выше, чем у *E. transbaicalensis*, и некоторые биотипы *E. komarovii* идентичны по этому признаку большинству биотипов *E. transbaicalensis*. Морфологически отклоняющиеся формы *E. transbaicalensis* с нетипичными для этого вида гладкими нижними цветковыми чешуями и приближающиеся по этому признаку к *E. kronokensis* являются одним из морфотипов *E. transbaicalensis*. Биотипы *E. komarovii* из классического местообитания в Восточном Саяне оказались идентичными по гистону H1 некоторым биотипам из Горного Алтая, где предположительно расположен центр разнообразия *E. komarovii*. Наиболее изменчивым по составу субтипов гистона H1 в пределах Сибири является *E. sajanensis*. Это может быть связано с тем, что вид образован множеством изолированных высокогорных популяций, некоторые из которых имеют происхождение от местных форм *E. transbaicalensis*. Некоторые сибирские биотипы, соответствующие *E. sajanensis* и *E. kronokensis* из близких местообитаний, имели идентичные профили гистона H1. Это косвенно свидетельствует о том, что сибирские биотипы, морфологически близкие к дальневосточным биотипам *E. kronokensis*, филогенетически отдалены от последних и, возможно, заслуживают самостоятельного таксономического ранга.

The variability and specificity of the histone H1 among the Siberian species *Elymus transbaicalensis*, *E. komarovii*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis* (Poaceae) and some morphologically deviating forms

A. V. Agafonov¹, D. E. Nikonova (Gerus)¹, E. V. Shabanova (Kobozeva)^{1,2}

¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya st., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

² National Research Tomsk State University, Lenin st., 36, Tomsk, 634050, Russian Federation

Keywords: *Elymus*, histone H1, introgression, microevolution, morphology, Poaceae, protein electrophoresis.

Summary. As the result of introgression and genetic recombination between the species a number of morphologically deviating forms arises in many mixed populations of the genus *Elymus* L. The study of electrophoretic variability in histone H1 among Siberian species *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. kronokensis* and *E. sajanensis* to reveal microevolutionary levels of differentiation was carried out. It has been shown that the variation in *E. komarovii* was higher than in *E. transbaicalensis* in the Republic of Altai, and some biotypes *E. komarovii* were identical on this characteristic to the majority of biotypes of *E. transbaicalensis*. Morphologically deviating forms of *E. transbaicalensis* with atypical for this species glabrate lemmas and approximating on this character to *E. kronokensis* are just one of the morphotypes of *E. transbaicalensis*. The biotypes of *E. komarovii* from the classic habitat in the Eastern Sayan were identical by histone H1 to some biotypes from the Altai Mountains, where the center of diversity for *E. komarovii* is situated presumably. *E. sajanensis* is the most variable in a composition of histone H1 subtypes in Siberia. This may be due to the fact that the species is formed by a number of isolated Alpine populations, some of which are derived from local biotypes of *E. transbaicalensis*. Some Siberian biotypes corresponding to *E. sajanensis* and *E. kronokensis* from close habitats had identical profiles of histone H1. This indirectly suggests that Siberian biotypes which are similar morphologically to Far Eastern biotypes of *E. kronokensis* are distant phylogenetically from the last, and probably need to be relegated to independent taxonomic rank.

Введение

Род *Elymus* L. – самый крупный и широко распространенный род в трибе *Triticeae* Dum. семейства Poaceae Varnh. (Löve, 1984). Большинство видов аллополиплоидного рода *Elymus* – факультативные самоопылители. Нередкие события межвидовой гибридизации и последующие процессы интрогрессии, в результате которых образуется большое число локальных интрогрессивных форм, приводят к разногласию систематиков и, как следствие, заметным затруднениям в систематике таксонов. Это все чаще приводит к рассмотрению отдельных видовых комплексов с близкой морфологией, общим ареалом и экологией в составе одного таксона в широком понимании. Именно поэтому для построения филогенетически ориентированной системы таксонов наиболее актуальными остаются вопросы видовой специфичности и внутривидовой дифференциации.

На территории России некоторые виды северной бореальной флоры, такие как *E. kronokensis* (Ком.) Tzvelev, *E. sajanensis* (Nevski) Tzvelev, *E. hyperarcticus* (Polun.) Tzvelev и *E. vassiljevii* Czern. имеют признаки, характерные для комплекса скандинавских и североамериканских таксонов *Elymus alaskanus* (Scribn. et Merr.) Á. Löve s. l. (Diaz et al., 1999; Barkworth, 2007). Систематика этого комплекса является, на наш взгляд, наиболее неоднозначной и запутанной. Основными причинами существующих проблем можно назвать широчайший разрывный ареал в Северном полушарии, экологическую пластичность и высокий уровень морфологической изменчивости описанных таксонов. Главным различием между наиболее распространенными видами *E. kronokensis* и *E. sajanensis* является опушение нижних цветковых чешуй (НЦЧ) и

тип трихом члеников колосковой оси (ЧКО) (Peshkova, 1990). При этом признаки опушения листовых пластинок (ЛП) часто перекрываются.

Общая проблема микроэволюционных связей между *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev, *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev и видами комплекса *E. alaskanus* s. l. на территории России очерчена в публикации А. В. Агафонов и др. (Agafonov et al., 2002), где приведены данные о морфологической, биохимической и генетической специфичности включенных в исследование таксонов. Результаты гибридологического исследования показали, что внутри каждого из видов наблюдаются существенные различия по репродуктивной совместимости биотипов из разных географических точек. В частности, обнаружено, что уровни семенной фертильности некоторых межвидовых гибридов *E. komarovii* × *E. transbaicalensis* в F₁ были выше, чем в большинстве внутривидовых комбинаций *E. komarovii*, что свидетельствует о возможности свободной рекомбинации наследственного материала между особями двух видов. При внутривидовой гибридизации *E. transbaicalensis* из разных точек ареала (Agafonov, 2004) уровни половой совместимости оказались выше у растений из одного географического региона (например, из разных популяций, произрастающих на Алтае или в Красноярском крае) и ниже у растений с существенной географической дистанцией. Следует отметить, что на территории Горного Алтая был обнаружен морфологически отклоняющийся биотип *E. transbaicalensis* (АКУ-0422), сочетающий признаки «гладкие НЦЧ» и «мелкошиповатые ЧКО». Два этих признака не характерны для данного вида, но составляют основу для идентификации вышеупомянутого вида *E. kronokensis*.

Ранее было проведено исследование морфологической и электрофоретической изменчивости видов *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis*, произрастающих в смешанных популяциях Горного Алтая и Восточного Саяна (Gerus, Agafonov, 2007a, b). Методом SDS-электрофореза запасных белков эндосперма выявлена специфичность полипептидных спектров и отмечена возможность протекания интрогрессивных и рекомбинационных процессов между этими видами. Как следствие, в составе многих смешанных популяций появляются разные по морфологии и численности совокупности отклоняющихся форм (микрораспространения или отдельные особи), но типичные видовые формы из разных местообитаний только в незначительной степени отличаются друг от друга.

Было предположено, что дальневосточные и сибирские популяции *E. kronokensis* могут представлять собой разные эволюционные ветви, которые вполне соответствуют двум самостоятельным видам. При этом некоторые сибирские популяции *E. sajanensis* и *E. kronokensis* показали не только сходство по SDS-спектрам белков эндосперма, но и высокую репродуктивную совместимость (Kobozeva, Agafonov, 2016). Вероятно, в Сибири эти два вида образуют комплекс близкородственных популяций, хотя и достаточно дифференцированный по генотипической структуре. Диагностические признаки «наличие–отсутствие опушения НЦЧ и ЧКО» не являются фундаментальным основанием для самостоятельности *E. sajanensis* и *E. kronokensis*. По этой причине обозначение **сибирских** биотипов, формально относящихся к *E. kronokensis*, ниже будет помещено в кавычки, по меньшей мере, пока не доказано или не опровергнуто наше предположение. В целом, структура филогенетических и микроэволюционных отношений внутри группы таксонов (*E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. alaskanus* s. l.) в пределах территории России остается во многом неоднозначной (Agafonov et al., 1998, 2002; Sun et al., 1998; Diaz et al., 1999).

Гистонами называются низкомолекулярные белки, входящие в состав хроматина и участвующие в пространственной (структурно-функциональной) организации хромосом. Роль так называемых коровых гистонов (core histones) H2A, H2B, H3, H4 в образовании структуры хроматина и генной экспрессии в настоящее время известна относительно хорошо (Kornberg, Lorch, 1999; Jenuwein, Allis, 2002). Биологические функции линкерного лизинбогатого гистона H1 изучены

несколько слабее (Krech et al., 1999; Wierzbicki et al., 2005), особенно в свете их более высокого генетического полиморфизма (Jerzmanowski et al., 2000; Kasinsky et al., 2001). В период, предшествующий заметному сдвигу методических приемов в сторону анализа ДНК-маркеров, гистоны интенсивно изучались электрофоретически у ряда растительных объектов. В первую очередь исследовались генетические особенности и полиморфизм гистонов у важных народнохозяйственных культур, таких как кукуруза (Hurley, Stout, 1980; Ivanchenko et al., 1987), пшеница (Shkutina et al., 1977; Spiker, 1982), арабидопсис (Gantt, Lenvik, 1991) и некоторые бобовые (Berdnikov et al., 1992; Kosterin et al., 1994). Опубликована серия обзоров с описанием текущего понимания функций гистонов в клеточных процессах, включая регуляцию генов, клеточное деление и развитие (Rosa, Shaw, 2013; Over, Michaels, 2014). В последние годы было обнаружено несколько новых функций линкерного гистона H1, включая его роль в эпигенетическом регулировании, а также участия в регуляции репликации ДНК и репарационных механизмов (Fyodorov et al., 2018).

Лизинбогатые гистоны группы H1 являются наиболее изменчивыми среди гистонов; так мутации в некоторых участках их генетических последовательностей не элиминируются жестким отбором, как в коровых гистонах, и даже носят адаптивный характер (Berdnikov et al., 1992, 2003). Тем не менее электрофоретические профили гистона H1 характеризуются меньшим внутривидовым полиморфизмом по сравнению с белками запасного ряда (белки эндосперма и семядолей) и в ряде случаев проявляют большую или меньшую видоспецифичность как у растений, так и у животных (Beljaev, Berdnikov, 1985). Преимуществом гистонов H1 как генетических маркеров для целей таксономии является то, что с их помощью могут анализироваться растения на ранних стадиях онтогенеза. Это достаточно простой, удобный и достоверный метод выявления специфичности видов и их гибридов.

В данной работе ставилась цель – с помощью генетического маркера – гистона H1 оценить уровни микроэволюционной дифференциации среди группы сибирских видов *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis*, а также серии морфологически отклоняющихся форм (МОФ), по тем или иным признакам не соответствующим диагнозам видов.

Материалы и методы

В работе изучались образцы видов из коллекции Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук (ЦСБС СО РАН), а также образцы, собранные авторами на Алтае, в Бурятии, Туве и Красноярском крае в течение экспедиционных работ. В пределах восточной части Бурятии места сбора материала включали бассейн р. Оки, долины Китайских гольцов и Тункинского хребта, т. е. охватывали местонахождения типового материала *E. komarovii* и *E. sajanensis*. Для сравнительных исследований в культуре были выбраны формы как близкие по характеристикам к типовому материалу видов *E. komarovii*, *E. trans-*

baikalensis, *E. sajanensis*, *E. kronokensis*, так и некоторые МОФ.

Подробному морфологическому анализу подвергались популяционные выборки растений, собранные в смешанных популяциях Курайского и Северо-Чуйского хребтов Республики Алтай (Куюктанар, Талдура-1, Талдура-2, Актру и Укок), а также в местонахождениях Зур-Холбо, Гарган и Улзыта в Республике Бурятия (табл. 1). Данные о местах сбора образцов разных видов *Elymus* приведены в таблице 2. Происхождение и морфологические особенности всех МОФ, включенных в сравнительное изучение по изменчивости гистона Н1, приведены в таблице 3.

Таблица 1

Места сбора популяционных выборок изучаемых видов *Elymus* при совместном произрастании

Популяция	Местонахождение
Республика Алтай, Кош-Агачский р-н	
Куюктанар (AKU)	10 км на север от пос. Чаган-Узун, лог Куюктанар, 1815 м над ур. м. 50°09'47,0" с. ш. 88°19'03,2" в. д.
Актру (AKT)	Северо-Чуйский хр., ущелье Актру, граница леса и грунтовой дороги, 2061 м над ур. м. 50°06'31,1" с. ш. 87°48'11,6" в. д.
Талдура-1 (TAL-1)	17 км зап. пос. Бельгир предгорья Южно-Чуйского хр., песчано-галечный бер. р. Талдура, 2024 м над ур. м. 49°57'49,6" с. ш. 87°58'57,9" в. д.
Талдура-2 (TAL-2)	сев.-вост. отроги Южно-Чуйского хр., фрагменты смешанного леса в долине р. Талдура, 2169 м над ур. м. 49°57'24,7" с. ш. 87°58'22,5" в. д.
Укок (AUK)	пл. Укок, луговые склоны вдоль грунтовых дорог и галечник в долине р. Жумалы, 2135 м над ур. м. 49°33'32,5" с. ш. 87°58'27,1" в. д.
Республика Бурятия, Окинский р-н	
Зун-Холбо (ZUN)	Восточный Саян, предгорья Китайских гольцов, окр. пос. Зун-Холбо, 1672 м над ур. м. 52°10'05,5" с. ш. 100°57'34,9" в. д.
Гарган (GAR)	автотрасса на пос. Орлик, галечник у р. Гарган, 1610 м над ур. м. 52°05'56,8" с. ш. 100°23'00,3" в. д.
Улзыта (ULZ)	автотрасса на пос. Орлик, редколесье в долине р. Улзыта, 1595 м над ур. м. 52°11'31,7" с. ш. 100°20'10,3" в. д.

Примеч.: авторы сборов А. В. Агафонов и Д. Е. Герус (Никонова).

Таблица 2

Местонахождения отдельных образцов *Elymus komarovii*, *E. transbaikalensis*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis* и МОФ, включенных в сравнительное исследование

Код образца	Местонахождение и авторы сбора
<i>E. komarovii</i>	
ACH-8920	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, 8 км на юг по автотрассе от перевала Чике-Таман, горная тропа от р. Б. Ильгумень (А. Агафонов)
ATU-9931, ATU-9935	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, 6 км от пос. Курай, р. Тюте, лев. приток р. Чуи (Е. Костина)
GUK-9103	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, центр. часть Канской котловины, лиственничный лес (Н. Ермаков)
TUV-9113	Респ. Тува, Туранский р-н, вост. Часть Турано-Уюкской котловины, 4 км от устья р. Уюк, лиственничный лес (Н. Ермаков)
<i>E. transbaikalensis</i>	
SBI-0535	Красноярский край, Западный Саян, Усинский тракт, разнотравный луг в пойме р. Билелиг, 979 м над ур. м. 52°20'14,8" с. ш. 93°34'17,6" в. д. (А. Агафонов, Д. Герус)

Таблица 2 (окончание)

SCH-0501	Респ. Тува, Тес-Хемский р-н, галечник р. Шуурмак, 1042 м над ур. м. 50°44'19,1" с. ш. 095°18'50,6" в. д. (А. Агафонов, Д. Герус)
<i>E. sajanensis</i>	
ART-0202	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, зап. макросклон, верховья р. Карагай, лев. приток р. Бугузун, галечник по левому притоку, 2254 м над ур. м. 50°01'54,8" с. ш. 89°23'37,2" в. д. (И. Артемов)
<i>E. kronokensis</i>	
KES-9603	П-ов Камчатка, Быстринский р-н, южн. склон горы 600 м на сев. пос. Эссо, 627 м над ур. м. 55°55'56,7" с. ш. 158°41'16,5" в. д. (А. Агафонов, В. Salomon)
Морфологически отклоняющиеся формы (МОФ)	
GAC-0423	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, галечник на лев. бер. р. Катунь 10 км выше пос. Усть-Сема, 342 м над ур. м. 51°37'36,9" с. ш. 85°45'54,9" в. д. (А. Агафонов, Д. Герус)
SAU-0523	Красноярский край, Западный Саян, Усинский тракт, пойма р. Ус, 825 м над ур. м. N 52°29'10,3" с. ш. 93°26'27,7" в. д. (А. Агафонов, Д. Герус)
JAC-0101	Респ. Якутия-Саха, 30 км на северо-восток от г. Якутска (Н. Ермаков)
JAC-0102	

Таблица 3

Характеристика морфологически отклоняющихся форм (МОФ), включенных
в сравнительный анализ полиморфизма по гистону Н1

Код образца	Морфологические особенности	Предполагаемое генетическое происхождение образца
GAC-0423	Ости НЦЧ до 12 мм	Интрогрессивная форма между <i>E. transbaicalensis</i> и <i>E. komarovii</i>
АКТ-0417	Ости НЦЧ до 10 мм, расширяющиеся к верхушке КЧ	Интрогрессивная форма между <i>E. transbaicalensis</i> и <i>E. komarovii</i> или особая форма <i>E. komarovii</i>
АКТ-0408	Широкие мембраны КЧ, КЧ изнутри редко волосистые	МОФ <i>E. mutabilis</i>
АКТ-0627	Компактные фиолетово окрашенные колося, широкие мембраны КЧ, укороченные КЧ	Интрогрессивная форма между <i>E. transbaicalensis</i> и <i>E. sajanensis</i>
АКТ-0454	Промежуточные между <i>E. sajanensis</i> и <i>E. transbaicalensis</i> укороченные КЧ	Высокогорная форма <i>E. transbaicalensis</i>
АКУ-0409	Ости НЦЧ до 8 мм, волосистые сверху ЛП*	Промежуточная форма между <i>E. transbaicalensis</i> и <i>E. komarovii</i>
АКУ-0441 АКУ-0422 ТАЛ-0413	Удлиненные КЧ и гладкие НЦЧ	Промежуточные между <i>E. kronokensis</i> и <i>E. transbaicalensis</i>
АУК-9811	Ости НЦЧ до 8(10) мм	МОФ <i>E. komarovii</i>
ZUN-0501	Удлиненные ости НЦЧ до 8 мм	Промежуточная между <i>E. sajanensis</i> и <i>E. komarovii</i>
GAR-0519 ULZ-0509	–	Морфотипы, формально соответствующие <i>E. kronokensis</i>
SAU-0523	Выраженные мембраны КЧ и волосистые изнутри КЧ	Интрогрессивная между <i>E. mutabilis</i> и <i>E. transbaicalensis</i>
JAC-0101	Удлиненные КЧ и гладкие НЦЧ	Промежуточный между <i>E. kronokensis</i> и <i>E. transbaicalensis</i>

Примеч.: * в пределах Горного Алтая разновидность *E. transbaicalensis* var. *burjaticus* (Sipl.) Tzvelev с волосистыми сверху ЛП ранее никем не обнаружена.

При выделении гистона Н1 использовали унифицированную методику (Kosterin et al., 1994) с незначительной модификацией (Kostina, Agafonov, 2002). Навеску листа 40–50 мг гомо-

генизировали в 1,5 мл раствора, содержащего 0,15М NaCl, 2М р-р мочевины и 0,01 мМ раствор ингибитора протеаз фенилметилсульфонил-фторида (PMSF) в 100 мкл диметилсульфоксида

(DMSO). Полученный гомогенат центрифугировали 3–5 мин. при 2000 g и 0–4 °С. Осадок ресуспендировали в 200 мкл 5%-й хлорной кислоты (HClO₄) и центрифугировали. К супернатанту добавляли 1200 мкл ацетона, содержащего 0,5M H₂SO₄. Смесь выдерживали при –5 °С в течение нескольких часов. Выпавший белок осаждали центрифугированием и промывали чистым ацетоном. Осадок растворяли в 6 мкл 3%-го SDS-экстрагирующего буфера. Для разделения субтипов гистона Н1 из зеленых листьев использовали метод модифицированного SDS-электрофореза (Агафонов, Агафопова, 1992). На основе электрофореграмм гистона Н1 строили бинарную матрицу по присутствию (1) и отсутствию (0) компонента для каждого из изученных образцов. Кластерный анализ проводили с помощью программы STATISTICA (version 5.0). Построение

дендрограмм выполнено с использованием коэффициента Manhattan distance по методу «полной связи» (complete link) (Borovikov, 1998).

Результаты и их обсуждение

По литературным данным, основную часть белков, экстрагируемых 5%-й хлорной кислотой, должны составлять именно гистоны Н1 (Spiker, 1975; Shkutina et al., 1977; Rozov et al., 1986). В опыт были взяты 17 биотипов *E. komarovii* из разных точек Горного Алтая и Восточного Саяна в сравнении с выборочными образцами *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и сибирских биотипов, формально относящихся к *E. kronokensis* (рис. 1). Профили белков, расположенных в диапазоне молекулярных масс 33–43 кДа, были разделены на три условные группы субтипов.

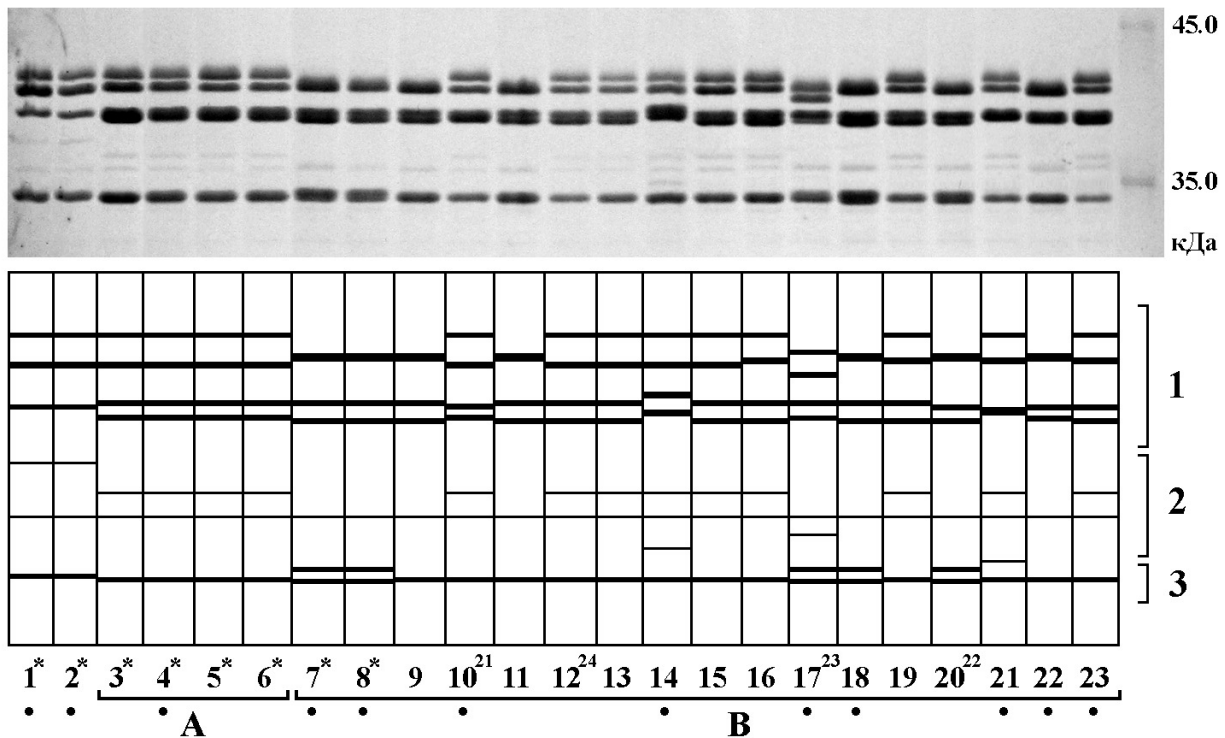


Рис. 1. Изменчивость гистона Н1 у горно-алтайских образцов *Elymus komarovii*, выявляемая в SDS-системе ПААГ электрофореза в сравнении с восточно-саянскими видами *Elymus* (отмечены звездочками). Надстрочные номера показывают образцы из рис. 4. Точками отмечены образцы, взятые в опыт по удлинённому пробегу (рис. 2): 1. МОФ *E. sajanensis* ZUN-0501; 2. *E. «kronokensis»* GAR-0519; А – *E. transbaicalensis*: 3. GAR-0504; 4. GAR-0506; 5. ZUN-0514; 6. ZUN-0511; В – *E. komarovii*: 7. GAR-0501; 8. ULZ-0503; 9. AUK-0633; 10. AUK-0632; 11. AUK-0649; 12. TAL-0644; 13. TAL-0635; 14. TAL-0646; 15. ATU-9935; 16. AKU-0414; 17. AKU-0416; 18. AKU-9820; 19. AKT-0424; 20. AKT-0411; 21. AKT-0417; 22. ACH-8920; 23. GUK-9103.

Применительно к изучаемым объектам нами сделаны следующие общие выводы:

1. Наименее подвижная и полиморфная группа 1, представленная у всех видов 3–4 полосами, образована субтипами гистона Н1 (группы обозначены на рис. 1);

2. Слабо выраженная, но отчетливая группа 2, представленная 1–3 полосами, также состоит из нескольких аллельных вариантов гистона Н1;

3. Ярко выраженная, но менее изменчивая группа 3, состоящая из 1–2 полос, может быть образована как гистонами Н1, так и близкими к

нему по растворимости в хлорной кислоте типами гистонов H2A и H2B.

Тем не менее для решения задач о внутривидовой и межвидовой микроэволюционной дифференциации и межвидовой интрогрессии наиболее важными являются взаимосвязанные вопросы полиморфизма и специфичности, поэтому нами будут учитываться все выявляемые субтипы, условно относящиеся к гистону H1. Небольшая погрешность в оценке степени совпадения спектров может быть вызвана тем, что некоторые субтипы состоят из 2–3 белков с близкими эффективными массами, не разделяемыми в заданных условиях одномерного электрофореза. Показанные ниже схемы распределения субтипов на спектрах построены на основе сравнения всех электрофоретических опытов по разделению гистона H1.

Проанализированные образцы *E. komarovii* из нескольких горно-алтайских популяций в сравнении с двумя образцами из Восточного Саяна показали высокий уровень полиморфизма по гистону H1. При этом два одинаковых между собой образца из Вост. Саяна (рис. 1, № 7 и 8) были

также схожи с горно-алтайскими образцами (№ 18 и 20). Наибольшие отличия по спектрам показали образцы № 10, 14, 17 и 21. Остальные образцы по субтипам группы 1 можно было разделить на 2 подгруппы: первую подгруппу составили образцы № 6–9, 11, 18, а вторую — образцы № 12, 13, 15 и 19. Взятые в сравнение восточно-саянские образцы *E. transbaicalensis* из популяций ZUN и GAR были полностью идентичны. Образцы МОФ *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* из этих же популяций также не отличались между собой по составу субтипов гистона H1.

Для более точного построения графических результатов и последующих матриц нами проводились дополнительные электрофоретические опыты на удлинённых гелевых блоках, но с меньшим числом выборочных образцов. Такого рода проверочные опыты дали возможность преодолеть некоторые затруднения в сравнении отдельных субтипов. В опыт, приведенный на рис. 2, нами были взяты экстракты наиболее отличающихся образцов *E. komarovii* из разных точек ареала в сравнении с образцами других таксонов и МОФ.

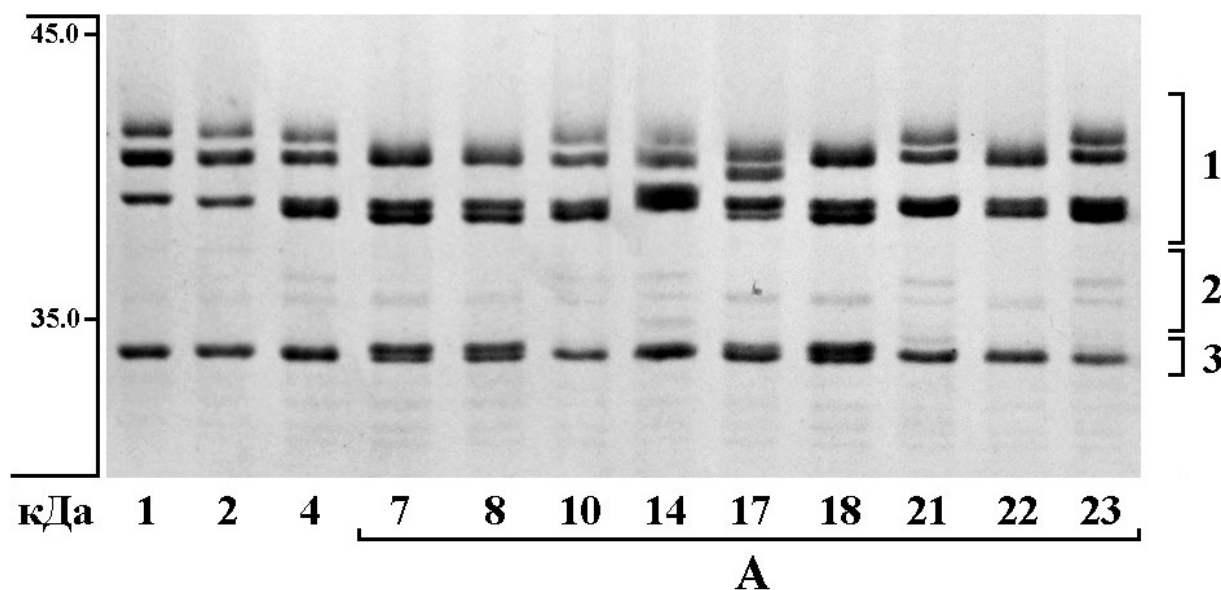


Рис. 2. Разделение субтипов гистона H1 у выборочных образцов *Elymus* (нумерация в соответствии с рис. 1) при использовании удлинённых гелевых блоков: 1. МОФ *E. sajanensis* ZUN-0501; 2. *E. «kronokensis»* GAR-0519; 4. *E. transbaicalensis* GAR-0506; А – *E. komarovii*: 7. GAR-0501; 8. ULZ-0503; 10. AUK-0632; 14. TAL-0646; 17. AKU-0416; 18. AKU-9820; 21. AKT-0417; 22. ACH-8920; 23. GUK-9103.

Для уточнения количественных различий между проанализированными образцами нами был проведен кластерный анализ. На дендрограмме, построенной по методу «полной связи», можно выделить три наиболее обособившихся кластера (рис. 3).

В первый кластер были объединены саянские образцы *E. «kronokensis»* и МОФ *E. sajanensis*, абсолютно не отличающиеся между собой по составу субтипов гистона H1. Во второй кластер с несколькими кладами были объединены идентичные между собой саянские образцы *E. trans-*

baicalensis и некоторые алтайские образцы *E. komarovii*. При этом саянским биотипам *E. transbaicalensis* был также идентичен алтайский *E. komarovii* АУК-0632 с плато Укок. Другие клады в этом кластере составляли алтайские образцы из нескольких популяций, уровень различий между

этими образцами варьировал от 0 до 7. В третий кластер объединились два саянских и шесть алтайских образцов *E. komarovii*. Различия составляли от 0 до 11, т. е. этот кластер был наиболее гетерогенный по гистону Н1.

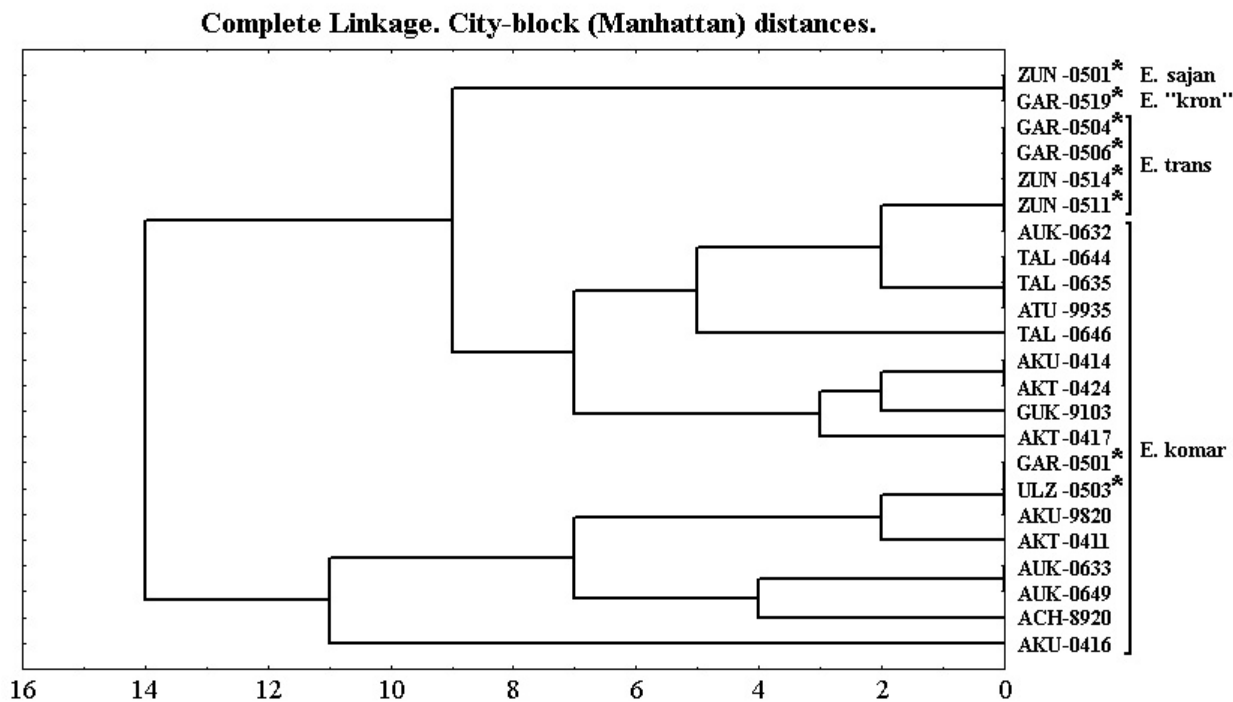


Рис. 3. Дендрограмма, построенная по методу «полной связи» на основе данных по субтипам гистона Н1 у горно-алтайских образцов *Elymus komarovii* в сравнении с восточно-саянскими видами *Elymus* (рис. 1). Шкала показывает уровень различий.

Таким образом, восточно-саянские образцы *E. «kronokensis»* и МОФ *E. sajanensis* не отличались друг от друга по гистону Н1. Это косвенно подтверждает наше предположение, что в Восточном Саяне в пределах Западной Бурятии морфологическая форма *E. «kronokensis»* по происхождению является одной из отклоняющихся форм, близких к *E. sajanensis* и несущей признак «гладкие НЦЧ». Алтайские образцы *E. komarovii* показали значительный уровень полиморфизма по гистону Н1, а один из них (АКУ-9820) был тождественен по составу субтипов двум саянским – GAR-0501 и ULZ-0503.

В сравнительный опыт были взяты образцы «чистых» видов и МОФ из Горного Алтая. Большую их часть составляли морфологически идентифицированные биотипы *E. transbaicalensis* (рис. 4, выборка В), почти все из них были идентичны между собой. Они же совпадали по составу субтипов с образцами *E. «kronokensis»* (А) и нескольких МОФ, близких к *E. komarovii* (4, 5) и *E. transbaicalensis* (6). Эта группа пред-

ставлена особями из четырех разных хребтов южной части Республики Алтай и одной длинноостой МОФ GAC-0423 из поймы р. Катунь в окр. пос. Усть-Сема.

Отличия от этой группы показали только четыре образца *E. transbaicalensis* под номерами в опыте 14, 17, 18, 20, из которых три произрастали в обширной гетерогенной популяции ущелья р. Актру Северо-Чуйского хребта. Два образца АКТ-0630 и АКТ-0627 не отличались между собой по составу компонентов и только имели дополнительный более низкомолекулярный субтип. Растение МОФ АКТ-0408 значительно отличалось по составу субтипов. Все особи, выращенные из семян этого образца, имели некоторые морфологические отклонения от типичных экземпляров *E. transbaicalensis* (редко волосистые внутренние поверхности КЧ и удлиненные ости НЦЧ до 4–5 мм), но при этом были с нормальной семенной фертильностью. Незначительные отличия по ОЭП двух субтипов показал образец МОФ АКТ-0417, а образец *E. transba-*

icalensis AKU-0655 отличался от двух других из этого местообитания двумя верхними субтипами. Кроме того, у него отсутствовал один из минорных субтипов группы 3. Более тщательный анализ морфологии колосьев показал, что большинство исходных биотипов МОФ имели, вероятнее всего, интрогрессивное происхождение.

На основе данного опыта можно предположить, что в пределах Горного Алтая *E. transbaicalensis* имеет относительно низкую изменчивость по гистону H1. На основе морфологических признаков образцы, идентифицированные нами как *E. «kronokensis»*, на Алтае, видимо, представляют собой одну из форм *E. transbaicalensis* с голыми и гладкими НЦЧ. Взятые в этот опыт образцы *E. komarovii* из четырех разных популяций показали большие или меньшие различия между собой (рис. 4, выборка С).

Построенная дендрограмма продемонстрировала количественное распределение образцов по кластерам (рис. 5). Отдельный, самый крупный кластер образовали образцы *E. transbaicalensis* из популяций TAL, AUK, AKU, *E. «kronokensis»* из популяций TAL, AKU и три МОФ. Уровень

различий в этой кладе был равен нулю. В этом же кластере чередовались образцы *E. transbaicalensis*, *E. komarovii* и МОФ АКТ-0417 по мере убывания сходства.

Два образца *E. komarovii* и образец *E. transbaicalensis* AKU-0655 кластеризовались отдельно. Уровень различий в кладе между этими образцами от 7 до 10. То есть образцы *E. komarovii* не показали какого-либо объединенного кластера. Наиболее удаленным от всех на уровне 16 ед. был образец АКТ-0408, являющийся морфологически промежуточным между *E. transbaicalensis* и *E. mutabilis*.

Поскольку гистон H1 показал относительно меньшую вариабельность, чем белки эндосперма, для дальнейшего уточнения сходства и различий нам представилось целесообразным сравнить между собой выборочные образцы видов и МОФ из отдаленных местонахождений (Восточного Саяна, Республик Алтай, Саха (Якутия) и Тува) и образец *E. kronokensis* с п-ва Камчатка, собранный недалеко от классического места произрастания (рис. 6). Кроме того, в этот опыт были взяты растения, выращенные из семян ге-

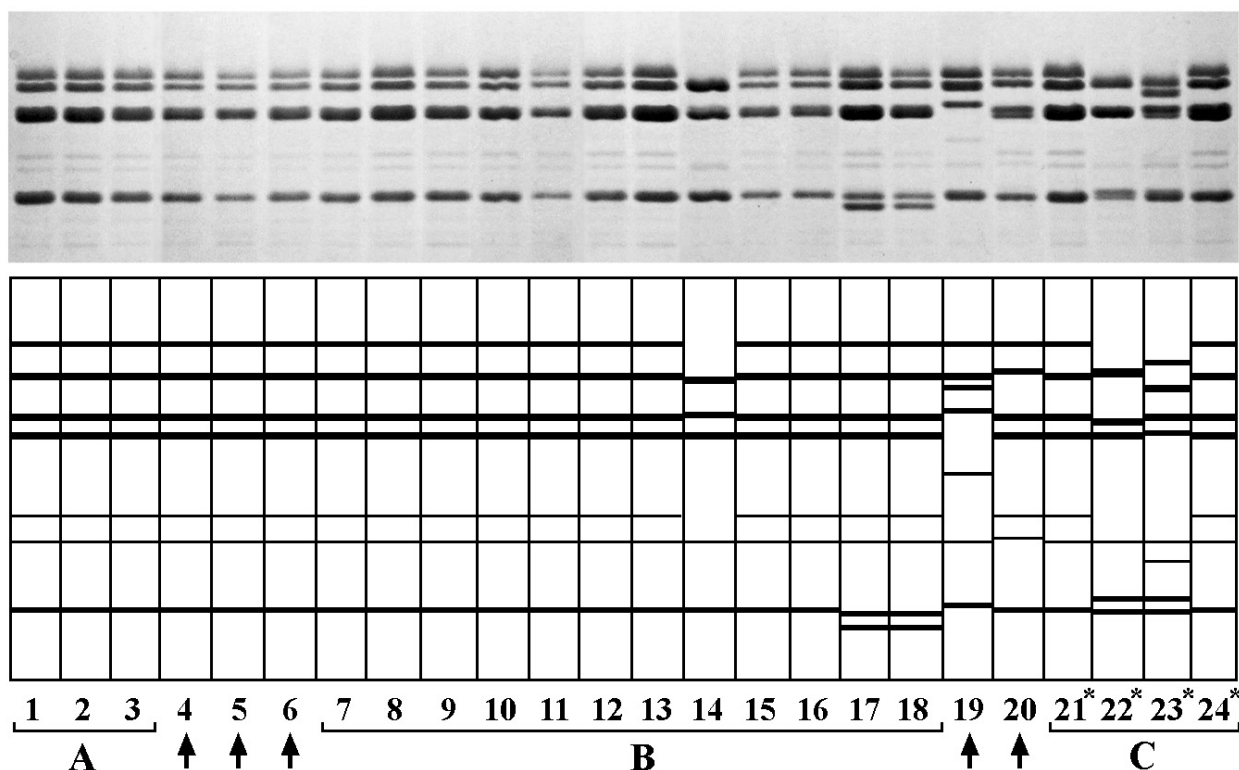


Рис. 4. Изменчивость гистона H1 у горно-алтайских видов *Elymus* и некоторых МОФ, выявляемая в SDS-системе ПААГ электрофореза. Звездочками отмечены образцы, показанные на рис. 1. Стрелками показаны МОФ: А – *E. «kronokensis»*: 1. TAL-0413; 2. AKU-0441; 3. AKU-0422; В – *E. transbaicalensis*: 7. TAL-0403; 8. TAL-0404; 9. TAL-0625; 10. TAL-0426; 11. AUK-0641; 12. AUK-0643; 13. AKU-0451; 14. AKU-0655; 15. AKU-0657; 16. GAC-0423; 17. АКТ-0630; 18. АКТ-0627; С – *E. komarovii*: 21. АУК-0632; 22. АКТ-0411; 23. АКУ-0416; 24. TAL-0644. МОФ: 4. АУК-9811; 5. АКУ-0409; 6. АКТ-0454; 19. АКТ-0408; 20. АКТ-0417.

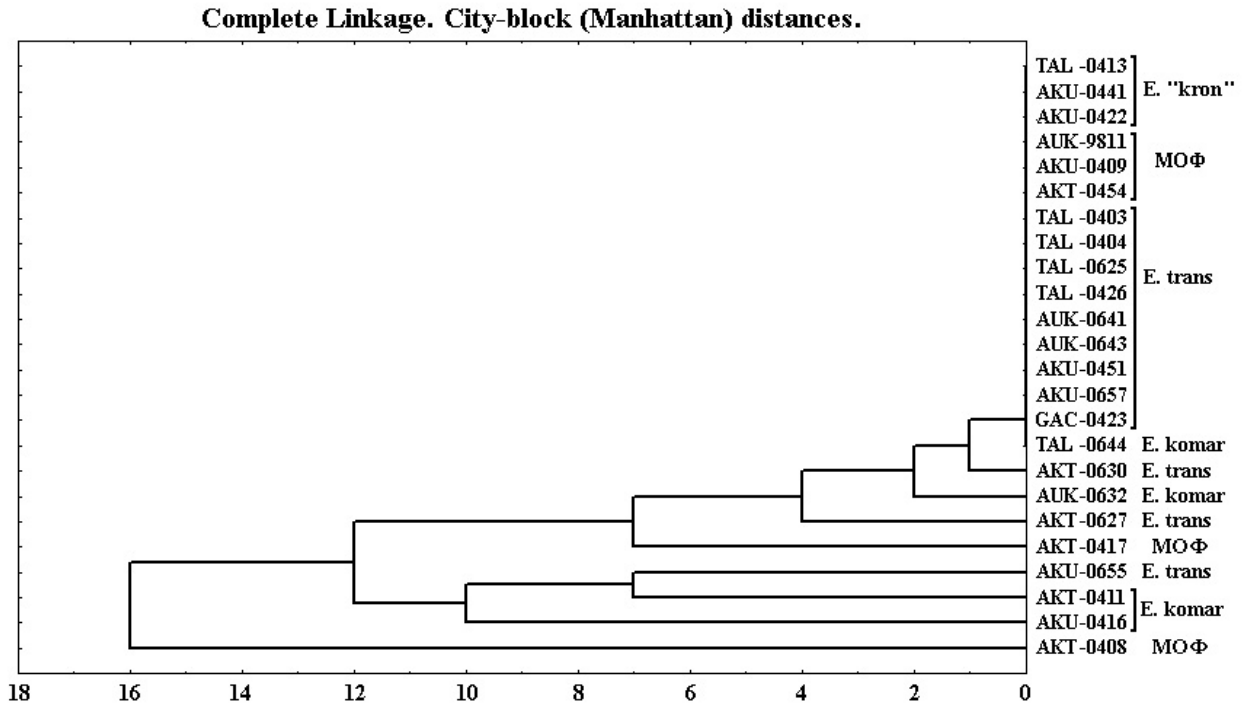


Рис. 5. Дендрогрaмма, построенная по методу «полной связи» на основе данных по составу субтипов гистона Н1 у горно-алтайских видов *Elymus* и некоторых МОФ (см. рис. 4).

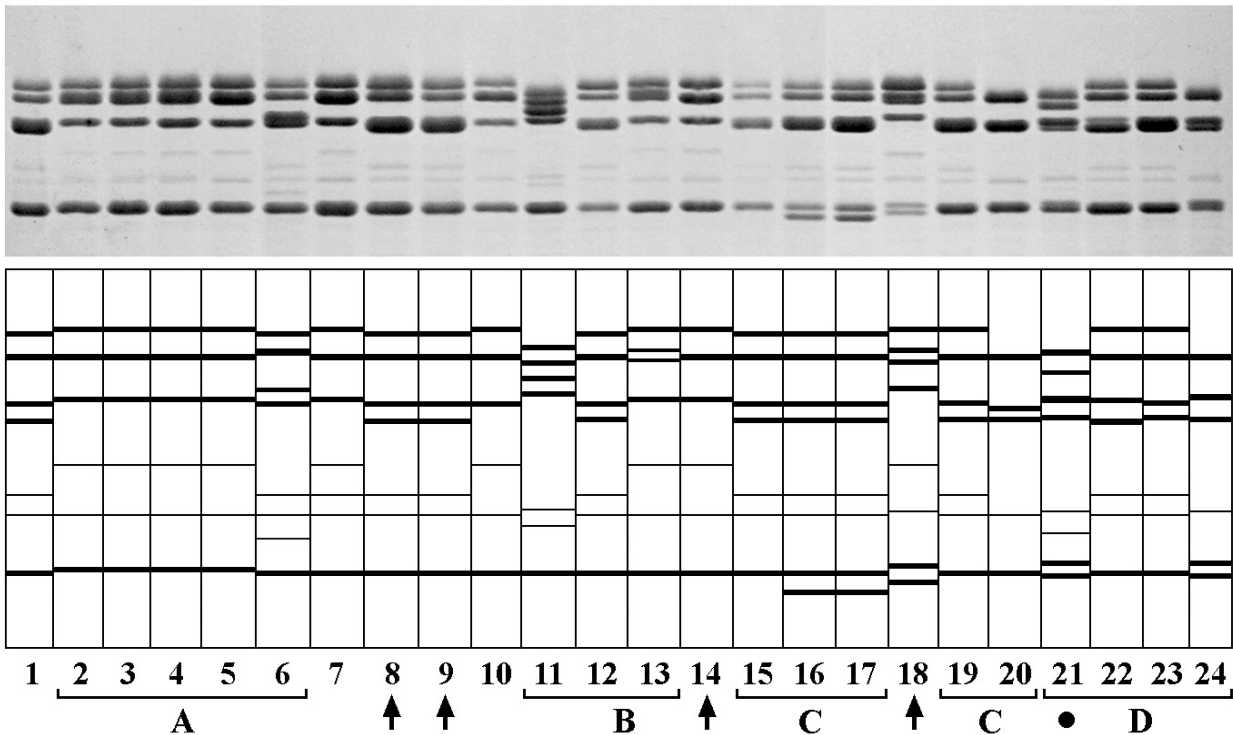


Рис. 6. Изменчивость гистона Н1 у южно-сибирских и якутских (8-9) видов *Elymus*, выявляемая в SDS-системе ПААГ электрофореза, в сравнении с камчатским образцом *E. kronokensis* (10). Точкой отмечен образец *E. komarovii* AKU-0416, взятый в предыдущий опыт (рис. 4), стрелками отмечены разные МОФ: 1. МОФ *E. transbaicalensis* TAL-0413; А – гетерогенная популяция TAL-2, образованная морфотипами *E. «kronokensis»* (2–3) и *E. «sajanensis»* (4–6); 2. TAL-0601; 3. TAL-0602; 4. TAL-0621; 5. TAL-0622; 6. TAL-0639; 7. *E. «kronokensis»* ULZ-0509; 8. МОФ JAC-0101; 9. МОФ JAC-0102; 10. *E. kronokensis* KES-9603; В – *E. sajanensis*: 11. ART-0202; 12. AKT-0628; 13. TAL-0625; 14. МОФ ZUN-0501; С – *E. transbaicalensis*: 15. AUK-0642; 16. AKT-0645; 17. AKT-0630; 18. МОФ SAU-0523; 19. SBI-0535; 20. SCH-0501; D – *E. komarovii*: 21. AKU-0416; 22. AKU-0656; 23. AUK-0635; 24. TUV-9113.

терогенной популяции **TAL-2** (дол. р. Талдура, Южно-Чуйский хр.). Эта популяция содержала три группы отчетливо различающихся морфотипов. Кроме особей с щетинистыми и волосистыми НЦЧ и щетинистыми ЧКО, характерных для *E. sajanensis*, в сборах присутствовали особи с гладкими НЦЧ и мелкошиповатыми ЧКО. Именно такими признаками обладает другой бореальный вид *E. kronokensis*.

Для сравнения между собой выборочных биотипов из популяции TAL-2, близких к *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* мы также включили образец *E. «kronokensis»* TAL-0413, произрастающий недалеко от этих популяций и собранный в 2004 г. Анализ гистона H1 показал, что из шести изученных образцов TAL-2 четыре имели одинаковый состав субтипов независимо от морфологии колосьев. Наибольшее сходство этой популяции проявилось с *E. «kronokensis»* ULZ-0509 (различие по одному субтипу, вероятно, аллельному) и, несколько меньшее, с *E. kronokensis* KES-9603 (различие по двум субтипам). Образец TAL-0639, близкий к *E. sajanensis*, резко отличался по составу субтипов от других образцов из популяции TAL-2. Примененные ранее критерии микроэволюционной обособленности для данной популяции, а также моногенный характер наследования альтернативной пары признаков «гладкие–волосистые НЦЧ» позволили предположить существование в нише TAL-2 нового обособленного вида рода *Elymus* (Agafonov et al., 2015). В настоящее время это предположение проверяется комплексными методами биосистематики.

Дендрограмма (рис. 7) демонстрирует отделение кластера, включающего преимущественно особи из группы *E. komarovii* – *E. transbaicalensis* – *E. sajanensis* от другой части дендрограммы, содержащей особи группы *E. sajanensis* – «*E. kronokensis*», а также истинный образец *E. kronokensis* KES-9603 с п-ва Камчатка.

Якутский образец МОФ *E. «kronokensis»* JAC-0101 абсолютно совпадал по составу субтипов с образцом *E. transbaicalensis* JAC-0101 из близкого местообитания. Эти же два образца были идентичны с некоторыми с горно-алтайскими образцами *E. transbaicalensis*. Это может свидетельствовать о филогенетической близости южно-сибирских популяций *E. transbaicalensis* и якутских МОФ. Все взятые в опыт образцы *E. sajanensis* различались между собой, особенно образец из Горного Алтая ART-0202 (хр. Чихачева). Примечательно, что образец АКТ-0628,

отнесенный нами к *E. sajanensis*, полностью совпал с *E. transbaicalensis* AUK-0642. Это косвенно подтверждает наше предположение, что высокогорный вид *E. sajanensis* представляет собой совокупность различающихся между собой эволюционных ветвей, берущих начало от местных форм *E. transbaicalensis*. Между образцами последнего наибольшие отличия показал образец *E. transbaicalensis* SCH-0501 из предгорий хр. Восточный Танну-Ола в Республике Тува, подтверждая микроэволюционную значимость географической изоляции. Основные отличия тувинского образца *E. komarovii* TUV-9113 от взятых в сравнение алтайских лежали в группе 1 гистона H1.

Таким образом, анализ созданных матриц и построение дендрограмм позволили сделать ряд следующих выводов и предположений относительно филогенетических взаимоотношений изученных видов:

1. Изменчивость *E. komarovii* по гистону H1 в пределах Горного Алтая выше, чем у *E. transbaicalensis*;

2. Некоторые биотипы *E. komarovii* идентичны по этому признаку большинству горно-алтайских биотипов *E. transbaicalensis*;

3. Горно-алтайские МОФ с нехарактерными для *E. transbaicalensis* гладкими НЦЧ и уклоняющиеся по этому признаку к *E. kronokensis* являются одним из морфотипов *E. transbaicalensis*;

4. Для биотипов *E. komarovii* из классического местообитания в Восточном Саяне характерны типы спектров, идентичные по составу субтипов некоторым биотипам из Горного Алтая. Учитывая высокую плотность горно-алтайских популяций *E. komarovii* по сравнению с обнаруженными восточно-саянскими, можно предположить, что центр разнообразия этого вида расположен именно в пределах Горного Алтая;

5. Наиболее изменчивым по составу субтипов гистона H1 как в пределах Горного Алтая, так в Сибири в целом, является *E. sajanensis*. Это может быть в первую очередь связано с тем, что вид образован множеством изолированных высокогорных популяций, некоторые из которых имеют происхождение от местных форм *E. transbaicalensis*.

6. Ряд сибирских биотипов, соответствующих парам *E. sajanensis* – *E. «kronokensis»* (образцы ZUN-0501 – GAR-0519 и TAL-0601 – TAL-0621), из близких местообитаний имеют идентичные профили гистона H1. Анализ созданных гибридов среди названных пар в поколениях F₁ и F₂

Complete Linkage. City-block (Manhattan) distances.

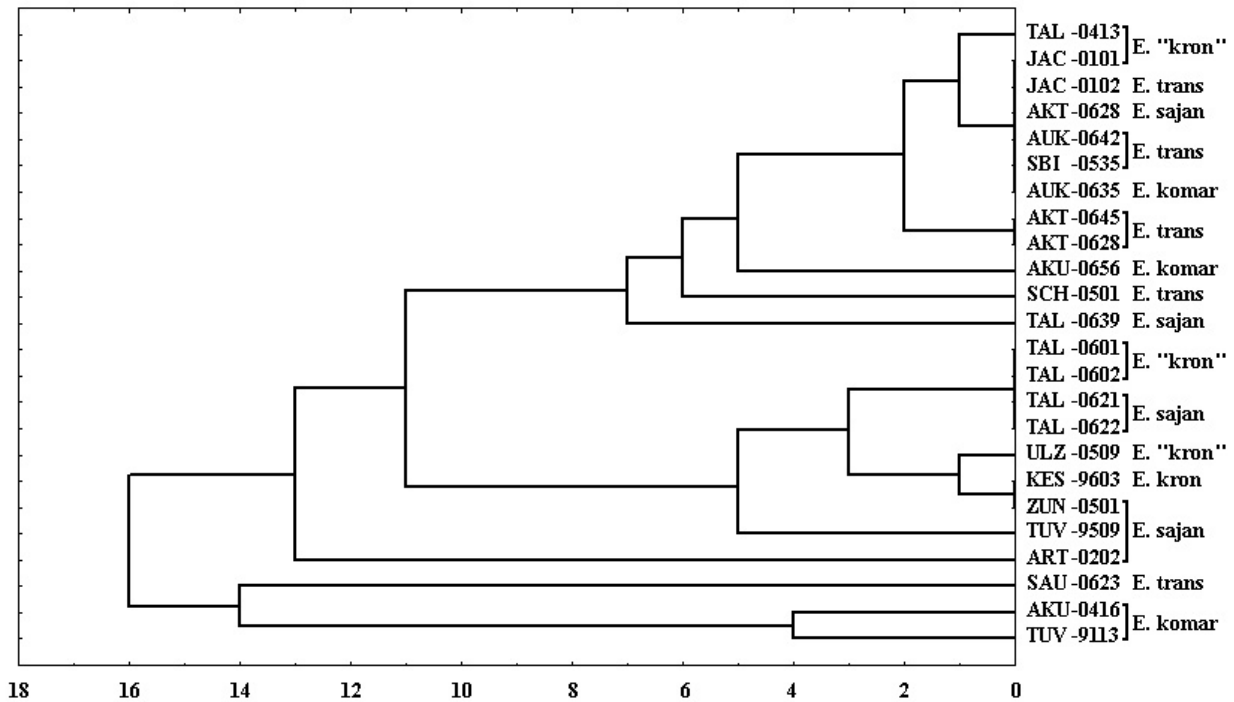


Рис. 7. Дендрогрaмма, построенная по методу «полной связи» на основе данных по составу субтипов гистона H1 среди образцов исследуемых видов *Elymus* и МОФ из разных местонахождений (см. рис. 6).

показал моногенный характер наследования различительных признаков «гладкие–волосистые НЦЧ». Этот факт подтверждает наше предположение, что сибирские биотипы, близкие по диагностическому признаку к дальневосточным биотипам *E. kronokensis*, филогенетически отдалены от последнего и, возможно, заслуживают самостоятельного таксономического ранга.

7. В целом, полученные данные по вариабельности гистона H1 не соответствуют существующей системе таксонов в отношении видовой специфичности. Природные популяции видов даже в пределах относительно узкого ареала Горного Алтая распадаются на совокупности биотипов, состоящие из разных видов, в то время как такие виды, как *E. sajanensis* и *E. komarovii* образуют в высшей степени полиморфные комплексы. Как было показано при изучении изменчивости запасных белков эндосперма (Gerus, Agafonov, 2007a, b), при совместном произрастании даже у видов с преимущественным самоопылением permanently протекают процессы гибридизации и межвидовой интрогрессии. Эти микроэволюционные события наряду с мутаге-

незом и естественным отбором удачных комбинаций не только обогащают генофонд каждого из видов, но и затушевывают межвидовые границы, осложняя применение традиционных методов видовой идентификации.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами» (№ гос. регистрации: АААА-А17-117012610051-5) при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-04-00747, 18-04-01030).

При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534. Авторы выражают благодарность сотрудникам Горно-Алтайского ботанического сада (пос. Камлак, Республика Алтай) за помощь в проведении экспедиционных исследований.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

Agafonov A. V. 2004. Intraspecific structure and reproductive relationships between *Elymus mutabilis* and *E. transbaicalensis* (Poaceae) in Southern Siberia from the viewpoint of taxonomical genetics. *Rus. J. Genetics* 40(11): 1229–1238.

Agafonov A. V., Agafonova O. V. 1992. SDS-electrophoresis of endosperm protein in *Elymus* L. species with different genomic constitution. *Sib. Biol. Zhurn.* 3: 7–12 [In Russian]. (**Агафонов А. В., Агафонова О. В.** SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода Пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой // Сиб. биол. журн., 1992. Вып. 3. С. 7–12).

Agafonov A. V., Ilyushko M. V., Salomon B., Diaz O., von Bothmer R. 2002. Biosystematic study of *Elymus komarovii* (Poaceae) and its relationships with morphologically close taxa *E. transbaicalensis* and *E. alaskanus* s. l.

In: *Problemy botaniki Juzhnoy Sibiri i Mongolii [Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia: Proceedings of the I international scientific and practical conference]*. AzBuKa, Barnaul, 83–95 pp. [In Russian]. (**Агафонов А. В., Илюшко М. В., Саломон Б., Диас О., фон Ботмер Р.** Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (Poaceae) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alaskanus* s. l. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы I междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2002. С. 83–95. URL: <http://elibrary.asu.ru/xmlui/bitstream/handle/asu/408/read.7book?sequence=1&isAllowed=y>

Agafonov A. V., Salomon B., Kostina E. V., Diaz O. 1998. Biosystematic relationships between *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. and related species. *Triticeae III*. Ed. A. A. Jaradat. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, 77–84 pp.

Barkworth M. E., Cambell J. J. N., Salomon B. 2007. *Elymus* L. In: *Flora of North America*. Vol. 24. Oxford University Press, New York & Oxford, 288–343 pp.

Beljaev A. I., Berdnikov V. A. 1985. Intraspecific polymorphism of a histone in wild-growing species of legumes. *Russian journal of genetics* 21(4): 605–613 [In Russian]. (**Беляев А. И., Бердников В. А.** Внутривидовой полиморфизм гистона дикорастущих видов бобовых // Генетика, 1985. Т. 21, № 4. С. 605–613).

Berdnikov V. A., Bogdanova V. S., Gorel F. L., Kosterin O. E., Trusov Yu. A. 2003. **Borovikov V. P.** 1998. *Populyarnoye vvedeniye v programmu STATISTICA [Popular introduction into the program STATISTICA]*. Компьютер-Press, Moscow, 267 pp. [In Russian]. (**Боровиков В. П.** Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.).

Berdnikov V. A., Bogdanova V. S., Gorel F. L., Rozov S. M. 1992. Territorial distribution of histone H1 alleles in a population of *Vicia unijuga* A. Br. formed after urbanization of natural habitat. *Can. J. Bot.* 70: 1591–1595. **Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von.** 1999. Genetic variation and differentiation in Nordic populations of *Elymus alaskanus* (Scrib. ex Merr.) Löve (Poaceae). *Theor. Appl. Genet.* 99: 210–217.

Fyodorov D. V., Zhou B. R., Skoultchi A. I., Bai Y. 2018. Emerging roles of linker histones in regulating chromatin structure and function. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 19(3): 192–206. DOI: 10.1038/nrm.2017.94

Gantt J. S., Lenvik T. R. 1991. *Arabidopsis thaliana* H1 histones. Analysis of two members of a small gene family. *Eur. J. Biochem.* 202: 1029–1039.

Gerus D. E., Agafonov A. V. 2007a. Evidence of interspecific introgression in compound populations of *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (Triticeae: Poaceae) and some morphologically similar species in Altai Mountains. *Sib. botan. vestnik [Siberian botanical reporter: electronical journal]* 2(1): 17–25 [In Russian]. (**Герус Д. Е., Агафонов А. В.** Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (Triticeae: Poaceae) и некоторых морфологически близких видов Горного Алтая // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал, 2007а. Т. 2, вып. 1. С. 17–25). URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>

Gerus D. E., Agafonov A. V. 2007b. Endosperm proteins as markers of interspecific introgression in compound populations of *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* and *E. «kronokensis»* (Triticeae: Poaceae) in the Eastern Sayan. *Sib. botan. vestnik [Siberian botanical reporter: electronical journal]* 2(2): 33–42 [In Russian]. (**Герус Д. Е., Агафонов А. В.** Белки эндосперма – маркеры межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* (Triticeae: Poaceae) Восточного Саяна // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал, 2007б. Т. 2, вып. 2. С. 33–42). URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i3.pdf>

Hurley C. K., Stout J. T. 1980. Maize histone H1, a partial structural characterization. *Biochemistry* 19: 410–416.

Ivanchenko M., Georgieva E., Uschewa A., Avramova Z. 1987. A study on the heterogeneity of histone H1 from dry maize embryos. *Eur. J. Biochem.* 162: 339–344.

Jenuwein T., Allis C. D. 2002. Translating the histone code. *Science* 293: 1074–1080.

Jerzmanowski A., Przewlaka M., Grasser K. D. 2000. Linker histones and HMG1 proteins of higher plants. *Plant Biology* 2: 586–597.

Kasinsky H. E., Lewis J. D., Dacks J. B., Austio J. 2001. Origin of H1 linker histones. *FASEB J.* 15: 34–41.

Kobozeva E. V., Agafonov A. V. 2016. Reproductive relations between taxa of an Asian part of Russia *Elymus kronokensis* and *E. sajanensis* close to the North American complex *E. alaskanus* s. l. (Poaceae: Triticeae). In: *Sokhraneniye raznoobraziya rastitelnogo mira v botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost, perspektivy [Conservation of plant diversity in botanical gardens: traditions, current situation and future: proceedings of international conference dedicated to the 70-th anniversary of Central Siberian Botanical Garden SB RAS]*. Novosibirsk, 147–150 pp. [In Russian]. (**Кобозева Е. В., Агафонов А. В.** Репродуктивные отношения между таксонами азиатской части России

Elymus kronokensis и *E. sajanensis*, близкими к северо-американскому комплексу *E. alaskanus* s. l. (Poaceae: Triticeae) // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: Материалы междунар. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (1–8 августа 2016 г., Новосибирск). Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2016. С. 147–150).

Kornberg R. D., Lorch Y. 1999. Twenty-five years of the nucleosome, fundamental particle of the eukaryote chromosome. *Cell* 98: 285–294.

Kosterin O. E., Bogdanova V. S., Gorel F. L., Rozov S. M., Trusov Yu. A., Berdnikov V. A. 1994. Histone H1 of the garden pea (*Pisum sativum* L.): composition, developmental changes, allelic polymorphism and inheritance. *Plant Science* 101: 189–202.

Kostina E. V., Agafonov A. V. 2002. Electrophoretic study of polymorphism of grain storage proteins and histone H1 in *Elytrigia repens* (Poaceae). *Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg)* 87(3): 106–115 [In Russian]. (**Костина Е. В., Агафонов А. В.** Изменчивость запасных белков и гистона H1 у *Elytrigia repens* по данным электрофореза // Бот. журн., 2002. Т. 87, № 3. С. 106–115).

Krech A. B., Wulff D., Grasser K. D., Feix D. 1999. Plant chromosomal HMG1/Y proteins and histone H1 exhibit a protein domain of common origin. *Gene* 230(1): 1–5.

Löve A. 1984. Conspectus of the *Triticeae*. Feddes Repert. 95: 425–521.

Over R. S., Michaels S. D. 2014. Open and closed: the roles of linker histones in plants and animals. *Mol. plant.* 7(3): 481–491. DOI: 10.1093/mp/sst164

Peshkova G. A. 1990. *Elymus* L. In: *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Vol. 2. 17–32 pp. [In Russian]. (**Пешкова Г. А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Т. 2. Новосибирск, 1990. С. 17–32).

Rosa S., Shaw P. 2013. Insights into chromatin structure and dynamics in plants. *Biology* 2(4): 1378–1410. DOI: 10.3390/biology2041378

Rozov S. M., Bogdanova V. S., Berdnikov V. A. 1986. Differences in chromosomal localization of genes encoding pea H1 histone fractions. *Russian journal of genetics* 22(8): 2159–2167 [In Russian]. (**Розов С. М., Богданова В. С., Бердников В. А.** Различия в хромосомной локализации генов, кодирующих фракции гистона H1 гороха // Генетика, 1986. Т. 22, № 8. С. 2159–2167).

Shkutina F. M., Jakubov L. A., Berdnikov V. A. 1977. Subfractional composition of lysine-rich histone H1 under conditions of gene interaction in the tribe Triticinae. *Russian journal of genetics* 13(9): 1517–1523 [In Russian]. (**Шкутина Ф. М., Якубов Л. А., Бердников В. А.** Субфракционный состав лизин-богатого гистона H1 в условиях генного взаимодействия в трибе *Triticinae* // Генетика, 1977. Т. 13, № 9. С. 1517–1523).

Spiker S. 1975. An evolution comparison of plant histones. *Biochem. and Biophys. Acta* 400: 461.

Spiker S. 1982. Histone variants in plants. *J. Biol. Chem.* 257(23): 14250–14255.

Sun G. L., Salomon B., Bothmer R. von. 1998. Characterization of microsatellite loci from *Elymus alaskanus* and length polymorphism in several *Elymus* species (*Triticeae*: Poaceae). *Genome* 41: 455–463.

Wierzbicki A. T., Jerzmanowski A. 2005. Suppression of Histone H1 Genes in Arabidopsis Results in Heritable Developmental Defects and Stochastic Changes in DNA Methylation. *Genetics* 169: 997–1008.