ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ELYMUS FIBROSUS*(TRITICEAE: POACEAE) ПО ЗАПАСНЫМ БЕЛКАМ ЭНДОСПЕРМА

Д.Е. Герус, А.В. Агафонов

Учреждение Российской академии наук Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: agalex@mail.ru

Проведено изучение проламин-глютелинового комплекса белков эндосперма у *Elymus fibrosus* (Роасеае) методом SDS-электрофореза. В целом *E. fibrosus* характеризуется исключительно низким уровнем изменчивости как по морфологическим, так и биохимическим признакам. Значение среднего процентного сходства по проламин-глютелиновым полипептидам между образцами *E. fibrosus* составило 49,3 %. Тем не менее на кладограмме исследованные образцы из азиатской части России и Финляндии были четко отделены друг от друга, что в общем согласуется с литературными данными по результатам аллозимного и RAPD-анализа. Но при этом два западносибирских образца были расположены ближе к финским, чем к другим азиатским.

Ключевые слова: *Elymus fibrosus*, изменчивость, белки эндосперма, электрофорез, частная генетика.

Введение

Род Elymus L. является самым крупным в трибе Triticeae семейства Poaceae (Gramineae) и насчитывает в мире по разным оценкам 150–180 многолетних видов (Löve, 1984; Цвелев, 1991; Barkworth *et al.*, 2007). В России число видов по последним данным систематиков составляет 53 (Цвелев, Пробатова, 2010), из которых большая часть распространена в Сибири и на Дальнем Востоке. Это таксоны с преимущественным самоопылением, несущие гапломы StH, StY (2n = 4x = 28) и StHY (2n = 6x = 42) в соответствии с современной номенклатурой (Wang et al., 1994). Обширные ареалы и часто наблюдаемое совместное произрастание двух и более видов обеспечивают протекание интрогрессивных процессов, что в свою очередь затрудняет понимание филогенетических отношений и построение адекватной таксономической системы рода (Агафонов, 2007а).

E. fibrosus (Schrenk) Tzvel. – аллотетраплоидный вид с геномной конституцией StStHH (Dewey, 1984). Ареал *E. fibrosus* охватывает европейскую часть России, включая Арктику, а также многие регионы Западной и Восточной Сибири. В Западной Европе ареал продвинут до Скандинавии. Здесь необходимо отметить, что на основе природного материала в прошлом веке был создан ряд кормовых сортов и газонных смесей, и вид широко распространился по всей России включая урбанизированные территории. Основными морфологическими признаками, характеризующими данный вид, являются узкие, негустые, длинные колосья, колосковые чешуи (КЧ) почти в два раза короче нижних цветковых чешуй (НЦЧ), с внутренней стороны волосистые; нижние цветковые чешуи голые, безостые, каллус с длинными волосками (Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Проведенный нами анализ живых образцов *E. fibrosus* из разных точек ареала по таким морфологическим признакам, как опушенность стеблей и листовых пластинок, показал полное отсутствие изменчивости (Герус, Агафонов, 2003).

Ранее были исследованы уровни аллозимной, RAPD и микросателлитной изменчивости в некоторых популяциях из России и Финляндии. Генетическая изменчивость по микросателлитным локусам была выше (среднее число

аллелей на локус (А) = 1,8; процент полиморфных локусов (Р) = 53,3; генное разнообразие (He) = 0.252), чем аллозимная (A = 1.06; P = 5.8; He = 0.008) u RAPD (A = 1.19; P = 20.3; He = 0,090) (Sun et al., 1998; Diaz et al., 2000). В исследованных популяциях из Финляндии генетическое разнообразие было больше, чем в изученных популяциях из России. В целом результаты, основанные на исследовании морфологической, аллозимной, микросателлитной и RAPD изменчивости, свидетельствуют о невысокой вариабельности E. fibrosus на протяжении обширного ареала. При этом молекулярно-генетическими методами были изучены только выборочные образцы из трех малочисленных популяций с территории России. Целью данного исследования ставились оценка уровня внутривидовой изменчивости E. fibrosus по запасным белкам эндосперма и сравнение полученных результатов с литературными данными по вариабельности молекулярно-генетических маркеров.

Материалы и методы

Растительный материал. Анализировались образцы *E. fibrosus* из 31 популяции из различных географических точек России и Финляндии, а также семена сорта Регнерия Омская. Сортовые семена были получены из Западно-Сибирского селекцентра (г. Омск). Образцы финского происхождения из в коллекции Шведского аграрного университета были любезно предоставлены Б. Саломоном (авторы сборов М. Густафссон, Р. вон Ботмер, Швеция). Данные о происхождении российского материала приведены в табл. 1. Под термином «образец» нами понимается следующее:

- 1. Семена, собранные с индивидуального растения в природных условиях (один образец семена одного растения);
- 2. Семена из каждого пакета, полученного из вышеназванных источников.

Биотипами мы называем конкретные растения, выращенные из семян образцов.

SDS-электрофорез запасных белков эндо- сперма. Процедуры по выделению запасных белков эндосперма и электрофорез в SDS-системе проводили по методике U.K. Laemmli (1970) с модификациями (Агафонов, Агафонова, 1989,

1992). Из каждой зерновки получали два типа белкового экстракта – без добавления 2-меркаптоэтанола (вариант –Ме) и с добавлением (вариант +Ме). В качестве стандарта в каждом опыте использовали зерновки образца *E. sibiricus* ALT-8401, у которого полипептидные компоненты электрофоретического спектра ранее были откалиброваны по стандартным маркерам молекулярных масс. Для более точной идентификации каждого компонента на электрофореграммах помимо значений молекулярных масс (кДа) строились шкалы относительной электрофоретической подвижности (ОЭП).

Статистический анализ. На основе электрофореграмм запасных белков эндосперма строили бинарную матрицу по присутствию (1) или отсутствию (0) компонента. Подсчет уровня попарно-группового сходства проводили в программе BiodiversityPro. Построение дендрограммы выполнено по методу «полной связи» (complete linkage) с использованием коэффициента Manhattan distance в программе Statistica 6.0. В методе «полной связи» расстояния объединения между кластерами определяются наибольшим расстоянием между любыми двумя объектами в различных кластерах. При использовании коэффициента Manhattan distance это расстояние является просто средним разностей по координатам. Стоит отметить, что для этой меры влияние отдельных больших разностей уменьшается. Манхэттенское расстояние вычисляется по формуле: расстояние $(x, y) = \sum_{i} |x_{i} - y_{i}|$.

Результаты

Электрофорез запасных белков эндосперма образцов *E. fibrosus*, проведенный с использованием двух типов экстрактов (вариант +Ме и –Ме) в одном гелевом блоке, показал следующие результаты (рис. 1).

Общее число компонентов в варианте – Ме, где проявляются мономерные белки – проламины, у разных образцов составляло 10–12, а в варианте + Ме увеличивалось до 13–19 компонентов. В обоих случаях на спектрах присутствовали относительно консервативные компоненты в областях 32, 37 и 43 ед. ОЭП (отмечены двусторонними стрелками). Так как эти компоненты при обработке экстрактов 2-меркаптоэтанолом не изменили свою подвиж-

Таблица 1 Идентификационные номера и место сбора российских образцов *E. fibrosus*

Код образца	Место сбора
MAR-0712	окр. г. Магадан, Арманская трасса, берег р. Окса; N 59°39.733′ E 150° 30.209′
HAB-0110	г. Хабаровск, урбанизированная городская территория
VLA-8627	окр. г. Владивосток, урбанизированная территория у автотрассы Владивосток-Артем; N 43°13′ E 132°00
VLA-0708	окр. г. Владивосток, песчаный берег ручья у автотрассы Владивосток-Артем; N 43°13.720′ E 132°00.178′
CHI-9609	г. Чита, остепненный луг в районе аэропорта
SAM-0520	Республика Бурятия, Окинский р-н, автотрасса Самарта—Орлик, обочина грунтовой дороги; N 52°03.385′ E 101°08.217
IRC-8101	Иркутская обл., Усть-Илимский р-н, окр. с. Невон
SLU-9701	Иркутская обл., окр. г. Слюдянка, зона отчуждения жд. у оз. Байкал
KRA-9909	г. Красноярск, урбанизированная зона вблизи р. Енисей (А. Агафонов)
SHA-9504	Красноярский край, г. Шарыпово, урбанизированная территория; N 55°32.65′ E 89°10.17′
SHA 0502	Красноярский край, г. Шарыпово, урбанизированная территория; N 55°32.44′ E 89°09.22′
TUM-0401	Тюменская обл., Ханты-Мансийский АО, Октябрьский р-н, окр. с. Октябрьское, галечни-ково-илистый бер. притока р. Оби; N 66°00′ E 62°45′
TUM-0402	Тюменская обл., Ханты-Мансийский АО, Октябрьский р-н, окр. пос. Советский; N 66°00′ E 62°45′
TUV-0311	Респ. Тува, г. Кызыл, каменисто-песчаный лев. бер. р. Енисей; N 51°43.212′ E 94°25.098′
ELC-9501	г. Новосибирск, окр. пос. Н. Ельцовка, обочина лесной дороги
ACD-8705	г. Новосибирск, Академгородок, газонные посадки
NSK-8917	184 км на юг по автотрассе Новосибирск-Барнаул, лесная поляна в 50 м от шоссе
TRO-9003	Алтайский край, Троицкий р-н, пос. Троицкое, бер. р. Большая Речка; N 52°58.75′ E 84°41.16′
BSK-9302	г. Бийск, газонные посадки в районе автовокзала
ABE-0445 ABE-0645	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Беш-Озек, луг вблизи 41 км автотрассы Черга– Усть-Кан; N 51°05.395′ E 85°12.303′
GAA-8915 GAA-8916	Респ. Алтай, Улаганский р-н, пос. Акташ, урбанизированная территория
SAJ-9504	Красноярский кр., Зап. Саян, автотрасса Абакан–Кызыл, граница разнотравного луга у оз. Ойское; N 52°50.216′ E 93°14.923′
UPA-9506	Красноярский кр., Зап. Саян, автотрасса Абакан-Кызыл, пер. Уюкский, обочина лесной тропы
OMS-8701#	Омский СибНИИСХоз, Западно-Сибирский селекцентр

Примечание. (#) образец OMS-8701 был получен как Roegneria fibrosa, сорт Омская.

ность, то их можно рассматривать как инвариантные проламиновые полипептиды, лишенные внутренних S-S связей (Агафонов, Агафонова, 1992). У образца IRC-8101 эта группа белков представлена только двумя слабовыраженными проламинами на уровне 32 и 37 ед. ОЭП, что, видимо, может быть связано с длительным

хранением семян этого биотипа. У образцов KRA-9909, ELC-9501, TRO-9003 (–Ме) в области 41 ед. ОЭП выявлялось по дополнительной субъединице (отмечены стрелками). Группа белков в области 45–80 ед. ОЭП была более полиморфной, представлена 5–8 компонентами. Сходство по полипептидам в этой группе

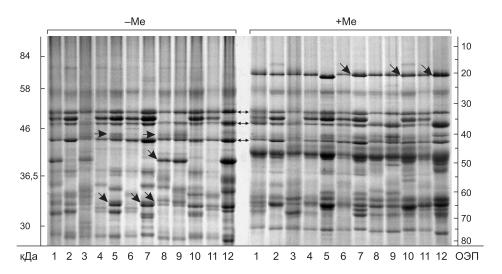


Рис. 1. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. fibrosus*.

1 – VLA-8627; 2 – CHI-9609; 3 – IRC-8101; 4 – SLU-9701; 5 – KRA-9909; 6 – SAJ-9904; 7 – SHA-9504; 8 – ELC-9501; 9 – TRO-9003; 10 – BSK-9302; 11 – GAA-8915; 12 – H10339.

наблюдалось у образцов KRA-9909 и SHA-9504 в области 68 ед. ОЭП (отмечены стрелками). Также сходство показали образцы ELC-9501 и TRO-9003 по компонентам в областях 51 и 62-64 ед. ОЭП. После добавления в экстракты запасных белков эндосперма у всех образцов на электрофореграмме дополнительно выявлялась высокомолекулярная субъединица глютелина или агрегированного проламина, расположенная в области 19-20 ед. ОЭП (отмечена стрелкой). Кроме того, менялась подвижность проламиновых компонентов с массой ниже 36 кДа. Таким образом, вариант SDS-электрофореза запасных белков эндосперма с добавлением в экстракты 2-меркаптоэтанола (+Ме) является более информативным из-за выявления дополнительных субъединиц глютелина и/или агрегированного проламина.

Для подтверждения ранее полученных данных об идентичности спектров сестринских зерновок видов рода *Elymus* был проведен электрофоретический анализ, в который были взяты пары зерновок с одного колоса у природных образцов видов *E. fibrosus*. За исключением трех образцов (SAJ-9904, KRA-9909, OMS-8701) сестринские зерновки всех образцов показали идентичность по запасным белкам эндосперма. Таким образом, полученные данные подтверждают представление о самоопылении как основной форме размножения видов рода *Elymus* и о

высоком уровне гомозиготности индивидуальных растений (Агафонов и др., 2008).

SDS-электрофорез запасных белков эндосперма образцов E. fibrosus из России и Финляндии (рис. 2) в варианте -Ме позволил выявить компоненты на спектре, по которым группа азиатских образцов отличалась от финских. Исключение составили 7 западносибирских образцов (рис. 2 и 3, -Ме) по наличию проламиновых компонентов 50 ед. ОЭП и 6 образцов по отсутствию инвариантных компонентов 34 ед. ОЭП. Они оказались более схожими с финской группой. Однако компонент 50 ед. ОЭП присутствовал и в одной зерновке сортовых семян. Все остальные группы полипептидов в большей или меньшей степени варьировали. В варианте +Ме (рис. 2) у финских образцов высокомолекулярная субъединица глютелина в области 19-21 ед. ОЭП представлена только одним вариантом, тогда как у азиатских было выявлено по меньше мере три аллеля (рис. 3). Так, первую группу составляли образцы KRA-9909, ABE-0445 и SHA-0502, у этих зерновок высокомолекулярная субъединица глютелина показала большую подвижность, чем у других. У образцов ELC-9501, ACD-8705 и NSK-8917 альтернативный компонент был наиболее медленным. Третью группу составляли все остальные образцы (треки № 1-6, 11-14, 16-18, 21-23). Компонент в области 34 ед. ОЭП присутствовал

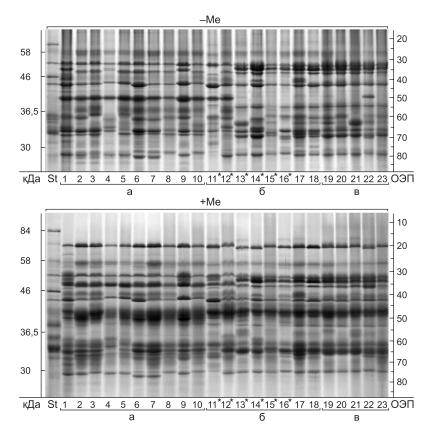


Рис. 2. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма у финских (а), дикорастущих азиатских (б) и сортовых (регнерия «Омская», в) образцов *E. fibrosus*.

Звездочками отмечены также образцы, показанные на рис. 3. 1 – H10306b; 2 – H10307; 3 – H10311b; 4 – H10319; 5 – H10321; 6 – H10339; 7 – H10342a; 8 – H10344; 9 – H10347; 10 – H10349; 11 – TUM-0401; 12 – ELC-9501; 13 – ABE-0445; 14 – KRA-9909; 15 – SLU-9701; 16 – VLA-0708; 17 – HAB-0110; 18 – MAR-0712; 19–23 – OMS-8701.

почти у всех российских образцов, за исключением новосибирского ELC-9501. У финских образцов, наоборот, этот компонент отсутствовал или проявлялся в виде более слабых двойных полос (Н10306b и Н10347), схожих с таковыми у тюменского ТИМ-0401. Абсолютно постоянным для всех образцов из России был только полипептид 43 ед. ОЭП, который среди образцов из Финляндии был представлен 3 аллелями. Примечательно, что у самого географически отдаленного магаданского образца MAR-0712 был выявлен высокий уровень сходства как с дальневосточными (VLA-0708 и HAB-0110), так и с сибирскими образцами, что, вероятнее всего, связано с его заносным происхождением. У всех российских образцов на спектрах присутствовали инвариантные компоненты неагрегированного проламина в областях 32, 37 и 43 ед. ОЭП, которые можно рассматривать как наиболее видоспецифичные (рис. 2 и 3, +Ме).

Однако следует отметить, что абсолютно видоспецифичных полипептидов среди белков с функциями запасных у «хороших» видов, имеющих широкий ареал, нами ранее не обнаруживалось.

Анализ сортовых семян *E. fibrosus* (рис. 2, в) позволил выявить различия между зерновками только по нескольким компонентам, в том числе по высокомолекулярным субъединицам глютелина (агрегированного проламина) около 20 ед. ОЭП. При этом большинство природных азиатских образцов *E. fibrosus* по составу спектров очень схожи с семенами данного сорта.

На кладограмме (рис. 4), построенной на основе электрофореграммы – Ме (рис. 2), финские и российские образцы образовали две клады. Однако два западносибирских образца, ТИМ-0401 и ELC-9501, распределились в кладу, образованную финскими образцами, из-за вышеназванных особенностей сходства по запасным

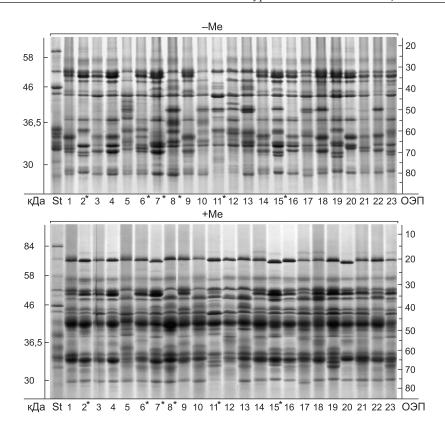


Рис. 3. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма у дальневосточных (1, 2) и сибирских образцов *E. fibrosus*.

1-VLA-8627; 2-VLA-0708; 3-CHI-9609; 4-SAM-0520; 5-IRC-8101; 6-SLU-9701; 7-KRA-9909; 8-ELC-9501; 9-ACD-8705; 10-NSK-8917; 11-TUM-0401; 12-TUM-0402; 13-TRO-9003; 14-BSK-9302; 15-ABE-0445; 16-ABE-0645; 17-GAA-8915; 18-GAA-8916; 19-SHA-9504; 20-SHA-0502; 21-SAJ-9504; 22-UPA-9506; 23-TUV-0311.

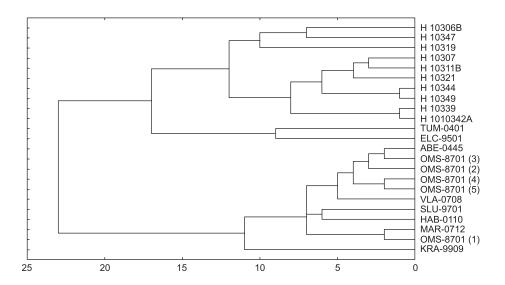


Рис. 4. Дендрограмма, построенная на основе данных по проламинам (рис. 2, вариант –Ме) финских и российских образцов по методу «Complete linkage» с использованием коэффициента «Manhattan distances». Шкала показывает уровень различий.

белкам эндосперма. На кладограмме, построенной по электрофореграмме в варианте +Ме (в тексте рисунок не приводится), эти два образца также объединились в один кластер с финскими. В целом финские и российско-азиатские образцы вида достаточно четко различались, но граница между западными и восточными типами видовых спектров расположена ориентировочно на долготе Новосибирской области. Однако более подробный анализ российских образцов включая сортовые показал, что проламиновый полипептид 49 ед. ОЭП, характерный для всех финских образцов и двух западносибирских TUM-0401 и ELC-9501, обнаружен и у некоторых других российских (рис. 3; -Ме). Кроме того, в популяции АВЕ отмечены оба варианта по наличию-отсутствию этого полипептида. Поэтому предполагать наличие особых типов спектра по географическому критерию без учета особенностей вида с европейской части России в настоящий момент преждевременно. Вероятнее всего, этот вид обладает достаточно высокой географической подвижностью и легкостью распространения генофонда, о чем косвенно свидетельствуют наиболее частые местонахождения особей в пределах урбанизированных территорий (см. табл. 1).

Обсуждение

На основе электрофоретического опыта (в тексте рисунок не приводится), где помимо образцов E. fibrosus были включены образцы Е. caninus (Герус, Агафонов, 2006а), подсчитывали уровень процентного сходства по проламин-глютелиновым полипептидам (табл. 2). Сравнение методом попарно-группового сходства российских и одного финского образца дало следующие результаты. Наибольшее сходство (86,7 %) отмечено между новосибирскими образцами NSK-8917 и ELC-9501. Уровень сходства между финским образцом и российскими образцами колебался от 22,2 до 41,7 %. Наименьший уровень сходства (22,2 %) был отмечен между финским образцом Н10339 и образцом BSK-9302 из Алтайского края. Средний процент сходства между образцами *E. fibrosus* составил 49,3 %.

Ранее было показано, что для сибирских популяций E. caninus, обычно отличавшихся го-

Таблица 2 Уровень сходства образцов *E. fibrosus* по проламин-глютелиновым компонентам, идентифицированным по величинам ОЭП (%)

Образец	6096-IHO	IRC-8101	SLU-9701	SHA-9504	UPA-9506	NSK-8917	ELC-9501	OMS-8701	TRO-9003	BSK-9302	GAA-8915	H 10339	ALP-9723*
VLA-8627	75,0	35,0	57,9	70,6	73,3	50,0	50,0	58,8	50,0	52,6	63,2	30,4	9,7
CHI-9609		31,8	77,8	63,2	86,7	45,0	45,0	70,6	45,0	55,0	65,0	28,0	5,9
IRC-8101			40,9	42,9	35,0	47,4	47,4	33,3	47,4	25,0	33,3	34,8	9,4
SLU-9701				57,1	76,5	40,9	40,9	63,2	40,9	50,0	59,1	41,7	8,6
SHA-9504					61,1	50,0	50,0	50,0	57,9	45,5	61,9	37,5	5,7
UPA-9506						42,1	42,1	68,8	42,1	61,1	63,2	30,4	6,3
NSK-8917							86,7	33,3	75,0	30,4	45,5	34,8	6,1
ELC-9501								40,0	75,0	36,4	45,5	34,8	6,1
OMS-8701									33,3	66,7	60,0	24,0	6,1
TRO-9003										30,4	45,5	34,8	6,1
BSK-9302											61,9	22,2	5,7
GAA-8915												29,6	5,4
H 10339													8,6

Примечание. Значком * отмечен образец *E. caninus* (Алтайский край).

раздо большим числом особей, чем у E. fibrosus, характерен различный уровень изменчивости по запасным белкам: от значительной до полной идентичности спектров. Например, для 12 типов спектров в популяции ОЈА-95 (Хакасия) наименьший коэффициент сходства составил 28,6%, а наибольший – 71,4 %. Среднее значение уровня сходства белковых спектров для различных популяций находилось в диапазоне 44-55 %. Уровень сходства спектров между представителями различных популяций был ниже и в среднем составил 34 % (Агафонов, Костина, 2003). Вероятнее всего, в настоящее время большинство образцов E. fibrosus, собранных на урбанизированных территориях азиатской части России, являются одичавшими потомками нескольких кормовых и газонных сортов, районированных в послевоенное время. В целом, изменчивость E. fibrosus по запасным белкам эндосперма в пределах азиатской части России можно охарактеризовать как относительно невысокую по сравнению с StH-геномными видами: Е. caninus (Агафонов, Костина, 2003), E. mutabilis, E. transbaicalensis (Агафонов, 2004) и E. sibiricus (Агафонов, 2007б). Несколько инвариантных проламинов были выявлены у всех или большинства проанализированных образцов и могут быть охарактеризованы как наиболее видоспецифичные. Значительных различий в структуре спектров между финскими и российскими образцами не обнаружено.

Изученные образцы E. fibrosus из географически отдаленных мест характеризовались меньшей электрофоретической изменчивостью по полипептидным спектрам запасных белков эндосперма, чем образцы всех ранее исследованных видов Elymus. Наши данные согласуются с ранее полученными результатами о меньшей аллозимной, микросателлитной и RAPD изменчивости E. fibrosus по сравнению с другими видами рода Elymus (Sun et al., 1998, 2001; Diaz et al., 2000). Проведенное нами изучение морфологических характеристик растений разных образцов E. *fibrosus*, таких, как ширина листовых пластин, длина колосьев, число цветков в колоске, относительная длина колосковых чешуй, ширина мембран КЧ, показало исключительно низкий уровень вариабельности. В филогенетическом отношении это может означать, что E. fibrosus является относительно молодым малодифференцированным таксоном, обладающим всеми признаками «хорошего» обособленного вида. Тем не менее некоторые биотипы *E. fibrosus* способны к межвидовой интрогрессии с наиболее морфологически близким видом *E. caninus* (Герус, Агафонов, 2006б).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04-04-48720 и № 08-04-00747-а.

Литература

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.

Агафонов А.В. Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: **Poaceae**) в **Азиатской части России с** позиций таксономической генетики // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007а. Т. 2. Вып. 1. С. 5–15. http://journal.csbg.ru

Агафонов А.В. Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus sibiricus* и взаимоотношения вида с морфологически близкими таксонами *E. pubiflorus*, *E. lineicus* и *E. yubaridakensis*. Сообщение І. Изменчивость электрофоретических спектров запасных белков эндосперма *E. sibiricus* как показатель внутривидовой дифференциации // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007б. Т. 2. Вып. 2. С. 21–32. http://journal.csbg.ru

Агафонов А.В., Агафонова О.В. Способ идентификации генотипов многолетних злаков трибы Пшеницевые (Triticeae). А.с. СССР № 1546022. 1989.

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

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. Т. 3. Вып. 1/2. С. 21–26. http://journal.csbg.ru

Агафонов А.В., Костина Е.В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона Н1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* L. (Poaceae) // Сиб. экол. журнал. 2003. № 1. С. 17–27.

Герус Д.Е., Агафонов А.В. Изменчивость *Elymus fib*rosus (Triticeae: Poaceae) по полипептидным спектрам белков эндосперма, выявляемая SDSэлектрофорезом, в сравнении с данными по

- *E. caninus* // Матер. 2 междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул: АзБука, 2003. С. 25–29.
- Герус Д.Е., Агафонов А.В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестник: 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* и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза // Генетика. 2006б. Т. 42. № 12. С. 1405–1413.
- Пешкова Г.А. *Elymus* L. Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Пробатова Н.С. Мятликовые, или злаки Роасеае Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Цвелев Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Ботан. журнал. 1991. Т. 76. № 5. С. 669–676.
- 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. Вып. 57. С. 5–102.
- Barkworth M.E., Cambell J.J.N., Salomon B. *Elymus* L. // Flora of North America / Eds M.E. Barkworth

- *et al.* N.Y.; Oxford: Oxford Univer. Press, 2007. V. 24. P. 288–343.
- 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. P. 209–279.
- Diaz O., Salomon B., Bothmer R. von. Levels and distribution of allozyme and RAPD variation in populations of *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. (Poaceae) // Gen. Res. Crop. Evol. 2000. V. 47. № 1. P. 11–24.
- Löve A. Conspectus of the Triticeae // Feddes Repert. 1984. V. 95. P. 425–521.
- Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assemly of the head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. V. 227. № 5259. P. 680–685.
- Sun G.-L., Diaz. O., Salomon B., Bothmer R. von. Microsatellite variation and its comparison allozyme and RAPD variation in *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. (Poaceae) // Hereditas. 1998. V. 129. P. 275–282.
- 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.
- Wang R.R.-C., Bothmer R. von, Dvorak J. *et al.* Genome symbols in the Triticeae (Poaceae) // Proc. 2nd Intern. Triticeae Symp. / Eds R.R.-C. Wang, K.B. Jensen, C. Jaussi. Utah, USA: Logan, 1994. P. 29–34.

GENETIC DIVERSITY IN NATURAL *ELYMUS FIBROSUS* (TRITICEAE: POACEAE) POPULATIONS ASSESSED FROM ENDOSPERM STORAGE PROTEINS

D.E. Gerus, A.V. Agafonov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: agalex@bionet.nsc.ru;

Summary

The prolamine–gluteline complex of endosperm proteins was studied in *Elymus fibrosus* (Poaceae) by SDS-electrophoresis. Generally, *E. fibrosus* is characterized by an extremely low level of variability for both morphological and biochemical traits. The average polypeptide similarity between accessions is 49,3 %. Nevertheless, accession groups from Asian Russia and Finland involved in the study were clearly separated in the cladogram. This fact is in agreement with reported results of allozyme and RAPD-analyses. However, two West Siberian accessions are closer to the Finnish group than to other Asian ones.

Key words: Elymus fibrosus, variability, endosperm proteins, electrophoresis, special genetics.