



УДК 582.542.1+575.174.015.3+631.523

Генетические доказательства современной сетчатой микроэволюции в смешанных популяциях *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* (Poaceae) на Южном Урале

Е. В. Шабанова (Кобозева)^{1,2*}, С. В. Асбаганов^{1,3}, А. В. Агафонов^{1,4}

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

² E-mail: ekobozeva87@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6566-9325>

³ E-mail: cryonus@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7482-7495>

⁴ E-mail: agalex@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1403-5867>

* Автор для переписки

Ключевые слова: гибридизация, изменчивость, интрогрессия, репродуктивная изоляция, фертильность, ISSR.

Аннотация. В статье рассматриваются микроэволюционные взаимоотношения видов рода *Elymus*, распространенных на территории Южного Урала. Были поставлены задачи проследить генетические связи между видами *E. uralensis* и *E. viridiglumis*, описанных из близко расположенных местообитаний, а также оценить возможность интрогрессии *E. uralensis* с *E. mutabilis* и *E. caninus* при совместном произрастании. Для идентификации генотипов использовали ISSR-метод анализа ДНК. Применение шести ISSR-праймеров показало наличие множественной сетчатой микроэволюции в смешанных популяциях видов *Elymus* Южного Урала. В основе этого процесса лежит периодическая спонтанная гибридизация с последующими явлениями межвидовой интрогрессии. По признаку специфичности ISSR-профилей эндемичный вид *E. uralensis* не показал родства с сибирской группой видов *E. komarovii* – *E. transbaicalensis* – *E. margaritae*. Была поставлена задача выявить репродуктивную совместимость между видами *E. uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* Южного Урала, проследить динамику семенной фертильности и рекомбинации диагностических признаков у гибридов в поколениях F_1 – F_3 . В семи комбинациях скрещиваний были созданы гибриды F_1 , завязавшие выполненные зерновки. Этот факт свидетельствует об отсутствии строгой репродуктивной изоляции *E. uralensis* от других видов, произрастающих с ним совместно. Моделирование процесса интрогрессии в условиях эксперимента показало возможность стабилизации семенной фертильности гибридов в последующих поколениях. В результате гибридизации образовался набор рекомбинантных морфотипов, сочетающих признаки разных видов. На основании анализа расщепления гибридов по маркерным признакам можно предположить происхождение видов Южного Урала *E. uralensis* и *E. viridiglumis* с участием локальных предковых биотипов *E. caninus* и *E. mutabilis*.

Genetic evidence for modern reticulate microevolution in mixed populations of *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis*, and *E. caninus* (Poaceae) in the Southern Urals

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

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya St., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: fertility, hybridization, introgression, ISSR, reproductive isolation, variability.

Summary. The article considers microevolutionary relationships of *Elymus* species common in the Southern Urals. The objectives were to trace genetic links between *E. uralensis* and *E. viridiglumis* described from closely located habitats and to assess the possibility of introgression of *E. uralensis* with *E. mutabilis* and *E. caninus* during joint growth. ISSR DNA analysis was used to identify genotypes. The use of six ISSR primers showed the presence of multiple reticulate microevolutions in mixed populations of *Elymus* species in the Southern Urals. This process is based on periodic spontaneous hybridization with subsequent interspecific introgression. According to the specificity of ISSR profiles, the endemic species *E. uralensis* showed no relationship with the Siberian group of *E. komarovii* – *E. transbaicalensis* – *E. margaritae* species. The objective was to identify reproductive compatibility between the species *E. uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis*, and *E. caninus* of the Southern Urals, to trace the dynamics of seed fertility and recombination of diagnostic traits in hybrids in the F_1 – F_3 generations. In seven crossbreeding combinations, F_1 hybrids were created that produced full grains. This fact indicates the absence of strict reproductive isolation of *E. uralensis* from other species growing together with it. Modeling the introgression process under experimental conditions showed the possibility of stabilizing the seed fertility of hybrids in subsequent generations. As a result of hybridization, a set of recombinant morphotypes was formed that combined trait of different species. Based on the analysis of hybrid segregation by marker traits, it is possible to assume the origin of the species *E. uralensis* and *E. viridiglumis* of the Southern Urals with the participation of local ancestral biotypes *E. caninus* and *E. mutabilis*.

Введение

Виды рода *Elymus* L. имеют большой адаптивный потенциал, обусловленный рядом физиологических и генетических особенностей. К таким особенностям можно отнести образование большого количества пыльцы, которая созревает одновременно с женскими гаметофитами, отсутствие генетических систем самонесовместимости и полиплоидную природу генома, что обеспечивает гетерозиготность по большому числу признаков. Даже внутри одного вида встречается существенное морфологическое разнообразие, вызванное широкой нормой реакции и адаптации к различным условиям среды. Одной из причин существенной вариабельности видов послужила их способность к образованию множества межвидовых и межродовых гибридов, за счет возможности перекрестного опыления (факультативные самоопылители).

На территории Южного Урала в окрестностях пос. Новоабзаково были найдены четыре вида рода *Elymus* из пяти, указанных для всего Южного Урала (рис. 1). Сосредоточение большого числа видов на относительно небольшой территории обусловлено географическими и/или экологическими особенностями этого местонахождения. Поселок находится в долине реки Малый Кизил среди Уральских гор, в 30 км от Белорецка и 60 км от Магнитогорска, на юго-востоке Республики Башкортостан и является туристической зоной, куда могли заноситься и адаптироваться разные виды рода *Elymus*.

Вопрос генетического родства с сибирскими видами, имеющими морфологическое сходство, остается открытым. Особый интерес представ-

ляет эндемичный вид *Elymus uralensis* (Nevski) Tzvelev и его репродуктивные взаимоотношения с другими видами при совместном произрастании на узкой территории.

Elymus uralensis был описан как *Agropyrum uralense* Nevski по сборам И. М. Крашенинникова и О. Э. Кнорринга с хр. Ирндык – самого восточного хребта Южного Урала (Nevskiy, 1930). Далее вид был перенесен автором в восстановленный им род *Roegneria* C. Koch как *R. uralensis* (Nevski) Nevski (Nevskiy, 1934). Позднее Н. Н. Цвелевым (Tzvelev, 1971) виды *Roegneria* были возвращены в род *Elymus*. В состав *Elymus uralensis* s. l. на тот момент были включены пять подвидов, ранее существовавших как самостоятельные виды рода *Roegneria*. Приводим синонимику после перевода всех видов *Roegneria* в род *Elymus* (Tzvelev, 1973: 22):

«11. *E. uralensis* (Nevski) Tzvel. 1971, s. l.:

a. Subsp. *tianschanicus* (Drob.) Tzvel., comb. nov. (= *Agropyron tianschanicum* Drob. 1923, non *Elymus tianschanicus* Drob. 1925; = *Roegneria tianschanica* (Drob.) Nevski, 1934; = *Semeiostachys tianschanica* (Drob.) Drob. 1941; = *Elymus czilikensis* (Drob.) Tzvel. 1968, quoad pl.);

b. Subsp. *komarovii* (Nevski) Tzvel., comb. nov. (= *Agropyron komarovii* Nevski, 1932; = *Roegneria komarovii* (Nevski) Nevski, 1934; = *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. 1968);

c. Subsp. *prokudinii* (Sered.) Tzvel., comb. nov. (= *Roegneria prokudinii* Sered. 1965, Новости сист. высш. раст. 1965: 55; = *Elymus prokudinii* (Sered.) Tzvel. 1972);

d. Subsp. *viridiglumis* (Nevski) Tzvel. 1971 (= *Roegneria viridiglumis* Nevski, 1934; = *R. taigae* Nevski, 1934; = *Agropyron karkaralense* Roshev.

1936; = *Roegneria karkaralensis* (Roshev.) Filat. 1969, comb. invalid.);

e. Subsp. *uralensis* (= *Agropyron uralense* Nevski, 1930; = *Roegneria uralensis* (Nevski) Nevski, 1934)».

Номенклатурная обработка, при которой все четыре подвида были переведены в видовой ранг: *E. tianschanigenus* Czer. и *E. viridiglumis* (Nevski) Czer. (Cherepanov, 1981), *E. prokudinii* (Seredin) Tzvelev (Tzvelev, 1972) и *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev (Tzvelev, 1968), на наш взгляд, является наиболее реалистичной.

Из этих видов *E. tianschanigenus* на территории России не отмечен, а *E. prokudinii* распространен только на Кавказе. Поэтому, кроме *E. viridiglumis*, теоретически возможным родственным видом для *E. uralensis* остается сибирский *E. komarovii*, отсутствующий на Южном Урале. Сообщения о находках *E. uralensis* s. str. за пределами Южного Урала не имеют доказательных подтверждений. Ранее были указаны Н. Н. Цвелевым и Н. С. Пробатовой (Tzvelev, Probatoва, 2010) три географически отдаленных местообитания *E. viridiglumis* (Европейская часть: Двинско-Печорский р-н (юг Тиманского кряжа); Урал; Зап. Сибирь: Обско-Иртышский р-н), что наводит на мысль о формальном морфологическом, но не генетическом сходстве образцов из указанных районов. Так, наши предыдущие исследования показали, что особи из Горного Алтая, морфологически аутентичные *E. viridiglumis* (длина остей нижних цветковых чешуй до 15 мм), по электрофоретическим и репродуктивным характеристикам соответствуют остистым формам *E. mutabilis* (Agafonov, 2004).

Сравнительное изучение специфичности последовательностей малокопийного гена *GBSSI* показало принадлежность *E. caninus* (L.) L., *E. mutabilis*, *E. uralensis* и *E. viridiglumis* к **StH**-геномной группе (Agafonov et al., 2019). При этом субгеномы **St₂** образцов *E. uralensis* и *E. viridiglumis* из местонахождений, близких к классическому местообитанию, были расположены в пределах одного кластера, объединяющего большую часть российских видов *Elymus*, в то время как субгеномы **H₁** данной пары видов значительно отдалены друг от друга.

С целью выявления характера микроэволюционных взаимоотношений видов рода *Elymus*, произрастающих на территории Южного Урала, нами были поставлены следующие задачи: 1) с помощью ISSR-маркеров проследить микроэволюционные связи между *E. uralensis*

и *E. viridiglumis*, описанных из близко расположенных местообитаний, а также оценить возможность интрогрессии *E. uralensis* с *E. mutabilis* и *E. caninus* при совместном произрастании; 2) установить динамику семенной фертильности и рекомбинации диагностических признаков у искусственных гибридов в поколениях **F₁-F₃**.

Материалы и методы

Растительный материал *E. uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* был собран в Республике Башкортостан, в окрестностях пос. Новоабзаково, в составе смешанных популяций (табл. 1). Основные различительные признаки между изученными видами приведены в таблице 2. Для самоопыляющихся видов рода *Elymus* к единому биотипу относятся особи микропопуляций семейного типа, являющиеся потомками одной родительской особи. Понятие «морфотип» включает в себя совокупность особей с одинаковыми морфологическими признаками безотносительно к их генетическому родству. В ISSR-анализ было взято 24 особи, выращенные из природных семян восьми видов рода, из них четыре вида – из мест совместного произрастания на Южном Урале, и три сибирских, предположительно, близкородственных вида для сравнения: *E. komarovii*, *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev и *E. margaritae* A. V. Agaf., Kobozeva et B. Salomon. В качестве внешней группы (outgroup) был взят образец **StY**-геномного вида *E. pendulinus* (Nevski) Tzvelev из Хакасии (образец КНА-1321) (табл. 1). Последовательность процедур (выделение ДНК, ПЦР и электрофорез) проводили по описанной ранее методике с применением праймеров (табл. 3), успешно использованных для маркирования видов рода *Elymus* (Kobozeva et al., 2017). Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ TREECON version 1.3b (Van De Peer, De Wachter, 1994). Генетические дистанции рассчитывали согласно М. Nei, W.-H. Li (1979). Для построения дендрограмм применяли метод Neighbor-Joining (NJ) (Nei, 1987), расчет бутстреп-индексов проводили на 100 псевдорепликах.

Для изучения репродуктивной совместимости изучаемых видов нами была создана серия гибридных растений **F₁** между выборочными образцами из смешанных популяций (табл. 4). Было отобрано и выращено в условиях открытого грунта 13 подтвержденных гибридов в семи комбинациях скрещивания.

Таблица 1

Инвентарные номера и местонахождения образцов видов *Elymus* Южного Урала и Сибири

№	Код образца	Местонахождение
Виды Южного Урала (Респ. Башкортостан, Белорецкий р-н, окр. пос. Новоабзаково)*		
<i>E. uralensis</i>		
1	ABZ-1628_1 ABZ-1628_2	Березовое редколесье, 53°48'6.3" с. ш. Е 58°37'55.6" в. д., 497 м над ур. м.
2	ABZ-1631_1 ABZ-1631_2	Пересечение просек ЛЭП и канатной дороги у границы березового леса, 53°48'18.5" с. ш. 58°36'54.8" в. д., 603 м над ур. м.
3	UKU-1617_2u UKU-1617_4u UKU-1617_5u	Гора Куркак, сухой луг в смешанном лесу, 53°48'43.1" с. ш. 58°40'22.6" в. д., 618 м над ур. м.
<i>E. viridiglumis</i>		
4	UKU-1617_1v UKU-1618_1 UKU-1618_2 UKU-1618_3	Гора Куркак, сухой луг в смешанном лесу, 53°48'43.1" с. ш. 58°40'22.6" в. д., 618 м над ур. м.
<i>E. mutabilis</i>		
5	ABZ-1607_1 ABZ-1607_2	Турбаза «Абзаково», горный луг, 53°47'50.7" с. ш. 58°37'17.5" в. д., 546 м над ур. м.
6	ABZ-1665	Пересечение просек ЛЭП и канатной дороги, луговой фрагмент у границы березового леса, 53°48'14.6" с. ш. 58°36'49.7" в. д., 621 м над ур. м.
<i>E. caninus</i>		
7	UKU-1617_3c	Гора Куркак, сухой луг в смешанном лесу, 53°48'43.1" с. ш. 58°40'22.6" в. д., 618 м над ур. м.
8	UKU-1619_c	Гора Куркак, лесная тропа, 53°48'41.2" с. ш. 58°39'54.6" в. д., 745 м над ур. м.
Сибирские виды		
<i>E. komarovii</i>		
АСН-8920	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, 5 км на вост. по автотрассе от перевала Чике-Таман, лесная тропа от р. Б. Ильгумень, 50°38'29.2" с. ш. 86°22'6.9" в. д., 962 м над ур. м. (А. Агафонов)	
GAR-0501	Респ. Бурятия, Окинский о-н, автотрасса на пос. Орлик, галечник у р. Гарган, 52°5'56.8" с. ш. 100°23'0.3" в. д., 1610 м над ур. м. (А. Агафонов, Д. Герус)	
<i>E. transbaicalensis</i>		
AUK-0637	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл-горье Укок, р. Сарытас 1км выше места впадения в р. Жумалы, 49°33'27.3" с. ш. 87°58'19.7" в. д., 2120 м над ур. м. (А. Агафонов)	
GAC-0423	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, лев. бер. р. Катунь, галечник в пойме, 51°37'37" с. ш. 85°45'54.9" в. д., 341 м над ур. м. (А. Агафонов, Д. Герус)	
SHE-1045	Респ. Алтай, Чемальский р-н, окр. пос. Чемал, прав. бер. Катунь, скалистая тропа, 51°23'28.6" с. ш. 86°0'7.6" в. д., 391 м над ур. м. (А. Агафонов, Е. Кобозева)	
<i>E. margaritae</i>		
AUK-0650	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл. Укок, 80 м сев. автотрассы, каменистый луг в долине ручья, 49°30'25.1" с. ш. 88°5'0.7" в. д. 2438 м над ур. м. (А. Агафонов, В. Salomon)	
GUK-1009_1 GUK-1009_2	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, гора Красная, комплекс курумов и высокогорных лугов, 50°4'29.7" с. ш. 85°13'4.4" в. д., 2028 м над ур. м. (Д. Никонова, Е. Кобозева)	
<i>E. pendulinus</i>		
КНА-1321	Респ. Хакасия, Ширинский р-н, окр. пос. Ефремкино, дол р. Белый Июс, 54°27'5.57" с. ш. 89°27'33.49" в. д., 2028 м над ур. м. (М. Шурупова)	

Примеч.: * Авторы сборов: С. В. Асбаганов, А. В. Агафонов.

Все процедуры по созданию гибридов, оценке их семенной фертильности (СФ) в поколениях F_1 – F_3 и уровней репродуктивной совместимости биотипов (Cs) были выполнены, как описано ранее (Lu et al., 1990; Agafonov, Salomon,

2002). Отобранные биотипы для гибридизации были выращены из природных семян и прошли отбор на СФ не ниже 70 %. Эта процедура применялась нами ранее для исключения из гибридизации биотипов с нарушенными ре-

продуктивными свойствами (Agafonov, 2011). Кроме того, растения подбирали на основании различающихся морфологических признаков – опушения нижних цветковых чешуй (НЦЧ) и листовых пластинок (ЛП). Гибридные растения F_1 – F_3 выращивали в климокамере и на открытом коллекционном участке Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН) в полевые сезоны 2018–2022 гг. Гибридность растений F_1 была подтверждена при помощи ISSR-маркирования: гибридные растения, наряду с материнскими, имели видоспецифичные отцовские ISSR-ампликоны (Emtseva, Agafonov, 2018).

Семенную фертильность растений определяли как соотношение выполненных зерновок к числу цветков в колосе, выраженное в процентах. При этом репродуктивная способность гибридов, как некоторая интегральная величина C_s , реализуется на фенотипическом уровне через величину СФ на уровнях $\alpha 1$ (свободная рекомбинация) или $\alpha 2$ (ограниченная рекомбинация наследственного материала). При низкой фертильности процент не высчитывали, представляя СФ дробным числом – соотношением числа выполненных зерновок, к числу собранных колосьев.

Таблица 2

Основные различительные признаки видов *Elymus* при совместном произрастании на Южном Урале

Признаки	<i>E. uralensis</i>	<i>E. viridiglumis</i>	<i>E. caninus</i>	<i>E. mutabilis</i>
Стебли и влагалища нижних листьев	волосистые	гладкие	гладкие	гладкие
Верхние поверхности ЛП	густоволосистые	волосистые	голые или волосистые	волосистые или длинношиповатые
Нижние поверхности ЛП	коротковолосистые	голые, короткошиповатые	голые, короткошиповатые	голые, короткошиповатые
Колосья	плотные, прямостоячие	плотноватые, иногда слабонаклоненные	неплотные, слабонаклоненные	прямостоячие
Трихомы на НЦЧ	волосистые или длинношиповатые	отчетливо шиповатые,	голые и гладкие, редкошиповатые в верхней части	шиповатые
Ости НЦЧ	до 20 мм	до 25 мм	до 25 мм	до 6 мм

Таблица 3

Характеристика ISSR-праймеров, использованных для изучения образцов *Elymus*

Название праймера	Нуклеотидная последовательность 5'-3'	Температура отжига праймера, °С	Общее число бэндов	Число полиморфных бэндов	Процент полиморфных бэндов	Размер фрагментов ДНК, п. н.
17899В	(CA) ₆ GG	40	22	20	90,9	~300–1400
814	(CT) ₈ TG	56	30	30	100	200–2500
НВ12	(CAC) ₃ GC	51	52	52	100	580–2400
НВ14	(CTC) ₃ GC	51	35	34	97,14	750–2000
М2	(AC) ₈ Y*G	56	94	94	100	260–1400
М11	(CA) ₆ R**	51	68	68	100	370–2700

Примеч.: * Y = C или T; ** R = G или A.

Результаты и обсуждение

При сравнении ISSR-профилей, полученных с помощью шести праймеров (17899В, 814, М2, М11, НВ12, НВ14, табл. 3), был выявлен высокий полиморфизм (90,9–100,0 %) межмикросателлитных последовательностей ДНК у 24 образцов исследованных видов, включая образец из

внешней группы. Амплифицируемые фрагменты (299) варьировали в диапазоне от 200 до 2700 п. н. Наибольшее число ISSR-фрагментов (94 бенда) было получено при использовании праймера М2 (рис. 2). Наименее изменчивые профили были получены при использовании праймера 17899В – 20 ампликонов.

Таблица 4

Семенная фертильность гибридов F_1 с участием южно-уральского эндемичного вида *Elymus uralensis* и более широко распространенного *E. viridiglumis* в качестве материнских растений

Комбинация скрещивания		Растение 1	Растение 2
1	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1607	12 зерн / 5 кол	6 зерн / 8 кол
2	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1665	7 зерн / 5 кол	5 зерн / 6 кол
3	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-2u × <i>E. caninus</i> UKU-1613	8 зерн / 6 кол	12 зерн / 6 кол
4	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-2 × <i>E. caninus</i> UKU-1617-3c	1 зерн / 5 кол	2 зерн / 6 кол
5	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-4u × <i>E. viridiglumis</i> UKU-1618	4 зерн / 5 кол	–
6	<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. uralensis</i> ABZ-1634	5 зерн / 10 кол	5 зерн / 3 кол
7	<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. caninus</i> UKU-1613	28,4 %	36,0 %

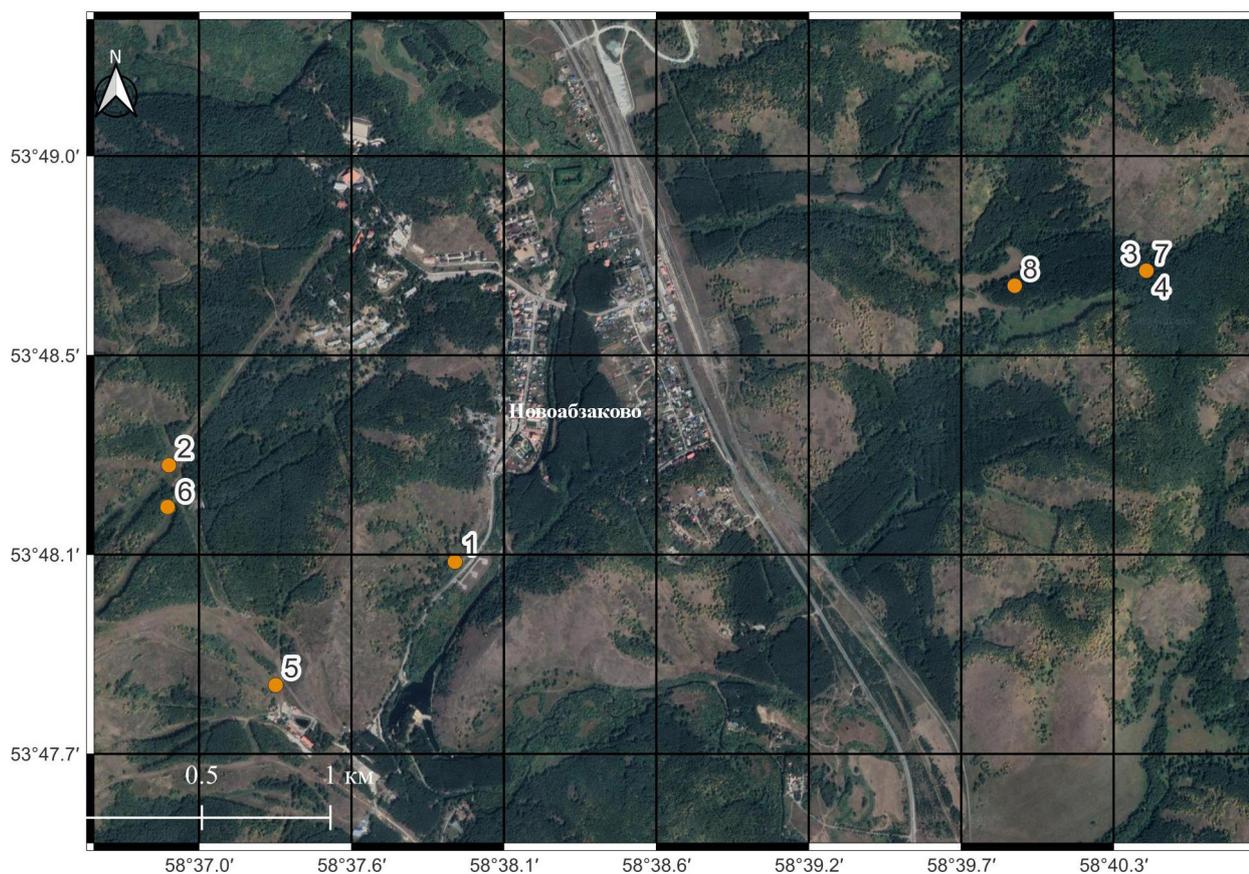


Рис. 1. Карта местонахождений видов и образцов *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* в пределах окрестностей пос. Новоабзаково (Белорецкий р-н, Респ. Башкортостан). Цифрами обозначены точки сбора образцов в соответствии с номерами в табл. 1.

На рисунке 3 показана консенсусная NJ-дендрограмма, построенная по данным полиморфизма ISSR-маркеров при использовании шести праймеров. На дендрограмме отчетливо проявились генетические дистанции между биотипами изучаемых видов в пределах Южного Урала, а также значительные различия между группой уральских и сибирских образцов. То есть в данной системе сравнения сибирский вид *E. komarovii* не входит в число близкородственных для *E. uralensis*.

Наиболее примечательные данные выявлены при рассмотрении дендрограмм, построенных по результатам использования конкретных праймеров. Во-первых, во всех вариантах амплификации выявились существенные различия между уральской и сибирской группами видов. Во-вторых, наибольшее «блуждание» по разным ветвям дендрограммы показали образцы *E. caninus* – от полного отделения от всех других видов (праймер НВ14) до включения в группу *E. komarovii* – *E. margaritae* (праймер

M11) или расположения между *E. uralensis* и парой *E. viridiglumis* – *E. mutabilis* (праймеры M2 и NB12). По результатам применения праймера 814 образцы *E. mutabilis* и *E. caninus* оказались равноудаленными от группы *E. uralensis* и *E. viridiglumis*. Такое распределение по составу общих и (или) различающихся ампликонов у южно-уральских образцов приводит к предположению множественной ретикулярной микроэволюции в условиях длительного совместного произрастания видов, заключающейся в периодической гибридизации и интрогрессии. Высокая мозаичность локальной приуроченности видов, а также короткий цикл смены поколений у самоопыляющихся видов *Elymus* не позволяют с уверенностью говорить о «видовой чистоте популяций». Реальный интрогрессант или межвидовой гибрид может обнаружиться на любой дистанции от родительских особей.

Для изучения репродуктивной совместимости исследованных видов нами была создана серия гибридных растений F_1 между выборочными образцами из смешанных популяций (табл. 4, рис. 4). Было отобрано и выращено в условиях открытого грунта 13 подтвержденных гибридов в семи комбинациях скрещивания.

Все исследованные растения были выращены до стадии созревания семян. В большинстве комбинаций скрещивания (кроме *E. viridiglumis* UKU-1618 × *E. caninus* UKU-1613) растения F_1 показали резкое снижение СФ, что свидетельствует о низкой репродуктивной совместимости гибридов с участием южно-уральского эндемичного вида *E. uralensis*. Тем не менее, у всех гибридных растений были обнаружены выполненные зерновки, от 4 зерновок с 5 колосьев (*E. uralensis* × *E. viridiglumis*) до 12 зерновок с 5 колосьев (*E. uralensis* × *E. mutabilis*, *E. uralensis* × *E. caninus*) (табл. 4), что может говорить о том, что этот вид не обособлен от других видов настолько, чтобы между ними не протекали рекомбинационные и (или) интрогрессивные процессы. В генетической основе таких процессов лежит близкое филогенетическое родство *E. uralensis* с *E. viridiglumis*, *E. mutabilis* и *E. caninus* и даже его возможное происхождение путем микроэволюционных событий с их участием. При этом одним из механизмов, ограничивающих скорость процессов интрогрессии, являются нарушения в микроспорогенезе, приводящие к стерильности пыльцы. Этот феномен отчетливее всего заметен по нераскрывшимся (нелопнувшим) пыльникам на цветущих растениях (рис. 3).

Несколько другая картина проявилась у двух гибридов F_1 *E. viridiglumis* UKU-1618 × *E. caninus* UKU-1613. В этой комбинации наблюдались высоко фертильные гибриды со значениями СФ 28,4 и 36,0 % даже в условиях климокамеры. Для дальнейшего прояснения взаимоотношений между видами во всех гибридных комбинациях были выращены выборки растений F_2 исходя из числа завязавшихся семян у растений F_1 . Данные по СФ и основным морфологическим характеристикам растений F_2 с участием *E. uralensis* приведены в таблице 5. Как видно из таблицы, у части растений F_2 отмечается увеличение СФ, что значительно повышает вероятность сохранения этих генетических линий и образования новых адаптивных комбинаций признаков от родительских видов. Более точные значения признаков «опушение НЦЧ» и «длина остей НЦЧ» у индивидуальных растений F_2 показаны в соответствующих выборках (табл. 1 и 2 приложения, см. на сайте журнала).

Наиболее важными явлениями при расщеплении в поколении F_2 следует назвать увеличение значений СФ, как тенденцию, с одной стороны, и значительный разброс в значениях СФ внутри выборок – с другой (табл. 5). Этим фактам есть простое объяснение с позиций случайного сочетания мужских и женских гамет у гибридов F_1 при самоопылении. Различный уровень нарушений в мейозе при образовании гамет из-за различий в геномной организации родительских генотипов обеспечивает вероятностный характер сбалансированности хромосомных наборов у зигот F_2 – от значительно нарушенных (нулевая фертильность) до близких к нормальному (относительно высокая фертильность). При этом отмечена взаимосвязь между числом открытых пыльников и значениями СФ растений. Одновременно мы наблюдаем в F_2 расщепление по всем морфологическим признакам, поскольку в гаметогенезе у растений F_1 продолжают функционировать механизмы рекомбинации при мейотических делениях.

Предположительно, все основные диагностические (качественные) признаки имеют характер наследования по моногенному или дигенному типу, но, как правило, при наличии дополнительных генов-модификаторов (Agafonov, 2007). К наиболее значимым признакам следует отнести укороченные ости НЦЧ (не более 4–5 мм) по типу *E. mutabilis* и волосистые с нижней стороны ЛП по типу *E. uralensis* (табл. 2). Для StH-геномных видов последний признак можно считать доста-

точно редким, встречающимся не более чем у пяти российских видов рода: *E. hyperarcticus* (Polun.) Tzvelev, *E. tsukushiensis* Honda, *E. amurensis*

(Drob.) Czer., *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev, *E. probatovae* Tzvelev (Tzvelev, Probatova, 2010).

Таблица 5

Значения СФ гибридных растений в комбинациях скрещиваний с участием генотипов *Elymus uralensis* в поколении F₂. Комбинации скрещивания пронумерованы в соответствии с таблицей 4. Номера растений, взятых в поколение F₃, отмечены **жирным шрифтом**

Комбинация скрещивания	№ раст.	СФ (%)	Комбинация скрещивания	№ раст.	СФ (%)
<i>E. uralensis</i> UKU-1617 × <i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 (5)	1#	15,2	<i>E. uralensis</i> UKU-1617 × <i>E. caninus</i> UKU-1613 (3)	21#	13,7
	2	7,5		22#	38,7
<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. uralensis</i> ABZ-1634 (6)	3#	1/4		23#	7,3
	4	2/3		24#	35,3
	5	5,1		25	4,7
	6#	7,0	26*	47,8	
	7	5,7	27*	64,9	
	8#	9,4	28*	28,8	
	9	26,1	29#	15,5	
	10	0	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1607 (1)	30	44,6
11	0	31		26,4	
<i>E. uralensis</i> UKU-1617 × <i>E. caninus</i> UKU-1613 (3)	12#	14/6		32*	14,5
	13	6/8		33*#	19,4
	14#	5,4		34*#	45,9
	15#	3,5		35*	2,7
	16	0		36*	6/3
	17	12/4		37	3,9
	18#	7/6		38*	7,2
	19#	17,8		39*	21,7
	20	70,7	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1665 (2)		

Примеч.: # – растения с коротковолосистыми нижними поверхностями ЛП (морфотип *Elymus uralensis*); * – растения с укороченными остями НЦЧ (морфотип *E. mutabilis*); дробью представлено соотношение числа выполненных семян к числу колосьев.

Более высокий уровень фертильности у гибридов *E. viridiglumis* UKU-1618 × *E. caninus* UKU-1613 позволил вырастить выборку растений F₂ численностью 20 особей и оценить морфологические и репродуктивные свойства отдельных растений (табл. 6 и табл. 2 приложения). Основным отличительным признаком *E. viridiglumis* от *E. caninus* является опушение волосками (длинными шипиками) на НЦЧ. Фенотипическое расщепление выборки F₂ по этому признаку показало наличие трех отчетливо идентифицируемых фенотипов НЦЧ: гладкие, короткошиповатые и волосистые. Такой тип расщепления позволяет предположить моногенное наследование признака опушения НЦЧ. Поскольку оба родительских биотипа имели волосистые сверху ЛП, то по этому признаку расщепление отсутствовало. Одновременно значения СФ индивидуальных растений выборки продемонстрировали высо-

кую репродуктивную совместимость родительских биотипов (стерильностью обладало только одно растение из 20-и, еще 4 особи характеризовались резко сниженной СФ). Из данного факта следует очевидный вывод, что *E. viridiglumis*, как таксон, может быть отнесен к одной из многочисленных разновидностей *E. caninus*.

Таким образом, по результатам анализа гибридов F₁ и F₂ можно сделать следующие выводы:

1) Наиболее критическим этапом в сохранении гибридной комбинации является поколение F₁, когда значения СФ чрезвычайно низки;

2) В выборках поколения F₂ наблюдается расщепление по изученным морфологическим признакам, присущим родительским биотипам (табл. 6). Здесь необходимо отметить сложности в количественной оценке признаков, считающихся диагностическими (длина остей НЦЧ,

выраженность трихом на НЦЧ, степень волосистости поверхностей ЛП). Поэтому в регистрации соотношения между конкретными фенотипами всегда присутствует доля субъективности;

3) Признак величины СФ в первом приближении на живых особях маркируется состоя-

нием пыльников, при этом можно достаточно определенно регистрировать четыре качественных состояния: полностью открытые, большей частью открытые, большей частью закрытые, полностью закрытые;

Таблица 6

Суммарные результаты расщепления признаков у гибридов *Elymus* в поколениях F_2 и F_3

Комбинация скрещивания	Признак	Проявление признака	Число растений	Всего растений
Поколение F_2				
<i>E. uralensis</i> × <i>E. mutabilis</i> обе комбинации (табл. 1 приложения)	Длина остей НЦЧ	1–2 мм	1	14
		2–3 мм	4	
		3–4 мм	1	
		5–6 мм	4	
		10–12 мм	2	
		15–18 мм	2	
<i>E. uralensis</i> × <i>E. caninus</i> (табл. 1 приложения)	Трихомы на НЦЧ	Трихомы в верхней трети	7	14
		Трихомы по всей поверхности	7	
<i>E. uralensis</i> UKU-1617_4u × <i>E. viridiglumis</i> UKU-1618	Опушение ЛП снизу	Мелкошиповатые	1	2
		Коротковолосистые	1	
<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. uralensis</i> ABZ-1634	Опушение ЛП снизу	Мелкошиповатые	6	9
		Коротковолосистые	3	
<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. caninus</i> UKU-1613 (табл. 2 приложения)	Трихомы на НЦЧ	Гладкие	4	20
		Короткошиповатые	9	
		Волосистые	7	
Поколение F_3				
<i>E. uralensis</i> UKU-1617 × <i>E. caninus</i> UKU-1613 (табл. 3 приложения)	Трихомы на НЦЧ	Редкошиповатые	3	16
		Коротковолосистые	8	
		Волосистые	5	
	Опушение ЛП сверху	Единичные волоски	1	
		Среднеопушенные	1	
		Густоволосистые	14	
	Опушение ЛП снизу	Голые	2	
		Шиповатые	4	
		Коротковолосистые	5	
		Редковолосистые	1	
<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1607 (табл. 4 приложения)	Трихомы на НЦЧ	Короткошиповатые	6	16
		Шиповатые	6	
		Густошиповатые	3	
		Волосистые	1	
	Длина остей НЦЧ	1–3 мм	3	
		3–5 мм	8	
		5–7 мм	2	
		7–9 мм	2	
		14–15 мм	1	
	Опушение ЛП сверху	Коротковолосистые	2	
Редковолосистые		1		
Густоволосистые		13		

Таблица 6 (окончание)

Комбинация скрещивания	Признак	Проявление признака	Число растений	Всего растений
<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1607 (табл. 4 приложения)	Опушение ЛП снизу	Голые	5	16
		Шиповатые	2	
		Коротковолосистые	3	
		Густоволосистые	6	
<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1665 (табл. 4 приложения)	Трихомы на НЦЧ	Короткошиповатые	3	9
		Шиповатые	3	
		Волосистые	3	
	Длина остей НЦЧ	1–3 мм	2	
		3–5 мм	2	
		7–9 мм	2	
		10–14 мм	3	
	Опушение ЛП сверху	Голые	1	
		Густоволосистые	8	
	Опушение ЛП снизу	Голые	7	
Коротковолосистые		2		

Таблица 7

Максимальные значения семенной фертильности гибридов F_1 – F_3 (%) и уровни половой совместимости (Cs) биотипов среди видов *Elymus uralensis*, *E. viridiglumis*, *E. mutabilis*, *E. caninus*

№ п/п	Комбинация скрещивания	N_{F_1}	F_1 (max.)	N_{F_2}	F_2 (max.)	N_{F_3}	F_3 (max.)	Уровень Cs
1	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1607	2	18/13	9	64,9	16	84,6	α2
2	<i>E. uralensis</i> ABZ-1634 × <i>E. mutabilis</i> ABZ-1665	2	12/11	5	21,7	9	30,4	α2
3	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-2u × <i>E. caninus</i> UKU-1613	2	20/12	14	70,7	16	67,5	α2
4	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-2 × <i>E. caninus</i> UKU-1617-3c	2	3/11	–	–	–	–	α2?
5	<i>E. uralensis</i> UKU-1617-4u × <i>E.</i> <i>viridiglumis</i> UKU-1618	1	4/5	2	15,2	–	–	α2
6	<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E.</i> <i>uralensis</i> ABZ-1634	2	10/13	9	26,1	–	–	α2
7	<i>E. viridiglumis</i> UKU-1618 × <i>E. caninus</i> UKU-1613	2	36,0	20	90,8	–	–	α1

Примеч.: N_{F_1} – N_{F_3} – число проанализированных растений в F_1 , F_2 и F_3 , соответственно;
Дробью представлено соотношение числа выполненных семян к числу колосьев, собранных с растений F_1 .

4) У части растений F_2 отмечается увеличение и стабилизация СФ в следующих поколениях, что значительно повышает вероятность сохранения этих генетических линий и образования новых адаптивных комбинаций признаков от родительских видов.

С целью проследить динамику СФ в поколении F_3 были выращены выборки растений в разных комбинациях скрещивания. В качестве

родительских биотипов были взяты растения с низкими и относительно высокими значениями СФ в поколении F_2 . Суммарные данные по максимальным величинам СФ в выборках F_1 – F_3 и уровням половой совместимости (Cs) биотипов среди изучаемых видов приведены в таблице 7. Отчетливо прослеживается тенденция к увеличению СФ от поколения F_1 к поколению F_3 . Самой высокой совместимостью на уровне α1

обладали гибриды между *E. viridiglumis* и *E. caninus*. Все остальные комбинации показали уровень $Cs = \alpha 2$.

Ниже приведены описания ключевых морфологических признаков и значения СФ (табл. 3 и 4 приложения) у растений в поколении F_3 . Совершенно очевидно, что такие малые выборки носят в основном оценочный характер, но в то же время в общих тенденциях заключается определенный биологический смысл. Так, по результатам анализа двух выборок F_3 в комбинации скрещивания *E. uralensis* × *E. caninus* (растения F_2 № 22 и 23) высшие и средние значения СФ были примерно одинаковы (табл. 3 приложения). Отмечены только более низкие значения СФ у двух растений выборки № 23. Главный вывод в отношении данной комбинации заключается в том, что все растения в двух выборках были в той или иной степени фертильны, а высшие значения

СФ (64,3 % и 67,5 %) приближались к норме обоих видов. При этом в обеих выборках F_3 отмечены различия в фенотипической выраженности (экспрессии) двух диагностических признаков (*E. uralensis* и *E. caninus* (волосистые нижние поверхности ЛП и шиповатые НЦЧ). Это может означать, что выбранные растения поколения F_2 были гетерозиготны по генам, контролирующим данные признаки, либо существует множественный аллелизм в каждом из доминантных локусов. Более того, нельзя исключить и существование многолокусности, а также наличие генов-модификаторов, влияющих на экспрессивность многих признаков у видов рода *Elymus* (Agafonov, 2007). С микроэволюционной точки зрения подтвердилось предположение о возможности одноступенчатого обмена наследственным материалом между данными видами.

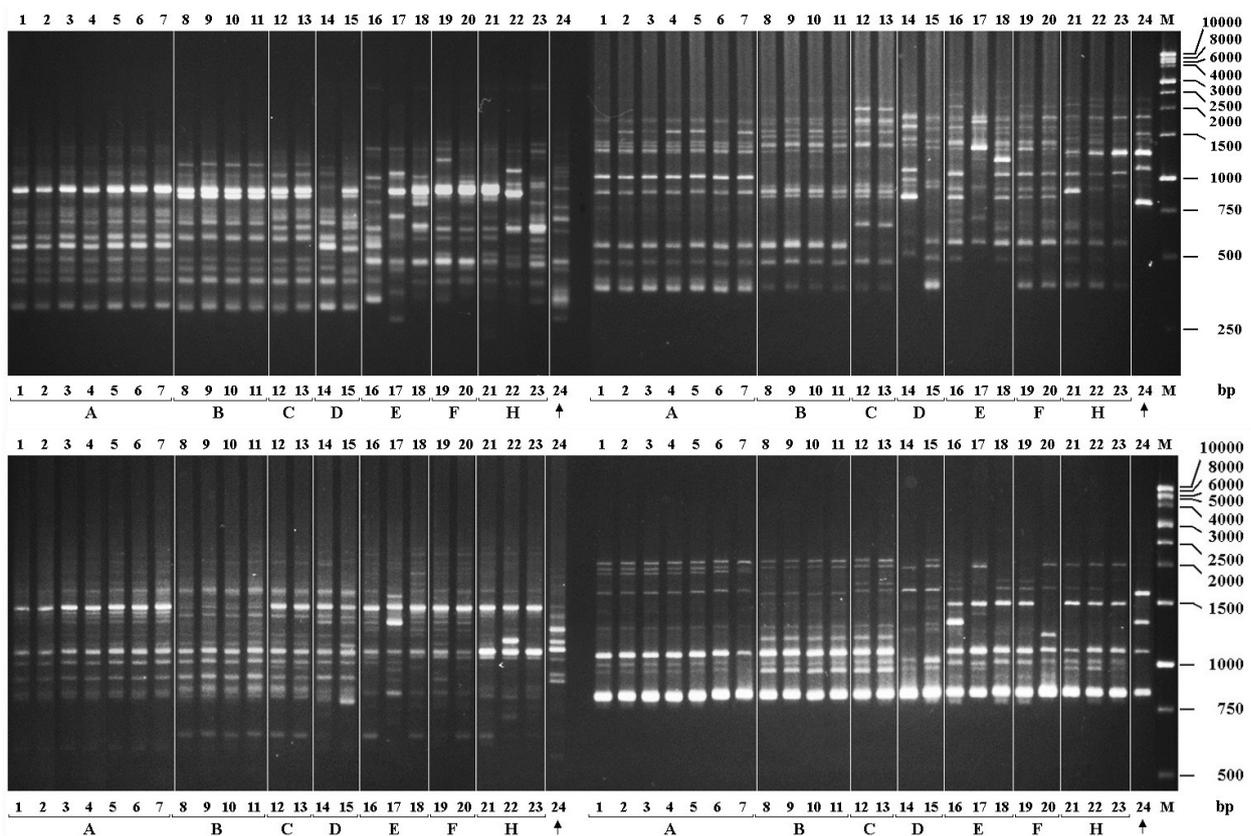


Рис. 2. ISSR-вариабельность *Elymus uralensis* (A), *E. viridiglumis* (B), *E. mutabilis* (C), *E. caninus* (D) и видов внешней группы *E. margaritae* (E), *E. komarovii* (F), *E. transbaicalensis* (H) при использовании праймеров M2 (вверху слева), M11 (вверху справа), HB12 (внизу слева) и HB14 (внизу справа). Нумерация образцов приведена согласно табл. 1: 01 – ural ABZ-1628_1; 02 – ural ABZ-1628_2; 03 – ural ABZ-1631_1; 04 – ural ABZ-1631_2; 05 – ural UKU-1617_5u; 06 – ural UKU-1617_2u; 07 – ural UKU-1617_4u; 08 – viridi UKU-1617_1v; 09 – viridi UKU-1618_1; 10 – viridi UKU-1618_2; 11 – viridi UKU-1618_3; 12 – mutab ABZ-1607_1; 13 – mutab ABZ-1607_2; 14 – canin UKU-1617_3c; 15 – canin UKU-1619_c; 16 – marg AUK-0650_1; 17 – marg GUK-1009_1; 18 – marg GUK-1009_2; 19 – komar ACH-8920; 20 – komar GAR-0501; 21 – trans AUK-0637; 22 – trans GAC-0423; 23 – trans CHE-1045; 24 – pend KHA-1322.

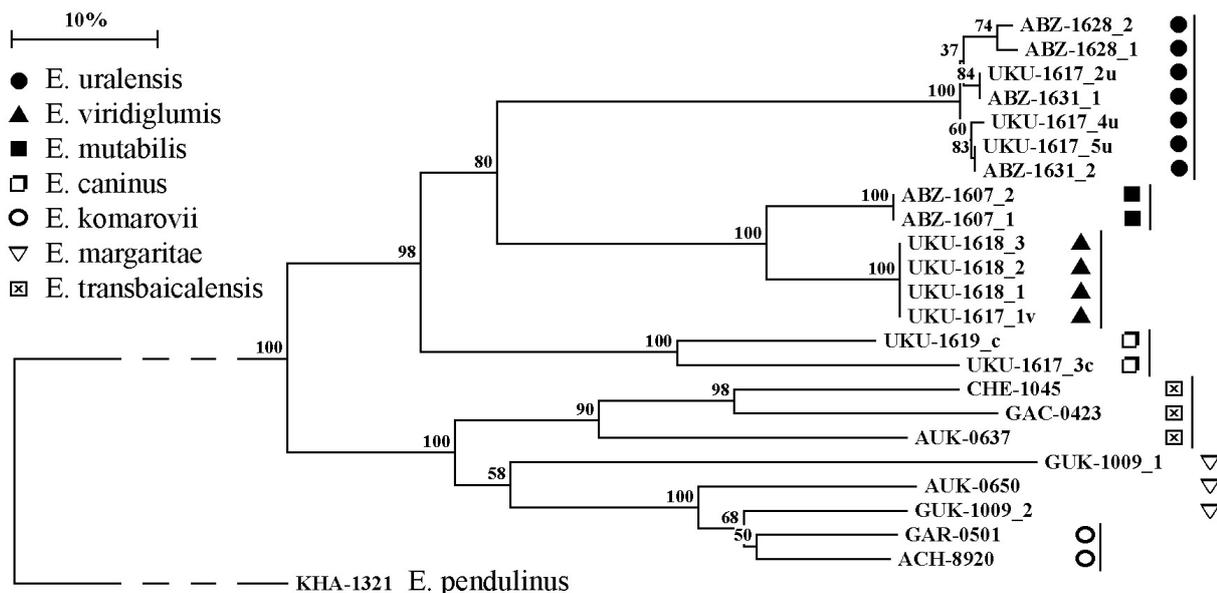


Рис. 3. Консенсусная NJ-дендрогрaмма со значениями бутстрeп-поддержки, построенная по результатам использования шести ISSR-праймеров.

Аналогичные результаты получены при изучении выборок F_3 в комбинациях скрещивания *E. uralensis* с двумя биотипами *E. mutabilis* ABZ-1607 и ABZ-1665 (табл. 4 приложения). Очевидно, что все четыре биотипа F_2 (растения № 33, 34, 35, 36, табл. 5), взятые для выращивания выборок F_3 , были гетерозиготны по признакам опушения НЦЧ, а также верхней и нижней поверхности ЛП. Вместе с тем, кроме ожидаемых морфотипов, в выборках были обнаружены особи с признаками, которые, вероятнее всего, появились вследствие спонтанного опыления другими морфотипами с последующим расщеплением по фенотипам. Это прежде всего касается признака длинных остей НЦЧ в выборках от особей № 34, 35 и 36, а также голых ЛП у растения F_3 № 1 выборки от особи F_2 № 36. Закономерно, что средние значения СФ в выборках F_3 были выше максимальных значений СФ в выборках F_2 . Самым низкофертильным было растение № 5 выборки от особи № 34, у которого обнаружена только одна зерновка, что практически соответствует полной стерильности. Все остальные растения выборок F_3 имеют все шансы для воспроизводства в следующих поколениях и дальнейшего закрепления разных сочетаний признаков.

В результате мы имеем в поколении F_3 как типичные морфотипы исходных видов *E. uralensis* и *E. mutabilis*, так и рекомбинантные особи с разными уровнями экспрессии различительных признаков. Наиболее примечательными мож-

но назвать особи с короткими остями НЦЧ и одновременно с опушенными нижними поверхностями ЛП. Последний признак нами рассматривается как редкий среди видов *Elymus*, но диагностический для *E. uralensis*.

Для оценки морфологических характеристик и динамики СФ были выращены выборки F_3 в комбинациях скрещивания между *E. uralensis* и *E. viridiglumis* из семян растений № 1, 6 и 8 поколения F_2 (табл. 5). Значения СФ в выборке из 11 растений в F_2 были несколько ниже, чем в комбинациях *E. uralensis* × *E. caninus* и *E. uralensis* × *E. mutabilis*. К сожалению, растения трех выборок F_3 не достигли стадии созревания семян по внешним причинам, поэтому были зафиксированы только особенности ключевых морфологических признаков и состояние пыльников (открытые (лопнувшие пыльники) или закрытые) у цветущих колосьев. Этот признак является маркирующим при оценке репродуктивных свойств растений. Фрагменты цветущих колосьев некоторых растений F_3 показаны на рисунке 5.

Из данных о характере расщепления в F_3 у растений трех выборок от особей № 1, 6 и 8 между *E. uralensis* и *E. viridiglumis* были сделаны следующие выводы:

1. Все три исходных растения F_2 были гетерозиготными по признакам опушения ЛП и влагалищ нижних листьев, а также некоторые из цветков F_2 были спонтанно опылены одним из биотипов с короткими остями НЦЧ, произ-

раставшим в пределах открытой делянки. Такие события являются следствием нарушений в образовании собственной пыльцы у относительно отдаленных гибридов. Именно поэтому в выборках поколения F_3 нами отмечены особи с признаком укороченных остей НЦЧ, отсутствующим у родительских видов.

2. Открытых пыльников у цветущих растений поколения F_3 было значительно меньше,

чем в других комбинациях скрещивания, тем не менее наличие у некоторых особей открытых пыльников свидетельствует о потенциальной возможности стабилизации семенной репродукции у рекомбинантов, т. е. о межвидовой интрогрессии.

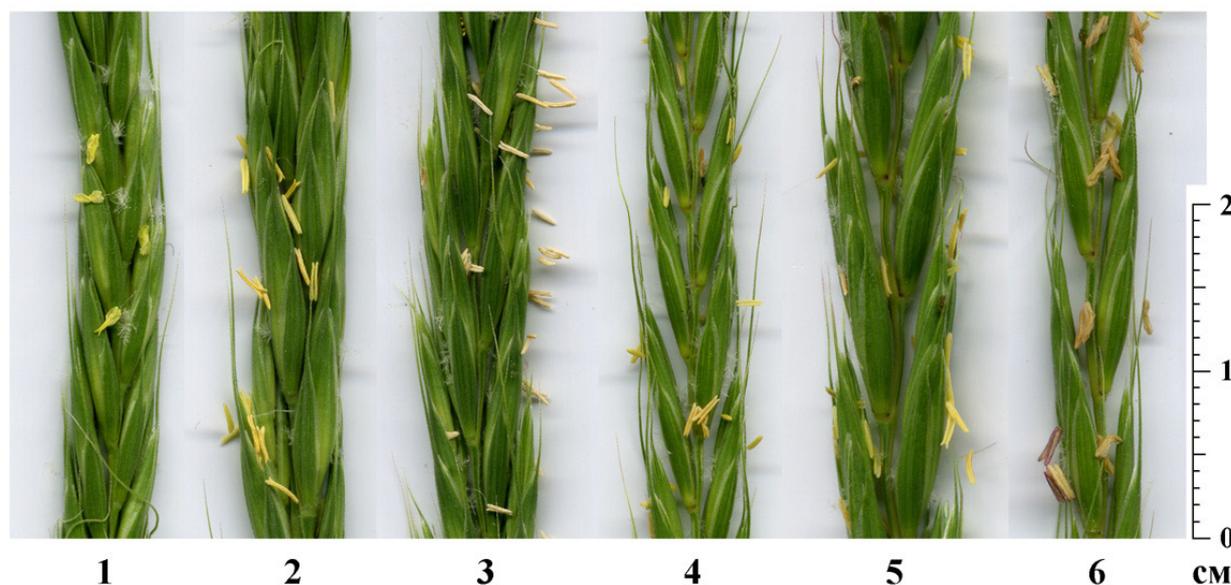


Рис. 4. Фрагменты цветущих колосьев образца *Elymus uralensis* ABZ-1631 (1) и межвидовых гибридов F_1 : (2) uralen UKU-1617 × viridi UKU-1618; (3) viridi UKU-1618 × uralen UKU-1617; (4) uralen UKU-1617 × canin UKU-1613; (5) uralen ABZ-1634 × mutab ABZ-1665; (6) viridi UKU-1618 × canin UKU-1613. Показаны открытые пыльники у родительского биотипа *E. uralensis* (1) и у межвидового гибрида (6), у всех межвидовых гибридов с участием *E. uralensis* пыльники преимущественно закрыты (2–5).

Заключение

В результате спонтанной межвидовой гибридизации, протекающей с незначительной частотой при длительном совместном произрастании двух или нескольких видов рода *Elymus*, можно наблюдать явления сетчатой микроэволюции, в результате которых образуется множество биотипов, сочетающих признаки разных родительских видов. Дальнейшая судьба таких морфологически отклоняющихся форм зависит от множества внутренних (наследственных) и внешних факторов. Но в целом даже единичные акты интрогрессии могут способствовать повышению экологической пластичности одного из исходных видов. В условиях самоопыления такие интрогрессивные биотипы репродуцируют в поколениях совокупность дивергентных ли-

ний, становясь частью гетерогенных популяций, включающих родительские виды.

Если следовать представлениям Н. И. Вавилова в отношении ВИДА КАК СИСТЕМЫ (Vavilov, 1931), любая из таких форм, а точнее рекомбинантных биотипов, может дать начало новой линии и даже новому виду через смену поколений и естественный отбор. Но главными условиями становления вида как новой единицы эволюции становятся два фактора – это численность особей, обеспечивающая его существование, и, как минимум, определенный постоянный ареал, на котором происходит смена поколений.

По свидетельству С. А. Невского, автора первоначального описания *E. uralensis* в комбинации *Agropyrum uralense* Nevski, «просмотр гербариев Главного Ботанического Сада и Ботанического Музея Академии Наук не дал но-

вых местонахождений, и за *Agropyrum uralense* мы пока должны признать ограниченный ареал. Материал, послуживший для описания, является весьма однородным. Все характерные признаки проявляют устойчивость и взаимную корреляцию» (Nevskiy, 1930: 90). И далее: «Очень своеобразным признаком является интенсивная волосистость листьев, влагалищ и стеблей под узлами, придающая растению вид уже, на первый взгляд, совершенно отличный от прочих близких представителей рода *Agropyrum*. Этот

признак выдержан почти у всех имевшихся в моем распоряжении экземпляров, и **лишь 3 из них при листьях, опушенных б.-м. нормально имели влагалища и стебли голые**» (Nevskiy, 1930: 90, выделено нами – А. А.). В этом наблюдении кроется возможная причина отмеченной автором видовой неоднородности (полиморфизма), а именно, последствия межвидовой интрогрессии, поскольку опушение листовых влагалищ является одним из характерных признаков современного *E. uralensis*.

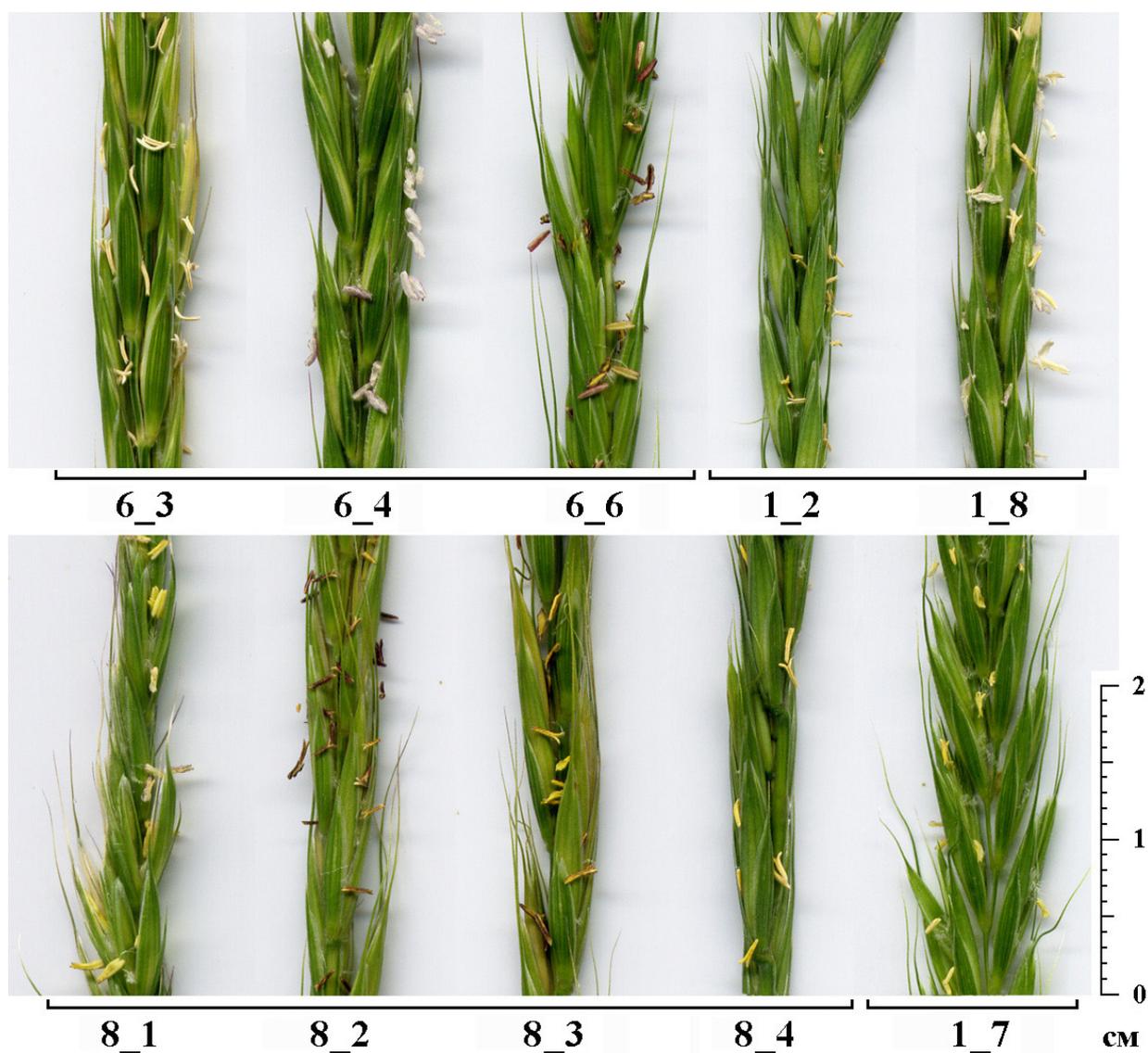


Рис. 5. Фрагменты цветущих колосьев у растений F_3 в выборках гибридов *Elymus uralensis* UKU-1617 × *E. viridiglumis* UKU-1618 (5) и *E. viridiglumis* UKU-1618 × *E. uralensis* ABZ-1634 (6). Первой цифрой обозначены номера особей F_2 в табл. 4, второй цифрой указаны номера растений в выборке F_3 .

Наиболее вероятным предком *E. uralensis* может выступать *E. caninus* как вид с широким ареалом и значительным полиморфизмом в пределах Евразии. Так, по результатам секвенирования ядерного гена *GBSS1* (Agafonov et al., 2019) наиболее близкими к *E. uralensis* по субгеному H_1 выявлены соответствующие клоны всех образцов *E. caninus*. Именно этот вид составляет наибольшую численность в местообитаниях исследуемых образцов *E. uralensis*.

Примечательно, что более 40 лет назад наши результаты во многом предвосхитил ведущий агролог СССР Н. Н. Цвелев: «Как и большинство других уральских эндемов, *E. uralensis* s. l., несомненно, имеет гибридное происхождение, скорее всего *E. caninus* (L.) L. × *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., причем subsр. *uralensis*, по-видимому, сформировался из популяций subsр. *viridiglumis* под влиянием значительной аридизации климата Южн. Урала уже в голоцене» (Tzvelev, 1971: 63). Остается один вопрос: близость *E. uralensis* к *E. caninus* – это первичное происхождение узкоэндемичного *E. uralensis* от полиморфного вида с широким ареалом *E. caninus* или следствие вторичных интрогрессивных процессов? На этот вопрос однозначного ответа пока нет. Такой же вопрос по сути можно поставить в отношении другого возможного предка для *E. uralensis* – это также широко распространенный в Евразии полиморфный вид *E. mutabilis*. По результатам анализа расщепления в поколении F_2 в комбинации скрещивания *E. uralensis* × *E. mutabilis* (ABZ-1634 × ABZ-1607) получены самые высокие значения СФ из всех гибридов – от 14,5 % до 64,9 % (табл. 5). При этом большая часть особей обладала укороченными остями НЦЧ, что может объясняться незначительной численностью выборки. Но в целом были отмечены все сочета-

ния морфологических признаков родительских биотипов, что также не противоречит гипотезе происхождения *E. uralensis* при участии локальных генотипов *E. mutabilis*. В комбинации скрещивания *E. uralensis* с участием другого биотипа *E. mutabilis* (ABZ-1634 × ABZ-1665) значения СФ были гораздо ниже – от 6 зерновок с 3 колосьев до 21,7 %, что также следует оценить, как высокие с точки зрения микроэволюционной взаимосвязи. Примерно на таком же уровне отмечена СФ в комбинации *E. viridiglumis* × *E. uralensis* (UKU-1618 × ABZ-1634).

Таким образом, анализ вариабельности ISSR-маркеров и значений СФ у гибридов в разных комбинациях подтверждает прохождение процессов сетчатой микроэволюции в смешанных популяциях четырех видов *Elymus* на Южном Урале. Поэтому в пределах этой территории можно предположить происхождение двух видов *E. uralensis* и *E. viridiglumis* с участием локальных предков *E. caninus* и *E. mutabilis*. При этом интрогрессия основного различительного признака (гладкие – длинношиповатые НЦЧ) может проходить в любой точке совместного произрастания двух последних видов. Именно поэтому морфотипы, соответствующие *E. viridiglumis*, часто обнаруживаются во многих местообитаниях, в отличие от *E. uralensis*, имеющего узколокальный ареал.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 23-24-00260, <https://rscf.ru/project/23-24-00260>. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсных научных коллекций ЦСБС СО РАН УНУ № USU 440534 и № USU 440537 (NS, NSK).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Agafonov A. V. 2004. Intraspecific structure and reproductive relationships between *Elymus mutabilis* and *E. transbaicalensis* (Poaceae) in Southern Siberia from the viewpoint of taxonomical genetics. *Russ. J. Genet.* 40, 11: 1229–1238. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000048665.40740.2c
- Agafonov A. V. 2007. Differentiation of the genus *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) in the Asiatic part of Russia in the view of taxonomical genetics. *Sibirskiy botanicheskiy vestnik: elektronnyy zhurnal [Siberian botanical herald: electronical journal]* 2, 1: 5–15. [In Russian] (Агафонов А. В. Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал, 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5–15). URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>.
- Agafonov A. V. 2011. General structure of the recombination genepool of *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) according to data of crossability and estimation of heritability of some morphological characteristics that are used in taxonomy. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 2: 61–70. [In Russian] (Агафонов А. В. Общая структура рекомбинационного генопула *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оцен-

ки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии // Растительный мир Азиатской России, 2011. № 2. С. 61–70).

Agafonov A. V., Asbaganov S. V., Shabanova (Kobozeva) E. V., Morozov I. V., Bondar A. A. 2019. Genome constitution and differentiation of subgenomes in Siberian and Far Eastern endemic species of the genus *Elymus* (Poaceae) according to the sequencing of the nuclear gene *waxy*. *Vavilovskiy Zhurnal Genetiki i Seleksii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding] 23, 7: 817–826. [In Russian] (**Агафонов А. В., Асбаганов С. В., Шабанова (Кобозева) Е. В., Морозов И. В., Бондарь А. А.** Геномная конституция и дифференциация субгеномов эндемичных сибирских и дальневосточных видов рода *Elymus* (Poaceae) по данным секвенирования ядерного гена *waxy* // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2019. Т. 23, № 7. С. 817–826). DOI: 10.18699/VJ19.555

Agafonov A. V., Salomon B. 2002. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia. In: P. Hernández et al. (ed.). *Triticeae IV*. Spain, Sevilla: Consejería de Agricultura y Pesca. Pp. 37–41.

Cherepanov S. K. 1981. *Sosudistyye rasteniya SSSR* [Vascular plants of the USSR]. Leningrad: Nauka. 510 pp. [In Russian] (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.).

Emtseva M. V., Agafonov A. V. 2018. Identification of artificial interspecific hybrids in the genus *Elymus* (Poaceae) by using ISSR markers. *Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. BIO Web of Conferences* 11: 00011. DOI: 10.1051/bioconf/20181100011

Kobozeva E. V., Emtseva M. V., Asbaganov S. V., Agafonov A. V. 2017. Taxonomical specificity among species from the Russian far east *Elymus kamczadalarum*, *E. charkeviczii* s. l. and *E. kronokensis* revealed by ISSR-markers. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii* [Plant Life of Asian Russia] 3, 27: 43–50. [In Russian] (**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 // Растительный мир Азиатской России, 2017. № 3(27). С. 43–50). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2017-3(43-50)

Lu B.-R., Salomon B., Bothmer R. von. 1990. Cytogenetic studies of progeny from the intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale*. *Genome* 33: 425–432.

Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. N. Y.: Columbia Univ. Press. 512 pp.

Nei M., Li W.-H. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 76(10): 5269–5273.

Nevskiy S. A. 1930. About a new species of the *Agropyron* Gaertn. genus. *Izvestiya Glavnogo botanicheskogo sada SSSR* [Proceedings of the Main Botanical Garden of the USSR] 29, 1: 89–91. [In Russian] (**Невский С. А.** О новом виде рода *Agropyron* Gaertn. // Известия Главного ботанического сада СССР, 1930. Т. 29, вып. 1. С. 89–91).

Nevskiy S. A. 1934. *Hordeae* Benth. In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 2. Leningrad: Izd-vo AN SSSR. Pp. 590–728. [In Russian] (**Невский С. А.** Колена XIV. Ячменеые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. С. 590–728).

Peer Van de Y., Wachter R. D. 1994. TREECON for Windows: A software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment. *Comput. Appl. Biosci.* 10: 569–570.

Tzvelev N. N. 1968. *Elymus* L. In: *Rasteniya Tsentralnoy Azii. Materialy Botanicheskogo instituta AN SSSR* [Plants of Central Asia. Proceedings of the Botanical institute of the USSR]. Iss. 4. Leningrad: Nauka. Pp. 210–223. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Материалы Ботанического института АН СССР. Вып. 4. Л.: Наука, 1968. С. 210–223).

Tzvelev N. N. 1971. Notes on some genera of grasses of the flora of USSR. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 8: 57–82. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** Заметки о некоторых родах злаков флоры СССР // Новости сист. высш. раст., 1971. Т. 8. С. 57–82).

Tzvelev N. N. 1972. New taxa of the grasses (Poaceae) of the flora of USSR. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 9: 55–64. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** Новые таксоны злаков (Poaceae) флоры СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. Т. 9. С. 55–64).

Tzvelev N. N. 1973. The review of the species of the tribe *Triticeae* Dum. of the cereals family. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 10: 19–60. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (Poaceae) во флоре СССР // Новости сист. высш. раст., 1973. Т. 10. С. 19–60).

Tzvelev N. N., Probatova N. S. 2010. Genera *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski and *Leymus* Hochst. (Poaceae: *Triticeae*) in Russian flora. *Komarovskiye chteniya* [V. L. Komarov Memorial Lectures] 57: 5–102. [In Russian] (**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. Вып. 57. Владивосток: Дальнаука, 2010. С. 5–102).

Vavilov N. I. 1931. The Linnean species as a system. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* [Proceedings of applied botany, genetics and breeding] 26, 3: 109–134. [In Russian] (**Вавилов Н. И.** Линнеевский вид как система // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1931. Т. 26, вып. 3. С. 109–134).