

Отсутствие генетической интрогрессии между *Elymus ciliaris* и *E. pendulinus* (Triticeae: Poaceae) по результатам SDS-электрофореза белков эндосперма в связи с гипотезами происхождения *E. amurensis*

А.В. Агафонов¹, Е.В. Кобозева¹, С.И. Татков²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия; ² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

StY-геномная группа видов рода *Elymus* представляет особый интерес, поскольку большинство видов заходит на территорию России с южных приграничных территорий, преимущественно из Китая. Перекрытие ареалов *Elymus pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. amurensis* в пределах России наблюдается только в южной части Дальнего Востока. В отечественной систематике считается, что *E. ciliaris* филогенетически близок к *E. pendulinus* и, вероятно, от гибридизации этих видов произошел самостоятельный вид *E. amurensis*. В Китае *E. amurensis* признается одной из разновидностей *E. ciliaris*. С целью выявления видовой специфичности проведено изучение полиморфизма белков эндосперма методом SDS-электрофореза у *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. amurensis* из ряда районов Приморского края. Образцы видов из мест общего произрастания анализировались с целью обнаружения общих полипептидных компонентов, которые могли бы появиться в результате генетической интрогрессии. Визуальный анализ электрофоретических спектров, а также построение дендрограмм с использованием различных мер сходства показали высокую степень видовой специфичности *E. ciliaris* и *E. pendulinus* и не выявили признаков интрогрессии, несмотря на то что два вида часто произрастают в общих экотопах и даже образуют стерильные гибриды. Не обнаружены также признаки происхождения *E. amurensis* от высокообособленных видов *E. ciliaris* и *E. pendulinus*. Показана необходимость привлечения методов биосистематики и экспериментальной генетики для подтверждения происхождения и таксономического ранга новых и ряда общепризнанных видов рода *Elymus*.

Ключевые слова: *Elymus pendulinus*, *Elymus ciliaris*, StY-геномные виды, белки эндосперма, SDS-электрофорез, интрогрессия.

Absence of genetic introgression between *Elymus ciliaris* and *E. pendulinus* (Triticeae: Poaceae) as shown by endosperm protein SDS-electrophoresis in connection with hypotheses of *E. amurensis* origin

A.V. Agafonov¹, E.V. Kobozeva¹, S.I. Tatkov²

¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia; ² Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

The StY-genome group of *Elymus* species is of special interest, most of its species ranges extending to Russia from southern frontier territories, mainly from China. The ranges of *Elymus pendulinus*, *E. ciliaris* and *E. amurensis* within Russia overlap in the southern part of the Russian Far East only. *Elymus ciliaris* is considered by Russian taxonomists to be phylogenetically close to *E. pendulinus*, while hybridization of these species gave rise to the independent species *E. amurensis*. Moreover, in China, *E. amurensis* is recognized as a variety of *E. ciliaris*. Endosperm protein polymorphism was studied by SDS-electrophoresis for the purpose to reveal species specificity in *E. pendulinus*, *E. ciliaris*, and *E. amurensis* from a number of localities in the Primorskii Krai. Accessions of species from places of their joint occurrence were analyzed to detect identical polypeptide components which could have appeared due to genetic introgression. Nevertheless, both electrophoretic images visual analyses and construction the dendrograms of populations with various similarity coefficients revealed a high species specificity of *E. ciliaris* и *E. pendulinus* but no signs of introgression in spite of the fact that the two species often grow in common ecotopes and even form sterile hybrids. No indications of the origin of *E. amurensis* from the highly distinct species *E. ciliaris* and *E. pendulinus* were found either. The necessity of biosystematic and experimental methods for confirmation of the origin and

taxonomic rank of new and many recognized species in the genus *Elymus* is shown.

Key words: *Elymus pendulinus*, *Elymus ciliaris*, StY genome species, introgression, endosperm protein, SDS-electrophoresis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Агафонов А.В., Кобозева Е.В., Татьков С.И. Отсутствие генетической интрогрессии между *Elymus ciliaris* и *E. pendulinus* (Triticeae: Poaceae) по результатам SDS-электрофореза белков эндосперма в связи с гипотезами происхождения *E. amurensis*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(1):97-103. DOI 10.18699/VJ15.012

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Agafonov A.V., Kobozeva E.V., Tatkov S.I. Absence of genetic introgression between *Elymus ciliaris* and *E. pendulinus* (Triticeae: Poaceae) as shown by endosperm protein SDS-electrophoresis in connection with hypotheses of *E. amurensis* origin. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(1):97-103. DOI 10.18699/VJ15.012

Многочисленные виды рода пырейник (*Elymus* L.) характеризуются многолетним циклом развития и аллоплоидной геномной конституцией (Dewey, 1984; Love, 1984). Основной формой размножения является гамоспермия с преимущественным самоопылением (автогамия), явления агамоспермии отмечены только у некоторых гексаплоидных австралийских видов (Torabinejad, Mueller, 1993). Данный род широко распространен на всех материках, но центром происхождения считается Центральная Азия, где встречается не менее половины всех известных его видов (Lu, 1994; Salomon et al., 1997; Barkworth et al., 2007). StY-геномная группа видов представляет особый интерес, поскольку большинство их заходит в Россию с приграничных территорий Китая, где система классификации таксонов рода во многом не совпадает с российской (Chen, Zhu, 2006; Цвелев, 2008).

Ареал пырейника реснитчатого (*Elymus ciliaris* (Trin.) Tzvel.) охватывает территории Монголии, Японии, Китая, а также России, где этот вид распространен только на юге Дальнего Востока (Цвелев, 1976; Bothmer et al., 2005). Пырейник амурский (*E. amurensis* (Drob.) Czer.) также распространен на Дальнем Востоке, но как самостоятельный вид признается только российскими систематиками. Основная часть ареала пырейника повислого (*E. pendulinus* (Nevski) Tzvel.) находится в Китае (Bothmer et al., 2005). На территорию России этот вид заходит только северными фрагментами ареала: в Горный Алтай, Бурятию, Забайкалье и на Дальний Восток. Пырейник Гмелина (*E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.) – самый широко распространенный вид StY-геномной группы, основной ареал которого расположен в южной части Сибири, а на Дальнем Востоке граница ареала достигает центральной части п-ва Камчатка (Пробатова, 1985; Bothmer et al., 2005). В пределах территории России перекрывание ареалов названных видов наблюдается только на Дальнем Востоке.

Н.Н. Цвелев и Н.С. Пробатова (Цвелев, Пробатова, 2010. С. 32) дали комментарий к описанию *E. amurensis*: «Возможно, происходит от гибридизации *Elymus ciliaris* × *E. pendulinus*». Однако ранее Н.С. Пробатовой в примечании к описанию вида *E. ciliaris* было указано: «Мы относим к этому виду также немногочисленные (возможно, гибридные) экземпляры с волосистыми сверху пласт. л. (обычно у *E. ciliaris* пласт. л. голые), уклоняющиеся

в этом отношении к *E. amurensis*. *E. amurensis* нередко присоединялся в качестве подвида к *E. ciliaris*, но мы считаем, что последний вид близок к *E. pendulinus*, в то время как *E. amurensis*, вероятно, более близок к *E. gmelinii*» (Пробатова, 1985. С. 117). Таким образом, из данных предположений следует, что *E. ciliaris* близок к *E. pendulinus* и, вероятно, от гибридизации этих видов произошел *E. amurensis*, который, тем не менее, более близок к *E. gmelinii*, чем к *E. ciliaris*.

Приведенная противоречивая точка зрения на взаимоотношения названных видов рассматривается нами достаточно критически, поскольку не подтверждена какими-либо экспериментальными данными. В настоящее время точные сведения о взаимоотношениях между видами *E. ciliaris* – *E. pendulinus* и *E. amurensis* – *E. gmelinii* практически отсутствуют. Имеются лишь отдельные публикации о гибридизации выборочных локальных биотипов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* с целью установления общей геномной конституции видов (Lu et al., 1990; Zhou et al., 1999). В последние годы большое количество работ по филогении рода было выполнено с применением методов молекулярной генетики, но полной ясности в вопрос взаимоотношений конкретных видов внутри StY-геномной группы они не внесли (Sun, Salomon, 2009; Mason-Gamer et al., 2010; Sun, Komatsuda, 2010).

Ранее нами были проведены комплексные исследования филогенетических и, как следствие, таксономических взаимоотношений между *E. ciliaris* и *E. amurensis* (Кобозева и др., 2011). На основании полученных результатов было предложено объединить эти два вида в качестве полиморфного *E. ciliaris* s. l., так как широкая изменчивость морфологических и биохимических признаков, включая диагностические, не дает возможности разграничивать данные виды на практике. Кроме того, изучалась возможность молекулярного ISSR (inter-simple sequence repeats) маркирования для выяснения взаимоотношений четырех вышеназванных видов (Агафонов и др., 2010). Было продемонстрировано, что *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* образовывали отдельные отчетливые кластеры на дендрограмме, построенной на основе 156 полученных ISSR-фрагментов. При этом образцы *E. amurensis* были расположены в общем кластере с *E. ciliaris*, что также подтверждает наше предположение о том, что *E. amurensis* является одним

из морфотипов *E. ciliaris*. Дальневосточные выборки *E. pendulinus* оказались незначительно, но, тем не менее, ближе к сибирским выборкам *E. gmelinii*, чем к дальневосточным биотипам *E. ciliaris*.

Таким образом, видовая самостоятельность *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* не вызывает сомнений даже с учетом внутривидового полиморфизма каждого из трех видов. Тем не менее из результатов нельзя заключить, что современная межвидовая интрогрессия и дальнейшее формообразование невозможны в смешанных популяциях с совместным произрастанием разных StY-геномных видов рода *Elymus*.

Детальный морфологический анализ дальневосточных образцов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* показал наличие стабильных признаков, по которым возможно различить эти виды (Кобозева, Агафонов, 2011). Вместе с тем в местах общего произрастания нами неоднократно были найдены межвидовые гибриды с промежуточными признаками. Все такие растения были абсолютно стерильными. Три искусственных гибрида, полученных в лабораторных условиях, характеризовались промежуточными состояниями признаков и также обладали полной пыльцевой и семенной стерильностью. Однако морфологический анализ растений *E. ciliaris* и *E. pendulinus* не позволяет однозначно ответить на вопрос о возможности протекания интрогрессивных процессов, так как для обоих видов характерна изменчивость по гомологичным рядам признаков – степень опушения листовых пластинок, наличие трихом и ресничек на нижних и верхних цветковых чешуях.

Поскольку результаты выборочной гибридизации не могут быть однозначным доказательством отсутствия интрогрессии, необходимы дополнительные сведения об уровнях видовой обособленности.

Запасные белки эндосперма представляют собой полиморфную систему генетических маркеров, несущих информацию о видовой специфичности, гетерогенности популяций, преимущественных формах размножения и о явлениях межвидовой интрогрессии. Основную массу белков эндосперма у злаков трибы Triticeae составляют проламины (спирторастворимые белки) и глютелины (белки, извлекаемые слабыми растворами щелочей). Функционально активные белки (ферменты, ингибиторы и т. д.) относятся, как правило, к легкорастворимым фракциям водорастворимых альбуминов и солерастворимых глобулинов и представлены в зерновках в относительно меньших количествах (Конарев, 1983; Созинов, 1985). Электрофоретический анализ полипептидных спектров белков проламин-глютелинового комплекса много лет используется нами для изучения природных и экспериментальных популяций видов рода *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992; Agafonov, Vaum, 1998; Агафонов, Баум, 2000; Gerus, Agafonov, 2005; Агафонов, Герус, 2008; Герус, Агафонов, 2011). В основе метода лежит получение изолированного эн-

досперма из индивидуальных зерновок без примесей оболочки и зародыша (Агафонов, Агафонова, 1989). Эффективность этого метода обеспечивается не только высокой разрешающей способностью, но и доступностью анализируемого материала, так как белки зерновки сохраняют электрофоретические свойства длительный срок после потери всхожести семян.

Цель данной работы – провести анализ полиморфизма и специфичности электрофоретических спектров запасных белков эндосперма у *E. ciliaris* и *E. pendulinus* и на основе полученных данных оценить вероятность протекания межвидовой интрогрессии данных видов в связи с гипотезами происхождения *E. amurensis*.

Материалы и методы

Анализировались природные образцы видов из коллекции, собранной сотрудниками ЦСБС СО РАН. Данные о происхождении образцов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* приведены в Дополнительных материалах 1 и 2¹. Всего было исследовано 42 образца *E. ciliaris* и 39 образцов *E. pendulinus* из разных популяций Приморского края. Используемая номенклатура образцов была предложена нами и образована 3 латинскими буквами и 4 цифрами, две первые из которых обозначают год сбора, а две другие – порядковый номер образца локальной коллекции. В связи с существенным числом образцов из смешанных популяций для них приведены только первые две цифры кода (Доп. материалы 2).

Выделение запасных белков эндосперма и электрофорез в SDS-системе проводили по методу Laemmli (1970) с модификациями (Агафонов, Агафонова, 1992). В качестве стандарта использовали зерновки образца *E. sibiricus* L. ALT-8401, у которого полипептидные компоненты электрофоретического спектра ранее были откалиброваны по стандартным маркерам молекулярных масс. Для более точной идентификации каждого компонента строились шкалы относительной электрофоретической подвижности (ОЭП). Изучение полипептидного состава спектров проводили в двух электрофоретических вариантах, –Me и +Me, как предложено ранее (Kostina et al., 1998). В варианте –Me выявляются мономерные белки, преимущественно проламины. Вариант +Me обеспечивает разделение смеси проламинов и субъединиц глютелина, диссоциированных после обработки экстрактов 2-меркаптоэтанолом. Поскольку у самоопыляющихся видов рода *Elymus* зерновки с одной особи с большой вероятностью идентичны по спектрам запасных белков, то для общей характеристики конкретного растения достаточно одной зерновки (Герус, Агафонов, 2006; Агафонов и др., 2008). Поэтому в данной работе в сравнительные опыты было взято по одной зерновке с растения. Выделение индивидуальных белковых спектров (профилей) образцов

¹ Дополнительные материалы см. в Приложении 2 по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2015-04/appx2.pdf>

из электрофореграммы, построение матрицы сходства и кластеризация индивидуальных образцов двух видов из мест общего произрастания были выполнены с использованием программы BioNumerics (Applied Maths, Бельгия). Матрицу рассчитывали с использованием различных мер сходства: коэффициентов Жаккара (Jaccard), Дайса (Dice), Охאי (Ochiai) и «different bands» (The BioNumerics manual, 2004).

По всем рассчитанным матрицам были построены дендрограммы методом невзвешенного парно-группового кластерного анализа с арифметическим усреднением UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean). Поскольку они несколько различались, по ним было построено консенсусное дерево, на котором совпадающие кластеры выделены жирными линиями, а несовпадающие обозначены пунктиром. Достоверность структуры ветвления определялась бутстрепом.

Результаты и обсуждение

Было проведено изучение электрофоретических свойств белков эндосперма *E. ciliaris* (варианты –Me и +Me) (Доп. материалы 3). Результаты подтвердили ранее полученные данные о том, что у видов рода *Elymus* вариант +Me является более информативным, так как помимо мономерных белков на спектрах присутствовали компоненты, соответствующие субъединицам полимерных белков – глютелинов и агрегированных проламинов. Опыт показал сходство всех образцов вида, включая северокорейский, в общем распределении полипептидов по ОЭП. В варианте –Me проявились 4 отчетливо выраженные зоны. Самые мелкие, но ярко выраженные (интенсивные) полипептиды 28–37 кДа (55–80 ед. ОЭП) по электрофоретическим свойствам близки к таковым у других видов рода *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992; Герус, Агафонов, 2006), но в зоне около 40 кДа (50–55 ед. ОЭП) присутствовала специфическая группа компонентов. Наиболее полиморфная группа полипептидов была расположена в зоне 40–50 кДа (37–47 ед. ОЭП), а наименее вариабельная группа из 2–3 полипептидов – в зоне около 55 кДа (25–30 ед. ОЭП).

При переходе к варианту +Me у изучаемых образцов так же, как и у изученных ранее представителей *Elymus*, происходили изменение величин ОЭП большинства компонентов и появление новых субъединиц глютелина (Агафонов, Ваум, 1998; Kostina et al., 1998). Белковые группы 50–55 ед. и 37–47 ед. ОЭП сливались в одну группу с высокой степенью изменчивости. Пара наибольших по массе глютелиновых субъединиц (22–23 ед. ОЭП) присутствовала у всех приморских образцов (у MES-8745 и VOK-8631 – с небольшими отклонениями по ОЭП), но отсутствовала у северокорейского COR-8992 с замещением парой 24–25 ед. Наиболее консервативный полипептид около 29 ед. ОЭП был также отнесен нами к субъединицам глютелина или агрегированного проламина. Результаты изучения других образцов *E. ciliaris*

показали наличие внутривидового сходства в общем группировании компонентов по зонам ОЭП, но отсутствие постоянных видоспецифичных полипептидов.

Сравнительный анализ запасных белков семян *E. ciliaris* s.l. и *E. pendulinus* в варианте –Me показал следующие закономерности (Доп. материалы 4). Во-первых, визуальное белковые профили двух видов заметно отличаются в распределении компонентов по зонам ОЭП, в частности характерная для *E. ciliaris* группа компонентов 50–55 ед. ОЭП у *E. pendulinus* отсутствует. Анализ образцов MES-8613 и MES-8640 (дорожки 17 и 18, блок В), соответствующих виду *E. amurensis*, показал совпадение по компонентам спектра с другими образцами *E. ciliaris* в зонах ОЭП 22–24 ед., 52–55 ед. и 73–86 ед. ОЭП. Этот факт полностью согласуется с выводом об их видовом единстве (Кобозева и др., 2011).

Во-вторых, выявлено, что *E. pendulinus* более изменчив, чем *E. ciliaris* s. l., по участкам спектров 20–35 и 60–85 ед. ОЭП, даже при исключении из анализа географически отдаленных образцов GAL-8942 и HAV-8902 (A-1 и A-2). Так, у *E. ciliaris* обнаружено только 4 высокомолекулярных компонента 20–35 ед. ОЭП, а у *E. pendulinus* их не менее 10.

Анализировались выборки семян разных образцов двух видов из мест общего произрастания (Доп. материалы 5). Визуально на спектрах не выявлено отчетливых общих полипептидов, указывающих на наличие интрогрессивных процессов. Напротив, проявилась видовая специфичность компонентного состава белковых профилей, демонстрирующая обособленность *E. ciliaris* и *E. pendulinus* при использовании данного критерия.

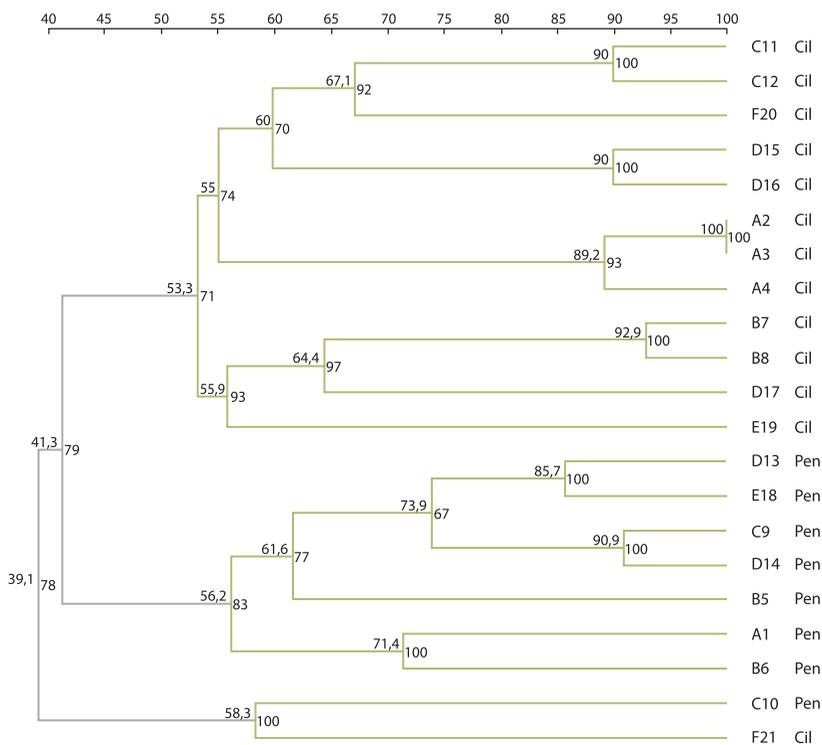
Электрофореграмма (Доп. материалы 5) была дополнительно проанализирована с помощью программы BioNumerics. С использованием различных мер сходства построена консенсусная дендрограмма (Доп. материалы 6) и проведен бутстреп-анализ достоверности кластеров (рисунок). При сравнении двух дендрограмм очевидно, что кластеры [(D13*, E18*) (C9*, D14*)], (A1*, B6*), [(C11, C12) F20], [(A2, A3), A4], (D15, D16), (B7, B8) выявляются лишь при использовании различных мер сходства и имеют значения бутстрепа около 100 %, что указывает на их высокую достоверность. Кластеры [(D13*, E18*) (C9*, D14*)] (A1*, B6*) представляют образцы *E. pendulinus*, остальные – *E. ciliaris*. Отдаленность образца *E. pendulinus* C10 (RUS-0733) от остальных образцов вида, вероятнее всего, связана с искривлением данного электрофоретического трека и ошибкой программы считывания.

Проведенный дополнительный опыт показал сходство RUS-0732 с другими образцами из популяции RUS-07. Отдаленность F21 (SLA-0709) от других образцов *E. ciliaris* подтверждается существенным отличием в белковых профилях (Доп. материалы 6). На дендрограмме (рисунок) образцы C10* и F21 объединены в один кластер с высоким значением бутстрепа (100 %),

однако сходство их между собой очень низкое (58,3 %), что указывает на формальный характер объединения. Данное предположение подтверждается и консенсусной дендрограммой (Доп. материалы 6), на которой они не составляют кластер. Местоположение критических образцов *E. pendulinus* RUS-0732 и *E. ciliaris* SLA-0709 установлено также недостаточно достоверно.

Таким образом, образцы двух видов разделились по разным кладам, что в целом подтверждает наше исходное предположение о наличии видовой специфичности белковых спектров семян *E. pendulinus* и *E. ciliaris*. Обнаружение двух образцов, C10* (*E. pendulinus*) и F21 (*E. ciliaris*), отличающихся по белковым профилям от других представителей видов, возможно, указывает на более широкую изменчивость белковых спектров для представителей обоих видов и нуждается в дополнительном исследовании.

Согласно полученным комплексным данным, последствия межвидовой интрогрессии между *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в природных популяциях нами не обнаружены, несмотря на то что два вида часто произрастают в общих экотопах в непосредственной близости друг от друга. Тем не менее это не означает, что процессы интрогрессии не могут протекать в других точках ареала. Но результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что вероятность такого явления достаточно мала. Возможно, такого рода процессы могут протекать с исключительно низкой частотой или совершенно «запрещены» в природных условиях по причине эволюционно дивергировавших геномов данных видов. Что касается происхождения *E. amurensis*, то этот таксон, вероятнее всего, представляет собой совокупность морфотипов *E. ciliaris* s. l. (Кобозева и др., 2011), которая не обладает качествами самостоятельного вида. В настоящее время нет никаких оснований предполагать происхождение *E. amurensis* от



Дендрограмма популяций *E. ciliaris* (Cil) и *E. pendulinus* (Pen), рассчитанная с бутстреп-анализом достоверности кластеров.

Цифрами слева от узлов обозначена мера сходства образцов (%), справа – значения бутстреп-анализа (%). Нумерация образцов проведена в соответствии с Доп. материалами 5.

гибридизации обособленных видов *E. ciliaris* и *E. pendulinus*. Вместе с тем в экспедиционный сезон 2012 г. в Приморском крае нами обнаружена обширная популяция особей, не соответствующих характеристикам *E. ciliaris* или *E. amurensis*. Означает ли это, что обнаружен новый вид рода *Elymus* или одна из морфологически отклоняющихся форм базового вида *E. ciliaris* – должно показать дополнительное подробное изучение живого материала.

Проблема межвидовой интрогрессии тесно связана с периодическими публикациями о нахождении «новых для науки видов» рода *Elymus* (Котухов, 1992; Цвелев, 2008). Однако в большинстве случаев такие «новые виды» представляют собой единичные стерильные межвидовые гибриды (в случаях филогенетически отдаленных видов), интрогрессивные или рекомбинантные формы (при относительной филогенетической близости родительских видов или биотипов) либо выборочные морфологически отклоняющиеся формы исходного вида (Герус, Агафонов, 2006; Агафонов, 2011; Кобозева и др., 2011, 2012). Можно утверждать, что среди видов рода *Elymus*, описанных за последние 20 лет с территории России, нет ни одного, видовая самостоятельность которого была доказана авторами новых видов биосистематическими или генетическими методами с учетом особенностей репродукции. Этот тезис касается не только видов с территории России, но также с прилегающих территорий Казахстана и Китая. Именно поэтому мы считаем совершенно необходимым привлечение методов биосистематики и экспериментальной генетики для подтверждения происхождения и таксономической обособленности новых и ряда общепризнанных видов рода.

Благодарности

Авторы выражают благодарность д.б.н. О.В. Дорогиной и к.б.н. Д.Е. Никоновой за помощь в проведении исследований. Работа выполнена при

финансовой поддержке РФФИ, проекты № 08-04-00747, № 11-04-00861.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Агафонов А.В. Общая структура рекомбинационного генома *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оценки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии. Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2011;2(8):61-70.
- Агафонов А.В., Агафонова О.В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой. Сиб. биол. журнал. 1992;3:7-12.
- Агафонов А.В., Агафонова О.В. Способ идентификации генотипов многолетних злаков трибы Пшеницевые (Triticeae): А.с. СССР № 1546022. 1989.
- Агафонов А.В., Баум Б.Р. Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства полевых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) и близких таксонов. 1. Полиморфизм запасных белков эндосперма у биотипов Северной Америки и Евразии. Turczaninowia. 2000;3(1):63-75.
- 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 (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2008;1:58-70.
- Агафонов А.В., Герус Д.Е., Дорогина О.В. Самоопыление видов рода *Elymus* (Triticeae: Poaceae) и его отражение на полипептидных спектрах белков эндосперма. Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2008;3(1/2):21-26. <http://journal.csbg.ru>.
- Агафонов А.В., Герус Д.Е., Кобозева Е.В. Дифференциация StY-геномных видов рода *Elymus* (Poaceae) в Азиатской России по данным морфологии, изменчивости запасных белков эндосперма, гистона H1 и ДНК маркеров. Матер. IV Междунар. конф. «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (1–3 ноября 2010 г., Томск). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2010.
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Генетическое разнообразие в природных популяциях *Elymus fibrosus* (Triticeae: Poaceae) по запасным белкам эндосперма. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011;15(3):531-539.
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* (Poaceae) и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза. Генетика. 2006;42(12):1405-1413.
- Кобозева Е.В., Агафонов А.В. Существует ли вероятность интрогрессивных процессов между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. pendulinus* (Poaceae) в природных популяциях? Матер. Всерос. конф. «Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда». Новосибирск: Изд-во «Сибтехнорезерв», 2011:88-91.
- Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Овчинникова С.В., Агафонов А.В. Таксономические взаимоотношения между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. amurensis* (Poaceae). Turczaninowia. 2011;14(3):35-44.
- Кобозева Е.В., Овчинникова С.В., Агафонов А.В. Изменчивость и таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae). Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2012;2(10):87-93.
- Конарев В.Г. Белки растений как генетические маркеры. М.: Колос, 1983.
- Котухов Ю.А. Новые виды рода *Elymus* (Poaceae) из Восточного Казахстана. Ботан. журнал. 1992;77(6):89-93.
- Пробатова Н.С. Мятликовые, или Злаки – Poaceae Varnh. (Gramineae Juss.). Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985;1:89-382.
- Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М.: Наука, 1985.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976.
- Цвелев Н.Н. О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России. Ботан. журнал. 2008;93(10):1587-1596.
- Цвелев 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;57:5-102.
- Agafonov A.V., Baum B. Variation of endosperm proteins in the complex of *Elymus trachycaulus* (Link) Gould ex Shinners / Triticeae III (Ed. Jaradat A.A.), Enfield, New Hampshire, Science Publ., 1998:273-282.
- Barkworth M.E., Campbell J.J.N., Salomon B. *Elymus* L. Flora of North America (Eds K.E. Barkworth, K.M. Capels, S. Long, L.K. Anderton, M.B. Piep). V. 24. N.Y.: Oxford: Oxford Univ. Press, 2007:288-343.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O. Distribution, habitat and status for perennial Triticeae species in Japan. Bot. Jahrb. Syst. 2005;126:317-346. DOI: 10.1127/0006-8152/2005/0126-0317
- Chen S.L., Zhu G.H. *Elymus* L. Flora of China (Poaceae), 2006. Beijing, St. Louis. 22:400-429. DOI: 10.1093/aob/mcm014
- Dewey D.R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. Gene manipulation in plant improvement (Ed. J.P. Gustafson). N.Y.: Plenum Publ. Corp., 1984:209-279.
- Gerus D.E., Agafonov A.V. Introgression between *Elymus caninus* and *E. fibrosus* as revealed by morphology and one-dimensional SDS-electrophoresis. Czech J. Genet. Plant Breed. 2005;41:74-78.
- Kostina E.V., Agafonov A.V., Salomon B. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. Triticeae III (Ed. A.A. Jaradat). Enfield, New Hampshire: Sci. Publ., 1998:265-272.
- Love A. Conspectus of the Triticeae. Feddes Repert. 1984; 5:425-521.
- Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature. 1970;227:680-685. DOI: 10.1038/227680a0
- Lu B.-R. The genus *Elymus* in Asia. Taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships. Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Eds R.R.-C. Wang, K.B. Jensen, C. Jaussi). Logan, Utah, 1994:219-233.
- Lu B.-R., Yan J., Yang J., Flink J. Biosystematic studies among *Roegneria pendulina* *Roegneria ciliaris* and *Roegneria kamoji* of the tribe Triticeae Gramineae. Acta Botanica Yunnanica. 1990;12(2):161-171.
- Mason-Gamer R.J., Burns M. M., Naum M. Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* (Poaceae) allotetraploids: analyses of three nuclear gene trees. Mol. Phylog. Evol. 2010;54:10-22. DOI: 10.1016/j.ympev.2009.10.002
- Salomon B., Bothmer R. von, Seberg O. A proposal for an *Elymus* core collection. Plant Genet. Res. Newsletter. 1997;111:77-81.
- Sun G., Komatsuda T. Origin of the Y genome in *Elymus* and its relationship to other genomes in Triticeae based on evidence from

- elongation factor G (EF-G) gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010;56:727-733. DOI:10.1016/j.ympev.2010.03.037
- Sun G., Salomon B. Molecular evolution and origin of tetraploid *Elymus* species. *Breeding Sci.* 2009;59:487-491. DOI: 10.1270/jsbbs.59.487
- The BioNumerics manual (2004) Applied Maths BVBA. www.appliedmaths.com.
- Torabinejad J., Mueller R.J. Genome constitution of the Australian hexaploid grass, *Elymus scabrus* (Poaceae: Triticeae). *Genome.* 1993;36:147-151.
- Zhou Y.-H., Yen C., Yang J.-L., Zheng Y.-L. Biosystematic study of *Roegneria tenuispica*, *R. ciliaris* and *R. pendulina* (Poaceae: Triticeae). *Plant Syst. Evol.* 1999;217:215-220.