

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ СИБИРСКИМИ ВИДАМИ *ELYMUS KOMAROVII*  
И *E. TRANSBAICALENSIS* (POACEAE), ВЫЯВЛЯЕМЫЕ С ПОМОЩЬЮ  
МОЛЕКУЛЯРНЫХ ISSR-МАРКЕРОВ**

**А.В. Агафонов, Е.В. Шабанова (Кобозева), С.В. Асбаганов**

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101, e-mail: agalex@mail.ru

Изучены микроэволюционные взаимоотношения между сибирскими видами *Elymus komarovii* и *E. transbaicalensis* в сравнении с выборочными образцами реперных видов *E. sajanensis* и *E. kronokensis* методом ISSR-маркирования. Использованный набор праймеров показал эффективность для выявления внутри- и межвидовой генетической дифференциации изучаемых видов. Подтверждены ранее полученные данные о том, что видовые признаки перекрываются в результате интрогрессивной гибридизации. В ее основе лежит близкое родство геномов, обеспечивающее нормализацию семенной фертильности спонтанных гибридов в последующих поколениях. Поэтому в составе смешанных или близкорасположенных популяций обнаруживаются особи, сочетающие признаки двух или более видов. При этом сходные по морфологии формы могут значительно отличаться друг от друга генетически.

**Ключевые слова:** *Elymus*, *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis*, ISSR-маркеры, микроэволюционные отношения.

**RELATIONS BETWEEN SIBERIAN SPECIES *ELYMUS KOMAROVII*  
AND *E. TRANSBAICALENSIS* (POACEAE) REVEALED  
BY MOLECULAR ISSR-MARKERS**

**A.V. Agafonov, E.V. Shabanova (Kobozeva), S.V. Asbaganov**

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: agalex@mail.ru

Microevolutionary relationships among Siberian species *Elymus komarovii* and *E. transbaicalensis* in comparison with some accessions of reference species of *E. sajanensis* and *E. kronokensis* were studied by the ISSR-marking method. The used set of primers has shown efficiency for identification intra- and interspecific genetic differentiation of the studied species. Previously obtained evidence that species characters overlap as a result of introgressive hybridization were confirmed. The close relations of species genomes provide normalization of seed fertility of spontaneous hybrids in next generations. Therefore, the individuals combining characters of two or more species are found in the mixed populations. In that case similar morphotypes may differ significantly from each other genetically.

**Key words:** *Elymus*, *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis*, ISSR-markers, microevolutionary relationships.

**ВВЕДЕНИЕ**

Современные проблемы систематики растений ориентируют исследователей на изучение вопросов видообразования, внутривидовой и межвидовой дифференциации как на эколого-географическом и морфологическом, так и на генетическом уровнях. Именно поэтому одним из условий успешной систематизации растений и сохранения биоразнообразия является построение внутривидовой системы таксонов, основанной на комплексных данных о филогенетических отношениях, выявляемых методами фено- и геносистематики.

Отдельные аспекты, касающиеся взаимоотношений между двумя сибирскими видами *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev и *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev, неоднократно рассматривались в ряде публикаций (Агафонов и др., 2002; Герус, Агафонов, 2007а,б, 2008; Агафонов, Кобозева, 2016). При этом для сравнения в качестве близкородственных реперных видов привлекались *E. sajanensis* (Nevski) Tzvelev и *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev. Серия выполненных исследований привела нас к выводу, что построение дифференциальной системы (т. е. включающей внутривидовые таксоны) даже для

сравнительно узкой группы видов на территории Сибири осложняется активными процессами гибридизации и интрогрессии при их совместном произрастании. Результаты изучения названных видов позволили выявить несколько уровней таксономической специфичности, т. е. проявлений изменчивости, характерных для конкретных локальных популяций и географических рас. В целом морфологический диагноз справедлив для части образцов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, произрастающих в изолированных друг от друга популяциях, тогда как в большом числе смешанных популяций эти виды довольно трудно различимы. Значительную роль в микроэволюции *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* играет межвидовая гибридизация с последующей интрогрессией. Поскольку для видов *E. kronokensis* и *E. sajanensis* первостепенное значение имеет эколого-географический критерий, при котором виды получают морфологическую дифференциацию, можно предположить их филогенетическое единство, которое проявляется

только в локальных популяциях с близким произрастанием двух видов (Кобозева, Агафонов, 2016). Кроме того, существует предположение, что сибирские особи *E. kronokensis* представляют собой морфологически отклоняющиеся формы видов *E. transbaicalensis* и *E. sajanensis* (Герус, Агафонов, 20076), что также требует дополнительных подтверждений.

Вместе с тем остается много неясных вопросов, связанных с формообразовательными процессами на основе интрогрессивных и изоляционных механизмов. Для получения дополнительных сведений о генетическом полиморфизме видов, близких к *E. komarovii*, а также чтобы внести ясность в микроэволюционные взаимоотношения этих видов, нам представилось необходимым привлечь молекулярно-генетический метод исследования. Цель настоящей работы – исследовать генетическую дифференциацию вышеупомянутой группы видов рода *Elymus* L. с использованием молекулярных ISSR-маркеров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований нами подобраны образцы типичных и отклоняющихся форм видов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* из разных точек ареала с учетом их морфологических особенностей, геогра-

фической дистанции и территориальной изоляции, в качестве реперных видов были взяты по три образца *E. sajanensis* и *E. kronokensis* из близких мест произрастания (см. таблицу).

### Местонахождения изученных образцов *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis*

№ в ISSR-гелях	Код образца	Местонахождение (авторы сборов)
1	2	3
<b><i>E. komarovii</i></b>		
1	AUK-9803	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Уюк, р. Сарытас, 1 км выше места впадения в р. Жумалы, alt. 2120 м, N 49°33.455' E 87°58.329' (А. Агафонов)
2	AUK-0633	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Уюк, южн. склон горы напротив дельты р. Сарытас, alt. 2217 м, N 49°33.909' E 87°58.356' (А. Агафонов, Д. Герус)
3	AUK-9815	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Уюк, галечник на лев. бер. р. Жумалы, alt. 2126 м, N 49°33.580' E 87°58.146' (А. Агафонов)
4	AKU-0458	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, 10 км на север от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар, alt. 1815 м, N 50°9.783' E 88°19.054' (А. Агафонов, Д. Герус)
5	AKU-0407_1	
6	AKU-0407_2	
7	AKU-0440	
8	AKU-9820	
9	AKU-0409	
10	AKU-0414	
11	ATU-9931	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, 6 км от пос. Курай, р. Тюте, лев. приток р. Чуя (Е. Костина)
12	TAL-0646	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, сев.-вост. отроги Южно-Чуйского хр., дол. р. Талдура, alt. 2138 м, N 49°57.368' E 87°57.442' (А. Агафонов, Д. Герус)
13	AKT-0417	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., ущелье Актру, граница леса и грунтовой дороги, alt. 2061 м, N 50°6.518' E 87°48.193' (А. Агафонов, Д. Герус)
14	ACH-8920	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, 8 км на юг по автодороге от перевала Чике-Таман, горная тропа от р. Бол. Ильгумень (А. Агафонов)
15	ALU-0979	Респ. Алтай, Улаганский р-н, 6 км сев.-зап. пос. Улаган, alt. 1416 м, N 50°39.895' E 87°53.310' (М. Полякова)
16	SAU-0506	Красноярский край, Зап. Саян, Усинский тракт, лесная тропа вдоль прав. бер. р. Ус, alt. 821 м, N 52°29.171' E 93°26.461' (А. Агафонов, Д. Герус)

1	2	3
17	SBI-0508	Красноярский край, Западный Саян, Усинский тракт, разнотравный луг в пойме р. Билелиг, alt. 979 м, N 52°20.247' E 93°34.294' (А. Агафонов, Д. Герус)
18	TUV-9113	Респ. Тыва, Туранский р-н, вост. часть Турано-Уюкской котловины, 4 км от устья р. Уюк, лиственничный лес (Н. Ермаков)
19	MUN-0608	Респ. Тыва, Тоджинский р-н, окр. оз. Мюн-Холь, граница леса, alt. 930 м, N 52°13.736' E 95°59.278' (А. Караулов)
20	TSE-1303	Респ. Тыва, Эрзинский р-н, хр. Сенгилен, дол. р. Нарын (правый бер.), аржан Алдын Уургай, лиственничник, alt. 1983 м, N 50°13.564' E 96°15.352' (И. Артемов)
21	GAR-0501	Респ. Бурятия, Окинский р-н, автотрасса на пос. Орлик, галечник у р. Гарган, alt. 1610 м, N 52°05.947' E 100°23.005' (А. Агафонов, Д. Герус)
22	ULZ-0503	Респ. Бурятия, Окинский р-н, автотрасса на пос. Орлик, редколесье в дол. р. Улзыта, alt. 1595 м, N 52°11.529' E 100°20.171' (А. Агафонов, Д. Герус)
<b><i>E. transbaicalensis</i></b>		
23	AUK-0637	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Укок, р. Сарытас 1 км выше места впадения в р. Жумалы, alt. 2120 м, N 49°33.455' E 87°58.329' (А. Агафонов)
24	AUK-0608	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Укок, галечник на лев. бер. р. Жумалы, alt. 2126 м, N 49°33.580' E 87°58.146' (В. Salomon)
27	AKU-0422	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, 10 км на север от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар (А. Агафонов, Д. Герус)
28	AKT-0628	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., ущелье Актру, ивняк у альплагеря, alt. 2118 м, N 50°5.038' E 87°46.820' (А. Агафонов, Д. Герус)
29	AKT-0445	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., ущелье Актру, лев. бер. ручья выше альплагеря, alt. 2302 м, N 50°4.322' E 87°45.688' (А. Агафонов, Д. Герус)
31	GAC-0423	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, лев. бер. р. Катунь, галечник в пойме, alt. 341 м, N 51°37.616' E 85°45.915' (А. Агафонов, Д. Герус)
32	CHE-1010	Респ. Алтай, Чемальский р-н, окр. пос. Чемал, прав. бер. р. Катунь, скалистая тропа, alt. 391 м, N 51°23.476' E 86°00.127' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
33	SAJ-0802	Граница Красноярского края и Респ. Тыва, Зап. Саян, каменистый луг у трассы к Саянскому перевалу, alt. 2207 м, N 51°42.838' E 89°52.773' (М. Ломоносова)
34	TTO-1404	Респ. Тыва, Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, сев. макросклон, дол. р. Улуг-Хондергей в ее среднем течении, alt. 1566 м, N 50°53.865' E 91°45.512' (И. Артемов)
35	GAR-0530	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, лесная поляна в 50 м от русла р. Гарган, alt. 1607 м, N 52°5.947' E 100°23.005' (Д. Герус, А. Агафонов)
36	GAR-0532	
38	RUD-0512	Респ. Бурятия, Окинский р-н, окр. пос. Самарта, alt. 1985 м, N 52°06.237' E 101°08.344' (А. Агафонов, Д. Герус)
41	IRR-0527	Респ. Бурятия, Окинский р-н, окр. пос. Монды, редколесье по прав. бер. р. Иркут, alt. 1329 м, N 51°41.105' E 100°56.650' (А. Агафонов, Д. Герус)
<b><i>E. sajanensis</i></b>		
25	TAL-0622	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, сев.-вост. отроги Южно-Чуйского хр., лиственничник по правому берегу в дол. р. Талдура, alt. 2169 м, N 49°57.411' E 87°58.375' (А. Агафонов, Д. Герус)
30	ART-0202	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, зап. макросклон, верховья р. Карагай, лев. приток р. Бугузун, галечник по левому притоку, alt. 2254 м, N 50°1.914' E 89°23.620' (И. Артемов)
39	ZUN-0501	Респ. Бурятия, Окинский р-н, окр. пос. Зун-Холбо, alt. 1672 м, N 52°10.092' E 100°57.581' (А. Агафонов, Д. Герус)
<b><i>E. kronokensis</i></b>		
26	TAL-0601	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, сев.-вост. отроги Южно-Чуйского хр., лиственничник по правому берегу в дол. р. Талдура, alt. 2104 м, N 49°57.472' E 87°57.552' (А. Агафонов, Д. Герус)
37	GAR-0519	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, лесная поляна в 50 м от русла р. Гарган, alt. 1607 м, N 52°5.947' E 100°23.005' (А. Агафонов, Д. Герус)
40	KIT-0520	Респ. Бурятия, Окинский р-н, окр. пос. Зун-Холбо, Китайские гольцы, alt. 1990 м, N 52°08.083' E 100°59.769' (А. Агафонов, Д. Герус)
<b>Якутские образцы из близких местонахождений, морфологически сходные с <i>E. komarovii</i> (42) и <i>E. transbaicalensis</i> (43)</b>		
42	JPO-1505	Респ. Саха (Якутия), Хангаласский р-н, окр. г. Покровск, луг у автостанции, alt. 131 м, N 61°29.367' E 129°08.225' (Е. Кобозева, С. Асбаганов)
43	JMO-1512_4	Респ. Саха (Якутия), Хангаласский р-н, окр. пос. Мохсоголлох, граница леса у грунтовой дороги, alt. 204 м, N 61°24.442' E 128°54.811' (Е. Кобозева, С. Асбаганов)
44	<i>Histrix</i> sp.	Респ. Саха (Якутия), Алданский р-н, прав. бер. р. Алдан, ниже устья р. Тимптон, alt. 260 м, N 58°46.180' E 127°13.893' (Е. Кобозева, С. Асбаганов)

Примечание. Нумерация образцов дана в соответствии с рис. 1.

Анализ полиморфизма межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR) проведен по стандартной методике с применением праймеров, успешно использовавшихся ранее для маркирования видов рода *Elymus* (Кобозева и др., 2015). Для статистической обработки данных использо-

вали пакет программ TREECON (version 1.3b) (Van de Peer, Wachter, 1994). Генетические дистанции рассчитывали по Нею (Nei, Li, 1979). Для построения дендрограмм применяли метод Neighbor-Joining (NJ) с бутстреп-поддержкой 100 псевдо-реплик.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении ISSR-профилей, полученных с помощью шести эффективных праймеров (CA)<sub>8</sub>GG, (AC)<sub>8</sub>CG, (AC)<sub>8</sub>YG, (CA)<sub>6</sub>R, (CTC)<sub>3</sub>GC, (CAC)<sub>3</sub>GC, был выявлен высокий полиморфизм межмикросателлитных последовательностей ДНК у исследованных видов. Амплифицируемые фрагменты (164) с длинами, варьирующими в диапазоне от 250 до 3000 п. н., были 100 % полиморфны. В качестве внешней группы в исследование был взят образец *Histrich sibirica* (Trautv.) Kuntze. На рис. 1 приведены ISSR-профили изучаемых видов при использовании праймера с нуклеотидной последовательностью – (AC)<sub>8</sub>YG. По результатам, основанным на данных полиморфизма ISSR-профилей по шести праймерам, была построена консенсусная NJ дендрограмма, проясняющая взаимоотношения данных видов (рис. 2).

Образцы *E. komarovii* из разных точек ареала оказались родственными, но генетически дифференцированными, образуя несколько кластеров на дендрограмме. Одна из клад (А), отделившаяся от всех образцов, содержит только *E. komarovii* из Восточного Саяна и примыкающего района Республики Тыва, среди которых выделилась ветвь, включающая два типичных образца *E. komarovii* GAR-0501 и ULZ-0503 из классического местобитания (долины рек Гарган и Улзыга, современные названия). В другой кладе (В) объединились об-

разцы *E. komarovii* из Республики Алтай, внутри которой образцы сгруппировались по географическому принципу. Примечательно, что некоторые образцы с отклоняющейся морфологией отделились от типичных *E. komarovii*. Так, образец АКУ-0458 (лог Куюктанар, Республика Алтай) выделился из основной клады *E. komarovii*, что подтверждается и морфологическими отличиями от остальных образцов – он имеет нетипичное строение колосковых чешуй (КЧ) – более широкие и пленчатые, что характерно для образцов *E. sajanensis*. При этом для вида *E. komarovii* свойственны КЧ ланцетной формы. Тем не менее данное исследование показало, что образец АКУ-0458, генетически объединяясь с остальными, является формой *E. komarovii*. Образец *E. komarovii* (TAL-0646) из долины р. Талдура в Республике Алтай отделился от образцов этой клады и объединился с обособленной саяно-тувинской группой.

Следующую крупную, но смешанную кладу составили образцы видов *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis*, тем не менее *E. komarovii* отделился от образцов остальных видов. В этот кластер вошли образцы из Западного Саяна (SBI, SAU), Горного Алтая (ALU, ACH) и Тувы (TUV, TSE). К *E. komarovii* примкнули два образца *E. transbaicalensis* из одной популяции Горного Алтая (AUK). Вероятно, это является следстви-

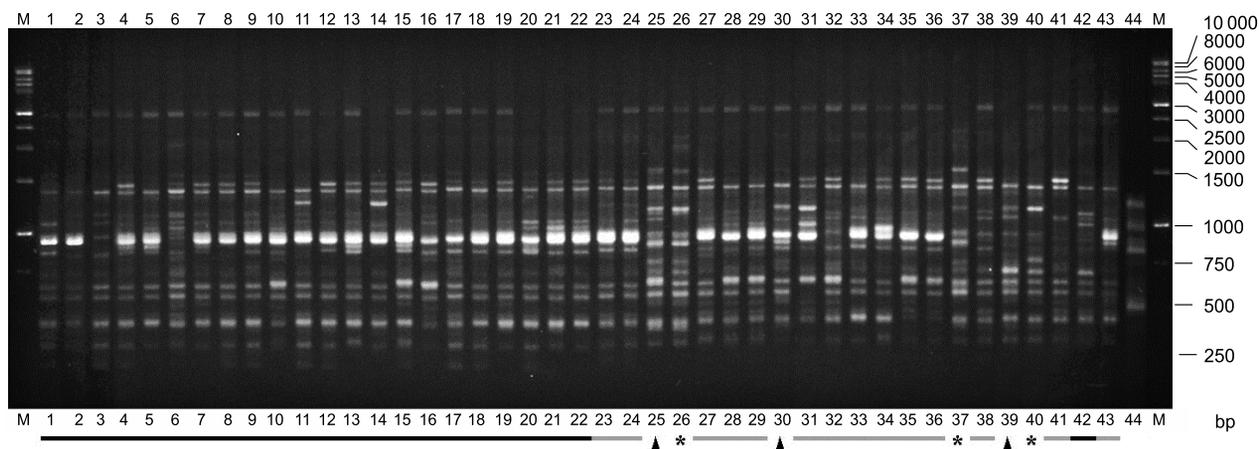
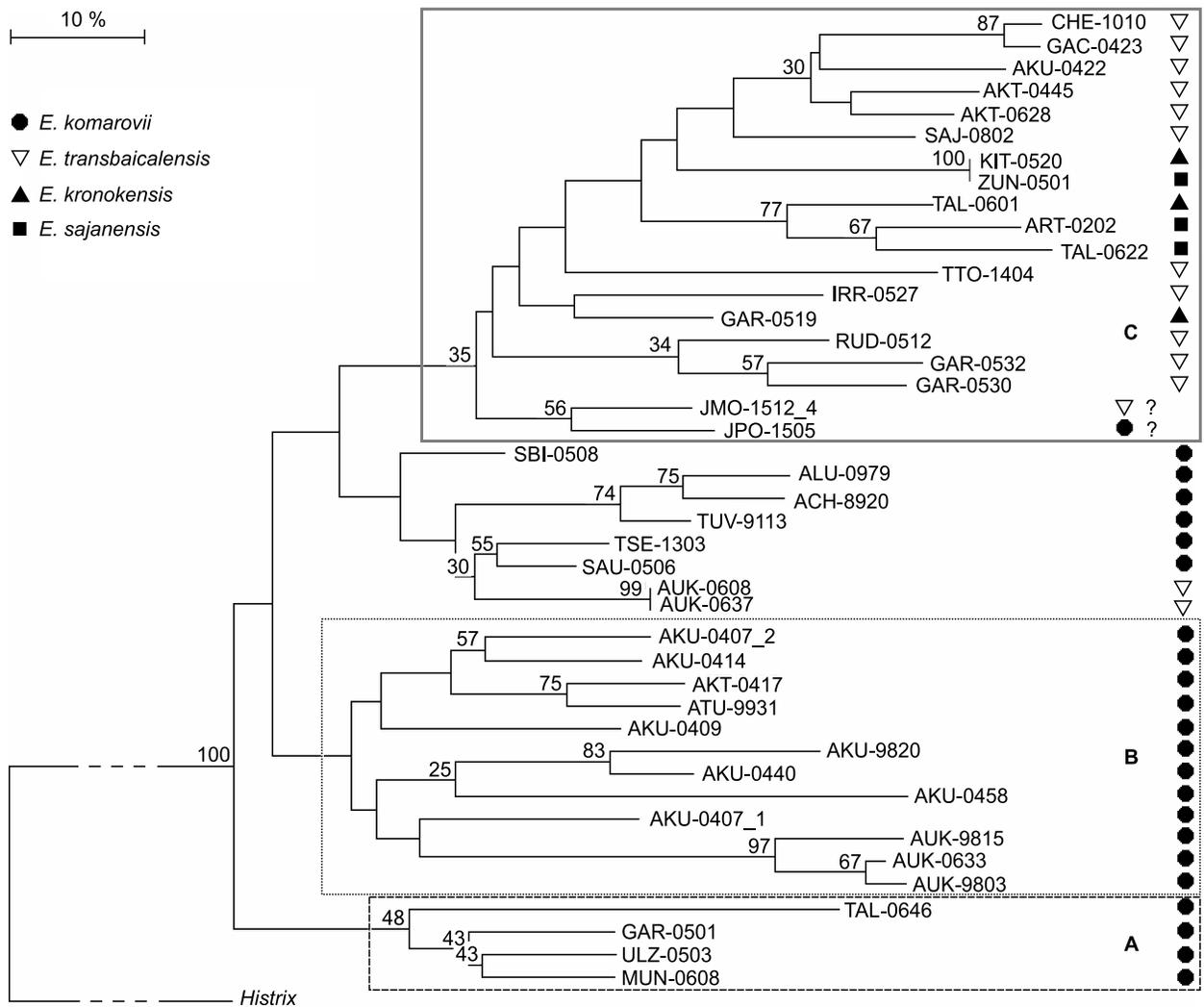


Рис. 1. ISSR-вариабельность образцов разных видов при использовании праймера с нуклеотидной последовательностью – (AC)<sub>8</sub>YG.

*Elymus komarovii* (1–22, 42) и *E. transbaicalensis* (23, 24, 27–29, 31–36, 38, 41, 43) в сравнении с выборочными образцами *E. sajanensis* (25, 30, 39) и *E. kronokensis* (26, 37, 40) и образцом из внешней группы *Histrich sibirica* (44).



**Рис. 2.** Консенсусная (по шести праймерам) NJ дендрограмма, построенная на основе данных по ISSR-спектрам *E. komarovii*, *E. transbaicalensis* и реперных видов *E. sajanensis* и *E. kronokensis* через программу TREECON v. 1.3b. В узлах указаны значения бутстреп поддержки. Шкала сверху – генетические расстояния по M. Nei, W.-H. Li (1979).

ем обмена генетическим материалом в результате гибридизации между видами при совместном произрастании с *E. komarovii* на территории плоскогорья Укок.

Согласно наблюдениям в природных популяциях высокогорного вида *E. sajanensis*, отмечено, что он морфологически сходен с *E. transbaicalensis*, отличаясь только морфометрическими признаками. Молекулярно-генетический анализ подтвердил данное наблюдение для популяции из ущелья Актру (Республика Алтай). На дендрограмме (клада C) эти образцы (AKT-0445 и AKT-0628) объединились в общий кластер, показывая тем самым генетическое сходство с образцами с Восточного Саяна. Кроме того, с этими образцами в общую кладу (C) попали образцы *E. sajanensis* из других точек Горного Алтая, что также подтверждает гипотезу о том, что *E. sajanensis* может быть одной из высокогорных форм более широко распространенного вида *E. transbaicalensis*.

Образцы *E. sajanensis* и *E. kronokensis* из общей популяции Горного Алтая (дол. р. Талдура) показали генетическое сходство, как и образцы из близко расположенных популяций Республики Бурятия (KIT-0520, ZUN-0501). При этом образцы *E. komarovii*, произрастающие в общих популяциях с *E. sajanensis* и *E. kronokensis*, показали обособленность. В связи с полученными данными есть основание полагать, что *E. sajanensis* является наиболее продвинутой веткой микроэволюционного преобразования *E. transbaicalensis*. При этом в каждой отдельной части ареала биотипы *E. sajanensis* филогенетически сходны с близко расположенными популяциями *E. transbaicalensis*, а в некоторых смешанных популяциях Южной Сибири являются своего рода генетическими двойниками *E. kronokensis*. Примечательно, что в этом кластере сгруппировались два образца из Якутии (JPO-1505, JMO-1512\_4), один из которых по морфологическим признакам соответствовал *E. komarovii*

(JPO-1505), а второй – *E. transbaicalensis* (JMO-1512). Интересным видится то, что при всех морфологических различиях эти образцы оказались генетически сходными, и для прояснения их взаи-

моотношений необходимо провести более глубокий анализ выборки образцов из Якутии с привлечением других генетических методов, таких как гибридизация и секвенирование ядерных генов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом результаты исследования показали сложный и неоднозначный характер филогенетических отношений между изучаемыми видами, их географическими расами, а также внутри локальных популяций. Согласно данным по морфологической и генетической изменчивости *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, можно сделать вывод о том, что виды не являются полностью обособленными и не всегда различимы морфологически. Использование разных ISSR-праймеров позволило выявить разные уровни сходства между видами, но консенсусная дендрограмма показала тенденцию к обособленности *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*. При этом последствия интрогрессивных процессов могут значительно повышать экологическую пластичность видов. Попадая в различные условия и становясь частью смешанных популяций, включающих родительские виды, такие интрогрессивные биотипы будут образовывать различные дивергентные линии. С точки зрения микроэволюции это может означать, что современные процессы гибридизации и интрогрессии могут привести не только к новым межвидовым формам, но и впоследствии к новым генетически изолированным видам.

Виды *E. kronokensis* и *E. sajanensis* в Южной Сибири представляют собой совокупность генетически изолированных популяций, каждая из которых может состоять из репродуктивно совместимых особей, но формально относящихся к разным видам. Характер репродуктивных отношений, в основе которых лежат механизмы генетической изоляции, чаще зависит от дистанции между локальными популяциями или местонахождениями разных видов. Именно поэтому более высокую совместимость показали биотипы формально разных видов, но собранные в близко расположенных

местах произрастания. Генетическое сходство *E. sajanensis* и *E. transbaicalensis* дает основание полагать, что *E. sajanensis* является наиболее продвинутой веткой микроэволюционного преобразования *E. transbaicalensis*. При этом в каждой отдельной части ареала биотипы *E. sajanensis* генетически сходны с биотипами *E. transbaicalensis* из близко расположенных популяций, а в некоторых смешанных популяциях Южной Сибири они – своего рода генетические двойники *E. kronokensis*. Считается, что *E. kronokensis*, описанный с Камчатки, широко распространен в Сибири и на Дальнем Востоке России. В разных природных популяциях часто отмечается его совместное произрастание с другими видами рода, что не могло не отразиться на генотипической структуре локальных популяций *E. kronokensis*. Особенности внутривидовой дифференциации *E. kronokensis* также нуждаются в более подробном изучении с привлечением комплекса методов экспериментальной ботаники (Кобозева и др., 2017). Именно поэтому считаем, что делать таксономические выводы и вносить коррективы в существующую систему таксонов (Цвелев, Пробатова, 2010) пока преждевременно.

В статье использовался материал Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ “Коллекция живых растений в открытом и закрытом грунте”, № USU 440534.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН “Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами” по проекту № АААА-А17-117012610051-5 и при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 18-04-01030.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В., Илюшко М.В., Саломон Б., Диас О., вон Ботмер Р. Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (Poaceae) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alaskanus* s. l. // Материалы 1 Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии” (26–28 нояб. 2002 г., Барнаул). Барнаул, 2002. С. 83–95. URL: <http://elibrary.asu.ru/xmlui/bitstream/handle/asu/408/read.7book?sequence=1&isAllowed=y>
- Агафонов А.В., Кобозева Е.В. Репродуктивная дифференциация *Elymus komarovii* (Poaceae) в связи с

- проблемой таксономической идентификации // Сб. науч. статей по материалам XV Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии” (23–26 мая 2016 г., Барнаул). Барнаул, 2016. С. 310–315. URL: <http://elibrary.asu.ru/xmlui/bitstream/handle/asu/3268/310-315.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- 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 [Электронный ресурс] // Сиб. бо-

- тан. вестн.: электрон. журн. 2007а. Т. 2, вып. 1. С. 17–25. URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>
- 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 [Электронный ресурс] // Сиб. ботан. вестн.: электрон. журн. 2007б. Т. 2, вып. 2. С. 33–42. URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i3.pdf>
- Герус Д.Е., Агафонов А.В.** Регистрация в природных популяциях и моделирование в эксперименте интрогрессивных процессов среди сибирских StH-геномных видов рода *Elymus* (Triticeae: Poaceae) // Материалы Всерос. конф. “Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXII века” (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). Петрозаводск, 2008. Ч. 3. С. 22–25.
- Кобозева Е.В., Агафонов А.В.** Репродуктивные отношения между таксонами азиатской части России *Elymus kronokensis* и *E. sajanensis*, близкими к северо-американскому комплексу *E. alaskanus* s. l. (Poaceae: Triticeae) // Материалы Международной конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада “Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы” (1–8 авг. 2016 г., Новосибирск). Новосибирск, 2016. С. 147–150.
- Кобозева Е.В., Олонова М.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В.** Полиморфизм и специфичность StY-геномных видов *Elymus gmelinii* и *E. pendulinus* (Triticeae, Poaceae) на территории Азиатской части России // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 2 (18) С. 45–55.
- Кобозева Е.В., Емцева М.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В.** Таксономическая специфичность дальневосточных видов *Elymus kamczadalarum*, *E. charkeviczii* s. l. и *E. kronokensis*, выявляемая с помощью ISSR-маркеров // Раст. мир Азиатской России. 2017. № 3 (27) С. 43–50.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С.** Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во флоре России // Комаровские чтения. Владивосток, 2010. Вып. 57. С. 5–102.
- Nei M., Li W.-H.** Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. of Nat. Acad. of Sciences of USA. 1979. V. 76, No. 10. P. 5269–5273.
- Van de Peer Y., Wachter R.D.** TREECON for Windows: A software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Computer Applications in Biosciences. 1994. V. 10, No. 5. P. 569–570.