

## ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК 581.15:[633.2+582.542]

**А.В. Агафонов,  
Б.Р. Баум**

**A. Agafonov,  
B. Baum**

**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**

**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**

Изменчивость по электрофоретическим спектрам запасных белков эндосперма выявлялась у североамериканских и евразийских биотипов комплекса *E. trachycaulus* s.l., включающего таксоны *E. trachycaulus* (Link) Gould ex Shinnars, *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. и *E. kamezadolorum* (Nevski) Tzvel., а также у образцов близкого вида *E. charkeviczii* Probat. и камчатских морфологически отклоняющихся форм. Кластерный анализ невзвешенных парных групп с использованием коэффициентов “простой связи” и Оттай указывает на близкую родственность между всеми евразийскими биотипами *E. trachycaulus* и *E. novae-angliae* и их меньшую изменчивость по сравнению с аборигенными биотипами из Северной Америки. Изученные образцы *E. kamezadolorum* с полуострова Камчатка выступают эндемичной группой, отдаленной от остальных континентальных биотипов. Белковая характеристика образца *E. trachycaulus* PI-372650 с Аляски (США) проявляет сходство с группой Камчатских биотипов, соответствующих по формальным признакам таксономическим видам *E. charkeviczii*, *E. subfibrosus* и *E. mutabilis*.

### ВВЕДЕНИЕ

Северо-Американский вид Пырейник шероховатостебельный (*Elymus trachycaulus* (Link) Gould ex Shinnars) из трибы Пшеницевые (*Triticeae* Dum.) – многолетний злак из группы так называемых Slender Wheatgrass с геномной

формулой SSHH ( $2n=28$ ) (Dewey, 1968), что по новейшей номенклатуре геномных символов соответствует формуле StStHH (Wang et al., 1994).

Природный ареал вида включает многие регионы Северной Америки от Аляски до Лабрадора на восток и до северо-запада Мексики на юг (Hitchcock, 1951). Как кормовое растение интродуцирован и много лет культивировался во многих странах Евразии, включая Россию, где более известен под тривиальным названием “пырей бескорневищный”. К настоящему времени настолько натурализовался и широко распространился в диком виде, что встречается почти повсеместно в умеренной зоне Европейской части России, Сибири и Дальнего Востока (Цвелев, 1976; Пешкова, 1990; Агафонов, Агафонова, 1990). Этот вид морфологически изменчив, что является основанием для выделения подвидов и признания новых видов на основе интродуцированного или натурализовавшегося материала (Попов, 1957; Цвелев, 1976; 1977). Так, П. новоанглийский (*E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel.) отличается от типовых гербарных экземпляров *E. trachycaulus* (но не от типичных для Северной Америки в целом) опушенной колосковой осью – признаком, контролируемым единственным геном (Агафонов, Агафонова, 1992а). Другим примером может служить П. камчадалов (*E. kamezadalarum* (Nevski) Tzvel.), который ранее принимался за подвид *E. trachycaulus* s.l., но проявляет ряд морфологических отличий, достаточных для признания самостоятельного вида (Цвелев, 1977). Дальневосточные образцы, весьма близкие по морфологии к *E. kamezadalarum* и имеющие почти гладкую ось колоска, описаны как П. Харкевича *E. charkeviczii* Probat. (Пробатова, 1984).

Ранее показано, что высокий уровень полиморфизма проламин-глутелинового комплекса белков зерновки и независимость состава электрофоретических компонентов от условий произрастания материнских растений делают эту группу белков полезной с точки зрения идентификации генотипов у многих видов *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1990; 1992; Kostina et al., 1998). Но при этом возникает проблема учета и сравнения данных. В данной работе представлены результаты электрофоретического и последующего нумерического анализа белков эндосперма у разных биотипов комплекса *E. trachycaulus* s.l. Северного полушария. Целью исследования было изучение изменчивости и сходства проламиновых и глутелиновых белков у разных образцов *E. trachycaulus*, *E. novae-angliae*, *E. kamezadalarum*, *E. charkeviczii* и некоторых камчатских биотипов, морфологически приближающихся к *E. subfibrosus* и *E. mutabilis*.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. В работе использовались семена 38 образцов, включая 4 сортовых (табл. 1), из следующих источников.

1. Российские образцы, собранные авторами в различных регионах России.
2. Образцы сортовых и природных семян из коллекции многолетних пшеницевых злаков при университете штата Юта (USDA ARS, г. Логан, США), полученные от проф. Д.Р. Дьюи (D.R. Dewey).
3. Образец DEN-8509, полученный из Дании в порядке международного

Таблица 1

Происхождение образцов *E. trachycaulus* s. l. и морфологически отклоняющихся форм

Код образца	Вид по Цвелеву (1977) и Пробатовой (1984)	Происхождение
1. Природные российские образцы		
ACD-8611	<i>E. trachycaulus</i>	г. Новосибирск
KHA-9501	<i>E. trachycaulus</i>	Хакасия г. Шира
VLA-8602	<i>E. trachycaulus</i>	г. Владивосток
OMS-9403	<i>E. novae-angliae</i>	г. Омск
ACD-8704	<i>E. novae-angliae</i>	г. Новосибирск
ACD-8606	<i>E. novae-angliae</i>	г. Новосибирск
GAL-8978	<i>E. novae-angliae</i>	Горный Алтай, Чуйский тракт, р. Ельгибаш
TRO-8901	<i>E. novae-angliae</i>	Алтайский край., р/п Троицкое
SAJ-9504	<i>E. novae-angliae</i>	Красноярский край, Зап. Саян, Усинский тракт
VLA-8607	<i>E. novae-angliae</i>	г. Владивосток
KAM-9201	<i>E. kamzchadalarum</i>	Южн. часть п-ва Камчатка, 100-км зона вокруг Петропавловска-Камчатского (1)
KAM-9204	<i>E. kamzchadalarum</i>	(1)
KAM-9205	<i>E. kamzchadalarum</i>	(1)
KTO-9609	<i>E. kamzchadalarum</i>	(1)
KSO-9605	<i>E. kamzchadalarum</i>	(1)
KAD-9614	<i>E. charkevicii</i>	(1)
KES-9631	<i>E. charkevicii</i>	Центр. часть п-ва Камчатка, окр.г. Эссо (2)
2. Морфологически отклоняющиеся формы		
KSO-9603	<i>E. subfibrosus</i> (?)	(1)
KES-9634	<i>E. subfibrosus</i> (?)	(2)
KES-9633	<i>E. mutabilis</i> (?)	(2)
KES-9641	<i>E. mutabilis</i> (?)	(2)
3. Полученные образцы		
D-3285	<i>E. trachycaulus</i>	Вайоминг, США
PI 432403	<i>E. novae-angliae</i>	Монтана, США
D-3287	<i>E. novae-angliae</i>	Вайоминг, США
D-3280	<i>E. novae-angliae</i>	Колорадо, США
PI 232156	<i>E. novae-angliae</i>	Невада, США
D-3269	<i>E. novae-angliae</i>	Невада, США
EPS-366	<i>E. novae-angliae</i>	Нью-Мексико, США
PI 236725	<i>E. novae-angliae</i>	Канада
PI 387894	<i>E. novae-angliae</i>	Канада
DEN-8509	<i>E. novae-angliae</i>	Дания
PI 276711	<i>E. novae-angliae</i>	Венгрия
D-3473	<i>E. novae-angliae</i>	Китай
PI-372650	<i>E. trachycaulus</i> (?)	Аляска, США
4. Сортовые семена <i>E. trachycaulus</i>		
"Prima", "San Luis", "Revenue", "Первомайский".		

обмена семенами между ботаническими учреждениями.

4. Семена сорта "Первомайский", полученные из Западно-Сибирского селекцентра (г. Омск).

Морфологические признаки ниже названных образцов регистрировались на живых особях, выращенных на открытых делянках и в условиях климокамеры.

*E. kamezadalarum* отличается от типичных форм *E. trachycaulus* по следующим основным признакам: 1) колосья плотнее и шире, часто односторонние; 2) листья сверху волосистые. Образцы, безусловно относящиеся к этому виду, приведены в таблице. Другие камчатские образцы обладают незначительно укороченными колосковыми чешуями и более широкими листовыми пластинами, т.е. в той или иной степени отклоняются в сторону *E. subfibrosus*. Всем требованиям диагноза *E. subfibrosus* отвечает только образец KES-9634. По опушенности колосковой оси в выборке растений в 158 особей из пос. Эссо также наблюдалась изменчивость – от волосистых до почти гладких. Последние фенотипы соответствуют таксономическому виду *E. charkeviczii*. В данные исследования были взяты два образца этого вида из пунктов, отдаленных на 400 км. Образцы KES-9633 и KES-9641, схожие по общему габитусу с *E. charkeviczii*, имеют густоопушенные нижние цветковые чешуи и могут быть формально отнесены к *E. mutabilis* (Пробатова, 1985). При этом у растений KES-9633 отмечены более плотные колосья и сизый налет на листьях и стеблях. Опушенные цветковые чешуи, не характерные для *E. trachycaulus*, обнаружены у образца PI 372650 с Аляски, но последний обладает длинными колосковыми чешуями, почти равными прилежащим цветковым, и по этому признаку близок к *E. trachycaulus* и *E. kamezadalarum*.

**Электрофорез.** Выделение чистого эндосперма из индивидуальных семян, экстракцию белков и электрофорез проводили по Леммли (Laemmli, 1970) с модификациями для анализа многолетних пшеницевых (Агафонов, Агафонова, 1992б). Из каждой отдельной зерновки получали два типа белкового экстракта в SDS-буфере: 1) без обработки экстрактов 2-меркаптоэтанолом и последующего разделения проламинов; 2) с обработкой 2-меркаптоэтанолом для восстановления внутренних S-S связей в полимерных молекулах глютелина и освобождения субъединиц. Во всех опытах в качестве стандарта относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) использовали образец *Elymus sibiricus* ALT-8401, гомозиготный по локусам, контролирующим белки эндосперма. Гели фотографировали в проходящем свете с желтым фильтром.

**Нумерический анализ.** Использование в каждом опыте стандартного образца позволили сравнивать результаты отдельных опытов и учитывать данные о белковых компонентах в единой системе отсчета. Компоненты спектра регистрировали с точностью до 0,01 максимальной величины ОЭП на миллиметровой бумаге. Построение матриц проводили в трех независимых вариантах: для проламиновых полипептидов (электрофоретический вариант –Me), для высокомолекулярных субъединицы глютелина (вариант +Me), третий тип матрицы объединял варианты –Me и +Me. Данные подвергались кластерному анализу.

Подсчитывались два коэффициента – “простой связи” (Sokal, Michener, 1958) и Отиай (Ochiai, 1957). В случае использования коэффициента Отиай игнорируются отрицательные пары (при одновременном отсутствии идентичных по ОЭП белковых фракций в сравниваемых парах), которые учитываются при использовании коэффициента “простой связи”. Результаты шести матриц сходства

были подвергнуты кластеризации по методу UPGMA (Sneath, Sokal, 1973). Все расчеты выполнены с использованием компьютерной программы NTSYS-PC, версия 1.70 (Rohlf, 1992).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**1. Электрофоретические свойства и классификация белков эндосперма.** Большая часть полипептидов, выявляемых SDS-электрофорезом, входят в состав собственно проламинов (мономерных спирторастворимых белков эндосперма) и субъединиц глютелина, агрегированных в зерновке в полимерные белки посредством внешних S-S-связей остатков цистеина. Общий диапазон молекулярных масс изолированных полипептидов составляет 28–90 kD. Чтобы достоверно изучить влияние 2-меркаптоэтанола на их электрофоретические свойства, выборочный анализ зерновок из разных образцов в вариантах –Me и +Me проводили в общем гелевом блоке (рис. 1). В обобщенном виде проламины *E. trachycaulus* (вариант –Me) могут быть условно подразделены на две зоны молекулярных масс 28–37 kD и 37–60 kD, в которых наблюдался высокий уровень полиморфизма.

Белки с массами в пределах 28–37 kD относятся к группе цистеин-содержащих, образующих внутренние S-S-связи. При разрушении этих связей 2-меркаптоэтанолом (вариант +Me) все эти полипептиды меняют ОЭП в сторону уменьшения, что объясняется потерей компактности молекул. Полипептиды,

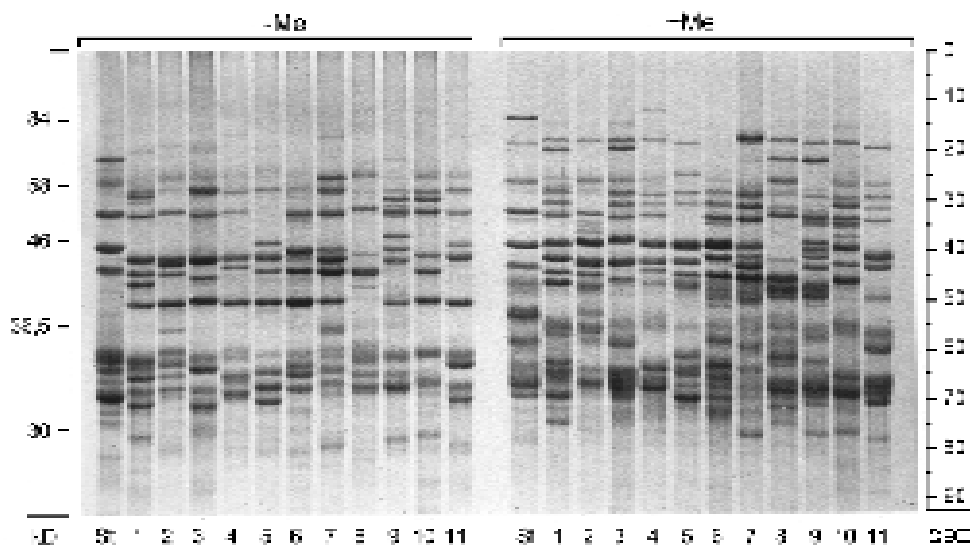


Рис. 1. SDS-электрофорез белков эндосперма *E. trachycaulus*. Спектры отдельных зерновок Северо-Американских и Евразийских дикорастущих и сортовых образцов в вариантах –Me и +Me. 1–4. сорта “Primar”, “San Luis”, “Revenue”, “Первомайский”; 5. ACD-8606 (Новосибирск); 6. VLA-8602 (Владивосток); 7. DEN-8509 (Дания); 8. PI 372650 (Аляска, США) 9. EPS-366 (Нью-Мексико, США); 10. D-3285 (Вайоминг, США); 11. PI 387894 (Канада). St — эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401.

показывающие в варианте –Me значения молекулярных масс около 40 kD (47–52 ед. ОЭП), предположительно составляют совокупность аллельных вариантов и могут быть охарактеризованы, как наименее изменчивая группа. Эти белки также относятся к числу цистеин-содержащих, уменьшающих в варианте +Me ОЭП до 38–40 ед., что соответствует значению молекулярной массы около 46 kD. Такое явление означает, что даже жесткая обработка в присутствии SDS не обеспечивает белкам идеальную глобулярную компактность при нарушенных внутренних дисульфидных связях. Поэтому выявляемые значения молекулярных масс для многих полипептидов следует понимать как ориентировочные.

Проламины с показателями молекулярных масс выше 40 kD относятся к группе S-бедных, сохраняют ОЭП после меркаптоэтанольной обработки и могут быть охарактеризованы как инвариантные. Кроме того, в варианте +Me появляется ряд новых компонентов, соответствующих субъединицам глютелина или так называемым “агрегированным S-богатым проламинам” (Kreis et al., 1985). В зоне молекулярных масс 60–90 kD (12–23 ед. ОЭП) выявляются высокомолекулярные субъединицы (ВМС). Белков с массой выше 90 kD не обнаружено. Остальные субъединицы распределены в пределах молекулярных масс 30–60 kD, причем в зоне 30–40 kD их невозможно отличить от мономерных S-богатых проламинов.

Сделан вывод, что белки проламин-глютелинового комплекса у *E. trachycaulus*, как и у других StH-геномных видов *Elymus*, отличаются от белков однолетних хлебных злаков по следующим основным показателям: 1) отсутствуют высокомолекулярные субъединицы глютелина с массой выше 90 kD; 2) присутствуют субъединицы, сгруппированные в пределах молекулярных масс 45–60 kD и 60–90 kD. Последние могут быть условно названы аналогами ВМС, характерными для видов *Elymus*.

## 2. Изменчивость белков проламин-глютелинового комплекса.

Электрофоретический анализ нескольких зерновок из каждого образца показал неодинаковый уровень белковой изменчивости. Неоднородность семян по этому признаку внутри образцов может быть обусловлена двумя причинами. Если конкретный природный образец представлен семенами с одного растения, изменчивость отражает уровень гетерозиготности родительского генотипа. Часть образцов получены после размножения на делянках или климокамерах и могут содержать в пакетах семена с разных растений, различающихся как по исходным белковым формулам, так и по уровню гетерозиготности. В позерновой анализ был взят следующий материал: 1. Природные российские образцы, собранные с отдельных растений в естественных условиях обитания – по 3 зерновки; 2. Семена, содержащиеся в пакетах полученных природных коллекционных образцов – 3–4 зерновки из пакета; 3. Сортные семена – 4 зерновки из каждого пакета. Результаты приведены в таблице 2.

Таким образом, подтверждаются ранее полученные данные о том, что для большинства растений многих видов *Elymus*, произрастающих в естествен-

Таблица 2

Идентичность полипептидных спектров зерновок из природных, коллекционных и сортовых образцов

1*	2*	3*	4*
VLA-8602	ACD-8606	ACD-8704	PI 432403
VLA-8607	OMS-9403	DEN-8509	PI 276711
ACD-8605	PI 32156	PI 372650	D-3287
ACD-8611	PI 387894	PI 236725	D-3473
TRO-8901	D 3269		“Primar”
GAL-8978			“San Luis”
SAJ-9504			“Revenue”
D-3285			“Первомайский”
D-3280			
EPS-366			

Примечание: для камчатских образцов анализ идентичности не проводился.

1\*: все зерновки идентичны по белкам в обоих вариантах (–Me и +Me);

2\*: зерновки идентичны в варианте –Me, но различаются в +Me по 1–2 белковым компонентам;

3\*: зерновки различаются в обоих вариантах по 1–2 компонентам;

4\*: зерновки различаются в обоих вариантах по 3 или более компонентам.

ных условиях, характерен высокий уровень гомозиготности, обеспечиваемый самоопылением, как основной формой размножения (Агафонов, Агафонова, 1990; Kostina et al., 1998). Для интродуцированных и селекционных образцов уровень гетерогенности семян по многим полиморфным признакам может варьировать в широких пределах по двум главным причинам: 1) из-за повышенной плотности растений на делянках повышается вероятность перекрестного опыления; 2) сбор семян часто проводится с нескольких растений в один пакет.

Примеры полипептидных спектров пары зерновок с каждого образца приведены в вариантах –Me (рис. 2) и +Me (рис. 3). Пары зерновок из образцов D-3169 (рис. 1–6 и рис. 2–6), PI 232156 (рис. 1–10 и рис. 2–10) и PI 387894 (рис. 1–11 и рис. 2–11) показали идентичность спектров внутри пар в варианте –Me (компоненты проламина), но большие или меньшие различия в варианте +Me (проламинаы и субъединицы глютелина). Очевидно, что вариант +Me несет больше информации о генетической структуре конкретного семени.

Отчетливо выраженный проламиновый полипептид, имеющий в варианте –Me ОЭП 48 (снижает в +Me значение ОЭП до 38, рис. 4), может быть охарактеризован как наиболее консервативный. Он обнаружен у всех евроазиатских образцов, включая сорт Первомайский, а также у североамериканских D-3285 и D-3287 (Вайоминг), D-3280 (Колорадо), PI 232156 (Невада), сортов San Luis и Primar (2 зерновки из 4-х). У остальных образцов обнаружены альтернативные проламиновые компоненты предположительно аллельного происхождения с увеличенной ОЭП 49 (PI 276711, Венгрия; сорт Primar), ОЭП 50 (PI 387894, Канада; PI 432403, Монтана; EPS-366, Нью-Мексико), ОЭП 51 (PI 236725,

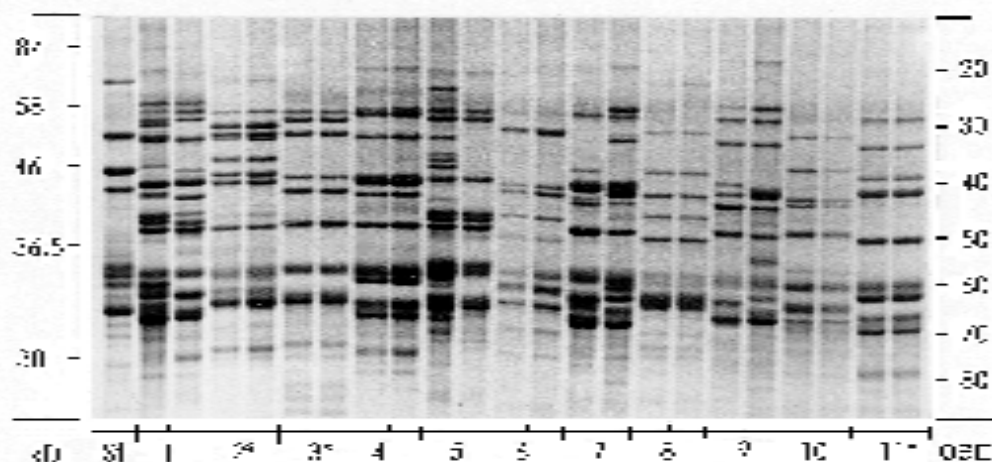


Рис. 2. SDS-электрофорез белков эндосперма *E. trachycaulus*. Спектры пары зерновок с каждого образца в варианте -Me.

1. PI 432403; 2. EPS 366; 3. D-3285; 4. D-3280; 5. D-3287; 6. D-3269; 7. D-3473; 8. PI 236725; 9. PI 276711; 10. PI 23215; 11. PI 387894. St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401. Звездочками отмечены образцы, взятые в сравнительный опыт (рис. 1).

Канада) и сниженной ОЭП 47 (сорт Revenue) и ОЭП 46 (D-3269, Невада). Образец PI-372650 с Аляски не имеет проламиновых компонентов в этой зоне ОЭП.

В целом, Евроазиатские образцы *E. trachycaulus* обладали заметным сходством полипептидного состава, особенно в пределах ОЭП 25–50 ед. (рис. 4). Уникальной особенностью биотипа VLA-8602 являлось полное отсутствие глютелиновых ВМС 80–90 kD (10–15 ед. ОЭП). Суммируя данные предыдущих (Агафонов, Агафонова, 1990; 1992a) и настоящего исследований, можно сделать

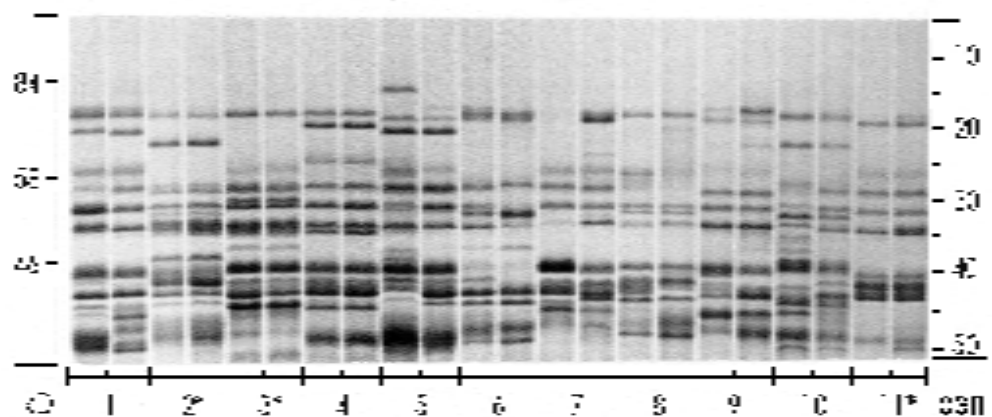


Рис. 3. SDS-электрофорез белков эндосперма *E. trachycaulus*. Спектры пары зерновок с каждого образца в варианте +Me.

1. PI 432403; 2. EPS 366; 3. D-3285; 4. D-3280; 5. D-3287; 6. D-3269; 7. D-3473; 8. PI 236725; 9. PI 276711; 10. PI 23215; 11. PI 387894. St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401. Звездочками отмечены образцы, взятые в сравнительный опыт (рис. 1).



окончательный вывод, что выделение *E. novae-angliae* в самостоятельный вид не имеет под собой существенных оснований.

Все типичные формы *E. kamzchadalarum* (рис. 4) также проявили визуальное сходство между собой в обоих электрофоретических вариантах на фоне незначительной изменчивости, что вполне соответствует представлениям о незначительном полиморфизме эндемичного вида. Главное отличие этого таксона от Евразийских образцов *E. trachycaulus* по белкам заключались в том, что в варианте –Me отмечены проламиновые компоненты ОЭП 50 или 51 вместо 48 и полностью отсутствовали проламины ОЭП 32–35, характерные для всех континентальных биотипов.

Более заметные отличия в белковых спектрах обнаружены у камчатских морфотипов, в той или иной мере соответствующих таксонам *E. charkeviczii*, *E. subfibrosus* и *E. mutabilis* и образующих специфическую группу с низкой вариабельностью. Эта группа обладала сходством по белкам зоны ОЭП 40–50 ед. с образцом PI 372650 с Аляски, полученным как форма *E. trachycaulus*. На наш взгляд, высокий уровень сходства белковых спектров не может быть случайным и отражает более близкое родство, чем между PI 372650 и другими изученными образцами *E. trachycaulus* из Северной Америки.

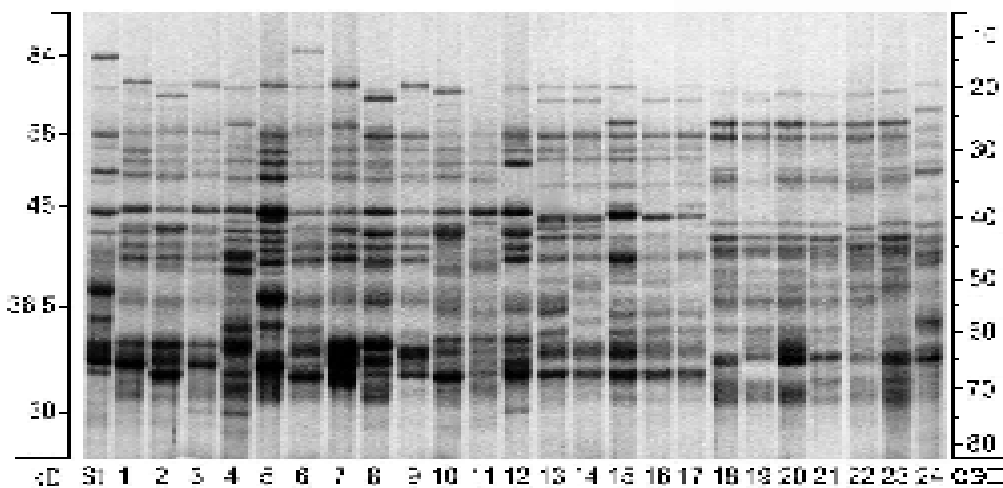


Рис. 4. SDS-электрофорез белков эндосперма Евразийских образцов *E. trachycaulus*, *E. kamzchadalarum*, *E. charkeviczii* и морфологически отклоняющихся камчатских. Спектры отдельных зерновок с каждого образца в варианте +Me.

1–12. *E. trachycaulus* и *E. novae-angliae* : 1. PI-276711 (*E. trach.*); 2. OMS-9403 (*E. nov.*); 3. “Первомайский” (зерновка фенотипа *E. trach.*); 4. ACD-8611 (*E. trach.*); 5. ACD-8704 (*E. nov.*); 6. GAL-8978 (*E. nov.*); 7. TRO-8901 (*E. nov.*); 8. KHA-9501 (*E. trach.*); 9. SAJ-9504 (*E. nov.*); 10. D-3473 (*E. nov.*); 11. VLA-8602 (*E. trach.*); 12. VLA-8607 (*E. nov.*). 13–17. *E. kamzchadalarum*; 13. КАМ-9201; 14. КАМ-9204; 15. КАМ-9205; 16. КТО-9609; 17. КСО-9605. 18–24. Близкие виды и морфологически отклоняющиеся формы: 18. КСО-9603 (*E. subfibr.?*); 19. КАД-9614 (*E. chark.*); 20. КЕС-9634 (*E. subfibr.*); 21. КЕС-9631 (*E. chark.*); 22. КЕС-9633 (*E. mutab.?*); 23. КЕС-9641 (*E. mutab.?*); 24. PI-372650 (*E. trach.?*). St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401.

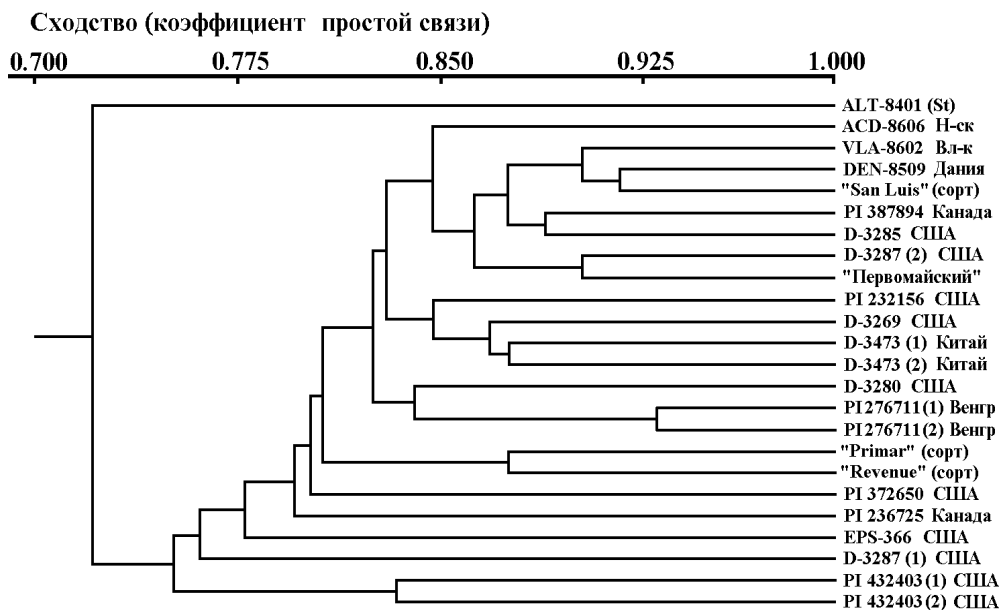


Рис. 5. UPGMA-дендрогрaмма по коэффициенту "простой связи", построенная на основе комбинированных данных по проламинам и ВМС у некоторых Евразийских, Северо-Американских и сортовых образцов. Шкала показывает уровень сходства.

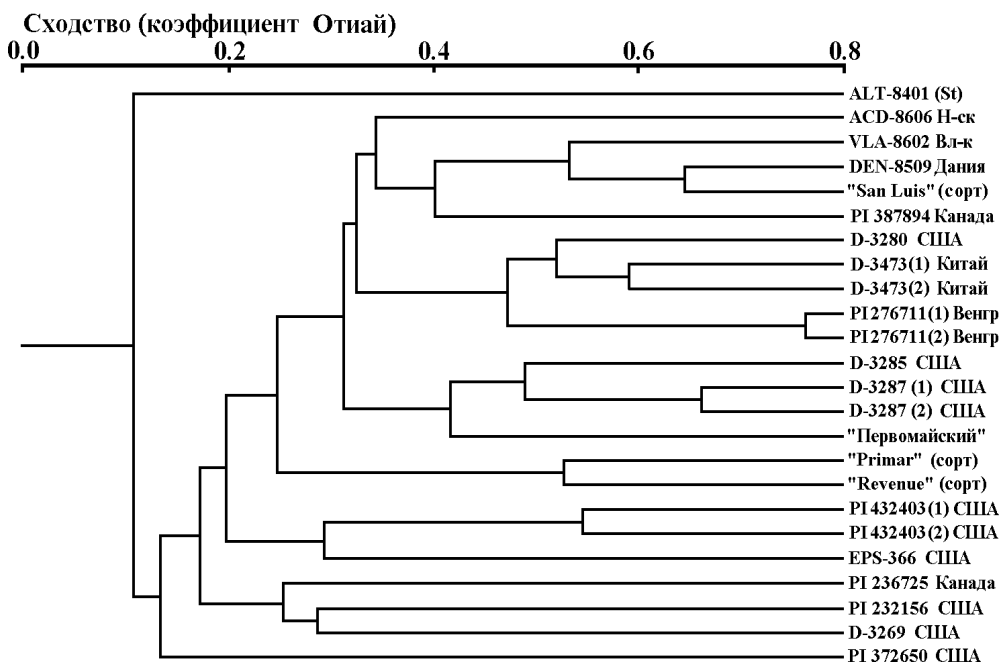


Рис. 6. UPGMA-дендрогрaмма по коэффициенту Оттай, построенная на основе комбинированных данных по проламинам и ВМС у тех же образцов, что и на рис. 5.

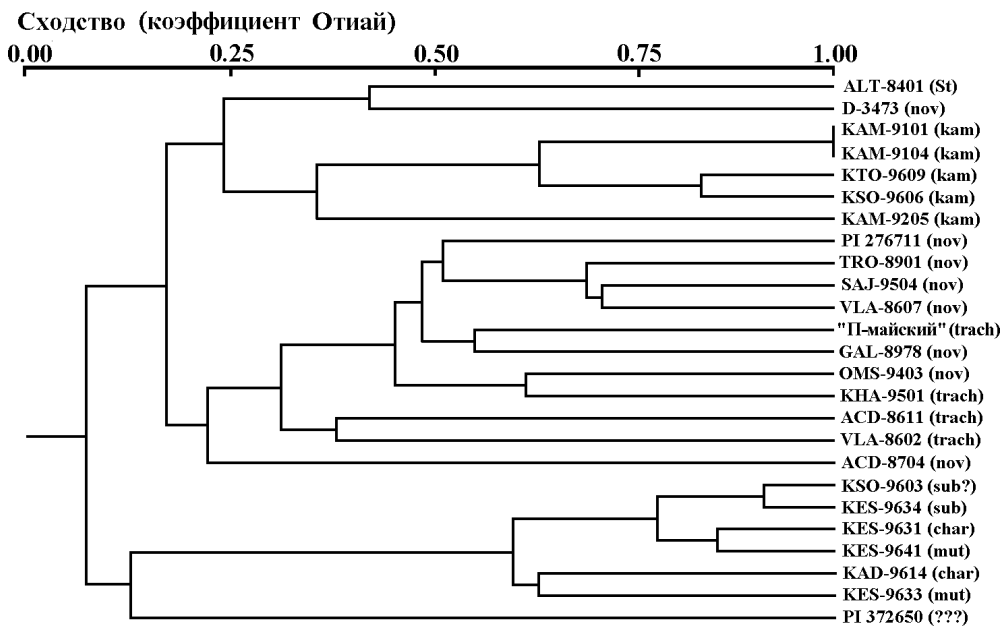


Рис. 7. UPGMA-дендрограмма по коэффициенту Отиай, построенная на основе комбинированных данных по проламинам и ВМС у Евразийских образцов *E. trachycaulus*, камчатских *E. kamzchadorum*, *E. charkeviczii* и морфологически отклоняющихся.

**3. Нумерический анализ полипептидных спектров.** Построение дендрограмм на основе отдельных групп проламинов и высокомолекулярных субъединиц глютенина (ВМС) показало явную неполноту данных, поэтому отдельный анализ на основе 4 матриц нами выпущен из иллюстрации. Комбинированные дендрограммы, полученные по методу невзвешенной парно-групповой средней связи (UPGMA) и основанные на коэффициенте “простой связи” (рис. 5) и коэффициенте Отиай (рис. 6, 7), позволили наблюдать следующие закономерности. Евразийские образцы образуют на дендрограммах две кучные группы, более отдаленные друг от друга при подсчете коэффициента “простой связи”. На рис. 6 (коэффициент Отиай) эти группы разделены только тремя американскими образцами. Отдельное от евразийских биотипов положение выбранной зерновки сорта “Первомайский” может иметь реальное объяснение. Происхождение сорта в настоящее время установить крайне затруднительно, поэтому нельзя исключить его общие селекционные корни с сортами “Primar” и “Revenue”, с которыми “Первомайский” на рис. 6 находится в непосредственной близости. Кроме того, нами показано ранее, что семена этого сорта обладают высокой гетерогенностью по белковым спектрам (Агафонов, Агафонова, 1990), что вносит дополнительный элемент случайности в результаты анализа. Учитывая широкий полиморфизм по белкам даже внутри конкретных образцов и сравнительно малое

число проанализированных зерновок, общие результаты, на наш взгляд, свидетельствуют о наличии корреляции между уровнем внутривидовой дифференциации и полипептидным составом белков эндосперма.

Исходя из коэффициентов сходства внутри Евроазиатской и Северо-Американской групп, а также между группами в целом, можно заключить, что изученные образцы *E. trachycaulus* первой группы имеют меньшую изменчивость, чем второй. Вероятнее всего, интродуцированные и натурализовавшиеся Евроазиатские биотипы имеют общее происхождение от сравнительно узкого по биоразнообразию генного пула. Что касается филогенетического родства камчатского вида *E. kamzchadalarum*, то можно предположить его независимое происхождение от неизвестной Северо-Американской популяции *E. trachycaulus*, содержащей аллели, ответственные за проламиновые полипептиды ОЭП 50 и 51. Носителями таких аллелей являются оба канадских образца, а также PI 432403 (США, Монтана) и EPS-366, США, Нью-Мексико).

Очевидное сходство внутри камчатской группы образцов, названных “отклоняющимися”, и образца PI 372650 с Аляски также, вероятно, отражает их общее происхождение (рис. 7). По нашему предположению, эта группа образована биотипами, близкими к континентальному виду *E. subfibrosus* и обладает значительной изменчивостью по признакам “опушенность нижних цветковых чешуй и колосковой оси” и “относительная длина колосковых чешуй” на уровне популяционной. Другими словами, именно этот вид *Elymus* представлен на Камчатке, а возможно и на Дальнем Востоке в целом, целой гаммой морфотипов. Часть из них ошибочно относят к *E. mutabilis*, другая часть – носители редкого аллеля “короткошиповатая ось колоска” описаны как самостоятельный вид *Elymus charkeviczii*.

Следующее сообщение будет посвящено вопросам половой гибридизации различных биотипов и рекомбинационных процессов в поколениях F1–F3.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 98–04–49570

## ЛИТЕРАТУРА

Агафонов А.В., Агафонова О.В. Электрофоретические спектры проламина у образцов пырея бескорневищного различного происхождения // Генетика, 1990, т. 26, № 11. – С. 1992–2001.

Агафонов А.В., Агафонова О.В. Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachycaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн., 1992а, Вып. 3. – С. 3–6.

Агафонов А.В., Агафонова О.В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой // Сиб. биол. журн. – 1992б, Вып. 3. – С. 7–12.

Пробатова Н.С. Мятликовые, или злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.). – Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1985, т. 1. – С. 89–382.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. – М.-Л.: изд. Акад. наук СССР, 1957, т. 1. – С. 115.

Пробатова Н.С. Новые таксоны сем. *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн.,

1984, т. 2. – С. 251–259.

**Пеукова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник. – Флора Сибири. Новосибирск: Наука. т. 2, 1990. – С. 17–32.

**Цвелев Н.Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – С. 119–120.

**Цвелев Н.Н.** О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. сосуд. раст. – Л.: Наука, 1977, т. 14. – С. 244–255.

**Dewey D.R.** Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis* x *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. Bot., 1968, V. 55. – P. 1133–1139.

**Hitchcock A.S.** Manual of the grasses of the United States. – USDA Misc. Publ., 1951, Washington. – 200 p.

**Kostina E.V., Agafonov A.V., Salomon B.** Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. – In: Jaradat, A.A. (Ed.), 1998. Triticeae III. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, USA. P. 265–272.

**Kreis M., Shewry P.R., Forde B.G., Forde J., Mifflin B.J.** Structure and evolution of seed storage proteins and their genes with particular reference to those of wheat, barley and rye // Oxford surveys of plant molecular and cell biology. 1985, V. 2. – P. 253–317.

**Laemmli V.K.** Change of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature, 1970, № 224. – P. 680–685.

**Ochiai A.** Zoogeographic studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1957, № 22. – P. 526–530.

**Rohlf F.J.** NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. – Exeter Software, Setauket NY, 1992.

**Sneath P.H.A., Sokal R.R.** Numerical taxonomy – the principles and practice of numerical classification. – W.H. Freeman and Co., San Francisco, 1973.

**Sokal R.R., Michener C.D.** A statistical method for evaluating systematic relationships. – Univ. Kansas Sci. Bull., 1958, № 38. – P. 1409–1438.

**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 Sym., Logan, USA, 1994. – P. 29–34.

## SUMMARY

Electrophoretic variability was revealed among accessions of *E. trachycaulus* complex including asiatic taxa *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel., *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvel.) as well as close related taxon *E. charkeviczii* Probat. and deviating forms from Kamchatka, based on glutenins and prolamins. Cluster analysis using unweighted pair group of the simple matching coefficients and of the Ochai coefficients pointed to a close relationship among the euro-asian accessions of *E. trachycaulus* and *E. novae-angliae*, less variable than the north american ones. Accessions of *E. kamczadalarum* from the Kamchatka Peninsula showed to be an endemic group differing from other continental ones regarding electrophoretic profiles. Protein characteristics of *E. trachycaulus* accession PI-372650 from Alaska display a likeness with the group of those biotypes from Kamchatka which correspond to taxonomic species *E. charkeviczii*, *E. subfibrosus* and *E. mutabilis*.