

УДК 581.526.536(571.53:210.72)

Е.В. Кобозева  
А.В. Агафонов

E.V. Kobozeva  
A.V. Agafonov

**ОЦЕНКА НАСЛЕДОВАНИЯ ДИАГНОСТИЧЕСКОГО ПРИЗНАКА “ДЛИНА ОСТЕЙ НИЖНИХ ЦВЕТКОВЫХ ЧЕШУЙ” ДЛЯ *ELYMUS NEVSKII* И *E. FEDTSCHENKOI* (TRITICEAE, POACEAE) У МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА В ПОКОЛЕНИЯХ F<sub>1</sub> И F<sub>2</sub>**

**ASSESSMENT OF INHERITANCE OF THE DIAGNOSTIC CHARACTER “LENGTH OF LEMMA AWNS” FOR *ELYMUS NEVSKII* AND *E. FEDTSCHENKOI* (TRITICEAE, POACEAE) IN THE INTERSPECIFIC HYBRID IN GENERATIONS F<sub>1</sub> AND F<sub>2</sub>**

С целью оценки характера наследования диагностического признака *Elymus fedtschenkoi* и *E. nevskii* – длины остей нижних цветковых чешуй – нами была проведена межвидовая гибридизация с последующим электрофоретическим и морфологическим анализом семян и выращенных растений. В выборке F<sub>2</sub> отмечено три морфотипа, два из которых соответствовали родительским видам *E. nevskii* и *E. fedtschenkoi*, а третий имел промежуточное значение длины остей 8–10 мм. Это свидетельствует о моногенном характере наследования диагностического признака в данной комбинации скрещивания.

Виды StY-геномного родства *Elymus fedtschenkoi* Tzvelev и *E. nevskii* Tzvelev произрастают на открытых склонах или у границ лесных участков горных хребтов Центральной Азии, лишь небольшой частью ареала располагаются в российском Алтае. *E. fedtschenkoi* – один из наиболее распространенных среди видов этой группы от Алтайских гор на севере через хребты Тянь-Шаня к северному Афганистану и Пакистану на юге. Он обитает на открытых каменистых склонах до верхнего горного пояса на высотах от 2000 до 4000 м над ур. м., а на территории России встречается в верхнем горном поясе на субальпийских лугах, луговых склонах и заходит в долинные леса. *E. nevskii* в России более редок и встречается в высокогорном поясе выше 2000 м по каменистым склонам и галечникам (Цвелев, 1976; Пешкова, 1990).

Главным диагностическим признаком для разделения *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* является длина остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ) 10–25 мм и 2–7 мм соответственно. Эти виды сходны по морфологии других органов, что подтверждает их близкое родство. Колосья *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* обычно плотные и однобокие, часто колоски визуальнo расцениваются сдвоенными из-за того, что каждый второй промежуток между уступами стержня резко укорочен. По признаку опушения НЦЧ, являющимся диагностическим у многих видов StY-геномной группы, у видов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* обнаружено большое сходство. Вместе с тем по длине остей НЦЧ отмечена определенная изменчивость. Были найдены промежуточные формы между *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii*, длина остей которых составляет 6–8 мм. По нашей оценке, экземпляры *E. nevskii*, хранящиеся в гербариях, представляют собой смесь типичных форм, экземпляров *E. fedtschenkoi* с укороченными остями, а также *E. abolinii* (Drob.) Tzvelev с более плотными колосьями с широкими пленчатыми колосковым чешуями и даже стерильных межвидовых гибридов (Кобозева и др., 2013).

Ранее семенной материал *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из разных точек ареала был нами электрофоретически проанализирован. Результаты опытов показали, что виды обладают внутренним полиморфизмом по компонентному составу белков эндосперма, и это позволило изучить меж- и внутривидовую изменчивость и специфичность даже с использованием нежизнеспособного материала (Кобозева и др., 2012). Среди образцов *E. nevskii* из разных точек Памиро-Алая полностью идентичных найдено не было, но при этом отмечено значительное совпадение по компонентному составу. Примечательно, что наибольшим сходством обладали образцы *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из близких местонахождений или общих популяций в Тянь-Шане, что дает основание предположить менделевский тип наследования различительного признака длины остей НЦЧ в этой части ареала. Изменчивость по компонентам спектра характерна для образцов двух видов из Рудного Алтая Казахстана, где также наибольшее сходство отмечено у образцов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из места общего произрастания. Выборка образцов *E. fedtschenkoi* из Республики Алтай обладала определенной гетерогенностью, но в некоторых зонах относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) показала совпадение с образцами *E. nevskii* из Рудного Алтая Казахстана (Кобозева и др., 2012).

Созданный ранее гибрид между биотипами *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из Гиссаро-Алая (Таджики-

стан) был полностью стерилен и имел нераскрытые (нерастрескивающиеся) пыльники, хотя частота хромосомного спаривания в метафазе I в материнских клетках пыльцы у гибрида была очень высока (Salomon, 1993). Автором предположено, что стерильность могла быть вызвана хромосомной мутацией одного из родительских биотипов и не является следствием существенной микроэволюционной дивергенции видов. Таким образом, для выяснения репродуктивных взаимоотношений между видами *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* необходимо получить дополнительные сведения о вероятности межвидовой гибридизации и о происхождении форм с промежуточной длиной остей. Цель настоящей работы состоит в прояснении уровней репродуктивной совместимости между видами на примере комбинации скрещивания *E. nevskii* KSA-0938 × *E. fedtschenkoi* KSA-0935. Родительские биотипы имели происхождение из Рудного Алтая при совместном произрастании (Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1791 м N 49°05.077' E 86°04.483'). Гибриды F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> выращивались и изучались в условиях климокамеры и открытого грунта экспериментального участка ЦСБС СО РАН. Электрофоретический SDS-анализ запасных белков эндосперма проводили по модифицированному методу Леммли (Агафонов, Агафонова, 1992). Уровни половой совместимости приводятся согласно А.В. Агафонову (1997) и А.В. Агафонов, В. Salomon (2002).

Два созданных гибрида F<sub>1</sub> показали относительно высокие значения семенной фертильности (25,3 % и 35,8 %), близкие к родительским показателям (55,0–61,2 %), что свидетельствует о близком родстве между данными биотипами двух видов. Был проведен электрофоретический анализ белков эндосперма семян F<sub>2</sub> с гибридов F<sub>1</sub> в сравнении с семенами родительских биотипов в SDS-гелево-буферной системе (рис. 1, слева). Результаты серии опытов показали следующее: 1) родительские биотипы *E. nevskii* KSA-0938 и *E. fedtschenkoi* KSA-0935 обладают высоким сходством по составу белков, что подтверждает их близкое родство, которое можно расценивать, как принадлежность к одному биологическому виду; 2) родительский биотип KSA-0935 показал некоторый уровень гетерозиготности, в частности, по компонентам 38 и 40 ед. ОЭП; 3) у родительского биотипа KSA-0938 обнаружен только компонент 38 ед. ОЭП; 4) семена F<sub>2</sub> с двух гибридных растений показали расщепление по родительским компонентам, характерное для свободной рекомбинации на α-уровне половой совместимости.

У выращенных растений F<sub>2</sub> было идентифицировано три морфотипа (рис. 1, справа), из которых два соответствовали родительским видам *E. nevskii* и *E. fedtschenkoi*, а третий имел промежуточное состояние

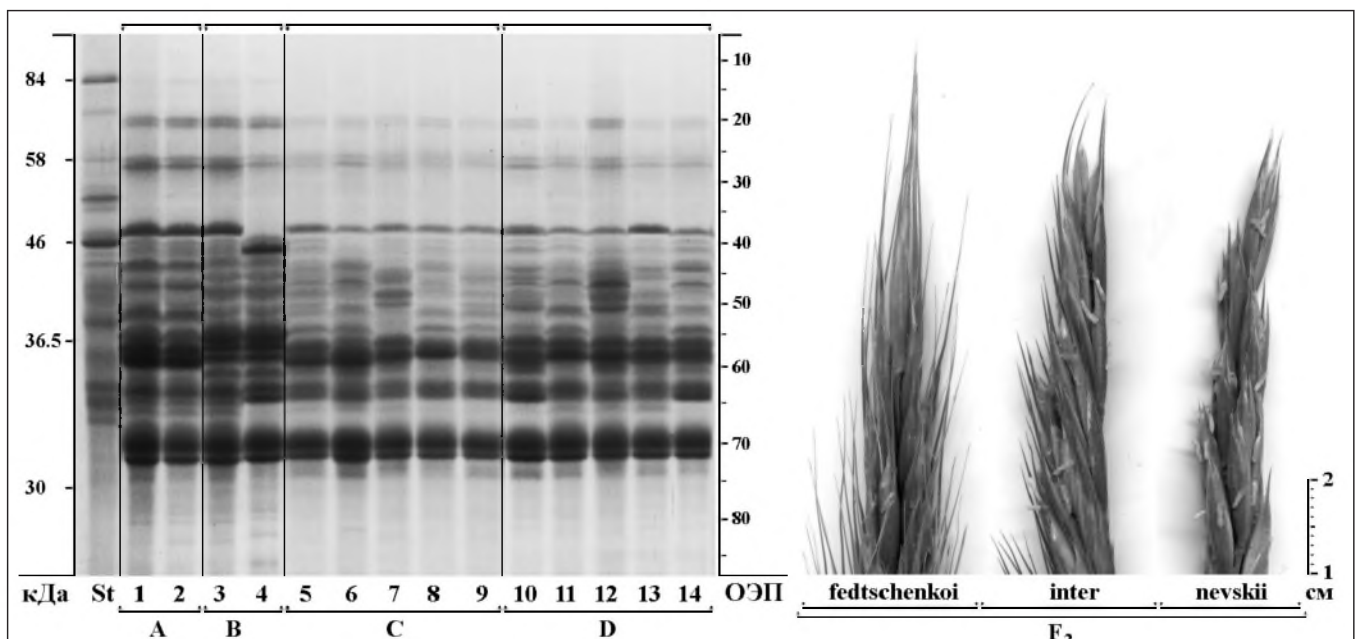


Рис. 1. Слева: SDS-электрофореграмма белков эндосперма родительских образцов *E. nevskii* KSA-0938 (A), *E. fedtschenkoi* KSA-0935 (B) и зерновок F<sub>2</sub> с двух гибридных растений (C и D). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте с обработкой белковых экстрактов 2-меркаптоэтанолом (+Me) при котором проявляются дополнительные субъединицы в результате диссоциации полимерных молекул глютелина. Справа: морфотипы, отмеченные в выборке растений F<sub>2</sub> гибридного растения C.

по диагностическому признаку “длина остей нижних цветковых чешуй” со значением 8–10 мм. Это означает, что в данной комбинации скрещивания родительские биотипы, отнесенные к двум разным видам, в действительности различаются одной парой аллелей одного локуса (гена). Другими словами, признак, положенный в основу разграничения *E. nevskii* и *E. fedtschenkoi*, контролируется всего одним геном с неполным доминированием аллелей.

Нами сделан вывод, что *E. nevskii* и *E. fedtschenkoi* представляют собой единый комплекс популяций и отдельных биотипов, дифференцированный по эколого-географическому принципу и обладающий морфологической и биохимической вариабельностью, характерной для всех полиморфных видов с широким ареалом.

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

**Кобозева Е.В., Саломон В., Агафонов А.В.** Номенклатура, морфологическая дифференциация и электрофоретическая изменчивость по белкам эндосперма у Центрально-Азиатских видов *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир и его охрана: Материалы междунар. науч. конф. – Алматы: LEM, 2012. – С. 374–377.

**Кобозева Е.В., Агафонов А.В., Саломон В.** Взаимоотношения между центрально-азиатскими видами *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* (Triticeae: Poaceae), выявляемые на основании межвидовой гибридизации, изменчивости запасных белков эндосперма и молекулярных ISSR маркеров // Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия: Материалы всерос. конф. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2013. – С. 66–68.

**Пешикова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири, 1990. – Т. 2. – С. 17–32.

**Цвелев Н.Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.

**Агафонов А.В., Саломон В.** Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // Triticeae IV: Consejeria de Agricultura y Pesca. – Sevilla, Spain, 2002. – P. 37–41.

**Salomon V.** Interspecific hybridizations in the *Elymus semicostatus* group (Poaceae) // Genome, 1993. – Vol. 36. – P. 899–905.

#### SUMMARY

Electrophoretic, hybridological and morphological analyses of the interspecific hybrids were carried out for the purpose of inheritance assessment of the diagnostic character for *Elymus fedtschenkoi* and *E. nevskii* – length of lemma awns. There were recorded three morphotypes in the F<sub>2</sub> population, two of which have been corresponded to parental species of *E. nevskii* and *E. fedtschenkoi*, and the third morphotype had an intermediate value of awn length 8–10 mm. The fact testifies monogenic inheritance of the diagnostic character in this cross-combination.