

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Репродуктивные взаимоотношения между представителями таксонов, морфологически близких к *Elymus caninus* (Poaceae: Triticeae)

Е.В. Шабанова , А.В. Агафонов, О.В. Дорогина

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
 ekobozeva87@mail.ru

Аннотация. Проведено гибридологическое изучение биотипов видов, близких к *Elymus caninus*: *E. prokudinii*, *E. viridiglumis*, *E. goloskokovii*, а также ряда морфологически отклоняющихся биотипов с территории России и Казахстана. Была поставлена задача изучить уровни репродуктивных взаимоотношений и степени интегрированности видов *E. goloskokovii*, *E. prokudinii* и *E. viridiglumis* в комплекс *E. caninus*. Значения семенной фертильности природных родительских биотипов оценены нами в пределах 60–90 %. Среди комбинаций скрещивания в F_1 наивысшая завязываемость семян выявлена у гибридов, образованных родительскими парами из близких местообитаний, независимо от таксономической принадлежности биотипов. Наивысшие величины фертильности (55.6 и 46.1 %) обнаружены в комбинациях с участием видов *E. caninus*, *E. viridiglumis* и *E. goloskokovii*. Сделан вывод, что биотипы названных видов, включенные в половую гибридизацию, образуют единый рекомбинационный генпул, внутри которого наблюдаются незначительные различия по репродуктивной совместимости. Показан характер наследования диагностических признаков нижних цветковых чешуй «наличие трихом» и «длина остей» по дигенному и моногенному типу соответственно. Высокая семенная фертильность созданных гибридов и наличие в поколении F_2 промежуточных форм по различным признакам свидетельствуют о возможности межвидовой интрогрессии при совместном произрастании видов в природных популяциях. Таким образом, оценка наследования диагностических признаков позволяет классифицировать *E. goloskokovii*, *E. prokudinii* и *E. viridiglumis* как внутривидовые таксоны *E. caninus* s. l. Получены данные о морфологических и репродуктивных свойствах межвидовых гибридов с участием вида *E. mutabilis* как возможного донора при видообразовании таксонов, близких к *E. caninus*. В комбинациях скрещивания *E. caninus* × *E. mutabilis* и *E. mutabilis* × *E. caninus* отмечены более низкие значения семенной фертильности гибридов в поколениях F_1 и F_2 по сравнению с гибридами между видами *E. caninus*, *E. goloskokovii*, *E. prokudinii* и *E. viridiglumis*. Тем не менее на основе хорологического и морфологического критериев нами сделан вывод о видовой самостоятельности *E. caninus* и *E. mutabilis*.

Ключевые слова: видообразование; гибридизация; признак; наследование; таксономия; *Elymus*; Poaceae.

Для цитирования: Шабанова Е.В., Агафонов А.В., Дорогина О.В. Репродуктивные взаимоотношения между представителями таксонов, морфологически близких к *Elymus caninus* (Poaceae: Triticeae). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(1):5-14. DOI 10.18699/vjgb-24-02

Reproductive relationships between taxa morphologically close to *Elymus caninus* (Poaceae: Triticeae)

E.V. Shabanova , A.V. Agafonov, O.V. Dorogina

Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
 ekobozeva87@mail.ru

Abstract. A hybridological study of biotypes of species close to *Elymus caninus*: *E. prokudinii*, *E. viridiglumis*, *E. goloskokovii*, as well as a number of morphologically deviant biotypes in Russia and Kazakhstan, was carried out. The objectives were to study the levels of reproductive relationships and the degree of integration of the species *E. goloskokovii*, *E. prokudinii*, and *E. viridiglumis* into the *E. caninus* complex. Our estimates of the seed fertility of natural parental biotypes were within 60–90 %. Among the combinations of crossing in F_1 , the highest seed setting was found in the hybrids formed by parental pairs from close habitats, regardless of the taxonomic rank of biotypes. The highest fertility values (55.6 and 46.1 %) were found in combinations involving *E. caninus*, *E. viridiglumis* and *E. goloskokovii*. It has been concluded that the biotypes of these species included in sexual hybridization form a single recombination gene pool, within which slight differences in reproductive compatibility are observed. The nature of the inheritance of the diagnostic features of lemmas “presence of trichomes” and “length of awns”, according to the digenic and monogenic type, respectively, is shown. The high seed fertility of the created hybrids and the presence of intermediate forms in the F_2 generation according to distinctive features indicate the possibility of interspecific introgression when species grow together in natural populations. Thus, the assessment of the inheritance of diagnostic characters makes it possible to classify *E. goloskokovii*, *E. prokudinii*, and *E. viridiglumis* as intraspecific taxa of

E. caninus s. l. Data were obtained on the morphological and reproductive properties of interspecific hybrids with the participation of the species *E. mutabilis* as a possible donor in the speciation of taxa close to *E. caninus*. In cross combinations of *E. caninus* × *E. mutabilis* and *E. mutabilis* × *E. caninus*, lower values of seed fertility of hybrids in the F₁ and F₂ generations were noted compared to hybrids between the species *E. caninus*, *E. goloskokovii*, *E. prokudinii* and *E. viridiglumis*. Nevertheless, on the basis of chorological and morphological criteria, we concluded that *E. caninus* and *E. mutabilis* are independent species.

Key words: speciation; hybridization; inheritance; taxonomy; *Elymus*; Poaceae.

For citation: Shabanova E.V., Agafonov A.V., Dorogina O.V. Reproductive relationships between taxa morphologically close to *Elymus caninus* (Poaceae: Triticeae). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(1):5-14. DOI 10.18699/vjgb-24-02

Введение

Дикорастущие злаки трибы Triticeae Dumort. (сем. Poaceae Varn.) представляют большой интерес для исследователей как возможные доноры ценных признаков для основных хлебных культур – пшеницы, ячменя и ржи. Потенциальные возможности использования диких сородичей пшеницы для обогащения селекционного материала новыми наследственными качествами впервые были очерчены Н.И. Вавиловым (1931), а впоследствии описаны в концепции первичных, вторичных и третичных генпулов (Harlan, De Wet, 1971). Аналогичная система генпулов, предложенная для ячменя и ржи (von Bothmer et al., 1992), включает в себя некоторые виды многолетних трав.

Род *Elymus* L. – самый крупный род трибы, относящийся к третичному генпулу, объединяет аллополиплоидные виды многолетних трав с различной геномной конституцией. Факультативное самоопыление, способствующее выщеплению спонтанных мутаций и закреплению последствий интрогрессивной гибридизации, ускоряет процессы формообразования и одновременно осложняет систематизацию природных популяций. В продолжающейся микроэволюционной дифференциации рода наиболее актуальными для изучения являются филогенетические взаимоотношения между таксонами.

Elymus caninus (L.) L. – вид с геномом StStHH (Dewey, 1968) и обширным ареалом, охватывающим всю Европу от Исландии и Средиземного моря до Уральских гор, почти всю палеарктическую часть Сибири, а также некоторые районы Средней Азии (Цвелёв, 1976; Hultén, Fries, 1986). В Северной Европе *E. caninus* распространен повсеместно в Швеции и Дании, несколько реже в Норвегии и Финляндии. В Сибири встречается практически во всех районах западнее оз. Байкал (Пешкова, 1990). Принимая во внимание широкое распространение *E. caninus* и его высокую адаптивность к факторам среды, можно изначально предположить заметное варьирование морфологических признаков внутри вида. Тем не менее *E. caninus* характеризуется невысокой морфологической изменчивостью по сравнению с другими видами рода *Elymus*. Главная причина, по нашему мнению, заключается в том, что некоторые природные морфотипы с отклоняющимися признаками были описаны как самостоятельные виды. При этом, с одной стороны, в большинстве случаев не приводилось каких-либо доказательств филогенетической обособленности новых видов, а с другой – эти виды не рассматривались в качестве составной части *E. caninus*, поскольку выходили за пределы его узкой изменчивости. На территории России и Казахстана к таким видам следует отнести *E. viridiglumis* (Nevski) Czer., *E. prokudinii*

(Seregin) Tzvelev (Цвелёв, Пробатова, 2019) и *E. goloskokovii* Kotuch. (Котухов, 2004).

Вид *E. goloskokovii* был описан из Западного Алтая (хр. Ивановский) с указанием его широкого распространения в пределах юго-западной части этих гор (Котухов, 2004). В протологе отмечено, что *E. goloskokovii* является устойчивым фертильным гибридогенным видом, вероятно, произошедшим от гибридизации *E. fibrosus* (Schrenk) Tzvelev и *E. trachycaulis* (Link) Gould et Shinnars при возможном участии *E. mutabilis* (Drob.) Tzvelev. От широко распространенного *E. caninus* вид *E. goloskokovii* отличается главным образом короткими (до 4 мм) остями нижних цветковых чешуй (НЦЧ).

Elymus viridiglumis описан в 1934 г. по сборам С.А. Невского с Южного Урала как *Roegneria viridiglumis* Nevski. Определенная путаница в хронологии описания вида вызвана тем, что латинский протолог вида опубликован в Трудах Ботанического института АН СССР «Флора и систематика высших растений», датированных 1936 г. (Невский, 1936), а базисным и русскоязычным описанием вида приведены в 1934 г. (Невский, 1934). Вид распространен на территории Урала и Западной Сибири, морфологически отличается от *E. caninus* волосистыми или длинно-шиповатыми НЦЧ. Небольшие популяции были найдены и в Восточном Казахстане.

Elymus prokudinii – эндемик субальпийских лугов лесного пояса Центрального и Восточного Кавказа, описан в 1965 г. как *Roegneria prokudinii* Seregin (Середин, 1965) по сборам Р.А. Еленевского. Вид морфологически схож с *E. viridiglumis* и отличается от него только узким эндемичным ареалом по географическому критерию.

К настоящему времени накоплено много сведений о том, что единый рекомбинационный генпул *E. caninus* как вида образован не только типичными особями, но и большим числом морфологически отклоняющихся биотипов (МОБ), не соответствующих диагнозу вида (Герус, Агафонов, 2006; Агафонов, 2011). В частности, нами получены свидетельства того, что интрогрессивные взаимоотношения между *E. caninus* и *E. mutabilis* приводят к разнообразию переходных межвидовых форм (Агафонов, 2013). Тем не менее до сих пор остался ряд вопросов и возникли новые проблемы с позиций репродуктивной биологии и таксономии этого обширного комплекса.

Одним из важнейших критериев родственности живых организмов является способность давать жизнеспособное потомство при скрещивании, что обусловлено сбалансированной рекомбинацией генетического материала при смене поколений. Изучение внутри- и межвидовой скрещиваемости биотипов дает возможность моделировать

процессы гибридизации и интрогрессии, происходящие внутри рода *Elymus*. Результаты, полученные от скрещивания биотипов из близких или отдаленных популяций, позволяют прояснить вопросы внутривидовой организации, очертить генетический пул и спрогнозировать возможный ход дальнейших путей видообразования. Уровни скрещиваемости биотипов (*Cs*, *sexual compatibility* – репродуктивная совместимость) и фертильность образовавшихся гибридов находятся под жестким генотипическим контролем и, соответственно, отражают филогенетические связи исходных таксонов (Agafonov et al., 2001).

С целью получения дополнительных данных проведена работа по созданию и изучению гибридов F_1 – F_2 между выборочными биотипами разных таксонов видового ранга, морфологически близких к *E. caninus* s. l. Были поставлены задачи изучить уровни репродуктивной совместимости биотипов и степени интегрированности описанных ранее видов *E. goloskokovii*, *E. prokudinii* и *E. viridiglumis* в комплекс *E. caninus*, а также дополнить данные о морфологических и репродуктивных свойствах межвидовых гибридов *E. caninus* × *E. mutabilis*.

Материалы и методы

По данным Г.А. Пешковой (1990), к основным диагностическим признакам *Elymus caninus* относятся следующие:

- 1) листовые пластинки (ЛП) сверху с рассеянными длинными волосками;
- 2) НЦЧ по спинке голые, крайне редко с одиночными шипиками в верхней части;
- 3) НЦЧ с прямой остью, равной чешуе или длиннее;
- 4) членики колосковой оси (ЧКО) волосистые.

Кроме типичного морфотипа *E. caninus* GAT-9210 и МОБ, в гибридизации использовали образцы вышеназванных видов в восьми комбинациях скрещивания.

Признаки, по которым различаются типичные особи *E. caninus* и *E. mutabilis*: длинные (до 25 мм) – короткие (до 6 мм) ости НЦЧ; гладкие – шиповатые НЦЧ; соотношение длин колосковых чешуй (КЧ) и прилежащих НЦЧ ($k = L_{\text{КЧ}}/L_{\text{НЦЧ}}$) составляет ориентировочно 0.5–0.6 и 0.7–0.8. К последнему признаку необходимо присоединить наличие мембран по краям КЧ, которые утончаются при увеличении значения k (тип *mutabilis*), и наоборот, как правило, становятся шире при уменьшении значения k (тип *caninus*). Этот признак не всегда однозначно идентифицируется у большинства фенотипов из-за наличия в природных популяциях спектра промежуточных фенотипов. Местонахождения образцов *E. mutabilis* и видов, близких к *E. caninus*, приведены в табл. 1.

Под термином «образец» мы понимаем семена, собранные с индивидуального растения в природных условиях (один образец = семена одного растения); термином

Таблица 1. Локализация образцов, близких к *E. caninus*, и их морфологические особенности, отклоняющиеся от типичных (тип.) морфотипов *E. caninus*

Таксон Код образца	Место и автор сбора	Морфологические особенности
<i>E. caninus</i> тип. GAT-9210	Респ. Алтай, сев. побер. оз. Телецкое, окр. пос. Артыбаш, alt. 460 м N 51°47.674', E 87°16.446' (В. Макашов)	НЦЧ гладкие, ЛП сверху редковолосистые, ЧКО волосистые
<i>E. caninus</i> МОБ AKL-0703	Алтайский край, Благовещенский р-н, 14 км ССЗ пос. Благовещенка, караганник, alt. 98 м N 52°55.19', E 79°46.22' (Н. Лацинский)	НЦЧ длинноволосистые, ЛП голые
<i>E. caninus</i> МОБ SON-9904	Респ. Хакасия, Зап. Саян, Таштыпский р-н, 252 км автотрассы Абаза–Ак-Довурак, пойма р. Она, alt. 713 м N 52°10.772', E 89°51.907' (А. Агафонов)	НЦЧ коротковолосистые, ости НЦЧ до 12 мм
<i>E. caninus</i> МОБ OSE-1427	Респ. Сев. Осетия–Алания, Ирафский р-н, окр. пос. Стур-Дигора, зап. склон хребта Б. Кавказа, дол. прав. притока р. Урух, alt. 1996 м N 42°52.898', E 43°35.959' (С. Асбаганов)	ЧКО мелкошиповатые
<i>E. caninus</i> МОБ BAI-0401	Респ. Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. пгт Горячинск, бер. оз. Байкал, граница смешанного леса, alt. 457 м N 52°58.588', E 108°16.335' (Д. Герус, А. Агафонов)	Верхние поверхности ЛП голые
<i>E. viridiglumis</i> EK-1418	Респ. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Ивановский, южн. макросклон, окр. пос. Березовка, alt. 1202 м N 50°07.623', E 83°49.210' (Д. Герус)	НЦЧ коротко-шиповатые
<i>E. viridiglumis</i> BEL-1404	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. пос. Белокуриха, лесная тропа вдоль склона горы, alt. 287 м N 51°58.847', E 84°57.697' (А. Агафонов, М. Агафонова)	Коротковолосистые НЦЧ
<i>E. goloskokovii</i> TUV-9936	Респ. Тува, Тоджинский р-н, дол. р. Бий-Хем, Тос-Булуksкие мели (Д. Шауло)	Ости НЦЧ до 3 мм
<i>E. goloskokovii</i> EK-1513	Респ. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Ивановский, сев. макросклон, окр. пос. Поперечное, alt. 1202 м N 50°21.128', E 83°53.527' (Д. Герус)	Ости НЦЧ до 4 мм
<i>E. prokudinii</i> TEB-1806	Респ. Карачаево-Черкесия, Карачаевский р-н, Тебердинский гос. биосферный заповедник, вост. склон г. Малая Хатипара, высокотравный луг, alt. 2020 м N 43°26.508', E 41°42.693' (С. Асбаганов, А. Агафонов)	НЦЧ коротковолосистые
<i>E. mutabilis</i> тип. BAI-0402	Респ. Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. пгт Горячинск, бер. оз. Байкал, граница смешанного леса, alt. 457 м N 52°58.588', E 108°16.335' (Д. Герус, А. Агафонов)	Ости НЦЧ до 4 мм, НЦЧ шиповатые
<i>E. mutabilis</i> тип. ACH-8932	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, перевал Чеке-Таман, обочина старой грунтовой дороги, alt. 1216 м N 50°38.367', E 86°18.166' (А. Агафонов)	Ости НЦЧ до 2 мм, НЦЧ шиповатые

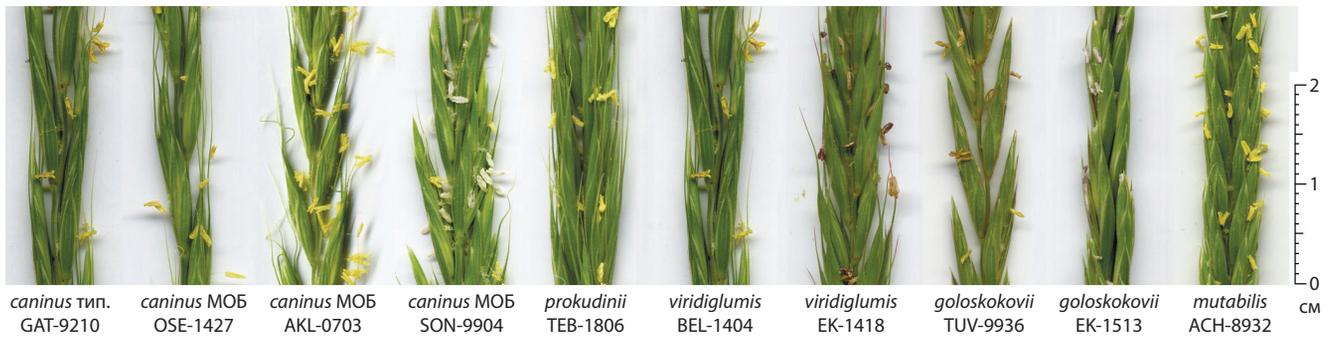


Рис. 1. Фрагменты цветущих колосьев образцов таксонов, близких к *E. caninus*, взятых в гибридизацию.

«биотип» мы называем конкретные растения, выращенные из семян образцов.

Фрагменты цветущих колосьев некоторых биотипов видов, близких к *E. caninus*, показаны на рис. 1. Характерный для всех таксонов хазмогамный тип цветения не препятствует преимущественному самоопылению растений, поскольку поддерживается одновременным созреванием мужских и женских гаметофитов, а также отсутствием генетических систем самонесовместимости (на рис. 1 видны лопнувшие пыльники).

Кроме диагностического признака «длина остей НЦЧ», у включенных в гибридизацию биотипов выявлена вариабельность по ряду вторичных признаков, присущих конкретным таксонам и географическим расам: относительная длина КЧ, опушение ЛП, цвет пыльников, плотность колоса, габитус и высота растений.

Поскольку для изучения репродуктивной совместимости мы использовали семена дикорастущих растений, собранные из разных точек ареалов видов, где их морфометрические признаки во многом зависят от средовых факторов, необходимо было исключить модификацию таксономических признаков. Для этого растения выращивали в выравненных условиях экспериментального участка ЦСБС СО РАН и только после определяли их таксономическую принадлежность. При выборе родительских особей подбирали формы с различающимися признаками: растения с голыми НЦЧ скрещивали с растениями, имеющими на НЦЧ трихомы; растения с короткими остями НЦЧ скрещивали с растениями с длинными остями НЦЧ и т. п. В скрещиваниях участвовало по одному растению каждого образца.

Процедуры по созданию половых гибридов проведены по экспресс-методике (Lu et al., 1990), предполагающей предварительную подготовку колоса и опыление каждого пестика вручную. Одним из преимуществ этой методики являются стимуляция естественного раскрытия цветков и одновременное удаление еще не лопнувших пыльников. Опыление каждого из нескольких раскрывшихся эмаскулированных цветков проводится только что лопнувшим пыльником отцовского растения, что минимизирует риск попадания собственной или чужеродной пыльцы. Применение данной методики при достаточной обработке дает более надежные результаты, поскольку не требует предварительной эмаскуляции нежных незрелых цветков и ведет к повышению эффективности гибридизации.

При используемой технике гибридизации были опылены от 2 до 4 цветков в колосе, остальные цветки заранее были удалены. В результате завязывалось от 1 до 3 гибридных зерен, которые проращивали в чашке Петри. Далее проростки высаживали в горшки и выращивали в климокамере до прегенеративной фазы, после чего растения высаживали на экспериментальный участок в открытый грунт.

Идентификацию гибридов проводили по наличию признаков отцовского растения. Оценка семенной фертильности (СФ) растений в поколениях F_1 – F_2 и уровней половой совместимости биотипов (Cs) была выполнена согласно разработанным нами принципам (Agafonov, 1994; Agafonov, Salomon, 2002). Семенную фертильность растений определяли как процентное соотношение выпленных зерновок к общему числу цветков в колосе. При этом регистрировали показатели не менее чем с трех хорошо развитых колосьев, из которых учитывалось наивысшее (максимальное) значение СФ.

Модели репродуктивных отношений в F_1 по уровням скрещиваемости в системе генпулов оценивали по шкале совместимости для рекомбинационного генпула (РГП), или α -уровня совместимости биотипов:

- α -уровень в целом – рекомбинационный генпул. Четкая граница между уровнями α_1 (свободная рекомбинация) и α_2 (ограниченная рекомбинация) в большинстве случаев отсутствует. Главным критерием принадлежности родительских биотипов к одному общему или к разным РГП выступает показатель семенной фертильности гибридов в поколениях F_1 – F_2 ;
- α_1 -уровень – генпул со свободной рекомбинацией. Мейоз нормальный. Расщепление признаков в F_2 протекает согласно общим законам цитогенетики;
- α_2 -уровень – генпул с ограниченной рекомбинацией. Мейоз протекает с теми или иными нарушениями. Расщепление качественных признаков в F_2 может иметь отклонения от законов Менделя. Самоопыление обесценивает уровень фертильности (половой репродукции) во всех последующих поколениях.

Уровни половой совместимости отражают микроэволюционную дифференциацию геномов, которая и определяет снижение СФ половых гибридов (Agafonov, Salomon, 2002). Границы между уровнями половой совместимости несколько условны, так как результаты исследований зависят от случайного выбора и числа проанализированных

гибридов, а также от условий произрастания в определенный летний сезон или в условиях климокамеры.

Соответствие типа наследования морфологических признаков (наличие трихом на НЦЧ и длины остей НЦЧ) растений F_2 законам Менделя (моногенному и дигенному) проверяли с помощью критерия Пирсона (χ^2) (Pearson, 1900).

Расщепление признака длины остей НЦЧ у растений F_2 анализировали по максимальному значению длины остей среди колосьев каждой особи.

Результаты

Было проведено восемь межвидовых скрещиваний (табл. 2). Между близкими к *E. caninus* видами осуществлены скрещивания в шести комбинациях: *E. caninus* × *E. prokudinii* (две комбинации), *E. caninus* × *E. viridiglumis*, *E. goloskokovii* × *E. caninus*, *E. caninus* × *E. goloskokovii*, *E. goloskokovii* × *E. viridiglumis*. Между биотипами видов *E. caninus* и *E. mutabilis* – две комбинации скрещивания. В каждой из комбинаций получено от 1 до 3 гибридных зерен.

Изучался характер наследования морфологических признаков в небольших выборках поколения F_2 . Хотя объемы выборок были невелики, они позволили оценить степень дискретности признака по фенотипическим классам и характер их наследования (табл. 3 и 4).

В полученном расщеплении F_2 для выборок с наибольшим числом растений двух комбинаций скрещивания *E. goloskokovii* × *E. caninus* и *E. caninus* × *E. goloskokovii* был рассчитан критерий Пирсона (χ^2) и сделана оценка уровня критерия значимости (P) (см. табл. 4).

Данные о СФ и расщеплении морфологических признаков у гибридов между *E. caninus* и *E. mutabilis* в поколении F_2 приведены в табл. 5 и 6.

Обсуждение

Результаты исследования показали, что включенные в гибридизацию биотипы, близкие по морфологии к базовому виду *E. caninus* (см. табл. 2, № 1–6), образуют единый рекомбинационный генпул, внутри которого наблюдаются незначительные различия по репродуктивной совместимости. Обращает на себя внимание небольшое,

но отчетливое снижение величин СФ у гибридов F_1 по сравнению с материнскими растениями. Это означает, что все взятые в гибридизацию МОБ принадлежат обширному генфонду *E. caninus*, но прошли определенный микроэволюционный путь в направлении дивергенции.

Значения СФ природных биотипов были оценены нами в пределах 60–90 %. Максимальные значения СФ растений F_1 среди близких к *E. caninus* видов (см. табл. 2, № 1–5) находились в диапазоне 24.4–55.6 %, за исключением комбинации скрещивания *E. caninus* × *E. viridiglumis* (см. табл. 2, № 6), у которой СФ была очень низкой и по этой причине максимальное значение СФ не могло быть приведено. В этой комбинации из семи колосьев (общее число колосьев у двух растений F_1) фертильными оказались только 10 семян, из них лишь шесть смогли вырасти до генеративной стадии и дать потомство в F_2 . В комбинациях скрещивания между видами *E. caninus* и *E. mutabilis* (см. табл. 2, № 7, 8), где было получено по одному растению F_1 , максимальное значение СФ находилось в диапазоне 3.2–6.6 %.

Наивысшими значениями СФ в F_1 обладали гибридные растения, образованные родительскими парами из дистанционно близких местообитаний (см. табл. 2): комбинация 4 с пограничной территории Республики Хакасия и Республики Тыва (*E. caninus* SON-9904 × *E. goloskokovii* TUV-9936) – 55.6 % и комбинация 2 из Северо-Восточного Казахстана (*E. goloskokovii* ЕК-1513 × *E. viridiglumis* ЕК-1418) – 46.1 %. Относительно высокой СФ характеризовалась также комбинация 5 с Северного Кавказа (*E. caninus* OSE-1427 × *E. prokudinii* ТЕВ-1806) – 39.7 %. Этот факт подтверждает наше предположение об общем микроэволюционном пути разных таксонов в пределах конкретной территории (Агафонов, 2011). При этом две межвидовые комбинации (7 и 8), образованные *E. caninus* и *E. mutabilis*, показали значения СФ в поколении F_1 значительно ниже (6.6 и 3.2 %), чем другие комбинации (1–5).

Значения семенной фертильности в F_2 в целом представляют собой диапазон изменчивости в пределах, обусловленных степенью филогенетической близости родительских биотипов. Во всех комбинациях скрещивания наблюдалось повышение значений СФ в F_2 (см. табл. 2), что связано с нормализацией генетической рекомбинации

Таблица 2. Максимальные значения семенной фертильности гибридов F_1 и F_2 (%) и уровни половой совместимости (Cs) биотипов среди таксонов, близких к *E. caninus*, и в комбинациях скрещивания *E. caninus* × *E. mutabilis*

№ п/п	Комбинация скрещивания	N_{F_1}	F_1 (max)	N_{F_2}	F_2 (max)	Уровень Cs
1	<i>caninus</i> МОБ AKL-0703 × <i>prokudinii</i> ТЕВ-1806	2	24.4	18	88.8	α_1
2	<i>goloskokovii</i> ЕК-1513 × <i>viridiglumis</i> ЕК-1418	1	46.1	15	77.1	α_1
3	<i>goloskokovii</i> ЕК-1513 × <i>caninus</i> МОБ SON-9904	3	29.6	125	91.3	α_1
4	<i>caninus</i> МОБ SON-9904 × <i>goloskokovii</i> TUV-9936	2	55.6	82	63.6	α_1
5	<i>caninus</i> МОБ OSE-1427 × <i>prokudinii</i> ТЕВ-1806	1	39.7	16	79.4	α_1
6	<i>caninus</i> МОБ OSE-1427 × <i>viridiglumis</i> BEL-1404	2	10/7*	6	79.0	α_2
7	<i>caninus</i> GAT-9210 × <i>mutabilis</i> АСН-8932	1	6.6	13	54.6	α_2
8	<i>mutabilis</i> BAI-0402 × <i>caninus</i> BAI-0401	1	3.2	14	28.6	α_2

Примечание. N_{F_1} и N_{F_2} – число проанализированных растений в F_1 и F_2 соответственно.

* Соотношение числа выполненных семян к числу колосьев с двух растений F_1 .

Таблица 3. Результаты расщепления признаков в поколении F₂ в малых выборках

Комбинация скрещивания	Признак	Проявление признака	Число растений	Всего растений в F ₂
<i>caninus</i> AKL-0703 × <i>prokudinii</i> ТЕВ-1806	Опушение ЛП	Голые	6	18
		Волосистые	12	
<i>goloskokovii</i> ЕК-1513 × <i>viridiglumis</i> ЕК-1418	Трихомы на НЦЧ	Гладкие	4	15
		Шиповатые	11	
	Длина остей НЦЧ	1–3 мм	4	
		5–8 мм	8	
<i>caninus</i> OSE-1427 × <i>prokudinii</i> ТЕВ-1806	Трихомы на НЦЧ	Гладкие	5	16
		Коротковолосистые	11	
	Опушение ЛП	Голые	1	
		Волосистые	15	
	Трихомы на ЧКО	Коротко-шиповатые	4	
		Волосистые	12	
<i>caninus</i> OSE-1427 × <i>viridiglumis</i> ВЕЛ-1404	Трихомы на НЦЧ	Голые	4	6
		Шиповатые	2	
	Опушение ЛП	Голые	5	
		Коротковолосистые	1	
	Трихомы на ЧКО	Коротко-шиповатые	3	
		Волосистые	3	
<i>caninus</i> GAT-9210 × <i>mutabilis</i> АСН-8932	Трихомы на НЦЧ	Гладкие	2	13
		Коротко-шиповатые	3	
		Шиповатые	8	
	Опушение ЛП	Голые	2	
		Волосистые	11	
	Длина остей НЦЧ	1–4 мм	7	
		6–8 мм	1	
		10–12 мм	2	
		18 мм	1	
		19–22 мм	2	
	Соотношение длин КЧ к НЦЧ	0.5–0.6	1	
0.6–0.7		8		
0.7–0.8		3		
0.8–0.9		1		
<i>mutabilis</i> ВАИ-0402 × <i>caninus</i> ВАИ-0401	Трихомы на НЦЧ	Гладкие	3	14
		Коротко-шиповатые	7	
		Длинно-шиповатые	4	
	Опушение ЛП	Голые	6	
		Волосистые	8	
	Длина остей НЦЧ	1–3 мм	5	
		4–6 мм	3	
		7–8 мм	4	
		18–20 мм	2	
	Соотношение длин КЧ к НЦЧ	0.5–0.6	7	
0.7–0.8		3		
0.8–0.9		4		

согласно принципу РГП. Уровни половой совместимости биотипов почти во всех вариантах скрещивания (кроме двух с участием *E. mutabilis* и варианта б) соответствуют свободной генетической рекомбинации (α_1). Возможность скрещиваемости и восстановления семенной продуктивности в течение нескольких поколений указывает

на наличие у родительских форм гомологичной части генома. Такую гибридизацию можно рассматривать как естественное семенное размножение двух различающихся форм одного вида.

Исходя из представленных результатов гибридизации сделан вывод, что характер наследования признаков при

Таблица 4. Результаты расщепления признаков в поколении F₂ в двух наибольших выборках

Комбинация скрещивания	Признак	Проявление признака	Численность особей*		χ^2, P
			p	q	
<i>goloskokovii</i> EK-1513 × <i>caninus</i> SON-9904	Наличие трихом на НЦЧ 1:15	Без трихом	8	7.8125	$\chi^2 = 0.0048$ (0.95 > P > 0.90)
		Шиповатые, щетинистые и коротковолосистые	117	117.1875	
Всего 125 растений F ₂	Длина остей НЦЧ 1:2:1	1–4 мм	34	31.25	$\chi^2 = 8.856$ (0.01 > P > 0.025)
		6–9 мм	74	62.5	
		10–12 мм	17	31.25	
<i>caninus</i> SON-9904 × <i>goloskokovii</i> TUV-9936	Наличие трихом на НЦЧ 1:15	Без трихом	7	5.125	$\chi^2 = 0.732$ (0.90 > P > 0.10)
		Шиповатые, щетинистые и коротковолосистые	75	76.875	
Всего 82 растения F ₂	Длина остей НЦЧ 1:2:1	1–3 мм	17	20.5	$\chi^2 = 3.15$ (0.90 > P > 0.10)
		6–9 мм	49	41.0	
		10–12 мм	16	20.5	

* Численность особей: p – фактическая, q – ожидаемая.

Таблица 5. Основные морфологические признаки и семенная фертильность в выборке F₂ гибрида *E. caninus* GAT-9210 × *E. mutabilis* ACH-8932

№ п/п	ЛП сверху	$k = L_{кч}/L_{нцч}$	Опушение НЦЧ	Длина остей НЦЧ, мм	СФ, %
1	Волосистые	0.7–0.8	Шиповатые	4	3.4
2	Волосистые	0.6–0.7	Коротко-шиповатые	22	37.5
3	Волосистые	0.6–0.7	Коротко-шиповатые	4	5.5
4	Волосистые	0.6–0.7	Шиповатые	6	0
5	Волосистые	0.7–0.8	Шиповатые	4	39.7
6	Волосистые	0.8–0.9	Шиповатые	12	4.8
7	Голые	0.6–0.7	Гладкие	3	10.7
8	Волосистые	0.6–0.7	Шиповатые	22	54.6
9	Волосистые	0.5–0.6	Шиповатые	3	3.6
10	Волосистые	0.6–0.7	Шиповатые	12	12/5
11	Волосистые	0.7–0.8	Шиповатые	4	14.2
12	Волосистые	0.6–0.7	Коротко-шиповатые	18	3.2
13	Голые	0.6–0.7	Гладкие	3	33.8
Средняя СФ					16.2

Таблица 6. Основные морфологические признаки и семенная фертильность в выборке F₂ гибрида *E. mutabilis* BAI-0402 × *E. caninus* BAI-0401

№ п/п	ЛП сверху	$k = L_{кч}/L_{нцч}$	Опушение НЦЧ	Длина остей НЦЧ, мм	СФ, %
1	Голые	0.5–0.6	Шиповатые	3	12.2
2	Голые	0.5–0.6	Шиповатые	8	24.5
3	Редковолосистые	0.5–0.6	Гладкие	3	9.4
4	Редковолосистые	0.7–0.8	Гладкие	20	7.0
5	Редковолосистые	0.8–0.9	Длинно-шиповатые	6	5.2
6	Волосистые	0.5–0.6	Шиповатые	8	0
7	Голые	0.5–0.6	Шиповатые	6	7.8
8	Редковолосистые	0.5–0.6	Шиповатые	8	13.4
9	Голые	0.7–0.8	Длинно-шиповатые	6	2.0
10	Редковолосистые	0.8–0.9	Шиповатые	3	19.7
11	Голые	0.8–0.9	Шиповатые	3	28.6
12	Длинноволосистые	0.7–0.8	Длинно-шиповатые	3	3.6
13	Голые	0.8–0.9	Гладкие	8	0
14	Редковолосистые	0.5–0.6	Длинно-шиповатые	20	21.4
Средняя СФ					11.0

расщеплении гибридов в F_2 у самоопыляющихся таксонов зависит от родительских генотипов, которые могут различаться числом локусов и аллелей (одним или более), образующих общий генофонд таксона. В данных комбинациях скрещивания характер наследования признака «наличие трихом на НЦЧ» определили по дигенному типу, тогда как наследование признака «длина остей» – по моногенному типу с неполным доминированием. По признаку «наличие трихом на НЦЧ» распределение фенотипов по классам позволило предположить расщепление 1:15, что соответствует дигенному наследованию. Критерий значимости P в некоторых случаях был низким, что может объясняться недостаточным числом растений F_2 , формирующих выборку. Однако по расщеплению фенотипов ориентировочно можно предположить тип наследования диагностических признаков.

Ранее нами были проведены экспедиционные сборы видов, близких к *E. caninus*, на территории Республик Алтай и Тыва, Кавказа, Восточного Казахстана. Образцы были изучены в эксперименте. Приведем краткий обзор наиболее значимых для этой статьи результатов. Поскольку небольшие популяции *E. viridiglumis* встречаются в Восточном Казахстане, мы предположили возможные пути образования вида на этой территории (Агафонов, 2013). Нельзя не согласиться с комментарием о том, что по признакам колоса некоторые биотипы *E. viridiglumis* имеют сходство с *E. komarovii* (Цвелёв, Пробатова, 2019), тем не менее экспериментально была показана генетическая обособленность этих двух видов (Агафонов и др., 2017). Сходный с *E. goloskokovii* по морфологии колоса таксон с укороченными НЦЧ был описан с территории Северной Европы как *E. caninus* var. *muticus* (Holmb.) Karlsson. Живой материал этого таксона изучен нами в эксперименте (Герус, Агафонов, 2006), и сделан вывод, что данная разновидность имеет полифилетическое гибридное происхождение.

ISSR-анализ с привлечением широкого набора образцов видов, морфологически сходных с *E. caninus*, из разных местонахождений в пределах России показал, что *E. viridiglumis*, *E. prokudinii* и *E. goloskokovii* представляют собой группы особей, филогенетически также близких к *E. caninus* (Shabanova et al., 2020). Подтвердилось предположение о полифилетическом происхождении *E. viridiglumis* как результате микроэволюционных процессов в популяциях *E. caninus* s. l., возможно, с участием *E. mutabilis*. Для кавказского эндемика *E. prokudinii* и казахстанского эндемика *E. goloskokovii* тоже предполагается происхождение в результате интрогрессии или спонтанного мутагенеза, т. е. проявления природного внутривидового полиморфизма *E. caninus*. Отдаленность *E. fibrosus* от всех таксонов, филогенетически близких к *E. caninus*, поставила под сомнение предположение о происхождении *E. goloskokovii* в результате гибридизации *E. fibrosus* и *E. trachycaulis*, особенно учитывая заносное североамериканское происхождение последнего (Агафонов, Баум, 2000). Принимая во внимание наши ранние исследования видов, близких к *E. caninus* (Агафонов, 2011), сделан вывод, что таксоны *E. viridiglumis*, *E. prokudinii* и *E. goloskokovii* не являются филогенетически обособленными и должны быть переведены во внутривидовой ранг *E. caninus* s. l.

Репродуктивные отношения между *Elymus caninus* и *E. mutabilis*

Особым характером репродуктивных взаимоотношений обладают типичные морфотипы *E. caninus* и *E. mutabilis*. Ранее мы затрагивали тему влияния *E. mutabilis* на видообразование в Восточном Казахстане (Герус, Агафонов, 2006), в том числе в сравнении с данными по внутривидовой варибельности *E. caninus* (Агафонов, 2011). У некоторых гибридов *E. caninus* × *E. caninus* была обнаружена более низкая совместимость, чем у гибридов *E. caninus* × *E. mutabilis*.

Образцы родительских биотипов *E. caninus* и *E. mutabilis* в целом имели типичные для этих видов признаки, различия были только между биотипами *E. caninus* по опушению верхних поверхностей ЛП: редковолосистые поверхности отмечены у родительского биотипа GAT-9210, голые ЛП идентифицированы у биотипа BAI-0401. Ниже приведены краткие характеристики гибридных выборок F_2 в двух комбинациях скрещивания.

***Elymus caninus* GAT-9210 × *E. mutabilis* ACH-8932.** В выращенной выборке F_2 численностью 13 особей (см. табл. 5) было отмечено только одно абсолютно стерильное растение (4). Наивысшее значение СФ составило 54.6 % (растение 8). Это значение было несколько ниже, чем во всех комбинациях с участием таксонов, близких к *E. caninus* (см. табл. 2). По набору морфологических признаков две особи (2 и 8) были рекомбинантными (*E. caninus* – волосистые ЛП и длинные ости; *E. mutabilis* – шиповатые НЦЧ, короткие ости) и соответствовали диагнозу *E. viridiglumis* (см. табл. 5). Этот факт подтверждает наше предположение о полифилетическом происхождении названного таксона. По признаку наличия трихом на НЦЧ четко идентифицировались только две особи с гладкими чешуями (7 и 13), остальные 11 особей были шиповатыми в большей или меньшей степени.

По диагностическому признаку «длина остей НЦЧ» нами определены морфотипы с шестью значениями от 3 мм (морфотип *E. mutabilis*) до 22 мм (морфотип *E. caninus*). Вероятно, большое число фенотипов по данному признаку может объясняться тем, что каждый аллель вносит аддитивный вклад в формирование признака длины остей. И чем больше разница по длине остей у родительских форм, тем больше диапазон изменчивости в потомстве. У двух растений F_2 (7 и 13) обнаружены голые поверхности ЛП, что может свидетельствовать о небольшом числе аллелей, по которым различались родительские особи. В таком случае при расщеплении в F_2 по одному аллелю больше вероятность получить две особи с рецессивными гомозиготами на выборку 13 растений (1 из 4), чем при двух аллелях (1 из 16). В целом верхние поверхности ЛП у обоих видов могут варьировать от голых до густоволосистых, что наводит на предположение о дигенном или даже полигенном контроле этого признака.

***Elymus mutabilis* BAI-0402 × *E. caninus* BAI-0401.** Выборка F_2 в данной комбинации представлена 14 особями со средним значением СФ = 11.0 % (см. табл. 6), что является наименьшей величиной среди всех изученных выборок. При этом максимальное значение СФ в F_2 (28.6 %) тоже было наименьшим по сравнению с другими выборками (см. табл. 2). Отмечено шесть особей с абсолютно голыми



Рис. 2. Фрагменты колосьев природных образцов из Хакасии. Изменчивость по признаку длины остей НЦЧ в смешанных популяциях *E. mutabilis* и *E. caninus*.

1 – типичный *E. mutabilis*; 7 – типичный *E. caninus*; 2–6 – промежуточные морфотипы.

ми ЛП (см. табл. 3 и 6). Одновременно три особи с голыми и гладкими НЦЧ (морфотип *E. caninus*) различались по длине остей НЦЧ (см. табл. 6). То есть произошло выщепление потенциально новых таксонов, если следовать традиционным методам классификации. Несмотря на факт полной стерильности особи 13, две другие (3 и 4) обладали хотя и пониженной, но вполне достаточной семенной фертильностью (9.4 и 7.0 %) для собственного воспроизводства и закрепления в следующих поколениях.

В незначительной части перекрывающегося ареала *E. caninus* и *E. mutabilis* в пределах горных районов Республики Хакасия (Красноярский край) нами найдены биотипы с крайними и всеми промежуточными значениями признака длины остей НЦЧ (рис. 2). Это явление можно объяснить только актами взаимной интрогрессии между двумя видами, а также множественным аллелизмом генов, контролирующих данный признак. Существование механизма интрогрессии подтверждается значениями СФ у межвидовых гибридов (см. табл. 5 и 6).

Созданные нами гибриды в комбинациях *E. caninus* × *E. mutabilis* имели пониженную семенную фертильность на уровне α_2 . Такой уровень СФ, безусловно, снижает конкурентную способность в естественных условиях, но вероятность образования потомков и их закрепления в популяциях достаточно высока. В целом увеличение СФ у гибридов *E. caninus* × *E. mutabilis* до нормального уровня уже в поколении F_2 подтверждает возможность достаточно легкого обмена генетическим материалом между видами. Это означает, что некоторые спонтанные гибриды в естественных условиях имеют шансы для существования в следующих поколениях, при этом увеличивая общее популяционное биоразнообразие, как было показано ранее (Sun et al., 1999).

Заключение

Таким образом, на основе показателей скрещиваемости и расщепления признаков среди таксонов, близких к широко распространенному виду *E. caninus*, получена интегральная оценка родственных связей между биотипами. Из результатов исследования следует целесообразность таксономической ревизии. По нашему мнению, таксоны, признанные в настоящее время как самостоя-

тельные (независимые) виды *E. prokudinii*, *E. viridiglumis* и *E. goloskokovii*, в связи с их полифилетическим происхождением необходимо перевести во внутривидовой ранг в составе полиморфного вида *Elymus caninus* s. l. Главным подтверждением филогенетического единства этих таксонов являются высокие значения семенной фертильности уже в первом поколении гибридов и одноступенчатая рекомбинация диагностических признаков (репродуктивная совместимость) на уровне α_1 .

По результатам хорологического анализа и гибридизации выборочных биотипов *E. mutabilis* и *E. caninus* сделан вывод о том, что *E. mutabilis* является самостоятельным видом с широчайшим ареалом в Северном полушарии и с высокой внутривидовой вариабельностью по всем признакам.

Список литературы / References

- Агафонов А.В. Общая структура рекомбинационного генопула *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оценки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии. *Растит. мир Азиатской России*. 2011;2(8):61-70
- [Agafonov A.V. The general structure of the recombination gene pool of *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) according to the data on interbreeding and the assessment of the inheritance of some morphological characters used in taxonomy. *Rastitelnyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2011;2(8):61-70 (in Russian)]
- Агафонов А.В. Единый рекомбинационный генопул *Elymus caninus* и *E. mutabilis* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и природной вариабельности: таксономические последствия. В: Сб. материалов Всерос. конф. «Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия». Новосибирск, 1–3 окт. 2013 г. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2013;3-5
- [Agafonov A.V. The single recombination gene pool of *Elymus caninus* and *E. mutabilis* (Triticeae: Poaceae) according to interbreeding and natural variability: taxonomic implications. In: Proceedings of the All-Russia Conference “The Flora of North Asia: Issues of Studying and Preserving Biodiversity”. Novosibirsk, October 1–3, 2013. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the RAS, 2013;3-5 (in Russian)]
- Агафонов А.В., Баум Б.Р. Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства половых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) и близких таксонов. 1. По-

- лиморфизм запасных белков эндосперма у биотипов Северной Америки и Евразии. *Turczaninowia*. 2000;3(1):63-75
[Agafonov A.V., Baum B.R. Individual variability and reproductive properties of sexual hybrids within the *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) complex and related taxa. 1. Polymorphism of endosperm storage proteins in North American and Eurasian biotypes. *Turczaninowia*. 2000;3(1):63-75 (in Russian)]
- Агафонов А.В., Асбаганов С.В., Емцева М.В., Кобозева Е.В. Проявления сетчатой микроразвитости в смешанных популяциях *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* (Poaceae) на Южном Урале по данным ISSR-анализа. В: Материалы VI Междунар. науч. конф. «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». Томск, 24–26 окт. 2017 г. Томск: Изд. дом ТГУ, 2017;143-145. DOI 10.17223/9785946216371/46
[Agafonov A.V., Asbaganov S.V., Emtseva M.V., Kobozeva E.V. Reticulate microevolution in mixed populations *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis*, and *E. caninus* (Poaceae) in Southern Urals according to ISSR-analysis. In: Proceedings of the 6th Int. Sci. Conf. “Issues of Studying the Vegetation Cover of Siberia”. Tomsk, October 24–26, 2017. Tomsk: Publ. House of the Tomsk State University, 2017;143-145. DOI 10.17223/9785946216371/46 (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1931;26(3):109-134
[Vavilov N.I. Linnean species as a system. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1931;26(3):109-134 (in Russian)]
- 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.: электрон. журн.* 2006;1(1):65-74
[Gerus D.E., Agafonov A.V. Biosystematic analysis of the origin of some taxa and morphologically deviating forms closely related to *Elymus caninus* and *E. mutabilis*. *Siberian Botanical Bulletin: electronic journal*. 2006;1(1):65-74 (in Russian)]
- Котухов Ю.А. Новые виды злаков (Poaceae) из Западного Алтая. *Turczaninowia*. 2004;7(4):8-10
[Kotukhov Yu.A. New species of cereals (Poaceae) from Western Altai. *Turczaninowia*. 2004;7(4):8-10 (in Russian)]
- Невский С.А. Род 196. Рэгнерия – *Roegneria* C. Koch. В: Флора СССР. Т. 2. Злаки. Ленинград: АН СССР, 1934;599-627
[Nevsky S.A. Genus 196. *Roegneria* C. Koch. In: Flora of the USSR. Vol. 2. Cereals. Leningrad: USSR Academy of Sciences, 1934;599-627 (in Russian)]
- Невский С.А. Перечень злаков из триб Lolieae, Nardeae, Lepturageae и Hordeae флоры СССР. В: Флора и систематика высших растений. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936;33-90
[Nevsky S.A. List of cereals from the tribes Lolieae, Nardeae, Lepturageae, and Hordeae of the USSR flora. In: Flora and Systematics of Higher Plants. Iss. 2. Moscow–Leningrad: Publ. House of the USSR Academy of Sciences, 1936;33-90 (in Russian)]
- Пешкова Г.А. *Elymus* L. – Пырейник. В: Флора Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1990;17-32
[Peshkova G.A. *Elymus* L. – Couch Grass. In: Flora of Siberia. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka Publ., 1990;17-32 (in Russian)]
- Середин Р.М. Новый вид рода *Roegneria* C. Koch с Северного Кавказа. *Новости систематики высш. растений*. 1965;2:55-57
[Seredin R.M. A new species of the genus *Roegneria* C. Koch from the North Caucasus. *Novosti Systematiki Vysshykh Rasteniy = Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 1965;2:55-57 (in Russian)]
- Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976
[Tsvelev N.N. Cereals of the USSR. Leningrad: Nauka Publ., 1976 (in Russian)]
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М., 2019
[Tsvelev N.N., Probatova N.S. Cereals of Russia. Moscow, 2019 (in Russian)]
- Agafonov A.V. The principle of recombination gene pools (RGP) and introgression gene pools (IGP) in the biosystematic treatment of *Elymus* species. In: Proc. of the 2nd Int. Triticeae Symp. Logan, Utah, USA, 20–24 June, 1994. Logan, 1994;254-260
- Agafonov A.V., Salomon B. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia. In: Triticeae IV. Consejeria de Agricultura y Pesca. Spain, Sevilla, 2002;37-41
- Agafonov A.V., Baum B.R., Bailey L.G., Agafonova O.V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): evidence from grain proteins, DNA, and crossability. *Hereditas*. 2001;135(2-3): 277-289. DOI 10.1111/j.1601-5223.2001.00277.x
- Dewey D.R. Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids: *Elymus canadensis* × *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum*. *Am. J. Bot.* 1968;55(10):1133-1139. DOI 10.2307/2440735
- Harlan J.R., de Wet J.M.J. Toward a rational classification of cultivator plants. *Taxon*. 1971;20(4):509-517. DOI 10.2307/1218252
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European Vascular Plant, North of the Tropic of Cancer. Lubrecht & Cramer Ltd., 1986
- Lu B.-R., Salomon B., von Bothmer R. Cytogenetic studies of progeny from the intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale*. *Genome*. 1990;33(3):425-432. DOI 10.1139/g90-064
- Pearson K. On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Lond. Edinb. Dublin Philos. Mag. J. Sci.* 1900;50(302):157-175. DOI 10.1080/14786440009463897
- Shabanova (Kobozeva) E., Emtseva M., Agafonov A., Lu B.-R. Assessment of the variability of *Elymus caninus* (Poaceae) and closely related taxa from Russia and Kazakhstan using ISSR markers. *BIO Web Conf.* 2020;24:00076. DOI 10.1051/bioconf/20202400076
- Sun G.-L., Diaz O., Salomon B., von Bothmer R. Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme RAPD and microsatellite markers. *Genome*. 1999;42(3):420-431
- von Bothmer R., Seberg O., Jacobsen N. Genetic resources in the Triticeae. *Hereditas*. 1992;116(1):141-150. DOI 10.1111/j.1601-5223.1992.tb00814.x

ORCID

E.V. Shabanova (Kobozeva) orcid.org/0000-0002-6566-9325
A.V. Agafonov orcid.org/0000-0002-1403-5867
O.V. Dorogina orcid.org/0000-0001-5729-3594

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН (регистрационный номер АААА-А21-121011290025-2) и при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации по Соглашению № 075-15-2021-1056 между БИН РАН и Министерством науки и высшего образования Российской Федерации, а также по Соглашению № ЕП/29-10-21-4 между БИН РАН и ЦСБС СО РАН. Используются материалы биоресурсных научных коллекций ЦСБС СО РАН УрГУ № 440534 и УрГУ № 440537 (Гербарии NS, NSK). Авторы выражают благодарность инженеру М.В. Емцевой за помощь в проведении гибридологических исследований.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.06.2023. После доработки 30.08.2023. Принята к публикации 06.10.2023.