

**БИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КОМПЛЕКСА *ELYMUS MACROURUS* — *E. JACUTENSIS* И КРИТИЧЕСКОГО ТАКСОНА *E. IRCUTENSIS* (TRITICEAE: POACEAE)**

А.В. АГАФОНОВ

**BIOSYSTEMATIC STUDY OF THE COMPLEX *ELYMUS MACROURUS* — *E. JACUTENSIS* AND THE CRITICAL TAXON *E. IRCUTENSIS* (TRITICEAE: POACEAE)**

A.V. AGAFONOV

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: agalex@csbg.nsc.ru

Представлены результаты биосистематического изучения видов комплекса *Elymus macrourus* — *E. jacutensis* — *E. ircutensis*, который предлагается именовать, как комплекс *E. macrourus* s.l. Все таксоны комплекса образуют единый рекомбинационный генпул (РГП), внутри которого сохранилась возможность к обмену генетическим материалом. На основании данных морфологического, электрофоретического и гибридологического анализов показано, что *E. jacutensis* должен входить в комплекс в качестве разновидности *E. macrourus* var. *jacutensis*. В Алтае-Саянской горной стране произрастает особая раса *Roegneria pubescens* (Trin.) Nevski, которая ранее была сведена в синоним *E. jacutensis*, но по базовым признакам ее следует рассматривать в качестве самостоятельного подвида в составе комплекса. Типовой образец *E. ircutensis* и биотипы, собранные в классическом местообитании, по морфологическим признакам совпадают с *Roegneria pubescens*.

**Ключевые слова:** *Elymus macrourus*, *E. jacutensis*, *E. ircutensis*, биосистематика, таксон, SDS-электрофорез, гибридизация, рекомбинация, генетический анализ.

Results of biosystematic study of the species of the complex *Elymus macrourus* — *E. jacutensis* — *E. ircutensis* that is suggested to be called as the complex *E. macrourus* s.l. are presented. All taxa of the complex constitute a uniform recombination gene pool (RGP) within which the possibility of an exchange of genetic material is kept. On the basis of morphological, electrophoretic and hybridological data it has been shown that *E. jacutensis* should be included in the complex as the variety *E. macrourus* var. *jacutensis*. In the Altai-Sayan Mountain Area there is a special race *Roegneria pubescens* (Trin.) Nevski which earlier was assumed to be a synonym of *E. jacutensis*. According to its basic characteristics it should be considered as a subspecies within the complex. A typical herbarium specimen of *E. ircutensis* (type) and some biotypes collected in the classical habitat coincide with *Roegneria pubescens* by morphological characters.

**Key words:** *Elymus macrourus*, *E. jacutensis*, *E. ircutensis*, biosystematics, taxon, SDS-electrophoresis, hybridization, recombination, genetic analysis.

**ВВЕДЕНИЕ**

Совокупность близких видов, обозначенных нами как комплекс *E. macrourus* — *E. jacutensis*, в пределах Азиатской России представляет собой, по нашему мнению, далеко не самую сложную систему таксонов по сравнению с некоторыми другими комплексами близких видов (Герус, Агафонов, 2007а, б), хотя и, безусловно, имеет свою историю. Геномная конституция *E. macrourus* и *E. jacutensis* определена как SSHH (Dewey, 1984), что по новей-

шей номенклатуре (Wang et al., 1994) соответствует символам StStHH.

*Elymus macrourus* (Turcz.) Tzvel. был описан Турчаниновым в 1854 г. по образцам из Средней Сибири (р. Ангара) как *Triticum macrourum* Turcz. С.А. Невский (1934) отнес данный таксон к роду *Roegneria* в комбинации *R. macroura* (Turcz.) Nevski. Кроме указанного вида в состав ряда *Latiglumes* Nevski Невский включил *R. turuchanensis* (Reverd.)

Nevski, а ряд *Pubescentes* Nevski был им образован также двумя видами *R. jacutensis* (Drob.) Nevski и *R. pubescens* (Trin.) Nevski. Н.Н. Цвелев (1972) все виды этих рядов включил в состав рода *Elymus* L., а годом позже (Цвелев, 1973) было предложено рассматривать виды ряда *Latiglumes* как один полиморфный вид *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel. с подвидами: subsp. *macrourus*, subsp. *neplianus* (V. Vassil.) Tzvel. и subsp. *turuchanensis* (Reverd.) Tzvel.

Весьма спорный вопрос вызывает *E. macrourus* subsp. *neplianus*. Этот таксон был описан в составе рода *Roegneria* как *R. nepliana* V. Vassil. Давая характеристику виду, Н.Н. Цвелев (1964) отмечает, что он известен только по типовому экземпляру (Северный Анюйский хребет, бассейн р. Умкавеем, 4 IX 1950, Непли), который в настоящее время, по-видимому, утерян. Однако позднее Цвелев (1976) расширил его ареал и стал считать арктическим подвигом *E. macrourus* subsp. *neplianus*, произрастающим в бассейне р. Колыма. Единственное отличие subsp. *neplianus* от subsp. *macrourus* состоит в шероховатости стебля под колосом. При этом автор добавляет, что поскольку систематическое значение этого признака невелико, самостоятельность *R. nepliana* нуждается в подтверждении на более обильном материале. Мы также считаем, что такой незначительный и в то же время мере субъективный признак, как «шероховатые ниже колоса стебли» не может быть положен в основу разграничения подвидов. В этом мы согласны с мнением Н. Пробатовой (1985), которая рассматривает таксон в качестве синонима *E. macrourus*.

В отношении subsp. *turuchanensis* мы совершенно не разделяем точку зрения, что «наличие опушения на листьях систематики считают признаком, вполне достаточным для выделения подвида» (Хохряков, 1978). Дело в том, что у многих StH-геномных евроазиатских видов *Elymus* (*E. caninus*, *E. mutabilis*, *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. kronokensis*, *E. sibiricus*) обнаружен широкий полиморфизм по этому признаку — от совершенно голых до густо опушенных листовых пластинок.

*Elymus jacutensis* был описан как *Agropyron jacutense* Drob. в 1916 г. из Якутии и с того времени

несколько раз менял свое таксономическое положение. По местообитаниям и ареалу этот арктоальпийский вид в значительной части перекрывается с таковыми у *E. macrourus* (Цвелев, 1976; Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Неоднократно высказывалось мнение, что оба вида могут представлять собой остистую и короткоостую разновидности одного крупного таксона (Цвелев, 1964, 1973, 1976). Однако, визуальная яркость этого признака и отсутствие строгих экспериментальных данных не позволили принять решение об их объединении. В то же время таксон *R. pubescens* (Trin.) Nevski, описанный по материалу с Горного Алтая, был не вполне обоснованно, на наш взгляд, отнесен к синонимам *E. jacutensis* (Цвелев, 1973).

Одним из самых неясных видов Сибири можно назвать *E. ircutensis* Peschkova (Пешкова, 1990), описанный из Восточного Саяна (окр. пос. Монды Тункинского р-на Респ. Бурятия). По мнению автора, вид распространен в Западной, Средней и Восточной Сибири, а также в Алданском р-не Респ. Якутия-Саха. Тем не менее, существование таксона, как самостоятельного и обособленного вида, вызывает ряд вопросов. В частности, насколько существенны его отличия от южно-сибирских форм *E. jacutensis*, описанных ранее как *R. pubescens* (Trin.) Nevski?

Ранее нами было проведено изучение репродуктивной совместимости ряда выборочных биотипов *E. macrourus* и *E. jacutensis* (Агафонов и др., 1996). Показано, что все изученные западно- и восточно-сибирские биотипы образуют в разной степени фертильные гибриды, что позволяет говорить об едином рекомбинационном генпуле для этих таксонов. В рамках данной работы проведено обобщение полученных результатов с привлечением данных о морфологической изменчивости и электрофоретической специфичности белков эндосперма, а также дополнительных данных о репродуктивной совместимости биотипа *E. ircutensis* из классического местообитания. Кроме того, предпринята предварительная попытка критически пересмотреть принцип построения таксономической системы комплекса.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. В работе изучались образцы видов из коллекции лаборатории интродукции редких и исчезающих видов растений и гербария им. М. Г. Попова ЦСБС СО РАН. Электрофоретически анализировались семена дикорастущих растений или семена от выращенных

растений после самоопыления. Живой материал, соответствующий *E. ircutensis* (образцы BUR-9702, BUR-9704, BUR-9705) собранный в классическом местообитании, был тщательно сопоставлен с диагнозом автора (Пешкова, 1990) и включен в вариант половой гибридизации. Согласно развернутому диагнозу

Невского (1934) и характеристике Пешковой (1990), один из электрофоретически изученных нами живых образцов *E. macrourus* (JAC-8814) может быть отнесен к подвиду *E. macrourus* subsp. *turuchanensis*. Географические характеристики изученных образцов указаны в табл. 1.

**Электрофорез.** Процедуры по выделению белков и электрофорез проводили по методике Laemmli (1970) с модификациями (Агафонов, Агафонов, 1992).

**Половая гибридизация.** Все процедуры по созданию половых гибридов и оценки их семенной

фертильности (СФ) в поколениях  $F_1$ – $F_2$  были выполнены как описано ранее (Агафонов, 1994; Агафонов, 1997). Уровни половой совместимости биотипов Cs различались согласно последним данным (Агафонов, Salomon, 2002).

**Генетический анализ** наследования признаков проводили на выборках растений  $F_2$ , выращенных на открытом коллекционном участке ЦСБС, наблюдаемое расщепление по фенотипам проверяли по критерию  $\chi^2$  (Лобашов, 1969) на соответствие менделевскому типу расщепления (моно- и дигибридному).

Таблица 1

Происхождение образцов *E. macrourus*, *E. jacutensis*, *E. ircutensis*.  
Жирным шрифтом выделены образцы, изученные в гибридизации

| Код<br>Образца                      | Местонахождение и автор сбора                                                                                                           |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>E. macrourus</i>                 |                                                                                                                                         |
| JAC-8922,<br>JAC-8923               | Респ. Якутия-Саха, Алданский р-н, место впадения р. Тимптон в р. Алдан (О. Потемкин)                                                    |
| JAC-8313                            | Респ. Якутия-Саха, г. Нюрба, Нюрбенский стационар Института биологии ЯНЦ СО РАН, селекционный образец (Г. Денисов)                      |
| JAD-8705                            | Респ. Якутия-Саха, Орджоникидзеvский р-н, окр. пос. Кытыл-Дюра (В. Доронькин)                                                           |
| GAL-8959                            | Респ. Алтай, Онгудайский р-н, остепненный луг в дол. р. Чуя, h 849 м; N 50° 24.54'; E 86° 53.04' (А. Агафонов)                          |
| JAC-8301,<br>JAC-8302               | Респ. Якутия-Саха, Нижнеколымский р-н, окр. пос. Черской, 1983                                                                          |
| JAC-8403                            | Респ. Якутия-Саха, Томпонский р-н, окр. пос. Нежданинское, р. Тыра (В. Доронькин)                                                       |
| JAC-8814#)                          | Респ. Якутия-Саха, Усть-Янский р-н, пос. Усть-Куйга, бер. р. Яна (В. Доронькин)                                                         |
| IRC-7705                            | Иркутская обл., Мамско-Чуйский р-н, пос. Лутовской, 1977                                                                                |
| IRC-7706                            | Иркутская обл., Казачинский р-н, бер. р. Улькан                                                                                         |
| <i>E. jacutensis</i>                |                                                                                                                                         |
| AMU-9001                            | Амурская обл., граница Зейского и Тындинского р-нов, место слияния рек Гилюй и Желтулак (О. Потемкин)                                   |
| JAC-8901                            | Респ. Якутия-Саха, Алданский р-н, 250 км ниже истоков р. Тимптон (О. Потемкин)                                                          |
| GAC-8958*)                          | Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, галечник по лев. берегу р. Катунь, h 349 м; N 51° 37.57'; E 85° 45.99' (А. Агафонов) |
| ACH-8977                            | Респ. Алтай, Онгудайский р-н, окр. перевала Чеке-Таман, галечник на р. Б. Илыгумень, h 969 м; N 50° 38.55'; E 86° 21.99' (А. Агафонов)  |
| TUV-0301,<br>-0302, -0303,<br>-0304 | Респ. Тува, г. Кызыл, галечник на прав. бер. р. Енисей, h 617 м; N 51° 43.24'; E 94° 25.17' (А. Агафонов)                               |
| <i>E. ircutensis</i>                |                                                                                                                                         |
| BUR-9702,<br>BUR-9704,<br>BUR-9705  | Респ. Бурятия, Тункинский р-н, окр. пос. Монды, берег р. Иркут, h 1324 м; N 51° 40.84'; E 100° 57.32' (А. Агафонов)                     |

#) отмеченный образец определен нами как *E. macrourus* subsp. *turuchanensis*

\*) морфологически гетерогенная популяция GAC-89 изучена морфологически и электрофоретически

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Сравнительный анализ качественной морфологической изменчивости образцов *Elymus macrourus*, *E. jacutensis* и *E. ircutensis*

Единственным отличительным признаком *E. macrourus* и *E. jacutensis* является длина остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ): у *E. macrourus* чешуи безостые или с остями до 3–4 мм, у *E. jacutensis* ости равны или длиннее цветковых чешуй. Для *E. ircutensis* значение длины остей НЦЧ указано как равное или меньше длины цветковых чешуй. У всех живых образцов в нашей коллекции кроме JAC-8814 (*E. macrourus* subsp. *turuchanensis*) были голые листовые пластинки. Тем не менее, выращенные растения различались по ряду других морфологических признаков (табл. 2). Фрагменты колосьев некоторых биотипов комплекса показаны на рис. 1 и 2.

Проведенный нами анализ материала *E. ircutensis* из гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK) показал, что имеющиеся образцы существенно различаются по многим признакам. Так, типовой образец (Бурятия, Тункинский р-н, с. Монды, р. Иркут) имеет шероховатые листовые пластинки (ЛП), шиповатые НЦЧ,

ости НЦЧ до 6 мм длины и ости колосковых чешуй (КЧ) до 2 мм, в то время как паратип (Иркутская обл., Жигаловский р-н, д. Якимовка) имеет редко-волосистые сверху ЛП, коротковолосистые НЦЧ, ости НЦЧ и КЧ соответственно 18 и 1 мм.

Приведем еще несколько примеров. Гербарный образец № 576 (Иркутская обл., Тайшетский р-н, пос. Талое, Лесной пояс, на лугу. А. Киселева, 1979 г.) был определен автором сбора как *E. komarovii*, впоследствии переопределен как *E. viridiglumis* (Г. Пешкова, 1983 г.), и только потом как *E. ircutensis* (Г. Пешкова, 1995 г.). С нашей точки зрения, этот образец больше соответствует *E. viridiglumis* (т.е. остистая форма *E. mutabilis*, см. Агафонов, 2004), так как обладает опушенными изнутри колосковыми чешуями — признаком, характерным для группы видов *E. caninus* – *E. mutabilis* – *E. fibrosus*. Гербарный образец № 2165 (Предбайкалье, р. Ока, г. Зима. Г. Пешкова, 1966 г.) определен автором сбора как *E. komarovii*, переопределен как *E. viridiglumis* (Г. Пешкова, 1983) и *E. ircutensis* (Г. Пешкова, 1985). По нашему мнению, образец более соответствует типичной южно-сибирской форме *E. jacutensis*, а точнее, необоснованно сведенному в синони-

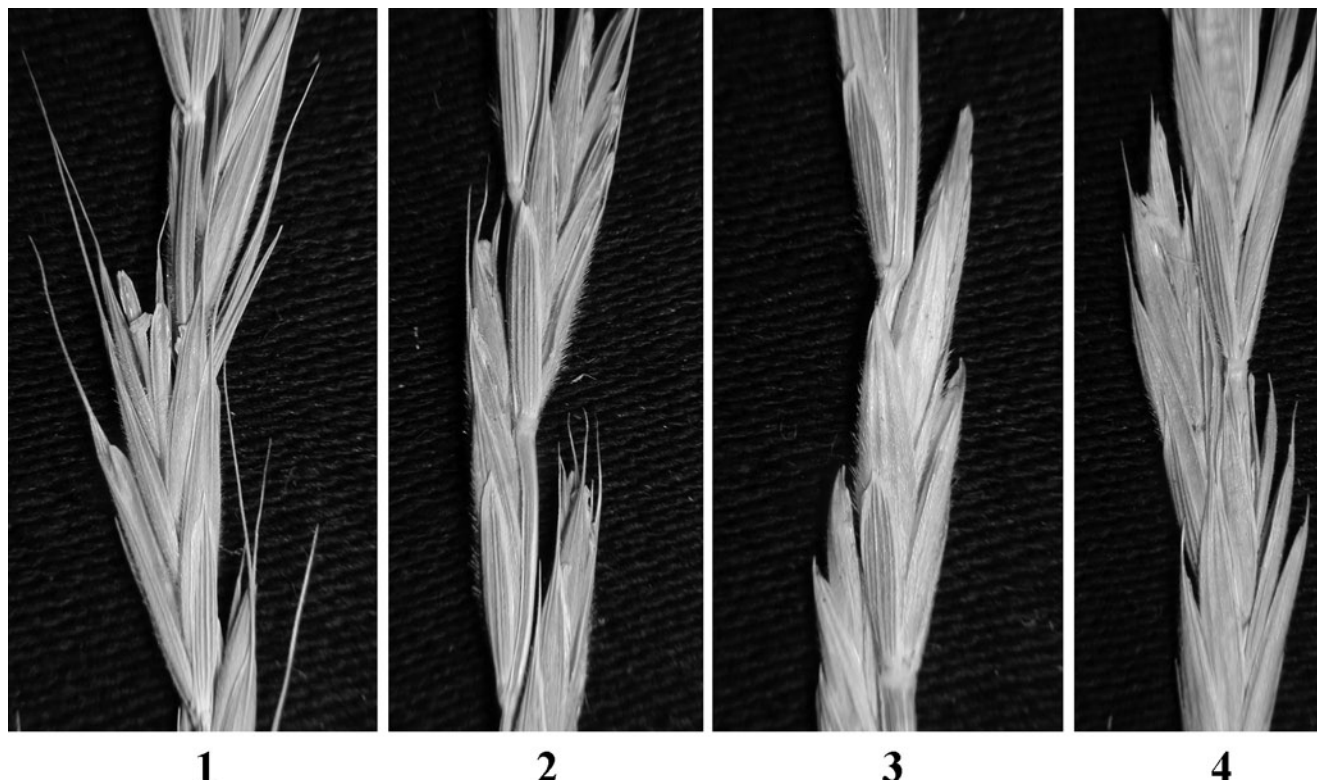


Рис. 1. Фрагменты колосьев образца *E. jacutensis* (1) и *E. macrourus* (2-4) из Горного Алтая (1, 2) и Якутии (3, 4). 1. GAC-8958; 2. GAL-8959; 3. JAC-8922; 4. JAC-8923.



Морфологические признаки биотипов комплекса *E. macrourus* — *E. jacutensis* и близкого вида *E. ircutensis*. Нумерация образцов в соответствии с пояснением к таблице.

| Признак |                     |                                                      | Номера образцов |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|---------|---------------------|------------------------------------------------------|-----------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1       | Стебель             | зеленый                                              | 2               | 7  | 8  | 9  | 10 | 11 |    |    |    |    |
|         |                     | сизый                                                | 1               | 3  | 4  | 5  | 6  | 12 | 13 | 14 |    |    |
| 2       |                     | у основания голый                                    | 1               | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 8  | 12 | 13 | 14 |
|         |                     | опушенный                                            | 7               | 9  | 10 | 11 |    |    |    |    |    |    |
| 3       | КЧ                  | круто заостренные, мембраны расширены к верхушке     | 1               | 2  | 4  | 5  | 6  | 7  | 14 |    |    |    |
|         |                     | постепенно заостренные, мембраны равномерные         | 3               | 8  | 9  | 10 | 11 | 12 | 13 |    |    |    |
| 4       |                     | длинношиповатые по всей поверхности                  | 6               | 8  | 9  |    |    |    |    |    |    |    |
|         |                     | шиповатые по жилкам                                  | 1               | 2  | 10 | 12 |    |    |    |    |    |    |
|         |                     | почти гладкие                                        | 3               | 4  | 5  | 11 | 13 | 14 |    |    |    |    |
|         |                     | в виде острия до 1 мм                                | 7               | 8  | 10 | 11 |    |    |    |    |    |    |
| 5       | Ости НЦЧ (*)        | до 3 мм                                              | 9               |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|         |                     | до 4–5 мм                                            | 12              |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|         |                     |                                                      |                 |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 6       | НЦЧ                 | волосистые                                           | 2               | 3  | 7  | 8  | 9  | 12 | 13 |    |    |    |
|         |                     | длинношиповатые                                      | 4               | 5  | 6  | 14 |    |    |    |    |    |    |
|         |                     | шиповатые только у основания                         | 1               | 10 | 11 |    |    |    |    |    |    |    |
| 7       | Генеративные побеги | короткие, 30–40 см выс., растения кустистые          | 2               | 7  | 10 | 11 |    |    |    |    |    |    |
|         |                     | многоузловые, до 80 см выс., растения слабокустистые | 1               | 3  | 4  | 5  | 6  | 8  | 9  | 12 | 13 | 14 |

(\*) для образцов *E. macrourus*

Пояснение к табл. 2.

| Номера образцов      |          |                     |          |                          |          |
|----------------------|----------|---------------------|----------|--------------------------|----------|
| <i>E. jacutensis</i> |          | <i>E. macrourus</i> |          | <i>E. ircutensis</i> (?) |          |
| 1                    | AMU-9001 | 7                   | JAC-8814 | 13                       | BUR-9702 |
| 2                    | JAC-8901 | 8                   | JAC-8922 | 14                       | BUR-9705 |
| 3                    | GAC-8958 | 9                   | JAC-8923 |                          |          |
| 4                    | TUV-0301 | 10                  | JAC-8313 |                          |          |
| 5                    | TUV-0302 | 11                  | JAD-8705 |                          |          |
| 6                    | TUV-0303 | 12                  | GAL-8959 |                          |          |

мы виду *R. pubescens*. Гербарный образец № 899 (Иркутская обл., Катангский р-н, пос. Ербогачен, каменистый склон. М. Попов, Л. Бардунов, 1955 г.) определен авторами как *A. turczaninowii* Drob. (= *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., позднее переопределен как *E. komarovii* (Г. Пешкова, 1969 г.), *E. viridiglumis* (Г. Пешкова, 1985 г.) и наконец определен как *E. ircutensis* (Г. Пешкова, 1985 г.). Нами также определен как *E. jacutensis*. Гербарный образец № 4008 (Оз. Байкал, сев.-зап. побережье, между бух-

тами Онокочанской и Сеногда, прибрежный лесок. М. Попов, 1955) был определен автором сбора как *Agropyron turczaninowii*, переопределен как *E. komarovii* (Nevski) Tzvel. (Г. Пешкова, 1969 г.), *E. viridiglumis* (Nevski) Tzvel. (Г. Пешкова, 1983 г.) и наконец *E. ircutensis* Peschkova (Г. Пешкова, 1985 г.). По нашему мнению, этот образец также относится к остистой форме *E. mutabilis*.

Нами было предположено, что *E. ircutensis* является сборным видом, известные образцы которого

могут включать морфологически отклоняющиеся формы, близкие к *E. jacutensis*, *E. mutabilis*, *E. caninus* а также их гибридные и рекомбинантные биотипы. Фрагмент цветущего колоса *E. ircutensis* BUR-9705, выращенного из семян образца, собранного в классическом местообитании (пос. Монды, Респ. Бурятия) показан на рис. 2 в сравнении с колосом южно-сибирского образца *E. jacutensis* TUV-0301, тождественного *R. pubescens* (Респ. Тува).

Из данных таблицы 2, подтвержденных изучением гербарного материала, можно проследить вполне объяснимую тенденцию, что более северные (якутские) биотипы обладают меньшей высотой генеративных побегов. Кроме того, среди интродуцированных якутских образцов не обнаружены формы с сизым налетом на вегетативных органах. В то же время признаки ширины и «крутизны» мембран колосковых чешуй, а также значений длины НЦЧ показали определенный размах непрерывной изменчивости как в пределах регионов, так и в целом внутри комплекса видов. Необходимо отметить, что свойство варьирования, близкого к непрерывному, характерно для многих морфологических признаков (длина остей нижних цветковых и колосковых чешуй, относительная длина чешуй, ширина листовых пластинок). Вероятнее всего, это связано с существованием генетической изменчивости, которая в свою очередь определяет способность к рекомбинации этих признаков, то есть к их реализации в разных сочетаниях у конкретных биотипов. Это свойство ставит под сомнение целесообразность выделения таксонов видового ранга на основе варьирующих морфологических признаков.

## 2. Электрофоретический анализ образцов *Elymus macrourus*, *E. jacutensis* и *E. ircutensis* в SDS гелево-буферной системе

Как нами было неоднократно показано ранее, большая часть полипептидов, образующих белки эндосперма у видов *Elymus* и выявляемых SDS-электрофорезом, входят в состав собственно проламинов (спирторастворимых мономерных белков) и субъединиц полимерного глютелина или агрегированного спирторастворимого проламина (см. Агафонов, 2007). В варианте –Me на спектрах выявляются преимущественно проламины. Обработка белковых экстрактов 2-меркаптоэтанолом (вариант +Me) приводит к дополнительному появлению в гелях отдельных субъединиц, в ряде случаев повышающих точность идентификации генотипов. Общий диапазон молекулярных масс полипептидов, составляющих проламиную и глютелиновую фракции у представителей рода составляет 28–90 кДа.



Рис. 2. Фрагменты цветущих колосьев растений *E. jacutensis* TUV-0301 (слева) и *E. ircutensis* BUR-9705.

Для оценки общего размаха изменчивости и видовой специфичности анализ белковых экстрактов 11 образцов комплекса *E. macrourus* — *E. jacutensis* проводили в двух электрофоретических вариантах в одном гелевом блоке (рис. 3). Изученные образцы характеризовались значительной изменчивостью по полипептидным спектрам, позволяющей идентифицировать индивидуальные генотипы. Проламиновые полипептиды изученных видов (вариант –Me) располагались в диапазоне молекулярных масс 25–55 кДа, их число составляло от 11 до 14. После меркаптоэтанольной обработки экстрактов (вариант +Me) у разных биотипов выявлялось от 15 до 20 компонентов. В спектрах, в той или иной мере, были идентифицированы следующие группы полипептидов:

1. Высокомолекулярные субъединицы глютелина (ВМС) в зоне 60–70 кДа или 19–25 ед. ОЭП. Сходство образцов по этому признаку больше проявлялось по географической близости мест сбора, чем по видовой принадлежности;
2. Группа инвариантных проламинов, не изменяющих величину ОЭП после обработки 2-меркаптоэтанолом (32–46 ед. ОЭП);

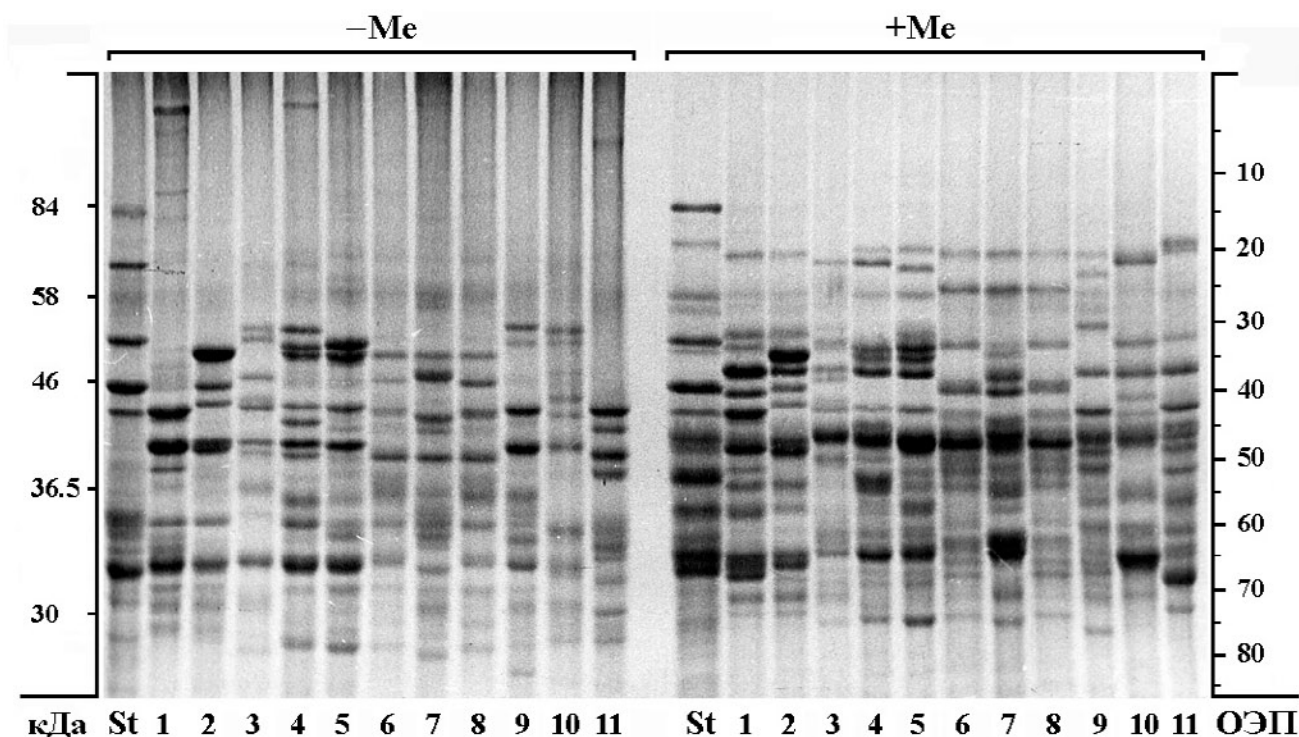


Рис. 3. SDS-электрофореграммы белков эндосперма *E. macrourus* subsp. *macrourus* (1, 3, 6, 8–11), *E. macrourus* subsp. *turuchanensis* (7), *E. jacutensis* (2, 4, 5). Полипептидные спектры отдельных зерновок сибирских интродуцированных (1–5) и гербарных (6–11) образцов в вариантах –Me и +Me в одном гелевом блоке.

1. GAL-8959 (*mac*); 2. GAC-8958 (*jac*); 3. JAC-8922 (*mac*); 4. JAC-8901 (*jac*); 5. AMU-9001 (*jac*); 6. JAC-8301 (*mac*); 7. JAC-8814 (*mac*); 8. JAC-8302 (*mac*); 9. JAC-8403 (*mac*); 10. IRC-7705 (*mac*); 11. IRC-7706 (*mac*). St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401. кДа – ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП – шкала относительной электрофоретической подвижности.

3. Проламиновые компоненты, меняющие ОЭП после обработки экстрактов 2-меркаптоэтанолом, которые в этом варианте неотличимы от низкомолекулярных субъединиц (НМС) в зоне (30–80 ед. ОЭП);

На фоне общего полиморфизма было отмечено сходство (совпадение) по отдельным белковым группам между некоторыми образцами, также независимо от видовой принадлежности. По совпадению компонентов спектра в обоих электрофоретических вариантах выявились 4 группы образцов:

1. горно-алтайские GAL-8959, GAC-8958, АСН-8977 и тувинский TUV-0301;
2. якутские JAC-8922, JAC-8901 и амурский AMU-9001;
3. якутские JAC-8301, JAC-8814 и JAC-8302;
4. якутский JAC-8403 и иркутские IRC-7705 и IRC-7706.

При этом следует особо отметить, что взятые в анализ образцы *E. jacutensis* совпадают по ряду компонентов с образцами *E. macrourus* из соответствующих групп, что, безусловно, свидетельствует

об их близком родстве. В целом, прослеживается сходство между всеми восточно-сибирскими биотипами, что подтверждает наши представления об общем происхождении всех таксонов комплекса, включая *E. macrourus* subsp. *turuchanensis*.

Присутствие у разных образцов общих компонентов косвенно указывает на некоторую географическую непрерывность в изменении состава полипептидов. Примечательным является факт значительных различий по компонентному составу спектров у образцов *E. macrourus* JAC-8922 и JAC-8923, собранных в непосредственной близости один от другого. Это с одной стороны свидетельствует об относительно быстром эволюционировании генетических систем, ответственных за синтез белков запасного ряда, с другой — о разных уровнях внутривидовой изменчивости.

Нами была изучена морфологически гетерогенная популяция GAC-89, состоящая из растений с длинными (до 12 мм) и короткими (до 3–4 мм) остями НЦЧ, что согласно современным диагнозам соответствует таксонам *E. jacutensis* и *E. macrourus*. При этом напомним, что именно с Алтая (р. Ча-



рыш) был описан таксон *Roegneria pubescens* (Trin.) Nevski, имеющий ряд морфологических отличий от восточно-сибирских биотипов.

В электрофоретический анализ взяты отдельные семена с 18 растений, собранные на дистанции около 200 м вдоль р. Катунь (рис. 4). Результаты показали, что некоторые растения популяции различались по компонентному составу почти во всех зонах спектров (за исключением зоны ВМС), но эти различия выражались в общем числе компонентов и в незначительных отклонениях ОЭП у аллельных вариантов полипептидов. При этом наблюдалось практически полное перекрывание по компонентам у особей, формально относящихся к разным видам *E. jacutensis* (10 растений) и *E. macrourus* (8 растений). Визуально различия в спектрах не носили принципиального характера именно потому, что все растения морфологически гетерогенной популяции ГАС-89 сохраняли единую структуру спектров с близким компонентным составом во всех зонах. Это также подтверждает точку зрения, что виды *E. jacutensis* и *E. macrourus* представляют собой единую генети-

ческую систему близкородственных биотипов, т.е. единый РГП.

В отдельном опыте было проведено электрофоретическое сравнение имеющихся образцов *E. irtutensis* (восточно-саянские биотипы BUR-97 и образец № 899 из гербария ЦСБС) с горно-алтайскими, тувинскими и амурским образцами *E. jacutensis* (рис. 5). Сравнительный анализ электрофореграмм показал, что 4 тувинских образца, собранные в обширной популяции, оказались почти полностью идентичны по полипептидным спектрам. Незначительные отличия по компонентам выявлены только в зоне 43–45 ед. ОЭП варианта +Me. Наиболее вероятным является происхождение от единичных особей, положившим основу популяции, которая продолжала воспроизводиться в условиях самоопыления. При этом примечательно, что особи этой популяции по некоторым группам компонентов обладали сходством с горно-алтайским образцом АСН-8977, в то время как два алтайских образца значительно отличались один от другого в обоих электрофоретических вариантах. В свою очередь, восточно-саянские

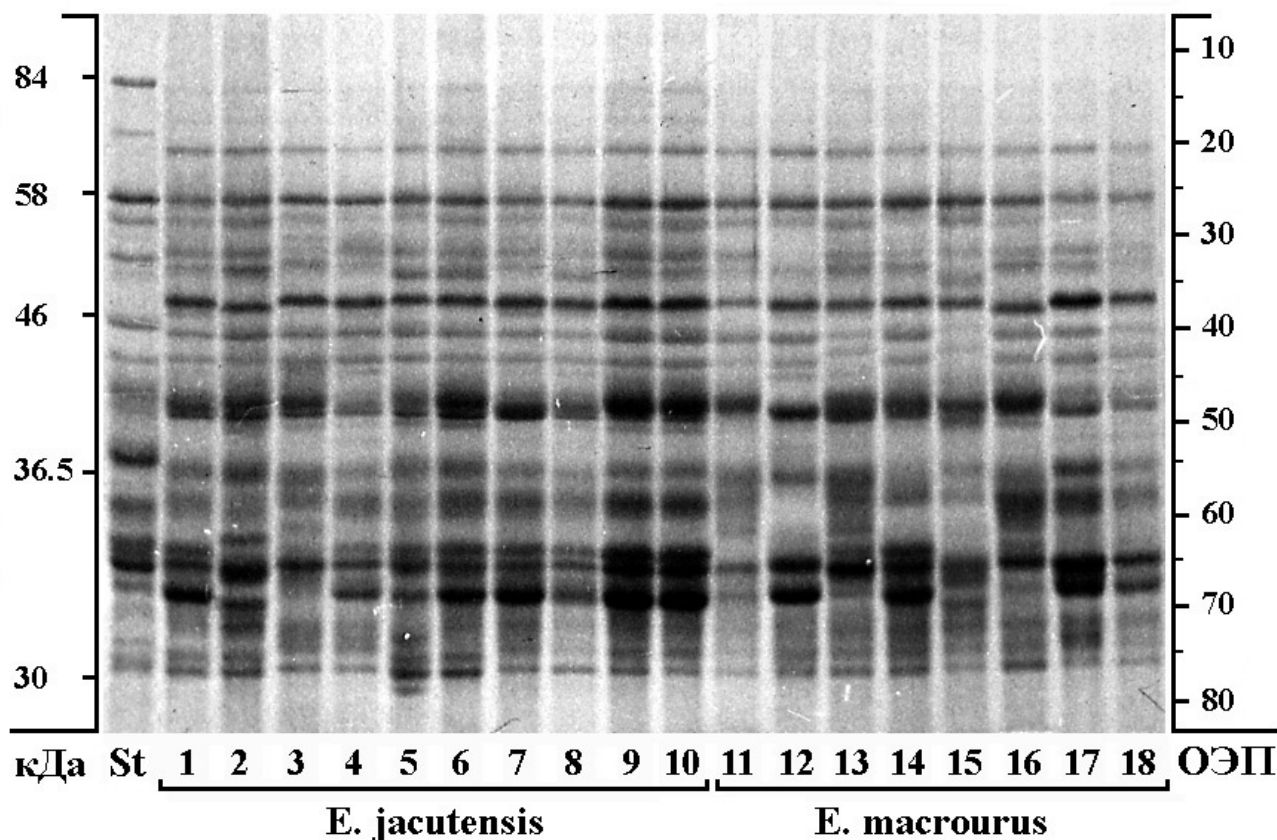


Рис. 4. SDS-электрофореграммы белков эндосперма комплекса *E. macrourus* – *E. jacutensis*. Полипептидные спектры зерновок с отдельных растений морфологически гетерогенной алтайской популяции ГАС-89 в варианте +Me.



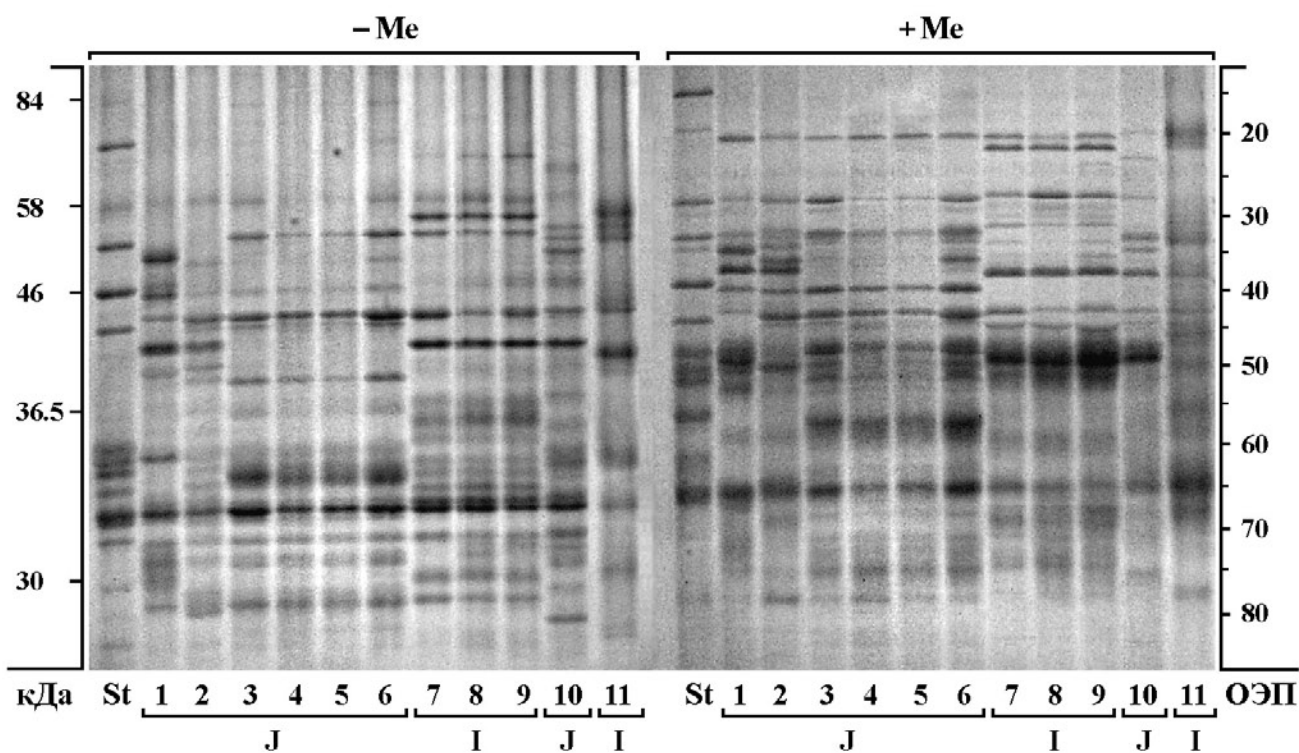


Рис. 5. SDS-электрофореграммы белков эндосперма *E. jacutensis* и *E. irtutensis*. Полипептидные спектры отдельных зерновок живых и гербарного (11) образцов в варианте +Me.

*E. jacutensis* (J): 1. GAC-8958; 2. ACH-8977; 3. TUV-0301; 4. TUV-0302; 5. TUV-0303; 6. TUV-0304; 10. AMU-9001.

*E. irtutensis* (I): 7. BUR-9702; 8. BUR-9704; 9. BUR-9705; 11. Образец № 899 из гербария ЦСБС

образцы *E. irtutensis* BUR-97, незначительно различаясь между собой (70 ед. ОЭП варианта -Me), совпадали по ряду компонентов как с горно-алтайскими и тувинскими, так и с амурским образцом *E. jacutensis*. Наиболее заметные отличия данных образцов *E. irtutensis* от *E. jacutensis* отмечены в зоне ОЭП 20–42 ед., включая высокомолекулярные субъединицы глютелина. Зерно из гербарного образца *E. irtutensis* № 899 (Иркутская обл., 1955 г. сбора) также показало сходство по ряду компонентов как с восточно-саянскими *E. irtutensis*, так и с амурским *E. jacutensis* AMU-9001. На основании многолетних опытов по анализу электрофоретических спектров белков эндосперма у разных видов *Elymus* нами было предположено, что по меньшей мере изученные образцы *E. irtutensis* представляют собой слабо обособленные локальные западно-сибирские популяции *E. jacutensis* (= *R. pubescens* (Trin.) Nevski).

3. Репродуктивные свойства половых гибридов комплекса *Elymus macrourus* — *E. jacutensis* и морфологически близкого таксона *E. irtutensis*

В предыдущих разделах были приведены результаты морфологического и электрофоретического изучения образцов комплекса

*E. macrourus* — *E. jacutensis*, демонстрирующие неоднозначность существующих таксономических обработок. Ниже представлены итоговые результаты изучения репродуктивной совместимости биотипов, различающихся морфологическими и эколого-географическими характеристиками. Было проведено 53 скрещивания в 17 комбинациях, получено от 1 до 8 гибридных зерновок в каждом из 44 успешных скрещиваний. В условиях защищенного и (или) открытого грунта выращено 39 растений  $F_1$  (от 1 до 3 для разных комбинаций) до стадии созревания. Всхожесть гибридных зерновок не отличалась от всхожести исходных форм. Независимо от способа выращивания (теплица или открытый грунт) показатели семенной фертильности (СФ) у растений внутри гибридных комбинаций были близки. Абсолютно стерильные гибриды (3 особи) были отмечены только в комбинации скрещивания между якутским биотипом *E. jacutensis* JAC-8901 и горно-алтайским *E. macrourus* GAL-8959. Основные результаты анализа семенной фертильности гибридов  $F_1$ – $F_3$  в разных комбинациях приведены ранее (Агафонов и др., 1996). Было показано, что имеет место несоответствие между половой совмести-

мостью особей и формальным таксономическим рангом исходных родительских форм. Более высокими показателями семенной фертильности отличались гибриды между особями с близким географическим происхождением, но наивысшим значением СФ в поколении  $F_1$  характеризовались гибриды *E. jacutensis* AMU-9001 x *E. macrourus* JAC-8923 (44.6 %). Неодинаковая фертильность растений может объясняться нарушениями в мейозе, обусловленными изменчивостью гомологичных хромосом. Произрастание в географически отдаленных точках в условиях самоопыления в течение многих поколений неизбежно приводит к накоплению и закреплению нейтральных хромосомных и точковых мутаций. В результате микроэволюционной дивергенции происходит снижение рекомбинационной совместимости таких биотипов. У кроссов со сниженной фертильностью образуются семена с разной степенью различий в структуре гомологов и суммарных изменений в геноме. Поэтому в поколениях  $F_2$ – $F_3$  наблюдалось расщепление не только по признакам, обусловленным генным аллелизмом, но и по признаку семенной продуктивности, то есть по значениям СФ.

Под влиянием отбора наиболее жизнеспособных гамет и зигот со сбалансированным хромосомным набором у части растений происходят увеличение и стабилизация СФ. Механизмы репродуктивных процессов у близких и относительно отдаленных гибридов у видов рода *Elymus* в поколениях могут быть достаточно адекватно объяснены с позиций принципа рекомбинационных и интрогрессивных генпулов (РГП — ИГП) (Агафонов, 1997, 2003). По результатам экспериментов, все включенные в гибридизацию биотипы комплекса *E. macrourus* – *E. jacutensis* образуют единый РГП, в пределах которого гибридизация в большинстве случаев не приводит к полной стерильности растений  $F_2$ . Причем, чем быстрее восстанавливается фертильность в поколениях, тем выше величина половой совместимости биотипов, и, следовательно, способность к рекомбинации генетического материала. Взаимоотношения внутри РГП могут быть обозначены как  $\alpha$ -уровень. В то же время отчетливо выявились две группы биотипов — горно-алтайская и восточно-сибирская, внутри которых гибридизация не вызвала заметного снижения семенной фертильности. Такого рода совокупность биотипов нами обозначается как РГП с уровнем совместимости на  $\alpha 1$ -уровне. Отношения внутри РГП также не всегда однозначны. Так, биотип образца AMU-9001 образовывал фертильные гибриды с биотипами JAC-8922 и JAC-8901, в то время как гибрид между двумя последними обладал пониженной фертильностью,

которая восстанавливалась в следующем поколении. Вероятно, снижение фертильности гибридов  $F_1$  в ряде случаев может вызываться взаимодействием конкретных генов родительских форм.

Что касается отношений между восточно-сибирскими (типичные формы *E. jacutensis* и *E. macrourus*) и горно-алтайскими (близкие по описанию к *Roegneria pubescens*) биотипами, то во всех изученных комбинациях скрещивания нормализация СФ наблюдалась только к поколению  $F_3$ , где наивысшие значения достигали и даже превышали нормальную фертильность самоопыленных родительских форм. Но и в этом поколении из 14 проанализированных растений 2 были абсолютно стерильными. Это соответствует  $\alpha 2$ -уровню половой совместимости. Особый интерес представляет динамика фертильности у гибридов, образованных биотипом BUR-9705, таксономически соответствующим *E. irtutensis*. Единственное гибридное растение в комбинации скрещивания BUR-9705 x AMU-9001 показало невысокую, но вполне ожидаемую семенную фертильность (до 4 зерновок на колос), а в поколении  $F_2$  среди трех растений максимальное значение СФ достигло 17.3 %. Другое гибридное растение в комбинации скрещивания BUR-9705 x GAC-8958 показало более высокую СФ, оцененную в 28.6 %. Этот феномен подтверждает предположение о том, что по меньшей мере некоторые из образцов *E. irtutensis* представляют собой формы или локальные расы (популяции) *E. jacutensis*. То есть, более высокая половая совместимость восточно-саянского биотипа *E. irtutensis* зафиксирована в комбинации с горно-алтайским биотипом *E. jacutensis* (= *R. pubescens*), чем с амурским. По всей видимости, *E. irtutensis* был описан по объективной необходимости, возникшей после упразднения таксона *R. pubescens*, то есть логично занял освободившееся место в системе всего комплекса таксонов Сибири.

В целом, генетическая конституция завязавшихся семян гибридов при свободном опылении может быть проиллюстрирована результатами электрофоретического анализа (рис. 6). В случаях гибридизации биотипов с высокой половой совместимостью все стадии мейоза и формирования гаметофитов проходят без нарушений, семена завязываются после самоопыления нормальной пылью. При этом полипептидные спектры семян  $F_2$  показывают расщепление по родительским аллелям (гибриды AMU-9001 x JAC-8901 и AMU-9001 x JAC-8922). У относительно отдаленного гибрида JAC-8922 x GAC-8958 образование маложизнеспособной пыли ведет к снижению семенной фертильности и повышению вероятности перекрестного опыления.

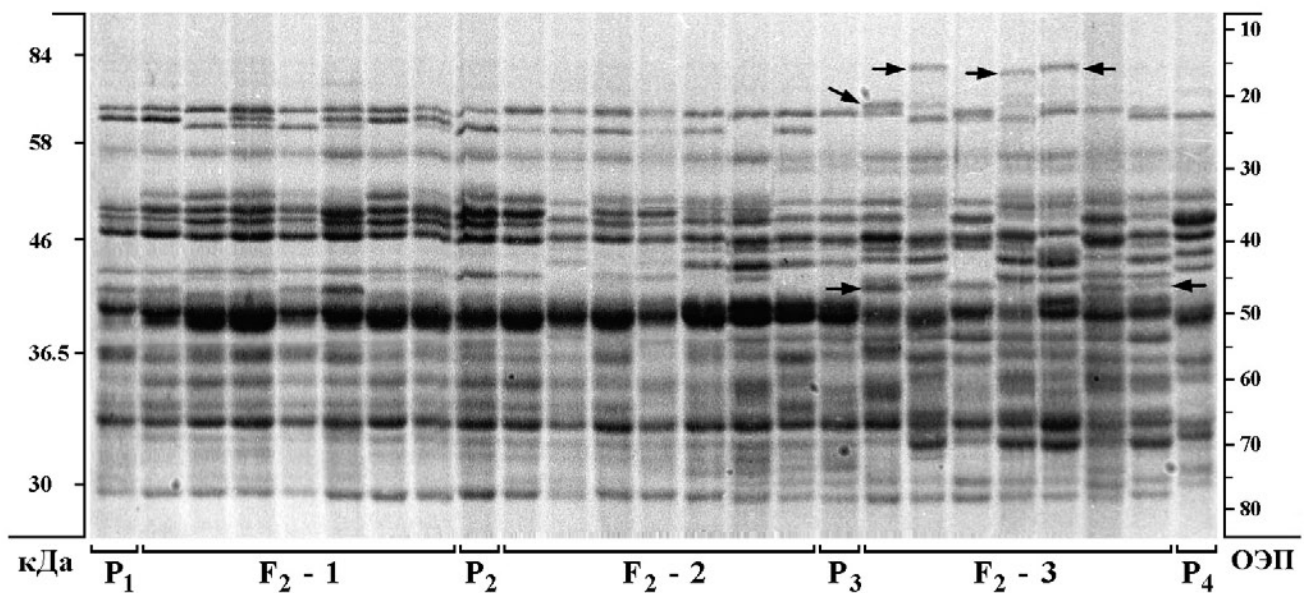


Рис. 6. Генетическое расщепление в электрофоретических спектрах индивидуальных семян гибридных растений  $F_1$  при свободном опылении в сравнении с семенами родительских биотипов  $P_1 - P_4$ . SDS-электрофорез, вариант +Me.  $P_1$ . JAC-8901 (*jac*);  $P_2$ . AMU-9001 (*jac*);  $P_3$ . JAC-8922 (*mac*);  $P_4$ . GAC-8958 (*jac*);  $F_2 - 1$ . Зерновки  $F_2$  гибрида AMU-9001 x JAC-8901;  $F_2 - 2$ . Зерновки  $F_2$  гибрида AMU-9001 x JAC-8922;  $F_2 - 3$ . Зерновки  $F_2$  гибрида JAC-8922 x GAC-8958. Стрелками указаны полипептиды вероятного опылителя *E. sibiricus*.

На спектрах у 5 зерновок из 7 можно видеть ВМС, характерные для *E. sibiricus*, растения которого располагались на делянке на расстоянии более 5 м. Такая дистанция между самоопыляющимися растениями видов *Elymus* в норме не приводит к перекрестному опылению, но растения с маложизнеспособной собственной пылью легко образуют новые гибриды через спонтанное опыление чужой пылью. В этом заключается один из механизмов межвидовой интрогрессии.

4. Генетический анализ диагностически различительного признака длины остей НЦЧ и признака опушенности нижних листовых влагалищ для видов *E. macrourus* и *E. jacutensis*

Для генетического анализа морфологических признаков в популяции поколения  $F_2$  использовали гибрид *E. jacutensis* AMU-9001 x *E. macrourus* JAC-8922 с наибольшей фертильностью в  $F_1$ . Предварительно было установлено, что особи образцов JAC-8922 и JAC-8923, произраставшие в непосредственной близости, различались между собой не только по полипептидным спектрам запасных белков, но и по признаку опушенности листовых влагалищ нижних междоузлий стебля (далее для краткости «опушенность стебля»). Сестринские зерновки с обеих растений имели идентичные спектры, что свидетельствовало о самоопылении предков каждого из них в течение нескольких поколений.

Гибридное растение имело опушенный стебель (доминантный признак) и ости цветковых чешуй до 3 мм, что не соответствует аддитивной модели гетерозиготы и свидетельствует о доминировании признака безостости. Это может объясняться наличием у генотипа JAC-8922 фактора, ингибирующего остистость. В условиях открытого грунта было высеяно отдельно 200 семян, взойшло 168, после перезимовки достигло стадии колошения 143 растения. В поколении  $F_2$  учитывали альтернативные признаки «голый стебель/опушенный стебель» (ГОЛ/ОП) и «остистые нижние цветковые чешуи/безостые чешуи» (ОСТ/БЕЗ). В последней паре отмечали гетерозиготный фенотип с длиной остей до 3 мм и условно названный промежуточным (ПРОМ). При оценке независимости наследования признаков по дигибриднему типу скрещивания фенотипы «ПРОМ» и «БЕЗ» были объединены в фенотип «МАС», как соответствующий доминантному фенотипу *E. macrourus*. Генетический анализ данных признаков показал, что они контролируются единичными несцепленными локусами, не влияющими на жизнеспособность и репродуктивные свойства растений. Количественные данные по расщеплению признаков в  $F_2$  приведены в табл. 3. Кроме того, была проведена оценка наследования признака длины остистости НЦЧ отдельно в выборках растений с опушенными стеблями/голыми стеблями, 102 и 41 особь соответственно. Наблюдаемое соотношение фенотипов ОСТ, КОР и БЕЗ в обоих



Расщепление по признакам опушенности влагалищ нижних листьев (ВНЛ) и остистости нижних цветковых чешуй (НЦЧ) в поколении F<sub>2</sub> гибрида *E. jacutensis* АМУ-9001 х *E. macrourus* JАС-8922 в соответствии с фенотипическими классами моногибридного и дигибридного скрещивания

| Моногибридное расщепление 3:1 и 1:2:1 |                    |                    |                                               | Дигибридное расщепление 9:3:3:1 |                    |                    |                                                      |
|---------------------------------------|--------------------|--------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------|--------------------|--------------------|------------------------------------------------------|
| Фенотип                               | Набл. число особей | Ожид. число особей | $\chi^2$ , Р                                  | Фенотип                         | Набл. число особей | Ожид. Число особей | $\chi^2$ , Р                                         |
| Опушен. ВНЛ ОП                        | 102                | 107.25             | $\chi^2 = 1.03$<br><br>P<0.31<br>(0,5>P>0,2)  | ОП/МАС                          | 79                 | 80.44              | $\chi^2 = 1.42$<br><br><br><br>P<0.70<br>(0.8>P>0.5) |
| Голые ВНЛ ГОЛ                         | 41                 | 35.75              |                                               | ОП/ОСТ                          | 23                 | 26.81              |                                                      |
| Длинно-остые ОСТ                      | 34                 | 35.75              | $\chi^2 = 0.12$<br><br>P<0.94<br>(0.95>P>0.8) | ГОЛ/МАС                         | 30                 | 26.81              |                                                      |
| Коротко-остые КОР                     | 73                 | 71.5               |                                               | ГОЛ/ОСТ                         | 11                 | 8.94               |                                                      |
| Безостые БЕЗ                          | 36                 | 35.75              |                                               |                                 |                    |                    |                                                      |

выборках с неожиданно высокой точностью соответствовало гипотезе моногибридного расщепления 1 : 2 : 1, то есть 23 : 53 : 26 в выборке с опушенными стеблями и 11 : 20 : 10 в выборке с голыми стеблями.

Таким образом, генетический анализ показал, что отличительный признак для видов *E. macrourus*

и *E. jacutensis* (длинные — короткие ости нижних цветковых чешуй) контролируется единственным геном, не влияющим на жизнеспособность и репродуктивные свойства растений. Также одним геном контролируется признак наличия или отсутствия опушенности влагалищ нижних листьев.

## ВЫВОДЫ

1. Все таксоны комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis*, которые более целесообразно именовать как комплекс *E. macrourus* s. l., образуют единый рекомбинационный генпул (РГП), внутри которого сохранилась возможность к обмену генетическим материалом.

2. Комплекс *E. macrourus* s. l. представляет собой совокупность близкородственных рас и морфологических форм, которые мы предлагаем рассматривать в качестве разновидностей *E. macrourus* s. l. Так, *Elymus jacutensis* должен быть признан за длинноостую (длина остей НЦЧ более 6 мм) разновидность *E. macrourus* var. *jacutensis* в отличие от короткоостых и безостых форм (длина остей НЦЧ до 6 мм), образующих разновидность *E. macrourus* var. *macrourus*. Таксон *E. macrourus* subsp. *turuchanensis* должен быть преобразован в *E. macrourus* var. *turuchanensis*, а *E. macrourus* subsp. *neplianus* может вполне быть признан, как один из курьезных случаев описания новых таксонов видового и подвигового рангов.

3. Следует признать самостоятельность южно-сибирской расы *Roegneria pubescens*, которая соответствует морфологическим формам комплекса *E. macrourus*, распространенным в Алтае-Саянской горной стране, и вполне заслуживает подвигового ранга в составе комплекса.

4. Многочисленный гербарный материал, идентифицированный как *E. irtutensis*, является сборным видом, известные образцы которого могут включать морфологически отклоняющиеся формы, близкие к другим StH-геномным видам *Elymus*, а также их гибридные и рекомбинантные биотипы. Тем не менее, типовой образец *E. irtutensis* и биотипы, собранные в классическом местообитании, по базовым признакам совпадают с *Roegneria pubescens*.

Автор выражает признательность сотрудникам ЦСБС СО РАН В. М. Доронькину и О. Н. Потемкину за предоставленный живой материал комплекса *E. macrourus* – *E. jacutensis*. Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 04-04-48720 и №. 08-04-00747.



## ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В. Принцип рекомбинационных (РТП) и интрогрессивных (ИТП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 1997. Т. IV. № 1. С. 81–89.
- Агафонов А.В. Модель генпулов SH-геномных видов рода *Elymus* L. (*Triticeae*: *Poaceae*) Северной Евразии // Материалы XI съезда РБО (18–22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул). Барнаул: Изд-во «АзБука». 2003. Т. 1. С. 231–233.
- 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. Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus sibiricus* и взаимоотношения вида с морфологически близкими таксонами *E. pubiflorus*, *E. lineicus* и *E. yubarikensis*. Сообщение I. Изменчивость электрофоретических спектров запасных белков эндосперма *E. sibiricus* как показатель внутривидовой дифференциации // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007. Т. 2, вып. 2. С. 21–32. <http://journal.csbg.ru>
- Агафонов А. В., Агафонова О. В., Саломон Б., Лу Б.-Р. Репродуктивная совместимость биотипов Пырейника длинноколосого (*E. macrourus*) и П. якутского (*E. jacutensis*) и генетический анализ диагностического признака остистости // Сиб. экол. журн. 1996. Т. 3. № 6. С. 527–533.
- Герус Д. Е., Агафонов А. В. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (*Triticeae*: *Poaceae*) и некоторых морфологически близких видов Горного Алтая // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007а. Т. 2, вып. 1. С. 17–25. <http://journal.csbg.ru>.
- Герус Д. Е., Агафонов А. В. Белки эндосперма — маркеры межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* (*Triticeae*: *Poaceae*) Восточного Саяна // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007б. Т. 2, вып. 2. С. 33–42. <http://journal.csbg.ru>
- Невский С. А. Колос XIV. Ячменевые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР (отв. ред. В. Л. Комаров). Л.: Наука. 1934. Т. 2. С. 590–728.
- Пешкова Г. А. *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Т. 2. 1990. С. 17–32.
- Пешкова Г.А. О некоторых сибирских видах рода *Elymus* L. (*Poaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука. 1985. Т. 22. С. 39–43.
- Пробатова Н. С. Мятликовые, или злаки — *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Хохряков А. П. Новые таксоны пырея из южной части Магаданской области // Бюлл. ГБС. 1978. Вып. 109. С. 24–29.
- Цвелев Н. Н. *Roegneria* C. Koch – Ренгерия, пырей бескорневищный // Арктическая флора СССР. М.-Л.: Наука. 1964. Вып. 2. С. 230–247.
- Цвелев Н. Н. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука. 1972. Т. 9. С. 55–63.
- Цвелев Н. Н. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука. 1973. Т. 10. С. 19–59.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука. 1976. 788 с.
- Dewey D. R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // Gene manipulation in plant improvement (Ed. Gustafson J. P.). N. Y., Plenum Publ. Corp. 1984. P. 209–279.
- Wang R. R.-C., von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome symbols in the *Triticeae* (*Poaceae*) // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. Triticeae Symp. (Eds. Wang R. R.-C., Jensen K.B. and Jaussis C.), Logan, Utah, USA. 1994. P. 29–34.