

УДК 582.582.4+575.86+57.088.1

Интрогрессивно-межвидовой комплекс *Musa basjoo sensu lato*: результаты изучения генетического разнообразия методами молекулярной филогении

Е. М. Арнаутова¹, Н. Н. Носов^{1*}, А. И. Шмаков², А. В. Родионов^{1,3}

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия.
E-mails: arnaoutova@mail.ru, nnosov2004@mail.ru*

² Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия. E-mail: bot@asu.ru

³ Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., д. 7–9,
г. Санкт-Петербург, 199034, Россия

* Автор для переписки

Ключевые слова: гибридизация, молекулярно-филогенетический анализ, barcoding, *Musa*, ITS, trnL–trnF.

Аннотация. В этой статье мы сравниваем филогенетическое положение различных образцов японского банана (*Musa basjoo*), происходящих из оранжерей Ботанического сада БИН РАН и из городского сада Киото, с помощью анализа маркерных последовательностей ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 и trnL–trnF. Образцы *M. basjoo*, выращиваемые в Ботаническом саду Петра Великого, происходят из Китая и имеют некоторые морфологические отличия от типичных японских. Кроме того, в наше исследование были добавлены нуклеотидные последовательности видов рода из международной базы данных GenBank. По результатам анализа последовательностей ITS образцы *M. basjoo* формируют единую кладу с *M. itinerans* и *M. tonkinensis*, соответствующую подсекции в секции *Musa*. При этом *M. basjoo* из Ботанического сада БИН РАН отличается по первичной последовательности ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 от японского, образуя кладу, невысоко поддерживаемую с *M. tonkinensis*. Два образца *M. basjoo*, собранные в Китае, чьи последовательности взяты из базы данных, попадают в отдельную субкладу внутри клады *M. basjoo*, возможно, являясь и особым видом из этой группы родства. По хлоропластным последовательностям trnL–trnF большинство образцов *M. basjoo* также попадают в единую кладу с *M. itinerans*. Однако один образец *M. basjoo* из базы данных GenBank монофилетичен с *M. acuminata* и принадлежит к другой кладе. Отмечено, что группа родства *M. basjoo* представляет собой сложный гибридный комплекс, в котором имеются растения, различающиеся по составу материнского генома.

Introgressive-interspecies complex *Musa basjoo sensu lato*: results of genetic diversity research by molecular phylogeny methods

Е. М. Arnautova¹, N. N. Nosov^{1*}, A. I. Shmakov², A. V. Rodionov^{1,3}

¹ Komarov Botanical Institute of the RAS, Professor Popov street, 2, St. Petersburg, 197376, Russian Federation

² Altai State University, Lenina pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

³ St. Petersburg State University, Universitetskaya quay, 7–9, St. Petersburg, 199034, Russian Federation

Keywords: barcoding, hybridization, ITS, molecular phylogenetic analysis, *Musa*, trnL–trnF.

Summary. In this article, we compare the phylogenetic position of various specimens of the Japanese banana (*Musa basjoo*) originating from the greenhouses of the St. Petersburg Botanical Garden of Peter the Great and from the Kyoto Garden using the analysis of marker sequences ITS1–5.8S rRNA–ITS2 and trnL–trnF. Samples of *M. basjoo* grown in the Peter the Great Botanical Garden originate from China and have some morphological differences from typical Japanese ones. In addition, we used sequences from the international GenBank database. According to the results of the analysis of ITS sequences, the *M. basjoo* samples form a single clade with *M. itinerans* and *M. tonkinensis*, possibly corresponding to the subsection in the section *Musa*. At the same time, *M. basjoo* from Peter the Great Botanical Garden differs in the primary sequence of the ITS1–5.8S rRNA–ITS2 from Japanese one forming a lowly supported clade with *M. tonkinensis*. Two *M. basjoo* samples collected in China, whose sequences are taken from the GenBank database, fall into a separate subclade within *M. basjoo* clade, possibly being a special species from this affinity group. According to the trnL–trnF chloroplast sequences, most of the *M. basjoo* samples also fall into the clade with *M. itinerans*. However, one *M. basjoo* specimen from the Genbank database is monophyletic with *M. acuminata* from a completely different clade. Possibly, the affinity group of *M. basjoo* is a compound hybrid complex containing plants that differ in the composition of the maternal genome.

Санкт-Петербургский Ботанический сад Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Ботанический сад БИН РАН) до Великой отечественной войны имел самую крупную в России коллекцию оранжерейных растений. Блокада Ленинграда, бомбежки фактически почти полностью уничтожили оранжерейную коллекцию. Но уже в 1946 г. из Сухума пришло 6 вагонов с живыми растениями. Растения для Ленинграда собирались по всему побережью, в том числе в сборе растений участвовал Батумский ботанический сад, где содержалась большая коллекция китайских растений, в свое время собранная основателем Сада российским ботаником и географом Андреем Николаевичем Красновым. Ленинградские оранжереи пополнились субтропическими растениями, среди которых был и *Musa basjoo* Siebold et Zuccarini ex Inuma.

Musa basjoo известен по всему свету как японский банан. Ранее считалось, что вид происходит с островов Рюкю на юге Японии, откуда он впервые был описан как культивируемый, но, как теперь известно, он произошел из южного Китая, где он также широко культивируется, причем дикие популяции до сих пор встречаются в провинции Сычуань (Wu, Kress, 2000). Назван данный вид по имени японского монаха Басё, который когда-то привез это растение в Японию (Siebold, 1830). Банан хорошо прижился на островах Японии, и теперь трудно представить японский храмовый или дворцовый сад без этого растения.

В оранжереях Ботанического сада БИН РАН *Musa basjoo* растет с 1946 г., но при сравнении нашего экземпляра с экземплярами из Сочи, Сухума, Батуми и оранжерейными экземплярами из других садов возникает сомнение в правильности определения данного вида.

Во-первых, отличаются размеры псевдоствола. В описании указано, что *Musa basjoo* имеет псевдоствол 2,5–4 м (Wu, Kress, 2000). В садах на побережье Черного моря экземпляры японского банана примерно 2,5 м высотой, причем они каждый год цветут, но семена не вызревают. В оранжереях Ботанического сада БИН РАН экземпляры несколько выше, поскольку заморозков в оранжереях нет, семена всегда вызревают в декабре.

Японские экземпляры (из ботанического сада Токио, университетского сада в Киото, университетского сада в Тсукубе) выше, 3,5–5 м, семена там также созревают в декабре. Очевидно, мягкий климат без отрицательных температур благоприятен для данного вида.

Во-вторых, сомнения иногда вызывает окраска покровных листьев соцветия (рис. 1, 2, 3). Обычно она колеблется от желтого до фиолетового цвета. При этом у батумских и сухумских экземпляров *M. basjoo* окраска покровных листьев соцветия (брактей) чаще всего желтоватая, с фиолетовым оттенком, в Ботаническом саду БИН РАН иногда на одном растении в разные годы можно было увидеть желтые и фиолетовые прицветники. Во «Флоре Китая» (Wu, Kress, 2000) окраска брактей указана от красно-коричневого до фиолетового цвета.

Бананы (*Musa* L.) отличаются устойчивым основным хромосомным числом, $x = 10$ или 11, причем все дикорастущие представители рода – диплоиды (Cheesman, 1947; Li et al., 2010, Liu et al., 2010; Feng et al., 2015). Тем не менее, различные виды банана имеют сложное, нередко гибридное происхождение (Shepherd, 1988, 1999; Swangpol et al., 2007; Li et al., 2010; Christelová et al., 2011). В связи с этим актуальность приобретают молекулярно-филогенетические методы, в частности, секвенирование маркерных после-

довательностей ядерной и хлоропластной ДНК. Хлоропластные гены у бананов наследуются унипарентально, по материнской линии (Fauré et al., 1994; Carreel et al., 2002; Boonruangrod et al., 2008), что позволяет с достаточной точностью определить «генеалогию» растения, но эволюционируют такие гены достаточно медленно, в то время как последовательности ядерной ДНК наследуются от обоих родителей, но эволюционируют быстрее хлоропластных и дают более тонкое разрешение на филогенетическом древе. Исследование нескольких маркеров разных участков генома позволяет отследить и случаи возможной гибридизации, в том числе и следов гибридизации у современных диплоидных видов.

Для нашей работы мы использовали последовательности участка *trnL–trnF* хлоропластного генома, включающие ген *trnL*, его интрон и межгенный спейсер *trnL–trnF* и район ITS1–ген 5.8S рРНК–ITS2 ядерного генома. В последнее время комбинация последовательностей предложена как один из универсальных штрих-кодов для растений (Hollingsworth et al., 2011).

Материалы и методы

Были исследованы образцы *Musa basjoo*, выращенные в оранжереях Ботанического сада БИН РАН, а также полученные из городского сада г. Киото, Япония. Для более полного отражения филогенетической картины *M. basjoo* и родственных видов были использованы маркерные последовательности и других видов банана из секции *Musa*: *M. acuminata* Colla, *M. balbisiana* Colla, *M. itinerans* Cheesman, *M. schizocarpa* N. W. Simmonds, *M. tonkinensis* R. V. Valmayor, L. D. Danh et Häkkinen, *M. yunnanensis* Häkkinen et H. Wang, как взятые из коллекций Ботанического сада БИН РАН, так и из международной базы

данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/?term=>). Все использованные в работе последовательности ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 и *trnL–trnF* представлены в таблице. Как внешняя группа в молекулярно-филогенетическом анализе были использованы последовательности *Musella lasiocarpa* (Franch.) H. W. Li – вида близкого к роду *Musa*, чье обособленное положение было подтверждено и современными молекулярными данными (Li et al., 2010; Liu et al., 2010; Christelová et al., 2011).

Тотальная геномная ДНК была выделена из листового материала с помощью набора реагентов Qiagen DNeasy Plant Mini Kit по протоколу производителя. Фрагмент ITS1–ген 5.8S рРНК–ITS2 амплифицировался с помощью праймеров ITS 1P (Ridgway et al., 2003) и ITS 4 (White et al., 1990) со следующими параметрами реакции: 1 цикл 95 °C 5 мин, 35 циклов: 95 °C 40 с. 52–56 °C 40 с. 72 °C 40 с, финальная элонгация 72 °C 10 мин. Участок *trnL–trnF* хлоропластного генома амплифицировался из тотальной геномной ДНК с праймерами *tabC* и *tabF* (Taberlet et al., 1991), параметры ПЦР: 1 цикл 95 °C 5 мин, 35 циклов: 95 °C 1 мин, 52–56 °C 1 мин. 10 с, 72 °C 1 мин. 10 с, финальная элонгация 72 °C 10 мин. Район *trnL–trnF* секвенировался с помощью праймеров (прямой – обратный) *tabC – tabD* и *tabE – tab F* (Taberlet et al., 1991). Чтение последовательностей производилось на секвенаторе ABI PRISM 3100 в Центре коллективного пользования БИН РАН с помощью набора реактивов BigDye™ Terminator Kit ver. 3.1. Полученные хроматограммы сиквенсов анализировались программой Chromas Lite ver. 2.01 (Technelysium Co, Ltd). Затем последовательности выравнивались с помощью программы Muscle (Edgar, 2004), входящей в пакет программ MEGA 7.0 (Kumar et al., 2018), и выравнивание проверялось вручную.

Таблица

Последовательности района ITS1–ген 5.8S рРНК–ITS2 и участка *trnL–trnF* видов *Musa*, использованные в работе

Название вида	Номер образца в базе данных Генбанк		Место происхождения образца
	ITS1–ген 5.8S рРНК–ITS2	<i>trnL–trnF</i>	
<i>Musa acuminata</i> Colla	MW054208	MW066471	Россия, г. Санкт-Петербург, Ботанический сад Петра Великого
<i>Musa acuminata</i> Colla	JF977065.1	–	Китай; Li et al., 2011
<i>Musa acuminata</i> Colla	KU512933.1	–	Индия; Singh, Ranibala, 2016

Таблица (продолжение)

Название вида	Номер образца в базе данных Генбанк		Место происхождения образца
	ITS1–ген 5.8S рPHK–ITS2	trnL–trnF	
<i>Musa acuminata</i> Colla cultivar Cooking Banana	MG845593.1	–	Индия, Андхра Прадеш; Hasan, Khasim, 2018
<i>Musa acuminata</i> subsp. <i>malaccensis</i> (Ridl.) N. W. Simmonds	–	KU215205.1	Janssens et al., 2016
<i>Musa acuminata</i> subsp. <i>truncata</i> (Ridl.) Kiew	–	KU215218.1	Janssens et al., 2016
<i>Musa balbisiana</i> Colla	FJ428102.1	–	Китай; Li et al., 2010
<i>Musa balbisiana</i> Colla	HQ331340.1	–	Hřibová et al., 2010
<i>Musa balbisiana</i> Colla	HQ331417.1	–	Hřibová et al., 2010
<i>Musa balbisiana</i> Colla	KR632992.1	–	Индия; Lamare, Rao, 2015
<i>Musa balbisiana</i> Colla	KR632999.1	–	Индия; Lamare, Rao, 2015
<i>Musa balbisiana</i> Colla	KT696445	–	Индонезия: Восточная Ява; Hapsari et al., 2018
<i>Musa balbisiana</i> Colla	KT696445.1	–	Индонезия: Восточная Ява; Hapsari et al., 2018
<i>Musa balbisiana</i> Colla	–	KU215202.1	Janssens et al., 2016
<i>Musa balbisiana</i> Colla	–	KU215196.1	Janssens et al., 2016
<i>Musa balbisiana</i> Colla	–	FJ621280.1	Бангладеш; Liu et al., 2010
<i>Musa balbisiana</i> Colla	–	FJ621279.1	Китай; Liu et al., 2010
<i>Musa balbisiana</i> Colla	–	GQ374808.1	Gayral et al., 2010
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	MW054204	MW066468	Россия, г. Санкт-Петербург, Ботанический сад Петра Великого
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	MW054205	MW066469	Россия, г. Санкт-Петербург, Ботанический сад Петра Великого
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	MW054206	–	Сад г. Киото, Япония
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	FJ626374.1	FJ621270.1	Китай; Liu et al., 2010
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	FJ428100.1	FJ428188.2	Китай; Li et al., 2010
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	KU215073.1	KU215195.1	Janssens et al., 2016
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	MK779031.1	–	Ji, 2019
<i>Musa basjoo</i> Siebold et Zuccarini ex Inuma	–	GQ374828	Gayral et al., 2010
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	FJ428098.1	FJ428177	Китай; Li et al., 2010
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	FJ626380.1	FJ621276.1	Китай; Liu et al., 2010
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	JF977081.1	–	Китай; Li et al., 2011
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	JF977084.1	–	Китай; Li et al., 2011
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	MN954314.1	–	Индия; Paul, Deb, 2020
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	–	GQ374829.1	Gayral et al., 2010
<i>Musa itinerans</i> Cheesman	–	KT257588.1	Таиланд; Somana et al., 2015
<i>Musa itinerans</i> subsp. <i>xishuangbanaensis</i> Häkkinen	KU215108.1	–	Китай; Janssens et al., 2016
<i>Musa schizocarpa</i> N. W. Simmonds	FJ428088.1	–	

Таблица (окончание)

Название вида	Номер образца в базе данных Генбанк		Место происхождения образца
	ITS1–ген 5.8S рPHK–ITS2	trnL–trnF	
<i>Musa schizocarpa</i> N. W. Simmonds	MK779015.1	–	Китай; Ji, 2019
<i>Musa tonkinensis</i> R. V. Valmayor, L. D. Danh et Häkkinen	FJ428099.1	–	Китай; Li et al., 2010
<i>Musa yunnanensis</i> Häkkinen et H. Wang	FJ428095.1	–	Китай; Li et al., 2010
<i>Musa yunnanensis</i> Häkkinen et H. Wang	MK779016.1	–	Китай; Ji, 2019
<i>Musella lasiocarpa</i> (Franch.) H. W. Li	KT257628.1	KT257602.1	Таиланд; Somana et al., 2015

Рис. 1. *Musa basjoo* в Ботаническом саду Батуми, Грузия.

Молекулярно-филогенетический анализ проводился методом Байеса в программе Mr. Bayes 3.2.2. (Ronquist et al., 2012) и методом максимального правдоподобия с помощью программы MEGA X (Kumar et al., 2018). Оптимальные эволюционные модели вычислялись с помощью программы jModelTest 2.1.6 (Darriba et al., 2012) по Akaike Information Criterion (AIC). Участок ITS1–ген 5.8S рPHK–ITS2 анализировался с ис-

пользованием эволюционной модели TIM3+G, фрагмент trnL–trnF – с учетом модели TPM1uf. Районы вставок/делений в выравнивании были закодированы программой SeqState 1.4.1 (Müller, 2005), опция “Simple gap coding”, и затем включены в матрицу данных как бинарные признаки. Анализ методом Байеса проводился за 1–1,5 млн генераций, пока стандартное отклонение разделенных частот (standard deviation of

split frequencies) не становилось меньше, чем 0,01. Первые 25 % деревьев были отброшены как “burn-in”. Клады с индексом постериорной вероятности и бутстрэп-индексом 100–90 % мы рассматриваем как хорошо поддерживанные, с индексом 89–70 % как умеренно поддерживанные и с индексом 69–70 % как слабо поддерживанные. На филогенетических деревьях сначала идет индекс постериорной вероятности, затем – бутстрэп-индекс.

Результаты и обсуждение

По результатам анализа ITS-последовательностей представители *Musa basjoo* формируют монофилетичную кладу с хорошим уровнем поддержки (PP = 0,99, BS = 95 %, рис. 4). При этом *M. basjoo* из оранжереи Ботанического сада БИН РАН по ITS-последовательностям при анализе методом Байеса формирует отдельную, пусть и невысоко поддерживанную, субкладу с *M. tonkinensis* (PP = 0,77) и не группируется с морфологически типичным образцом *M. basjoo*, собранным в Киото (рис. 4). Образцы *M. basjoo* из БИН РАН хорошо отличаются и по первичной последовательности ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 по 9 заменам и 5 полиморфным сайтам (рис. 6).



Рис. 2. *Musa basjoo* в Ботаническом саду Петра Великого, Санкт-Петербург.



Рис. 3. *Musa basjoo* в Ботаническом саду университета г. Тсукуба, Япония.

Вероятно, морфологические отличия оранжевых образцов из Ботанического сада БИН РАН вполне подтверждают генетическую обособленность их от типичных японских *M. basjoo*.

Не исключено гибридное происхождение сухумских образцов, культивируемых в наших оранжереях, описанных при получении как *M. basjoo* и *M. itinerans*.

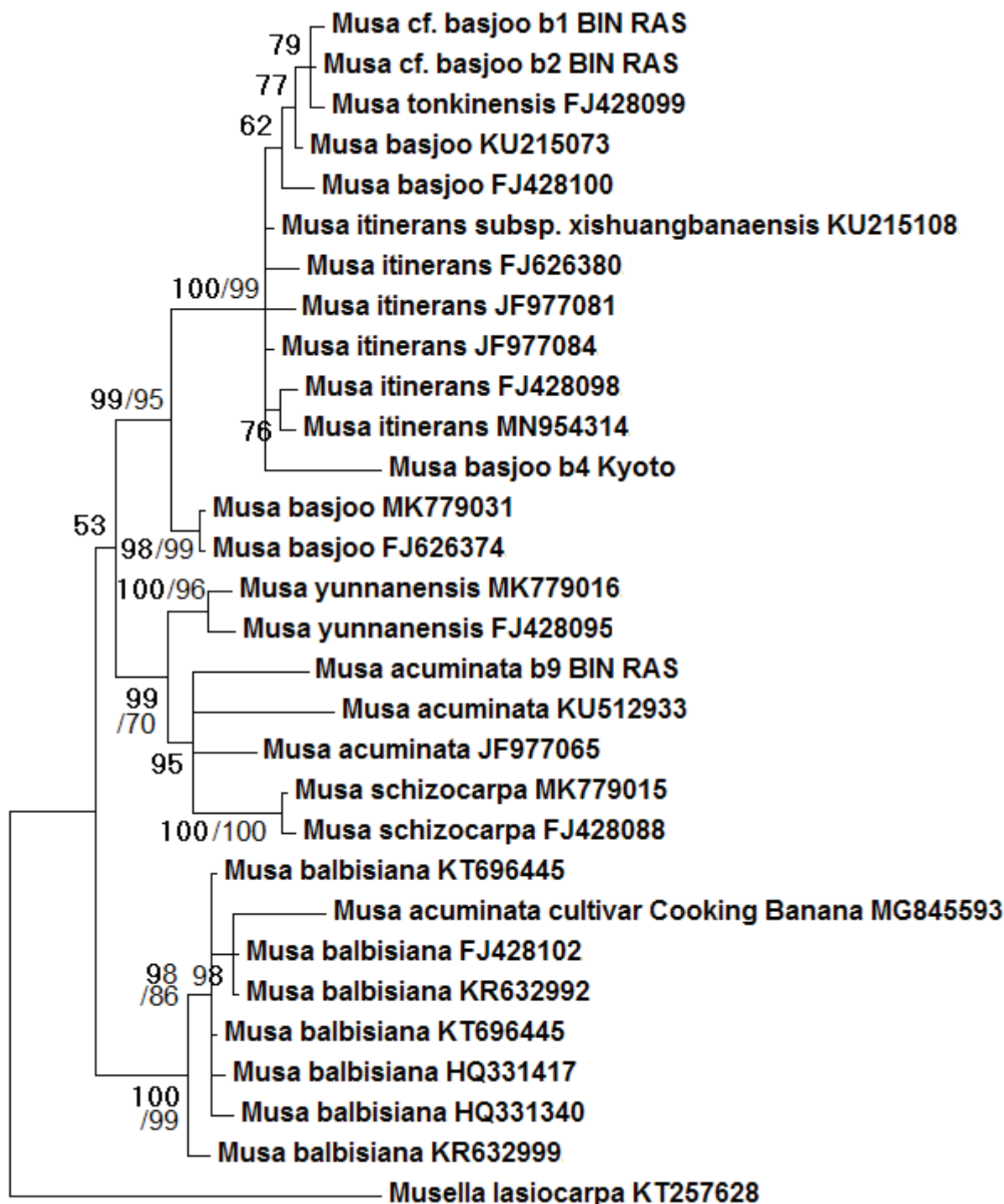


Рис. 4. Положение различных образцов *Musa basjoo* на филогенетическом древе, построенном по результатам анализа ядерных последовательностей ITS1–ген 5.8S рРНК–ITS2 методом Байеса.

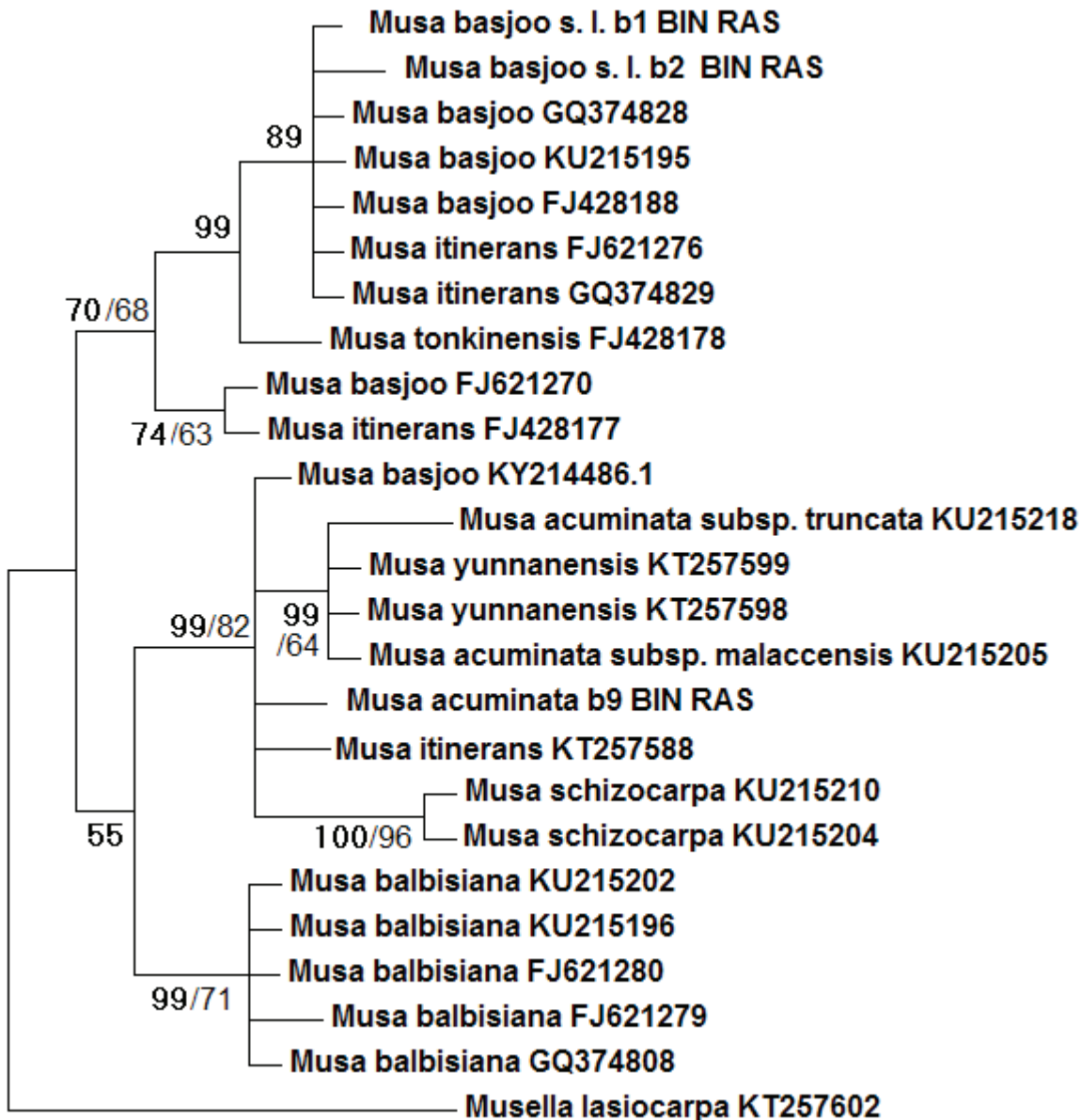


Рис. 5. Положение различных образцов *Musa basjoo* на филогенетическом древе, построенном по результатам анализа хлоропластных последовательностей *trnL-trnF* методом Байеса

Результаты анализа последовательностей *trnL-trnF* дают несколько иную картину (рис. 5). Большая часть образцов *M. basjoo* по материнской линии формирует единую кладу с *M. itinerans* и *M. tonkinensis*, хотя индекс постериорной вероятности закономерно ниже (PP = 0,70, BS = 68 %). Однако образец *M. basjoo* из Ботанического сада Калифорнийского университета в Беркли по хлоропластным последовательностям вместе с *M. acuminata* попадает в другую кладу, которая занимает сестринское положение по отношению к *M. basjoo* + *M. itinerans* (PP = 0,99, BS = 82 %, рис. 5). Также вместе с *M. acuminata* группируются и сиквенсы *trnL-trnF* образца *M. itinerans* из Таиланда. Возможно, здесь мы имеем дело с

картиной гибридизации, когда разные образцы растений, морфологически определяемых как *M. basjoo*, происходили от скрещивания разных родительских таксонов, один из которых принадлежал группе родства *M. acuminata*. Подобный случай, когда у аллополиплоидов амплифицируются совершенно разные варианты родительских маркерных последовательностей, показаны на недавних гибридах *Tragopogon* L. из семейства Asteraceae (Kovarik et al., 2005) и видах рода *Hyalopoa* (Tzvelev) Tzvelev, семейство Poaceae (Rodionov et al., 2010, 2017; Nosov et al., 2015).

Два образца *M. basjoo* из Китая, чьи последовательности взяты из международной базы данных GenBank, по ITS-сиквенсам совершенно

считалась довольно эволюционно обособленной. Так, например, Н. Симмондс в своей знаменитой монографии “The evolution of bananas” (Simmonds, 1962) рассматривает группу *M. basjoo*–*M. itinerans* в составе секции *Eumusa* Cheesman (теперь это секция *Musa*) как отделенную от остальной части данной группы видами секции *Rhodochlamys* (Baker) Cheesman, которую он считал дериватом группы родства *M. acuminata* (секция *Eumusa* = *Musa*). Другой известнейший исследователь рода – Э. Чизман (1948) – считал *M. basjoo* родственным *M. acuminata* по характеру раскрытия брактеей (прицветных листьев), но по остальным признакам достаточно далеким от всех остальных бананов. Данные нумерической таксономии (Simmonds, Weatherup, 1990) свидетельствуют о его близости к *M. sikkimensis* Kurz + *M. itinerans* по результатам кластерного анализа, а метод главных компонент дополнительно указывает на его родство с *M. acuminata* subsp. *siamea* N.W.Simmonds и *M. flaviflora* N. W. Simmonds (последний ранее считался близким к предкам секции *Rhodochlamys* – Simmonds, 1962). Действительно, по молекулярно-филогенетическим данным, *M. acuminata* (носитель А-генома съедобных бананов – Simmonds, 1962; D’Hont et al., 2000; Raboin et al., 2005) формирует кладу, сестринскую к группе родства *M. basjoo* в составе секции *Musa* (рис. 1, 2), причем по материнской линии он мог участвовать в происхождении некоторых образцов *M. basjoo* s. l. и *M. itinerans* s. l. (рис. 5). Отметим также, что по результатам анализа полиморфизма SSR-маркеров *M. basjoo* оказывается монофилетичен с *M. schizocarpa* (Feng et al., 2016), но наши данные также указывают лишь на довольно дальнее родство в составе одной секции *Musa*: *M. schizocarpa* по ITS-последовательностям попадает в одну кладу с *M. acuminata* (см. также Li et al., 2010). Вероятно, *M. schizocarpa* имеет родственный *M. acuminata* геном А (см. также Li et al., 2010), в то время как *M. basjoo* несет разные варианты геномов, общие с *M. itinerans*.

Наши данные молекулярно-филогенетического анализа ядерных последовательностей ITS1–гена 5.8S рРНК–ITS2 указывают на геномное единство группы японо-китайских бананов *M. basjoo* + *M. itinerans* + *M. tonkinensis* в составе секции *Musa*. При этом сама эта группа по всей видимости является сложной и гибридогенной, потому что анализ хлоропластных сиквенсов

trnL–trnF дает разделение изученных образцов *M. basjoo* на две обособленные группы с разным родством. Вероятнее всего, исследованные образцы *M. basjoo* из оранжерей Ботанического сада Петра Великого, происходящие из Сухума, также могут быть гибридами, сформировавшимися с участием геномов, родственных *M. itinerans* и *M. tonkinensis*, а типичный японский *M. basjoo* s. str. мог быть вторым родителем или более дальним родственником, ITS-последовательности которого не амплифицировались при прямой ПЦР из общего геномного пула. Наши данные, таким образом, говорят о том, что группа родства *Musa basjoo*–*Musa itinerans*–*Musa tonkinensis* представляет собой интрогрессивно-межвидовой комплекс (Kamelin, 2009), в который входят виды, объединенные сложными гибридными взаимоотношениями и «не осложненные сколько-нибудь выраженной изоляцией от родительских форм (поскольку эти виды – обычно части именно обширных сингамеонов)» (Kamelin, 2009: с. 148). Из-за близкого родства и высокой степени интрогрессии группы японо-китайских бананов *M. basjoo* + *M. itinerans* могут потребоваться дополнительные молекулярно-филогенетические исследования с целью более тонкого разделения этой группы. Возможно также, что дальнейшие исследования бананов из других групп родства, например, *M. acuminata* (sect. *Musa*), покажут участие и других, более отдаленных гибридизаций в видообразовании японо-китайских бананов *M. basjoo* s. l.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Э. А. Лебедеву и всем сотрудникам Ботанического сада БИН РАН за отличное состояние коллекций, а также всем сотрудникам Ботанических садов Киото и Тсукубы (Япония) за предоставленные образцы.

Работа выполнена в рамках Государственного задания отдела Ботанический сад Петра Великого «Коллекции живых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН» (история, современное состояние, перспективы развития и использования) № АААА-А18-118032890141–4, Государственного задания Алтайского государственного университета по проекту № FZMW-2020-003, а также при поддержке гранта РФФИ 18-18-04-01040, и, частично, гранта СПбГУ ID 60256916.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Boonruangrod R., Fluch S., Burg K.** 2009. Elucidation of origin of the present day hybrid banana cultivars using the 5'ETS rDNA sequence information. *Mol. Breeding* 24: 77–91. DOI: 10.1007/s11032-009-9273-z
- Carreel F., Fauré S., González de L. D., Lagoda P. J. L., Perrier X., Bakry F., Du-Montcel H. T., Lanaud C., Horry J. P.** 1994. Evaluation of the genetic diversity in diploid bananas (*Musa* sp.). *Genet. Sel. Evol.* 26 (Suppl 1): 125–136.
- Cheesman E. E.** 1947. Classification of the bananas II. *Kew. Bull.* 2(2): 106–117. DOI: 10.2307/4109207
- Cheesman E. E.** 1948. Classification of the bananas III. *Kew. Bull.* 3(3): 323–328. DOI: 10.2307/4108835
- Chen J.-H., Huang C.-L., Lai Y.-L., Chang C.-T., Liao P.-C., Hwang S.-Y., Sun C.-W.** 2017. Postglacial range expansion and the role of ecological factors in driving adaptive evolution of *Musa basjoo* var. *formosana*. *Scientific Reports* 7: 5341. DOI: 10.1038/s41598-017-05256-6
- Chiu H.-L., Shii Ch.-T., Yang T. Y. A.** 2011. A New Variety of *Musa itinerans* (Musaceae) in Taiwan. *Novon* 21: 405–412. DOI: 10.3417/2009051
- Christelová P., Valárik M., Hřibová E., Langhe E. De, Doležel J.** 2011. A multi gene sequence-based phylogeny of the Musaceae (banana) family. *BMC Evolutionary Biology* 11: 103. DOI: 10.1186/1471-2148-11-103
- Darriba D., Taboada G. L., Doallo R., Posada D.** 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109
- D'Hont A., Paget-Goy A., Escoute J., Carreel F.** 2000. The interspecific genome structure of cultivated banana, *Musa* spp. revealed by genomic DNA in situ hybridization. *Theor. Appl. Genet.* 100: 177–183. DOI: 10.1007/s001220050024
- Edgar R. C.** 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792–1797. DOI: 10.1093/nar/gkh340
- Fauré S., Noyer J. L., Carreel F., Horry J. P., Bakry F., Lanaud C.** 1994. Maternal inheritance of chloroplast genome and paternal inheritance of mitochondrial genome in bananas (*Musa acuminata*). *Current Geneics* 25: 265–269. DOI: 10.1007/BF00357172
- Feng H., Chen Y., Li B., Wu Y.** 2016. Molecular phylogeny of genus *Musa* determined by simple sequence repeat markers. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization* 14(3): 192–199. DOI: 10.1017/S1479262115000222.
- Häkkinen M., Hong W., Ge X.-J.** 2008. *Musa itinerans* (Musaceae) and Its Intraspecific taxa in China. *Novon* 18: 50–60. DOI: 10.3417/2006162
- Häkkinen M., Yeh C.-L., Ge X.-J.** 2010. A New combination and a New variety of *Musa itinerans* (Musaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 61(1): 41–48. DOI: 10.18942/apg.KJ00006537153
- Hollingsworth P. M., Graham S. W., Little D. P.** 2011. Choosing and using a plant DNA barcode. *PLoS ONE* 6(5): e19254. DOI: 10.1371/journal.pone.0019254
- Kao M. T., Lai M. J.** 1978. *Musaceae*. In: *Flora of Taiwan*. Vol. 5. Ed. H. L. Li. Taibai: The National Science Council of the Republic of China. Pp. 828–829.
- Kamelin R. V.** 2009. The peculiarities of flowering plants speciation. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. Prilozhenie № 1*. Pp. 141–149. [In Russian]. (Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1, 2009. С. 141–149).
- Kovarik A., Pires J. C., Leitch A. R., Lim K. Y., Sherwood A. M., Matyasek R., Rocca J., Soltis D. E., Soltis P. S.** 2005. Rapid concerted evolution of nuclear ribosomal DNA in two *Tragopogon* allopolyploids of recent and recurrent origin. *Genetics* 169(2): 931–944. DOI: 10.1534/genetics.104.032839
- Kumar S., Stecher G., Li M., Nnyaz C., Tamura K.** 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
- Li L.-F., Häkkinen M., Yuan Y.-M., Hao G., Ge X.-J.** 2010. Molecular phylogeny and systematics of the banana family (Musaceae) inferred from multiple nuclear and chloroplast DNA fragments, with a special reference to the genus *Musa*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1–10. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.06.021
- Liu A.-Z., Kress W. J., Li D.-Z.** 2010. Phylogenetic analyses of the banana family (Musaceae) based on nuclear ribosomal (ITS) and chloroplast (trnL-F) evidence. *Taxon* 59(1): 20–28. DOI: 10.1002/TAX.591003
- Müller K.** 2005. SeqState – primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65–69. DOI: 10.2165/00822942-200504010-00008
- Nosov N. N., Punina E. O., Machs E. M., Rodionov A. V.** 2015. Interspecific hybridization in plant species origin by the example of genus *Poa* sensu lato. *Proceedings of modern biology* 135, 1: 21–39. [In Russian] (Носов Н. Н., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Родионов А. В. Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa* sensu lato // Успехи современной биологии, 2015. Т. 135, № 1. С. 21–39). DOI: 10.1134/S2079086415040088
- Raboin L.-M., Carreel F., Noyer J.-L., Baurens F.-C., Horry J.-P., Bakry F., Du Montcel H. T., Ganry J., Lanaud C., Lagoda P. J. L.** 2005. Diploid ancestors of Triploid Export Banana tebcultivars: Molecular identification

of 2n Restitution Gamete rgdonors and n Gamete gdonors. *Molecular Breeding* 16: 333–341. DOI: 10.1007/s11032-005-2452-7

Ridgway K. P., Duck J. M., Young J. P. W. 2003. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid trnL (UAA) intron. *BMC Ecol.* 3: 8. DOI: 10.1186/1472-6785-3-8

Rodionov A. V., Gnutikov A. A., Kotsinyan A. R., Kotseruba V. V., Nosov N. N., Punina E. O., Rayko M. P., Tyupa N. B., Kim E. S. 2017. ITS1–5.8S rDNA–ITS2 sequence in 35S rRNA genes as marker for reconstruction of phylogeny of grasses (Poaceae family). *Biol. Bull. Rev.* 7: 85–102. DOI: 10.1134/S2079086417020062

Rodionov A. V., Nosov N. N., Kim E. S., Machs E. M., Punina E. O., Probatova N. S. 2010. The origin of polyploid genomes of Bluegrasses *Poa* L. and gene flow between Northern Pacific and subantarctic islands. *Rus. J. Gen.* 46, 12: 1–11. [In Russian] (**Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С., Мачс Э. М., Пунина Е. О., Пробатова Н. С.** Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и субантарктическими островами // Генетика, 2010. Т. 46, № 12. С. 1–11). DOI: 10.1134/S1022795410120021

Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayre D. L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61(3): 539–42. DOI: 10.1093/sysbio/sys029

Shepherd K. 1988. Observation on *Musa* taxonomy. In: *Identification of Genetic Diversity in the Genus Musa*. Proc. Int. Workshop held at Los Banos, Philippines 5–10 September 1988. Montpellier, France: INIBAP. Pp. 158–165.

Shepherd K. 1999. *Cytogenetics of the Genus Musa. International network for the improvement of banana and plantain*. Montpellier, France. 160 pp.

Siebold D. 1830. Synopsis Plantarum Oeconomicarum Regni Japonici. *Verh. Batav. Genootsch. Kunst.* 12: 18.

Simmonds N. W. 1962. *The evolution of bananas*. London: Longmans. 170 pp.

Swangpol S., Volkaert H. A., Sotto R. C., Seelanan T. 2007. Utility of selected non-coding chloroplast DNA sequences for lineage assessment of *Musa* interspecific hybrids. *J. Biochem. Molec. Biol.* 40: 577–587. DOI: 10.5483/bmbrep.2007.40.4.577.

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouve J. 1991. Universal primers for amplification of three 430 non-coding regions 431 of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109. DOI: 10.1007/BF00037152

Valmayor R. V., Danh L. D., Hakkinen M. 2005. The wild and ornamental Musaceae of Vietnam with descriptions of two new traveling bananas. *Philippine Agricultural Scientist* 88: 236–244.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*. Eds. M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White. San Diego: Academic Press. Pp. 315–322. DOI: 10.1016/b978-0-12-372180-8.50042-1

Wu D.-L., Kress W. J. 2000. Musaceae. In: *Flora of China*. Vol. 24. Beijing: Science Press. Pp. 297–313. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2ettaxon_id=10588

Ying S. S. 1985. Miscellaneous notes on the Flora of Taiwan (I). *Mem. Coll. Agric. Natl. Taiwan Univ.* 25: 98–106.