

**ОБЩАЯ СТРУКТУРА РЕКОМБИНАЦИОННОГО ГЕНПУЛА
ELYMUS CANINUS (TRITICEAE: POACEAE) ПО ДАННЫМ
СКРЕЩИВАЕМОСТИ И ОЦЕНКИ НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В ТАКСОНОМИИ**

А.В. Агафонов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: agalex@mail.ru

Изучались отношения скрещиваемости между биотипами *Elymus caninus* из разных точек ареала, включая морфологически отклоняющиеся формы (МОФ). Было выращено 91 гибридное растение F₁ в 42 комбинациях скрещивания. Получены данные о морфологических особенностях и репродуктивных свойствах гибридов в поколениях F₁ и F₂, проведена оценка характера наследования некоторых морфологических признаков, важных в таксономии рода *Elymus*. Показано, что *E. caninus* как вид образован не только типичными особями с ограниченным диапазоном морфологической изменчивости, но и большим числом морфотипов, не соответствующих общепринятому диагнозу вида. Некоторые МОФ целесообразно классифицировать как разновидности *E. caninus* s. l.

Ключевые слова: *Elymus caninus*, таксономия, биосистематика, гибридизация, рекомбинация.

**GENERAL STRUCTURE OF THE RECOMBINATION GENEPOOL
OF *ELYMUS CANINUS* (TRITICEAE: POACEAE) ACCORDING TO DATA
OF CROSSABILITY AND ESTIMATION OF HEREDITABILITY OF SOME
MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS THAT ARE USED IN TAXONOMY**

A.V. Agafonov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: agalex@mail.ru

Relationships of crossability among biotypes *E. caninus* from different points of the area, including morphologically deviating forms, were studied. Ninety one hybrid plants F₁ in 42 cross combinations have been grown up. Data about morphological features and reproductive properties of hybrids in generations F₁ and F₂ are obtained. The estimation of inheritance of some morphological characters, important in taxonomy, was carried out. It was shown that *E. caninus* as the species is formed not only by typical individuals with the limited range of morphological variation, but also by the big number of the morphotypes mismatching the standard diagnosis of the species. Some deviating morphotypes are expedient to classify as varieties of *E. caninus* s. l.

Key words: *Elymus caninus*, taxonomy, biosystematics, hybridization, recombination.

ВВЕДЕНИЕ

Elymus caninus (L.) L. – многолетний самоопыляющийся аллотетраплоидный злак трибы Triticeae, один из самых распространенных видов рода *Elymus* на территории Северной Евразии. Его ареал охватывает Европу от Исландии и Средиземноморья до Урала, почти всю палеарктическую часть Сибири, а также некоторые районы Центральной Азии (Цвелев, 1976; Hultén, Fries, 1986). В Северной Европе распространен повсеместно в Швеции и Дании, несколько реже в Норвегии и Финляндии. В Сибири распространен практически во всех районах, за исключением Читин-

ской области, но, в отличие от Европы, севернее 60-й широты обнаруживаются только отдельные редкие популяции вида (Пешкова, 1990).

E. caninus был первым евроазиатским таксоном рода *Elymus*, у которого определена SH-геномная конституция (Dewey, 1968), что по новейшей общепринятой номенклатуре соответствует геномной формуле StStHH (Wang et al., 1994). Как интродуцент *E. caninus* обладает ценными кормовыми качествами, выдерживает временное переувлажнение почвы, имеет высокую зимостойкость и холодостойкость и был признан

перспективным растением для введения в культуру в Нечерноземной и Центрально-Черноземной зонах (Медведев, Сметанникова, 1981; Клечковская, 1989). В СССР *E. caninus* имел существенное значение как пастбищная и сенокосная трава, был создан ряд сортов кормового назначения (Ларин и др., 1950). Вид неоднократно использовался в экспериментах по скрещиванию с культурными хлебными злаками как возможный донор генетических систем устойчивости (Sharma, Baenziger, 1986; Lu, Bothmer, 1990, 1991). В целом *E. caninus* характеризуется средним уровнем морфологической изменчивости по сравнению с другими видами рода *Elymus*. Но при сравнительном изучении гербарного и живого материала из разных точек обширного ареала обнаруживаются заметные различия между европейскими, сибирскими и некоторыми центрально-азиатскими образцами, а также выявляются морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), что особенно заметно при выращивании растений в условиях экспериментального участка. Не удивительно, что описания, данные С.А. Невским (1934) и Н.Н. Цвелевым (1964) для *Roegneria canina* и Г.А. Пешковой (1990) для *Elymus caninus*, различаются по ряду диагностических признаков. При этом различия в представлениях о виде по некоторым характеристикам довольно существенные (жизненная форма, высота растений, признаки генеративных органов). Эти различия можно объяснить на основе более поздних данных, полученных при сравнительном изучении растений в условиях интродукции, свидетельствующем о широком внутривидовом полиморфизме вида по многим морфологическим характеристикам (Агафонов, Костина, 2003; Mizianty, 2005). Кроме того, большинство изученных популяций *E. caninus* показали значительную изменчивость по полипептидным спектрам запасных белков эндосперма (Kostina et al., 1998). Результаты позволили сделать вывод о множественном аллелизме генов, контролирующих синтез этих белков не только у вида в целом, но и внутри популяций. Однако анализ сестринских зерновок показал высокую степень их идентичности по этому признаку, что подтверждает все ранние данные о самоопылении как основной формы размножения вида, а также о высоком уровне гомозиготности индивидуальных растений (Агафонов и др., 2008).

По данным О. Diaz с соавторами (1999), изучавших аллозимное разнообразие *E. caninus* в 54 природных популяциях из Германии, Финляндии, Исландии, Италии, Швеции, России, Китая и Пакистана, изменчивость вида была высокой: 71.4 % локусов были полиморфны, среднее число аллелей на локус 2.2, среднее генетическое разнообразие составляло 0.23. Отмечена высокая степень популяционной

дифференциации: а) статистически значимые различия были найдены в частотах аллелей между популяциями для каждого полиморфного локуса ($P < 0.001$); б) 62 % общей аллозимной изменчивости полиморфных локусов были распределены между популяциями ($G_{ST} = 0.62$); в) получена относительно высокая генетическая дистанция между популяциями (среднее $D = 0.16$). При этом северные популяции вида показали более высокий уровень генетической изменчивости.

Г. Sun и соавторы (1999) также изучали генетическое разнообразие *E. caninus* из России, Китая, Норвегии, Швеции, Финляндии, Исландии, используя изозимы, RAPD и микросателлитные маркеры. Микросателлитные маркеры показали наибольший полиморфизм. Шесть микросателлитных пар праймеров выявили 74 полиморфных аллеля, со средним числом ампликонов 15.7 на пару праймеров. Кроме того, генетическое разнообразие *E. caninus* изучали в популяциях из Дании с помощью изоферментов и микросателлитных маркеров (Sun et al., 2001). Микросателлитные локусы показали более высокий уровень изменчивости, чем ферменты. Среднее число аллелей на локус было 1.04 для изозимов и 1.38 для микросателлитов. Процент полиморфных локусов для изозимов и микросателлитов был 4.7 и 23.6 % соответственно. Генетическое разнообразие на популяционном уровне составило 0.1 для изозимов и 0.63 для микросателлитов. Тем не менее при молекулярно-генетическом RAPD анализе получены данные, которые вызывают дополнительные вопросы. Так, совершенно непонятно, почему образец из Чехии H3916 показал значительно большее сходство с образцом вида из Пакистана H4111, чем с географически близким образцом из Словакии H3915, а образец *E. caninus* H10345 из Финляндии оказался рядом с двумя образцами североамериканского вида *E. trachycaulus* (Sun et al., 2006).

Согласно описаниям М. Falkowski (1974), на территории Польши произрастают три разновидности *E. caninus*: var. *glaucum* (Hackel) Volkart (прямой колос, гладкие влагалища листьев, колоски с 4–6 цветками); var. *subtriflorum* Parl. (чаще всего 3–4 цветка в колоске) и var. *pauciflorum* (Schur) Volkart (прямой колос, колоски главным образом с 2–3 цветками). М. Mizianty (2005) проводила исследование изменчивости в 72 популяциях *E. caninus* из Польши по 36 количественным и 31 качественному морфологическому признаку. Результаты показали, что по всем исследованным признакам *E. caninus* в Польше имеет непрерывную изменчивость, и нельзя выделить какие-либо четко различающиеся внутривидовые единицы. В том числе невозможно достоверно выделить морфологические признаки, по которым бы различались

E. caninus var. *caninus* и *E. caninus* var. *pauciflorum* (Schur) Volkart. Автором сделан вывод, что признаки, положенные в основу разделения названных разновидностей, не имеют никакого таксономического значения. В Северной Европе весьма распространена короткоостая или безостая разновидность *E. caninus* var. *muticus* (Holmb.) Karlsson, которая много лет обращала на себя внимание морфологов из-за заметного признака отсутствия остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ). Несколько биотипов этого таксона были изучены нами в эксперименте (Герус, Агафонов, 2006а). Показано, что эта разновидность в широком понимании, т. е. совокупность экземпляров *E. caninus*, несущих резко укороченные ости НЦЧ, имеет полифилетическое гибридное происхождение. В Скандинавии она, вероятнее всего, происходит от *E. caninus* и *E. mutabilis*. Сибирские морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), которые могут быть формально причислены к *E. caninus* var. *muticus*, также происходят от местных биотипов *E. caninus* и *E. mutabilis*. Недавно несколько собранных в Восточном Казахстане гербарных экземпляров, морфологически сходных с *E. caninus* var. *muticus*, были описаны как новый вид *E. goloskokovii* Kotuch. (Котухов, 2004).

Неоднократно отмечалось, что проблема правомерности описания и признания новых видов растений становится особенно актуальной в последние годы (Агафонов, 2004). Путь описания новых видов на основе гербарных образцов, несущих мелкие морфологические отклонения, нам видится абсолютно тупиковым (Агафонов, 2009). Действительно, в наших сборах из разных районов Сибири и Северного Казахстана обнаружен ряд самофертильных форм, морфологически близких *E. caninus*, но обладающих отдельными признаками, не характерными для этого

вида. Здесь следует напомнить основные признаки, характеризующие типичные формы (ТФ) *Elymus caninus*. В настоящее время относительно широкая трактовка пределов изменчивости, приведенная для азиатского ареала вида (Пешкова, 1990), видится более адекватной, чем в узком подробном понимании С.А. Невского (1934): а) слабонаклоненные рыхлые колосья; б) колосковые чешуи волосистые изнутри, в 1.5–2 раза короче прилежащих цветковых чешуй; в) нижние цветковые чешуи почти голые, иногда редкошиповатые в верхней части или по краям; г) колосковые чешуи по краю бело-пленчатые; д) ости нижних цветковых чешуй длиннее самих чешуй (12–25 мм). Эти признаки были положены в основу идентификации типичных форм (ТФ) вида, т. е. не выходящих за общепринятые пределы варибельности по диагностическим признакам. Обнаруженные нами МОФ не соответствовали по одной или более из приведенных характеристик, но при этом не отвечали в полной мере диагнозам других евроазиатских видов *Elymus*. Цель настоящей работы – прояснить характер репродуктивных отношений между типичными формами *E. caninus* (ТФ) и некоторыми МОФ и оценить возможность генетической рекомбинации между биотипами как важнейшего критерия гомологичности геномов и, следовательно, сохранения видового радикала по Н.И. Вавилову (1931). За основной методический подход был взят сформулированный ранее принцип рекомбинационных и интрогрессивных генпулов, предложенный для биосистематических исследований самоопыляющихся видов рода *Elymus* (Агафонов, 1997; Agafonov, 1994). Проведение оценки наследования некоторых морфологических признаков, важных в таксономии рода, стало одним из приложений в анализе внутривидовых отношений скрещиваемости *E. caninus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Живой материал *Elymus caninus* был представлен отдельными азиатскими и европейскими образцами из коллекции ЦСБС СО РАН, а также полученными из следующих источников, как они именовались на момент передачи семян.

1. От Dr. B. Salomon (Department of Plant Breeding Research, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp, Sweden) – отмечены (*);

2. От Dr. D. R. Dewey (Forage and Range Research Laboratory, Utah State University, Logan, USA) – отмечены (**).

Общая характеристика происхождения изученных образцов приведена в табл. 1.

Все процедуры по созданию половых гибридов, оценки их семенной фертильности (СФ) и уровней половой совместимости биотипов Cs были выполнены, как описано ранее (Агафонов, 2004). Анализ репродуктивных свойств и морфологических особенностей гибридных особей в поколениях проводили на особях, выращенных в климокамере и на открытых делянках.

**Морфологические особенности некоторых из изученных типичных
и морфологически отклоняющихся форм *E. caninus***

№ п/п	Код образца	Место и автор сбора
<i>Отдельные коллекционные образцы</i>		
1	ACD-8805	Новосибирск, окр. Академгородка; alt. 170 м; N 54°48.783'; E 83°6.258' (А. Агафонов)
2	ELC-8306	Новосибирск, окр. пос. Нижняя Ельцовка, овраг р. Ельцовка; alt. 125 м; N 54°53.083'; E 83°5.825' (А. Агафонов)
3	KEM-9418	Кемеровская обл., Горная Шория, окр. с. Кузедеево; alt. 308 м; N 53°21.072'; E 87°12.361' (О. Костерин)
4	OJA-9501	Красноярский край, Ермаковский р-н, бер. р. Оя; alt. 286 м; N 53°17.650'; E 92°26.570' (А. Агафонов)
5	MAJ-0562	Красноярский край, Шушенский р-н, бер. Майнского вдхр., тропа в широколиственном лесу; alt. 362 м; N 52°56.454'; E 091°29.078' (Д. Герус, А. Агафонов)
6	BAI-0401	Респ. Бурятия, Прибайкальский р-н, бер. оз. Байкал, граница смешанного леса; alt. 458 м; N 52°58.524'; E 108°16.233' (Д. Герус, А. Агафонов)
7	GAT-9210	Респ. Алтай, сев. побер. оз. Телецкое, окр. пос. Артыбаш; alt. 460 м; N 51°47.66'; E 87°16.24' (В. Макашов)
8	ALP-9723	Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Сентелек; alt. 643 м; N 51°11.391'; E 83°42.195' (Е. Костина)
9	ASH-0531	Алтайский край, Змеиногорский р-н, окр. пос. Шипуниха, бер. р. Алей, широколиственный лес; alt. 366 м; N 50°55.007'; E 82°23.016' (А. Королюк)
10	KAS-8505	Казахстан, хр. Заилийский Алатау, 20 км на юг от г. Каскелен, бер. ручья Касымбек; alt. 1963 м; N 43°1.697'; E 76°33.942' (А. Агафонов, О. Агафопова)
<i>Полученные образцы</i>		
11	H3169	Швеция: Västmanland, Kungsör (*)
12	H10427	Швеция: Öland, Högsrum, Halltorps hage (*)
13	H10338	Финляндия: Pelkosniemi, Kairala, along the road to Luiro, River bank of Kairalen Silta (*)
14	H7550	Китай: Xinjiang, Nabahe, Teilike town, near Zamanashi, km stone 5 (*)
15	H8567b	Китай: Xinjiang (*)
16	H4111	Пакистан, North West Frontier Province, Svat, Mahodan (*)
17	H3915	Словакия: Sobotiste (*)
18	H3916	Чехия: Krkonose, Alberickelomy (*)
19	H3917	Италия: Bagolino (*)
20	H3918	Югославия: Kemniske Bystrice (*)
21	PI-314205	Россия, Краснодарский край (**)
22	PI-172364	Турция (**)
<i>Морфологически отклоняющиеся формы</i>		
23	GAC-8921	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, галечник в пойме р. Катунь, лев. берег; alt. 341 м; N 51°37.616'; E 85°45.915' (А. Агафонов)
24	BEL-9308	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. пос. Белокуриха, галечник вдоль р. Белокуриха; alt. 260 м; N 51°58.932'; E 84°57.508' (А. Агафонов)
25	ALP-9734	Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Покровка; alt. 773 м; N 51°7.857'; E 83°39.764' (Е. Костина)
26	AKL-0703	Алтайский край, Благовещенский р-н, 14 км ССЗ пос. Благовещенка, караганнык, alt. 98 м; N 52°55.19'; E 79°46.22' (Н. Лашинский)
27	AKU-9814	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, предгорья Курайского хр., 10 км на север от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар; alt. 1740 м; N 50°09.361'; E 88°18.462' (А. Агафонов)
28	SON-9904	Южная Хакасия, Зап. Саян, 252-й км автотрассы Абаза-Ак-Довурак, пойма р. Она; alt. 713 м; N 52°10.772'; E 89°51.907' (А. Агафонов)
29	TUV-9936	Тува, Тоджинский р-н, дол. р. Бий-Хем, Тос-Булукские мели (Д. Шауло)
30	H3928	Швеция: Västmanland, Karlstad, östra bron, på stranden ca 50 m från brofaä stet (*)
31	H10360 ¹	Исландия: Eyjafjardarsýsla, Thordarstadir, in Fnjoskadalur (*)

¹ Растения образца H10360 относятся к новому виду *Elymus alopec* (Salomon, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Репродуктивные свойства половых гибридов ТФ и МОФ *E. caninus*

Анализ живых особей *E. caninus*, выращенных в условиях открытого и защищенного грунтов, показал, что даже среди типичных форм из природных популяций обнаруживается определенная изменчивость по многим морфологическим признакам (ширина и опушенность листовых пластинок (ЛП), плотность

колоса, остистость и относительная длина колосковых чешуй (КЧ), шиповатость и остистость НЦЧ). Общий диапазон изменчивости расширяется по мере удаления от Сибирского региона, кроме того, в поле зрения попадают особи, несущие отдельные признаки, характерные для других видов рода *Elymus*. Мор-

**Морфологические особенности изученных типичных
и морфологически отклоняющихся форм *E. caninus***

№ п/п	Код образца	Морфологические особенности выращенных растений
<i>Типичные формы</i>		
11	H3169	Белесые от опушения узлы стебля
12	H10427	Волосистые влагалища ЛП
14	H7550	Абсолютно голые (гладкие) ЛП
15	H8567b	Сизые от воскового налета влаг. листьев и несколько слабее ЛП
16	H4111	Абсолютно голые и сизоватые ЛП
17	H3915	Коротко-волосистые влагалища ЛП
18	H3916	Слабоокрашенные (желто-розоватые) ВПС
19	H3917	Коротковолосистые влаг. ЛП, слабоокрашенные (желто-розоватые) ВПС
20	H3918	Ярко окрашенные (красно-коричневые) ВПС
22	PI-172364	Густо длинно-волосистые влаг. листьев
<i>Морфологически отклоняющиеся формы</i>		
23	GAC-8921	Жестко-шиповатые НЦЧ
24	BEL-9308	Белесые от опушения узлы стебля, волосистые НЦЧ
25	ALP-9734	Ости НЦЧ до 2 мм
26	AKL-0703	Длинно-волосистые НЦЧ
27	AKU-9814	Ости НЦЧ до 2 мм
28	SON-9904	Коротковолосистые НЦЧ, ости НЦЧ до 12 мм
29	TUV-9936	Ости НЦЧ до 2 мм
30	H3928	Безостые НЦЧ, ярко окрашенные ВПС
31	H10360	Прямостоячие колосья, колосковые чешуи ($L_{кч}/L_{нцч} = k = 0.8$)

Примечание. Номера точек соответствуют номерам образцов в табл. 1.

фологические особенности изученных биотипов (ТФ и МОФ) приведены в табл. 2. Нижние цветковые чешуи некоторых МОФ *E. caninus* показаны на рис. 1. Все полученные к настоящему времени данные демонстрируют значительную генетическую дифференциацию *E. caninus* в пределах широкого естественного ареала. Нами проведено подробное гибридологическое исследование репродуктивной совместимости биотипов Cs с различными морфологическими и географическими характеристиками.

По результатам скрещиваний, проведенных с 1991 по 2008 г., было выращено 91 гибридное растение F₁ в 42 комбинациях. Для большинства комбинаций анализировались растения поколения F₂. Географические точки сбора природных образцов и гибридные комбинации показаны на рис. 2. Суммированные данные по семенной фертильности (СФ) растений в двух поколениях приведены в табл. 3. Общий вывод из результатов заключается в том, что во всех комбинациях скрещивания, включая морфологически отклоняющиеся формы, половая совместимость родительских генотипов была отмечена на уровнях α_1 и α_2 . Наименьшую семенную фертильность показали гибриды с участием исландской МОФ H10360, растения которой были отнесены к новому виду *E. aloplex* (Salomon, 2005). Это означает, что в природе объективно существует генетический пул вида, объединяющий особи, между которыми может проходить свободная или ограниченная рекомбинация генетического мате-

риала. Поскольку все МОФ, включенные в исследование, не отвечают таксономическому диагнозу вида, представления о пределах изменчивости морфологических признаков *E. caninus* должны быть расширены. Прежде чем перейти к структурному анализу некоторых гибридных комбинаций в поколениях, отметим, что граница между уровнями совместимости α_1 и α_2 достаточно условна. В отношении гибридов *E. caninus* она определена нами в 30 %, поскольку семенная фер-



Рис. 1. Семянки образцов *E. caninus*, несущие волосистые по всей поверхности НЦЧ (2–4), по сравнению с типичной гладкой НЦЧ:

1 – MAJ-0562; 2 – BEL-9308; 3 – SON-9904; 4 – AKL-0703.

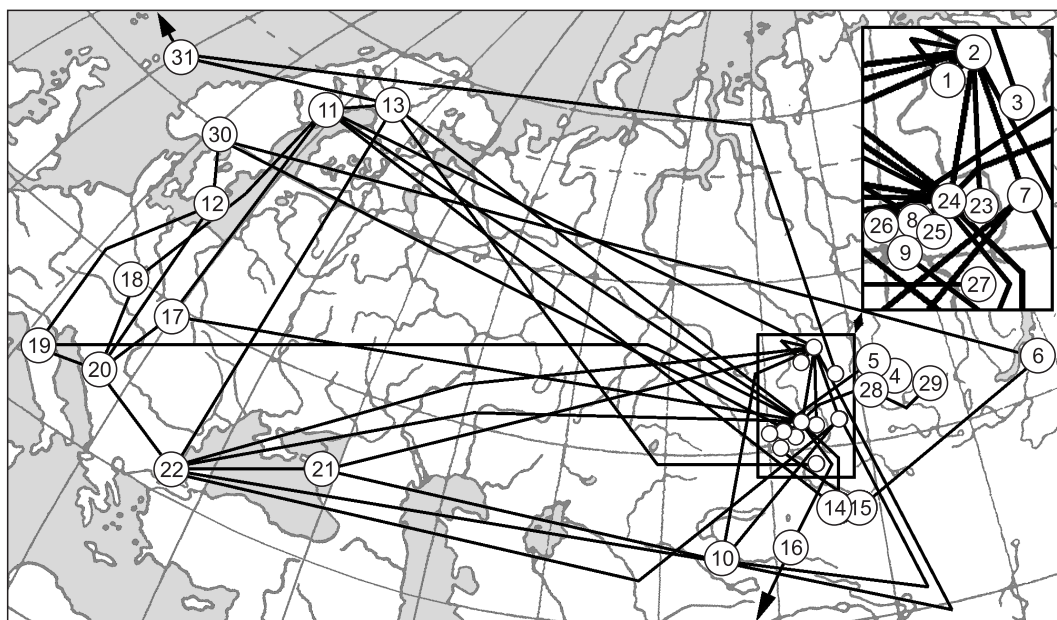


Рис. 2. Карта-схема созданных гибридов F_1 в комплексе *E. caninus*.
Номера точек (1–31) соответствуют номерам образцов в табл. 1.

тельность исходных родительских форм варьирует в довольно широких пределах. Так, для 6 образцов были подсчитаны значения СФ. С растений, выращенных в условиях культуры, отбирали по 3 хорошо развитых колоса и подсчитывали общее число выполненных зерновок, число цветков и величины СФ для данного биотипа. Результаты приведены в табл. 4. При рассмотрении количественных характеристик колосьев установлено, что отобранные образцы существенно отличаются по строению колосков. Так, все растения образца ELC-8306, показавшего наименьшее значение СФ, обладали высоким числом цветков в колоске (до 9–10), часть которых, начиная с цветков 3-го порядка, к периоду созревания редуцируются и не производят зерновок. У растений образца GAT-9210 отмечено обратное свойство: колоски в большинстве были образованы 4–5 цветками 2–3 порядков, из которых 4 цветка образовывали полноценные зерновки. В результате значение СФ достигало 90 % и выше.

При анализе суммарных данных табл. 3 нами выделены 3 группы гибридов по географическому принципу – азиатские, евроазиатские и европейские. Группа азиатских гибридов показала высокую половую совместимость родительских биотипов преимущественно на уровне α_1 , несмотря на то, что большинство МОФ было отобрано именно из азиатской части ареала. Исключение с уровнем α_2 показали комбинации скрещивания с участием образцов GAC-8921Гал, H8567bКит и H4111Пак. Но, как ранее было показано, GAC-8921 представляет собой не только одну из МОФ, но и межвидовой интрогрессант с *E. mutabilis* (Агафонов, Костина, 2003). Гибрид китайского H8567b в комбинации № 7 обладал лишь незначительно сниженной фертильностью, но в комбинации № 13 пока-

зал наивысшую для группы СФ 77.1 %. Пакистанский образец H4111 представлял собой один из уникальных биотипов из отдаленной краевой популяции вида, поэтому резкое снижение фертильности гибрида с алтайским биотипом вполне объяснимо.

В европейской группе большинство изученных биотипов обладало половой совместимостью на уровне α_2 . Вероятно, это связано с большими дистанциями между популяциями, особенно по географическим широтам. Очевидно, фактор широты местности задает особенности адаптации вида и скорость микроэволюционных преобразований (мутаций), ведущих к снижению гомологичности геномов. Наименьшей величиной СФ характеризовались гибриды H10338Фин × H10360Исл, образованные исландским биотипом. Кроме того, в комбинации H10360Исл × H3169Шве получено абсолютно стерильное растение в двух вегетациях (в табл. не приведено). Ранее показано (Агафонов, Костина, 2003), что растения исландского образца заметно отличались от других как по белковым спектрам, так и по общей морфологии. Впоследствии локальная популяция из Исландии, в состав которой входили растения образца H10360, была описана как новый вид *E. aloperx* Salomon.

Наибольший разброс в величинах СФ был отмечен в группе азиатско-европейских гибридов. Здесь самая высокая фертильность зафиксирована у гибридов с участием краснодарского биотипа PI 314205Кдр (комбинации № 24 и 25). Возможно, данный образец имел происхождение от хозяйственных посевов в СССР, где вид широко использовался как кормовая культура. Тогда можно предположить его близкое родство с заносными самоподдерживающимися по-

Таблица 3

Наивысшие значения семенной фертильности гибридов и уровни половой совместимости *Ss* биотипов *E. caninus* в поколениях F_1 и F_2 . После инвентарных номеров указаны ориентировочные географические районы сбора

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения семенной фертильности в поколениях, %				Уровень <i>Ss</i>
		F_1	N_{F1}	F_2	N_{F2}	
<i>Азиатские гибриды</i>						
1	ACD-8805Нов×ELC-8306Нов	49.2	2	60.2	8	α_1
2	ELC-8306Нов×BEL-9308Гал(*)	38.1	1	48.3	1	α_1
3	GAT-9210Гал×ELC8306Нов	57.4	3	86.4	3	α_1
4	GAC-8921Гал(*)×ELC-8306Нов	10.5	2	41.4	30	α_2
5	ALP-9734Алт(*)×BEL-9308Гал(*)	46.7	3	95.1	22	α_1
6	AKL-0703Алт(*)×MAJ-0562Кра	38.2	3	69.8	12	α_1
7	ASH-0531Алт×H8567bКит	25.6	1	–	–	α_2
8	OJA-9501Кра×BEL-9308Гал(*)	75.5	1	–	–	α_1
9	KAS-8505Каз×ELC-8306Нов	44.1	3	94.1	3	α_1
10	KAS-8505Каз×GAT-9210Гал	43.0	3	93.6	3	α_1
11	H7550Кит×BEL-9308Гал(*)	65.4	2	89.4	12	α_1
12	H4111Пак×BEL-9308Гал(*)	40/21(#)	1	12.3	9	α_2
13	H8567bКит×BAI-0401Бур	77.1	1	–	–	α_1
<i>Азиатско-европейские гибриды</i>						
14	ELC-8306Нов×PI-172364Тур(*)	8.0	2	22.0	17	α_2
15	ELC-8306Нов×H3169Шве	42/6(#)	2	19.6	4	α_2
16	BEL-9308Гал(*)×PI-172364Тур	10.4	1	28.5	5	α_2
17	BEL-9308Гал(*)×H3269Шве	32.2	1	–	–	α_2
18	BEL-9308Гал(*)×H3917Ита	8.1	1	12.8	4	α_2
19	BEL-9308Гал(*)×H3915Сло	9.8	2	–	–	α_2
20	GAT-9210Гал×PI-172364Тур	8.6	2	18.8	12	α_2
21	AKU-9814Гал(*)×H10338Фин	23.6	6	75.5	6	α_2
22	ALP-9723Алт×H3928Шве(*)	28/19(#)	2	28.7	8	α_2
23	КЕМ-9418Кем×H10360Исл(*)	3/29(#)	1	7.6	6	α_2
24	PI 314205Кдр×KAS-8505Каз	59.0	3	93.5	3	α_1
25	PI 314205Кдр×ELC-8306Нов	36.1	3	79.7	3	α_1
26	KAS-8505Каз×PI-172364Тур	3.4	3	38.1	4	α_2
27	H7550Кит×H3169Шве	40.0	5	85.8	6	α_1
28	H10338Фин×BEL-9308Гал(*)	33.9	2	88.9	3	α_1
29	BAI-0401Бур×H3928Шве(*)	38.4	1	86.0	12	α_1
<i>Европейские гибриды</i>						
30	PI 314205Кдр×PI-172364Тур	4.2	2	6.3	6	α_2
31	H3928Шве(*)×H10427Шве	23.5	2	87.0	21	α_2
32	H10338Фин×H10360Исл(*)	5/32(#)	1	9/3	2	α_2
33	H10338Фин×H3169Шве	90.1	3	–	–	α_1
34	H10338Фин×PI-172364Тур	8.5	2	55.3	2	α_2
35	H3915Сло×H3169Шве	13.2	1	–	–	α_2
36	H3915Сло×H3918Юго	31.0	2	63.6	3	α_2
37	H3916Чех×H3918Юго	18.1	1	67.4	9	α_2
38	H3916Чех×H3169Шве	28.2	2	–	–	α_2
39	H3917Ита×H3918Юго	22.6	2	73.9	6	α_2
40	H3917Ита×H10427Шве	43.4	4	–	–	α_1
41	H3918Юго×PI-172364Тур	6.1	2	31.2	4	α_2
42	H3918Юго×H10427Шве	65.6	4	86.9	14	α_1

Примечание. N_{F1} и N_{F2} – число растений, проанализированных в F_1 и F_2 соответственно; # обозначено число зерновок всего (N), собранное с числа колосьев (M). Звездочкой отмечены морфологически отклоняющиеся формы.

Таблица 4

Значения семенной фертильности (СФ) выборочных растений некоторых природных образцов *E. caninus*. Суммарные данные по трем колосьям с растения

Образец	Зерновок в 3 кол.	Цветков в 3 кол.	СФ, %	Образец	Зерновок в 3 кол.	Цветков в 3 кол.	СФ, %
ELC-8306	87	235	37.0	KAS-8505	164	183	89.6
GAC-8921	115	190	60.5	PI 314205	166	230	72.2
GAT-9210	153	167	91.6	PI 172364	155	192	80.7
BAI-0401	126	170	74.1	H 10427	170	215	79.0

пуляциями в других точках бывшего СССР. Гибриды в остальных комбинациях обладали более низкой фертильностью. Несколько неожиданной могла бы показаться достаточно высокая величина СФ гибрида H7550×H3169 (40.0 %), отмеченная у одного из пяти растений F_1 при свободном опылении. Однако данные о динамике фертильности растений в F_2 от этого же растения таковы: 3 колоса из 12 имели только по 2 зерновки, а еще у 4 число зерен было от 5 до 15. Это может означать, что растение было спонтанно опылено другой фертильной особью, за счет чего повысилась завязываемость семян в F_1 .

Среди гибридов с низкой фертильностью следует отметить несколько комбинаций. Так, заметным снижением величины СФ обладали все гибриды турецкого образца PI 172364 (7 комбинаций скрещивания), причем пониженная фертильность отмечена как в турецко-сибирских, так и в турецко-европейских вариантах скрещивания. Растения этого образца, собранного и присланного проф. Дьюи (D. Dewey), также обладают заметными морфологическими отклонениями и, возможно, не отвечают европейским представлениям о *E. caninus*, так как, по данным европейских источников (Hultén, Fries, 1986), в Турции этот вид отсутствует. Тем не менее в наших опытах некоторые гибриды этого образца последовательно изучались в нескольких поколениях. Кроме того, крайне низкой фертильностью обладали растения еще двух комбинаций. Гибрид пакистанской и алтайской форм H4111Пак×BEL-9308Гал в первой вегетации 1999 г. практически не образовал зерновок, и только во второй вегетации 2000 г. удалось собрать 40 семян с 21 колоса. Два гибридных растения ALP-9723Алт×H3928Шве также только при второй полевой вегетации продуцировали 28 зерновок с 19 хорошо развитых колосьев.

Небольшие выборки растений F_2 , выращенные от большинства комбинаций скрещивания, позволили наблюдать некоторые особенности генетического расщепления некоторых морфологических признаков. Так, гибрид H7550Кит×H3169Шве в поколении F_2 подтвердил данные по F_1 о совместимости родительских биотипов на уровне α_1 . Фертильность 6 про-

Таблица 5

Наивысшие значения семенной фертильности гибридов *E. caninus*, образованных биотипами с уровнем 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	ELC-8306Нов×BEL-9308Гал	85.5	2	–	–
2	ELC-8306Нов×PI-172364Тур	76.1	9	–	–
3	ELC-8306Нов×Н3169Шве	40.0	3	–	–
4	BEL-9308Гал×PI-172364Тур	74.2	5	84.6	1
5	BEL-9308Гал×Н3917Ита	87.8	3	–	–
6	GAC-8921Гал×ELC-8306Нов	46.4	6	–	–
7	ALP-9723Алт×Н3928Шве	8.6	3	–	–
8	КЕМ-9418Кем×Н10360Исл	89.8	5	–	–
9	PI 314205Кдр×PI-172364Тур	84.0	9	–	–
10	Н10338Фин×Р 10360Исл	85.6	1	–	–
11	Н4111Пак×BEL-9308Гал	68.6	4	64.0	2

анализированных растений составила от 34.4 до 85.5 %. Из 8 растений F_2 низкофертильного гибрида ALP-9723Алт×Н3928Шве 6 особей были абсолютно стерильны, фертильность 2 остальных составила 6.6 и 8.7 %. Такой уровень совместимости родительских биотипов по нашей оценке соответствует низшей границе α_2 .

Гибрид Н3916Чех×Н3918Юго был образован биотипами, обладавшими соответственно слабоокрашенными (желто-розоватыми) и ярко-красно-коричневыми влагалищно-пластинчатыми сочленениями (ВПС). Если эти признаки контролируются аллельными вариантами одного гена, то в следующих поколениях не могут появиться особи с неокрашенными ВПС. В действительности в выборке F_2 из 9 растений среди особей с ярко и слабоокрашенными ВПС обнаружено одно растение с неокрашенными сочленениями. Эта особь по нашим оценкам должна пред-

ставлять собой рекомбинантный генотип по рецессивным неаллельным локусам, контролирующим яркую и слабую окраску ВПС. Такая же рекомбинантная особь с неокрашенными ВПС была отмечена среди 6 растений F_2 гибрида Н3917Ита×Н3918Юго, где материнская форма также обладала слабо окрашенными ВПС.

Результаты проверки семенной продуктивности в поколениях F_3 и F_4 некоторых низкофертильных гибридов в F_1 и F_2 приводятся в табл. 5. Данные показывают, что полная нормализация СФ как основного фактора стабилизации гибридов в поколениях даже у крайне низкофертильных особей F_1 происходит уже к третьему самоопыленному поколению. Это означает, что самым критическим этапом в процессе стабилизации рекомбинантных генотипов, образованных относительно отдаленными родительскими формами, является поколение F_1 . В последующих самоопыленных поколениях значения наивысшей СФ увеличиваются, а вместе с ней растет число особей, которые обеспечивают продукцию семенного материала для естественного отбора конкурентоспособных рекомбинантов.

Необходимо отметить, что показатель скрещиваемости у StH-геномных видов рода *Elymus* дает возможность оценить филогенетические взаимоотношения между видами с достаточно высокой достоверностью (Агафонов, Саломон, 2002). Так, результаты гибридологического исследования показали, что репродуктивные отношения между морфологически близкими видами *E. caninus* и *E. fibrosus* находятся на β -уровне, т. е. между ними возможны только интрогрессивные процессы (Герус, Агафонов, 2006б). В то же время отношения *E. caninus* – *E. mutabilis* характеризуются как более близкие, и между некоторыми биотипами этих видов возможна более успешная гибридизация с признаками ограниченной рекомбинации на уровне α_2 , т. е. как между географически отдаленными биотипами *E. caninus*.

2. Оценка наследования морфологического признака “опушенность НЦЧ” при гибридизации ТФ и МОФ *E. caninus*

Ранее показано, что ряд ярких морфологических признаков, в том числе используемых в диагностике видов рода *Elymus*, наследуется дискретно и контролируется 1–2 парами генов (Герус, Агафонов, 2006). К их числу относятся признаки: “длина остей НЦЧ”, “опушенность НЦЧ”, “окраска влагалищно-пластинчатых сочленений”, “опушенность листовых пластинок”. По многолетним наблюдениям онтогенеза видов рода *Elymus* нами сделан вывод, что опушенность ЛП, так же как выраженность трихом (шипиков, волосков и ресничек) на колосковых и цветковых чешуйках, лишь в незначительной степени подвержена модификации. В основном же это наследственно детерминированные признаки.

В комбинации скрещивания АКЛ-0703×МАЖ-0562 в качестве материнской формы *E. caninus* использова-

ли МОФ, отличающуюся густоволосистыми сверху НЦЧ. Гибридные растения F_1 обладали семенной фертильностью до 38.2 %, т. е. показали половую совместимость родителей на α_1 -уровне. Этот факт позволил провести генетический анализ, достаточный для установления характера наследования изучаемого признака “опушенность НЦЧ”. Выборка F_2 (91 растение) была выращена в условиях открытого грунта, стадии колошения и цветения достигло 84 особи. Невысокое число особей с преимущественно закрытыми пыльниками (9 из 84) подтвердило наше предположение, что родительский биотип с волосистыми НЦЧ также относится к общему рекомбинационному генпулу *E. caninus*. Проверялась гипотеза о моногенном наследовании данного признака. В поколении F_2 отчетливо проявилась дискретность его проявления, но ввиду

субъективной трудности в разделении особей с густоволосистыми и с длинношиповатыми НЦЧ (генотипы AA и Aa) их объединили в фенотипический класс “опушенные чешуи” (ОП). Число таких особей составило 62. Тогда особи с типичными для вида голыми и гладкими НЦЧ образовали фенотипический класс

ГОЛ с рецессивной гомозиготой aa. Их число составило 22. По предположению, соотношение особей ОП : ГОЛ должно составлять 3 : 1, т. е. 63 : 21. Нет необходимости применять статистические критерии, чтобы подтвердить моногенное наследование признака с высокой степенью вероятности.

ВЫВОДЫ

Таким образом, на основе изучения варибельности по репродуктивным свойствам природных биотипов и половых гибридов в 42 комбинациях скрещивания показано, что *E. caninus* является полиморфным видом с большим числом морфотипов, не соответствующих общепринятому диагнозу. Некоторые МОФ целесообразно классифицировать как разновидности *E. caninus* s. l. В частности, среди обширного генного пула *Elymus caninus* существуют особи с густоволосистыми НЦЧ, которые заметно отклоняются от типичных форм, характеризующих вид. Особи с таким признаком следует отнести к одной из редких разновидностей *E. caninus* var. *pubiflorum* Агафонов. Эта разновидность отмечена нами в Алтайском крае и Республике Алтай, а также в долине р. Она в Западном Саяне. В отличие от разновидностей *E. caninus* var. *glaucum*, var. *subtriflorum* и var. *pauciflorum*, изученных М. Mizianty (2005) и

имеющих преимущественно непрерывную изменчивость по диагностическим признакам за счет факторов среды и различий в онтогенезе растений, разновидность с волосистыми НЦЧ имеет четкую дискретность и наследственный фактор в виде редкого аллеля.

Автор выражает глубокую благодарность шведскому ботанику Dr. B. Salomon за любезно предоставленный семенной материал и д-ру биол. наук О.В. Агафоновой (Дорогиной) за большую помощь в проведении гибридизации. Фотографии семян сделаны в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты № 04-04-48720, 04-08-00747.

ЛИТЕРАТУРА

- 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.
- Агафонов А.В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40, № 11. С. 1490–1501. (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. V. 40, N 11. P. 1229–1238.)
- Агафонов А.В. Современное описание и признание новых видов растений: один из тупиковых путей в развитии отечественной систематики и его методологические истоки. Сообщение 1. Особенности некоторых “новых для науки” видов рода *Elymus* L. (*Poaceae*) на территории Азиатской России и Казахстана // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал. 2009. Т. 4, вып. 1–2. С. 7–16. <http://journal.csbg.ru>
- Агафонов А.В., Костина Е.В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона H1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Сиб. экол. журн. 2003. № 1. С. 17–27.
- 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. вестн.: электронный журнал. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 21–26. <http://journal.csbg.ru>
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1931. Т. XXVI, вып. 3. С. 109–134.
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал. 2006а. Т. 1, вып. 1. С. 67–76. <http://journal.csbg.ru>
- 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. 2006б. Т. 42, № 12. С. 1405–1413. (Gerus D.E., Agafonov A.V. Modeling of introgression between *Elymus fibrosus* and *E. caninus* and their registration using one-dimensional SDS electrophoresis // Rus. J. Genetics. 2006. V. 42, N 12. P. 1405–1413.)
- Клечковская М.С. Интродукция и перспективы селекции Пырейника собачьего // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 151. С. 35–40.
- Котухов Ю.А. Новые виды злаков (*Poaceae*) из Западного Алтая // *Turczaninowia*. 2004. Т. 7, вып. 4. С. 8–10.
- Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Касименко М.А., Любская А.Ф., Ларина В.К., Работнов Т.А. Злаки – *Gramineae*. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1950. Т. 1. С. 155–519.

- Макарова Г.И. Методы создания высокоотавных сортов многолетних трав в южной лесостепной зоне Западной Сибири // Кормопроизводство Сибири и Дальнего Востока: Сб. науч. тр. СибНИИ кормов. Новосибирск, 1974. Вып. 1. С. 151–155.
- Медведев П.Ф., Сметанникова А.И. Кормовые растения европейской части СССР: Справочник. Л., 1981. 336 с.
- Невский С.А. Колено XIV. Ячменевые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР / Отв. ред. В.Л. Комаров. Л., 1934. Т. II. С. 590–728.
- Пешкова Г.А. *Elymus* L. – Пырейник. Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Цвелев Н.Н. *Roegneria* C. Koch – Регнерия, пырей бескорневищный // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 230–247.
- Цвелев Н.Н. Пшеницевые – *Triticeae* Dum. Злаки СССР. Л., 1976. С. 105–206.
- 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. 1994. P. 254–260.
- Agafonov A.V., Salomon B. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // Triticeae IV / Ed. P. Hernández et al. Consejería de Agricultura y Pesca. Sevilla, 2002. P. 37–41.
- Dewey D.R. Synthetic *Agropyron*–*Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis*×*Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. Bot. 1968. V. 55, N 10. P. 1133–1139.
- Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity and structure of populations of *Elymus caninus* (L.) L. (*Poaceae*) // Hereditas. 1999. V. 131, N 1. P. 63–74.
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants North of the tropic of Cancer. Koeltz Sci. Books. Königstein, 1986. 498 p.
- Falkowski M. Trawy uprawne i dziko rosnące. Warszawa, 1974. 598 p.
- 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, Science Publishers. 1998. P. 265–272.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus* // Hereditas. 1990. V. 112. P. 109–116.
- Lu B.-R., Bothmer R. von. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. 1991. V. 58. P. 81–95.
- Mizianty M. Variability and structure of natural populations of *Elymus caninus* (L.) L. based on morphology // Pl. Syst. Evol. 2005. V. 251. P. 199–216.
- Salomon B. Deviating variants of *Elymus caninus* (L.) L. in NW Europe // Willdenowia. 2005. V. 35. P. 245–251.
- Sharma H.C., Baenziger P.S. Production, morphology, and cytogenetic analysis of *Elymus caninus* (*Agropyron caninum*)×*Triticum aestivum* F₁ hybrids and backcross-1 derivatives // Theor. Appl. Genet. 1986. V. 71. P. 750–756.
- Sun G.L., Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme RAPD and microsatellite markers // Genome. 1999. V. 42, N 3. P. 420–431.
- Sun G.L., Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Genetic diversity and structure in a natural *Elymus caninus* population from Denmark based on microsatellite and isozyme analyses // Plant. Syst. Evol. 2001. V. 227. P. 235–244.
- Sun G., Tang H., Salomon B. Molecular diversity and relationships of North American *Elymus trachycaulus* and the Eurasian *E. caninus* species // Genetica. 2006. V. 127. P. 55–64.
- Wang R.R.-C., Bothmer R. von, Dvorak J., Fedak G., Lindelaursen I., Muramatsu M. Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. / Eds. R.R.-C. Wang, K.B. Jensen, and C. Jaussi. Logan, 1994. P. 29–34.