

## Таксономическая самостоятельность сибирского вида *Elymus lenensis* (Poaceae) по данным секвенирования ядерного гена GBSS1 (waxy)

### Taxonomic independence of the Siberian species *Elymus lenensis* (Poaceae) according to the GBSS1 (waxy) nuclear gene sequencing data

Агафонов А. В., Шабанова (Кобозева) Е. В., Андрейчук Д. Д.

Agafonov A. V., Shabanova (Kobozeva) Ye. V., Andreychuk D. D.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: agalex@mail.ru, ekobozeva87@mail.ru, d.andreichuk@gsnu.ru

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

**Реферат.** В последние десятилетия проявились противоречия между таксономическими и филогенетическими моделями в систематике сосудистых растений. До настоящего времени остается множество видов, не изученных в культуре и эксперименте или известных только по гербарным образцам. Род *Elymus* – самый крупный в трибе *Triticeae*, причисленный к третичному генпулу (GP-3) по отношению к основным хлебным злакам. Тем не менее в составе рода много проблемных видов с неясным происхождением и родством. Одним из таких видов является *E. lenensis*, описанный из бассейна р. Лена. Показана неоднозначность описаний вида, сделанных разными авторами для Сибирского и Дальневосточного регионов. Представлены результаты анализа нуклеотидных последовательностей низкокопийного ядерного гена GBSS1 (waxy) у семи природных образцов, близких по морфологии к *E. lenensis*. Демонстрируется дендрограмма, построенная методом «maximum likelihood». Особенностью всех образцов, близких к *E. lenensis*, является присутствие только St2 клонов субгенома St, более родственных североамериканской предковой линии *Pseudoroegneria spicata*, чем азиатской линии, восходящей к *P. strigosa* (клоны субгенома St2). Общий уровень специфичности последовательностей гена GBSS1 в сравнении с реперными видами согласуется с выводом о существовании самостоятельного вида *E. lenensis*, особенно учитывая дистанцию между точками сбора образцов.

**Ключевые слова.** Видообразование, микроэволюция, молекулярные маркеры, таксономия, *Elymus*, Poaceae.

**Summary.** In recent decades, contradictions between taxonomic and phylogenetic models in the systematics of vascular plants have clearly manifested themselves. To date, there are many species that have not been studied in culture and experiment or known only from herbarium specimens. The genus *Elymus* is the largest genus in the tribe *Triticeae*, declared a tertiary gene pool (GP-3) in relation to the main cereals. However, the genus contains many problematic species with unclear origins and relationships. One of these species is *E. lenensis*, described from the basin of the Lena River. The ambiguity of species descriptions made by different authors for the Siberian and Far Eastern regions is shown. The results of the analysis of the nucleotide sequences of the low-copy nuclear gene GBSS1 (waxy) in seven natural accessions similar in morphology to *E. lenensis* are presented. A dendrogram constructed using the “maximum likelihood” method is shown. A feature of all accessions close to *E. lenensis* is the presence of only St2 clones of the St subgenome, which are more related to the North American ancestral line of *Pseudoroegneria spicata* than to the Asian line descended from *P. strigosa* (clones of the St2 subgenome). The general level of specificity of the GBSS1 gene sequences in comparison with the reference species is consistent with the conclusion about the existence of an independent species *E. lenensis*, especially considering the distance between accession locations.

**Key words.** *Elymus*, microevolution, molecular markers, Poaceae, speciation, taxonomy.

**Введение.** *Elymus lenensis* (Попов) Tzvelev был описан М. Поповым как *Agropyron lenense* М. Поп. из окрестностей пос. Каймоново Иркутской обл. в бассейне р. Лена (Попов, 1957а). Русский протолог был приведен в перечне видов флоры Средней Сибири (Попов, 1957б). Проводя очередную реформу таксономического состава трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков во флоре СССР, Н. Н. Цвелев дал следующую характеристику вида:

«19. *Elymus lenensis* (М. Поп.) Tzvel. comb. nov. (= *Agropyron lenense* М. Поп. 1957, Бот. мат. (Ленинград) 18: 3). – Еще недостаточно изученный вид, очень близкий к следующему виду... 20. *E. kronokensis* (Ком.) Tzvel.» (Цвелев, 1973, с. 24). Н. С. Пробатова (1985) дает характеристику трех разновидностей

*E. kronokensis*, различающихся по признаку опушения листовых пластинок (ЛП). Одновременно приводятся данные еще по одному новому виду *E. zejensis* Probat., который морфологически также близок к *E. lenensis*, только описанному из Амурской обл., входящей в состав дальневосточных регионов. Такое разделение азиатской части России на Сибирь и Дальний Восток традиционно осложняло сравнение флор и описаний конкретных видов растений. Изучение гербарного материала *E. zejensis* подтверждает его сходство с сибирским видом *E. lenensis*, но не может быть доказательством их таксономической идентичности.

По последним данным, обобщающим всю синонимику злаков России, признается существование *E. lenensis* на территории Сибири, но утверждается его отсутствие на Дальнем Востоке. Кроме того, приводится точка зрения, что «самостоятельность этого вида не всегда признается, нередко его синонимизируют с *E. scandicus* (Nevski) A. P. Khokhr., однако ости нижн. цв. чеш. у него заметно более длинные и нередко немного отклоненные в сторону» (Цвелев, Пробатова, 2019, с. 63). Именно поэтому нам представилось необходимым показать в сравнении описания трех вышеназванных видов, приведенные к единой последовательности признаков (табл. 1). Важные в диагностическом отношении морфологические признаки видов выделены **жирным шрифтом**. Обращают на себя внимание различия в структуре описаний видов. Если к этому прибавить описания *E. kronokensis* и *E. zejensis* из «Флоры Сибири» (Пешкова, 1990), то затруднений при сравнении станет еще больше. Кроме того, в описании М. Попова для *E. lenensis* не приводится важная характеристика «**ось колоска усажена кратчайшими шипиками**», которая сближает этот таксон с двумя предыдущими. Одновременно не проясняет ситуацию с родством *E. lenensis* его причисление к синонимам полиморфного вида *E. kronokensis* в пределах Сибири. Вероятно, признак опушения листовых пластинок *E. lenensis* не может иметь диагностической значимости, поскольку различия в его проявлении были отмечены даже среди потомков одной особи (образец 12-0125). Таким образом, специфичность и самостоятельность *E. lenensis* как совокупности схожих морфотипов и (или) генотипов представляет фундаментальный интерес с точки зрения микроэволюционных взаимоотношений между филогенетически близкими таксонами.

Цель – изучить изменчивость и специфичность нуклеотидных последовательностей с 9 по 14 экзон у малокопийного ядерного гена GBSS1 (*waxy*) у образцов, морфологически близких к *E. lenensis*, по разработанным ранее подходам и адаптированным методикам (Агафонов и др., 2019).

Таблица 1

Основные диагностические признаки *Elymus lenensis* (Popov) Tzvelev в сравнении с видами *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev и *E. zejensis* Probat.

Признак	<i>Agropyron lenense</i> (Попов, 19576)	<i>E. zejensis</i> (Пробатова, 1985)	<i>E. zejensis</i> (Пешкова, 1990)	<i>E. kronokensis</i> (Пробатова, 1985)	<i>E. kronokensis</i> (Пешкова, 1990)
Жизненная форма	Густо дернистый. Раст. басс. р. Лены с короткоползучими подземными побегами, рыхлодерновинное		Короткокорневищные растения до 1 м выс., образующие рыхлые дернины.	Густодернистые	Дерновинные
Высота, стебель	Стебли тонкие, около 40 см выс., голые.	Раст. 45–65 см выс., дернистые. Ст. тонкие, иногда с удлиняющимися нижн. междоузлиями, в узлах шероховатые.	Стебли тонкие, стройные.	Раст. 20–60(90) см выс. Ст. в узлах обычно коротко-волосистые, реже – голые.	–
Листовые пластинки (ЛП), влаг. ЛП	<b>Листья очень узкие</b> , у бесплодных побегов около 1 мм шириной, стеблевые 1–1,5 мм, <b>голые и гладкие</b> .	Вл. голые и гладкие; пласт. л. 1,5–2,5 мм шир., б. м. свернутые, <b>голые или сверху очень рассеянно-волосистые</b> ; яз. верхн. л. около 0,8 мм дл.	Пластинки листьев 2–5 мм шир., плоские, со слегка завернутыми краями, <b>сверху рассеянно длинно-волосистые</b> .	ЛП 2–4(5) мм шир. и 5–15 см дл., б. м. плоские, с завернутыми внутрь краями, с обеих сторон волосистые ( <b>var. kronokensis</b> ) или голые и шероховатые ( <b>var. scandicus</b> (Nevski) Tzvel.), или же только сверху волосистые ( <b>var. borealis</b> (Turcz.) Tzvel.).	Растения с узкими (до 6 мм) листьями, голыми с обеих сторон ( <b>var. scandica</b> (Nevski) Tzvel.), волосистыми только сверху ( <b>var. borealis</b> (Turcz.) Tzvel.) или с обеих сторон ( <b>var. kronokensis</b> ).

Продолжение табл. 1

Признак	<i>Agropyron lenense</i> (Попов, 19576)	<i>E. zejensis</i> (Пробатова, 1985)	<i>E. zejensis</i> (Пешкова, 1990)	<i>E. kronokensis</i> (Пробатова, 1985)	<i>E. kronokensis</i> (Пешкова, 1990)
Колосья	<b>Колосья тонкие, прямые, 4–6 см длиной, рыхловатые, но не прерывистые.</b>	<b>Колосья (6) 10–18 см дл.</b> и около 0,4 см шир., прямые или слегка наклоняющиеся, тонкие, с расставленными кол. (нижн. членики оси колоса 10–13 мм дл.).	<b>Колосья ок. 10 см дл.</b> , прямые или слегка изогнутые, слабые, негустые.	Колосья 4–10 см дл., <b>прямоостячие</b> , густые (с короткими междуузлиями), обычно красновато-фиолетовые, по созревании буреющие.	Колосья со сближенными колосками, <b>прямые или слегка наклоненные</b> , вначале зеленые, позднее фиолетово окрашенные.
Колоски	–	Кол. 10,5–12 мм дл., с 3–4 цв.	–	Кол. 10–15(20) мм дл., с 2–4 цв. <b>Членики оси кол. очень мелкошиповатые.</b>	<b>Ось колоска усажена кратчайшими шипиками.</b>
Колосковые чешуи (КЧ)	<b>Колосковые чешуи 5–7 мм длиной, голые, узко продолговатые.</b> Нижняя колосковая чешуя 5 мм длиной, с 3 жилками на верхушке, внезапно суженная в короткое остроконечие. Верхняя колосковая чешуя с 5 жилками, 7 мм дл.	<b>Кол. чеш. 5–6,5 мм дл.</b> , с 3–5 жилками, узколанцетные, острые, на верхушке переходящие в остревидное остроконечие (до 2 мм дл.) нижн. из них почти вдвое короче прилегающей нижн. цв. чеш. Членики оси кол. очень короткошиповатые.	<b>Колосковые чешуи в 1,5–2 раза короче нижних цветков</b> , узколанцетные, с 3–5 шероховатыми жилками, на верхушке острые или с коротким (до 2 мм) острием, по краям узкозакругленные.	<b>Кол. чеш. 5–8(10) мм дл.</b> , обычно менее чем в 1,5 раза короче прилегающих НЦЧ, с (3)4–5 жилками, <b>неравнобокие, ланцетные или широколанцетные</b> , тупо закругленные или тупозубчатые, с остревидным острием.	Колосковые чешуи короче цветковых, иногда в 1,5 раза, <b>голые, лишь по жилкам шероховатые</b> , на верхушке круто суженные в короткое острие или ость 1–3 мм, <b>по краям широкозакругленные</b> , особенно под остью.
Нижние цветковые чешуи (НЦЧ)	Нижн. цв. чеш. с <b>остью 5–8 мм дл.</b> Нижняя цветковая чешуя 7–8 мм длиной, голая, гладкая, ость ей равная, тонкая, прямая.	Нижн. цв. чеш. 9–10,5 мм дл., узколанцетные, <b>на спинке с рассеянными короткими шипиками, на верхушке с тонкой прямой остью 5–8 мм дл.</b>	<b>Нижние цветковые чешуи по спинке с короткими рассеянными волосками</b> , более густыми по краям, <b>на верхушке с прямой или слегка изогнутой остью 5–10 мм дл.</b>	Нижн. цв. чеш. 7–9(12) мм дл., с 5 жилками, голые и гладкие, лишь в верхн. части по жилкам шероховатые, на верхушке обычно с <b>прямой остью 2–5 мм дл.</b>	Нижние цветковые чешуи голые и гладкие, <b>безостые</b> или с <b>остью 3–5 (до 10) мм дл.</b>
Верхние цветковые чешуи (ВЦЧ)	Верхняя колосковая чешуя с остью 2 мм дл.	Верхн. цв. чеш. равны нижн., по килям с густо расположенными шипиками, между килями голые и гладкие.	Верхние цветковые чешуи по килям с густыми короткими шипиками.	–	–
Пыльники	–	Пыльн. 2,1–2,8 мм дл.	Пыльники 2,2 мм дл.	1–2 мм дл.	–
Примечание	Плато: известняковые скалы по речке Кутской около с. Каймоново на р. Куте (бассейн Лены, близ Усть-Кута), отсюда и описан. Близок к <i>A. jacutense</i> Drob.	Вид не вполне ясного родства; от <i>E. macrourus</i> и <i>E. jacutensis</i> отличается <b>очень короткошиповатой осью кол.</b> , более узкими и острыми кол. чеш., шероховатыми (а не волосистыми) нижними цв. чеш., тонкими колосьями, а также условиями обитания	В черноберезовых лесах. В Сиб.: ЧИ – Ши (д. Воздвиженка Нерчинско-Заводского р-на). – Дальний Восток. Описан из Амурской области (с. Нововысокое на р. Зея).	К типовой разновидности (с волосистыми с обеих сторон л. пласт.) относятся и раст., описанные как <i>E. kronokensis</i> subsp. <i>dasyphyllus</i> A. Khokhr. (Хохлаков, 1978)	На песках и галечниках по долинам рек и озер, каменистых открытых склонах, осыпях, пойменных лугах, в прирусловых лесах, кустарниковых зарослях лесного и тундрового поясов – на севере Сибири и в гольцовом поясе гор Южной Сибири. Описан с Камчатки (Кроноцкий перевал).

**Растительные материалы и методы.** В работе использовался высушенный материал зеленой массы растений, выращенных их природных семян, с последующей морфологической идентификацией. Местонахождения и авторы сбора образцов, близких к *E. lenensis*, приведены в таблице 2.

В качестве реперных были взяты последовательности двух StY-геномных видов *Elymus* и диплоидных носителей геномов St (*Pseudoroegneria*) и H (*Hordeum*) из генбанка NCBI (National Center for Biotechnology Information. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>), а также некоторых ранее изученных образцов StH-геномных видов из группы с гладкими НЦЧ: *E. charkeviczii* Probat., *E. confusus* (Roshev.) Tzvelev, *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, *E. sibiricus* L., *E. subfibrosus* (Tzvelev) Tzvelev; из груп-

пы с шиповатыми или волосистыми НЦЧ включены образцы: *E. jacutensis* (Drob.) Tzvelev, *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev, *E. margaritae* A. V. Agaf., Kobozeva et B. Salomon, *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev (Агафонов и др., 2019). Дополнительные реперные образцы, приведенные в таблице 3, были взяты как несущие яркий диагностический признак «гладкие НЦЧ», характерный для *E. lenensis*, и изучены впервые. При этом образец *E. mutabilis* JAL-1742 также включен в сравнение потому, что был собран в микропопуляции вместе с образцом морфотипа *E. charkeviczii* JAL-1752.

Таблица 2

Местонахождения и авторы сбора образцов, близких по описаниям к *Elymus lenensis*, взятых в секвенирование ядерного гена GBSS1

Код образца	Место и автор сбора	Морфологические особенности
MPA-1874	Камчатский кр., Хасынский р-н, окр. пос. Палатка, галечник у моста р. Хасын, alt. 342 м, N60°7.103', E150°57.816'. С. Асбаганов	Ости нижних цветковых чешуй (НЦЧ) до 7 мм Узлы стеб. волосист. <b>ЛП волосист. сверху</b>
MST-1825	Камчатский кр., Хасынский р-н, окр. пос. Стекольный, галечник р. Кадыкчан, приток р. Хасын, alt. 229 м, N60°2.668', E150°44.045'. С. Асбаганов	Ости НЦЧ до 5 мм Узлы стеб. волосист. <b>ЛП голые сверху</b>
LEN-1520	Республика Саха (Якутия), Хангаласский р-н, луговой склон на правом берегу р. Лена, alt. 114 м, N61°6.369', E127°21.593'. Е. Кобозева, С. Асбаганов	Ости НЦЧ до 8 мм Узлы стеб. волосист. <b>ЛП волосист. сверху</b>
KRB-1810	Красноярский кр., Эвенкийский р-н, пос. Байкит, зимник на пос. Тура 6 км, придорожное сообщество, alt. 492 м, N61°42.608', E96°31.165'. Л. Кривобоков	Ости НЦЧ до 10 мм Узлы стеб. голые <b>ЛП волосист. сверху</b>
KRT-1715	Красноярский кр., Эвенкийский р-н, пос. Тура, дол. р. Н. Тунгуска, луг злаково-разнотравный остепненный. alt. 135 м, N64°16.268', E100°18.863'. Л. Кривобоков	Ости НЦЧ до 3 мм Узлы стеб. голые <b>ЛП волосист. с обеих сторон</b>
KRT-1551	Красноярский кр., Эвенкийский р-н, Тунгусский заповедник, р. Хушма, песчаный откос, alt. 333 м, N60°51.280', E101°53.007'. Л. Кривобоков	Ости НЦЧ до 3 мм Узлы стеб. голые <b>ЛП голые сверху</b>
12-0125	Восточный Таймыр, район слияния рек Большая Лесная Рассоха и Новая, байджарах на берегу озера, alt. 39 м, N72°39.613', E101°17.079'. И. Поспелов	Ости НЦЧ до 6 мм Узлы стеб. шиповат. <b>ЛП голые и волосист.</b>

Таблица 3

Местонахождения и авторы сбора образцов реперных видов, предположительно родственных *Elymus lenensis*, взятых в секвенирование ядерного гена GBSS1

Таксон Код образца	Место и автор сбора
<i>E. scandicus</i> KRB-1574	Красноярский кр., Эвенкийский р-н, окр. пос. Байкит, лев. бер. р. Подкаменная Тунгуска, обочина грунтовой дороги, alt. 169 м, N61°40.032', E96°20.928'. Л. Кривобоков
<i>E. scandicus</i> JRO-1738	Республика Саха (Якутия), Томпонский р-н, автотрасса Колыма, южн. отроги Верхоянского хребта, дол. р. Росомаха, приток р. Ильгувеем, alt. 460 м, N63°2.879', E137°52.610'. Н. Бадмаева
<i>E. subfibrosus</i> KAV-1213	Камчатский кр., окр. г. Елизово, луговой фрагмент у автотрассы между р.р. Авача и Пиначевская, alt. 16 м, N53°12.267', E158°23.596'. С. Асбаганов
<i>E. charkeviczii</i> MSN-1202	Магаданская обл., Хасынский р-н, пос. Снежный, граница лесопосадки, луговое сообщество, alt. 190 м, N59°43.927', E150°50.880'. Н. Бадмаева
<i>E. charkeviczii</i> JAL-1752	Республика Саха (Якутия), Алданский р-н, автотрасса Лена, окр. пос. Большой Нимныр, граница леса, alt. 914 м, N58°5.756', E125°26.975'. Н. Бадмаева
<i>E. mutabilis</i> JAL-1742	Республика Саха (Якутия), Алданский р-н, автотрасса Лена, окр. пос. Большой Нимныр, граница леса, alt. 914 м, N 58°5.756', E 125°26.975'. Н. Бадмаева

Процедуры выделения ДНК, клонирования и секвенирования последовательностей были проведены по методикам, указанным ранее (Агафонов и др., 2019). Выравнивание полученных последовательностей проводили с помощью программы Unipro UGENE v. 43.0 (Okonechnikov et al., 2012) по алгоритму «Т-Coffee». Полученные выравнивания использовали для построения филогенетических деревьев для экзонов с интронами и отдельно для экзонов методом максимального правдоподобия (ML) (Felsenstein, 1981). Дендрограммы были построены в программе MEGA v. 11 (Kumar et. al., 2018) с использованием двухпараметрической эволюционной модели Кимуры (Kimura, 1980).

**Результаты и обсуждение.** Были построены дендрограммы на основе единой последовательности экзонов и интронов (рис.) и в отдельности последовательностей экзонов и интронов. По результатам их анализа сделаны следующие выводы.

В очередной раз подтверждена **StH**-геномная конституция всех таксонов, взятых в сравнительный анализ. Особенностью всех образцов, близких к *E. lenensis*, является присутствие только **St**<sub>2</sub> клонов субгенома **St**, более родственных североамериканской предковой линии *Pseudoroegneria spicata*, чем азиатской линии, восходящей к *P. strigosa* (клоны субгенома **St**<sub>2</sub>). В этом же кластере вместе с большей частью клонов *E. lenensis* расположились клоны видов с гладкими НЦЧ – камчатского *E. kronokensis*, близкородственная группа *E. caninus*, *E. confusus*, *E. sibiricus*, *E. scandicus* JRO-1738, а также, несколько отдаленнее, клон *E. scandicus* KRB-1574 с клоном короткоостого образца *E. lenensis* KRT-1715. У образца MST-1825 среди 18 изученных клонов вариант субгенома **St** не обнаружен.

В кластер с клонами **St**<sub>1</sub> в основном попали образцы видов с шиповатыми (волосистыми) НЦЧ. Близкородственная группа *E. komarovii* – *E. transbaicalensis* – *E. margaritae* разделилась по разным ветвям субгенома **St**. По субгеному **H** все клоны образцов, близких к *E. lenensis*, сгруппировались в условно североамериканском кластере **H**<sub>2</sub> вместе с клонами двух видов с шиповатыми НЦЧ – *E. jacutensis* и *E. mutabilis*, но камчатский клон близкородственного *E. kronokensis* попал в азиатский кластер **H**<sub>1</sub>. Два **Y**-субгенома **StY**-геномных видов *E. gmelinii* и *E. pendulinus* образовали отдельную ветвь между **St**- и **H**-субгеномами.

Таким образом, из семи образцов, близких к *E. lenensis*, на дендрограмме (рис.) по субгеному **St**<sub>2</sub> близко расположились пять клонов (кроме клона KRT-1715\_5\_awnless, который находится ближе к клону *E. scandicus*), а по субгеному **H**<sub>2</sub> шесть клонов сгруппировались вместе, кроме якутского клона LEN-1520\_7, который расположен обособленно. Клон *E. kamczadalarum* KSO-9623\_2 образовал отдельную близкую ветвь с реперным североамериканским *H. californicum*. Схожие результаты были получены при анализе дендрограммы на основе только экзонов. На наш взгляд, такой уровень специфичности вполне допускает наш вывод о существовании самостоятельного (обособленного) вида *E. lenensis*, особенно учитывая дистанцию между точками сбора образцов. При этом у вида есть свои «морфологически отклоняющиеся биотипы» с укороченными остями НЦЧ и с волосистыми ЛП с обеих сторон. Примечательно, что два изученных образца, соответствующие описанию вида (MPA-1874 и MST-1825), собраны в Дальневосточном регионе.

Созданная нами серия половых гибридов между выборочными биотипами вида по предварительным результатам подтверждает такую точку зрения, но точные значения семенной фертильности гибридов **F**<sub>1</sub> и частично **F**<sub>2</sub> планируется получить в полевой сезон 2023 г.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН (№ гос. регистрации: АААА-А21-121011290025-2). При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU № 440534 и USU № 440537 (NS, NSK). Секвенирование ДНК выполнено в ЦКП «Геномика» (ИХБФМ СО РАН, Новосибирск). Авторы выражают особую благодарность нашим коллегам, сотрудникам СО РАН Н. К. Бадмаевой, С. А. Асбаганову и Л. В. Кривоокову за любезное предоставление живого материала изучаемых видов рода.

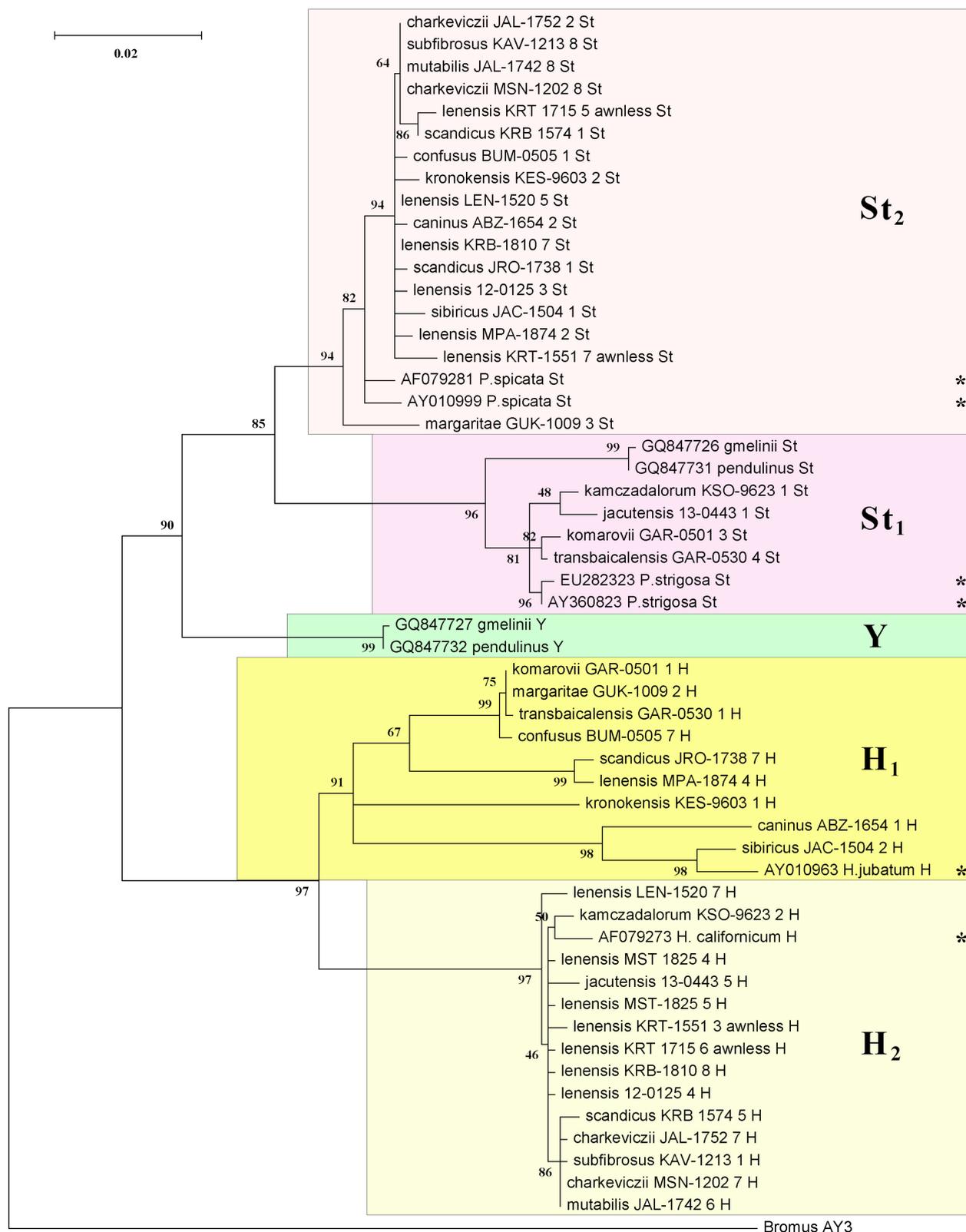


Рис. Дендрограмма ML, построенная по последовательностям гена GBSS1 (экзоны и интроны с 9 по 14) у образцов, близких к *E. lenensis*, в сравнении с реперными видами из генбанка NCBI. Звездочками отмечены виды – моногенные носители субгеномов St и H.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А. В., Асбаганов С. В., Шабанова (Кобозева) Е. В., Морозов И. В., Бондарь А. А.** Геномная конституция и дифференциация субгеномов эндемичных сибирских и дальневосточных видов рода *Elymus* (Poaceae) по данным секвенирования ядерного гена *waxy* // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2019. – Т. 23, № 7. – С. 817–826. DOI: 10.18699/VJ19.555
- Пешикова Г. А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири: Poaceae (Gramineae). – Новосибирск: Наука, 1990. – Т. 2. – С. 17–32.
- Попов М. Г.** Новые виды из Средней Сибири // Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 1957а. – Т. XVIII. – С. 3–6.
- Попов М. Г.** *Agropyrum* Gaertn. – Пырей // Флора Средней Сибири. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1957б. – Т. 1. – С. 112–118.
- Пробатова Н. С.** Новые таксоны сем. Poaceae с Дальнего Востока СССР // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 2. – С. 251–259.
- Пробатова Н. С.** Мятликовые, или злаки – Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 89–382.
- Цвелев Н. Н.** Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (Poaceae) во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст., 1973. – Т. 10. – С. 19–59.
- Цвелев Н. Н., Пробатова Н. С.** Злаки России. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2019. – 646 с.
- Felsenstein J.** Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach // J. Mol. Evol., 1981. – Vol. 17, № 6. – P. 368–376.
- Kimura M.** A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol., 1980. – Vol. 16. – P. 111–120.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.** MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol., 2018. – Vol. 35. – P. 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.** Ugene team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // Bioinformatics, 2012. – Vol. 28, № 8. – P. 1166–1167.