

УДК 631.523:581.15:582.542

Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства половых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) и близких таксонов. Сообщение 2. Репродуктивные свойства *Elymus trachycaulus* s. l.

Individual variation and reproductive properties of sexual hybrids in the complex *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) and closely related taxa. Report 2. Reproductive properties of *Elymus trachycaulus* s. l.

А.В. Агафонов

A.V. Agafonov

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия.
Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya st., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
E-mail: agalex@mail.ru

Ключевые слова: гибридизация, фертильность гибридов, видообразование, микровиды.
Key words: hybridization, hybrid fertility, speciation, microspecies.

Аннотация. Изучались отношения скрещиваемости среди 17 биотипов *Elymus trachycaulus*, выращенных из семян 5 евроазиатских и 12 северо-американских образцов. Всего было получено 85 гибридных растений F_1 в 35 комбинациях скрещивания. На основании результатов анализа семенной продуктивности гибридов в поколениях F_1 – F_3 были сделаны следующие выводы: а) *E. trachycaulus* как вид представляет собой совокупность микровидов аналогично североамериканскому *E. glaucus*; б) евроазиатские образцы из географически разнесенных точек от Дании до Китая, обладают высокой репродуктивной совместимостью преимущественно на $\alpha 1$ -уровне; в) выявлены 4 северо-американских образца, включая сортовой, образующие гибриды с евроазиатскими на $\alpha 2$ -уровне, из них наивысшей совместимостью обладал образец PI-432403 (Монтана); г) многочисленные находки отдельных особей и микропопуляций *E. trachycaulus* в северной части Евразии могут объясняться заносным путем распространения вида от одного из кормовых сортов.

Summary. The relations of crossability among 17 biotypes which have been grown up from seeds of 5 Eurasian and 12 North American accessions in *Elymus trachycaulus*

were studied. In total 85 hybrid plants of F_1 in 35 cross combinations were originated. According to results of the analysis of seed fertility of hybrids in F_1 – F_3 generations the following conclusions were drawn: а) *E. trachycaulus* as a species represents a set of microspecies analogous to North American *E. glaucus*; б) the Eurasian accessions from geographically remote locations from Denmark to China, possess high reproductive compatibility mainly at the $\alpha 1$ -level; в) Four North American accessions, including the cultivar San Luis, forming hybrids with Eurasian ones at the $\alpha 2$ -level were revealed, the highest compatibility from them the accession PI-432403 (Montana) possessed; д) numerous collections of separate individuals and micropopulations *E. trachycaulus* in northern part of Eurasia may be explained by some ways of adventive distribution of the species from one of forage cultivar.

Введение

Elymus trachycaulus (Link) Gould ex Shinnars – северо-американский аллотетраплоидный злак с ареалом от Аляски и Ньюфаундленда на север и вдоль Скалистых Гор до Мексики на юг (Hitchcock, 1951). Это наиболее изменчивый и

широко распространенный вид рода *Elymus* L. в Северной Америке. *E. trachycaulus* был первым видом рода, для которого была предложена геномная формула SSHH ($2n = 4x = 28$) (Dewey, 1968), что по современной номенклатуре соответствует формуле StStHH (Wang et al., 1994). Высокая морфологическая изменчивость природного материала вида являлась основанием для неоднократного выделения подвидов и признания новых видов. Со времени описания вида в 1833 г. как *Triticum trachycaulum* Link для природных образцов этого злака было предложено 27 видовых названий, при этом выделялось 16 подвидов и 36 разновидностей и форм. Некоторые из образцов признавались даже как подтаксоны современных *Elymus caninus* L. и *Elytrigia repens* (L.) Nevski. В настоящее время этот полиморфный вид в Северной Америке подразделяют на три подвида: subsp. *trachycaulus*, subsp. *subsecundus* (Link) Á. Löve et D. Löve и subsp. *virescens* (Lange) Á. Löve et D. Löve (Barkworth et al., 2007).

Селекционные формы *E. trachycaulus* много лет культивировались в странах Европы и в СССР, где широко распространились в диком виде, как заносное растение (Tzvelev, 1976). На территории России в качестве *E. trachycaulus* до настоящего времени принимается один из морфотипов с мелкошиповатыми члениками колосковой оси (ЧКО), а морфотипы с волосистыми ЧКО должны относиться к самостоятельному виду *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. (Tzvelev, 1977, 2008). Вместе с тем, было показано, что признак опушения ЧКО контролируется единственным геном с неполным доминированием (Agafonov, Agafonova, 1992). По данным российского интернет-ресурса «Особо охраняемые природные территории России» (ООПТ России, <http://oopt.aari.ru>) и ITIS Report (PLANTS Database, 2000), название *Elymus novae-angliae* является невалидным, но принимается для обозначения подвида *Elymus trachycaulus* ssp. *novae-angliae* (Scribn.) Tzvelev.

В сообщении I (Agafonov, Baum, 2000) были представлены результаты электрофоретического исследования запасных белков эндосперма у выборочных образцов комплекса *Elymus trachycaulus* s. l. из разных точек ареала и морфологически близких таксонов с п-ва Камчатка. Исходя из коэффициентов сходства внутри евроазиатской и северо-американской групп *E. trachycaulus*, а также между группами в целом, следовало, что изученные образцы первой

группы имеют меньшую изменчивость, чем второй. Был сделан вывод, что интродуцированные и натурализовавшиеся евроазиатские биотипы *E. trachycaulus* имеют общее происхождение от сравнительно узкого по биоразнообразию аборигенного генного пула. На основе морфологического, географического и белкового критериев нами было выделено 4 группы биотипов, явно (1–2) или гипотетически (3–4) относящихся к комплексу видов *E. trachycaulus* s. l.:

- 1) северо-американская группа аборигенных образцов *E. trachycaulus*;
- 2) группа образцов *E. trachycaulus*, включающая натурализовавшиеся формы из разных, в том числе географически разнесенных, точек Евразии;
- 3) камчатская группа, образованная типичными биотипами *E. kamzchadalarum* (Nevski) Tzvel.;
- 4) камчатская группа, включающая типичные и морфологически отклоняющиеся формы *E. charkeviczii* Probat., а также биотип из Аляски PI-372650.

Как известно, основной формой размножения StH-геномных видов *Elymus* является амфимиксис, то есть семенное размножение, при котором наличествуют все онтогенетические стадии полового процесса. При этом мейоз является ключевым процессом при образовании половых клеток, а оплодотворение и образование зигот происходит согласно классической схеме. Самоопыление не является облигатным ввиду открытого типа цветения большинства видов и обеспечивается отсутствием генетических систем самонесовместимости, обоеполюстью цветков, близким расположением пыльников и пестика и одновременным их созреванием. Такая форма цветения в принципе допускает образование спонтанных гибридов, в том числе межвидовых и межродовых. При этом обеспечивается некоторый уровень гетерозиготности в популяциях, необходимый для сохранения экологической пластичности.

Ранее было показано, что моделирование системы генпулов, отражающей количественные показатели скрещиваемости между конкретными биотипами, может являться одним из путей решения ряда проблемных вопросов (Agafonov, 1997; Agafonov, Salomon, 2002). Изучив уровни половой совместимости природных биотипов, можно проводить генетический анализ конкретных признаков-маркеров, имеющих важное диа-

гностическое значение. По результатам исследования репродуктивных отношений и наследования некоторых признаков был подтвержден вывод из сообщения I, что таксоны камчатских групп 3 и 4 филогенетически разделены (Agafonov, Gerus, 2008). На очередном этапе исследований была проведена половая гибридизация биотипов из двух первых групп комплекса *E. trachycaulus*.

Материалы и методы

Растительный материал. В гибридизации использовались растения, выращенные в условиях климокамеры из семян образцов *E. trachycaulus* из следующих источников.

1. Российские образцы, собранные автором в окр. Новосибирского академгородка (ACD-8606) и окрест. г. Владивосток (VLA-8602). В понимании Н.Н. Цвелёва (Tzvelev, 2008), растения образца ACD-8606 соответствуют морфотипу *E. novae-angliae*, а растения VLA-8602 – *E. trachycaulus*.

2. Образцы природных и сортовых семян из коллекции многолетних Пшеницевых злаков при университете штата Юта (USDA ARS, г. Логан, США), полученные от проф. Д.Р. Дьюи (D.R. Dewey). Из них морфотипу *E. trachycaulus* s. str. соответствовали образцы D-3285 (Вайоминг) и D-3280 (Колорадо), остальные обладали длинно-волосистыми ЧКО. Кроме того, у растений PI-372650 (Аляска) отмечены коротко-шиповатые нижние цветковые чешуи, не характерные для *E. trachycaulus*, но типичные для вида длинные колосковые чешуи, почти равные прилежащим цветковым.

Гибридизация. Отдельные биотипы, выращенные в условиях климокамеры из семян 17 образцов, включая сортовые семена 'San Luis', были взяты в гибридизацию по схеме «полигона» (табл. 1). Всего было получено 85 гибри-

дных растений F_1 в 35 комбинациях скрещивания. Все процедуры по созданию половых гибридов, оценке их семенной фертильности (СФ) и уровней половой совместимости биотипов Cs были выполнены, как описано ранее (Agafonov, 1997; Agafonov et al., 2001; Lu, Bothmer, 1990). Анализ репродуктивных свойств и морфологических особенностей гибридных особей в поколениях проводили на особях, выращенных на открытых делянках Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

Результаты и их обсуждение

Анализ семенной фертильности (СФ) растений F_1 – F_3 в полевых условиях в двух вегетациях показал, что внутри комплекса существует три типа репродуктивной (половой) совместимости:

1) нормальная или близкая к нормальной совместимость и, соответственно, СФ гибридов во всех поколениях, сопровождающаяся свободной ($\alpha 1$ –уровень) рекомбинацией фенотипических признаков, включая белковые (Agafonov, 1997). Эта группа представлена пятью евроазиатскими адвентивными биотипами *E. trachycaulus* и может быть отнесена к единому евроазиатскому рекомбинационному генпулу (РГП) (табл. 2);

2) значительно пониженная фертильность в F_1 , но стабилизация семенной продуктивности в F_2 – F_3 . Группа составлена американскими парами биотипов или комбинациями «американский – евроазиатский» (табл. 3);

3) полная репродуктивная несовместимость, ведущая к абсолютной семенной стерильности в F_1 . (табл. 5). В эту же группу следует отнести также три растения в гибридной комбинации D-3287Вай × 'San Luis', образовавшие всего три зерновки на 55 колосьев. Два растения F_2 , выращенные из этих зерновок, были абсолютно стерильны (табл. 3).

Общая схема гибридизации и взаимоотношения скрещиваемости показаны на рис. 1. Про-

Таблица 1

Биотипы *Elymus trachycaulus*, включенные в гибридизацию. Для более удобного анализа данных код образцов в таблицах ниже сопровождается кратким обозначением мест происхождения

Код и происхождение					
VLA-8602	Владивосток	D-3270	Юта	PI-432403	Монтана
ACD-8606	Новосибирск	D-3285	Вайоминг	PI-236725	Канада
D-3473	Китай	D-3287	Вайоминг	PI-387894	Канада
PI-276711	Венгрия	D-2853	Невада	PI-372650	Аляска
DEN-8509	Дания	D-3269	Невада	'San Luis'	Кормовой сорт
D-3280	Колорадо	PI-232156	Невада		

Таблица 2

Наивысшие значения семенной фертильности (СФ) гибридов и уровни половой совместимости Cs евроазиатских биотипов *Elymus trachycaulus* в поколениях F₁ и F₂

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %				Уровень Cs
		F ₁	N _{F1}	F ₂	N _{F2}	
1	ACD-8606Нов × VLA-8602Вла	42,8	2	76,1	120*	α1
2	ACD-8606Нов × D-3473Кит (R)	12,6	1	69,5	1	α2
3	D-3473Кит × ACD-8606Нов (R)	33,3	2	69,8	2	α1
4	PI-276711Вен × ACD-8606Нов	39,4	2	75,2	1	α1
5	DEN-8509Дан × VLA-8602Вла	32,1	1	51,0	1	α1

Примеч.: N_{F1} и N_{F2} – число растений, проанализированных в F₁ и в F₂ соответственно; (R) – реципрокные гибриды; * – Генетический анализ различительного признака *E. trachycaulus* – *E. novae-angliae* (Agafonov, Agafonova, 1992).

следим особенности семенной продуктивности гибридов в различных комбинациях скрещиваний по каждой из трех вышеназванных групп. Анализ величины СФ всех исходных биотипов, включая северо-американские, в полевых условиях зоны Новосибирска показал, что в норме показатели относительной фертильности (отношение выполненных зерновок к общему числу цветков в колосе) варьируют в пределах 50–70 % и только в отдельных случаях превышают величину 70 % (отмечена величина СФ = 75,4 % у одного растения из китайского образца D-3473). Поэтому показатели относительных величин СФ выше 30 %, отмеченные у большинства гибридных растений евроазиатской группы, дали нам основание отнести все биотипы, к единому РГП с уровнем половой совместимости

Cs = α1. Исключение могла бы составить комбинация скрещивания ACD-8606Нов × D-3473Кит, но реципрокные гибриды показали величину СФ также выше 30 % (табл. 2). Это полностью согласуется с данными о полиморфизме белков эндосперма (Agafonov, Vaum, 2000), что интродуцированные и натурализовавшиеся евроазиатские биотипы имеют общее происхождение от сравнительно узкого по биоразнообразию генного пула. В таком качестве могли выступать сортовые семена кормового назначения, прошедшие селекцию и размноженные путем самоопыления в нескольких поколениях.

Вторая группа гибридов, показавшая резко сниженные величины СФ в F₁, образована северо-американскими парами, а также комбинациями американских и евроазиатских биотипов

Таблица 3

Наивысшие значения семенной фертильности (СФ) гибридов *Elymus trachycaulus*, образованных биотипами с уровнем половой совместимости Cs = α2 в поколениях F₁ и F₂

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %				Уровень Cs
		F ₁	N _{F1}	F ₂	N _{F2}	
1	PI-276711Вен × D-3280Кол (*)	32/51(#)	2	38,5	8	α2
2	PI-276711Вен × PI-432403Мон (*)	8,9	3	35,1	6	α2
3	PI-276711Вен × 'San Luis' (*)	116/148	2	11,6	6	α2
4	PI-387894Кан × D-3280Кол (*)	93/89	3	54,7	3	α2
5	PI-387894Кан × PI-432403Мон (*)	6/192	3	4,5	2	α2
6	PI-432403Мон × ACD-8606Нов (*)	96/74	1	42,0	5	α2
7	D-3285Вай × PI-276711Вен (*)	27/63	3	2,8	4	α2
8	D-3285Вай × PI-432403Мон	24/50	2	30,4	12	α2
9	D-3285Вай × 'San Luis'	8,3	2	61,5	7	α2
10	D-3270Юта × 'San Luis'	3,7	1	55,3	3	α2
11	D-3287Вай × 'San Luis'	3/55	1	0	2	?

Примеч.: N_{F1} и N_{F2} – число растений, проанализированных в F₁ и в F₂ соответственно; (*) – изучены до 3 поколения и выше; (#) – дробью обозначено число зерновок всего (N) собранное с числа колосьев (M).

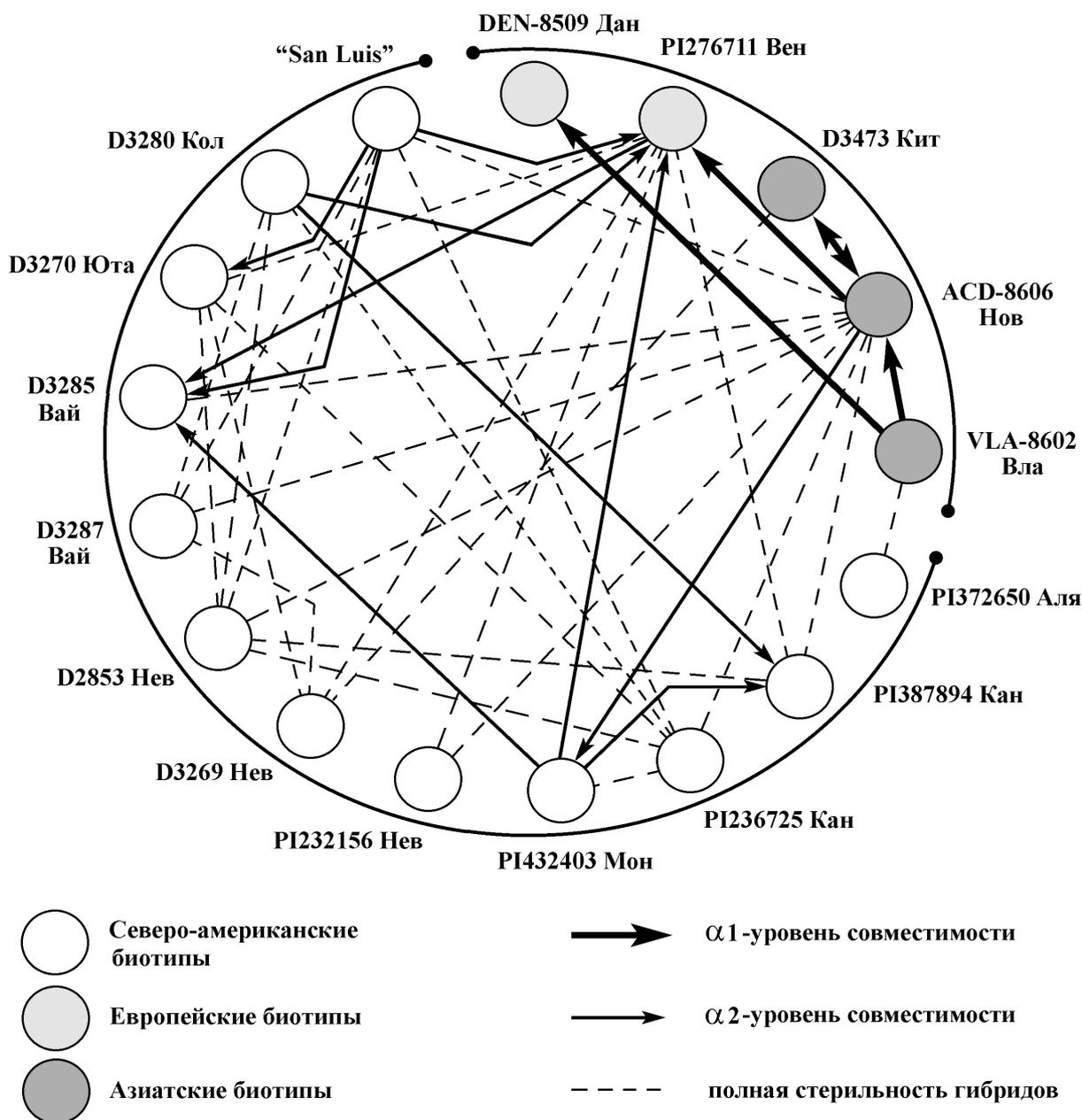


Рис. 1. Взаимоотношения скрещиваемости у биотипов *Elymus trachycaulus* из разных мест естественного (Сев. Америка) или заносного (Евразия) произрастания.

(табл. 3). Невысокая фертильность гибридных растений и размах величин осемененности колосов (от нуля до нескольких выполненных зерновок на колос) не позволили с удовлетворительной точностью определять величину СФ в процентах, поэтому подсчет проводился по общей сумме выполненных зерновок, собранных со всех колосов растения. Однако полученные растения F_2 показали значительное увеличение в семенной продуктивности, вызванное отбором наиболее жизнеспособных и, очевидно, сбалансированных по хромосомным наборам особей.

Из данных табл. 3 следует, что фертильность гибридов этой группы в поколении F_2 варьирует в весьма значительных пределах – от близкой к нормальной (30–60 %) до сниженных величин 2,8–11,6 %. Несомненно, что растения гибридных комбинаций, достигшие уровня семенной продуктивности 30 % и выше и обогащенные новыми комбинациями наследственного материала, были бы способны вступить в конкурентные отношения в природных популяциях, а также положить начало новым стабильным биотипам в условиях самоопыления. Поэтому нам представилось целе-

сообразным проследить динамику дальнейшего изменения СФ сравнительно низкофертильных в F_2 гибридов, но проявивших тенденцию к ее увеличению.

Было выращено и проанализировано 2–3 растения F_3 от каждой гибридной комбинации, показавшей значения СФ в F_2 не выше 12 %. Для двух комбинаций (PI-432403Мон × ACD-8606Нов и PI-276711Вен × ‘San Luis’), у которых наивысшие значения фертильности в поколении F_3 составили невысокие значения 7,6 % и 8,8 % соответственно, было выращено и проанализировано 3 и 5 потомков F_4 . Результаты определения величин СФ у этой группы гибридов представлены в табл. 4. Из нее следует, что к третьему поколению у большинства гибридов даже в небольших по объему выборках (2–3 растения) наивысшие значения СФ достигают 26,4–84,0 %. Наиболее критическими по фертильности выступили две вышеназванные комбинации, у которых удовлетворительная семенная продуктивность отмечена только в поколении F_4 . При этом значения СФ у 5 растений комбинации PI-432403Мон × ACD-8606Нов составили ряд 10,5–22,3–48,5–66,7–75,8 %, а у 3 растений комбинации PI-276711Вен × ‘San Luis’ 14,5–24,9–35,4 % соответственно. Это означает, что полной нормализации семенной продуктивности не наблюдалось даже к четвертому поколению.

Прежде чем перейти к анализу абсолютно стерильных гибридных комбинаций, необходимо подробнее осветить ряд весьма важных обстоятельств, связанных с вопросом **достоверности** показателей фертильности у гибридов с пониженными значениями СФ в поколениях. Если для получения растений F_2 нами были высеяны одиночные зерновки, которые были в наличии,

то по мере увеличения фертильности вырастала доля случайности в выборе зерновок для формирования следующего поколения. При этом в разных вариантах случайного выбора семян для поколений F_2 – F_3 данные по фертильности могут несколько различаться по причине генетической неоднородности семян.

Безусловно, наиболее корректные данные, отражающие истинную динамику величин СФ, могут быть получены при анализе наибольшего числа растений, выращенных из имеющихся семян. Но при этом в геометрической прогрессии увеличиваются все затраты, связанные с выращиванием и анализом индивидуальных особей. Кроме того, большое значение имеет физиологическое состояние растений, их общая вегетативная мощность, позволяющая получить большое количество хорошо развитых и спелых колосьев. Для гибридов комплекса *E. trachycaulus* число колосьев в условиях культуры может достигать 50 и даже 100 на растение. В естественных условиях дикого произрастания такие условия практически отсутствуют. Тем не менее, на примере ограниченного числа растений в каждом поколении нами показано, что у большинства самоопыленных гибридов, обладающих в поколении F_1 семенной продуктивностью 1–5 зерновок на колос, существует изначальная возможность к стабилизации генома, нормализация всех этапов мейоза и, как позитивное следствие, восстановление семенной фертильности.

Как отмечалось выше, третья группа гибридов, обладавшая абсолютной семенной стерильностью, образована северо-американскими парами биотипов или парами «американский – евроазиатский» (табл. 5).

Наряду с биотипами, входившими в число самофертильных пар, были идентифицированы

Таблица 4

Наивысшие значения семенной фертильности (СФ) гибридов *E. trachycaulus*, образованных биотипами с низким уровнем половой совместимости $C_s = \alpha 2$ (см. табл. 3), в поколениях F_3 и F_4

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %			
		F_3	N_{F_3}	F_4	N_{F_4}
1	PI-276711Вен × D-3280Кол	84,0	3	–	–
2	PI-276711Вен × PI-432403Мон	59,3	2	–	–
3	PI-276711Вен × ‘San Luis’	8,8	2	35,4	3
4	PI-387894Кан × D-3280Кол	49,3	3	–	–
5	PI-387894Кан × PI-432403Мон	62,3	2	–	–
6	PI-432403Мон × ACD-8606Нов	7,6	3	75,8	5
7	D-3285Вай × PI-276711Вен	26,4	2	–	–

Примеч.: N_{F_3} и N_{F_4} – число растений, проанализированных в F_3 и в F_4 соответственно.

Таблица 5

Комбинации скрещиваний, в которых отмечена полная стерильность гибридных растений F₁ *Elymus trachycaulus*

№ п/п	Комбинация скрещивания	N _{F1}	№ п/п	Комбинация скрещивания	N _{F1}
1	ACD-8606Нов × PI-236725Кан	2	14	D-2853Нев × D-3270Юта	2
2	× PI-387894Кан	1	15	D-3269Нев × D-3473Кит	3
3	× D-3287Вай	1	16	PI-232156Нев × ACD-8606Нов	2
4	VLA-8602 × PI-372650Аля	2	17	× PI-276711Вен	3
5	PI-276711Вен × PI-387894Кан	1	18	D-3285Вай × ACD-8606Нов	3
6	× D-3270Юта	1	19	D-3287Вай × D-3280Кол	3
7	× D-3269Нев	2	20	× D-3269Нев	1
8	PI-236725Кан × 'San Luis'	1	21	× 'San Luis'	3
9	× PI-432403Мон	2	22	D-3270Юта × PI-236725Кан	3
10	PI-387894Кан × D-2853Нев	3	23	× D-3269Нев	3
11	D-2853Нев × D-3280Кол	3	24	D-3280Кол × PI-236725Кан	1
12	× ACD-8606Нов	2	25	'San Luis' × ACD-8606Нов	2
13	× PI-236725Кан	3	26	× D-2853Нев	1

северо-американские образцы, репродуктивно изолированные от всех других американских. Такое явление, отмеченное у другого североамериканского вида *E. glaucus* и, в целом, несвойственное большинству евроазиатских видов *Elymus*, было первоначально охарактеризовано как «совокупность микровидов» (Snyder 1951; Stebbins, 1957). Этому феномену в первом приближении может быть два объяснения.

1. Некоторые северо-американские виды, в числе которых *E. trachycaulus*, признанные как единые по сходным морфологическим параметрам, обладают высоким внутривидовым полиморфизмом по цитогенетическим характеристикам, и в первую очередь полиморфизмом по гомологичным хромосомам. Тогда у спонтанных или искусственных внутривидовых гибридов при первом мейотическом делении хромосом образуется множество хромосомных aberrаций, ведущих к формированию наследственно неполноценных гаметофитов и, как следствие, полной пылевой и семенной стерильности. При этом одним из факторов образования большого числа микровидов, помимо спонтанного мутагенеза, может выступать фактор рекомбинационного видообразования. Этот процесс был воспроизведен в условиях эксперимента на примере видов как с относительно слабыми барьерами стерильности в роде *Gilia* Ruiz et Pav. (Grant, 1966), так и у многолетних злаков трибы *Triticeae* с сильными межвидовыми барьерами стерильности (Stebbins, Vaarama, 1954). При этом, восстановление автогамного воспроизводства внутри об-

разовавшегося микровида занимало от 6 до 10 генераций.

2. Виды, подобно *E. glaucus*, признаются американскими таксономистами в настолько широком понимании, что в действительности состоят из нескольких обособленных и репродуктивно изолированных автогамных таксонов, обладающих всеми признаками самостоятельных видов по Н.И. Вавилову (Vavilov, 1931). Однако, есть вероятность, что имеют место оба варианта микроэволюционного развития. Если сравнить данные гибридизации и статистической обработки SDS-спектров белков эндосперма (Агафонов, Ваум, 2000), то можно увидеть такую деталь. Среди шести репродуктивно изолированных образцов присутствуют особи образца PI-236725 из Канады и образцы из штата Невада (D-3269 и PI-232156), имеющие самое низкое сходство по коэффициенту Отиай (Ochiai) со всеми другими образцами комплекса на основе комбинированных данных по проламинам и ВМС глютелина. Кроме того, образец PI-372650 с Аляски, растения которого по морфологическим признакам не соответствуют диагнозу *E. trachycaulus*, является наиболее отдаленным от всех образцов *E. trachycaulus* и включился в общую кладу с камчатскими образцами, соответствующими формам эндемичного вида *E. charkeviczii*. По-видимому, такое совпадение не случайно и косвенно свидетельствует, что электрофоретические характеристики белкового полиморфизма в определенной мере отражают отношения внутри близкородственных таксонов.

Одновременно, из результатов гибридизации следует, что морфотипы северо-американских образцов D-3285 (Вайоминг) и D-3280 (Колорадо), а также российского VLA-8602, соответствующие *E. trachycaulus* s. str. в понимании Н.Н. Цвелёва (Tzvelev, 2008), не имеют репродуктивных барьеров с морфотипами *E. novae-angliae*. Поскольку ранее было показано, что признак, положенный в основу классификации *E. novae-angliae* (длинные волоски на ЧКО), контролируется всего одним геном с неполным доминированием и носит характер внутрипопуляционной изменчивости (Agafonov, Agafonova, 1992), можно сделать окончательный вывод, что выделение *E. novae-angliae* в самостоятельный вид не имеет под собой никаких оснований. Тем не менее, этот вид до настоящего времени входит в список видов, произрастающих в РФ, как заносное растение (Tzvelev, Probatova, 2010).

К сожалению, состав образцов *E. trachycaulus*, взятых нами в гибридизацию, мало совпадает с образцами вида, изученными с помощью молекулярно-генетического RAPD-анализа (Sun et al., 2006). Тем не менее, можно заметить, что все четыре сибирские образца распределились в общей кладе с присутствием северо-американских из Канады, а также штатов Юта и Вайоминг. При этом венгерский образец PI-276711, взятый в гибридизацию, попал в соседнюю кладу. Эти факты свидетельствуют о том, что нет однозначной

связи между данными RAPD-анализа и результатами гибридизации, поскольку барьеры стерильности могут возникать рекомбинационным путем даже между близкородственными совокупностями биотипов, именуемых автогамными микровидами.

В целом, аборигенные северо-американские биотипы *E. trachycaulus* не образуют единый рекомбинационный генпул (РГП), какие характерны для многих StH-геномных евроазиатских видов с широкими ареалами – *E. mutabilis*, *E. transbaicalensis* (Agafonov, 2004), *E. charkeviczii* s. l. (Agafonov, Gerus, 2008), комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* (Agafonov, 2008), *E. caninus* (Agafonov, 2011). Напротив, высокие показатели скрещиваемости обнаружены у биотипов *E. trachycaulus*, собранных в географически разнесенных точках Евразии. Этот феномен может быть объяснен так же, как и невысокий уровень изменчивости белков эндосперма – заносным путем распространения вида на континенте от одного из кормовых сортов.

Благодарности

Автор выражает благодарность О.В. Агафоновой (Дорогиной) за помощь в проведении гибридизации.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 04-11-00861.

ЛИТЕРАТУРА

- Agafonov A.V.** The principle of recombination gene pools (RGP) and introgression gene pools (IGP) in the biosystematic treatment of *Elymus* species // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Logan, Utah, USA, 20–24 June 1994) / Eds. Wang R. R.-C., Jensen K.B. and Jaussi C. – USA, 1994. – P. 254–260.
- Agafonov A.V.** Printsip rekombinatsionnykh (RGP) i introgressivnykh (IGP) genpulov v biosistematike roda Pyreinik (*Elymus* L.) Severnoi Evrazii // Sib. Ecol. Zhurn., 1997. – Vol. 4. – No. 1. – P. 81–89 [in Russian]. (**Агафонов А.В.** Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн., 1997. – Т. 4, № 1. – С. 81–89).
- Agafonov A.V.** Intraspecific structure and reproductive relationships between *Elymus mutabilis* and *E. transbaicalensis* (Poaceae) in Southern Siberia from the viewpoint of taxonomical genetics // Rus. J. Genetics, 2004. – Vol. 40. – No. 11. – P. 1229–1238.
- Agafonov A.V.** Biosystematic study of the complex *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* and the critical taxon *E. ircutensis* (Triticeae: Poaceae) // Rastitel'nyy mir Aziatskoj Rossii [Plant Life of Asian Russia], 2008. – No. 2. – P. 20–32 [in Russian]. (**Агафонов А.В.** Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* и критического таксона *E. ircutensis* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 2. – С. 20–32).
- Agafonov A.V.** General structure of the recombination genepool of *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) according to data of crossability and estimation of heritability of some morphological characteristics that are used in taxonomy // Rastitel'nyy mir Aziatskoj Rossii [Plant Life of Asian Russia], 2011. – No. 2(8). – P. 61–70 [in Russian]. (**Агафонов А.В.** Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оценки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии // Растительный мир Азиатской России, 2011. – № 2(8) – С. 61–70.

- Agafonov A.V., Agafonova O.V.** The monogenic inheritance of some morphological diagnostic characters in *Elymus trachycaulus* (Link) Gould et Shinnars // Sib. Biol. Zhurn., 1992. – No. 3 – P. 3–6 [in Russian]. (**Агафонов А.В., Агафонова О.В.** Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachycaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн., 1992. – Вып. 3. – С. 3–6).
- Agafonov A.V., Baum B.R.** Individual variation and reproductive properties of sexual hybrids in the complex of *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) and closely related taxa. 1. Polymorphism of storage endosperm proteins in biotypes from Northern America and Eurasia // Turczaninowia, 2000. – Vol. 3, iss. 1. – P. 63–75 [in Russian]. (**Агафонов А.В., Баум Б.Р.** Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства половых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) и близких таксонов. 1. Полиморфизм запасных белков эндосперма у биотипов Северной Америки и Евразии // Turczaninowia, 2000. – Т. 3, вып. 1. – С. 63–75).
- Agafonov A.V., Baum B.R., Bailey L.G., Agafonova O.V.** Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): evidence from grain proteins, DNA, and crossability // Hereditas, 2001. – Vol. 135. – P. 277–289.
- Agafonov A. V., Salomon B.** Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // Triticeae IV / Eds. Hernández P. et al. Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain, 2002. – P. 37–41.
- Agafonov A.V., Gerus D.E.** Study of the polymorphic complex *Elymus charkeviczii* Probat. s. l. (Triticeae: Poaceae) in the Kamchatka Peninsula from the viewpoint of biosystematics and taxonomical genetics // Rastitel'nyj mir Aziatskoj Rossii [Plant Life of Asian Russia], 2008. – No. 1. – P. 58–70 [in Russian]. (**Агафонов А.В., Герус Д.Е.** Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Probat. s. l. (Triticeae: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 1. – С. 58–70).
- Barkworth M.E., Cambell J.J.N., Salomon B.** *Elymus* L. // Flora of North America / Eds. Barkworth M.E. et al. – New York & Oxford: Oxford University Press, 2007. – Vol. 24. – P. 288–343.
- Dewey D.R.** Synthetic *Agropyron*–*Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis* × *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. Bot., 1968. – Vol. 55. – P. 1133–1139.
- Grant V.** The origin of a new species of *Gilia* in a hybridization experiment // Genetics, 1966. – Vol. 54. – P. 1189–1199.
- Hitchcock A.S.** Manual of the grasses of the United States. – USDA Misc. Publ., Washington, 1951. – 200 p.
- Lu B.-R., von Bothmer R.** Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus* // Hereditas, 1990. – Vol. 112. – P. 109–116.
- ООПТ России [in Russian]. (ООПТ России / Информационно-аналитическая система. – URL: <http://oopt.aari.ru/bio/20173> (26.09.2014))
- PLANTS Database (version 5.1.1), 2000. – URL: http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_to-pic=TSN&search_value=78948 (26.09.2014).
- Snyder L.A.** Cytology of inter-strain hybrids and the probable origin of variability in *Elymus glaucus* // Amer. J. Bot., 1951. – Vol. 38. – P. 195–202.
- Stebbins G.L.** The hybrid origin of microspecies in the *Elymus glaucus* complex // Cytologia, 1957. – Suppl. vol. 36. – P. 336–340.
- Stebbins G.L., Vaarama A.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. VII. Hybrids and allopolyploids between *Elymus glaucus* and *Sitanion* spp. // Genetics, 1954. – Vol. 39. – P. 378–395.
- Sun G., Tang H., Salomon B.** Molecular diversity and relationships of North American *Elymus trachycaulus* and the Eurasian *E. caninus* species // Genetica, 2006. – Vol. 127. – P. 55–64.
- Tzvelev N.N.** Zlaki SSSR [Grasses of the Soviet Union]. – Leningrad: Nauka, 1976. – 788 p. [in Russian]. (**Цвелёв Н.Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.).
- Tzvelev N.N.** De provinciae Leningradensis plantis adventivis nonnullis // Novosti Sist. Vyssh. Rast. [Novit. Syst. Pl. Vasc.], 1977. – Vol. 14. – P. 244–255 [in Russian]. (**Цвелёв Н.Н.** О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Новости сист. высш. раст., 1977. – Т. 14. – С. 244–255).
- Tzvelev N.N.** On the genus *Elymus* (Poaceae) in Russia // Bot. Zhurn. (St. Petersburg), 2008. – Vol. 93, No. 10. – P. 1587–1596 [in Russian]. (**Цвелёв Н.Н.** О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 10. – С. 1587–1596).
- Tzvelev N.N., Probatova N.S.** The genera *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski and *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) in the flora of Russia / V.L. Komarov Memorial Lectures. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010. – Iss. 57. – P. 5–102 [in Russian]. (**Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С.** Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во флоре России // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – Вып. 57. – С. 5–102).
- Vavilov N.I.** The Linnean species as a system // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii, 1931. – Vol. XXVI, iss. 3. – P. 109–134 [in Russian]. (**Вавилов Н.И.** Линнеевский вид как система // Труды по прикл. бот., генет. и селекц., 1931. – Т. XXVI, вып. 3. – С. 109–134).

Wang R. R.-C., von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome symbols in the Triticeae (Poaceae) // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Logan, Utah, USA, 20–24 June 1994) / Eds. Wang R. R.-C., Jensen K.B. and Jauss C. – USA, 1994. – P. 29–34.