

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В.Л. КОМАРОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



Добрякова Ксения Сергеевна

**МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ВИДОВ *ELYMUS* L. ФЛОРЫ РОССИИ**

03.02.07 – «Генетика»

03.02.01 – «Ботаника»

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор А.В. Родионов

Санкт-Петербург – 2018

Содержание

Введение	4
Глава 1. Обзор литературы. История изучения систематики рода <i>Elymus</i> L.	12
1.1. Краткая характеристика видов рода <i>Elymus</i> L.....	12
1.2. Морфологические и анатомические методы в систематике рода <i>Elymus</i> L. Геномный критерий родов.....	13
1.3. Геносистематика (молекулярная филогения) растений: маркеры и методы.....	17
1.3.1. Использование последовательностей ITS, <i>trnL-trnF</i> в геносистематике видов трибы <i>Triticeae</i>	23
1.4. История изучения геномной конституции видов рода <i>Elymus</i> L.....	27
1.4.1. Состав и общая характеристика группы видов <i>Elymus</i> L. с геномами StH и StY.....	32
1.5. Заключение: гибридизация и полиплоидия у видов рода <i>Elymus</i> в связи с проблемами их изучения.....	41
Глава 2. Материал и методы	46
2.1. Материал.....	46
2.2. Методы.....	58
2.2.1. Выделение геномной ДНК.....	58
2.2.2. Проведение ПЦР.....	59
2.2.3. Выделение полученного амплифицированного участка из агарозного геля.....	60
2.2.4. Установление нуклеотидной последовательности.....	61
2.2.5. Построение филогенетических деревьев и филогенетической сети NeighbourNet.....	61
2.2.6. Построение вторичных структур 5.8S рРНК, ITS1 и ITS2.....	62
2.2.7. Определение числа хромосом видов <i>Triticeae</i>	62

Глава 3. Результаты и обсуждение	65
3.1. Общая характеристика ITS1 и ITS2 <i>Elymus</i> s. l. трибы <i>Triticeae</i>	65
3.2. Мутации, накопившиеся в ITS1 и ITS2 в ходе дивергенции видов <i>Elymus</i> и их влияние на вторичную структуру РНК-транскрипта.....	74
3.3. Вариации последовательностей нуклеотидов и вторичная структура 5.8S рРНК видов <i>Elymus</i> s.l.....	82
3.4. Полиморфные сайты во внутренних транскрибируемых спейсерах ITS1 и ITS2 у предполагаемых гибридов <i>Elymus</i>	84
3.5. P-расстояния (p-distance) между видами рода <i>Elymus</i> , рассчитанные по изменчивости последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2.....	87
3.6. Молекулярно-филогенетические деревья, рассчитанные на основании сравнения последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2 и <i>trnL-trnF</i> видов <i>Elymus</i> s.l.....	90
3.6.1. Молекулярно-филогенетическое исследование ITS видов <i>Elymus</i>	90
3.6.2. Молекулярно-филогенетический анализ рода <i>Elymus</i> s. l. на основании сравнения последовательностей анализа участка <i>trnL-trnF</i> хлоропластного генома.....	96
3.6.3. Изменчивость ITS последовательностей группы видов <i>E. dahuricus</i> aggr. и происхождение St-субгеномов у этих видов.....	99
Заключение	116
Выводы	118
Используемые сокращения	120
Благодарности	121
Список литературы	122
Приложение 1	146
Приложение 2	156
Приложение 3	164
Приложение 4	174

Введение

Актуальность темы исследования. Род *Elymus* (Пырейник) является крупным родом трибы *Triticeae* семейства Злаки (*Poaceae*) и, несомненно, это один из самых трудных в таксономическом отношении родов трибы. Объем и границы этого рода неоднократно пересматривались, в том числе и в последнее время (Цвелев, 1968, 1976, 2008, Пешкова, 1979, 1990; Yen et al., 2005; Цвелев, Пробатова, 2010; Baum et al., 2011). Зарубежные исследования в области молекулярной филогении видов *Elymus* посвящены большей частью американским и китайским видам, в них было вовлечено лишь небольшое количество сибирских и дальневосточных видов, исследованных в нашей работе. Очевидно, что филогенетическая картина рода была бы неполной без включения в исследование образцов из природных популяций Сибири, Дальнего Востока, европейской части нашей страны. По современным данным род включает в себя около 150-170 видов, родственные отношения между которыми остаются предметом дискуссий (Цвелев, 1976, 2008; Melderids, 1980; Агафонов, 2004, 2008, 2009; Chen, Zhu, 2006; Dizkirici et al., 2010; Цвелев, Пробатова, 2010; Кобозева и соавт., 2011; Sun, Zhang, 2011; Fan et al., 2013; Агафонов и др., 2015; Wu et al., 2015). Все виды рода *Elymus* – аллополиплоиды, в состав генома которых вместе с базовым субгеномом St, полученным от одного или нескольких видов *Pseudoroegneria* Nevski Á. Löve входят в различных комбинациях один или несколько субгеномов, называемых H, Y, W, P (Dewey, 1984; Yen et al., 2005). В России в основном распространены виды с геномными формулами: StH, StY и StHY (Агафонов, 2007). С точки зрения генетики растений, пырейники – интересная модель для изучения процессов морфологической изменчивости, фенотипической пластичности, видообразования и гибридизации, а также популярный объект для исследований в области биосистематики, филогении и цитогенетики (Assadi, 1995; Агафонов, 2004; Fan et al., 2013; Mason-Gamer, 2013). Изучение аллополиплоидных видов *Elymus* может пролить свет на механизмы изменений геномов, транскриптомов, протеомов у растений, возникших в результате межвидовой гибридизации

(Родионов, 2013; Mason-Gamer, 2013). Многие виды *Elymus* имеют обширный ареал и характеризуются высокой морфологической изменчивостью. Для видов рода *Elymus* характерна не всегда однозначная синонимика, применяемая при описании эколого-географических рас (вариететов, подвидов, видов) *Elymus* исследователями разных стран (Цвелев, 1968, 1976; Jaaska, 1974; Melderis, 1980; Артемов, Агафонов, 2005; Chen, Zhu, 2006; Агафонов, Герус, 2009; Цвелев, Пробатова, 2010; Кобозева и др., 2012). Показано, что образцы *Elymus* в гербариях и генетических коллекциях, относимые к отдельным видам и имеющие одинаковые видовые названия, могут различаться по морфологии, геномному составу и числу хромосом в кариотипе (Агафонов, 2009; Khuat et al., 2015). Многие проблемы систематики и таксономии пырейников обусловлены тем, что среди видов рода часто происходят события межвидовой гибридизации, в частности, это относится к видам *Elymus* флоры России (обзоры: Melderis, 1980; Савчкова и др., 2003; Агафонов, 2004, 2007, 2009; Герус, 2008; Agafonov et al., 2005; Цвелев, 2008; Кобозева и др., 2011, 2012). В терминах Р.В. Камелина (2009), виды рода *Elymus* представляют собой сложный, интрогрессивно-межвидовой комплекс, отношения природных эколого-географических рас (видов, подвидов, разновидностей, гибридов) которого остаются во многом неясными и заслуживают углубленного биосистематического и, в частности, молекулярно-филогенетического (геносистематического) исследования.

В настоящее время при исследовании родов и видов гибридного происхождения широко используется сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей, в частности, секвенирование и анализ последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК, особенно ITS-последовательностей генома ядра и последовательностей района *trnL-trnF* генома хлоропластов (Антонов, 2006; Liu et al., 2006; Шнеер, 2009; Матвеева и др., 2011; Носов и др., 2015). Этот относительно новый подход, называемый «геносистематика» (Антонов, 2006), открыл перед ботаникой принципиально новые возможности при исследовании филогенетических отношений между родами и видами и оказался особенно

продуктивным в работе с таксонами гибридного происхождения (Носов и др., 2015). Необходимость целенаправленного исследования методами молекулярной филогении (геносистематики) видов *Elymus*, собранных в природных популяциях нашей страны, видовая принадлежность которых определена и верифицирована ведущими отечественными агростологами, актуальна еще и потому, что именно для рода *Elymus* характерна неоднозначность подходов отечественных и зарубежных систематиков при определении гербарных образцов (Цвелев, 1976; Melderis, 1980; Агафонов, 2007, 2009; Цвелев, Пробатова, 2010; Baum et al., 2011).

Степень разработанности темы. Объем и границы рода *Elymus* L. флоры России многократно, иногда радикально пересматривались (Невский, 1934; Цвелев, 1968, 1976, 2008; Пешкова, 1979, 1990; Melderis, 1980; Пробатова, 2006; Агафонов, 2007, 2009; Цвелев, Пробатова, 2010). В связи с трудностями в разделении рода по морфологическим признакам (Цвелев, 2008), в последнее время для решения проблем происхождения и родственных отношений видов рода *Elymus* все шире используются методы геносистематики. С помощью этого подхода относительно хорошо изучены виды рода *Elymus* Северной Америки (Mason-Gamer, 2001, 2004, 2013; Mason-Gamer et al., 2002). В последнее время их стали широко использовать при изучении видов этого рода, произрастающих в Китае (Liu et al., 2006; Sun et al., 2011; Fan et al., 2013; Hu et al., 2013; Wu et al., 2015). Но исследование методами, включающими изучение полиморфных ДНК-маркеров и образцов *Elymus* из природных популяций (видов, подвидов, вариаций) рода *Elymus* флоры России только начинается (Кобозева и др., 2011; Шмаков и др., 2014; Агафонов и др., 2015; Добрякова, Носов, 2015; Пунина и др., 2016 и др.). Филогенетические связи между видами рода Пырейник, а также с другими родами трибы *Triticeae* на настоящий момент остаются предметом изучения и обсуждения.

Цель и задачи исследования. Целью работы является выяснение родственных связей между видами *Elymus* L. sensu lato флоры России с помощью методов молекулярной филогении. Для осуществления цели были поставлены

следующие задачи:

1. Секвенировать ДНК районов ITS1-5.8S-ITS2 ядерного генома, *trnL-trnF* генома хлоропластов у видов *Elymus* L. флоры России и некоторых других видов злаков трибы *Triticeae*, изучить изменчивость этих последовательностей ДНК.
2. Проанализировать накопление мутаций в районах ITS1-5.8S-ITS2 в ходе дивергенции видов рода *Elymus*, исследовать их распределение и влияние на вторичную структуру РНК ITS1 и ITS2.
3. Определить с помощью методов молекулярной систематики филогенетические связи между исследуемыми образцами видов *Elymus* s.l.
4. Сопоставить существующие таксономические гипотезы о системе рода *Elymus* sensu lato с полученным молекулярно-филогенетическим данным.

Научная новизна работы. В ходе работы были секвенированы 45 последовательностей ДНК района ITS1, ITS2 и генов 5.8S рРНК и 18 последовательностей ДНК районов *trnL-trnF* у видов *Elymus* s.l. и родственных видов родов трибы *Triticeae*. Впервые были секвенированы последовательности ITS 11 видов трибы *Triticeae* (*Agropyron krylovianum* Schischk., *xElyhordeum schmidii* (Melderis) Melderis, *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Elymus jacutensis* (Drob.) Tzvel., *Elymus scandicus* (Nevski) Tzvel., *Elymus subfibrosus* (Tzvel.) Tzvel., *Elymus probatovae* Tzvel., *Elymus uralensis* (Nevski) Tzvel., *Elymus vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvel. и 2 последовательности гибридных видов). Всего было секвенировано 40 ITS-последовательностей у 27 видов *Elymus* и 5 последовательностей 5 видов трибы *Triticeae*.

Впервые были секвенированы и изучены последовательности района *trnL-trnF* 10 видов злаков трибы Пшеницевые (*Elymus charkeviczii* Prob., *Elymus franchetii* Kitag., *Elymus ircutensis* Peschkova, *Elymus kamoji* (Ohwi) S.L.Chen, *Elymus peschkovae* Tzvel., *Elymus probatovae* Tzvel., *Elymus scandicus* (Nevski) Khokhr., *Elymus subfibrosus* Tzvel., *Elymus vassiljevii* Czerep. и *Agropyron krylovianum* Schischk.). Всего было секвенировано 16 последовательностей *trnL-trnF* у 14 видов *Elymus* и 2 последовательности 2 видов *Agropyron*.

Впервые при анализе ITS-последовательностей выявлены два семейства риботипов (типов ITS / типов рДНК) у видов *Elymus* Евразии, названных Northern St-rDNA и Southern St-rDNA. В составе этих двух семейств риботипов выделены особые дериваты – геномы, характерные для видов комплекса видов *E. dahuricus* aggr.: Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA. Гаплотипы – типы последовательностей (ITS, *trnL-trnF*), имеющие парсимонически значимые делеции и замены нуклеотидов. Исследование хлоропластной ДНК также выявило два семейства хлоротипов, в которых всего присутствует 6 вариантов.

При использовании в качестве маркера района ITS1-5.8S-ITS2, распределение видов *Elymus* по ветвям филогенетического дерева не соответствуют делению на секции, принятому во всех последних систематических обработках рода *Elymus* (Цвелев, 1976, 2008; Melderis, 1980; Chen, Zhu, 2006; Цвелев, Пробатова, 2010), что может быть связано с многочисленными случаями межвидовой, а также межродовой гибридизации пырейников.

Были построены и проанализированы вторичные структуры молекул 5.8S рРНК и районов ITS исследованных видов рода *Elymus*. Показано, что у большинства видов рода *Elymus* дивергенция последовательностей ДНК ITS1 и ITS2 идет, преимущественно, за счет однонуклеотидных замен в одонитевых участках РНК-транскрипта и таких мутаций в шпильках, которые не изменяют вторичную структуру транскрипта; дивергенция же последовательностей *trnL-trnF* видов *Elymus* сопровождается появлением крупных делеций и однонуклеотидных замен.

Теоретическая и практическая значимость работы. Род *Elymus* L. (Пырейник) - один из крупнейших родов трибы *Triticeae* (Пшеницевые) семейства *Poaceae* (сем. Мятликовые или Злаки), значимой с точки зрения современного ресурсоведения. Некоторые виды исследуемого рода используют в сельском хозяйстве: *E. caninus* (L.) L., *E. dahuricus* Griseb., *E. hoffmannii* K.B. Jensen & Asay, *E. nutans* Griseb., *E. sibiricus* L., *E. trachycaulus* (Link) Gould ex

Shinners, *E. virginicus* L., данные виды входят в состав фуражных трав в России, в Северном Китае и Северной Америке. В борьбе с эрозией почв используют *E. dahuricus* Griseb., *E. hystrix* L., *E. macrourus* (Turcz.) Tzvelev, *E. villosus* Muhl. ex Willd. (Цвелев, 1976; Некратова, 2007; Okito, 2008; Knüpfner, 2009). Полученные данные имеют существенное значение для выяснения филогенетических отношений видов рода, произрастающих в России, для построения филогении рода *Elymus* в мировом объеме, и для понимания эволюции генома как этого рода, так и других аллополиплоидных групп семейства Злаковых (*Poaceae*). Все секвенированные последовательности ITS1-5.8S-ITS2 и *trnL-trnF* видов трибы *Triticeae* были депонированы в международную базу данных NCBI GenBank, были расширены характеристики коллекции гербарных образцов видов *Elymus*, сохраняемой в России сведениями об изученных нуклеотидных последовательностях. Мы подтвердили ранее известное число хромосом ($2n=28$) для образцов *E. sibiricus* L., *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev и *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, также кариологически были исследованы межвидовой гибрид *Elymus* (*Elymus caninus* x *Elymus mutabilis*) ($2n=28$) и вид *E. ircutensis* Peschkova ($2n=28$). Результаты работы целесообразно использовать в различных учреждениях ФАНО России, изучающих злаки: Федеральном исследовательском центре Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Федеральном исследовательском центре Институте цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск), ФГБУН Институте общей генетики имени Н.И. Вавилова (Москва), ботанических садах России. Результаты диссертационной работы также могут быть использованы в учебных курсах лекций для студентов, специализирующихся на кафедрах ботаники, цитологии и гистологии, генетики и биотехнологии СПбГУ и других биологических факультетах университетов России (МГУ, НГУ).

Методология и методы исследования. Для изучения филогении видов *Elymus* s.l. были секвенированы и проанализированы с помощью методов молекулярной систематики последовательности ядерной и хлоропластной ДНК (хпДНК). В ходе диссертационного исследования для выяснения родственных связей между

видами *Elymus sensu lato* флоры России были реконструированы молекулярно-филогенетические деревья методами Байеса и NJ, была построена филогенетическая сеть NeighbourNet с помощью программы SplitsTree4 (Huson, Bryant, 2006). Кариологически были исследованы некоторые виды *Triticeae*.

Основные положения выносимые на защиту:

1. Сравнительное исследование последовательностей района ITS1-5.8S-ITS2 видов рода *Elymus* флоры России и сопредельных стран позволило выделить два основных варианта (два семейства) рДНК: характерный для видов Сибири и северо-восточной Евразии, встречающийся также у видов в Северном Китае риботип Northern St-rDNA и распространенный у видов в Приморье РФ, Китае, Корее, Иране риботип, названный Southern St-rDNA.
2. ITS-последовательности двух типов - Northern dahuricus и Southern dahuricus - встречаются у всех 3-х видов группы родства *E. dahuricus* aggr. флоры России и у гималайского вида *E. tangutorum*.
3. Сравнительный анализ последовательностей *trnL-trnF* у 19 видов *Elymus* s.l. выявил два семейства хлоротипов (не менее 6 разных вариантов гаплотипов хлоропластной ДНК), все они встречаются у представителей природных рас *Elymus*, определяемых сейчас как 4 разных вида *E. dahuricus* aggr. или 4 разновидности вида *Campeiostachys dahurica*.

Степень достоверности и апробация работы. Полученные данные базируются на геносистематических (молекулярно-филогенетических) методах, обработка результатов была проведена актуальными методами анализа (методы Байеса и NJ, сеть NeighbourNet). Статистическая обработка в необходимых случаях проводилась с помощью t-критерия Стьюдента. Были проанализированы не только секвенированные в данном исследовании образцы представителей рода *Elymus* (40 ITS-последовательностей 27 видов и 16 *trnL-trnF* последовательностей 14 видов), но и все депонированные в настоящее время в базе данных последовательности видов *Elymus* флоры Евразии (45 ITS-последовательностей 14 видов и 29 *trnL-trnF* последовательностей 12 видов).

Верификация таксономического определения образцов проводилась выдающимся агростологом, автором последней таксономической обработки рода *Elymus* чл.-корреспондентом РАН Н.Н. Цвелевым (†), которому мы были искренне признательны за неоценимые консультации, постоянный интерес и внимание к нашей работе.

Результаты работы были представлены на 2-ой Всероссийской научно-практической конференции по геномному секвенированию NGS 2014 (Москва, 2014), на отчетной конференции «Живая природа: современное состояние и проблемы развития. Динамика и сохранение генофондов» (Москва, 2014), на международной конференции «50 лет без К.И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений» (Москва, 2015), (на 14 международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015), на 3-ей Всероссийской научно-практической конференции по геномному секвенированию NGS 2015 (Москва, 2015), на III (XI) Международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015), на 15 международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2016), на IV всероссийской конференции молодых ученых с международным участием «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2016), на конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова «Систематика и эволюционная морфология растений» (Москва, 2017), на 2-ой всероссийской научной конференции с международным участием «Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции» (Санкт-Петербург, 2017).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, из них 3 статьи в рецензируемых журналах, входящих в список ВАК.

Структура диссертации. Работа состоит из введения, трех глав, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 145 страницах, включает 24 таблицы и 22 рисунка. Список цитируемой литературы содержит 208 источников, из них 146 на иностранных языках.

Глава 1. Обзор литературы. История изучения систематики рода *Elymus* L.

1.1. Краткая характеристика видов рода *Elymus* L.

Род *Elymus* L. (Пырейник) является одним из крупнейших родов трибы *Triticeae* семейства Злаки и включает в себя 150 видов в соответствии с системами рода, предложенными Löve (1984), Dewey (1984) и Sun, Zhang (2011). Пырейники произрастают в арктических и умеренных климатических зонах северного и южного полушарий, занимая при этом различные экологические ниши: луга, горные склоны, лесные поляны (Цвелев, 1976; Sun, Salomon, 2009; Kole, 2011; Sun, Zhang, 2011).

Все виды *Elymus* являются аллополиплоидами (Цвелев, 2008; Sun, Zhang, 2011; Mason-Gamer, 2013), в составе рода нет первичных диплоидов (с $2n=14$, $x=7$) (Пробатова, 2007; Mason-Gamer, 2013). В России в основном распространены виды с геномными формулами: StH, StY и StHY (Агафонов, 2007), по современным данным (Цвелев, Пробатова, 2010) на территории РФ произрастает 53 вида *Elymus* с геномными конституциями: StH, StY ($2n=4x=28$) и StHY ($2n=6x=42$) (Герус, Агафонов, 2011), согласно системе номенклатуры геномов *Triticeae* (Wang et al., 1994).

В своих работах выдающийся агростолог Н.Н. Цвелев подробно и четко описал морфологические особенности представителей рода *Elymus sensu stricto* (Цвелев, 1976; Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). Яркий пример, показывающий сложность таксономии и синонимии видов *Elymus sensu lato*, привели Barkworth и von Bothmer (2009): один из североамериканских видов злаков, рядом авторов относимый к роду *Elymus*, *Elymus spicatus* (Pursh) Gould первоначально был описан Pursh (1813) как *Festuca spicata*. Позднее Scribner и Smith (1897) предложили рассматривать его как вид рода *Agropyron* – *A. spicatum*. Затем Gould (1947) перенес его в род *Elymus* – *E. spicatus*, Dewey (1983) – в род *Elytrigia* – *E. spicata*, Carlson (2007) – в род *Pseudoroegneria* как *P. spicata*. У каждого из исследователей были основания предлагать свою комбинацию видов,

так как в конечном итоге трудно оценить относительный вес таксономически значимых морфологических признаков и границы упоминаемых родов.

В таблице 1 приведены характерные для родов *Elymus*, *Elytrigia* морфологические особенности и отмечены основные морфологические различия между *Elymus* и этими двумя близкими ему родами трибы *Triticeae* (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010).

1.2. Морфологические и анатомические методы в систематике рода

Elymus L. sensu lato. Геномный критерий родов.

Карл Линней описал род *Elymus* L. (Пырейник) в труде "Species Plantarum" (Linnaeus, 1753). В предложенный им таксон – род *Elymus* L. были включены виды: *E. arenarius* L., *E. sibiricus* L., *E. canadensis* L., *E. virginicus* L., *E. caput-medusae* L. Вид *Triticum caninum* L., первоначально отнесенный Линнеем к роду *Triticum* (Linnaeus, 1753), позднее был включен в род *Elymus* с названием *E. caninus* (L.) L. На данный момент *E. sibiricus* – типовой вид рода Пырейник. Предложенный первоначально в качестве типа рода вид *Elymus arenarius* L. впоследствии стал типом рода *Leymus*, как вид *Leymus arenarius* (L.) Hochst. Первоначально был отнесен к пырейникам и вид *E. caput-medusae* L., переведенный сейчас в состав рода *Taeniatherum* как *T. caput-medusae* (табл. 2).

Изменения систематического положения видов трибы *Triticeae* происходило в результате критического анализа гербарного материала, собранного во время разных экспедиций. Происходило описание новых видов *Elymus*. Так при обработке коллекции, собранной участниками экспедиции К.Ф. Ледебур, К.А. Мейера и А. Бунге в Алтайском горном округе, К. Триниус в первом томе фундаментального труда К. Ледебура "Flora Altaica" (Ledebour, 1829) описал 4 новых вида рода *Elymus* — *E. angustus* Trin., *E. dasystachys* Trin., *E. ovatus* Trin. и *E. giganteus* Vahl. – все 4 вида сейчас включены в род *Leymus*.

Таблица 1. Морфологические особенности и распространение родов *Elymus* L. и *Elytrigia* Desv., **полужирным шрифтом** выделены основные морфологические различия между родами (по Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010).

	Растение, стебель	Листья	Колосья	Колосковые чешуи (КЧ)	Цветковые чешуи (НЦЧ и ВЦЧ)	Распространение	хромосомы
<i>Elymus</i> L.	Дерновинные, редко короткокорневищные многол. 15-150 (200) см высотой; ст. обычно прямостоячие с расставленным и узлами.	Линейные, 1,2-15 (18 мм) шир.; яз. перепончатые 0,1-1,5 (2) мм дл.	Общ. соцвет. – прямые или м.б. поникающие, обычно линейные колосья (3) 4-18 (30) см дл. с нераспадающейся при плодах осью и кол., расположенными на оси колосьев по 1, реже группами по 2-3 (4) на ножках до 1,5 мм дл. Кол. все одинаковые, (8) 10-25 (35) мм дл., с (2) 3-7 (9) обоеполыми цв.	КЧ короче кол. и НЦЧ, от ланцетно-яйцевидных до узколанцетных, неравные, тонкокожистые, острые или туповатые, (3) 4-14 (18) мм дл. (без остей), с (2) 3-7 (9) хорошо заметными жилками, часто с остью до 8 (10) мм дл.	Нижн. цв. чеш. 7-15 (17) мм дл. (не считая остей), ланцетно-продолговатые, кожистые, с 5 (7) жилками, без кия, на верхушке острые, часто с прямой или б.м. отогнутой в сторону остью до 50 (70) мм. дл. Каллус довольно длинный тупо-треугольный, с очень короткими волосками. Верхн. цв. чеш. обычно немного короче нижн., по киям б.м. шероховатые или реснитчатые	Около 100 видов рода во всех внетропических странах в обоих полушариях (кроме Южн. Африки), в горных районах тропиков. В России 53 вида из 4 секций.	хромосомы крупные, $x=7$, первичные диплоиды отсутствуют, все виды аллополиплоиды
<i>Elytrigia</i> Desv.	Многол. 20-130 (150) см выс., с ползучими подземными побегами или без них и тогда образующие густые дерновины. Ст. обычно прямостоячие с расставленным и узлами	Линейные, 1,2-12 мм шир.; плоские или вдоль свернуты. яз. кожисто-перепончатые, 0,1-1 мм дл.	Общ. соцвет. – прямые или м.б. поникающие, обычно линейные колосья (3) 4-15 (30) см дл. с нераспадающейся, реже распадающейся при плодах на членики осью. Кол. расположены на оси колосьев по 1 двумя продольными рядами, сидячие (ножки до 0,3 мм дл.), все одинаковые, (7) 8-18 (23) мм дл., с (2) 3-7 (11) цв.	КЧ продолговатые, яйцевидные или ланцетные, неравные, 4-12 (15) мм дл. (без остей), голые реже волосистые без кия или слабо килеватые, с (2) 3-9 (11) хорошо заметными жилками, на верхушке тупые или острые, иногда с короткой остью.	Нижн. цв. чеш. (6) 7-14 (16) мм дл. (без остей) ланцетно-продолговатые или ланцетно-яйцевидные, кожистые, голые, реже волосистые, с 5 жилками без кия, на верхушке острые или туповатые, часто с прямой или отогнутой остью до 22 мм дл.; каллус короткий и широко закругленный, реже – тупотреугольный, голый или с очень короткими волосками. ВЦЧ короче НЦЧ, по киям шероховатые или коротко реснитчатые.	Около 50 видов распространены в субтропических и умеренно теплых странах обоих полушарий. Из них 20 видов встречаются в России.	хромосомы крупные, $x=7$

А. Grisebach (1852) разделил род *Elymus*, к тому времени включавший семнадцать видов, на три секции по признакам строения колоса; семь видов *Elymus*: *E. multicaulis* Kar. et Kir., *E. sabulosus* (секции *Clinelymus*), *E. angustus*, *E. dasystachys*, *E. ovatus*, *E. giganteus*, *E. mollis* Trin., были также впоследствии отнесены к роду *Leymus* (Grisebach, 1852). Значительный вклад в исследование рода *Elymus* в XX веке внесли отечественные ботаники В.Л. Комаров (1912), С.А. Невский (1934), Н.Н. Цвелев (1968, 1976, 2006, 2008), Н.С. Пробатова (2007), А.В. Агафонов (2008, 2009).

Таблица 2. Современная классификация видов *Triticeae*, определенных К. Линнеем (по Barkworth, 1992).

Род в труде "Species Plantarum" К. Линнея	Современная классификация (Barkworth, 1992)
<i>Elymus</i>	<i>Elymus sibiricus</i> L., <i>E. canadensis</i> L., <i>E. virginicus</i> <i>E. hystrix</i> L. (добавлен в приложении), <i>E. europaeus</i> L. (в 1767), <i>E. arenarius</i> L. (<i>Leymus arenarius</i> (L.) Hochst), <i>E. caput-medusae</i> L. (<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski)
<i>Triticum</i>	<i>Triticum aestivum</i> L., <i>T. turgidum</i> L., <i>T. monococcum</i> L., <i>T. caninus</i> L. (перенесен в <i>Elymus</i> в 1755 – <i>E. caninus</i> (L.) L.)

Так В.Л. Комаров в 1915 г. описал по собственным сборам с Камчатки (Комаров, 2012) вид *Agropyron kronokense* Kom., сейчас рассматривающийся как вид рода *Elymus* – *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. При обработке сборов В.Л. Комарова с Восточного Саяна в 1932 г. С.А. Невский описал *Agropyron komarovii* Nevski (сейчас *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel.) (Цвелев, Пробатова, 2010). При обработке трибы *Triticeae* для фундаментального издания «Флора СССР» С.А. Невский (1934) отнес к роду *Elymus* L. 4 вида, которые сейчас рассматриваются как виды рода *Leymus*: *E. arenarius* L., *E. mollis* Trin., *E. vilosissimus* Scrib. и *E. giganteus* Vahl. Виды, сейчас относимые к роду *Elymus*, он поместил в рода *Roegneria* C. Koch и *Clinelymus* (Griseb.) Nevski. Род *Clinelymus* (Griseb.), содержал выбранный позднее лектотип рода *Elymus* – *E. sibiricus* L. (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). Н.Н. Цвелев (1976), учитывая работы С.А. Невского, опубликовал в своей монографии “Злаки СССР” систему рода *Elymus* для территории бывшего

СССР, состоящую из 5 секций: *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel., *Goulardia* (Husn.) Tzvel., *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvel., *Anthosachne* (Steud.) Tzvel. и *Elymus*. Согласно системе Н.Н. Цвелева (1976) многие виды разделены на подвиды (табл. 3), позднее получившие статус вида (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010).

После критической ревизии коллекций гербарного материала видов *Elymus*, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE), а также с учетом последних флористических сводок (Пешкова и др., 1990; Пробатова, 2006; Цвелев, 2006), Н.Н. Цвелев (2008) и Цвелев и Пробатова (2010) предложили новую систему этого рода. Особо надо отметить многолетние биосистематические исследования внутривидового полиморфизма и межвидовых взаимоотношений сибирских представителей рода *Elymus*, выполненные А.В. Агафоновым и его учениками, которые значительно углубили наши представления об отношениях видов в роде. Отметим, также, А.В. Агафонов разработал концепцию рекомбинационных и интрогрессивных пулов в составе рода (обзоры: Агафонов, 2004, 2007, 2008, Агафонов и др., 2015).

Цитогенетические исследования видов *Elymus* трибы Пшеницевые убедительно доказали отсутствие первично диплоидных видов в роде (с $2n=14$), наименьшее число хромосом у пырейников — $2n=28$, виды рода являются целиком гибридогенными (Dewey, 1984; Löve, 1984; Цвелев, Пробатова, 2010). Основываясь на результатах цитогенетических наблюдений и гибридологическом анализе, D. Dewey (1984) и A. Löve (1984) предложили разделять рода трибы Пшеницевые в соответствии с особой геномной конституцией каждого рода.

Руководствуясь этими идеями D. Dewey и A. Löve и предложенным ими геномным критерием рода (для каждого рода характерен особый состав геномов), С. Yen с соавторами (Yen et al, 2005) разделили род *Elymus* s.l. на шесть родов строго в соответствии с геномной конституцией - *Douglasdeweya*

(PPStSt), *Roegneria* (StStYY), *Anthosachne* (StStWWYY), *Kengyilia* (PPStStYY), *Campeiostachys* (HHStStYY) и *Elymus* (StStHH, StStStHH). Этот подход привлекателен, однако, пока еще не используется последовательно в последних обработках рода *Elymus* (см. Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010).

Завершая эту главу, отметим, что на данный момент в России известно 53 вида пырейников (Цвелев, Пробатова, 2010), которые подразделены на 4 секции: *Turczaninovia*, *Goulardia* (8 подсекций), *Clinelymopsis* и *Elymus* (табл. 3а-в). Этим делением рода на секции мы и будем, в основном, руководствоваться при дальнейшем изложении материалов обзора литературы.

1.3. Геносистематика (молекулярная филогения) растений: маркеры и методы.

Классическая систематика, основанная на изучении морфологических признаков (фенотипов), по мнению Э. Майра, «есть научное исследование различных организмов, их разнообразия, а также всех и каждого взаимоотношений между ними» (Майр, 1971). В конце 20 века, в связи с развитием методологической базы молекулярной биологии, возникло новое направление в систематике – систематика генотипов. Геносистематика – наука, «которая изучает все разнообразие генотипов организмов, все и каждое взаимоотношения между ними» (Антонов, 2006). Термин «геносистематика» (систематика генотипов) был предложен биохимиком, молекулярном биологом А.С. Антоновым в 1973 году (Антонов, 1973; 1974). Согласно мнению А.С. Антонова (2006), геносистематика растений является новым, современным разделом систематики. Данная дисциплина возникла на стыке нескольких биологических наук, «в первую очередь биохимии, молекулярной биологии и генетики и ряда разделов классической ботаники, а также биоинформатики» (Антонов, 2006). Следует отметить, что А.Н. Белозерский и А.С. Спирин (1960) опубликовали одними из первых обзор, посвященный сравнительной биохимии нуклеиновых кислот, дисциплине,

Таблица 3а. Системы рода *Elymus* L. Н.Н. Цвелева (1976; 2008).

Секция	Системы рода <i>Elymus</i> L.	
	Цвелев, 1976.	Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010, указана только кариологически установленная геномная формула.
Turczaninovia (Nevski) Tzvel.	1. <i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb., 1a. <i>E. dahuricus</i> var. <i>dahuricus</i> , 1b. <i>E. dahuricus</i> subsp. <i>excelsus</i> (Turcz. ex Griseb.) Tzvel.	1) <i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb. (StHY), 2) <i>E. franchetii</i> Kitag., 3) <i>E. woroschilowii</i> Probat., 4) <i>E. excelsus</i> Turcz. ex Griseb.
Goulardia (Husn.) Tzvel.	2. <i>E. panormitanus</i> (Parl.) Tzvel., 3. <i>E. drobovii</i> (Nevski) Tzvel., 4. <i>E. sclerophyllus</i> (Nevski) Tzvel., 5. <i>E. macrochaetus</i> (Nevski) Tzvel., 6. <i>E. fedtschenkoi</i> Tzvel., 7. <i>E. dentatus</i> (Hook.f.) Tzvel., 7a. <i>E. dentatus</i> subsp. <i>ugamicus</i> (Drob.) Tzvel., 7b. <i>E. dentatus</i> subsp. <i>lachnophyllus</i> (Ovcz. & Sidorenko) Tzvel., 8. <i>E. abolinii</i> (Drobow) Tzvel., 9. <i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel., 10. <i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel., 10a. <i>E. mutabilis</i> subsp. <i>mutabilis</i> , 10b. <i>E. mutabilis</i> subsp. <i>barbulatus</i> Nevski ex Tzvel., 10c. <i>E. mutabilis</i> subsp. <i>transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel., 10d. <i>E. mutabilis</i> subsp. <i>praecaespitosus</i> (Nevski) Tzvel., 11. <i>E. uralensis</i> (Nevski) Tzvel., 11a. <i>E. uralensis</i> subsp. <i>tianschanicus</i> (Drob.) Tzvel., 11b. <i>E. uralensis</i> subsp. <i>komarovii</i> (Nevski) Tzvel., 11c. <i>E. uralensis</i> subsp. <i>prokudinii</i> (Seredin) Tzvel., 11d. <i>E. uralensis</i> subsp. <i>viridiglumis</i> (Nevski) Tzvel., 11e. <i>E. uralensis</i> subsp. <i>uralensis</i> . 12. <i>E. buschianus</i> (Roshev.) Tzvel., 13. <i>E. troctolepis</i> (Nevski) Tzvel., 14. <i>E. transhyrcanus</i> (Nevski) Tzvel., 15. <i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.,	Подсекция 1. Curvati (Nevski) Tzvel. 5. <i>E. fedtschenkoi</i> Tzvel. (StY), 6. <i>E. nevskii</i> Tzvel. (StY), 7. <i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel. (StY), Подсекция 2. Subsecundi (Nevski) Tzvel. 8. <i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel. (StH), 9. <i>E. barbulatus</i> (Nevski ex Tzvel.) Tzvel., 10. <i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel., 11. <i>E. komarovii</i> (Nevski) Tzvel., 12. <i>E. prokudinii</i> (Sered.) Tzvel., 13. <i>E. viridiglumis</i> (Nevski) Czer., 14. <i>E. uralensis</i> (Nevski) Tzvel., 15. <i>E. karakabinicus</i> Kotuch., 16. <i>E. buschianus</i> (Roshev.) Tzvel., 17. <i>E. troctolepis</i> (Nevski) Tzvel. Подсекция 3. Pendulini (Nevski) Tzvel. 18. <i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel. (StY), 19. <i>E. brachypodioides</i> (Nevski) Peschkova, 20. <i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvel. Подсекция 4. Ciliares (Nevski) Tzvel. 21. <i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvel. (StY), 22. <i>E. amurensis</i> (Drob.) Czer. Подсекция 5. Canini (Nevski) Tzvel. 23. <i>E. kamoji</i> (Ohwi) Chen. (StHY), 24. <i>E. tsukushiensis</i> Honda (StHY), 25. <i>E. caninus</i> (L.) L. (StH),

Таблица 36. Системы рода *Elymus* L. Н.Н. Цвелева (1976; 2008).

Секция	Системы рода <i>Elymus</i> L.	
	Цвелев, 1976	Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010
Goulardia (Husn.) Tzvel.	15a. <i>E. pendulinus</i> subsp. <i>pendulinus</i> , 15b. <i>E. pendulinus</i> subsp. <i>brachypodioides</i> (Nevski) Tzvel., 5) <i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvel., 16a. <i>E. ciliaris</i> subsp. <i>ciliaris</i> , 16b. <i>E. ciliaris</i> subsp. <i>amurensis</i> (Drobow) Tzvel., 6) <i>E. caninus</i> (L.) L., 7) <i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould ex Shinners, 18a. <i>E. trachycaulus</i> subsp. <i>trachycaulus</i> , 18b. <i>E. trachycaulus</i> subsp. <i>novae-angliae</i> (Scribn.) Tzvel., 18c. <i>E. trachycaulus</i> subsp. <i>kamczadalarum</i> (Nevski) Tzvel., 8) <i>E. lenensis</i> (Popov) Tzvel., 9) <i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel., 20a. <i>E. kronokensis</i> subsp. <i>subalpinus</i> (L.Neumann) Tzvel., 20b. <i>E. kronokensis</i> subsp. <i>kronokensis</i> , 10) <i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel., 21a. <i>E. sajanensis</i> subsp. <i>villosus</i> (V.N.Vassil.) Tzvel., 21b. <i>E. sajanensis</i> subsp. <i>hyperarcticus</i> (Polunin) Tzvel., 21c. <i>E. sajanensis</i> subsp. <i>sajanensis</i> , 11) <i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel., 22a. <i>E. macrourus</i> subsp. <i>macrourus</i> , 22b. <i>E. macrourus</i> subsp. <i>neplianus</i> (V.N.Vassil.) Tzvel., 22c. <i>E. macrourus</i> subsp. <i>turuchanensis</i> (Reverd.) Tzvel., 12) <i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel., 13) <i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel., 24a. <i>E. fibrosus</i> subsp. <i>fibrosus</i> , 24b. <i>E. fibrosus</i> subsp. <i>subfibrosus</i> .	Подсекция 6. <i>Trachycauli</i> Tzvel. 16. <i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould et Shinners (StH), 17. <i>E. novae-angliae</i> (Scribn.) Tzvel., 18. <i>E. kamczadalarum</i> (Nevski) Tzvel., 19. <i>E. charkeviczii</i> Probat. Подсекция 7. <i>Boreales</i> (Nevski) Tzvel. 20. <i>E. lenensis</i> (M. Pop.) Tzvel., 21. <i>E. versicolor</i> Khokhr., 22. <i>E. scandicus</i> (Nevski) Khokhr., 23. <i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel., 24. <i>E. probatovae</i> Tzvel., 25. <i>E. vassiljevii</i> Czer., 26. <i>E. hyperarcticus</i> (Polun.) Tzvel., 27. <i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel., Подсекция 8. <i>Pubescentes</i> (Nevski) Tzvel. 28. <i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel., 29. <i>E. turuchanensis</i> (Reverd.) Czer., 30. <i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel., 31. <i>E. ircutensis</i> Peschkova, 32. <i>E. zejensis</i> Probat., 33. <i>E. magadanensis</i> Khokhr. Подсекция 9. <i>Fibrosi</i> (Nevski) Tzvel. 34. <i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel. (StH), 35. <i>E. subfibrosus</i> (Tzvel.) Tzvel., 36. <i>E. amgensis</i> Tzvel.
Clinelymopsis (Nevski) Tzvel.	25. <i>E. caucasicus</i> (C. Koch) Tzvel.	47. <i>E. caucasicus</i> (C. Koch) Tzvel. (StY)

Таблица 3в. Системы рода *Elymus* L. Н.Н. Цвелева (1976; 2008).

Секция	Системы рода <i>Elymus</i> L.	
	Цвелев, 1976	Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010
Anthosachne (Steud.) Tzvel.	14) <i>E. praeruptus</i> Tzvel., 15) <i>E. glaucissimus</i> (Popov) Tzvel., 16) <i>E. himalayanus</i> (Nevski) Tzvel., 17) <i>E. tschimganicus</i> (Drob.) Tzvel., 18) <i>E. schugnanicus</i> (Nevski) Tzvel., 19) <i>E. longi-aristatus</i> (Boiss.) Tzvel., 31a) <i>E. longiaristatus</i> subsp. <i>canaliculatus</i> (Nevski) Tzvel., 31b) <i>E. longi-aristatus</i> subsp. <i>flexuosissimus</i> (Nevski) Tzvel., 31c) <i>E. longi-aristatus</i> subsp. <i>badachschanicus</i> Tzvel., 31d) <i>E. longi-aristatus</i> subsp. <i>longi-aristatus</i> , 31e) <i>E. longi-aristatus</i> subsp. <i>litvinovii</i> .	нет
<i>Elymus</i> .	37) <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel., 38) <i>E. sibiricus</i> L., <i>E. nutans</i> Griseb., 39) <i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. 34a) <i>E. schrenkianus</i> subsp. <i>schrenkianus</i> , 34b) <i>E. schrenkianus</i> subsp. <i>pamiricus</i> (Tzvel.) Tzvel., 40) <i>E. arcuatus</i> (Golosc.) Tzvel.	26) <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel. (StH), 27) <i>E. peschkovae</i> Tzvel., 28) <i>E. khokhrjakovii</i> Tzvel., 29) <i>E. sibiricus</i> L. (StH), 30) <i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. (StHY), 31) <i>E. pamiricus</i> Tzvel.

которая предшествовала геносистематике (Антонов, 2006). Зарубежные работы по данной тематике появились только спустя десятилетия (например, Diamond, 1983). В англоязычной литературе термин геносистематика (англ. *genosystematics*) редко используют, чаще можно встретить в монографиях и обзорах следующие синонимичные понятия: молекулярная филогенетика (англ. *molecular phylogenetics* (Alvarez, Wendel, 2003; Saarela et al., 2007; McManus, Lewis, 2011 и др.)), ДНК-систематика (*DNA systematics* (Olmstead, Palmer, 1994; Gonzalez et al., 2001 и др.)) и молекулярная систематика (англ. *molecular systematics* (Chase et al., 2003; Edwards, 2009 и др.)) (Антонов, 2006). Число публикаций в области геносистематики увеличивается с каждым годом (Pagel, 1999; Антонов, 2006).

Базовые молекулярно-генетические маркеры для проведения геносистематических исследований представлены в таблице 4, согласно обзорной статье Е.К. Хлесткиной (2011).

Различные молекулярные маркеры используют для молекулярно-филогенетических исследований видов рода *Elymus*. Например, с помощью методик RFLP and RAPD были выяснены геносистематические связи между многими видами внутри рода *Elymus*, а также между видами родов *Elymus*, *Hordelymus* (Jess.) Harz и *Agropyron* (Svitashev et al., 1998). Савчкова с соавторами (Савчкова и др., 2003) успешно применили метод Полиморфизма длины амплифицированных фрагментов (AFLP) для выяснения молекулярно-филогенетических отношений внутри комплекса видов *E. dahuricus* aggr. (Кобозева, 2014). Маркеры RAPD, STS и SCAR были применены для определения геномного состава многих видов *Elymus*, с помощью данных маркеров были выявлены субгеномы St, Y, H, входящие в состав геномов пырейников (Zhou et al., 2013; Кобозева, 2014). Для установления геносистематических отношений между видами *Elymus* применяли SRAP и ISSR маркеры (Zhou et al., 2013; Кобозева, 2014). Современной популярной тенденцией в молекулярной филогении является использование нескольких маркеров (методов) при проведении исследования.

Таблица 4. Классификация и сравнительные характеристики ДНК-маркеров согласно Е.К. Хлесткиной (2011)

Классификация	Монолокусные маркеры	Мультилокусные маркеры
Классификация		
Методы, основанные на блот-гибридизации	RFLP (restriction fragment length polymorphism) – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов (Botstein et al., 1980)	Минисателлиты (Jeffreys et al., 1985)
Методы, основанные на ПЦР	<p>SSR (simple sequences repeats) – простые повторяющиеся последовательности (микросателлиты) (Tautz, Renz, 1984)</p> <p>STS (sequences tagged site) – последовательности, характеризующие локус (Olson et al., 1989)</p> <p>SCAR (sequence characterized amplified region) – последовательность, характеризующая амплифицированную область (Paran, Michelmore, 1993)</p> <p>SSCP (single strand conformation polymorphism) – полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК (Orita et al., 1989)</p> <p>CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) – расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности (Konieczny, Ausubel, 1993)</p>	<p>RAPD (random amplified polymorphic DNA) – случайно амплифицированная полиморфная ДНК (Williams et al., 1990; Welsh et al., 1992)</p> <p>ISSR (inter simple sequence repeats) – межмикросателлитные последовательности (Zietkiewicz et al., 1994)</p> <p>IRAP (inter-retrotransposon amplified polymorphism) – полиморфизм амплифицированных последовательностей между ретротранспозонами (Kalendar, Schulman, 2006)</p> <p>AFLP (amplified fragment length polymorphism) – полиморфизм длины амплифицированных фрагментов (Vos et al., 1995)</p> <p>SSAP (sequence-specific amplification polymorphism) – полиморфизм специфично амплифицированных последовательностей (Waugh et al., 1997)</p>
Методы, основанные на применении ДНК-чипов	SNP (single-nucleotide polymorphism) – однонуклеотидный полиморфизм (Wang et al., 1998)	DArT (diversity array technology) – ДНК-чип технология для изучения разнообразия (Jaccoud et al., 2001)
Тип наследования и область применения		
Наследование	Кодоминантный тип (метод анализа маркера позволяет выявлять оба аллеля)	Доминантный тип (метод анализа маркера позволяет выявлять один аллель)
Область применения у растений	<ul style="list-style-type: none"> • Картирование генов, хромосом и геномов • Выделение нуклеотидных последовательностей генов • Селекция с помощью молекулярных маркеров • Молекулярная паспортизация сортов • Диагностика заболеваний • Исследование генетического разнообразия • Филогенетические исследования 	<ul style="list-style-type: none"> • Филогенетические исследования • Картирование генов геномов (только AFLP, DArT) • Молекулярная паспортизация сортов • Исследование генетического разнообразия

Например, StNY-геномные пырейники были исследованы с использованием методов AFLP и SSR, а также с привлечением нуклеотидных последовательностей *DMC1*, ITS, *trnL-trnF* (Chen et al., 2013). Для выяснения происхождения геномов Н и Y евроазиатских, североамериканских и южноамериканских видов рода *Elymus* R.J. Mason-Gamer (2001) использовала последовательности ядерных низкокопийных генов *PEPC* (фосфоенолпируват карбоксилазы) и *GBSSI* (ген гранул-связанной синтазы крахмала I). В более поздней работе R.J. Mason-Gamer (2013) использовала последовательности генов *trnT*, *trnL*, *trnF* и спейсеров и гена *rpoA* генома хлоропластов и трех низкокопийных ядерных генов (*PEPC*, бета-амилазы) для реконструкции молекулярно-филогенетических деревьев видов *Elymus* (рис. 5, рис. 6, рис. 7).

Для построения молекулярно-филогенетических реконструкций также используют «белковые методы» – полиморфизм аллозимов. Преимущество применения полиморфизма аллозимов – кодоминантность, т.е. возможность идентификации гетерозигот, недостатком данной методики является необходимость работы со свежим растительным материалом. «Электрофоретический анализ полипептидных спектров белков проламин-глютелинового комплекса много лет используется» научной группой А.В. Агафонова (Agafonov, Gerus, Salomon, 2005; Агафонов, 2008а; Агафонов, Герус, 2009 и др.) «для изучения природных и экспериментальных популяций видов рода *Elymus*» (Кобозева, 2014).

1.3.1. Использование последовательностей ITS, *trnL-trnF* в геносистематике видов трибы *Triticeae*.

У растений последовательности ДНК, кодирующие три молекулы рибосомных РНК – 18S, 5.8S и 26S рРНК, расположены в одном консервативном кластере – цистроне 35S рРНК. Последовательности, кодирующие 18S и 5.8S рРНК геномной ДНК, разделены внутренним транскрибируемым спейсером ITS1, а гены 5.8S рРНК и 26S рРНК – ITS2, и

вместе с внешними транскрибируемыми спейсерами ETS составляют одну единицу транскрипции. Схема строения района цистронов 35S рРНК показана на рисунке 1. Эти цистроны разделены нетранскрибируемыми спейсерами и в виде тандемных повторов располагаются на одной или нескольких хромосомах, в районе, называемом ядрышковый организатор (ЯОП) (Alvarez, Wendel, 2003). Диплоидные виды трибы *Triticeae* обычно несут два основных локуса 35S рДНК (ядрышковых организатора) на гаплоидный геном и могут нести различное количество минорных локусов (Mahelka et al., 2013). Гены 35S рРНК в геноме ядра злаков представлены сотнями и тысячами транскрипционных единиц. В связи с данными особенностями генов 35S рРНК описаны случаи возникновения псевдогенов 35S рРНК, которые могут появляться и изменяться с разной скоростью, независимо от функциональных аналогов (работающих генов рРНК), следовательно, их присутствие может создать серьезные проблемы для филогенетического анализа (Alvarez, Wendel, 2003).

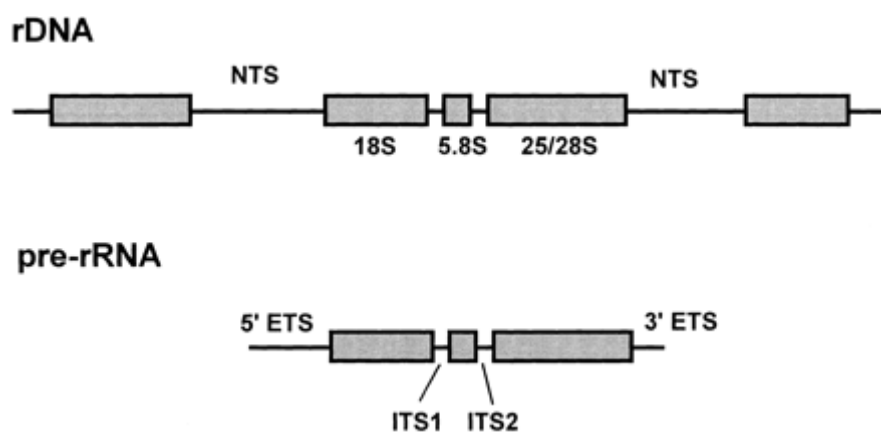


Рисунок 1. Структура эукариотической рДНК и пре-рРНК (по Brown, Show, 1998). NTS – нетранскрибируемый спейсер; ETS – внешний транскрибируемый спейсер; ITS1 и ITS2 – внутренние транскрибируемые спейсеры 18S, 5.8S, 25/28S - участки гена 35S рРНК, кодирующие 18S, 5.8S и 25/28S рРНК.

Внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2 ядерного рибосомного цистрона 18S-5.8S-26S рДНК широко используются в молекулярно-филогенетических исследованиях растений на уровне видов (Brown, Show, 1998; Матвеева и др., 2011; Mason-Gamer, 2013).

Использование ITS-последовательностей для построения молекулярно-филогенетических гипотез имеет ряд преимуществ над использованием других молекулярных маркеров (Alvarez, Wendel, 2003; Шнеер, 2009; Dizkirici, et al., 2010; Матвеева и др., 2011):

- 1) существует несколько наборов универсальных ПЦР-праймеров, подходящих для работы с разными систематическими группами;
- 2) размер ПЦР продукта обычно менее 700 п.н. (кроме некоторых групп голосеменных растений), что позволяет проводить амплификацию и секвенирование без использования внутренних праймеров;
- 3) высокая вариабельность, которая позволяет использовать данные последовательности в качестве молекулярных маркеров для эволюционных исследований на видовом уровне, в том числе для изучения происхождения полиплоидных видов, гибридизации и интрогрессии;
- 4) возможность секвенирования даже из сухого гербарного материала в связи с мультикопийной структурой (Alvarez, Wendel, 2003; Шнеер, 2009; Dizkirici, et al., 2010; Матвеева и др., 2011).

Неоднозначно интерпретируемой особенностью геносистематических исследований с использованием в качестве маркера ITS последовательностей является предполагаемая внутригеномная их однородность за счет гомогенизации повторенных копий рДНК в пределах многокопийных областей (концертная эволюция) (Шнеер, 2009; Матвеева и др., 2011). Для ITS-последовательностей характерно наследование и по материнской, и по отцовской линии, в отличие от однородительского у большинства растений наследования митохондриальной и пластидной ДНК.

В настоящее время для изучений филогении покрытосеменных и других растений широко используются последовательности ДНК хлоропластов (хпДНК), особенно интроны гена *trnL* и межгенный спейсер *trnL-trnF* (рис. 2) (Шнеер, 2009; Матвеева и др., 2011). Некодирующие последовательности часто содержат больше вставок и делеций, чем замен, что затрудняет их выравнивание и определение гомологичных оснований. Многие исследователи утверждают,

что вставки и делеции содержат филогенетически значимую информацию и, следовательно, должны быть включены в анализ.

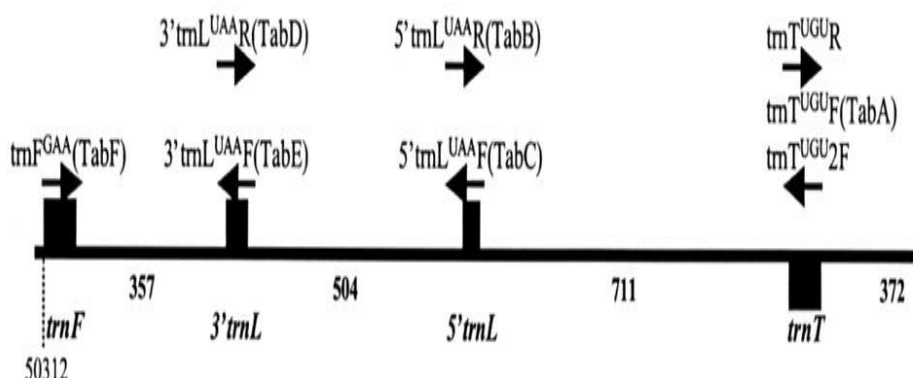


Рисунок 2. Организация последовательности *trnT-trnF* генома хлоропластов растений (по Shaw et al., 2005)

В некоторых исследованиях они кодируются в виде двоичных символов, в то время как при анализе методом парсимонии пробелы обрабатываются как недостающие данные, или используются только однозначные и потенциально информативные индели (Stoneberg et al, 2004).

С использованием различных компьютерных программ можно получить вторичную структуру всех последовательностей для группы близкородственных организмов, сравнить, найти черты, общие для всех представителей таксона для уточнения молекулярно-филогенетических связей между видами (Coleman, 2009). Для последовательностей рРНК характерна вторичная структура, которая включает области, содержащие как спаренные, так и неспаренные основания. Вполне вероятно, что различные элементы вторичной структуры эволюционно различаются (Coleman, 2009). При анализе последовательностей, кодирующих белки, можно определить, допущены ли ошибки выравнивания за счет их разделения на кодоны, в то время как для ITS последовательностей такую проверку осуществить невозможно. Проблема усугубляется накоплением вставок и замен нуклеотидов, а также высоким содержанием GC пар (Alvarez, Wendel, 2003).

Сравнение последовательностей 5.8S рРНК и их вторичных структур

также используется при филогенетической реконструкции на уровне видов, родов и семейств эукариот. Вторичная структура последовательности 5.8S рРНК может быть оценена с использованием либо схемы "пистолет" либо "лист клевера" для изолированных 5.8S рРНК (Nazar, Wildeman, 1981; Родионов и др., 2005). Эти две обобщенные модели вторичной структуры 5.8S рРНК были предложены исходя из предположения, что общая роль молекулы 5.8S рРНК в структуре рибосомы или функция должна привести к универсальным мотивам во вторичной структуре. Согласно обоим моделям, вторичная структура последовательности 5.8S рРНК имеет две общие характеристики: взаимодействие между крайними основаниями, формирующими структуру шпильки, и «ГЦ – богатый» стебель, но данные конфигурации значительно различаются по характеристикам остальных взаимодействий. Вторичная структура всех известных в настоящее время последовательностей 5.8S рРНК включает общий стабильный «ГЦ – богатый» стебель (Nazar, Wildeman, 1981, Coleman, 2009).

1.4. История изучения геномной конституции видов рода *Elymus* L.

Определение границ родов и их отношений с другими видами *Triticeae* является одной из наиболее сложных проблем классификации трибы (Цвелев, Пробатова, 2010; Mason-Gamer, 2013). Триба *Triticeae* включает в себя множество автополиплоидных и аллополиплоидных таксонов (Цвелев, 1976). Полиплоидия, появляющаяся в результате либо дублирования одного полного генома (автополиплоидия), либо из комбинации двух или более дифференцированных геномов (аллополиплоидия), представляет распространенный путь видообразования у растений (Liu et al., 2006; Родионов, 2013). Полиплоидия обеспечивает естественным гибридам устойчивость к повышению и понижению температуры, засухе, полиплоиды легче адаптируются к неблагоприятным факторам среды, чем их диплоидные предки (Крогулевич, 1976).

В решении многих вопросов систематики таксонов, объединяемых в трибу *Triticeae*, большое значение имеет цитогенетическое определение типа геномов, характерного для данного вида, рода, секции (Dewey, 1984; Assadi, 1995; Агафонов, 2004; Цвелев, 2008).

В трибе *Triticeae* анализ генома сильно повлиял на таксономию группы (Цвелев, 1976; Dewey, 1984). В соответствии с геномной системой классификации, виды сгруппированы в рода на основании паттерна спаривания хромосом у межвидовых гибридов в мейозе. При гибридизации полиплоидов с неизвестной геномной конституцией с серией диплоидов или полиплоидов с известными геномами, паттерн мейотического спаривания в гибридах показывает геномный состав неизвестного полиплоида (Dewey, 1984; Liu et al, 2006). Высокая степень спаривания хромосом при гибридизации указывает на высокую степень сходства между наборами хромосом и, в свою очередь, на близкие отношения между гибридизуемыми таксонами. Меньшая способность хромосом к спариванию, как предполагается, отражает более низкую степень сходства последовательностей и, следовательно, более отдаленные отношения. Рода, таким образом, ограничены как единицы, между которыми гибриды обладают неполным спариванием хромосом, или спаривание вообще не происходит (Dewey, 1984; Mason-Gamer, 2007).

Картина гибридизации отдельных видов *Elymus* между собой очень сложная. В частности, это относится к видам флоры России (обзоры: Савчкова и др., 2003; Агафонов, 2004, 2007, 2009; Герус, 2008; Agafonov et al., 2005; Кобозева и др., 2011, 2012). А.В. Агафоновым и сотрудниками на основании многолетних биосистематических исследований разработана, в приложении к видам рода *Elymus* флоры России (в частности, Сибири), концепция, согласно которой род *Elymus* нужно рассматривать как систему природных популяций, в той или иной степени обменивающихся генами. А.В. Агафонов (2004) выделяет три типа отношений между популяциями (эколого-географическими расами) во флоре России, для которых при самоопылении и перекрестном

опылении (скрещивании) характерны разные уровни нарушений мейоза и фертильности в поколении F1, F2, и возвратных скрещиваниях.

1 «Рекомбинационный генпул» – мейоз у гибридов идет без нарушений или с незначительными нарушениями, фертильность не нарушена или нарушена так, что допускает появление какого-то количества зрелых семян при самоопылении.

2. «Интрогрессивный генпул» – мейоз нарушен, семенная фертильность F1 выше нуля и допускает интрогрессию при возвратных скрещиваниях. Растения в F2 абсолютно стерильны.

3. «Гамма-уровень» – гибриды жизнеспособны, но мейоз нарушен, размножение возможно только вегетативное. (Агафонов, 2004).

А.В. Агафонов (2004) не выделяет в качестве особого уровня, но это логично сделать: еще один уровень репродуктивных отношений между видами – уровень 4 (назовем его «Дельта-уровень»): абсолютная генетическая изоляция видов, гибриды не возникают, или они не жизнеспособны. Отношения видов рода *Elymus*, установленные в ходе гибридологических экспериментов группы А.В. Агафонова представлены на рис. 3. Условные обозначения: серые окружности - «рекомбинационный генный пул» – гибриды в F1 и F2 частично фертильны; светлые окружности – «интрогрессивный генный пул» – гибриды жизнеспособны и способны к возвратным скрещиваниям, стрелки – возможные (предполагаемые или допускаемые) направления возвратных скрещиваний гибридов. Примечание: *E. pubiflorus* – синоним *E. peschkovae* Tzvel. Растения, относимые к роду *Elymus*, могут давать гибриды и при опылении пыльцой других родов. Так в природе Дальнего Востока встречается гибрид $\times Elyhordeum = Elymus \times Hordeum$ (Пробатова, 2007). Можно получить межродовые гибриды между *Elymus* и *Triticum*, *Secale*, *Pseudoroegneria*, *Agropyron* (Torabinejad, Mueller, 1993; Kim et al., 2008; Okito, 2008). Может показаться, что сформулированный Агафоновым (2004, 2007, 2008a, 2008b) "принцип рекомбинационных и интрогрессивных генпулов в отношении рода *Elymus* входит в противоречие с вавилонской концепцией вида (ВКВ)". Однако,

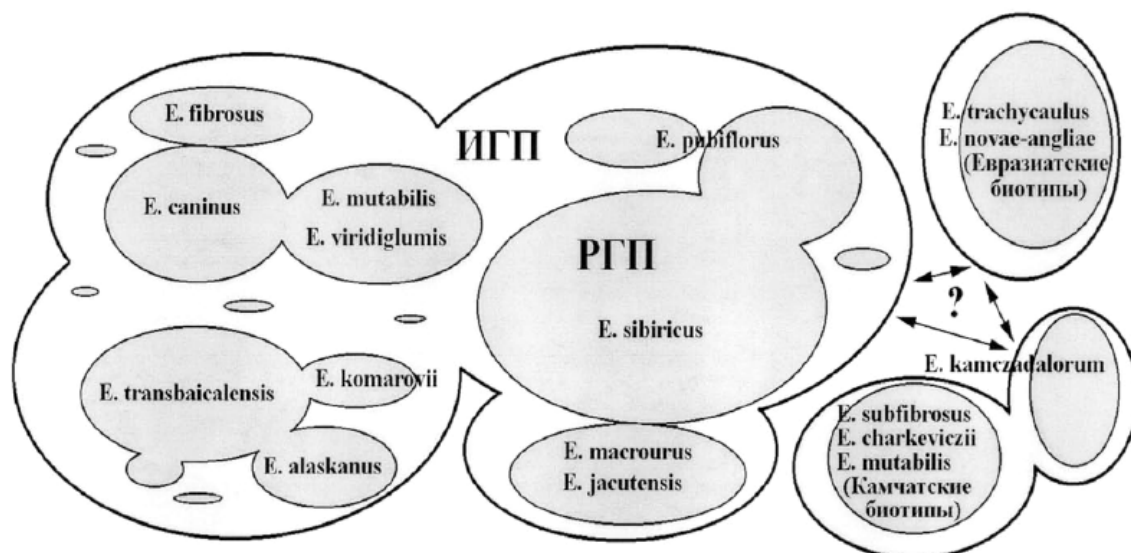


Рисунок 3. Схема, отражающая разную степень генетической изоляции некоторых видов рода *Elymus* Евразии (Агафонов, 2004).

по мнению автора данной концепции А.В. Агафонова (2008б) это противоречие только кажущееся, т.к. принцип РГП—ИГП всего лишь конкретизирует межвидовые взаимоотношения внутри только одного рода, т.е. наполняет общую форму ВКВ определенным содержанием материалов в отношении рода *Elymus*.

Возможность межродового скрещивания обусловлена общностью происхождения геномов у представителей разных родов Пшеницевых. Наибольшее сходство между геномами наблюдается у видов, имеющих общие ареалы обитания, также показано, что сходство геномов видов родов *Elymus* и *Pseudoroegneria* уменьшается с увеличением расстояния между местами их произрастания (Okito, 2008). St-геном является геномом (субгеномом), который входит в состав геномов всех видов рода *Elymus* и передан им, предположительно, от рода *Pseudoroegneria* (Dewey, 1967). H-геном произошел от рода *Hordeum* (Dewey, 1971), P и W геномы получены *Elymus* от гипотетических предков из родов *Agropyron* и *Australopyrum* (Tsvelev) A. Love (Jensen, 1990; Torabinejad, Mueller, 1993), соответственно. Донор генома Y, который присутствует в большинстве азиатских видов рода *Elymus*, до сих пор не определен (Mason-Gamer, 2013), но последние работы показывают, что

субгеномы St и Y имеют общий предковый геном (Liu et al. 2006; Okito et al. 2009). Начиная с 80-х годов XX века, систематическое положение рода *Elymus* s.l. пересматривалась многими авторами за счет включения в него других родов трибы *Triticeae* (Barkworth, 1992). С начала 90-х годов стала проявляться противоположная тенденция, были высказаны предложения по выделению видов с геномным составом StYP в особый род *Kengyilia* C. Yen & J.L. Yang (Yang et al., 1990), видов с StY геномной конституцией в род *Roegneria* C. Koch (Baum et al., 1991; Jensen, Chen, 1992)

C. Yen с соавторами (Yen et al, 2005) разделили род *Elymus* s.l. на шесть родов строго в соответствии с геномной конституцией: *Douglasdeweya* C. Yen, J.L. Yang & B.R. Baum (PPStSt, новый род), *Roegneria* C. Koch (StStYY), *Anthosachne* Steudel (StStWWYY), *Kengyilia* C. Yen & J.L. Yang (PPStStYY), *Campeioestachys* Drob. (HHStStYY), и *Elymus* L. (StStHH, StStStHH и StStHHHH) (рис. 4). Геномная конституция, установленная цитогенетически, а также синонимика исследованных нами видов *Elymus*, представлена в таблице 5. Не у всех известных видов рода *Elymus* флоры России на данный момент установлена геномная конституция, однако ее иногда можно предсказать на основании данных кариологии. В этом случае мы ссылались на результаты отечественных кариологов.

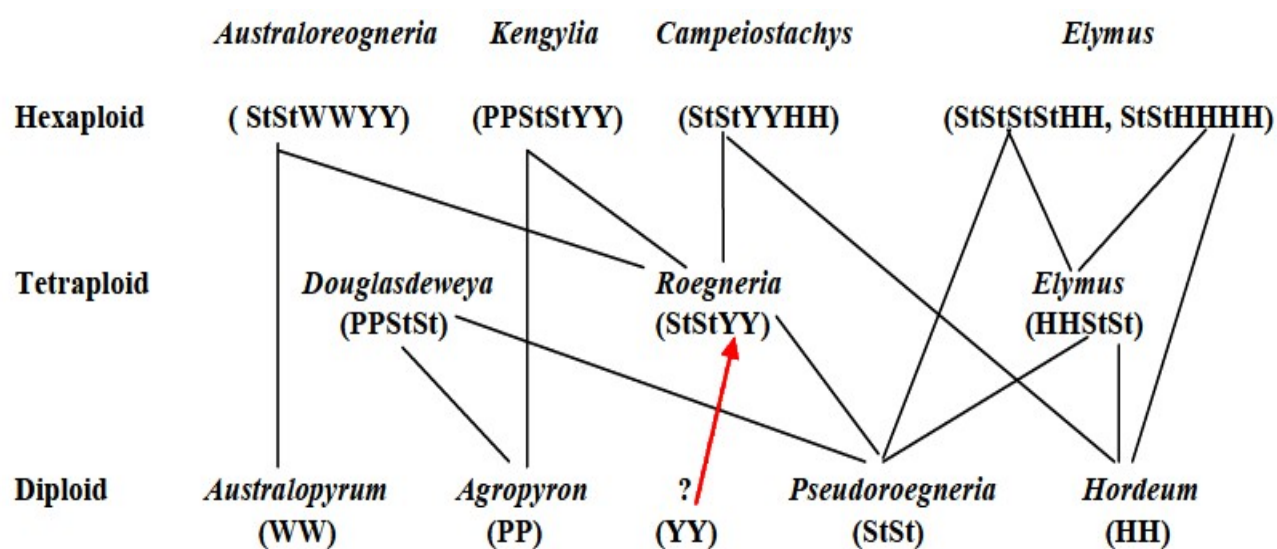


Рисунок 4. Филогенетические взаимоотношения между родами: *Agropyron*, *Australopyrum*, *Australoreogneria*, *Elymus*, *Hordeum*, *Kengyilia*, *Campeioestachys*, *Douglasdeweya*, *Pseudoroegneria* и *Roegneria*, согласно Yen с соавторами (Yen et al. 2005).

1.4.1. Состав и общая характеристика группы видов *Elymus* L. с геномами StH и StY

Наиболее широко распространены виды рода *Elymus* с геномными конфигурациями StH и StY. Виды с геномной формулой StH очень разнообразны по морфологическим признакам, они встречаются в разных климатических зонах (от арктической до субтропической) (Sun, Zhang, 2011). Согласно данным молекулярно-филогенетического исследования североамериканских видов рода *Elymus*, геном St виды рода *Elymus* получили от *Pseudoroegneria* (Mason-Gamer, 2013).

Результаты анализа последовательности однокопийного гена *DMC1* ("disrupted meiotic cDNA") видов рода *Elymus* с StH геномом и круга их родства показали, что донорами H-генома для видов рода *Elymus* являются несколько разных видов рода *Hordeum* (Sun, Zhang, 2011). В частности, согласно результатам изоферментного анализа, геном H у евроазиатских и американских видов появился независимо, от разных предков (Jaaska 1992, Sun, Zhang, 2011).

В частности, предполагается, что вид *H. brevisubulatum* является донором H-генома для видов *E. virescens*, *E. confusus*, *E. lanceolatus*, *E. wawawaiensis* и *E. caninus*. Донором H-генома для видов *E. hystrix* и *E. cordilleranus* является подвид *H. brachyantherum subsp. californicum*, H-геном *Elymus sibiricus*, *E. canadensis* и *E. multisetus* сильно отличается как от H- генома современных видов рода *Hordeum*, так и от H-геномов других видов *Elymus* (Sun, Zhang, 2011).

Полученные результаты, таким образом, подтверждают гипотезу о независимом приобретении H-генома современными евроазиатскими, североамериканскими и южноамериканскими видами рода *Elymus* – виды этого рода возникали несколько раз, в разных географических зонах в результате нескольких независимых процессов межвидовой гибридизации (Sun, Zhang, 2011).

Таблица 5. Геномная конституция и синонимика исследованных видов *Elymus* согласно системе Н.Н. Цвелева (2008)

Sect. <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.		
Вид (Цвелев, 2008)	Геномная конституция; автор, установивший геномную конституцию, цитогенетические данные	Синонимика
<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb., П. даурский	StStHHYY Sakamoto, 1982; Baum et al., 2003; Agafonov et al., 2001	<i>Clinelymus dahuricus</i> (Turcz. Ex Griseb.) Nevski, <i>Campeiostrachys dahurica</i> (Turcz. ex Griseb.) B.R. Baum, J.L. Yang & C. Yen
<i>E. franchetii</i> Kitag., П. Франше	[StStHHYY] ¹ Probatova et al., 2009 a	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch., <i>E. cylindricus</i> (Franch.) Honda
<i>E. excelsus</i> Griseb., П. высокий	StStHHYY Dewey 1984	<i>E. dahuricus</i> subsp. <i>excelsus</i> (Turcz. ex Griseb.) Tzvel., <i>Clinelymus excelsus</i> (Turcz. ex Griseb.) Nevski
Sect. <i>Gouldardia</i> (Husnot) Tzvelev / Subsect. <i>Curvati</i> (Nevski)Tzvelev		
<i>E. fedtschenkoi</i> Tzvelev, П. Федченко	StStYY Liu, Dewey, 1983	<i>Agropyron curvatum</i> Nevski, <i>Roegneria curvata</i> (Nevski) Nevski, <i>Elymus macrolepis</i>
<i>E. nevskii</i> Tzvelev, П. Невского	StStYY Salomon, 1993	<i>Agropyron ugamicum</i> Drobov, <i>Roegneria ugamica</i> (Drobov) Nevski, <i>E. dentatus</i> subsp. <i>ugamicus</i> (Drob.) Tzvel.
<i>E. gmelinii</i> (Led.), Tzvel., П. Гмелина	StStYY Jensen, Hatch, 1989	<i>Triticum caninum</i> var. <i>gmelinii</i> Led., <i>Agropyron gmelinii</i> (Ledeb.) Scribn. et J. G. Smith, <i>Roegneria</i> <i>Roegneria turczaninovii</i> (Drobow) Nevski, <i>R. gmelinii</i> (Ledeb.) Kitag.,
Subsect. <i>Subsecundi</i> (Nevski) Tzvel.		
<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel., П. изменчивый	StStHH Dewey, 1984 Агафонов, 2004	<i>Agropyron mutabilis</i> Drob., <i>Triticum caninum</i> f. <i>altaicum</i> Griseb., <i>Agropyron angustiglume</i> Nevski, <i>A. ilmense</i> Roshev. ex Nevski, <i>Roegneria angustiglumis</i> (Nevski) Nevski, <i>Roegneria mutabilis</i> (Drob.) Hyl.
<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel. П. забайкальский	StStHH Агафонов, 2004	<i>Agropyron transbaicalense</i> Nevski, <i>Roegneria transbaicalensis</i> (Nevski) Nevski, <i>Agropyron pallidissimum</i> , <i>Roegneria burjatca</i> , <i>Elymus mutabilis</i> subsp. <i>transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.
<i>E. komarovii</i> (Nevski) Tzvel., П. Комарова	StStHH Agafonov et al., 1998; Герус, Агафонов, 2007	<i>Agropyron komarovii</i> Nevski, <i>Roegneria komarovii</i> (Nevski) Nevski, <i>E. uralensis</i> subsp. <i>komarovii</i> (Nevski) Tzvel.
<i>E. uralensis</i> (Nevski) Tzvel., П. уральский	?	<i>Agropyron uralense</i> Nevski, <i>Roegneria uralensis</i> (Nevski) Nevski
<i>E. karakabinicus</i> Kotuch., П. каракабинский	вероятно, гибрид между <i>E. komarovii</i> и <i>E.</i> <i>transbaicalensis</i> Герус, 2008	
Subsect. <i>Pendulini</i> (Nevski) Tzvelev		
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev, П. повислый	StStYY Lu et al., 1990 var. pendulinus	<i>Roegneria pendulina</i> Nevski, <i>Triticum caninum</i> var. <i>amurense</i> Korsh., <i>Agropyron pendulinum</i> (Nevski) Vorosch.
<i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvelev, П. глянцеви́тый	StStYY Кобозева и др., 2012	<i>Agropyron vernicosum</i> Nevski ex Grub., <i>E. pendulinus</i> subsp. <i>brachypodioides</i> (Nevski ex Grub.) Tzvelev

Subsect. Ciliares (Nevski) Tzvelev		
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvelev, П. реснитчатый	StStYY Dewey, 1984; Yu et al., 2008 a	<i>Triticum ciliare</i> Trin., <i>Agropyron ciliare</i> (Trin.) Franch., <i>Roegneria ciliaris</i> (Trin.) Nevski
<i>E. amurensis</i> (Drobow) Czer., П. амурский	StStYY Кобозева и др., 2011; Yu, 2008 b	<i>T. ciliare</i> f. <i>pilosum</i> Korsh., <i>Agropyron amurense</i> Drob., <i>E. ciliaris</i> subsp. <i>amurensis</i> (Drob.) Tzvel., <i>Roegneria amurensis</i> (Drob.) Nevski
Subsect. Canini (Nevski) Tzvel.		
<i>E. kamoji</i> (Ohwi) S.L.Chen, П. Камои	StStHHYY Probatova et al., 2015 Wang, 2011	<i>Agropyron kamoji</i> Ohwi, <i>A. tsukushiense</i> Honda var. <i>transiens</i> (Hack.) Ohwi, <i>E. tsukushiensis</i> auct. non Honda
<i>E. caninus</i> (L.) L., П. собачий	StStHH Dewey, 1968	<i>Triticum caninum</i> L., <i>Agropyron caninum</i> (L.) Beauv., <i>Goulardia canina</i> , <i>Agropyron abchazicum</i> Woronow, <i>Roegneria canina</i> (L.) Nevski
Subsect. Trachycauli Tzvel.		
<i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould et Shinnars П. шероховато-стебельный	StStHH Dewey, 1968	<i>Triticum trachycaulon</i> Link, <i>T. pauciflorum</i> Schwein., <i>Agropyron tenerum</i> Vasey, <i>A. trachycaulon</i> (Link) Malte ex Lewis
<i>E. charkeviczii</i> Prob., П. Харкевича	StStHH Agafonov et al., 2005; Probatova et al., 2009a	
Subsect. Boreales (Nev.)		
<i>E. scandicus</i> (Nevski) Khokhr., П. скандинавский	[StStHH ²] Probatova et al., 2012	<i>Roegneria scandica</i> Nevski, <i>Triticum boreale</i> Turcz., <i>E. kronokensis</i> subsp. <i>subalpinus</i> (L. Neum.) Tzvel., <i>alaskanus</i> subsp. <i>alaskanus</i> (Scribn. et Merr.) Löve
<i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel П. кроноцкий	StStHH Dewey, 1984	<i>Agropyron kronokense</i> Kom., <i>Roegneria kronokensis</i> (Kom.) Tzvel.
<i>E. hyperarcticus</i> (Polun.) Tzvel., П. высокоарктический	[StStHH ³] Probatova et al., 2009b	<i>Agropyron violaceum</i> var. <i>hyperarcticum</i> Polun., <i>Roegneria hyperarctica</i> (Polun.) Tzvel., <i>Elymus sajanensis</i> subsp. <i>hyperarcticus</i> (Polun.) Tzvel., <i>Roegneria</i> <i>villosa</i> subsp. <i>caerulea</i> Jurtz.
<i>E. probatovae</i> Tzvel., П. Пробатовой	[StStHH ⁴] Пробатова и др., 2010	<i>Roegneria latiglumis</i> (Scribn. et Smith) Nevski
<i>E. vassiljevii</i> Czerep., П. Васильева	?	<i>Roegneria villosa</i> V. Vassil., <i>E. sajanensis</i> subsp. <i>villosus</i> (V. Vassil.),
<i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel., П. саянский	StStHH Dewey, 1984	<i>Roegneria sajanensis</i> Nevski, <i>Agropyron sajanense</i> (Nevski) Grub.
Subsect. Pubescentes (Nevski) Tzvel.		
<i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel., П. длинноколосый	StStHH Lu, 1993; Агафонов, 2008a	<i>Triticum macrourum</i> Turcz., <i>Agropyron sericeum</i> Hitchc., <i>A. macrourum</i> (Turcz.) Drob., <i>Roegneria macroura</i> (Turcz.)

<i>E. turuchanensis</i> (Reverd.) Czer., П. туруханский	?	<i>Agropyron turuchanense</i> Reverd., <i>Roegneria</i> <i>turuchanensis</i> (Reverd.) Nevski, <i>Elymus macrourus</i> subsp. <i>turuchanensis</i> (Reverd.) Tzvel.
<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel. П. якутский	StStHH Lu, 1993; Агафонов, 2008a	<i>Agropyron jacutense</i> Drob., <i>Triticum pubescens</i> Trin., <i>Agropyron</i> <i>pubescens</i> Schischk., <i>Roegneria jacutensis</i> (Drob.) Nevski, <i>R. pubescens</i> (Schischk.) Nevski, <i>R. trinii</i> Nevski
<i>E. ircutensis</i> Pesch., П. иркутский	StStHH Агафонов, 2008a	<i>Agropyron turczaninovii</i> auct. non Drob.
Subject. Fibrosi (Nevski) Tzvel.		
<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel. П. волокнистый	StStHH Dewey, 1984	<i>Triticum fibrosum</i> Schrenk., <i>Agropyron fibrosum</i> (Schrenk) Candargy, <i>Roegneria fibrosa</i> (Schrenk) Nevski
<i>E. subfibrosus</i> (Tzvel.) Tzvel. П. почтиволокнистый	StStHH Пробатова, 2007 Agafonov et al., 2005; Агафонов, 2007	<i>Roegneria subfibrosa</i> Tzvel., <i>Elymus fibrosus</i> subsp. <i>subfibrosus</i> (Tzvel.) Tzvel.
Sect. Elymus		
<i>E. peschkovae</i> Tzvel. П. Пешковой	StStHH Агафонов, Герус, 2009	<i>Agropyrum confusum</i> var. <i>pubiflorum</i> Roshev., <i>Elymus confusus</i> var. <i>pubiflorus</i> (Roshev.) Tzvel., <i>E. pubiflorus</i> (Roshev.) Peschkova
<i>E. sibiricus</i> L. П. сибирский	StStHH Dewey, 1974 Агафонов, Герус, 2009	<i>E. tener</i> L., <i>E. praetervisus</i> Steud., <i>Hordeum sibiricum</i> (L.) Schenk., <i>Clinelymus sibiricus</i> (L.) Nevski, <i>Elymus</i> <i>krascheninnikovii</i> Roshev., <i>Triticum arctasianum</i> F. Hermann
<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. П. Шренка	StStHHYY Lu, Bothmer, 1992	<i>Triticum schrenkianum</i> Fisch. et C. A. Mey., <i>A. schrenkianum</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Candargy, <i>Campeiostrachys schrenkiana</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Drob.

¹ Насколько нам известно, геномная конституция этого вида в экспериментах по гибридизации не исследовалась, вид, по мнению Н.Н. Цвелева, занимает промежуточное положение между *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb. s. str. и *E. excelsus*, и имеет в своем кариотипе $2n=42$ (Probatova et al., 2009 a) – есть все основания думать, что кариотип у него StStHHYY.

² Пробатовой и соавт. (Probatova et al., 2012) установлено, что у *E. scandicus* $2n=28$. Работ, в которых бы в гибридологических экспериментах устанавливался геномный состав этого вида нам не известно, но по морфологии и спектру протеинов вид близок к формам, идентифицируемым как *E. kronokensis* (Komar.) Tzvel., *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. и *Elymus alaskanus* (Scrib. & Merr) Love, т.е. видам, геномная конституция которых определена как StStHH (Dewey, 1984; Герус, Агафонов, 2007).

³ Пробатовой и соавт. (Probatova et al., 2009b) установлено, что у *E. hyperarcticus* $2n=28$. Работ, в которых бы в гибридологических экспериментах устанавливался геномный состав этого вида нам не известно, но по морфологии и спектру протеинов вид представляется генетически идентичным *E. trachycaulus* и *E. violaceus* (Sun et al., 2006), т.е. видам, геномная конституция которых определена как StStHH (Dewey, 1968; Агафонов, 2007).

⁴ Геномная конституция специально не изучалась, но $2n=28$ (Пробатова и др., 2010), вид близок или идентичен *Agropyron latiglume* (Scribn. end Smith) Rydb., т.е. с *E. trachycaulis* с геномами StH (Zou et al., 2015).

Вышеизложенную гипотезу подтверждают также данные R.J. Mason-Gamer (2001), полученные на основе анализа последовательностей ядерных низкокопийных генов *PEPC* (фосфоенолпируват карбоксилазы) и *GBSSI* (ген гранул-связанной синтазы крахмала I). В более поздней работе R.J. Mason-Gamer (2013) использовала последовательности генов *trnT*, *trnL*, *trnF* и спейсеров и гена *rpoA* генома хлоропластов и трех низкокопийный ядерных генов (*GBSSI*, *PEPC*, бета-амилазы) для молекулярно-филогенетических построений (рис. 5, рис. 6, рис. 7). Последовательности генов *trnT*, *trnL*, *trnF* и спейсеров и гена *rpoA* североамериканских и восточноевропейских пырейников образовали общую кладу совместно с последовательностями видов *Pseudoroegneria spicata* и *P. strigosa ssp. aegilopoides*, *P. libanotica*, *P. stipifolia*, *P. tauri*, *Dasyphyrum villosum* и видов *Thinopyrum* (рис. 5) (Mason-Gamer, 2013).

Последовательности гена *фосфоенолпируват карбоксилазы (PEPC)* St-генома североамериканских и восточноевропейских видов *Elymus* образовали одну общую кладу вместе с последовательностями *Pseudoroegneria spicata* (рис. 6). Последовательности H-генома североамериканских и восточноевропейских пырейников кластеризовались вместе с видами *Hordeum californicum* и *Hordeum jubatum*. Аналогичные данные были получены для последовательностей гена *бета-амилазы* (кроме последовательности вида *Hordeum californicum*, которая не вошла в анализ) (Mason-Gamer, 2013).

Последовательности гена *GBSSI* продемонстрировали несколько иную картину: St-геномные последовательности видов *Elymus* Северной Америки образовали две клады, в одну вошли также последовательности восточноевропейских видов и *Pseudoroegneria spicata*, а в другую кладу кроме последовательностей североамериканских видов вошли последовательности *P. spicata* и *P. strigosa ssp. aegilopoides* (рис. 7) (Mason-Gamer, 2013).

H-геномные последовательности пырейников образовали три клады: одну составили последовательности североамериканских и восточноазиатских пырейников и видов *Hordeum californicum*, *H. jubatum*; в другую также вошли североамериканские и восточноевропейские виды и *H. jubatum*; последняя

клада состояла из последовательностей видов *Elymus* Европы и Азии, и *H. vulgare*. Клады были разделены согласно субгеномному составу последовательностей. Полученные R.J. Mason-Gamer (2013) результаты показали, что доноров St-генома для видов рода *Elymus* меньше, чем доноров H-генома (Sun, Zhang, 2011; Mason-Gamer, 2013). Почти все последовательности H-генома видов рода *Elymus* очень тесно связаны друг с другом. Исключением является H-последовательность гена *GBSSI* *E. lanceolatus*, которая на молекулярно-филогенетическом дереве не входит в состав общей клады с другими H-геномными видами *Elymus* (Sun, Zhang, 2011).

В работе R.J. Mason-Gamer (2001) было проведено исследование последовательностей гена *GBSSI* только у североамериканских представителей рода *Elymus*. На полученном молекулярно-филогенетическом дереве последовательности St-генома *Elymus* были четко разделены на две клады, в каждую из двух клад также входили St1 или St2-геномные последовательности *Pseudoroegneria spicata*.

Остается неясным, произошли ли геномы St1 и St2 от одного общего предка, или разница между ними есть следствие существования двух независимых предков, передавших *Elymus* свой St-геном. Последовательности H-генома видов *Elymus* и последовательности североамериканских видов *Hordeum* на дереве образовали лишь одну кладу, разделенную на две высокоподдержанные субклады.

Важная группа рода *Elymus* – это тетраплоиды с StY геномами. Геном Y обнаружен у многих видов в Центральной Азии, а также у некоторых эндемиков Новой Зеландии и Австралии. Донор Y-генома долгое время оставался неизвестным. Сейчас предполагается, что донорами для видов рода *Elymus* с геномной конфигурацией StY, StHY, StPY и StWY. были виды рода *Pseudoroegneria*, а именно *P. libanotica*, *P. spicata* и *P. ferganensis* (Okito, 2008). Предполагается, что сначала была сформирована геномная комбинация StY у тетраплоидных видов, затем произошла гибридизация между этими видами с видами, имеющими H, P или W геном, и образовались виды с геномами StHY,



Рисунок 5. Молекулярно-филогенетическое дерево *Elymus* по результатам анализа генов *trnT/L/F* и спейсеров и гена *rpoA* генома хлоропластов методом ML (Mason-Gamer, 2013).

Phosphoenolpyruvate carboxylase

StStHH (North America)
 StStHH (Europe / Asia)
 StStYY
 StStHXX

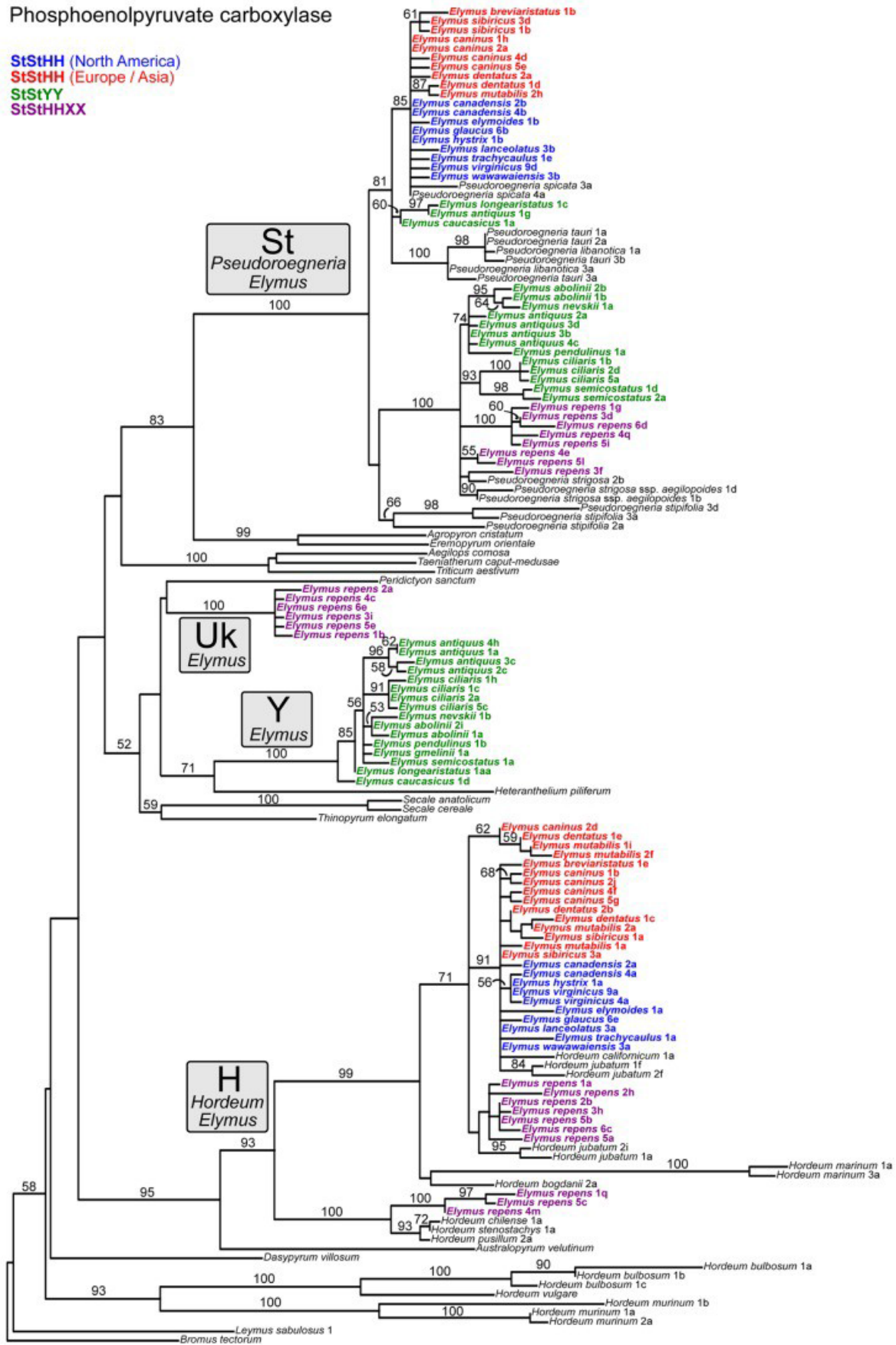


Рисунок 6. Молекулярно-филогенетическое дерево *Elymus* по результату анализа PEPC методом ML (Mason-Gamer, 2013).

Granule-bound starch synthase (A)

StStHH (North America)
 StStHH (Europe / Asia)
 StStYY
 StStHHXX



Granule-bound starch synthase (B)

StStHH (North America)
 StStHH (Europe / Asia)
 StStYY
 StStHHXX

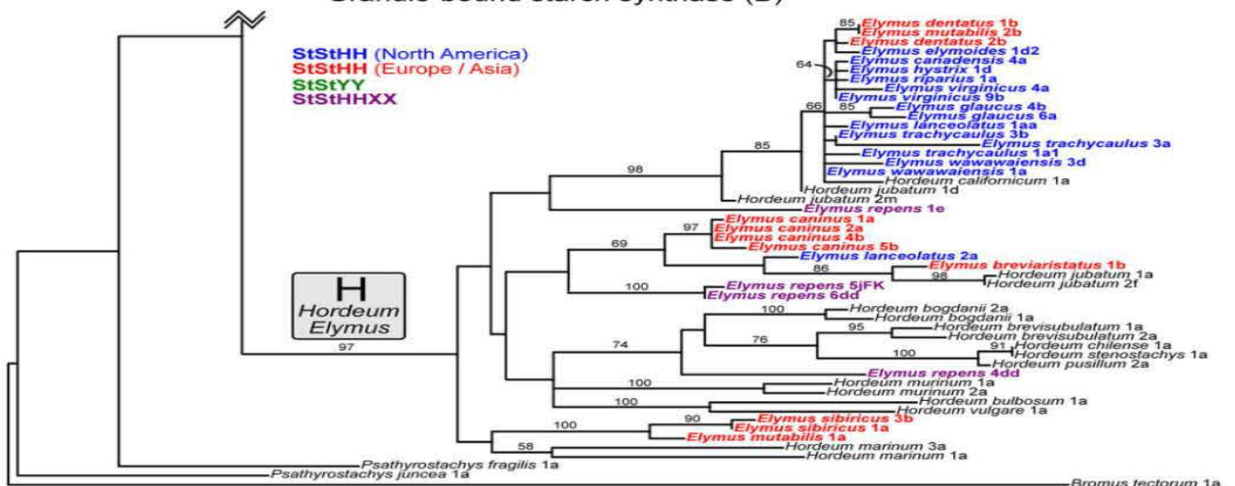


Рисунок 7. Молекулярно-филогенетическое дерево *Elymus* по результатам анализа *GBBS I* методом ML (Mason-Gamer, 2013).

StPY и StWY (рис. 8, рис. 9) (Okito, 2008). Исследования поведения хромосом искусственно полученных гибридов с комбинацией геномов StY ясно показывает, что степень хромосомного спаривания у гибридов постепенно уменьшается с увеличением географического расстояния от ареала обитания их родительских видов (рис. 8, рис. 9) (Okito, 2008). Сравнение поведения хромосом у видов с геномными формулами StY и StH показывает, что геномы St и Y у тетраплоидных видов рода *Elymus* были изменены в значительной степени и имеют относительно высокое генетическое разнообразие в сравнении с StH-геномными видами (Dewey, 1984; Okito, 2008).

1.5. Заключение: гибридизация и полиплоидия у видов рода *Elymus* в связи с проблемами их изучения

Основные характеристики геномов видов *Elymus* флоры России, выявленные в работах наших предшественников, состоят в следующем: все эти виды полиплоиды, в диплоидном кариотипе которых может быть 28 или 42 хромосомы. В их состав могут входит два (St и H, или St и Y) или три (St, H и Y) генома. Эти геномы имеют разное происхождение – St-геном произошел от *Pseudoroegneria*, геномом H от *Hordeum*, геном Y, возможно, произошел также от некоторых видов рода *Pseudoroegneria*, а именно от *P. libanotika*, *P. spicata* и/или *P. ferganensis*. Аллополиплоидная природа всех видов рода *Elymus* обеспечивает этим естественным гибридам устойчивость к повышению и понижению температуры, они, вероятно, легче адаптируются к неблагоприятным факторам среды, засухе, чем их диплоидные предки (Крогулевич, 1976), однако, в то же время, аллополиплоидная природа всех видов рода затрудняет построение непротиворечивой системы рода. Отечественные систематики руководствуются принципом, сформулированным В.Л. Комаровым: «Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность», который отражает суть морфолого-географического критерия вида (Камелин, 2004).

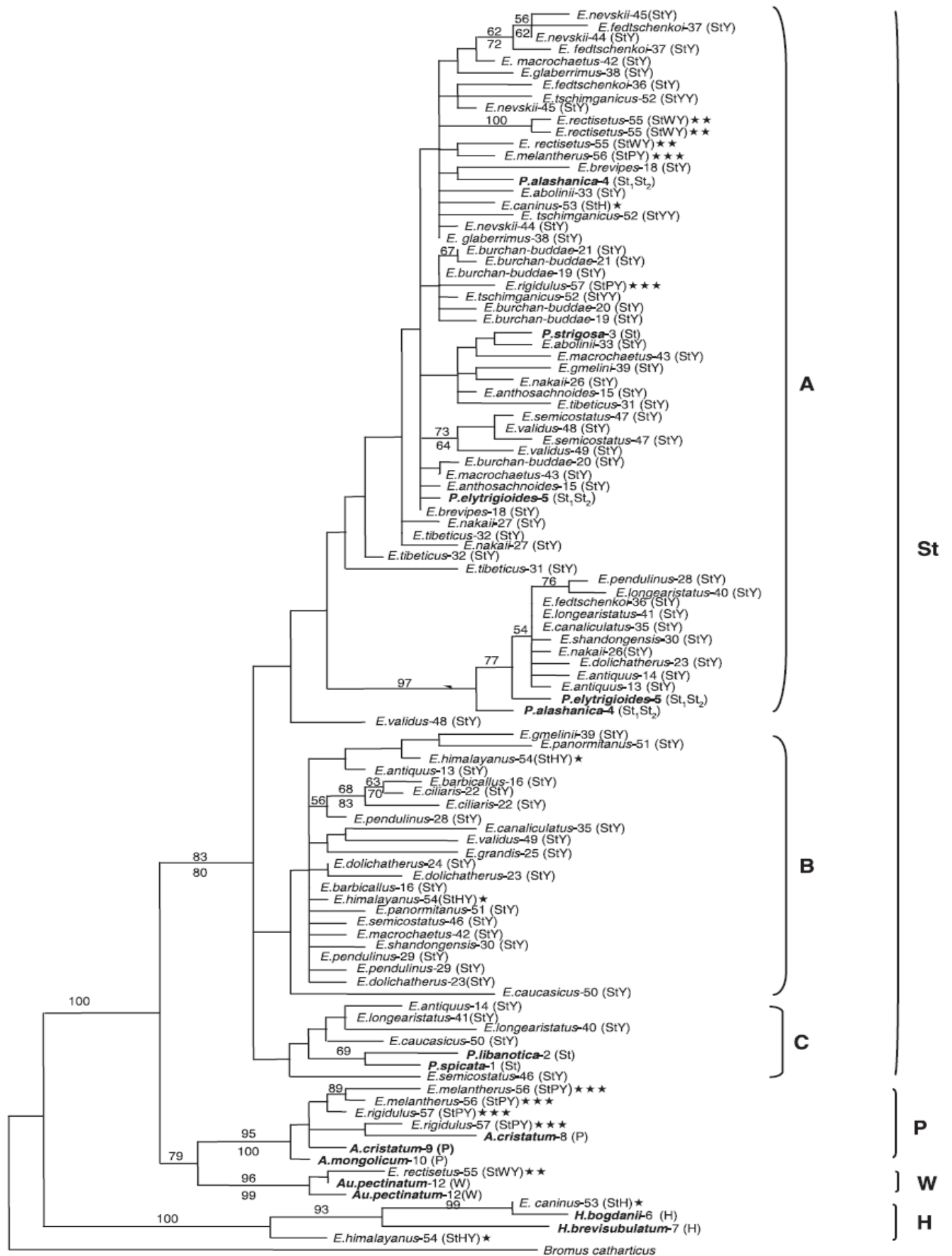


Рисунок 8. Обобщенное молекулярно-филогенетическое дерево *Elymus* по результатам анализа ITS последовательностей, методами MP и NJ (Liu et al., 2006).

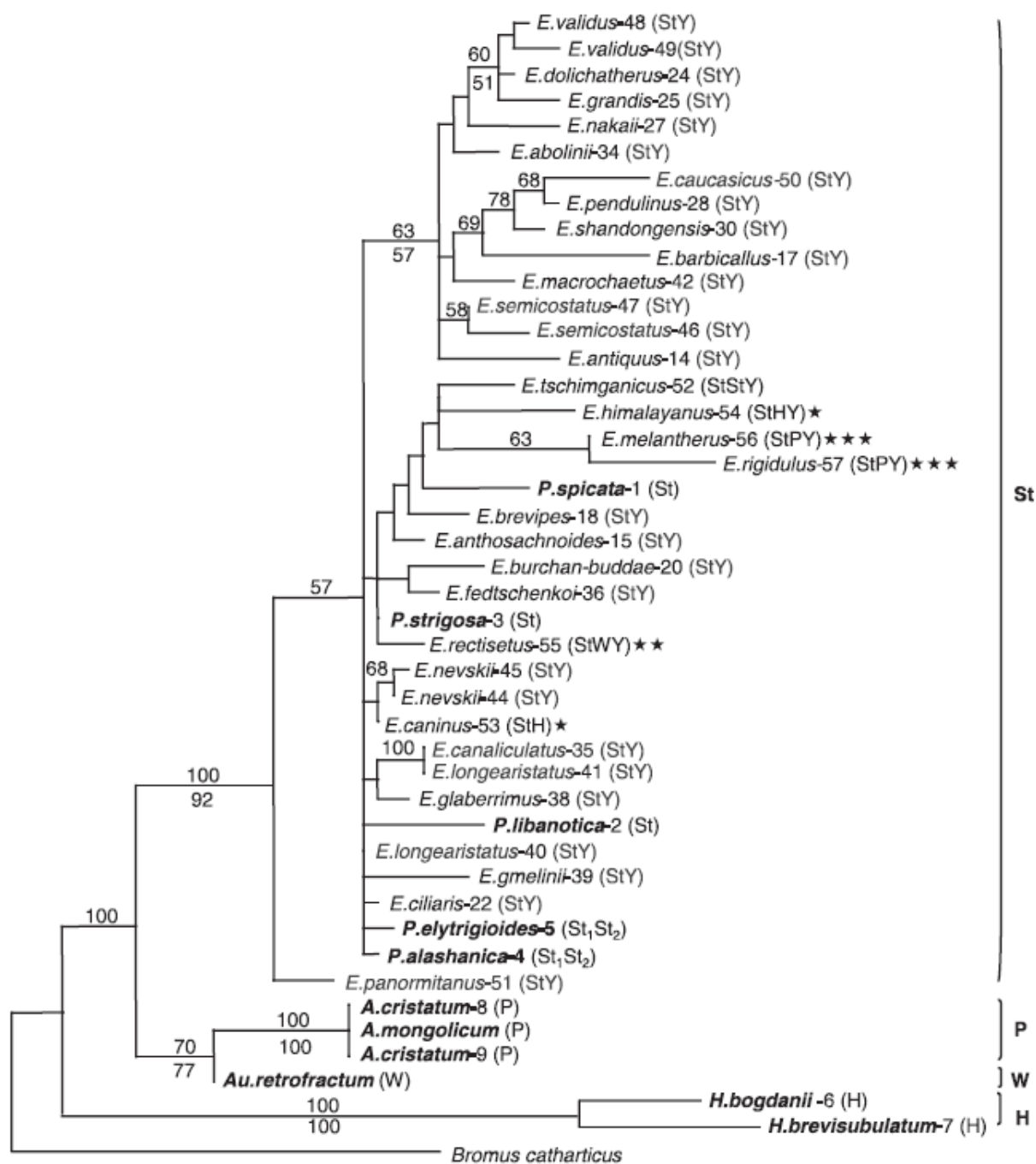


Рисунок 9. Обобщенное молекулярно-филогенетическое дерево *Elymus* по результатам анализа ITS последовательностей, методами MP и NJ (Liu et al., 2006).

Согласно А.Л. Тахтаджяну (1974): "Очень трудно, в частности, дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило бы как к растениям, размножающимся половым путем, так и к растениям, размножающимся бесполом путем. В одном случае вид представляет собой систему популяций,

а в другом случае он есть система клонов. Но в обоих случаях вид характеризуется некоторой целостностью и определенной биологической обособленностью от других видов». (Тахтаджян, 1974, с. 49-50). При этом, к видам рода *Elymus*, возможно более, чем к многим другим родам цветковых растений, приложим вывод, сделанный М.Г. Поповым: «Всякий вид в различных местах ареала подвергается различным влияниям со стороны других, в первую очередь, близких видов <...> его структура (подвидовая, расовая) усложняется (Попов, 1983, с. 63 – цит. по Камелин, 2009). В результате разнообразных процессов межвидовой гибридизации, интрогрессии и постгибридного обособления, как отмечает Р.В. Камелин (2009), у растений возникают гетероморфные, разнообразные, разные в разных частях ареала популяции, состоящие из гетерозиготных по многим генам особей, которые представляют прекрасный материал для микроэволюционных процессов. При этом у новообразованных форм, как отмечает Р.В. Камелин (2009), происходят скрещивания и обмен генами не только с подобными себе особями такого же происхождения, но и с особями других рас и видов (родительских и неродительских); т.е. в природе эволюционирующими единицами у растений, по мысли Камелина, являются не монотипичные или политипичные виды, а комплексы популяций разных видов, иногда разного происхождения. Если следовать терминологии, предложенной Р.В. Камелиным (2009), род *Elymus* представляет собой сложный, интрогрессивно-межвидовой комплекс, отношения природных эколого-географических рас (видов, подвидов, разновидностей) которого еще следует изучить, в том числе и с помощью современных методов молекулярной филогении (геносистематики).

А.В. Агафонов (2004) и его сотрудники (Сачкова и др., 2003; Герус, Агафонов, 2007; Герус, 2008; Кобозева и др., 2011; 2012) рассматривают систему видов рода *Elymus* как сложный интрогрессивно-рекомбинационный комплекс в разной степени изолированных друг от друга природных рас. После происходящих в природе процессов межвидовой гибридизации в геномах

растений происходит определенный цикл сложных преобразований геномов (Adams, Wendel, 2005; Comai, 2005). Согласно А.В. Родионову (2013), перестройки геномов у гибридов растений идут в несколько этапов: «1) Межвидовая гибридизация. Результат: возникает гибридный геном, часто аллополиплоидный, для которого характерно состояние геномного шока, сопровождающееся множественными генетическими и эпигенетическими изменениями, экспансией транспозонов и утратой части генов.

2) Стабилизация гибрида на уровне гомоплоида или, чаще, аллополиплоида вследствие постепенной утраты части генов и хромосом.

3) Постепенная диплоидизация аллополиплоидного генома.» (Родионов, 2013).

На какой стадии реорганизации геномов находятся каждый из исследуемых нами видов *Elymus* флоры России в настоящий момент неизвестно, однако, изучение разнообразия геномов рода *Elymus*, по-видимому, является необходимым этапом на пути построения научно-обоснованной системы этого сложного рода.

Полиплоидия также широко распространена среди животных. Согласно Ю.П. Алтухову (2003) "по крайней мере в отношении двух из ныне известных полиплоидных групп животных – трех семейств отряда сельдеобразных и двух родов карповых рыб – можно с большой долей уверенности говорить об их амфидиплоидном происхождении (Bender, Ohno, 1968; ... Алтухов, 1974; ... Tsigenopoulos et al., 2002), тогда как тетра- и октоплоидные южноамериканские лягушки семейства *Ceratophryidae* являются автополиплоидами (... Веґак W. et al., 1967). Обнаружение тетраплоидных зеленых жаб группы *Bufo viridis* в Монголии (Боркин и др., 1986) ставит вопрос о распространенности полиплоидии и при видообразовании у амфибий в больших масштабах, чем это допускалось до сих пор. Гибридная природа доказана для партеногенетических видов ящериц родов *Cnemidophorus* (Neaves, Gerald, 1968; ...), *Lacerta* и *Lepidodactylus* (... Куприянова, 1997), для нескольких гиногенетических видов рыб семейства *Poeciliidae* (... Prehn, Rash, 1969...)" и некоторых рептилий (Volobuev et al., 1993).

2. Материал и методы

2.1. Материал

Для секвенирования 40 последовательностей ITS 27 видов *Elymus* и 5 последовательностей ITS четырех родов трибы *Triticeae* (*Elyhordeum*, *Elytrigia*, *Psathyrostachys* и *Agropyron*), а также 16 последовательностей *trnL-trnF* 14 видов *Elymus* и 2 последовательностей *trnL-trnF* видов *Agropyron* мы использовали гербарные образцы (табл. 6). Образцы растений были собраны в Алтайском крае и республике Алтай, Хакасии, Кемеровской области, Якутии, на Кавказе в 2004-2013 гг. Гербарные образцы хранятся в гербарии лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН. Растительный материал для исследования были также взят из гербарных коллекций БИН РАН (LE). Для проведения молекулярно-филогенетического исследования мы также использовали последовательности, депонированные в базу данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (табл. 7).

Таблица 6. Секвенированные нами и проанализированные последовательности ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 и *trnL-trnF* (образцы приведены согласно системе Н.Н. Цвелёва (2008)).

Номер в GenBank		Вид	Информация о местонахождении ваучера, месте и дате сбора и определении образца
<i>trnL-trnF</i>	ITS1-5.8S рДНК-ITS2		
Gen. <i>Elymus</i>			
Sect. <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.			
KJ744040	KJ540222	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н, между с. Кобяково и с. Июс. Луг, долина реки Белый Июс, 54°47' с.ш., 89°45' в.д. 400 м над ур. м., 22.08.09. Собр.: А.В. Родионов, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Ха 09-157.
	KJ540223	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Респ. Алтай (РА), Онгудайский р-н. Луговина около р. Черной. Опушка леса. 50°59' с.ш., 88°44' в.д. 1425 м н.у.м., 13.08.2011. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 11-39.
KP325396		<i>E. franchetii</i> Kitag.	LE. Окр. г. Никольск, 8.08.1931. Собр.: И.К. Шишкин. Опр.: Н.Н. Цвелев.

КР325398		<i>E. exselsus</i> Griseb.	ЛЕ. Читинская область. Кыринский район, заказник «Горная степь», 19 км к Югу от п. Кыра, днище пади, разнотравно (<i>Lathyrus</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>) осоковопижмолистно-полынное сообщество, 49°24. с.ш., 111°59. в.д., № 265. Собр., опр.: Е.О. Головина.
КР325395		<i>E. exselsus</i> Griseb.	ЛЕ. Зап. Саяны, устье р. Ус, 20.08.1932. Собр.: Г.А. Балабаева. Опр.: Н.Н. Цвелев.
Sect. <i>Goulardia</i> (Husn.) Tzvel.			
Subsect. <i>Curvati</i> (Nevski) Tzvel.			
КJ755833		<i>E. fedtschenkoi</i> Tzvel.	РА, Улаганский р-н, около оз. Телецкого, 21.08.2012. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова. Alt 12-133.
КJ744043	КJ540224	<i>E. nevskii</i> Tzvel.	Алтайский край, Чарышский р-н, окрестности пос. Покровка, склон горы, кедровое редколесье, 51°02. с.ш., 83°39. в.д. 1625 м над ур. м., 29.08.07. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 1124
	КJ540225	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	Алтайский край, на границе Змеиногорского и Курьинского р-нов, пер. Осиновый, 51°10. с.ш., 82°49. в.д., 788 м над ур. м., 22.08.07. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 971.
	КМ363382	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	РА, Улаганский р-н, у реки Башкауc, обочина дороги, опушка листвен. редколесья, 50°35' с.ш., 88°02' в.д., 1444 м над ур. м., 23.08.2012 Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова. Alt 12-193.
	КМ363384	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	Кемеровская обл., Тисульский р-н, у дороги на с. Третьяково, западнее г. Тисуль, 55°46. с.ш., 88°22. в.д., 222 м над ур. м., 24.08.09. Собр.: А.В. Родионов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Ке 09-15.
Subsect. <i>Subsecundi</i> (Nevski) Tzvel.			
	КМ871827	<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.	РА, Усть-Коксинский р-н, левый берег р. Кокса выше с. Тюгюрюк, 50°17. с.ш., 85°22. в.д., 1030 м над ур. м., 26.07.13. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Е.О. Пунина, К.С. Добрякова.
	КМ575845	<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., в ельнике, 50°09' с.ш., 88°18' в.д., 1720 м над ур. м., 29.08.2006. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, М.П. Райко, С.А. Дьяченко. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 544.
	КМ363385	<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА. Улаганский р-н, окрестности пос. Акташ. У рудника. 50°19. с.ш., 87°43. в.д., 2273 м над ур. м., 30.08.10. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 10-545.

	KJ561235	<i>E. transbaicalensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н. Хребет Чихачева. Каменистая осыпь. 49°46. с.ш., 89°28. в.д., 2463 м над ур. м., 16.08.2011. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 11-109.
	KJ561236	<i>E. komarovii</i> (Nevski) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н. Хребет Чихачева. Впадина. 49°46. с.ш., 89°28. в.д., 2500 м над ур. м., 16.08.2011. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 11-101.
	KM871833	<i>E. uralensis</i> (Nevski) Tzvel.	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, дол. р. Большая Пайпудына. Станция Полярный Урал, 20 км на С. по дороге. Собр.: Э.М. Мачс. Опр.: К.С. Добрякова. P2.
	KM871826	<i>E. karakabinicus</i> Kotuch.	РА. Улаганский р-н. Южный берег Телецкого оз. 21.08.2012. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова. Alt 12-137.
Subsect. <i>Pendulini</i> (Nevski) Tzvel.			
KP325397		<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.	ЛЕ. Дальневосточная чайная экспедиция 1952 г. Приморский край, Шкотовский район. Сев. Склон Змеинки. Обнажение. 28.07.1952. Собр.: В.Н. Васильев, М.В. Горелкина. Опр.: Н.Н. Цвелев.
	KM871821	<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.	РА, Онгудайский р-н. Лев. бер. р. Чуи, скалы, кустарник, 50°21. с.ш., 87°03. в.д., 960 м над ур. м., 30.08.10. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова. Alt 10-629.
	KJ540221	<i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvel.	РА, Улаганский р-н. Южный бер. Телецкого оз. 21.08.2012. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 12-142.
Subsect. <i>Ciliares</i> (Nevski) Tzvel.			
	KM871829	<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvel.	ЛЕ. Приморский край, сухой скалистый склон сопки у восточной окраины пос. Шкотова, 29.09.1984. Собр., опр.: Н.Н. Цвелев.
	KM871828	<i>E. amurensis</i> (Drob.) Czer.	ЛЕ. Приморский край, Ворошиловский р-н, 0,5 км от дер. Прокопьевки у дороги, 18.07.1952. Собр.: С.К. Черепанов. Опр.: Н.Н. Цвелев.
Subsect. <i>Canini</i> (Nevski) Tzvel.			
KJ744041	KJ561233	<i>E. caninus</i> (L.) L	РА. Чарышский р-н. окр. п о с . Сентелека. Бер. р. Чарыш, 51°12. с.ш., 83°51. в.д., 25.08.07. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 1031.
	KJ561234	<i>E. caninus</i> (L.) L.	Сев. Кавказ, сев. склон г. Оштен, у дороги. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. К 26.

Subsect. <i>Trachycauli</i> Tzvel.			
	KM975706	<i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould et Shinnars	ЛЕ. Приморский кр., Шкотовский р-н, окр. с. Анисимова, на пустыре у моста. 12 июля 1973г. Собр., опр.: Н.С. Пробатова.
KP325390		<i>E. charkeviczii</i> Prob.	ЛЕ. Чукотский АО, гор. Анадырь, пос. Марково, в бурьяне около огородной изгороди. 30.07.1970. Собр.: Е.В. Дорогос-тайская. Опр.: Н.Н. Цвелев.
Subsect. <i>Boreales</i> (Nevski)			
KP325399	KP325389	<i>E. scandicus</i> (Nevski) Khokhr.	ЛЕ. Чукотский АО, Анадырский район, сев. часть Нижне-Анадырской низменности, пойма р. Тнеквеем в 15 км т места впадения в р. Канчалан. 7.08.1978. Собр., опр.: О.М. Афонина, А.А. Коробков, Н.А. Секретарева, Б.А. Юрцев.
	KJ561237	<i>E. kronokensis</i> (Kom.) Tzvel.	РА. Онгудайский р-н, пер. Чике-Таман, березовый лес, 50°39' с.ш., 86°19' в.д., 1290 м над ур. м., 31.08.2006. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 660.
	KM871831	<i>E. probatovae</i> Tzvel.	ЛЕ. Западная Чукотка, Аннойское нагорье, р. Малый Анной. 7.08.1976. Собр.: В.В. Петровский, Т.М. Королева. Опр. Н.Н. Носов
KP325394		<i>E. probatovae</i> Tzvel.	ЛЕ. Камчатка, с. Еловка, 13.04.1929. Собр.: П.Т. Новограбленов. Опр.: Н.Н. Цвелев.
KP325392		<i>E. vassiljevii</i> Czerep.	ЛЕ. Восточная Чукотка, трасса Эгвекинот-Иультин, 62 км, скалы по борту долины горной речки, к западу от трассы, 16.07.1973.
	KM502300	<i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, на скалах у ледника Малый Актру, 50°04' с.ш., 87°46' в.д., 2331 м над ур. м., 20.08.10. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, А.А. Гнутиков. Опр.: Е.О. Пунина. Alt 10-131.
	KM871825	<i>E. sajanensis</i> (Nevski) Tzvel.	Респ. Тыва, берег р. Моген-Бурен, 50° 10' с.ш., 89°45' в.д., 2200 м над ур. м. Собр.: А.В. Родионов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Tuva 49.
Subsect. <i>Pubescentes</i> (Nevski) Tzvel.			
	KM502299	<i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel.	Якутия, Кобяйский р-н., галечник, 10.07.1986. Собр.: Е.Г. Николин. Опр.: Г.А. Пешкова. JaK38.
	KM379150	<i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel.	РА, Усть-Коксинский р-н, пер. Ажу. 27.08.12. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, А.А. Гнутиков. Опр.: Н.С. Пробатова. Alt 12-374.
	KM363381	<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.	Якутия, Булунский р-н. Галечник. 24.07.2007г. Собр., опр.: Е.Г. Николин. JaK 5.
	KM575844	<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.	РА, Шебалинский р-н, Чуйский тракт, окр. с. Топучая, болотистый луг у моста через р. Сарлык, 51°07' с.ш., 85°36' в.д., 1190 м над ур. м., 11.08.2006. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, М.П. Райко, С.А. Дьяченко. Опр.: Н.Н. Носов. Alt 239.

КР325393		<i>E. ircutensis</i> Peschkova	РА. Кош-Агачский р-н. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К. С. Добрякова
Subsect. <i>Fibrosi</i> (Nevski) Tzvel.			
	КМ363383	<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	РА. Кош-Агачский р-н, степь у с. Бельтир, обочина, 7.09.08. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: Н.Н. Носов, Н.Н. Цвелев. Alt 1491.
	КМ871830	<i>E. fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.	LE. Ex herbario universitatis ouluensis. Finland. 29.07.1978. Leg.: T. Ulvinen, A. Ylimartimo.
КР257587	КМ975705	<i>E. subfibrosus</i> (Tzvel.) Tzvel.	LE. Якутия, 200 км южнее от г. Якутска, 3 июля 1969 г. Собр.: Т.Г. Леонова. Опр.: Т.Г. Леонова, Н.Н. Цвелев.
Sect. <i>Elymus</i>			
КР325400		<i>E. peschkovae</i> Tzvel.	LE. Якутия, Сусуманский р-н, около пос. Тангора, 3.07.1957. Собр.: П.П. Реутт. Опр.: Н.Н. Цвелев.
КР325391		<i>E. peschkovae</i> Tzvel.	LE. Амурская обл., басс. р. Зея, долинный темнохвойный лес, около тракта Зея-Золотая гора, 2.07.1956. Собр.: В.Б. Сочава, В.В. Липатова. Опр.: Н.Н. Цвелев
	КМ871824	<i>E. peschkovae</i> Tzvel. (синоним <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel.)	Республика Саха (Якутия), Томпонс-кий р-н, 719 км, на обочине дороги, 10.07.2005. Собр., опр.: Е.Г. Николин.
	КJ540220	<i>E. sibiricus</i> L.	РА, Кош-Агачский р-н, Окрестности с. Бельтир. 50°02. с.ш., 88°16. в.д., 1830 м над ур. м., 25.08.10. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 10-409
	КМ502297	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. (<i>Campeiostrachys schrenkiana</i>)	РА. Кош-Агачский р-н, плато Укок, возвышенность по дороге между р. Аргамджи и ур. Бертек, 49°18' с.ш., 87°45' в.д., 2250 м. над ур. м., 22.08.2006. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, М.П. Райко, С.А. Дьяченко
	КМ502301	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. (<i>Campeiostrachys schrenkiana</i>)	РА. Кош-Агачский р-н, каменистый склон верховья р. Юстыт, 49°84., 89°21., 2230 м над ур. м., 20.08.2010. Alt 11-653. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова
	КJ776788	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel.	РА. Около р. Башкаус. 23.08.2012. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Носов. Alt 12-181.
	КМ502298	<i>E. schrenkianus</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel.	Республика Тува. 29.08.2008. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Носов. Tuva 20.
Гибриды <i>Elymus</i>			

	KJ561238	<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i>	РА. Кош-Агачский р-н, Курайская степь, остепненный склон и лиственный лес, 50°15' с.ш., 87°53' в.д., 1655 м над ур. м., 15.08.10. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 10-278.
	KJ561239	<i>Elymus</i> sp.x	РА. Чемальский р-н. Окрестности Усть-Сема, в лесу у дороги, 51°38' с.ш., 85°46' в.д., 386 м над ур. м. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 11-60.
Gen. <i>Agropyron</i> Gaertn.			
KJ744042	KJ561241	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	РА. Кош-Агачский р-н, прав. б. р. Юстыт, 49°48. с.ш., 89°22. в.д., 2230 м над ур. м., 20.08.2011. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 11-377.
KJ755832	KJ561240	<i>A. krylovianum</i> Schischk.	РА. Улаганский р-н. Левый берег р. Чулышман. Лес, луговина на обочине дороги, 50°54' с.ш., 88°12' в.д., 1400 м над ур. м., 23.08.2012. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Alt 12-264.
Gen. x <i>Elyhordeum</i> Mansf. ex Cziczin et Petr.			
	KJ755830	x <i>Elyhordeum</i> sp.	РА. Шебалинский р-н. Чуйский тракт, окр. пос. Черга, берег р. Сема. 51°35', 85°35', 450 м над ур. м. 28.08.2004. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, С.А. Дьяченко. Опр.: Н.Н. Цвелев. Alt 053
Gen. <i>Elytrigia</i> Desv.			
	KJ561242	<i>Elytrigia geniculata</i> (Trin.) Nevski (<i>Agropyron geniculatum</i> (Trin.) K. Koch, <i>E. bungeanus</i> (Trin.) Melderis, <i>Pseudoroegneria geniculata</i> (Trin.) A. Love).	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н, у г. Первый Сундук, дол. р. Белый Июс, каменистый склон, 54°41. с.ш., 89°42. в.д., 410 м над ур. м., 23.08.09. Собр.: А.В. Родионов, Н.Н. Носов. Опр.: К.С. Добрякова, Н.Н. Цвелев. Ха 09-180.
Gen. <i>Psathyrostachys</i> Nevski			
	KJ561243	<i>Psathyrostachys juncea</i> (<i>P. desertorum</i> (Fisch.) Nevski (<i>P. juncea</i> (Fisch.))	РА. Кош-Агачский р-н, берег р. Чуя, остепненный склон, 50°09. с.ш., 88°18. в.д., 1718 м над ур. м., 21.08.2010. Собр.: А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр.: Е.О. Пунина, Н.Н. Цвелев. Alt 10-261.

Для построения филогенетических деревьев последовательностей участка ITS1-5.8S-ITS2 генома ядра методами Байеса и NJ (рис. 16, рис. 17) мы секвенировали: 40 ITS-последовательностей 27 видов *Elymus* (короткая последовательность *E. scandicus*, содержащая участок ITS1-5.8S непосредственно не вошла в анализ, но была депонирована в GenBank), последовательность *Elytrigia geniculata*, 2 ITS-последовательности 2х видов

Таблица 7. Последовательности ITS1-ген 5.8S рPHK-ITS2 и *trnL-trnF* международной базы данных GenBank, используемые в нашей работе

Номер в GenBank		Вид	Происхождение гербарного образца	Авторы
<i>trnL-trnF</i>	ITS1-5.8S рДНК-ITS2			
Gen. <i>Elymus</i>				
Sect. <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.				
AB732930		<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Japan: Hokkaido	Matsushima et al., 2013
KF905194		<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China: Shandan, Gansu	Song et al., 2015
KF905220		<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China: Yuzhong, Gansu	Song et al., 2015
	KF905178	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China: Yuzhong, Gansu	Song et al., 2015
	JN009823	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	JN009824	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	KF905152	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China: Shandan, Gansu	Song et al., 2015
	KJ526339	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China	Gao et al., 2015
	HQ600520	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	South Korea	Kim Y.D., Kim K.J., Lee J.H.
	KF713222	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	South Korea: Taean-gun, Choongcheongnam-do	Lee J., Kim C.S., Lee, I.Y.
	KJ526338	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China	Gao et al., 2015
	KJ526340	<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	China	Gao et al., 2015
	KF905146	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Yongdeng, Gansu	Song et al., 2015
	KF905166	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Zeku, Qinghai	Song et al., 2015
	KF905175	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Xiahe, Gansu	Song et al., 2015
	KF905180	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Haiyuan, Ninghua	Song et al., 2015
	JN009805	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	JN009810	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	JN009813	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	JN009820	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China ?	Li X., Yan X., Wang C.
	KJ526336	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Xinjiang	Gao et al., 2015
	KJ526337	<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Xinjiang	Gao et al., 2015
KF905222		<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Haiyuan, Ningxia	Song et al., 2015
KF905188		<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Yongdeng, Gansu	Song et al., 2015
KF905208		<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Zeku, Qinghai	Song et al., 2015

KF905217		<i>E. dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> Franch.	China: Xiahe, Gansu	Song et al., 2015
	KJ526341	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Neimenggu	Gao et al., 2015
	KJ526342	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Neimenggu	Gao et al., 2015
	KJ526343	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Neimenggu	Gao et al., 2015
	JN009809	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China	Li X., Yan X., Wang C.
	JN009803	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China	Li X., Yan X., Wang C.
	KF905145	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Yongdeng, Gansu	Song et al., 2015
	KF905147	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Gulang, Gansu	Song et al., 2015.
	KF905158	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Guuinan, Qinghai	Song et al., 2015.
	KF905162	<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Xinghai, Qinghai	Song H., Nan Z.
KF905204		<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Xinghai, Qinghai	Song et al., 2015
KF905200		<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Guuinan, Qinghai	Song et al., 2015
KF905189		<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Gulang, Gansu	Song et al., 2015
KF905189		<i>E. exselsus</i> Griseb.	China: Gulang, Gansu	Song et al., 2015
Sect. <i>Goulardia</i> (Husn.) Tzvel.				
Subsect. <i>Curvati</i>				
	AY740838	<i>E. fedtschenkoi</i> Tzvel.	China	Liu et al., 2006
KF600692		<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	China: 60 km S of Urumchi	Mason-Gamer, 2013
	AY740842	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	China: Xinjiang	Liu et al., 2006
	AY740843	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	China: Altai, Xinjiang	Liu et al., 2006
	AY740843	<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	China: Altai, Xinjiang	Liu et al., 2006
KF600695		<i>E. nevskii</i> Tzvel.	Kazakhstan: 85 km E of Alma Ata	Mason-Gamer, 2013
Subsect. <i>Subsecundi</i> (Nevski) Tzvel.				
KF600694		<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.	China: 100 km E of Urumci	Mason-Gamer, 2013
Subsect. <i>Pendulini</i> (Nevski) Tzvel.				
KF600696		<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.	China: 13 km on road from Lanzhou to Yellow River Dan	Mason-Gamer, 2013
Subsect. <i>Canini</i> (Nevski) Tzvel.				
KF600688		<i>E. caninus</i> (L.) L.	Poland: near Wroclaw	Mason-Gamer, 2013
Sect. <i>Clinelymopsis</i> (Nevski) Tzvel.				
	AY740808	<i>E. caucasicus</i> (K.Koch) Tzvelev	Armenia: Dilidjan	Liu et al., 2006
DQ159289		<i>E. caucasicus</i> (K.Koch) Tzvelev	Armenia: Dilidjan	Mason-Gamer, 2013

Sect. <i>Elymus</i>				
	FJ040160	<i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvelev	China ?	Wang X, Zhou Y.
	EF396962	<i>E. sibiricus</i> L.	China ?	Zhang C., Fan X., et al.
KF600698		<i>E. sibiricus</i> L.	China	Mason- Gamer, 2013
KF905225		<i>E. sibiricus</i> L.	China: Nierong, Tibet	Song et al., 2015
Gen. <i>Elymus</i> s.l.				
	KJ526351	<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev. (<i>Campeiosstachys dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> (Nevski) B.R. Baum, J.L. Yang & C. Yen)	China: Xinjiang	Gao et al., 2015
	KJ526352	<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China: Xinjiang	Gao et al., 2015.
KF905219		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China: Huining, Gansu	Song et al., 2015
KF905212		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China: Chengduo, Qinghai	Song et al., 2015
KF905207		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905202		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905199		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905196		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905195		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905193		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
KF905191		<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> Roshev.	China	Song et al., 2015
	EU617245	<i>E. dolichatherus</i> (Keng) S.L.Chen	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617242	<i>E. dolichatherus</i> (Keng) S.L.Chen	USDA	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617246	<i>E. dolichatherus</i> (Keng) S.L.Chen	USDA	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	AY740883	<i>E. himalayanus</i> (Nevski) Tzvelev	Pakistan: Astor valley, Gilgit	Liu et al., 2006
	KF713228	<i>E. repens</i> (L.) Gould	South Korea: Yungyang- gun, Gyeongsangbuk-do	Lee J., Kim C.-S., Lee I.Y.
	GQ373268	<i>E. repens</i> subsp. <i>repens</i> (L.) Gould	Turkey: Kastamonu	Dizkirici et al., 2010
AY362786		<i>E. repens</i> (L.) Gould	USA	Mason- Gamer, 2004
	GQ365150	<i>E. sosnowskyi</i> (Hack.) Melderis	Turkey	Dizkirici et al., 2010
	GQ365151	<i>E. sosnowskyi</i> (Hack.) Melderis	Turkey: Erzurum	Dizkirici et al., 2010
Gen. <i>Pseudoroegneria</i> Nevski Á. Löve				

	EF014226	<i>Pseudoroegneria cognata</i> (Hack.) Á.Löve	China	Yu et al., 2008 a
	AY740798	<i>P. elytrigoides</i> (C.Yen & J.L.Yang) B.Rong Lu	Китайский Тибет	Liu et al., 2006
	EF014232	<i>P. geniculata</i> (Trin.) Á.Löve	Крым	Yu et al., 2008 a
	EU617141	<i>P. geniculata</i> (Trin.) Á.Löve	USDA	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EF014228	<i>P. geniculata</i> (Trin.) Á.Löve	Россия	Yu et al., 2008 a
	EF014235	<i>P. kosanini</i> (Nábelek) Á.Löve	Turkey	Yu et al., 2008 a
	EF014236	<i>P. kosanini</i> (Nábelek) Á.Löve	Turkey	Yu et al., 2008 a
EU617290		<i>P. kosanini</i> (Nábelek) Á.Löve	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617123	<i>P. libanotica</i> (Hack.) D.R.Dewey	USDA	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EF014238	<i>P. libanotica</i> (Hack.) D.R.Dewey	Iran	Yu et al., 2008 a
	AY740793	<i>P. spicata</i> (Pursh) Á.Löve	USA	Liu et al., 2006
	JQ360134	<i>P. strigosa</i> (Schult.) Á.Löve	?	Fan et al., 2014
	EF014241	<i>P. strigosa</i> (Schult.) Á.Löve	?	Yu et al., 2008 a
	EU617134	<i>P. strigosa ssp. aegilopoides</i> (Drobow) Á.Löve, (<i>E. reflexiaristatus</i> (Nevski) Melderis)	China ? bio-material USDA:PI531752 clone 5	Liu Q., Zhang N., Cheng J.
AF519156		<i>P. libanotica</i> (Hack.) D.R.Dewey (<i>E. libanoticus</i> (Hack.) Melderis)	Iran	Mason- Gamer et al., 2002
	EF014240	<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á.Löve	Ставропольский край	Yu et al., 2008 a
	EU617039	<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á.Löve	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617047	<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á.Löve	Ставропольский край	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617052	<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á.Löve	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617041	<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á.Löve	Ставропольский край	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
KF624612		<i>P. strigosa ssp. aegilopoides</i> (Drobow) Á.Löve, (<i>E. reflexiaristatus</i> (Nevski) Melderis)	China	Mason- Gamer, 2013
AF519159		<i>P. spicata</i> subsp. <i>spicata</i> (Pursh) Á.Löve (<i>Elymus spicatus</i> (Pursh) Gould)	USA	Mason- Gamer et al., 2002

KF600704		<i>P. tauri</i> (Boiss. & Bal.) Á.Löve (<i>E. tauri</i> (Boiss. & Bal.) Melderis)	Iran	Mason-Gamer, 2013
	EU617155	<i>P. tauri</i> (Boiss. & Bal.) Á.Löve	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
	EU617173	<i>P. tauri</i> (Boiss. & Bal.) Á.Löve	USDA	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
EU617294		<i>P. tauri</i> (Boiss. & Bal.) Á.Löve	?	Liu Q., Zhang N. , Cheng J.
		Gen. Agropyron Gaertn.		
	GQ373309	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Turkey: Sivas	Dizkirici et al., 2010
AF519116		<i>A. cristatum</i> (L.) Beauv.	Germany	Mason-Gamer et al., 2002
		Gen. Leymus Höchst.		
	EF581974	<i>Leymus secalinus</i> (Georgi) Tzvelev	Kazakhstan	Liu et al., 2008
	EF581970	<i>L. salinus</i> (M.E.Jones) Á. Löve	USA	Liu et al., 2008
		Gen. Hordeum L.		
	AY740877	<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link	China: Fuyun, Xinjiang	Liu et al., 2006
AF519121		<i>H. brevisubulatum</i> (Trin.) Link	Iran	Mason-Gamer et al., 2002
	KC193786	<i>H. murinum</i> L.	Saudi Arabia Germany	Rabey, 2014
KF600708		<i>H. vulgare</i> L.	USA	Mason-Gamer, 2013
AF519123		<i>H. jubatum</i> L.	USA	Mason-Gamer et al., 2002
		Gen. Hordelymus (Jess.) Harz		
	GQ373320	<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) Jess. ex Harz	Turkey: Kastamonu	Dizkirici et al., 2010
		Gen. Psathyrostachys Nevski		
AF519169		<i>Psathyrostachys fragilis</i> (Boiss.) Nevski	Iran	Mason-Gamer et al., 2002
AF519170		<i>P. juncea</i> (Fisch.) Nevski	Turkey	Mason-Gamer et al., 2002
		Gen. Bromus L.		
	KM07730 2	<i>Bromus lanceolatus</i> Roth	Spain	Alonso et al., 2014
	AY367949	<i>B. korotkiji</i> Drob.	China: Inner Mongolia	Saarela et al., 2007
KF600709		<i>Bromus tectorum</i> L.	USA	Mason-Gamer, 2013
		Gen. Poa L.		
	JF786330	<i>Poa alpigena</i> Lindm.	Россия: Соловецкие о-ва	Родионов и др., 2010
KJ539162		<i>Poa khokhrjakovii</i> Prob.	Россия: Дальний Восток, Магадан	Носов

Agropyron, последовательности видов ×*Elyhordeum schmidii* и *Psathyrostachys desertorum*; из базы данных GenBank были взяты: 9 ITS-последовательностей 6 видов *Elymus*, последовательность *Agropyron cristatum*, 2 ITS-последовательности 2х видов *Pseudoroegneria (Elytrigia)*, а также последовательность *Hordelymus europaeus*, по 2 ITS-последовательности 2х видов каждого из родов *Leymus*, *Hordeum*, *Bromus* и последовательность *Poa pratensis subsp. alpigena*. Для реконструкции филогенетических деревьев последовательностей генома хлоропластов методами Байеса и NJ (рис. 18, рис. 19) мы секвенировали: 16 *trnL-trnF* последовательностей 14 видов *Elymus*, 2 *trnL-trnF* последовательности 2х видов *Agropyron*; из базы данных GenBank были взяты: 12 *trnL-trnF* последовательностей 10 видов *Elymus*, 4 хлоропластных последовательности 4х видов *Pseudoroegneria*, последовательность *Agropyron cristatum*, 2 последовательности 2х видов *Psathyrostachys*, 3 *trnL-trnF* последовательности 3х видов *Hordeum*, последовательности *Bromus tectorum* и *Poa khokhrjakovii*.

Для реконструкции сети NeighbourNet (SplitsTree4) мы использовали 39 ITS-последовательностей 27 видов *Elymus* (см. рис. 22, табл. 6, табл. 24). Из базы данных GenBank были взяты: 29 ITS-последовательности 13 видов *Elymus*, 18 ITS-последовательностей 9 видов *Pseudoroegneria*, а также последовательности *Pseudoroegneria sosnowskyi (=Elymus sosnowskyi)* и *Pseudoroegneria repens (=Elymus repens)*, и *Leymus angustus*. Для анализа полиморфизма района *trnL-trnF* видов рода *Elymus* (см. табл. 23) мы использовали последовательности секвенированные нами (16 *trnL-trnF* последовательностей 14 видов *Elymus*), а также были взяты в анализ последовательности GenBank: 25 *trnL-trnF* последовательности 9 видов *Elymus*.

2.2. Методы

2.2.1. Выделение геномной ДНК

Выделение геномной ДНК из растительных тканей проводили согласно методике Дойла и Дойл (Doyle, Doyle, 1987) с модификациями:

1. с одного гербарного образца брали 1-2 листа. Листья перетирали непосредственно в пластиковой пробирке (2мл) с двумя металлическими шариками из нержавеющей стали и порошком оксида алюминия (Al_2O_3), в качестве абразивного материала, на приборе Tissue Liser LT (Qiagen, Германия) в течение 10-15 мин., добиваясь консистенции пыли;
2. в каждую пробирку добавляли 700 мкл буфера EB (2% СТАВ; 2% PVP; 1,4М NaCl; 20mM EDTA; 100mM Tris-HCl pH 8.0; 2% β -меркаптоэтанол (β -меркаптоэтанол в EB буфер добавляли непосредственно перед использованием)) на 300-500 мг сухого веса образца. Смесь в каждой пробирке перемешивали с помощью вортекса;
3. затем инкубировали при 40 °C более 10 часов;
4. после этого проводили экстракцию хлороформом и изоамиловым спиртом (соотношение 24:1): добавляли равный объем смеси, перемешивали с помощью вортекса и центрифугировали 10 минут на скорости 13,4 об/мин (использовали центрифуги ELMi CM-50 и Eppendorf 5415D);
5. верхнюю фазу отбирали в чистую пластиковую пробирку (1,5 мл), потом осаждали ДНК, добавляя в каждую пробирку до 2/3 объема изопропанола (5 мин. при RT);
6. перемешивали переворачиванием пробирки и центрифугировали 10 мин на скорости 13,4 об/мин.;
7. удаляли супернатант и промывали в 500 мкл буфера (0.2М ацетат аммония - 80° этанол) два раза;
8. после каждого добавления буфера образцы центрифугировали 1 мин. на скорости 5000 об/мин., остатки жидкости удаляли и сушили в твердотельном термостате при 30 °C до исчезновения запаха спирта;

9. высушенный осадок растворяли в 30 мкл dH₂O, или TE буфере. Количество выделенной ДНК в растворе проверяли на спектрофотометре NanoDrop2000 (Thermo Scientific, США).

2.2.2. Проведение ПЦР

Аmplification участка гена 35S рРНК проводилась с помощью ПЦР (Mullis et al., 1986). Амплификация района ITS была проведена с использованием праймеров ITS 1P (Ridgway et al., 2003) и ITS 4 (White et al., 1990). Параметры циклов амплификации следующие и зависели от выбора ДНК-полимеразы:

- 1) 1 цикл: 5 мин. – 95 °С; 30 циклов: 1 мин. – 94 °С; 1 мин. – 52 °С; 1 мин. – 72 °С; 1 цикл: 10 мин. – 72 °С.
- 2) 1 цикл: 3 мин. – 94 °С; 34 цикла: 30 сек. – 94 °С; 30 сек. – 54 °С; 50 сек. – 72 °С.
- 3) 1 цикл: 1 мин. – 98 °С; 30 циклов: 5 сек – 98 °С; 5 сек – 58 °С; 15 сек – 72 °С; 1 цикл: 1 мин – 72 °С.

Для амплификации последовательности межгенного спейсера *trnL-trnF*, интрона *trnL* использовали праймеры с, d, e, f (Taberlet et al., 1991). Параметры амплификации – цикл: 3 мин. – 94 °С ; 30 циклов: 30 сек. – 94 °С; 40 сек. – 55 °С; 1 мин. – 72°С; цикл: 10 мин. – 72°С. ПЦР проводили на амплификаторе «Techne TC412» (Barloworld Scientific, UK). Препаративная ПЦР была проведена с использованием различных вариантов ДНК-полимераз в амплификационной смеси объемом 50 мкл: 1). 1x SE-Буфер AS («СибЭнзим», Россия) 2,5мМ Mg²⁺ («СибЭнзим», Россия), по 2мМ каждого дезоксирибонуклеотида dATP, dTTP, dCTP, dGTP (Helicon, Россия), по 10 пмоль прямого и обратного праймера (Beagle, Россия), 1-2 мкл препарата тотальной ДНК; 5 единиц *Taq*-полимеразы («СибЭнзим», Россия), дист. вода;

2). Thermo Scientific Maxima Hot Start Green PCR Master Mix (2X) (Thermo Scientific, США); состав амплификационной смеси объемом 50 мкл:

25 мкл Thermo Scientific Maxima Hot Start Green PCR Master Mix (2X), по

10 пмоль праймеров (Beagle, Россия), 1-2 мкл препарата ДНК; дист. вода;

3). 1x Maxima Hot Start Taq buffer (Thermo scientific, Sweden), 2,5мМ Mg²⁺ (Thermo scientific, Sweden), 2мМ dATP, dTTP, dCTP, dGTP (Helicon, Россия), по 10 пмоль прямого и обратного праймера (Beagle, Россия), 1-2 мкл препарата тотальной ДНК; 5 единиц Maxima Hot Start Taq-полимеразы (Thermo scientific, Sweden), дист. вода.

4). 1x Phire Green Reaction Buffer (Thermo scientific, Sweden), по 2мМ каждого дезоксирибонуклеотида dATP, dTTP, dCTP, dGTP (Helicon, Россия), по 10 пмоль прямого и обратного праймера (Beagle, Россия), 1-2 мкл препарата тотальной ДНК; 1 мкл Phire Hot Start II ДНК-полимеразы (Thermo scientific, Sweden), дист. вода. Для определения размера амплифицированных фрагментов геномной ДНК методом электрофореза в 1%-агарозном геле применяли маркер Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (MBI Fermentas, Литва).

2.2.3. Выделение полученного амплифицированного участка из агарозного геля

Готовили 1% ТА гель с добавлением бромистого этидия (6%) с большими лунками. Наносили смесь 30-45 мкл пробы и 5 мкл краски, или 50 мкл пробы (в случае если 10% буфер содержал краситель) и проводили электрофорез. Просматривая гель под УФ, вырезали скальпелем фрагмент с нужной полосой геля, содержащей амплифицированный участок. После этого полосу геля с ПЦР-фрагментом перемещали в чистую пластиковую пробирку (2 мл) и взвешивали. Вес пластиковой пробирки определяли заранее. Для выделения ДНК из геля пользовались набором QIAquick Gel Extration Kit (250) (Qiagen, Германия) или QIAEX II Gel Extraction Kit. (150) (Qiagen, Германия) по соответствующим протоколам. По окончании этапов выделения геномной ДНК и амплификации необходимого фрагмента, а также при подготовке образца для секвенирования использовался метод электрофореза в агарозном геле и измерение количества ДНК на спектрофотометре

NanoDrop 2000 (Thermo Scientific, США).

2.2.4. Установление нуклеотидной последовательности

Для установления 5'-3' последовательности нуклеотидов молекулы ДНК интересующих участков применяли технику секвенирования с использованием флуоресцентно меченных терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов согласно методу Сэнгера с соавторами, Санкт-Петербург, ЦКП БИН РАН. В работе использовали флуоресцентно меченные 2', 3'-дидезоксинуклеозид-трифосфаты набора BigDye 3.1 (Applied Biosystems, США). Перевод хроматограмм в нуклеотидную последовательность осуществлялся с помощью программы Chromas lite v.2.1 (Technelysium Pty Ltd, Австралия).

2.2.5. Построение филогенетических деревьев и филогенетической сети NeighbourNet

Последовательности были нами выровнены, т.е. мы устанавливали первичную гипотезу родства с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программы MEGA6 (Tamura et al., 2013), мы также удалили фрагменты нуклеотидных последовательностей, выходящие за пределы исследуемого участка. Результаты выравнивания проверяли вручную. Для построения филогенетических деревьев мы использовали метод объединения ближайших соседей (neighbour-joining) (метод статистических расстояний) и метод Байеса (дискретный метод). В работе использовали реализацию метода NJ, встроенную в программу MEGA6 (Tamura et al., 2013). В качестве показателя устойчивости дерева использовался индекс бутстреп-поддержки при 10000 репликаций, в качестве модели замен использовалась двухпараметрическая модель Кимуры с попарным удалением гэпов. После выравнивания филогенетические деревья были реконструированы также по методу Байеса (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) с помощью программы Mr. Bayes 3.2.2. (Ronquist et al., 2012) с использованием модели GTR+I+G в течение 1000000

репликаций до достижения значения показателя *standard deviation* ниже 0.01. Дополнительно была построена филогенетическая сеть Neighbour-Net с помощью программы SplitsTree4 (Huson, Bryant, 2006), улавливающей внутренне-противоречивые филогенетические сигналы в выборке последовательностей, отражающие, в частности, обмен генетической информацией между разными природными популяциями и видами, что, как показано работами А.В. Агафонова и сотрудников (Агафонов, 2004; Герус, Агафонов и др. 2011) характерно для видов рода *Elymus* флоры России. Консенсусные последовательности для риботипов ITS-последовательностей и вариантов *trnL-trnF* были смоделированы в программе DAMBE (Xia, Xie, 2001) на основании выравнивания нуклеотидных последовательностей геномов ядра и хлоропластов.

2.2.6. Построение вторичных структур 5.8S рРНК, ITS1 и ITS2.

Вероятные вторичные структуры РНК были смоделированы с помощью программ RNAstructure 3.1. и интернет ресурса Mfold (<http://unafold.rna.albany.edu>), работающих на основе алгоритма Zuker'a (Zuker et al., 1999).

2.2.7. Определение числа хромосом видов *Triticeae*

Семена проращивали в чашках Петри. После прорастания семян, когда длина корешка достигала 15-20 мм, готовили временные давленные препараты меристем кончиков корней. Накопление метафазных пластинок происходило за счет добавления 0.1% водного раствора колхицина на 2 часа или более при RT. Корешки отмывали от колхицина в дистиллированной воде. Фиксацию проводили в уксусном спирте - измененный фиксатор Карнуа (96° этанол: ледяная уксусная кислота 3:1, v:v) 1-3 часа. После этого образцы помещали в раствор ацетокармина в 45% уксусной кислоте (Пухальский и др., 2007). Стекланные бюксы без крышек с образцами нагревали над пламенем до

закипания жидкости. Кончики корней помещали на предметное стекло в каплю 45% уксусной кислоты. Путем раздавливания под покровным стеклом из мацерированных кончиков корней готовили временные препараты хромосом, которые исследовали с помощью светооптического микроскопа.

Были исследованы временные давленные препараты с предобработкой колхицином и окрашиванием ацетокармином у следующих образцов:

1. *Elymus ircutensis* Peschkova, $2n = 28$ (плоидность, число хромосом). Республика Алтай (РА), берег реки Чуя, $50^{\circ}09'$ с.ш., $88^{\circ}18'$ в.д., 1718 м над ур. м., 21.08.2010. Родионов А.В., Пунина Е.О., Гнутиков А.А. Алт 10-298; вид, возможно, кариотипирован впервые, в литературе и международной базе данных Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN) не удалось обнаружить сведений о числе хромосом данного вида.
2. *Elymus sibiricus* L., $2n = 28$. РА, Кош-Агачский р-н, у слияния рек Богуты и Нарын-Гол, $49^{\circ}48'$ с.ш., $89^{\circ}23'$ в.д., 2390 м над ур. м., 17.08.2011. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Алт 11-176. Сведения о данном образце были опубликованы в статье «Кариологическое исследование злаков (Poaceae) Алтая и Алтайского края. Сообщение 1.» (Пунина и др., 2013).
3. *Elymus sibiricus* L., $2n = 28$. РА, Кош-Агачский р-он, долинаруки Кускуннур между хребтами Северо-Чуйским и Бельтир, ивовое редколесье на левом берегу, $49^{\circ}59'$ с.ш., $88^{\circ}06'$ в.д., 2000 м над ур. м., 22.08.2010. Родионов А.В., Пунина Е.О., Гнутиков А.А., Носов Н.Н. Определил: Цвелев Н.Н. Алт 10-217.
4. *Elymus transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev, $2n=28$. РА, Кош-Агачский район, около озера м. Богуты, болото, ручей в болоте и небольшое озеро, $49^{\circ}46'$ с.ш., $89^{\circ}28'$ в.д., 2400 м над ур. м., 16.08.2011. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, Алт 11-112

5. Мы кариотипировали гербарный образец рода *Elymus* под индивидуальным полевым номером Алт 11-60. Н.Н. Цвелев верифицировал его как гибрид с участием *Elymus caninus* или *Elymus mutabilis*. Число хромосом $2n=28$. РА, Чемальский р-он, окрестности Усть-Сема, в лесу у дороги, $51^{\circ}38'$ с.ш., $85^{\circ}46'$ в.д., 386 м над ур. м. Родионов А.В., Пунина Е.О., Носов Н.Н.
6. У образца *Elymus* sp. под гербарным номером Alt 11-818, было определено 28 хромосом. РА. Шебалинский р-он, луг у р. Сема. $51^{\circ}16'$ с.ш., $85^{\circ}39'$ в. д, 890 м над ур. м. Родионов А.В., Пунина Е.О., Носов Н.Н.
7. Мы определили число хромосом у *Psathyrostachys desertorum* ($2n=28$) (Kar. Et Kir.) Agafonov (*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski в широком смысле). РА, Кош-Агачский р-он, долина реки Кускуннур между хребтами Северо-Чуйским и Бельтир, ивовое редколесье на левом берегу, у воды, $49^{\circ}59'$ с.ш., $88^{\circ}06'$ в. д, 2000 м над ур. м. 22.08.2010. Родионов А.В., Пунина Е.О., Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Цвелев Н.Н. Алт 10-217.

Мы подтвердили ранее известное число для образцов *Elymus sibiricus* L., *Elymus transbaicalensis* и *Psathyrostachys juncea*.

Полученные данные вошли в отчет по грантам: 12-04-31524 мол_а «Сетчатая эволюция геномов цветковых растений: синапоморфные изменения в ядерных и хлоропластных последовательностях как инструмент для исследования видообразования и дивергенции таксонов» и 14-04-01416А «Злаки Алтая: систематика, молекулярная филогения, кариология».

3. Результаты и обсуждение

3.1. Общая характеристика ITS1 и ITS2 *Elymus* s.l. трибы *Triticeae*

Общая длина последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 видов *Elymus* s.l. варьировала от 599 до 602 позиций, границы последовательностей ITS и 5.8S рДНК были определены с помощью сопоставления секвенированных нами последовательностей с последовательностями, депонированными из базы данных GenBank NCBI.

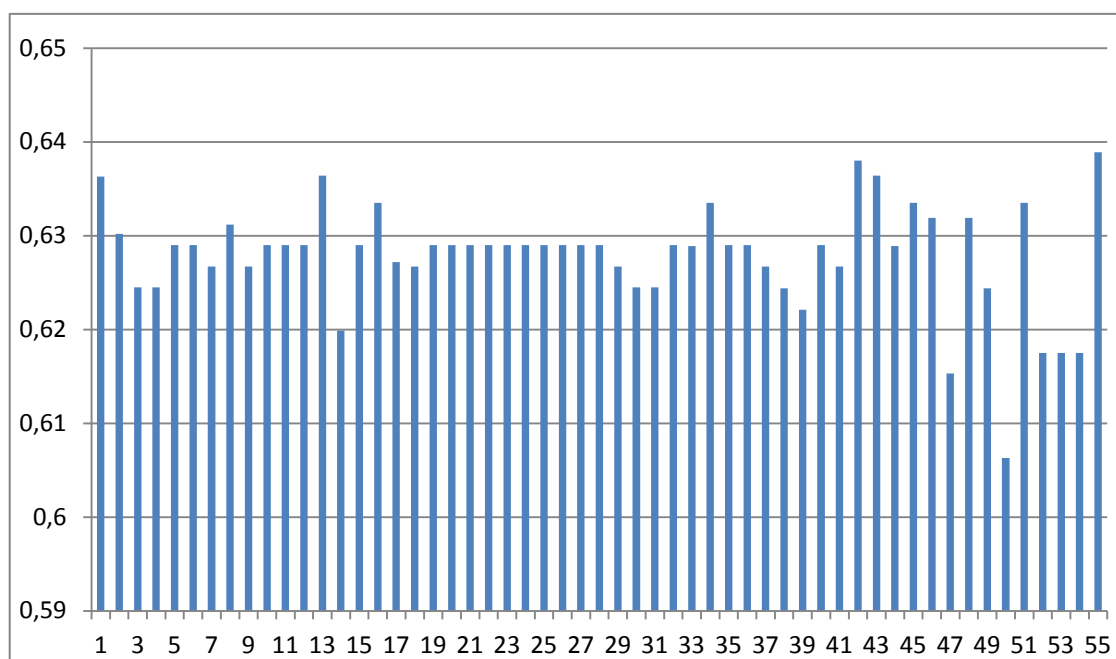


Рисунок 10. G+C-состав ITS1 видов *Elymus* s.l. Цифрами на рисунке показаны: 1-2 – sect. *Turczaninovia* (*E. dahuricus*); 3-6 – sect. *Goulardia*, subsect. *Curvati* (*E. gmelinii*, *E. nevskii*); 7-13 – subsect. *Subsecundi* (*E. mutabilis*, *E. transbaicalensis*, *E. komarovii*, *E. uralensis*, *E. karakabinicus*); 14-15 – subsect. *Pendulini* (*E. pendulinus*, *E. vernicosus*); 16-17 – subsect. *Ciliares* (*E. ciliaris*, *E. amurensis*); 18-19 – subsect. *Canini* (*E. caninus*); 20 – subsect. *Trachycauli* (*E. trachycaulus*); 21-25 – subsect. *Boreales* (*E. kronokensis*, *E. hyperarcticus*, *E. sajanensis*); 26-29 – subsect. *Pubescentes* (*E. macrourus*, *E. turuchanensis*, *E. jacutensis*); 30-32 – subsect. *Fibrosi* (*E. fibrosus*, *E. subfibrosus*); 33 – Sect. *Clinelymopsis* (*E. caucasicus*); 34-39 – sect. *Elymus* (*E. peschkovae*, *E. confusus*, *E. sibiricus*, *E. schrenkianus*); 40-41 – гибриды *Elymus* (*Elymus irtutensis* x *Agropyron* x *Elytrigia*, *Elymus* sp.x); 42- x *Elyhordeum schmidii*; 43 – *E. himalayanus* (Китай); 44-45 – *E. repens* (Корея и Турция); 46 – *E. sosnowskyi* (Турция); 47-48 – *Elymus dahuricus* var. *tangutorum* (Китай); 49-50 – *Elytrigia geniculata* (Крым и Алтай); 51 – *Pseudoroegneria strigosa* (Китай); 52-54 – *Agropyron* (Турция и Россия); 55 – *Psathyrostachys desertorum*.

Длина ITS1 от мотива TCGT до TTAATC у изученных нами видов *Elymus* изменялась от 219 до 221 пар нуклеотидов. Изменения длины анализируемых нуклеотидных последовательностей связаны с делециями и вставками. Среднее содержание G+C составило 62,8% ($\sigma=0,004$) рис. 10, табл. 8. Длина ITS2 от мотива САААСА до мотива TTCGACC варьировала от 216 до 217 п.н. Среднее

содержание G+C равно 64,7% ($\sigma=0,0075$), рис. 11, табл. 9. Отличия в содержании GC-пар в ITS1 последовательности вида *E. pendulinus* KM871821 (G+C=61,99%; №13, рис. 11) по сравнению с консенсусной последовательностью *Elymus* (G+C=62,9%) связано с наличием следующих замен: Т на А и G на А в положениях 58 и 194 соответственно, а также наличием полиморфного сайта S (внутригеномный полиморфизм, присутствие в этом положении С и G одновременно) в положении 145. Относительно низкий процент GC-пар (60,6%) в ITS1 последовательности вида *Elytrigia geniculata* ssp. *scythica* EF014232 (подвид, эндем Крыма) (Yu et al., 2008 a) по сравнению с консенсусной последовательностью *Elymus* (62,9%), связан с наличием следующих замен: С на Т в 56, 58, 59, 200 положениях; G на С в 60 положении; G на А в 171 положении. Последовательность ITS1 *Elytrigia geniculata* ssp. *geniculata* KJ561242 флоры Алтая, секвенированная нами (G+C=62,4%), отличается от консенсусной последовательности *Elymus* (G+C=62,9%) следующими полиморфными сайтами Y (С и Т: наличие в геноме генов с Т в этой позиции, наряду с типичными для вида генами с С) в 53 положении и R (А и G) вместо «типичного» G в положении 100.

Различия между ITS-последовательностями видов *Elytrigia geniculata* флоры из Крыма и с Алтая могут быть связаны с внутривидовой изменчивостью, опосредованной географической разобщенностью представителей *Elytrigia* разных подвидов, однако утверждать это можно будет только после исследования минимум нескольких образцов каждого из подвидов.

Изменение содержания динуклеотидов CpG и тринуклеотидов CpNpG у высших растений происходит немонотонно. В.С. Чупов и соавторы (Чупов и др., 2008) показали, что увеличение содержания CpG и CpNpG-треков у представителей *Melanthiales – Liliales* и *Melanthiales – Asparagales*, сопряженно с прогрессивным изменением морфологии представителей таксона, но в эволюционно стазисных ветвях показана обратная закономерность. Следует отметить, что эти закономерности (Чупов и др., 2008) были рассмотрены на крупных таксономических единицах. «Динуклеотиды CpG, а у высших растений

и тринуклеотиды CpNpG в определенных участках генома, являются сайтами узнавания метилаз, преобразующих цитозин в 5-метилцитозин. Метилированный цитозин в процессе дезаминирования превращается в тимин. Возможность такого процесса делает сайты цитозина, входящего в указанные выше ди- и тринуклеотиды «горячими точками» мутаций» (Чупов и др., 2008). Молекулярным базисом для стабилизирующего отбора является то, что мутации в разных районах внутренних транскрибируемых спейсеров вносят

Таблица 8. Содержание нуклеотидов С и G в ITS1 последовательностях видов трибы *Triticeae*. Названия видов *Elymus* расположены согласно системе рода, предложенной Н.Н. Цвелевым (2008) и Цвелевым и Пробатовой (2010), названия видов, не вошедших в систему, расположены ниже. Цветом обозначены ITS1 последовательности видов, образующих клады на молекулярно-филогенетических деревьях (состав клад см. на рис. 16, рис. 17). Виды клады А обозначены синим цветом, виды клады В – красным цветом, виды клады С – оливковым цветом.

Вид, номер GenBank	PC	PG	PC+PG
sect. <i>Turczaninovia</i>			
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	0,3477	0,2886	0,6363
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	0,3425	0,2877	0,6302
<i>Elymus franchetii</i> (syn.: <i>Elymus dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> JN009805)	0,3455	0,2864	0,6319
<i>Elymus franchetii</i> (syn.: <i>Elymus dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> KF905146)	0,3348	0,2805	0,6153
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> ⁵ KJ526352	0,3348	0,2805	0,6153
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	0,3455	0,2864	0,6319
sect. <i>Goulardia</i>			
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	0,3394	0,2851	0,6245
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	0,3394	0,2851	0,6245
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	0,3416	0,2851	0,6267
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	0,345	0,2862	0,6312
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	0,3439	0,2828	0,6267
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	0,35	0,2864	0,6364
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	0,3371	0,2828	0,6199

⁵ Синонимика и видовой состав секции *Turczaninovia* и, в частности, таксономический статус *E. dahuricus* var. *tangutorum*, популяции которого приурочены к высокогорьям Памира и Тибета и не рассматриваются в сводках Н.Н. Цвелева, посвященных роду *Elymus* флоры России (Цвелев, 1976; 2008; Цвелев, Пробатова, 2010), предмет многолетних дискуссий. Так Лёве рассматривал эту форму как синоним *E. dahuricus* subsp. *excelsus* (Löve, 1984). Савчкова и соавт. (2003), проведя комплексное биосистематическое исследование, включающее белковый электрофорез, скрещивания и анализ полиморфизма ДНК, напротив, считают, что все природные разновидности *E. dauricus* sensu lato не имеют отчетливых таксономических границ и должны рассматриваться как единый вид.

<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	0,3484	0,2851	0,6335
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	0,3477	0,2795	0,6272
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	0,3416	0,2851	0,6267
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus scandicus</i> KP325389	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	0,3416	0,2851	0,6267
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	0,3394	0,2851	0,6245
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	0,3394	0,2851	0,6245
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	0,3439	0,2851	0,629
sect. Clinelymopsis			
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	0,3484	0,2805	0,6289
sect. Elymus			
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	0,3484	0,2851	0,6335
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	0,3439	0,2828	0,6267
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	0,3439	0,2805	0,6244
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	0,3416	0,2805	0,6221
sect. Anthosachne			
<i>Elymus himalayanus</i> ⁶ AY740883	0,35	0,2864	0,6364
Виды, не входящие в систему рода <i>Elymus</i> Н.Н. Цвелёва (2008)			
<i>Elymus ircuitensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238	0,3439	0,2851	0,629
<i>Elymus</i> sp.x KJ561239	0,3416	0,2851	0,6267
<i>Elytrigia repens</i> (<i>Elymus repens</i> KF713228)	0,3484	0,2805	0,6289
<i>Elytrigia repens</i> (<i>Elymus repens</i> GQ373268)	0,3484	0,2851	0,6335
<i>Elytrigia sosnowskyi</i> (<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151)	0,3455	0,2864	0,6319
<i>Elytrigia</i> agg. <i>strigosa</i> (<i>Pseudoroegneria strigosa</i> EU617134)	0,3484	0,2851	0,6335
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	0,3416	0,2828	0,6244
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	0,3303	0,276	0,6063
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830	0,3484	0,2896	0,638
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	0,3502	0,2673	0,6175
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	0,3502	0,2673	0,6175
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	0,3502	0,2673	0,6175
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	0,3519	0,287	0,6389

⁶ Н.Н. Цвелёв (1976) относил этот гималайский вид к роду *Elymus* секции Anthosachne, включающей в себя несколько гималайских, памирских и среднеазиатских видов; в настоящее время во флоре России виды этой секции не представлены.

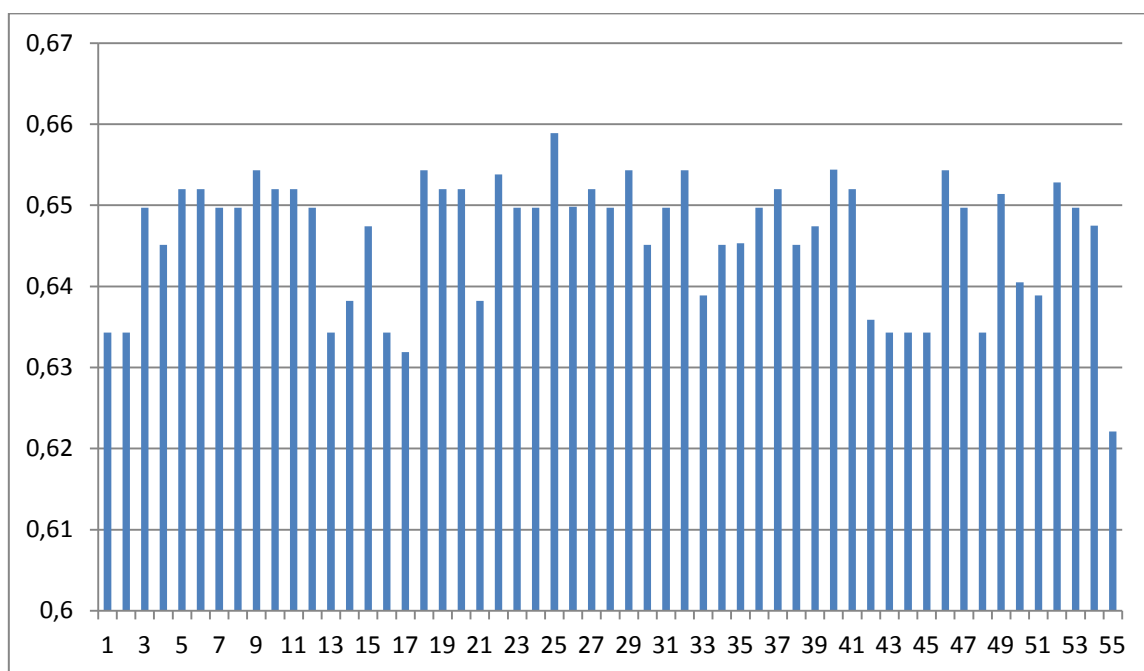


Рисунок 11. G+C-состав ITS2 рДНК видов *Elymus* s.l. sect. Цифрами на рисунке показаны: 1-2 – *Turczaninovia* (*E. dahuricus*); 3-6 – sect. *Goulardia*, subsect. *Curvati*; 7-13 – subsect. *Subsecundi*; 14-15 – subsect. *Pendulini*; 16-17 – subsect. *Ciliares*; 18-19 – subsect. *Canini*; 20 – subsect. *Trachycauli*; 21-25 – subsect. *Boreales*; 26-29 – subsect. *Pubescentes*; 30-32 – subsect. *Fibrosi*; 33 – Sect. *Clinelymopsis*; 34-39 – sect. *Elymus*; 40-41 – гибриды *Elymus*; 42 – х *Elyhordeum schmidii*; 43 – *E. himalayanus* (Китай); 44-45 – *E. repens* (Корея и Турция); 46 – *E. sosnowskyi* (Турция); 47-48 – *Elymus dahuricus* var. *tangutorum* (Китай); 49-50 *Elytrigia geniculata* (Крым и Алтай); 51 – *Pseudoroegneria strigosa* (США); 52-54 – *Agropyron* (Турция и Россия); 55 – *Psathyrostachys desertorum*.

разный вклад в поддержание/ослабление вторичных структур ITS1 и ITS2, некоторые элементы которых эволюционно консервативны, так как принимают участие в процессинг пре-рРНК. Исследования последнего времени показали, что, по крайней мере, вторичная структура ITS2 отличается консерватизмом у эукариотических организмов (Coleman, 2007), в то время как вторичная структура ITS1, вероятно, является лабильной у разных эукариот (Thornhill, Lord, 2010). Содержание GC-пар в последовательностях ITS1-5.8S рДНК-ITS2 у изученных видов *Elymus* sensu lato варьирует в узких пределах (табл. 10). Высокое содержание GC может стабилизировать вторичную структуру РНК-транскрипта внутренних транскрибируемых спейсеров, т.к. между А и U возникает две водородные связи, а между G и С – три. Наши данные демонстрируют некоторые различия в GC-составе у видов разных родов, но четких межсекционных различий GC-состава участков ITS1, 5.8S рДНК и ITS2 у видов *Elymus* sensu lato нами не выявлено, что может быть связано с явлениями межвидовой гибридизации пырейников. Отметим также, что низкое содержание

Таблица 9. Содержание нуклеотидов С и G в ITS2 последовательностях видов трибы *Triticeae*. Названия видов *Elymus* расположены согласно системе рода, предложенной Н.Н. Цвелевым (2008), названия видов, не вошедшие в систему, расположены ниже. Цветом обозначены ITS2 последовательности видов, образующих клады на молекулярно-филогенетических деревьях (состав клад см. на рис. 16, рис. 17). Виды клады А обозначены синим цветом, виды клады В – красным цветом, виды клады С – оливковым цветом.

Вид, номер GenBank	PC	PG	PC+PG
sect. Turczaninovia			
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	0,3449	0,2894	0,6343
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	0,3426	0,2917	0,6343
<i>Elymus franchetii</i> (<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> JN009805)	0,3426	0,2986	0,6412
<i>Elymus franchetii</i> (<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>cylindricus</i> KF90514)	0,3502	0,2949	0,6451
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	0,3426	0,2917	0,6343
sect. Goulardia			
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	0,3548	0,2903	0,6451
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	0,3594	0,2949	0,6543
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	0,3426	0,2917	0,6343
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	0,3479	0,2903	0,6382
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	0,3525	0,2949	0,6474
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	0,338	0,2963	0,6343
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	0,3356	0,2963	0,6319
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	0,3548	0,2995	0,6543
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	0,3548	0,2834	0,6382
<i>Elymus scandicus</i> KP325389	0,3349	0,3189	0,6538
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	0,3571	0,3018	0,6589
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	0,3537	0,2961	0,6498
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	0,3548	0,2972	0,652
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	0,3548	0,2995	0,6543
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	0,3502	0,2949	0,6451
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	0,3548	0,2995	0,6543
sect. Clinelymopsis			
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	0,3426	0,2963	0,6389
sect. Elymus			
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	0,3502	0,2949	0,6451

<i>Elymus confusus</i> FJ040160		0,3548	0,2995	0,6543
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962		0,3548	0,2949	0,6497
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220		0,3571	0,2949	0,652
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297		0,3502	0,2949	0,6451
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301		0,3525	0,2949	0,6474
sect. Anthosachne				
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883		0,338	0,2963	0,6343
Гибриды				
<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238		0,356	0,2984	0,6544
<i>Elymus</i> sp. x KJ561239		0,3548	0,2972	0,652
Виды, не входящие в систему рода <i>Elymus</i> Н.Н. Цвелева (2008)				
<i>Elytrigia repens</i> (syn. <i>Elymus repens</i> KF713228)		0,338	0,2963	0,6343
<i>Elytrigia repens</i> (<i>Elymus repens</i> GQ373268)		0,338	0,2963	0,6343
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151		0,3594	0,2949	0,6543
Прочие виды				
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242		0,3624	0,289	0,6514
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232		0,3502	0,2903	0,6405
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> EU617134		0,338	0,3009	0,6389
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830		0,3341	0,3018	0,6359
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309		0,3519	0,3009	0,6528
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241		0,3502	0,2995	0,6497
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240		0,3468	0,3007	0,6475
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243		0,3249	0,2972	0,6221

Таблица 10. Варьирование нуклеотидного состава в ITS1, гене 5.8S рДНК и ITS2 видов *Elymus* s.l. клад А, В и С на молекулярно-филогенетическом дереве (состав клад см. на рис.16, рис. 17) (σ -стандартное отклонение).

	Виды клады А всего 37 видов		Виды клады В всего 4 вида		Виды клады С всего 7 видов	
	Диапазон % G + C	Среднее % G + C (σ)	Диапазон % G + C	Среднее % G + C (σ)	Диапазон % G + C	Среднее % G + C (σ)
ITS1	61,5-63,3	62,7 ($\sigma=0,003$)	62,9-63,3	63,1 ($\sigma=0,003$)	62,7-63,6	63,3 ($\sigma=0,004$)
5,8S рДНК	59,1-59,8	59,7 ($\sigma=0,001$)	59,8	59,8 ($\sigma=0$)	59,15-60,4	59,8 ($\sigma=0,005$)
ITS2	63,8-65,9	65,1 ($\sigma=0,004$)	63,4-63,9	63,5 ($\sigma=0,002$)	63,2-63,4	63,4 ($\sigma=0,001$)

GC пар на участках ITS1 и ITS2, а особенно наличие замен в консервативном участке 5,8S рДНК может являться свидетельством того, что данная последовательность является псевдогеном и ее нужно исключить из дальнейшего анализа (нами была выявлена такая последовательность *E. dahuricus* с множеством полиморфных сайтов в участке 5,8S рДНК). Отличия в содержании GC пар в ITS2 последовательности видов *E. dahuricus* KJ540222 и *E. dahuricus* KJ540223 (G+C=63,43%; №1, №2, рис. 11) связаны с наличием следующих мутаций по

сравнению с консенсусной последовательностью ITS2 *Elymus* (G+C=64,97%): делеция С в 403 положении, замена С на Т в 542 и 546 положениях, в 587 замена G на А. Различия в содержании GC пар последовательностей ITS2 некоторых пырейников связаны со следующими заменами (по сравнению с консенсусной последовательностью ITS2 *Elymus*). Последовательность *E. karakabinicus* KM871826 (G+C=63,43%; №13, рис. 12) содержит полиморфный сайт R в 398 положении, индель в 403; С был заменен на Т в 542 и 546 положениях; А на Т в 578, R – 587 положениях. *E. ciliaris* KM871829 (G+C=63,43%; №16, рис. 12) – замены С на Т в 398, 402, 546 положениях, а также делеция в 403 положении.

E. amurensis KM871828 (G+C=63,19%, №17, рис. 11) – замена А на Т в 401 и 578 положениях, делеция в 403 положении, замены С на Т в 490, 542, 546 положениях, Y в 463 положении. *E. himalayanus* AY740883 (G+C=63,43%) – индель в 403 положении, замены С на Т в 542, 546, 586 положениях, замена А на Т в 578 положении; *E. repens* GQ373268 и *E. repens* KF713228 замены С на Т в 398, 402, 546 положениях. Относительно высокое содержание GC пар ITS2 отмечено для последовательностей *E. sajanensis* KM502300 (G+C=64,97%, №24, рис. 12) и *E. sajanensis* KM871825 (65,89%, №25, рис. 12). В последовательностях *E. sajanensis* KM502300 и *E. sajanensis* KM871825 в 424 положении находится А, кроме этого в ITS2 *E. sajanensis* KM871825 находится G (вместо Т) в 507 положении. Разница в GC-содержании последовательностей ITS1 и ITS2 в ходе дивергенции видов *Elymus* s.l. незначительна, однако и она может иметь под собой биологическую основу. Все сравниваемые выборки были проверены на нормальность распределения. Для того чтобы определить, происходит ли согласованное изменение в нуклеотидном составе ITS1 и ITS2 у видов клады А молекулярно-филогенетического дерева (состав клад см. на рис. 16, рис. 17) нами был рассчитан коэффициент корреляции Спирмена ($\rho=0.399$). Связь между исследуемыми признаками – прямая, число степеней свободы (f) составляет 36; критическое значение критерия Спирмена при данном числе степеней свободы составляет 0.321; $\rho_{\text{набл}} > \rho_{\text{крит}}$, зависимость признаков низкая, но

статистически значимая ($p < 0,05$) (рис. 12), что может являться свидетельством сходных генетических процессов, происходящих в последовательностях ITS1 и ITS2. Среднее процентное содержание GC-пар ITS2 (65,1%) выше, чем в последовательностях ITS1 (62,7%) видов клады А (парный t-критерий Стьюдента равен 30.724; число степеней свободы $f=37$; критическое значение t-критерия Стьюдента - 2.026.; $t_{\text{набл}} > t_{\text{крит}}$, различия статистически значимы ($p < 0,05$)). При сравнении значений содержания GC-пар ITS1 и ITS2 последовательностей видов клады В не было обнаружено статистически значимых различий (парный t - $t_{\text{набл}} < t_{\text{крит}}$; ($p > 0,05$)), также как и при сравнении ITS1 и ITS2 последовательностей видов клады В. (парный t-критерий Стьюдента равен 0.937; критическое значение t-критерия Стьюдента - 2.365; $t_{\text{набл}} < t_{\text{крит}}$, различия статистически не значимы ($p > 0,05$)). Резюмируя вышеизложенные данные, отметим, что среднее процентное содержание GC пар ITS2 (65,1%) выше, чем в последовательностях ITS1 (62,7%) у видов клады А, но не у видов клады В, у последних оно не различается. Данное наблюдение, может быть связано с тем, что клада А является более крупной и гетерогенной по видовому составу, также (как упоминалось ранее) высокое содержание GC пар может являться индикатором происходящих мутационных преобразований.

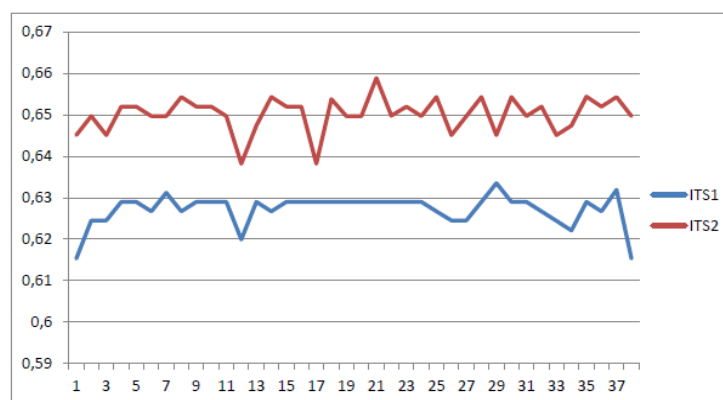


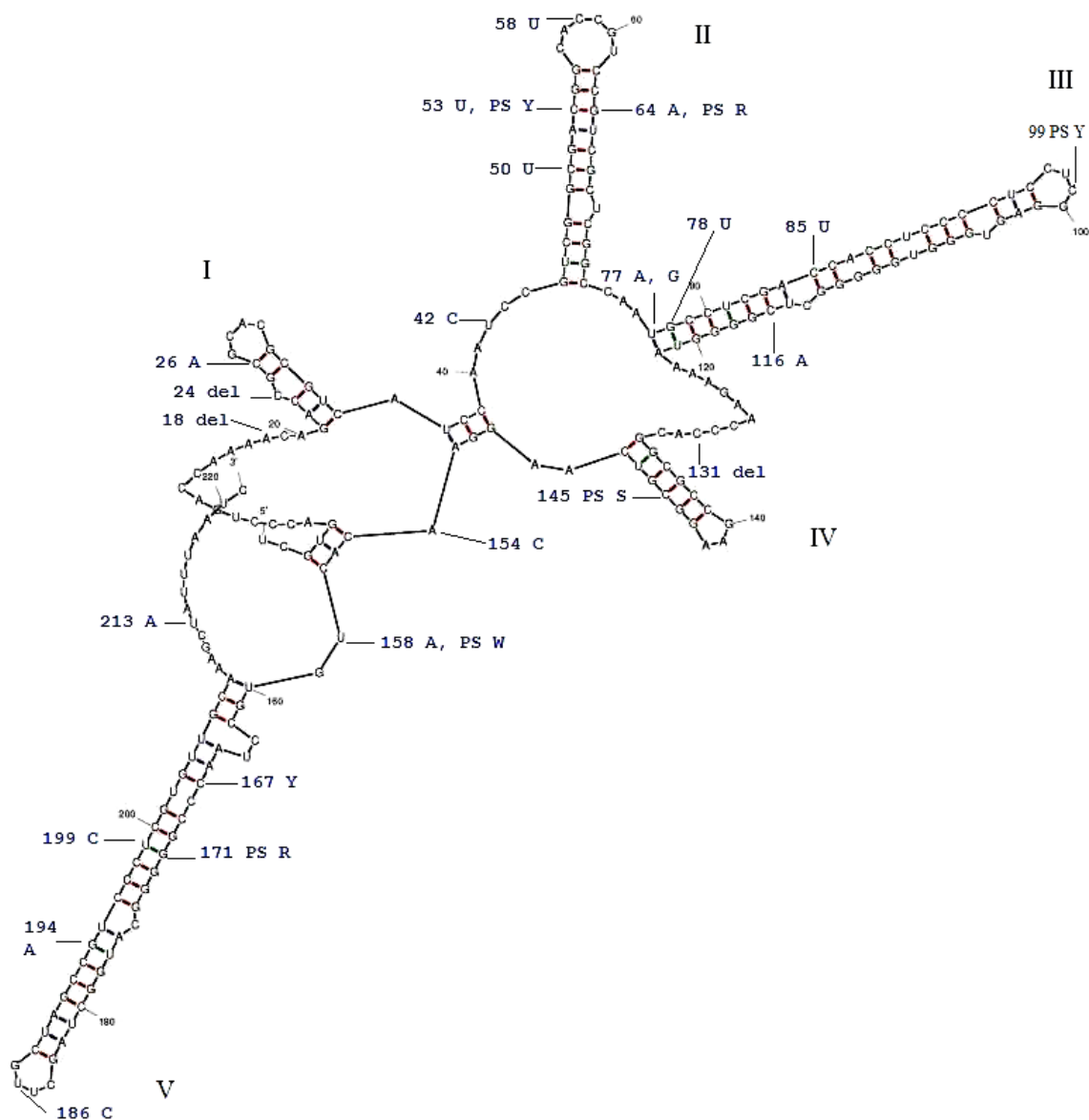
Рисунок 12. G+C-состав ITS1 и ITS2 рДНК видов клады А молекулярно-филогенетического дерева (рис. 16, рис. 17) *Elymus* s.l. Цифрами на рисунке показаны: 1 – sect. *Turczaninovia* (*E. dahuricus* var. *cylindricus*); 2-29. – sect. *Goulardia* (2. *E. nevskii*; 3-5. *E. gmelinii*; 6. *E. mutabilis*; 7-9. *E. transbaicalensis*; 10. *E. komarovii*; 11. *E. uralensis*; 12. *E. pendulinus*; 13. *E. vernicosus*; 14-15. *E. caninus*; 16. *E. trachycaulus*; 17. *E. kronokensis*; 18. *E. scandicus*; 19. *E. hyperarcticus*; 20-21. *E. sajanensis*; 22. *E. macrourus*; 23. *E. turuchanensis*; 24-25. *E. jacutensis*; 26-27. *E. fibrosus*; 28. *E. subfibrosus*); 29-34. sect. *Elymus* (29. *E. peschkovae*; 30. *E. confusus*; 31-32. *E. sibiricus*; 33-34. *E. schrenkianus*); виды, не вошедшие в систему Н.Н. Цвелева (2008). 35. *E. ircutensis* x *Agropyron* x *Elytrigia*; 36. *E. sp.*x; 37. *E. sosnowskyi* (Турция); 38. *E. dahuricus* var. *tangutorum* (Китай).

3.2. Мутации, накопившиеся в ITS1 и ITS2 в ходе дивергенции видов *Elymus sensu lato* и их влияние на вторичную структуру РНК-транскрипта

При анализе последовательностей ITS1 и ITS2 были выявлены мутации, по которым последовательности исследуемого вида отличались от консенсусной последовательности (таблицы 11, 14, рис. 13, 14). Прежде всего, мы построили филогенетические деревья, которые показали, что все виды рода *Elymus*, взятые в анализ распределяются по трем ветвям (трех статистически поддержанным кладам, А, В и С).

Мутации у нескольких видов одной клады считали единичной мутацией, мутации в разных кладах – как независимые события в пределах каждой клады считали отдельно. Видно, что мутации в транскрибируемых спейсерах ITS1 и ITS2 встречаются как в однонитевых участках, так и в шпильках и в петлях; в однонитевых участках ITS2 мутации встречаются с несколько большей частотой (относительно длины участка).

При дивергенции видов преимущественно накапливаются мутации, не влияющие на вторичную структуру транскрипта ITS1 и ITS2 (в ITS1 в 17 случаях не нарушалась; в 9 случаях вторичная структура нарушалась, а в 2 даже «улучшалась» - воббл-пара замещалась на пару U:A (Varani, McClain, 2000) и был делецирован нуклеотид, нарушающий монотонность двойной спирали (таблицы 12, 13). В ITS2 в 31 случаях мутация не нарушала вторичную структуру, в 16 «ухудшала», в 1 случае «улучшала» - замена С на U привела к появлению пары U:A). Обращает на себя внимание и тот факт, что две пары из немногочисленных мутаций в ITS1 были компенсационными (рис. 13): C53-G64 заместилось на U53:A64 и G171:U199 заменилось с одной стороны, на G171:C199 и на A171:U199 (в этих позициях внутригеномный полиморфизм) (таблицы 15, 16). Теоретически ожидается, что при равной вероятности мутаций дивергирующих последовательностях частота трансверсий ДНК ($T \leftrightarrow A$, $T \leftrightarrow G$, $C \leftrightarrow A$, $C \leftrightarrow G$) должна быть в два раза выше, чем частота



$$dG = - 86.17$$

Рисунок 13. Вторичная структура ITS1 пырейников и распределение мутаций, найденных у видов рода *Elymus* по молекуле РНК-копии ITS2. Полиморфные сайты (PS): К (G или U), М (A или C), R (A или G), S (C или G), W (A или U), Y (C или U).

транзиций ($T \leftrightarrow C$, $A \leftrightarrow G$), т.е. R (отношение частоты транзиций к частоте трансверсий) = 0.5 (Yang, Yoder, 1999). Но, как показано для многих ядерных генов, R может находиться в интервале от 0.5 до 2 (Ней, Кумар, 2004). Оценка отношения частоты транзиций к частоте трансверсий важна не только для понимания паттерна эволюции ДНК последовательностей, но также для оценки генетических расстояний и филогенетических реконструкций (Yang, Yoder, 1999; Ней, Кумар, 2004).

Таблица 11. Изменчивые позиции видов *Elymus* (клады А-С) молекулярно-филогенетических деревьев ITS-последовательностей (состав клад см. рис. 16, рис. 17).

вид	позиция нуклеотидов вторичной структуры РНК	Нуклеотид		Тип мутации		
		данного вида	консенсусной последовательности	участок ITS1	характер изменения	влияние на вторичную структуру
<i>E. sosnowskyi</i>	18	делеция	А	однонитевой участок	индель (делеция)	не влияет
<i>E. dahuricus</i>	24	делеция	С	шпилька I (единичное неспаренное основание)	индель (делеция)	лучше становится
<i>E. dahuricus</i>	26	А	С	шпилька I	трансверсия	нарушает
<i>E. amurensis</i> <i>E. dahuricus</i> <i>E. himalayanus</i> и др.	42	С	U	однонитевой участок	транзигия	не влияет
<i>E. dahuricus</i>	50	U	С	шпилька II	транзигия	не влияет: появилась воббл-пара
<i>E. caucasicus</i>	53	Y (С и U)	С	шпилька II	полиморфный сайт, транзигия	появилась воббл-пара
<i>E. fibrosus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. nevskii</i>	53	U	С	шпилька II	транзигия	появилась воббл-пара
<i>E. pendulinus</i> <i>E. franchetii</i> <i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i>	58	U	С	однонитевой участок (петля)	транзигия	не влияет
<i>E. caucasicus</i>	64	А	G	шпилька II	транзигия	нарушает
<i>E. sibiricus</i> , <i>E. transbaicalensis</i>	64	R (А и G)	G	шпилька II	полиморфный сайт, транзигия	нарушает
<i>E. sosnowskyi</i>	77	А	U	шпилька III	трансверсия	не влияет
<i>E. amurensis</i>	77	А	G	шпилька III	транзигия	не влияет
<i>E. amurensis</i> <i>E. dahuricus</i> <i>E. himalayanus</i> и др.	78	U	G	шпилька III	трансверсия	нарушает
<i>E. franchetii</i>	85	U	С	шпилька III	транзигия	появилась воббл-пара
<i>E. schrenkianus</i>	99	Y (С и U)	С	однонитевой участок (петля)	полиморфный сайт, транзигия	не влияет
<i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i>	116	А	С	шпилька III	трансверсия	нарушает

<i>E. himalayanus</i> , <i>E. amurensis</i> , <i>E. dahuricus</i> , <i>E. franchetii</i> <i>E. dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i>	131	делеция	С	однони- тевой участок	делеция	не влияет
<i>E. dahuricus</i>	145	S (С и G)	С	шпилька IV	полиморфный сайт, трансверсия	нарушает
<i>E. pendulinus</i>	145	S (С и G)	С	шпилька IV	полиморфный сайт, трансверсия	влияет
<i>E. peschkovae</i>	154	С	А	между основа- ниями шпилек IV и V (одно- нитевой уч.)	трансверсия	не влияет?
<i>E. caninus</i> , <i>E. fibrosus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. hyperarcticus</i> , <i>E. macrourus</i> , <i>E. mutabilis</i> , <i>E. nevskii</i> , <i>E. sajanensis</i> , <i>E. sibiricus</i> , <i>E. uralensis</i> , <i>E. peschkovae</i> , <i>E. confusus</i> и др.	158	А	U	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. caninus</i> , <i>E. gmelinii</i> , <i>E. komarovii</i> , <i>E. scandicus</i> , <i>E. trachycaulus</i> , <i>E.</i> <i>transbaicalensis</i> , <i>Elymus irtutensis</i> <i>x Agropyron x</i> <i>Elytrigia</i>	158	W (А и U)	U	однонитевой участок	полиморфный сайт, трансверсия	не влияет
<i>E. amurensis</i>	167	Y (С и U)	С	шпилька V	полиморфный сайт, транзиция	сохраняется вобл- пара
<i>E. amurensis</i>	171	R (А и G)	G	шпилька V	полиморфный сайт, транзиция	улучшило: вобл-пара в пару U:A
<i>E. caucasicus</i>	186	С	U	однонитевой участок, петля	транзиция	не влияет
<i>E. pendulinus</i> , <i>E. schrenkianus</i> , <i>E. franchetii</i>	194	А	G	шпилька V	транзиция	нарушает
<i>E. amurensis</i> <i>E. dahuricus</i> <i>E. himalayanus</i> и др.	199	С	U	шпилька V	транзиция	нарушает
<i>E. gmelinii</i>	213	А	U	однонитевой участок	трансверсия	не влияет

Таблица 12. Распределение мутаций, накопившихся в ITS1 за время дивергенции исследованных образцов *Elymus* относительно элементов вторичной структуры транскрипта ITS1.

	Однонитевой участок	Шпилька	Петля на конце шпильки
Число нуклеотидов и доля от общей длины транскрипта	55 0,249	145 0,656	21 0,095
Число и доля зарегистрированных мутаций	7 0,25	18 0,643	3 0,107
Доля нуклеотидов, затронутых мутацией.	12,7%	12,4%	14,3%

Таблица 13. Типы мутаций, накопившихся в ITS1 за время дивергенции исследованных образцов *Elymus* и их влияние на вторичную структуру ITS1.

	Сделали вторичную структуру более стабильной	«Ухудшили» вторичную структуру РНК	Не изменили вторичную структуру РНК
Транзиции	1	4	10
Трансверсии	0	5	5
Делеции	1	0	2
ВСЕГО	2	9	17

Таблица 14. Изменчивые позиции видов *Elymus* (клады А-С) молекулярно-филогенетических деревьев ITS-последовательностей (состав клад см. рис. 16, рис. 17).

вид	позиция нуклеотидов вторичной структуры РНК	Нуклеотид		Тип мутации		
		данного вида	консенсусной последовательности	участок ITS2	характер изменения	влияние на вторичную структуру
<i>E. dahuricus</i>	9	S (C и G)	G	шпилька I	полиморфный сайт, трансверсия	нарушает
<i>E. karakabinicus</i>	9	R (A и G)	G	шпилька I	полиморфный сайт, транзиция	нарушает
<i>E. ciliaris</i> <i>E. repens</i>	13	U	C	шпилька I	транзиция	не влияет: появилась воббл-пара
<i>E. amurensis</i>	16	U	A	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. caucasicus</i> <i>E. repens</i>	17	U	C	однонитевой участок	транзиция	не влияет

<i>E. franchetii</i> , <i>E. pendulinus</i> , <i>E. tangutorum</i>	18	A	C	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. amurensis</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. dahuricus</i> , <i>E. himalayanus</i> <i>E. karakabinicus</i> <i>E. repens</i>	18	del	C	однонитевой участок	индель (делеция)	не влияет
<i>E. ciliaris</i>	22	del	U	однонитевой участок	индель (делеция)	не влияет
<i>E. kronokensis</i>	35	R (A и G)	G	шпилька I	полиморфный сайт, транзция	нарушает
<i>E. amurensis</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. dahuricus</i> , <i>E. himalayanus</i> <i>E. karakabinicus</i> <i>E. repens</i> и др	39	U	A	шпилька I (единичное неспаренное основание)	трансверсия	не влияет
<i>E. jacutensis</i>	39	K (G или U)	A	шпилька I (единичное неспаренное основание)	транзция, трансверсия	не влияет
<i>E. caninus</i> , <i>E. transbaicalensis</i>	39	W (A или U)	A	шпилька I (единичное неспаренное основание)	трансверсия	не влияет
<i>E. gmelinii</i>	62	A	G	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. caucasicus</i>	66	A	G	шпилька II	транзция	нарушает
<i>E. kronokensis</i>	67	C	G	шпилька II	трансверсия	нарушает
<i>E. confusus</i>	71	A	G	шпилька II	транзция	нарушает
<i>E. amurensis</i>	78	Y	C	шпилька II	транзция	появилась воббл-пара
<i>E. franchetii</i>	83	R (A и G)	A	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. confusus</i>	99	A	G	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. fibrosus</i>	103	U	C	шпилька III	транзция	появилась воббл-пара
<i>E. amurensis</i>	105	U	C	шпилька III	транзция	стабилизация вторичной структуры
<i>E. sajanensis</i>	122	G	U	шпилька III	трансверсия	нарушает
<i>E. tangutorum</i>	135	C	U	шпилька III (единичное неспаренное основание)	транзция	не влияет
<i>E. tangutorum</i>	141	U	A	шпилька III	трансверсия	нарушает
<i>E. macrourus</i>	143	M (A или C)	C	шпилька III	трансверсия	нарушает
<i>E. amurensis</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. dahuricus</i> , <i>E. peschkovae</i>	157	U	C	шпилька III	транзция	появилась воббл-пара
<i>E. schrenkianus</i>	161	A	C	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. amurensis</i> , <i>E. caucasicus</i> , <i>E. ciliaris</i>	161	U	C	однонитевой участок	транзция	не влияет

<i>E. schrenkianus</i>	161	М (А или С)	С	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. caucasicus</i>	162	G	A	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. kronokensis</i>	164	U	С	шпилька III	транзция	появилась воббл-пара
<i>E. caninus</i> <i>E. confusus</i> , <i>E. hyperarcticus</i> и др.	180	U	A	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. transbaicalensis</i>	180	С	A	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. komarovii</i> , <i>E. jacutensis</i> <i>E. trachycaulus</i> <i>E. transbaicalensis</i> и др.	180	W (А и U)	A	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. confusus</i>	181	G	A	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. komarovii</i> , <i>E. jacutensis</i> <i>E. trachycaulus</i> <i>E. transbaicalensis</i> и др.	181	R (А и G)	A	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. pendulinus</i>	184	U	С	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. amurensis</i> , <i>E. karakabanicus</i> <i>E. dahuricus</i>	193	U	A	однонитевой участок	трансверсия	не влияет
<i>E. vernicosus</i>	200	R (А и G)	G	шпилька IV	транзция	нарушает
<i>E. himalayanus</i>	201	U	С	шпилька IV	транзция	появилась воббл-пара
<i>E. vernicosus</i>	201	М (А и С)	С	шпилька IV	трансверсия	нарушает
<i>E. dahuricus</i> , <i>E. tangutorum</i>	202	A	G	шпилька IV	транзция	нарушает
<i>E. karakabanicus</i>	202	R (А и G)	G	шпилька IV	транзция	нарушает
<i>E. sosnowskyi</i>	207	С	U	однонитевой участок	транзция	не влияет
<i>E. kronokensis</i>	209	A	G	шпилька IV	транзция	нарушает
<i>E. pendulinus</i>	209	K (G и U)	G	шпилька IV	трансверсия	нарушает
<i>E. pendulinus</i>	214	S (G и С)	G	шпилька IV	трансверсия	нарушает

Для всех последовательностей ITS видов *Elymus* разных клад мы видим отклонения отношения частоты транзиций к частоте трансверсий ($R=1.5$ для ITS1 и $R=1.42$ для ITS2), от теоретически ожидаемого ($R=0.5$) (χ^2 , $p<0,05$), что свидетельствует о стабилизирующей роли отбора в пользу транзиций, в меньшей степени данное несоответствие связано с изменяющимися характеристиками двойной спирали ДНК.

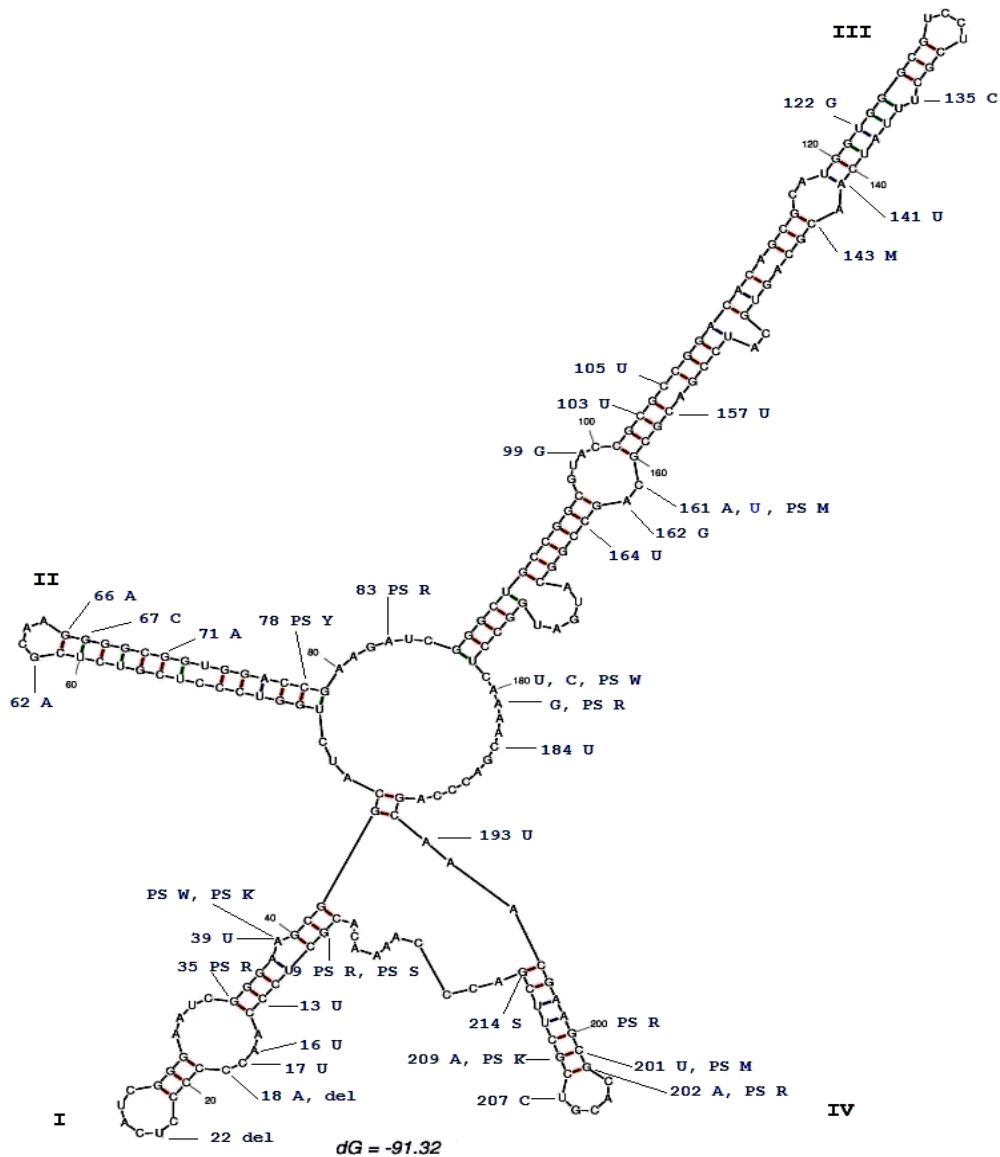


Рисунок 14. Вторичная структура ITS2 пырейников и распределение мутаций, найденных у видов рода *Elymus* по молекуле РНК-копии ITS2. Полиморфные сайты (PS): К (G или U), М (A или C), R (A или G), S (C или G), W (A или U), Y (C или U).

Таблица 15. Распределение мутаций, накопившихся в ITS2 за время дивергенции исследованных образцов *Elymus* относительно элементов вторичной структуры транскрипта ITS2.

	Однонитевой участок	Шпилька	Петля на конце шпильки
Число нуклеотидов и доля от общей длины транскрипта	58 0,265	142 0,648	19 0,087
Число и доля зарегистрированных мутаций	17 0,37	26 0,565	3 0,065
Доля нуклеотидов, затронутых мутацией.	29,3%	18,3%	15,8%

Таблица 16. Типы мутаций, накопившихся в ITS2 за время дивергенции исследованных образцов *Elymus* и их влияние на вторичную структуры ITS2.

	Сделали вторичную структуру более стабильной	«Ухудшили» вторичную структуру РНК	Не изменили вторичную структуру РНК
Транзиции	1	8	18
Трансверсии	0	8	11
Делеции	0	0	2
ВСЕГО	1	16	31

Обобщая вышеописанные результаты, можно сказать, что для всех последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 пырейников мы видим отклонения отношения частоты транзиций к частоте трансверсий от теоретически ожидаемого. Наличие множества замен С на U указывает на то, что наиболее часто в транскрибируемых спейсерах генов рРНК замены нуклеотидов происходят в результате дезаминирования 5-метилцитозина, в результате которого образуется тимин (Vanyushin, 2006). Одним из факторов, способствующих высокой частоте замен С↔U, является также то, что такая замена не меняет вторичной структуры молекулы, так как G образует в РНК пару не только с С, но и с U – так называемую воббл-пару G:U, которая сравнима по силе связи с таковой в паре G:C (Varani, McClain, 2000).

3.3. Вариации последовательности нуклеотидов и вторичная структура

5.8S рРНК видов *Elymus s.l.*

Вероятные вторичные структуры молекулы 5.8S рРНК были построены с помощью алгоритма Цукера в программе RNAstructure 3.71. Экспериментально было доказано (Peculis, Greer, 1998), что примерно 20 нуклеотидов 3'-конца и 38 5'-концевых нуклеотидов 5.8S рРНК прокариот и эукариот взаимодействуют с 26S рРНК. Данное взаимодействие образует двунитевые спирали. Vaughn и соавторы (Vaughn et al., 1984) предложили т.н. "универсальную модель

вторичной структуры 5.8S рРНК", вторичная структура, полученная нами по конфигурации полностью соответствует данной модели. При построении нами вторичной структуры взаимодействия двух молекул (Родионов и др., 2005), в качестве молекулы 5.8S рРНК мы взяли консенсусную последовательность *Elymus*, а в качестве 26S рРНК – locus *Oryza sativa* (Takaiwa et al., 1985) (рис. 15). В результате анализа последовательностей пырейников мы обнаружили замены нуклеотидов (мутации) у видов секции *Turczaninovia*: *E. dahuricus* в положение 2 вместо А в консенсусной последовательности – полиморфный сайт М (А+С); 61 нуклеотид, вместо С – S (С+G); 146 нуклеотид, вместо G – S (С+G); а также в другой последовательности *E. dahuricus*: в положении 82 вместо G – полиморфный сайт R (А+G); 115 нуклеотид, G – полиморфный сайт K (G+U). Простейшая интерпретация наблюдаемого: внутригеномный полиморфизм пырейника даурского связан с тем, что в анализ попал как работающий ген 5.8S рРНК, так и псевдоген с большим числом нуклеотидных замен в данном консервативном локусе. В 5.8S рРНК последовательности *E. dahuricus var. cylindricus* в 136 положении замена С (консенсусной последовательности) на U. В последовательности *E. karakabinicus* секции *Goulardia* был обнаружен полиморфный сайт 136 Y (С+U). Среди разных последовательностей *E. schrenkianus* секции *Elymus* были обнаружены следующие полиморфные сайты: 43 R (А+G) (только у одного из 4-х секвенированных образцов); 131 Y (С+Т) (у двух из 4-х секвенированных образцов) (рис. 15). Позиция 136 (петля III; рис. 15) имеет парсимоническое значение: у большинства видов *Elymus* здесь стоит С. Однако у всех изученных на сегодняшний день *E. cylindricus*, и образцов, определенных как *E. dahuricus* (HQ600520) из Ю. Кореи (Kim Y.-D., Kim K.-J., Lee J.-H., Kim S.-H. - неопубликовано), Западного Китая (KJ526338 – Guo et al., неопубликовано), у 6 из 7 секвенированных 5.8S генов рРНК *E. excelsus* (все образцы из Китая, вид, близкий к *E. dahuricus*) в молекуле РНК-копии стоит U - яркая синапоморфия одного из подтипов St-генома. Пожалуй, это положение - единственное таксономически значимое положение в гене 5.8S рРНК в пределах рода *Elymus*.

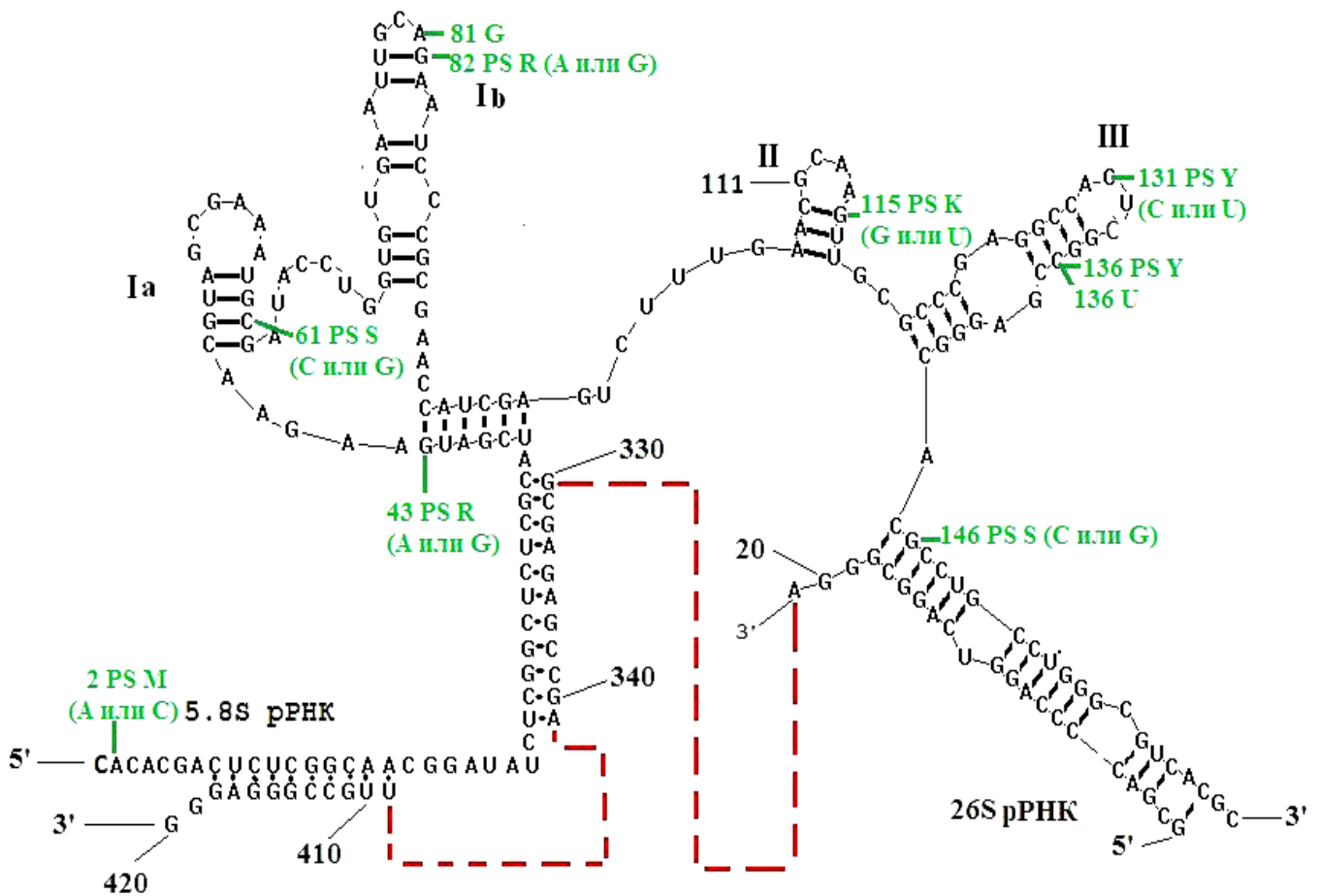


Рисунок 15. Вторичная структура молекулы 5.8S рРНК *Elymus s.l.* и ее взаимодействие с 26S рРНК.

3.4. Полиморфные сайты внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 у предполагаемых гибридов *Elymus*

Как сказано выше, некоторые из секвенированных нуклеотидных последовательностей ITS видов рода *Elymus* в определенных позициях имеют полиморфные сайты - позиции, по которым различаются присутствующие в соответствующих геномах пырейников гены 35S рРНК. Эти полиморфные сайты могут быть результатом объединения в одном геноме рДНК разного происхождения (родительских последовательностей, различающихся в данной точке) и потому могут быть использованы как инструмент для исследования происхождения гибридогенных видов (Пунина и др., 2012).

Среди секвенированных нами образцов, 5 полиморфных сайтов было у предполагаемого гибрида *Elymus sp.* (ваучер Alt 11-60), собранного в Горном Алтае в окрестностях пос. Усть-Сёма; 4 полиморфных сайта нес необычный

Elymus Alt 10-278 с ползучими побегами и развитой килевой жилкой на нижней цветковой чешуе, который, по мнению Н.Н. Цвелева, мог быть межродовым гибридом между *E. irtutensis* и представителями родов *Agropyron* и, возможно, *Elytrigia*.

Таблица 17. Происхождение гибрида *Elymus* Alt 11-60 из Горного Алтая.

Вид	Номер GenBank	Место сбора	Номера переменных нуклеотидов (см. в приложении выравнивание ITS последовательностей (Приложение А))				
			53	155	428	574	575
<i>E. mutabilis</i>	KM871827	РА, Усть Кокса	С+Т	А	А	А	А
<i>Elymus</i> sp.	KJ561239	РА, Чемал	С+Т	А+Т	А+Т	А+Т	А+G
<i>E. caninus</i>	KJ561233	Алтайский край, Сентелек	С	А	А+Т	А+Т	А+G
<i>E. caninus</i>	KJ561234	Кавказ, Оштен	С+Т	А+Т	А+Т	Т	G

Гипотеза о происхождении первого гибрида полностью подтверждается при секвенировании (табл. 17) - Н.Н. Цвелев, на основании морфологических характеристик растения, предполагал, что это межсекционный гибрид, возникший при участии *E. caninus* и/или *E. mutabilis*.

Из таблицы 17 также следует, что для вида *E. caninus* также характерен внутригеномный полиморфизм рДНК, что может быть связано с его гибридным происхождением и/или с интрогрессивной гибридизацией.

Присутствие в таблице 18 *E. sajanensis*, *E. komarovii* и одного из трех исследованных нами (секвенированных) образцов *E. transbaicalensis*, сходный тип полиморфных сайтов у этих видов не удивляет, поскольку в Сибири эти три вида произрастают часто в смешанных популяциях и, по-видимому, представляют собой единый интрогрессивный комплекс.

Как показали исследования А.В. Агафонова и его учеников, сибирский вид *E. transbaicalensis* полиморфен, репродуктивно, судя по всему, абсолютно изолирован от *E. mutabilis*, но по морфологии трудно отличим от алтайских

Таблица 18. Полиморфные сайты в районе транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 у нескольких рода *Elymus*.

Вид	Номер GenBank	Место сбора	Номера переменных нуклеотидов (см. в приложении выравнивание ITS последовательностей (Приложение А))			
			155	428	574	575
<i>E. transbaicalensis</i>	KJ561235	Алтай, хр. Чихачева	A+T	A	A+T	A+G
<i>E. sajanensis</i>	KM871825	Алтай, Северо-Чуйский хребет	A	A	N	N
<i>E. komarovii</i>	K561236	Алтай, хр. Чихачева	A+T	A	A+T	A+G
<i>E. trachycaulus</i>	KM975706	Приморский край	A+T	A	A+T	A+G
<i>E. vernicosus</i>	KJ540221	Алтай, Телецкое озеро	T	A	A+T	A+G
<i>E. caninus</i>	KJ561233	Алтайский край, Сентелек	A	A+T	A+T	A+G
<i>E. caninus</i>	KJ561234	Кавказ, Оштен	A+T	A+T	T	G

Таблица 19. Сравнение парсимонично-значимых полиморфных сайтов у *E.transbaicalensis* и *E. kronokensis*.

Вид	Номер GenBank	Место сбора	Номера переменных нуклеотидов (см. в приложении выравнивание ITS последовательностей (Приложение А))				
			53	155	428	574	575
<i>E.transbaicalensis</i>	KM363385	Алтай, Курайский хребет	C	T	A+T	C	A
<i>E.transbaicalensis</i>	KM575845	Алтай, Курайский хребет	C	A	A	A	A
<i>E.transbaicalensis</i>	KJ561235	Алтай, хр. Чихачева	C	A+T	A	A+T	A+G
<i>E. kronokensis</i>	KJ561237	Алтай, Чике-Таман	C	T	T	A	A
<i>E. fibrosus</i>	KM871830	Финляндия	T	A	A	A	A
<i>E. fibrosus</i>	KM363383	Алтай, Бельтир	T	A	A	A	A
<i>E. pendulinus</i>	KM871821	Алтай, Онгудай	C	T	T	A	A

образцов *E. sajanensis* (Герус и др., 2007; Герус, 2008), что согласуется и с нашими данными. В тоже время, гипотеза Герус (2008) о том, что популяции *E. kronokensis* в Горном Алтае являются разновидностью *E. transbaicalensis* пока

не нашла подтверждения на нашем материале – на сегодня секвенированы ITS-последовательности только у 3-х образцов *E. transbaicalensis* и у *E. kronokensis* (все секвенированы нами) (Таблица 18). Сравнение их друг с другом и с последовательностями других видов показывает, что и у *E. transbaicalensis* и у *E. kronokensis* самый массовый в геноме⁷ тип последовательностей ITS такого же типа, как у *E. fibrosus*, *E. macrourus*, *E. uralensis*, *E. gmelinii*, *E. sibiricus*, но не у *E. hymalaicus*, *E. amurensis*, *E. karacabinicus*. Образец *E. kronokensis* (Алтай, пер. Чеки-Таман) по парсимоничным сайтам ближе всего к *E. transbaicalensis*.

3.5. P-расстояния между видами рода *Elymus*, рассчитанные по изменчивости последовательностей ITS1-5.8S-ITS2

С помощью пакета программ Mega 6 были рассчитаны p-расстояния для всех секвенированных последовательностей участка ITS1-5.8S-ITS2 и для некоторых последовательностей, взятых из базы данных GenBank. P-расстояние (p-distance) – это величина, отражающая процент нуклеотидов, по которым различаются последовательности при их попарном сравнении, формула для расчета p-расстояния: $p = n_d/n$, где n_d – число варьируемых нуклеотидов, а n – общее число нуклеотидов в последовательности.

В таблице 19 представлены p-расстояния между секциями *Elymus* флоры России и некоторыми другими видами, полная матрица данных попарного сравнения нуклеотидных последовательностей (p-расстояний) из-за большого числа сравниваемых образцов (более 50) приведена не будет. При сравнении последовательностей видов рода *Elymus* генетические расстояния (p-расстояния) варьировали в пределах от 0,1% (*E. macrourus*, *E. scandicus* и другие виды) до 3,5% между видами *E. dahuricus var. tangutorum*, *E. fibrosus* и

⁷ «Самым массовым» мы называем тот тип ITS-последовательностей, который проявляется при секвенировании по Сэнгеру с использованием стандартных праймеров ITS1P и ITS4.

E. hyperarcticus. При попарном сравнении последовательностей видов рода *Elymus* с видами *Elytrigia* и видами *Agropyron* средняя величина p-расстояния оказалась равна 1,8%, тогда как с ITS-последовательностью *Psathyrostachys desertorum* средняя величина p-расстояний составила 3,5%. Величины всех средних расстояний были рассчитаны с помощью пакета программ Mega 6 (Tamura et al., 2013).

На основании сравнения секвенированных нами ITS-последовательностей Пырейников и последовательностей, депонированных в GenBank, мы реконструировали молекулярно-филогенетические деревья методами NJ и Байеса (по топологии деревья были сходны). ITS-последовательности пырейников на молекулярно-филогенетических деревьях представлены тремя кладами (состав клад см. на рис. 16, рис. 17). Эти группы родства получили названия клад А, В и С.

Для сравнения изменчивости внутри и между кладами *Elymus* в программе Mega 6 были рассчитаны p-расстояния между последовательностями видов *Elymus* (табл. 20). P-расстояния между ITS-последовательностями видов рода *Elymus*, относящихся к кладе А варьировали в пределах от 0 до 1,5% (*E. confusus* и *E. kronokensis*; *E. dahuricus* var. *tangutorum* и *Elymus gmelinii*). Интересно отметить, что изменчивость между ITS-последовательностями видов клады А и последовательности *Elytrigia geniculata* колебалась от 0,2% (*E. jacutensis*, *E. caninus*) до 1,2% (*E. sibiricus*) (табл. 20). P-расстояния между видами рода *Elymus*, относящихся к кладе В варьировали в пределах от 0,2% (*E. repens* и *E. ciliaris*) до 1,2% (между *E. repens* и *E. caucasicus*). Как показали наши данные, p-расстояния между ITS-последовательностями видов *Elymus* и *Elytrigia* оказались сходны. Объяснением данного факта является то, что рода Пырейник (*Elymus*) и Пырей (*Elytrigia*) имеют общий субгеном St, а также возможно были случаи межвидовой (в пределах рода) и межродовой гибридизации между филогенетически близкими родами трибы Пшеницевые.

Таблица 20. P-расстояния в пределах и между секциями *Elymus* флоры России и другими видами *Triticeae*. В анализ вошли 48 последовательностей ITS.

[1	2	3	4	5	6	7	8	9	10]
[1]	0,2									
[2]	1,6	0,5								
[3]	1,8	1,9								
[4]	1,8	0,6	2,1	0,6						
[5]	1,4	0,2	1,7	0,2						
[6]	1,6	0,6	1,7	0,6	0,2					
[7]	1,1	2,3	2,7	2,4	2,1	2,2				
[8]	1,1	1,4	1,2	1,6	1,2	1,3	2,0			
[9]	1,8	1,8	2,2	1,9	1,5	1,7	2,6	1,3		
[10]	1,8	1,8	2,2	1,9	1,5	1,7	2,6	1,3	0	
[1]	sect. <i>Turczaninovia</i>									
[2]	sect. <i>Goulardia</i>									
[3]	sect. <i>Clinelymopsis</i>									
[4]	sect. <i>Elymus</i>									
[5]	<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i>									
[6]	<i>Elytrigia geniculata</i>									
[7]	x <i>Elyhordeum schmidii</i>									
[8]	<i>Pseudoroegneria strigosa</i>									
[9]	<i>Agropyron cristatum</i>									
[10]	<i>Agropyron krylovianum</i>									

Таблица 21. P-расстояния между ITS-последовательностями, образующими разные клады на молекулярно-филогенетическом дереве. В анализ вошли 55 нуклеотидных последовательностей.

[1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11]
[1]											
[2]	1,5										
[3]	2,1	1,6									
[4]	0,2	1,1	1,8								
[5]	0,5	1,3	1,9	0,2							
[6]	1,5	0,5	1,4	1,2	1,3						
[7]	1,8	1,6	2,1	1,5	1,7	1,3					
[8]	1,8	1,6	2,1	1,5	1,7	1,3	0				
[9]	2,3	2,2	1,6	2,1	2,2	2,0	2,6	2,6			
[10]	3,5	3,1	3,5	3,2	3,2	3,0	3,4	3,4	3,8		
[11]	7,2	7,4	7,7	7,0	6,9	7,4	7,4	7,5	8,3	8,5	
[1]	виды клады А										
[2]	виды клады В										
[3]	виды клады С										
[4]	<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i>										
[5]	<i>Elytrigia geniculata</i>										
[6]	<i>Pseudoroegneria strigosa</i>										
[7]	<i>Agropyron cristatum</i>										
[8]	<i>Agropyron krylovianum</i>										
[9]	x <i>Elyhordeum schmidii</i>										
[10]	<i>Psathyrostachys desertorum</i>										
[11]	<i>Bromus korotkiji</i>										

3.6. Молекулярно-филогенетические деревья, рассчитанные на основании сравнения последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2 и *trnL-trnF* видов *Elymus* s. l.

3.6.1. Молекулярно-филогенетическое исследование ITS видов *Elymus*

При построении филогенетических деревьев для видов рода *Elymus* и круга их ближайшего родства мы использовали метод объединения соседей (Neighbor-joining (Saitou, Nei, 1987)) и метод Байеса (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Метод Neighbor-joining (NJ) – восходящий кластерный метод для создания филогенетических деревьев. NJ пригоден для использования, в случае, если *p*-расстояния между ITS-последовательностями невелики. При использовании метода Байеса происходит анализ всех нуклеотидов в последовательности, дерево строится в соответствии с определенной эволюционной моделью.

По топологии деревья, построенные методами NJ и Байеса для последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2 ядерного генома *Elymus* являются сходными (ср.: рис. 16, рис. 17). На деревьях, построенных методом Байеса виды родов *Elymus*, *Elytrigia*, *Agropyron* и *Elyhordeum* образуют общую группу с апостериорной вероятностью 90, при анализе методом NJ бутстрэп-поддержка этой клады эта цифра равна 81. Вне зависимости от метода расчета филогенетических связей, все взятые в анализ виды разделяются на внешнюю группу (*Poa+Bromus+Leymus+Hordeum*) и четыре статистически поддержанные клады, названные нами А, В, С, в составе которых мы видим все *Elymus*, *Pseudoroegneria*, *Elyhordeum* и отдельную кладу *Agropyron* (с высокой апостериорной вероятностью 99 (100)). Клады А, В, С, *Agropyron* имеют статистическую поддержку (апостериорную вероятность) 71(93), 88(100), 52(96), 99(100), соответственно для метода NJ и Байеса. Разница в уровнях поддержки, наблюдаемая в данном случае, типична для сравнения результатов Байесовского анализа с расчетами бутстрэп-индексов – как показывают модельные эксперименты, индексы апостериорной вероятности

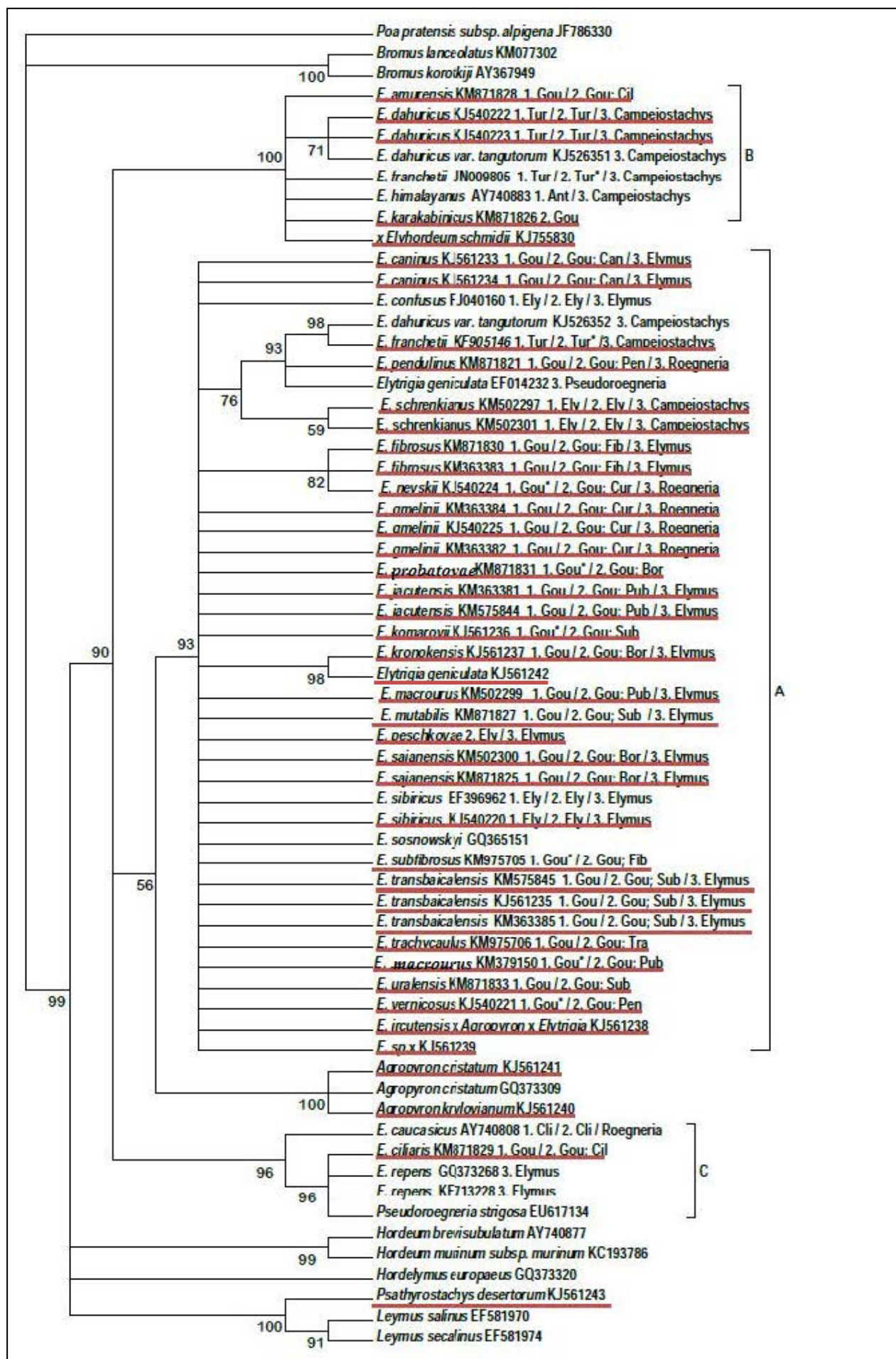


Рисунок 16. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка ITS1-генов 5.8S рРНК-ITS2 методом Байеса. Для последовательностей *Elymus* под цифрой 1. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 1976 г. (Цвелев, 1976): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ant – Anthosachne, Ely – Elymus. Под цифрой 2. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 2008 г. (Цвелев, 2008): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ely – Elymus. Для секции Goulardia указаны следующие подсекции (Цвелев, 2008): Cur – Curvati, Sub – Subsecundi, Pen – Pendulini, Cil – Ciliares, Can – Canini, Tra – Trachyscauli, Bor – Boreales, Pub – Pubescentes, Fib – Fibrosi. Под номером 3 указана система родов трибы *Triticeae* в соответствии с геномной конституцией: *Elymus* (StStHH), *Roegneria* (StStYY), *Campeiostrachys* (StStHHYY). Красным цветом подчеркнуты последовательности, секвенированные нами.

всегда относительно высоки (Erixson et al., 2003; Garsia-Sandoval, 2014). То, что на филогенетическом древе *Pseudoroegneria* располагается среди видов рода *Elymus* согласуется с неоднократно показанным для американских и азиатских видов *Elymus* фактом того, что доминирующими (самыми массовыми в геноме) последовательностями в ЯОР и в локусе 5S рРНК-генов *Elymus* являются последовательности рДНК St-генома *Pseudoroegneria* (Mason-Gamer et al., 2002, 2010; Baum et al., 2003; Liu et al., 2006, 2008).

Обращает на себя внимание, что выявляемые после амплификации и секвенирования методом Сэнгера последовательности ITS видов рода *Elymus*, отличаются от ITS-последовательностей, характерных для *Hordeum* (H-геном, который также входит в состав аллополиплоидных хромосомных наборов *Elymus*). Эта ситуация обычна для аллополиплоидов, у которых, за редкими исключениями, при секвенировании по Сэнгеру выявляются только ITS-последовательности одного из родителей (Родионов и др., 2005; Родионов, 2013). У *Elymus* это последовательности St-генома (Mason-Gamer et al., 2002; Liu et al., 2006, 2008).

Сложнее понять, почему относительно близко на филогенетическом древе располагаются виды родов *Elymus* и *Agropyrum*. Согласно данным геномного анализа, виды рода *Agropyrum* имеют особый P-геном которого, нет у исследованных нами видов *Elymus* (Dewey, 1984; Агафонов, 2004, 2007), однако недавние цитогентические исследования выявили общее происхождение геномов St и P (Okito, 2008). Отметим, также, что во всех случаях, когда при исследовании молекулярной филогении *Triticeae* с использованием разных маркеров среди образцов были отдельные виды *Agropyron* и *Elymus*, они (эти

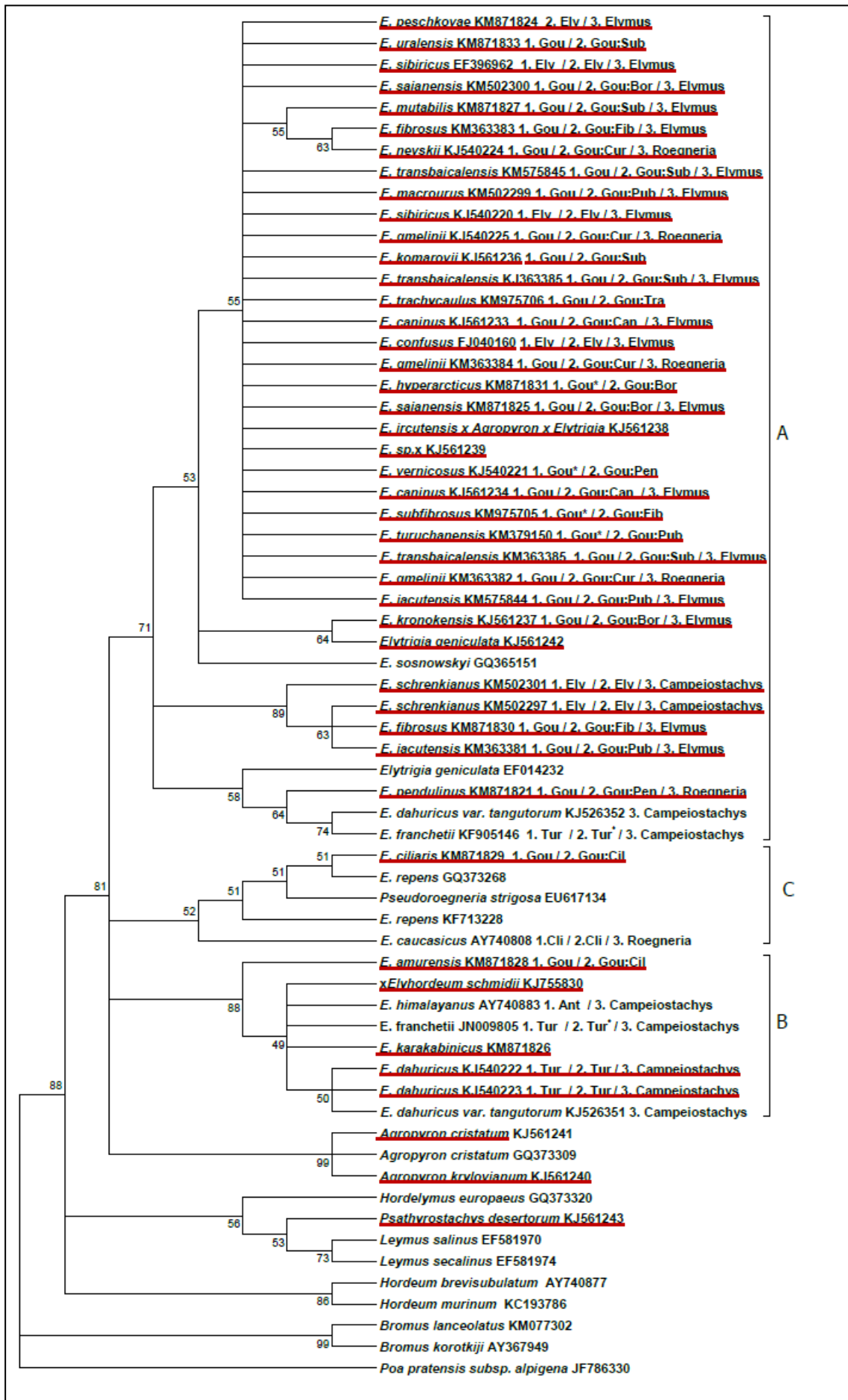


Рисунок 17. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка ITS1-5.8S рРНК-ITS2 методом NJ. Для последовательностей *Elymus* под цифрой 1. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелёва 1976 г. (Цвелёв, 1976): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ant – Anthosachne, Ely – Elymus. Под цифрой 2. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелёва 2008 г. (Цвелёв, 2008): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ely – Elymus. Для секции Goulardia указаны следующие подсекции (Цвелёв, 2008): Cur – Curvati, Sub – Subsecundi, Pen – Pendulini, Cil – Ciliares, Can – Canini, Tra – Trachycauli, Bor – Boreales, Pub – Pubescentes, Fib – Fibrosi. Под номером 3 указана система родов трибы *Triticeae* в соответствии с геномной конституцией: *Elymus* (StStHH), *Roegneria* (StStYY), *Campeiostrachys* (StStHHYY). Красным цветом подчеркнуты последовательности, секвенированные нами.

виды) на древе были сестринскими группами/ветвями (см., напр.: Mason-Gamer et al., 2010; Sha et al., 2010; Yan et al., 2011; Guo et al., 2014), что согласуется с кариологическими исследованиями.

Клада А (bootstrap=71%, апостериорная вероятность 93%) на филогенетических деревьях ITS-последовательностей, представленных на рис. 16 и 17, образована видами *Elymus*, принадлежащих к 3 секциям: *Elymus*, *Turczaninovia*, *Goulardia* (подсекции *Curvati*, *Subsecundi*, *Canini*, *Trachycauli*, *Boreales* – Цвелёв, 2008), а также ITS-последовательностью *Elytrigia geniculata*. Образцы *Elymus nevskii* (подсекция *Curvati*) и *Elymus fibrosus* (подсекция *Fibrosi*) образуют умеренно поддержанную субкладу (bootstrap=63%, апостериорная вероятность 82%). Интересно отметить, что *Elymus kronokensis* образует субкладу (bootstrap=64%, апостериорная вероятность 98%) с тетраплоидом *Elytrigia geniculata* (секция *Pseudoroegneria*).

Три вида рода *Agropyron* образуют кладу с индексом бутстреп-поддержки 99%. Последовательность вида *xElyhordeum schmidii* вместе с последовательностями *Elymus karakabinicus*, *Elymus amurensis* (секция *Goulardia*), *Elymus dahuricus* (секция *Turczaninovia*) и *Elymus himalayanus* (Китай, Liu et al., 2006) образуют хорошо поддержанную кладу В (bootstrap=88%, апостериорная вероятность 100%).

Кладу С (bootstrap=52%; апостериорная вероятность = 96%) образуют последовательности следующих видов: *Elymus caucasicus* (секция *Clinelymopsis*), *Elymus ciliaris* (секция *Goulardia*) и *Elymus repens*.

Сравнение выявляемых при молекулярно-филогенетическом анализе методами Байеса и NJ клад с предлагаемым в последних обработках рода

Elymus делением рода на секции и подсекции (Цвелев, 1976, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010) (см. рис. 16 и 17) показывает отсутствие какого-либо соответствия: статистически поддержанные клады во всех случаях включают в себя виды разных секций и подсекций, ни одна из секций или подсекций по итогам сравнительного исследования ITS-последовательностей не выглядит монофилетичной, что может быть связано с многочисленными случаями межвидовой, а также межродовой гибридизации пырейников. Данные политопные аллополиплоидные гибриды объединяют в своем составе геномы от разных рас родительских видов, что является дополнительной трудностью для построения молекулярно-филогенетических реконструкций *Elymus*. Поскольку не только виды одной секции располагаются на разных ветвях филогенетического дерева, но и последовательности ITS из разных популяций одного вида, таких как *E. dahuricus* или *E. excelsus*, несут противоречивые филогенетические сигналы и, как можно видеть на рис. 16 и 17, попадают на разные ветви дерева, мы дополнительно провели сравнительный анализ одного из хлоропластных маркеров и детально изучили внутривидовую изменчивость ITS-последовательностей группы видов *Elymus dahuricus* agg. (см. ниже).

Во время проведения данного исследования мы столкнулись с низкой изменчивостью последовательностей ITS и *trnL-trnF*, что привело к получению недостаточно разрешенных топологий, а с другой стороны, с большим числом случайных нуклеотидных замен участков ITS1 и ITS2, не меняющих вторичную структуру пре-рНК, но маскирующих филогенетический сигнал и затрудняющий построение хорошо разрешенных кладограмм. В связи с вышеизложенными фактами был проведен анализ парсимонических замен видов *Elymus*, также была построена молекулярно-филогенетическая сеть NeighbourNet (SplitsTree4), используемая для выявления родственных связей между нуклеотидными последовательностями гибридогенных видов.

3.6.2. Молекулярно-филогенетический анализ рода *Elymus* s. l. на основании сравнения последовательностей анализа участка *trnL-trnF* хлоропластного генома

Длина проанализированных последовательностей *trnL-trnF* включает 1091 выровненную позицию, из них переменных – 109, парсимонично значимых 58 (табл. 23, табл. 24) (см. Приложение 3). Деревья, построенные методами NJ и Байеса, для последовательностей *trnL-trnF* генома хлоропластов по топологии схожи, но не полностью совпадают (рис. 18-19). На представленном филогенетическом дереве (метод Байеса, рис. 18) *trnL-trnF* последовательности 3 родов трибы *Triticeae*: *Elymus*, *Elytrigia*, *Agropyron* образуют общую группу с апостериорной вероятностью 100%, бутстрэп-поддержка этой клады тоже высокая – 90%; во внешней группе находятся представители родов *Psathyrostachys*, *Hordeum* трибы *Triticeae*, а также представители родов *Brachypodium* и *Poa*. Частота нуклеотидных замен в исследуемом районе у видов рода *Elymus* очень низкая: р-расстояния между видами *Elymus*, рассчитанные по этой хлоропластной последовательности, варьировали от 0,1% (между *E. gmelinii* и *E. mutabilis*) до 0,9% (между видами *E. dahuricus* и *E. charkeviczii*, а также, между видами *E. dahuricus* и *E. pendulinus*). При попарном сравнении видов рода *Elymus* с *Agropyron cristatum* средняя величина р-расстояния равна 1,2%, с *Pseudoroegneria spicata* — 0,2% (табл. 21), все р-расстояния были рассчитаны с помощью пакета программ Мегаб. При таком низком общем уровне полиморфизма последовательностей особую значимость могут иметь парсимонично значимые мутации (замены нуклеотидов и делеции/вставки) (табл. 23). Обобщив данные по всем секвенированным последовательностям района *trnL-trnF* видов рода *Elymus*, как секвенированных нами, так и депонированных в Генбанке, можно выделить несколько (6) контрастных гаплотипов (хлоротипов), четыре из них найдены среди секвенированных нами последовательностей *Elymus* флоры России, а также характерны для образцов из Польши, Китая, Японии, Казахстана, а два известны пока только из Китая.

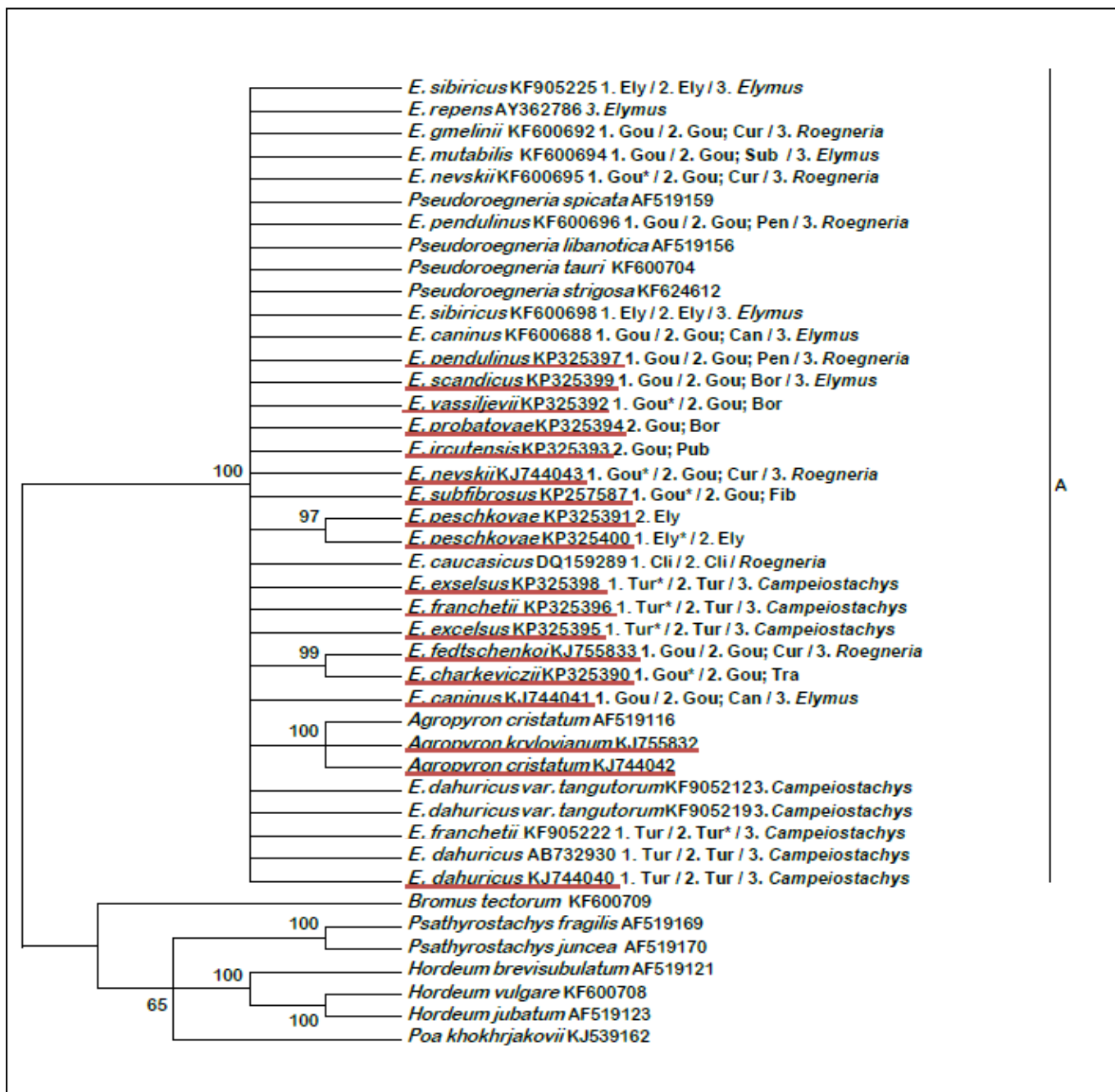


Рисунок 18. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка *trnL-trnF* методом Байеса. После названия вида указан № депонирования в базе NCBI. Для последовательностей *Elymus* под цифрой 1. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 1976 г. (Цвелев, 1976): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ant – Anthosachne, Ely – Elymus. Под цифрой 2. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 2008 г. (Цвелев, 2008): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ely – Elymus. Для секции Goulardia указаны следующие подсекции (Цвелев, 2008): Cur – Curvati, Sub – Subsecundi, Pen – Pendulini, Cil – Ciliares, Can – Canini, Tra – Trachycauli, Bor – Boreales, Fib – Fibrosi. Под номером 3 указана система родов трибы *Triticeae* в соответствии с геномной конституцией: *Elymus* (StStHH), *Roegneria* (StStYY), *Campeioestachys* (StStHHYY). Красным цветом подчеркнуты последовательности, секвенированные нами.

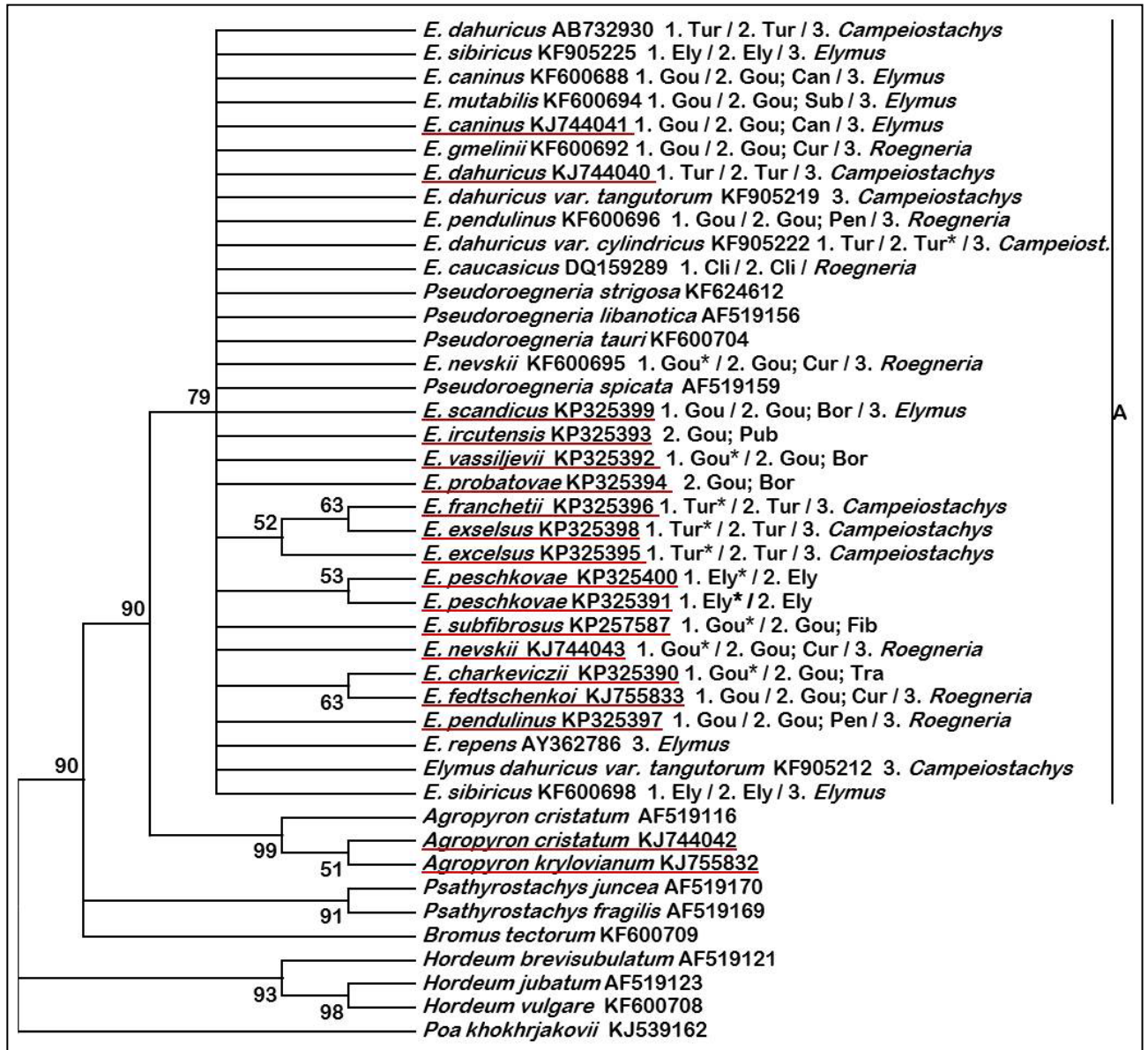


Рисунок 19. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка *trnL-trnF* методом NJ. После названия вида указан № депонирования в базе NCBI. Для последовательностей *Elymus* под цифрой 1. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 1976 г. (Цвелев, 1976): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ant – Anthosachne, Ely – Elymus. Под цифрой 2. указана секция, согласно системе Н.Н. Цвелева 2008 г. (Цвелев, 2008): Tur – Turczaninovia, Gou – Goulardia, Cli – Clinelymopsis, Ely – Elymus. Для секции Goulardia указаны следующие подсекции (Цвелев, 2008): Cur – Curvati, Sub – Subsecundi, Pen – Pendulini, Cil – Ciliares, Can – Canini, Tra – Trachycauli, Bor – Boreales, Fib – Fibrosi. Под номером 3 указана система родов трибы *Triticeae* в соответствии с геномной конституцией: *Elymus* (StStHH), *Roegneria* (StStYY), *Campeioestachys* (StStHHYY). Красным цветом подчеркнуты последовательности, секвенированные нами.

Хлоропластная ДНК у большинства растений и, по-видимому, у злаков из трибы Пшеницевые, наследуется по материнской линии (Birky, 1995; но см. Mogensen, Rusche, 2000). Поэтому, пока представления о материнском наследовании хлоропластов у *Elymus* не опровергнуты, можно считать, что

разнообразии хлоропластной ДНК (хлоротипов), выявленное у разных видов рода *Elymus* говорит о том, что виды рода имеют несколько разных предков по материнской линии. При этом мы не видим определенной закономерности между гаплотипами хлоропластной ДНК и делением рода *Elymus sensu lato* на секции или на рода по геномному критерию рода (табл. 22, табл. 23). В ходе работы также была реконструирована сеть NeighbourNet (SplitsTree4) последовательностей *trnL-trnF* видов *Elymus* и *Pseudoroegneria* (см. Приложение 4), которая также показала наличие не меньше 6 гаплотипов хлоропластной ДНК.

3.6.3. Изменчивость ITS последовательностей группы видов *Elymus dahuricus* aggr. и происхождение St-субгеномов видов

Согласно современным представлениям отечественных систематиков (Савчкова, 2004; Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010), в родственную группу видов *E. dahuricus* aggr. входят 4 вида флоры России: *E. dahuricus*, *E. franchetii* (syn.: *E. dahuricus* subsp. *cylindricus*), *E. woroschilowii* и *E. excelsus*. Кроме того, в анализ были взяты ITS-последовательности вида *Elymus tangutorum* Nevski из Гималаев, близкого к *E. dahuricus* и в некоторых обработках рассматриваемого как форму *E. dahuricus*: *E. dahuricus* var. *tangutorum* Roshev., или *Campeiostrachys dahurica* var. *tangutorum* (Nevski) B.R. Baum, J.L. Yang & C. Yen (Wang, Zhou, 2015; Yang et al., 2015).

Исследователи, придерживающиеся геномной концепции вида, на основании геномной композиции этих растений (StStYYHH) относят все эти виды к роду *Campeiostrachys*, рассматривая при этом все четыре вида *E. dahuricus*, *E. cylindricus*, *E. excelsus* и *E. woroschilowii* как разновидности (var.) одного вида *C. dahuricus* (Turcz. ex Griseb.) B.R. Baum, J.L. Yang et C.C. Yen (Baum et al., 2011). Среди 11 видов *Elymus sensu lato*, отнесенных авторами цитируемой работы к роду *Campeiostrachys*, есть еще один вид флоры России – *C. schrenkiana* (Fisch. et C.A. Mey.) Drobov (syn.: *E. schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Tzvel.). Отметим, что автор рода *Campeiostrachys* Drob. (Извилистоколосник) В.П. Дробов, отнюдь не считал, что *E. dahuricus* следует объединять с *C. schrenkiana* (= *E. schrenkianus*) и относить к роду *Campeiostrachys*.

Таблица 21. Р-расстояния между *trnL-trnF* последовательностями видов *Elymus* флоры России и другими видами *Triticeae*.

	[1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25]
[1]																									
[2]	0,7																								
[3]	0,7	0,3																							
[4]	0,5	0,4	0,1																						
[5]	0,6	0,5	0,3	0,3																					
[6]	0,3	0,4	0,4	0,2	0,3																				
[7]	0,3	0,4	0,4	0,2	0,3	0																			
[8]	0,5	0,5	0,3	0,2	0,1	0,3	0,3																		
[9]	0,4	0,5	0,5	0,3	0,4	0,1	0,1	0,4																	
[10]	0,3	0,4	0,4	0,2	0,3	0	0	0,3	0,1																
[11]	0,6	0,5	0,5	0,3	0,6	0,3	0,3	0,6	0,4	0,3															
[12]	0,4	0,5	0,4	0,3	0,3	0,1	0,1	0,3	0,2	0,1	0,4														
[13]	0,3	0,4	0,4	0,2	0,3	0	0	0,3	0,1	0	0,3	0,1													
[14]	0,9	0,7	0,5	0,5	0,2	0,6	0,6	0,4	0,7	0,6	0,9	0,6	0,6												
[15]	0,3	0,4	0,1	0,2	0,1	0	0	0,1	0,1	0	0,3	0,1	0	0,3											
[16]	0,3	0,4	0,1	0,1	0,1	0	0	0,1	0,1	0	0,3	0,1	0	0,3	0										
[17]	0,4	0,5	0,2	0,3	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,4	0,2	0,1	0,4	0,1	0,1									
[18]	0,3	0,4	0,1	0,2	0,1	0	0	0,1	0,1	0	0,3	0,1	0	0,3	0	0	0,1								
[19]	0,5	0,4	0,2	0,2	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3	0,2	0,5	0,2	0,2	0,3	0	0	0,1	0							
[20]	0,4	0,5	0,5	0,3	0,4	0,1	0,1	0,4	0,2	0,1	0,4	0,2	0,1	0,7	0,1	0,1	0,2	0,1	0,3						
[21]	0,7	0,6	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,3	0,5	0,4	0,7	0,4	0,4	0,5	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,5					
[22]	0,5	0,5	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,2	0,5	0,2	0,2	0,4	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,3	0,1				
[23]	0,4	0,5	0,5	0,3	0,4	0,1	0,1	0,4	0,2	0,1	0,4	0,2	0,1	0,7	0,1	0,1	0,2	0,1	0,3	0,2	0,3	0,1			
[24]	1,4	1,5	1,3	1,3	1,2	1,1	1,1	1,2	1,2	1,1	1,4	1,2	1,1	1,5	1,1	1,1	1,2	1,1	1,1	1,2	1,2	1,1	1,1		
[25]	0,4	0,5	0,3	0,3	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,4	0,2	0,1	0,5	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2	0,2	1,2	
[1]	<i>Elymus dahuricus</i> KJ744040 sect. Turczaninovia																								
[2]	<i>Elymus franchetii</i> KP325396 sect. Turczaninovia																								
[3]	<i>Elymus excelsus</i> KP325398 sect. Turczaninovia																								
[4]	<i>Elymus excelsus</i> KP325395 sect. Turczaninovia																								
[5]	<i>Elymus fedtschenkoi</i> KJ755833 sect. Goulardia																								
[6]	<i>Elymus gmelinii</i> KF600692 sect. Goulardia																								
[7]	<i>Elymus nevskii</i> KF600695 sect. Goulardia																								
[8]	<i>Elymus nevskii</i> KJ744043 sect. Goulardia																								
[9]	<i>Elymus mutabilis</i> KF600694 sect. Goulardia																								
[10]	<i>Elymus pendulinus</i> KF600696 sect. Goulardia																								
[11]	<i>Elymus pendulinus</i> KP325397 sect. Goulardia																								
[12]	<i>Elymus caninus</i> KJ744041 sect. Goulardia																								
[13]	<i>Elymus caninus</i> KF600688 sect. Goulardia																								
[14]	<i>Elymus charkeviczii</i> KP325390 sect. Goulardia																								
[15]	<i>Elymus scandicus</i> KP325399 sect. Goulardia																								
[16]	<i>Elymus probatovae</i> KP325394 sect. Goulardia																								
[17]	<i>Elymus vassiljevii</i> KP325392 sect. Goulardia																								
[18]	<i>Elymus ircutensis</i> KP325393 sect. Goulardia																								
[19]	<i>Elymus subfibrosus</i> KP257587 sect. Goulardia																								
[20]	<i>Elymus caucasicus</i> DQ159289 sect. Clinelymopsis																								
[21]	<i>Elymus peschkovae</i> KP325400 sect. Elymus																								
[22]	<i>Elymus peschkovae</i> KP325391 sect. Elymus																								
[23]	<i>Elymus sibiricus</i> KF600698 sect. Elymus																								
[24]	<i>Agropyron cristatum</i> KJ744042																								
[25]	<i>Pseudoroegneria spicata</i> AF519159																								

Таблица 23. Полиморфизм района *trnL-trnF* видов рода *Elymus* (только парсимонично-значимые позиции).

Consensus			GCAACAAGGTATACAAGGAAAATTTCTAAAAGTTTTATACTATTTTATAATATDDAG
1	<i>E. nevskii</i> KF600695 KAZ	GOU/ROE	-----
2	<i>E. dahuricus</i> AB732930 Japan	TUR/CAM	-----
3	<i>E. dahuricus</i> KF905194 China	TUR/CAM	-----
4	* <i>E. dahuricus</i> KJ744040 KHA	TUR/CAM	-----
5	<i>E. excelsus</i> KF905204 China	TUR/CAM	-----C-----
6	<i>E. tangutorum</i> KF905191 China	TUR/CAM	-----
7	<i>E. cylindricus</i> KF905222 China	TUR/CAM	-----
8	<i>E. cylindricus</i> KF905188 China	TUR/CAM	-----
9	<i>E. tangutorum</i> KF905195 China	TUR/CAM	-----
10	<i>E. tangutorum</i> KF905196 China	TUR/CAM	-----
11	<i>E. tangutorum</i> KF905202 China	TUR/CAM	-----
12	<i>E. tangutorum</i> KF905219 China	TUR/CAM	-----
13	<i>E. caucasicus</i> DQ159289 UN	CLI/ROE	-----T-----
14	* <i>E. excelsus</i> KP325395 SAY	TUR/CAM	-----G-----
15	* <i>E. excelsus</i> KP325398 CHITA	TUR/CAM	-----G-----
16	* <i>E. cylindricus</i> KP325396 PRIM	TUR/CAM	-----G-----
17	* <i>E. pendulinus</i> KP325397 PRIM	GOU/ROE	-----G-----
18	<i>E. cylindricus</i> KF905194 China	TUR/CAM	-----DDDD-----
19	<i>E. dahuricus</i> KF905220 China	TUR/CAM	AADDDDD-A-----DDDDDDDD-----
20	<i>E. excelsus</i> KF905187 China	TUR/CAM	AADDDDD-A-----DDDDDDDD-----
21	<i>E. cylindricus</i> KF905217 China	TUR/CAM	-----T--DDDDDDDDDDDDGGACDDDDDDCGCCDDDDDDDDT-G-
22	<i>E. excelsus</i> KF905189 China	TUR/CAM	-----T--DDDDDDDDDDDDGGACDDDDDDCGCCDDDDDDDDT-G-
23	* <i>E. peschkovae</i> KP325391 AMUR	ELY/ELY	-----DDDD-T--
24	* <i>E. peschkovae</i> KP325400 YAK	ELY/ELY	-----DDDD-T--
25	* <i>E. fedtschenkoi</i> KJ755833 ALT	GOU/ROE	-----DDDD-T--
26	* <i>E. nevskii</i> KJ744043 ALT	GOU/ROE	-----DDDD-T--
27	<i>E. ciliaris</i> KF600690 UN	GOU/ROE	-----DDDD-T--
28	<i>E. ciliaris</i> KF600689 Japan	GOU/ROE	-----DDDD-T--
29	* <i>E. charkeviczii</i> KP325390 CHUK	GOU/ELY	-----DDDD-T--
30	* <i>E. probatovae</i> KP325394 CHUK	GOU/ELY	-----DDDD-T--
31	* <i>E. ircutensis</i> KP325393 ALT	GOU/ELY	-----DDDD-T--
32	* <i>E. subfibrosus</i> KP257587 YAK	GOU/ELY	-----DDDD-T--
33	* <i>E. vassiljevii</i> KP325392 CHUK	GOU/ELY	-----DDDD-T--
34	<i>E. excelsus</i> KF905200 China	TUR/CAM	-----DDDD-T--
35	<i>E. tangutorum</i> KF905193 China	TUR/CAM	-----DDDD-T--
36	<i>E. tangutorum</i> KF905212 China	TUR/CAM	-----DDDD-T--
37	<i>E. tangutorum</i> KF905199 CHI	TUR/CAM	-----DDDD-A--
38	<i>E. caninus</i> KF600688 Poland	GOU/ELY	-----DDDD-A--
39	* <i>E. caninus</i> KJ744041 ALT	GOU/ELY	-----C-----DDDD-A--
40	* <i>E. scandicus</i> KP325399 CHU	GOU/ELY	-----DDDD-A--
41	<i>E. mutabilis</i> KF600695 China	GOU/ELY	-----DDDD-A--

Примечание: * - секвенированные нами последовательности; после видового названия стоит номер последовательности в Генбанке, затем географическое происхождение образца, затем секционная принадлежность по Цвелеву (2008: TUR=Turczaninovia, GOU=Goulardia, CLI=Clinelymopsis, ELY=Elymus.) и род, согласно геномному критерию родов (Yen et al., 2005: ELY= *Elymus* (StStHH), ROE=*Roegneria* (StStYY), CAM=*Campeiostrachys* (StStHHYY)). Буквой D отмечены делеции.

Напротив, он полагал, что виды секции *Turczaninovia* Nevski, к которой, собственно, и относятся виды *E. dahuricus* aggr., следует выделять в иной особый род. К роду же *Campeiostrachys*, по мнению В.П. Дробова, кроме уже названного Извилистоколосника Шренка (*C. schrenkiana*), следует относить вид *C. confusa* (syn.: *E. confusus*), современными агростологами рассматриваемый как вид секции *Elymus* в роде *Elymus*, группа родства *E. sibiricus* aggr. (Агафонов, Герус, 2009; Цвелев, Пробатова, 2010).

Поскольку, как показано в главе 3.6.1. не только виды одной секции располагаются на разных ветвях филогенетического дерева при обработке результатов методами молекулярной филогении, но и последовательности одного вида, такого как *E. dahuricus* s.str. или, например, *E. excelsus* разнообразны, поскольку попадают на разные ветви дерева, мы детально изучили внутривидовую изменчивость ITS-последовательностей группы видов *Elymus dahuricus* aggr., обработав как секвенированные нами последовательности, так и последовательности видов *Elymus dahuricus* aggr. из базы данных Genbank.

Кроме того, известны ITS-последовательности вида *Elymus tangutorum* из Гималаев, вида, близкого к *E. dahuricus* (Yang et al., 2015) и в некоторых обработках рассматриваемого как форма (вариетет) *E. dahuricus*: *E. dahuricus* var. *tangutorum* Roshev., или *Campeiostrachys dahurica* var. *tangutorum* (Nevski) B.R. Baum, J.L. Yang & C. Yen (Yang et al., 2015). ITS-последовательности еще одного вида из круга родства *E. dahuricus* aggr. – *E. woroschilowii*, к сожалению, пока не секвенированы, но этот редкий вид, эндемик Приморья, по всем признакам очень близок к *E. franchetii*, отличаясь от последнего только сизоватым восковым налетом на листьях (Цвелев, Пробатова, 2010).

Отличительный признак *E. woroschilowii* – сизый восковой налет на листьях имеет моногенный характер наследования, характеризуется неполным доминированием (сизый налет – доминантный признак, слабый сизый налет характерен для гетерозигот, зеленые листья – гомозигота по рецессивному гену). Сизый восковой налет на растениях имеет различную степень

выраженности даже у особей, собранных с одной территории и встречается у образцов *E. dahuricus* aggr., собранных на Алтае и в Китае (Сычуань) (Савчкова и др., 2003).

В таблице 24 представлены известные на сегодняшний день последовательности видов *Elymus* из базы данных GenBank, указаны только позиции имеющие парсимоническое значение для видов данной группы родства. Из таблицы 24 следует, что все типы последовательностей ITS видов *Elymus sensu lato*, взятые в анализ, можно разделить на 4 группы, на четыре разных риботипа и в каждой из этих групп мы видим образцы, определенные как виды из комплекса *E. dahuricus* aggr. По 4 вида, включая гималайский *E. tangutorum* (т.е. по полному набору видов этого видового комплекса, взятых в анализ), представлены в общностях, названных нами, учитывая географическое происхождение большинства образцов этих двух риботипов Northern dahuricus St-rDNA (северный dahuricus St-rDNA риботип) и Southern dahuricus St-rDNA (южный dahuricus St-rDNA риботип).

Мы считаем, что вариант ITS, названный нами Southern dahuricus St-rDNA, есть измененный (4 однонуклеотидных замены, 1 делеция) вариант ITS Southern St-rDNA (южный риботип ITS), а Northern dahuricus St-rDNA (северный риботип ITS), для которого характерны не менее 4 однонуклеотидных замен, произошел от варианта ITS, названного нами Northern St-rDNA (рис. 20). Данное предположение согласуется с расположением ITS-последовательностей видов *Elymus* на молекулярно-филогенетической сети NeighbourNet (SplitsTree4): базовые гаплотипы находятся в центре сети, а «дочерние» по периферии.

Вариант ITS Northern St-rDNA широко распространен среди видов *Elymus* флоры Сибири, Дальнего Востока РФ, Северного Китая и представлен несколькими вариантами (варианты Aa-Af) (табл. 24, рис. 20, рис. 21). Две последовательности *E. dahuricus* из Китая имели вариант ITS Northern St-rDNA, var. Ae, а один образец из Южной Кореи, определенный как *E. dahuricus*, имел тип ITS Southern St-rDNA. Секвенированный Liu с соавт.

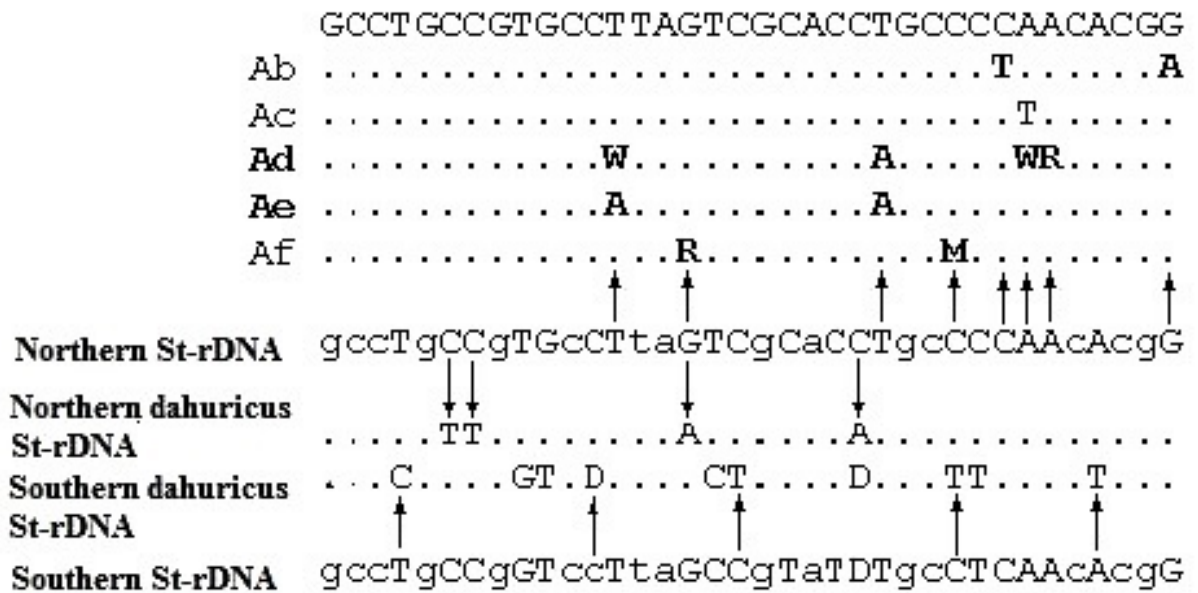


Рисунок 20. Парсимонически информативные позиции ITS-последовательностей видов *Elymus sensu lato*. Происхождение риботипов Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA. На схеме Dahuricus A – риботип Northern dahuricus St-rDNA; Dahuricus B – Southern dahuricus St-rDNA. Ab-Af – варианты риботипа Northern St-rDNA.

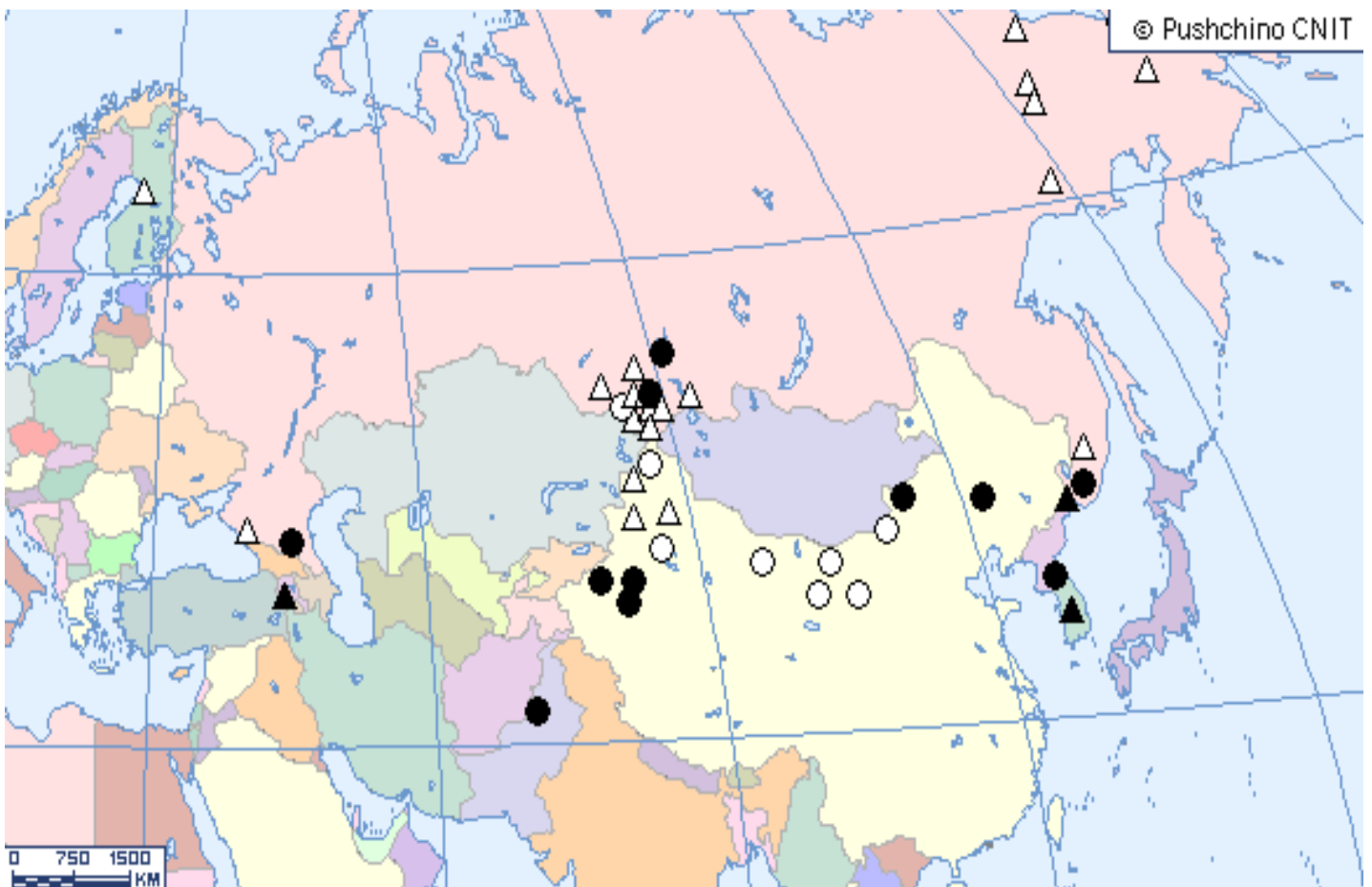


Рисунок 21. Распространение видов *Elymus* с разными вариантами риботипов: Northern St-rDNA (Δ), Northern dahuricus St-rDNA (○), Southern St-rDNA (▲), Southern dahuricus St-rDNA (●).

Таблица 24. Типы ITS-последовательностей у видов рода *Elymus* и рода *Pseudoroegneria*.

	CONSENSUS	GCCTGCCGTGCCTTAGTCGCACCTGCCCAACACGG	
	Consensus Aa	
1	<i>P.kosanini</i> EF014236 TUR	a
2	<i>P. cognata</i> EF014226 CHI	
3	<i>E. fedtschenkoi</i> AY740838 CHI	
4	<i>P.sosnowskyi</i> GQ365150 TURA.....	
5	<i>P.stipifolia</i> EF014240 STAV	
6	<i>P.stipifolia</i> EU617039 UNA.....	b
	Consensus AbT.....A	
7	<i>P.geniculata</i> EU617141 USDAG.....T.....A	
8	<i>P.geniculata</i> EF014228 RUST.....A	
9	<i>P.tauri</i> EU617155 UNT.....A	
10	<i>E. kronokensis</i> KJ561237T.....A	c
	Consensus AcT.....	
11	<i>P.strigosa</i> JQ360134 UNT.....	
12	<i>E. gmelinii</i> KM363382 ALTT.....	
13	<i>E. jakutensis</i> KM575844 ALTW.....	
	Consensus AdW.....A.....WR.....	d
14	<i>E. subfibrosus</i> KM975705 YAKTG.....	
15	<i>E. jakutensis</i> KM363381 YAKK.....WR.....	
16	<i>E. macrourus</i> KM379150 ALTA.....WR.....	
17	<i>E. vernicosus</i> KJ540221 ALTA.....WR...M.	
18	<i>Elymus</i> sp. KJ561239 ALTW.....W.....WR.....	
19	<i>E. transbaicalensis</i> KM363385 ALTR.....W.....C.....	
20	<i>E. transbaicalensis</i> KM575845 ALTA.....A.....A.....	
21	<i>E. transbaicalensis</i> KJ561235 ALTW.....A.....WR.....	
22	<i>E. trachycaulus</i> KM975706 PRIW.....A.....WR.....	
23	<i>E. gmelinii</i> KJ755831 KEMW.....A.....WR.....	
24	<i>E. caninus</i> KJ561233 ALTKA.....W.....WR.....	
25	<i>E. caninus</i> KJ561234 KAVW.....W.....TG.....	
26	<i>E. komarovii</i> KJ561236 ALTW.....A.....WR.....	
27	<i>E. ircutensis</i> KJ561238 ALTW.....N.....WR.....	
28	<i>E. confusus</i> FJ040160 CHIA.....A.....TG.....	
29	<i>E. macrourus</i> KM502299 YAKA.....A.....N.....	
30	<i>E. sajanensis</i> KM871825 TUVAA.....A.....NN.....	
31	<i>E. probatovae</i> KM871831 CHUA.....A.....TT.....	
	Consensus AeA.....A.....	e
32	<i>E. peschkovae</i> KM871824 YAKA.....A.....	
33	<i>E. dahuricus</i> JN009816 CHIA.....A.....	
34	<i>E. fibrosus</i> KM871830 FINA.....A.T.....	
35	<i>E. fibrosus</i> KM363383 ALTA.....A.....	
36	<i>E. nevskii</i> KJ540224 ALTA.....A.....	
37	<i>E. mutabilis</i> KM871827 ALTA.....A.....	
38	<i>E. sajanensis</i> KM502300 ALTA.....A.....	
39	<i>E. uralensis</i> KM871833 ALTA.....A.....	
40	<i>E. sibiricus</i> KJ540220 ALTR.....A.....A.....M.....	
41	<i>E. sibiricus</i> EF396962 CHIA.....A.....	

Northern St-rDNA

	consensus Af		R.....M.....	
42	<i>E. dolichatherus</i>	EU617245	USDA	T.....TA.....T.....	}
43	<i>P. elytrigioides</i>	AY740798	C-TIBA.....	
44	<i>E. schrenkianus</i>	KM502297	ALTA.....A.....	
45	<i>E. schrenkianus</i>	KM502301	ALTA.....M.....	
46	<i>E. schrenkianus</i>	KJ776788	ALTG.....T.....	
47	<i>E. schrenkianus</i>	KM502298	TUVAR.....M..WR.....	
	Dahuricus A		TT.....A.....A.....	}
48	<i>E. cylindricus</i>	KF905180	CHITT.....A.....A.....	
49	<i>E. excelsus</i>	KJ526343	CHITT.....A.....A.....	
50	<i>E. tangutorum</i>	KJ526352	CHITT.....A.....A.....	
51	<i>E. dahuricus</i>	KF905152	CHITT.....A.....A.....	
52	<i>E. dahuricus</i>	KF905178	CHITT.....A.....A.A.....	
53	<i>E. pednulinus</i>	KM871821	ALTT.....A.....A.....T...K	
54	<i>E. gmelinii</i>	AY740842	C-ALTT.....A.....A.....T....	
55	<i>E. excelsus</i>	KJ526342	CHI	...C..T.....A.....A.....	
56	<i>E. gmelinii</i>	AY740843	C-ALTT.....A.....D...TT...T...	
	Dahuricus B			...C...GT.D...CT...D...TT...T...	}
57	<i>E. dahuricus</i>	KJ526339	CHI	...C...GT.D...C...A.....	
58	<i>E. cylindricus</i>	KJ526337	CHI	...C...GT.D...CT...D...TT...T...	
59	<i>E. cylindricus</i>	JN009805	CHI	...C...GTTD...CT...D...TT...T...	
60	<i>E. dahuricus</i>	KF713222	KOR	...C...GTTD...CT...D...TT...T...	
61	<i>E. excelsus</i>	KJ526341	CHI	...C...GTTD...T...D...TT...T...	
62	<i>E. excelsus</i>	JN009803	CHI	...C...GT.D...CT...D...TT...T...	
63	<i>E. excelsus</i>	JN009809	UN	...C...GT.D...C.R...D...TT...T...	
64	<i>L. angustus</i>	JQ360093	CHI	...C...GT.D...CT...D...TT...T...	
65	<i>E. dahuricus</i>	KJ526338	CHI	...C...GT.D...CTA...D...TT...T.A.	
66	<i>E. cylindricus</i>	KJ526336	CHI	...C...GT.D...C...D...TT...T.A.	
67	<i>E. dahuricus</i>	KJ540223	ALT	...C...GT.D...C...D...TT...T.A.	
68	<i>E. dahuricus</i>	KJ540222	KHAK	...C...GT.D...C.S...D...TT...T.A.	
69	<i>E. karakabinikus</i>	KM871826	ALT	...C...GT.D...CYR...D...TT...T.R.	
70	<i>E. tangutorum</i>	KJ526351	CHI	...C...GT.D...C...D...TT...T.A.	
71	<i>E. himalayanus</i>	AY740883	PAK	...C...GT.D...C...D...TT...TT..	
72	<i>E. amurensis</i>	KM871828	PRI	...C...AT.D...C...T.D...TT...T...	
73	<i>E. dolichatherus</i>	EU617242	USDA	.TDCA...GT.D...C...D...TT...TG..	
74	<i>E. dolichatherus</i>	EU617246	USDA	.TDCA...GT.D...C...D.....	
75	<i>P. stripifolia</i>	EU617047	STAVAGT.D...C...C.D...T...T...	
	Consensus B		GT.....C..T.TD...T.....	}
76	<i>E. dahuricus</i>	HQ600520	KORT.....CT..C.D...TT...T...	
77	<i>P. spicata</i>	AY740793	USAGT.....C..T.TT...T...T...	
78	<i>P. stipifolia</i>	EU617052	USDAGT.....C..T.TD...T.....	
79	<i>P. strigosa</i>	EF014241	UNAGT.....C..T.TD...T.....	
80	<i>P. kosanini</i>	EF014235	TURKGT.....C..T.TD...T.....	
81	<i>E. ciliaris</i>	KM871829	PRIGT.....C..T.TD...T.....	
82	<i>P. repens</i>	KF713228	KORT.....C..T.TD...T.....	
83	<i>P. stipifolia</i>	EU617041	STAVGT...C..C..T.TD...T.T.....A	
84	<i>P. tauri</i>	EU617173	USDAGT...C..C...TD...T.....	
85	<i>E. caucasicus</i>	AY740808	ARMAGT...C..C...TD...T.....	
86	<i>P. libanotica</i>	EF014238	IRANGT...C..C...TT...T...T....	
87	<i>P. libanotica</i>	EU617123	USDAGT...C..C...TD...T.....	

(Liu et al., 2006) образец *E. himalayanus* (этот вид сторонники геномной классификации *Triticeae* также относят к роду *Campeiostachys* под именем *C. himalayana* (Nevski) B.R. Baum, J.L. Yang, C. Yen (Baum et al., 2011))

действительно близок к одной из групп *E. dahuricus* aggr., и имеет ITS типа Southern St-rDNA (табл. 24). Ближе всего к ITS Northern dahuricus St-rDNA были ITS-последовательности всех 4-х образцов *E. schrenkianus* из разных частей ареала этого вида – что, в какой-то степени, согласуется с отнесением именно *E. schrenkianus* к одному роду с видами *E. dahuricus* aggr. – роду *Campeioestachys* (Baum et al., 2011). Хотя по ряду таксономически значимых признаков *E. schrenkianus* отличается от *E. dahuricus* aggr. (sect. *Turczaninovia*). Поэтому этот вид относится систематиками-морфологами к другой секции – к типовой секции *Elymus* (Цвелев, Пробатова, 2010). Для того чтобы определить происхождение риботипов, к которым относятся выделенные нами типы ITS Northern St-rDNA и Southern St-rDNA, мы сравнили их с имеющимися в базах данных последовательностями диплоидных и полиплоидных видов рода *Pseudoroegneria* (табл. 24). При этом оказалось, что у диплоидных видов *Pseudoroegneria cognata*, *P. stipifolia*, *P. strigosa* обнаружен тип Northern St-rDNA, а у *P. libanotica* (Иран), *P. spicata* (США), а также у двух образцов, определенных как *P. stipifolia* (Северный Кавказ) и *P. strigosa* – тип ITS Southern St-rDNA. Тип Southern St-rDNA был обнаружен также у *E. caucasicus* (Армения) и *E. ciliaris* из Приморья, *E. dahuricus* из Южной Кореи (рис. 21).

Вариант Northern St-rDNA широко распространен среди видов рода *Elymus* в Сибири, включая Якутию и Чукотку. Обратим внимание, на то, что диплоидные *P. stipifolia*, *P. strigosa* с кариотипами StSt, тетраплоид *P. tauri* ($2n=28$, StStPP - Wang et al., 1986), октоплоид *P. kosanini* ($2n=56$ – Schulz-Schaeffer, Jurasits; 1962; формула кариотипа неизвестна) имеют 2 разных риботипа – и Northern St-rDNA, и Southern St-rDNA. То, что виды *Pseudoroegneria* имеют более чем один тип St-гаплома, первоначально было показано в системе скрещиваний по нарушениям в конъюгации хромосом (Stebbins, Pun, 1953) и затем подтверждено при исследовании ITS и низкокопийных ядерных генов.

Разные типы ITS-последовательностей у диплоидных видов *Pseudoroegneria* выявил Yu с соавт. (Yu et al., 2008a). Sun с соавт. показали, что ген РНК-полимеразы II RPB2 *P. spicata* и *P. stipifolia* имеет инсерцию транспозона *MITE*, а *P. tauri* и *P. libanotica* нет (Sun et al., 2007). По нашей классификации, первая пара видов несет, вероятно, гаплом риботипа Northern St-rDNA, вторая - Southern St-rDNA, но это только наше предположение. И, наконец, исследуя полиморфизм последовательностей генов *RPB2* и *EF-G* Yan с соавт. (Yan et al., 2011) показали значительное отличие последовательностей этих генов в St-геноме *P. tauri*, *P. libanotica* и *E. caucasicus* от последовательностей, характерных для видов *P. spicata*, *P. strigosa*, *E. fedtschenkoi*, *E. gmelinii*. Отметим, что в данном исследовании сравнивалась структура не ITS-последовательностей, а низкокопийных ядерных генов, а разделение на группы такое же, как в нашем случае: *P. tauri*, *P. libanotica* и *E. caucasicus* мы бы отнесли к гаплому риботипа Southern St-rDNA, а *E. fedtschenkoi* и *E. gmelinii* - к риботипу Northern St-rDNA.

Неожиданно, риботип Southern St-rDNA, был обнаружен у вида *Leymus angustus* (Trin.) Pilg. (Fan et al., 2014), вида, первоначально описанного Триниусом как *Elymus angustus* Trin. 1829, in Ledeb. Fl.). Присутствие St-генома у одного из видов рода *Leymus* противоречит традиционным представлениям о геномной формуле видов рода *Leymus* NsNsXmXm (у *Elymus dahuricus*, напомним, StStHHYY) (Love, 1984). Геном Ns получен *Leymus* от *Psathyrostachys*, происхождение Xm – генома остается неясным (Gao et al., 2015). Возможно, риботип Southern St-rDNA у *Leymus angustus* – это результат интрогрессии. Во всяком случае, происхождение вида *Leymus angustus* и его положение в системе трибы *Triticeae* требует специального исследования. Отметим, что ранее Liu et al. (2008), изучая хлоропластные последовательности, показали, что если отталкиваться от них, то вид *Elymus californicus* должен быть переведен в род *Leymus*, так как у него хлоропластный геном такой же, как у видов рода *Leymus*.

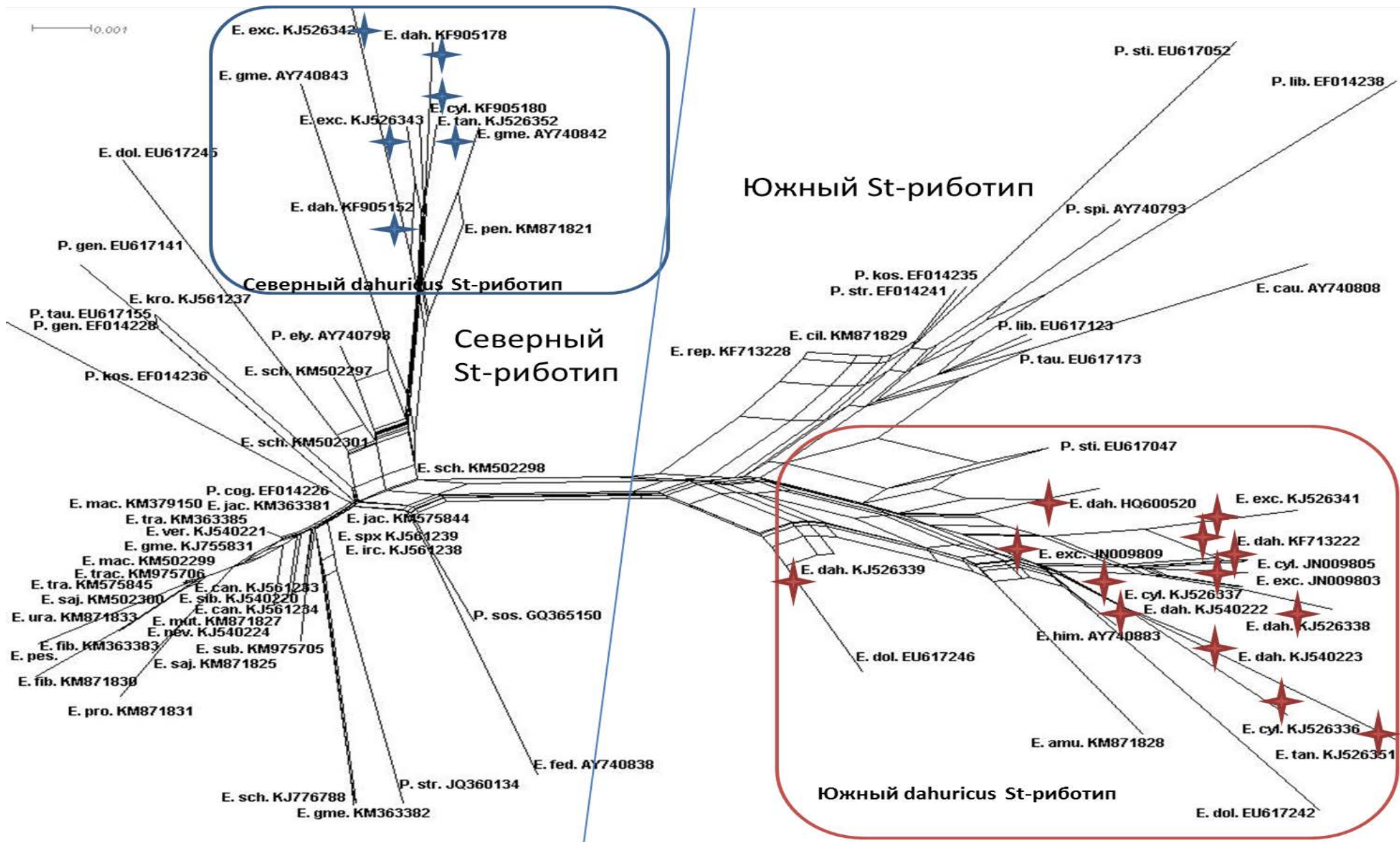


Рисунок 22. Сеть NeighbourNet (SplitsTree4) последовательностей ITS видов *Elymus* и других видов трибы *Triticeae*. ITS-последовательности видов *Triticeae* указаны на рисунке с помощью сокращенного названия вида и номера ITS-последовательности в GenBank, расшифровка надписей: *E. amu.* – *E. amurensis*, *E. can.* – *E. caninus*, *E. cau.* – *E. caucasicus*, *E. cha.* – *E. charkeviczii*, *E. cil.* – *E. ciliaris*, *E. con.* – *E. confusus*, *E. cyl.* – *E. dahuricus* var. *cylindricus* (*E. franchetii*), *E. dah.* – *Elymus dahuricus*, *E. dol.* – *E. dolichatherus*, *E. exs.* – *E. exselsus*, *E. fed.* – *E. fedtschenkoi*, *E. fib.* – *E. fibrosus*, *E. gme.* – *E. gmelinii*, *E. him.* – *E. himalayanus*, *E. irc.* – *Elymus ircutensis* x *Agropyron* x *Elytrigia*, *E. jac.* – *E. jacutensis*, *E. kom.* – *E. komarovii*, *E. kro.* – *E. kronokensis*, *E. mac.* – *E. macrourus*, *E. mut.* – *E. mutabilis*, *E. nev.* – *E. nevskii*, *E. pen.* – *E. pendulinus*, *E. pes.* – *E. peschkovae*, *E. pro.* – *E. probatovae*, *E. saj.* – *E. sajanensis*, *E. sca.* – *E. scandicus*, *E. sch.* – *E. schrenkianus*, *E. sib.* – *E. sibiricus*, *E. sub.* – *E. subfibrosus*, *E. tan.* – *E. tangutorum* (*E. dahuricus* var. *tangutorum*), *E. tra.* – *E. transbaicalensis*, *E. trac.* – *E. trachycaulus*, *E. ura.* – *E. uralensis*, *E. ver.* – *E. vernicosus*, *P. cog.* – *Pseudoroegneria cognata*, *P. gen.* – *P. geniculata* (*Elytrigia geniculata*), *P. ely.* – *P. elytrigioides*, *P. kos.* – *P. kosanini*, *P. lib.* – *P. libanotica*, *P. rep.* – *P. repens* (*E. repens*), *P. sos.* – *P. sosnowskyi* (*E. sosnowskyi*), *P. spi.* – *P. spicata*, *P. sti.* – *P. stipifolia*, *P. str.* – *P. strigosa*, *P. tau.* – *P. tauri* (*E. tauri*), а также см. табл. 23. Последовательности видов группы родства *E. dahuricus* aggr. отмечены звездочками.

Существование ITS-последовательностей двух контрастных типов Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA, говорит о том, что в Сибири, на Дальнем Востоке и в северном Китае существует, по крайней мере, две надежно различающихся по ITS-последовательностям, а значит не скрещивающихся, группы популяции (две расы) *E. dahuricus* agg. В каждой из рас представлены все морфологические формы, относимые сейчас к 4 разным видам по современной классификации видам рода *Elymus* или к роду *Campeiostrachys*.

Особенности биологии *Elymus*, исследованные Агафоновым и соавторами (Agafonov et al., 2001; Савчкова и др., 2003; Агафонов, 2004, 2007, 2009; Кобозева и др., 2012) говорят о широком распространении явлений межвидовой гибридизации у *Elymus*. Для описания дивергенции видов у гибридных таксонов традиционные модели эволюции, предполагающие постепенное накопление мутаций, сопровождаемое дихотомическим ветвлением филогенетических ветвей, подходят плохо, поэтому мы обработали результаты секвенирования ITS-последовательностей с помощью алгоритма SplitsTree4 (сеть NeighbourNet), предложенного для исследования сетчатой эволюции (Huson, Bryant, 2006). Полученная при этом схема родства подтвердила описанное выше разделение евразийских видов рода *Elymus* на две группы родства – группу с риботипом Northern St-rDNA и риботипом Southern St-rDNA, при этом риботипы Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA являются дериватами этих двух базисных типов рДНК (геномов). Особо отметим близость *E. schrenkianus* к группе видов с риботипом Northern dahuricus St-rDNA (рис. 22).

Наиболее веским аргументом в пользу отдельного существования видов с типами ITS Northern dahuricus St и Southern dahuricus St могло бы служить доказательство относительно высокой репродуктивной изоляции между этими расами при высокой фертильности гибридов, полученных при перекрестном опылении форм, относящихся к одной расе. Такие эксперименты пока не проведены, но А.В. Агафоновым и соавт. (Agafonov et al., 2001) показано, что

семенная фертильность при разных комбинациях родителей из *E. dahuricus* aggr. зависит, прежде всего, не от комбинации определенных по морфологии таксонов (скрещиваемых форм), а связана, прежде всего, с близостью местообитаний (географическим происхождением). Примечательны результаты исследования AFLP-маркеров у видов *E. dahuricus* aggr. (Agafonov et al., 2001), где виды этого агрегата на филогенетическом дереве, как и на построенных нами филогенетических деревьях (рис. 16, 17), располагались вне зависимости от своей таксономической принадлежности, определенной по диагностическим морфологическим признакам. Объяснений этому нетривиальному факту может быть несколько.

1. Существование в природе одного аллополиплоидного вида *Elymus dahuricus*, возникшего в результате межродовой гибридизации однократно, но в дальнейшем изогенизация ITS-последовательностей шла у гибрида в разных направлениях, как это происходило в разных популяциях аллотетраплоида *Tragopogon mirus*, возникшего в результате гибридизации *T. dubius* и *T. porrifolius*, и в течение нескольких поколений потерявшего большую часть генов *T. dubius* (чаще) или *T. porrifolius* (редко) (Kovarik et al., 2005). При этом надо предполагать, что признаки, выбранные при описании видов *E. dahuricus* aggr. в качестве таксономически значимых, в действительности таковыми не являются.

2. В Сибири и Северном Китае существует не 5 и более разных видов *E. dahuricus* aggr., а два разных вида, заметно различающихся по последовательностям ITS. Эти виды полностью или почти полностью генетически изолированы друг от друга. Имеются ли между ними морфологические различия или это криптические виды - неизвестно, но с уверенностью можно сказать, что если различия в морфологии есть, то они не связаны с предложенными для диагностики выделяемых сейчас видов и вариаций *E. dahuricus* sensu stricto, *E. franchetii* (syn.: *E. dahuricus* var. *cylindricus*), *E. woroschilowii*, *E. tangutorum* и *E. excelsus*.

3. Ошибочное определение таксономической принадлежности образцов, в результате чего растения с идентичными описаниями (морфологией) получают разные номенклатурные названия и наоборот.

Какой бы из вариантов объяснений мы бы ни взяли, все они сводятся, в конце концов, к тому, что предлагаемые при первоописании видов и последующими систематиками признаки, используемые для дифференциальной диагностики видов *Elymus dahuricus* agg. не позволяют различить выявляемое при молекулярно-филогенетическом исследовании разделение на два типа образцов (биотипов, природных популяций). Это заключение согласуется с проведенным ранее Е.Р. Савчковой и соавт. (Савчкова и др., 2003; Савчкова, 2004) исследованием распространения разных вариантов диагностических признаков и их комбинаций у видов группы родства *E. dahuricus*. Возьмем сначала два вида, различия между которыми в большинстве случаев не вызывают сомнений. К диагностическим признакам, отличающим *E. dahuricus* от *E. excelsus* разные авторы относят сильно отогнутые у *E. excelsus* ости колосковых чешуй, гладкие нижние цветковые чешуи, более толстые стебли у последнего вида (Невский, 1934; Цвелев, 1976; Цвелев, Пробатова, 2010).

Савчковой и др. (2003) показано, что признак прилежащие-отогнутые ости (тип наследования неизвестен) – у гибридов промежуточное состояние признака, у гибридов F₂ заметно чаще проявляется признак отогнутые ости. Признак проявляется в разной степени на разных стадиях зрелости растения: по мере созревания ости нижних цветковых чешуи становятся все более отогнутыми. Растения с неотогнутыми остями (признак *E. dahuricus*) найдены среди дальневосточных популяций, обычно рассматриваемых как популяции *E. excelsus*, среди алтайских популяций, наоборот, встречаются экземпляры с отогнутыми остями (Савчкова и др., 2003; Савчкова, 2004). Отличия *E. franchetii* (syn.: *E. cylindricus* (Franch.) Honda) от *E. excelsus* незначительны – у первого из них узкие листовые пластины (3-8 мм шириной), у второго – широкие (8-18 мм шириной) (Цвелев, Пробатова, 2010). Ширина листовой пластинки у растений из разных популяций в одинаковых условиях,

действительно различалась от растений из разных местообитаний. Наиболее узкими пластинками при выращивании в единых условиях, по ее данным, обладали растения *E. tangutorum* из Тибета, наиболее широкими — все дальневосточные биотипы независимо от видовой принадлежности. Признак этот, вероятно, количественный, зависящий от большого числа генов, но обоснованность его применения для диагностики видов *Elymus*, вероятно, требует дополнительной проверки (Савчкова и др., 2003). Об отсутствии веских морфологических оснований для выделения *E. cylindricus* в особый вид писал также Невский (1934).

Наиболее веским аргументом в пользу отдельного существования видов могло служить доказательство относительно высокой репродуктивной изоляции между видами при высокой фертильности гибридов, полученных при перекрестном опылении форм, относящихся к одному виду. Такие эксперименты с видами из группы родства *E. dahuricus* aggr. были проведены А.В. Агафоновым и соавт. (Agafonov et al., 2001; Савчкова и др., 2003). Эти авторы показали, что семенной фертильность при разных комбинациях родителей зависит, прежде всего, не от комбинации определенных по морфологии таксонов скрещиваемых форм, а связана, прежде всего, с близостью местообитаний (географическим происхождением).

Гибриды всех «видов» комплекса, полученные в результате скрещиваний *E. excelsus* GAL-8924 (Горный Алтай) x *E. cylindricus* Н-8068 (Китай: Сычуань) (в обоих направлениях скрещивания) и Н-8068 x GAL-8924 и *E. tangutorum* Н-8363 x *E. woroschilowii* VLA-8412 (Владивосток) в F1 были полностью стерильными (Agafonov et al., 2001; Савчкова и др., 2003). Для нас важно, что некоторые из комбинаций форм, определенных по комплексу морфологических признаков как виды одного рода, также были почти бесплодны: *E. dahuricus* ARS8706 (Арсеньев) x *E. dahuricus* ВТD8704 - семенная фертильность (отношение выполненных зерновок к общему числу цветков в созревшем колосе) 1.1%; *E. dahuricus* ARS-8706 x *E. dahuricus* CHI-8635 (Чита) – 0,25%; *E. dahuricus* MES-8709 (Приморье) x *E. dahuricus* CHI-8635 – 4,8%;

E. dahuricus ARS-8706 x *E. dahuricus* VLA-8412 (Владивосток) – 6.1%. Для сравнения: *E. dahuricus* CTR-8827 (Центральный Тянь-Шань) x *E. dahuricus* BAR-8818 (Центральный Тянь Шань) – фертильность 90,4% (Agafonov et al., 2001; Савчкова и др., 2003).

Есть все основания думать, что в рамках этого комплекса существуют, по крайней мере, два разных, возможно, репродуктивно изолированных криптических вида или две репродуктивно изолированных группы видов. Эти виды (группы видов) могут иметь разное происхождение.

Прежде всего, необходимо определить местообитания и ареалы растений *Elymus* с геномом (риботипом) Northern dahuricus St-rDNA и растений с геномом (риботипом) Southern dahuricus St-rDNA. Далее надо пересмотреть систему таксономически значимых признаков и попробовать найти особые, присущие только растениям с риботипом Northern dahuricus St-rDNA и растений с риботипом Southern dahuricus St-rDNA морфологические характеристики.

Взятые в комплексе, наши результаты и результаты группы А.В. Агафонова показывают, что система видов в группе видов, называемой *E. dahuricus* aggr. может быть пересмотрена.

Заключение

Секвенирование 45-ти последовательностей ДНК района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 и 18-ти последовательностей ДНК района *trnL-trnF* видов *Elymus* флоры России и нескольких видов из близких *Elymus* родов трибы *Triticeae* позволило лучше понять отношения видов в этом сложном таксоне. В ходе этой работы впервые были выявлены два семейства риботипов (типов ITS/типов рДНК), характеризующие геномы ядра видов *Elymus* Евразии, названные нами Northern St-rDNA и Southern St-rDNA, в составе которых выделены особые дериваты – геномы, характерные для видов комплекса видов *E. dahuricus* aggr. Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA. Исследование хлоропластной ДНК также выявило два семейства хлоротипов (гаплотипов – типов последовательностей *trnL-trnF*, имеющих парсимонически значимые делеции и замены нуклеотидов), всего 6 вариантов хлоротипов. Обработка результатов исследования с помощью алгоритма SplitsTree4 программы NeighbourNet, учитывающей распространение межвидовой гибридизации (сетчатой эволюции) в исследуемых таксонах, подтвердила описанное выше разделение евразийских видов рода *Elymus* «северную» и «южную» группы родства. Существование ITS-последовательностей двух контрастных типов Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA, говорит о том, что в Сибири, на Дальнем Востоке и в северном Китае могут существовать, по крайней мере, две надежно различающихся по происхождению и генетически относительно изолированные группы популяций (две расы) северные и южные популяции *E. dahuricus* aggr. В каждой из рас, мы предполагаем, представлены все морфологические формы, относимые сейчас к 4 разным видам по современной классификации видов роду *Elymus* или к роду *Campeiosiachys*. В связи с вышенаписанным, существует необходимость поиска уникальных признаков для «северной» и «южной» группы родства *E. dahuricus*. Обработка результатов секвенирования ITS-последовательностей и последовательностей района *trnL-trnF* генома хлоропластов *Elymus* традиционно используемыми в геносистематике методами объединения ближайших соседей (NJ) и методом Байеса показало, что

получаемое при этом распределение видов (исследуемых образцов) *Elymus* по ветвям филогенетического древа не соответствуют делению на секции, принятому в последних систематических обработках рода *Elymus* (Цвелев, 1976, 2008; Melderis, 1980; Chen, Zhu, 2006; Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010), что может быть связано с многочисленными случаями межвидовой, а также межродовой гибридизации пырейников. Также согласно Антонову (2006), следует различать понятия таксон и генотаксон, которые не во всех случаях полностью совпадают.

Изучение закономерностей распределения мутаций по длине РНК-транскриптов транскрибируемых спейсеров относительно элементов вторичной структуры показало, что у большинства видов рода *Elymus* дивергенция последовательностей ITS1 и ITS2 идет, преимущественно, за счет однонуклеотидных замен, преимущественно в одностранных участках РНК-транскрипта и таких мутаций в шпильках, которые не изменяют вторичную структуру транскрипта; дивергенция же последовательностей *trnL-trnF* видов *Elymus* сопровождается появлением крупных делеций и однонуклеотидных замен.

В заключении также хотелось бы привести цитату Н. И. Вавилова (1935), которая хорошо подходит для характеристики современных проблем систематики рода *Elymus* "Даже при гомологичности генов проявление их во взаимодействии с разными радикалами в разной генотипической среде может выявить некоторые особенности. Подходя под этим углом зрения к распределению разнообразия растений на линнеевские виды и роды, надо отметить, что во многих случаях это разделение сделано систематиками вполне правильно, ибо в основу подразделения видов были взяты признаки, свойственные радикалам линнеевых и родов. Некоторые систематики, как Линней, Жюсье, Декандоль, Буассье были удивительно проницательны в этом отношении; но нередко было и обратное. Особенно часто это бывает в тех случаях, когда виды и новые роды описываются по отдельным растениям, по одиночным образцам, собранным в одной местности. В нашем понимании

систематических единиц ясно, что в основу разделения на виды и роды для филогенетических целей должны браться преимущественно признаки радикалов. Многие из «новых видов», описанных ботаниками, в сущности представляют собою только новые жорданоны."

Выводы:

1. Изменчивость последовательностей ITS1 и ITS2 видов рода *Elymus* обусловлена, преимущественно, наличием однонуклеотидных замен, в отличие от изменчивости последовательностей района *trnL-trnF* генома хлоропластов, которая связана с появлением крупных делеций. Мутации, накапливающиеся в ITS-последовательностях, распределены по длине спейсера неслучайно и большая их часть – транзиции. Среди мутаций в двунитевых районах преобладают такие, которые не влияют на вторичную структуру транскрипта ITS.

2. Анализ парсимонично значимых сайтов в ITS-последовательностях видов рода *Elymus* флоры России и сопредельных стран впервые позволил выявить четыре основных варианта рДНК: характерные для Южной Сибири, Якутии, Северного Кавказа и северо-восточной Евразии, встречающиеся также в Северном Китае риботипы, названные Северный St-риботип и Северный *dahuricus* St-риботип, а также распространенные в Приморье, в восточном и западном Китае, Корее, Иране, относительно редкие в Южной Сибири риботипы Южный St-риботип и Южный *dahuricus* St-риботип.

3. Секвенирование и анализ последовательностей *trnL-trnF* видов *E. dahuricus* agg. и группы их родства впервые позволили выявить 6 вариантов хлоропластной ДНК (хлоротипов), четыре из которых найдены у видов рода *Elymus* флоры России, а два известны пока только из Китая. Разнообразие хлоротипов, выявленное у разных видов рода *Elymus* говорит о том, что виды этого рода имеют несколько разных предков по материнской линии.

4. Совместная кластеризация последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 видов *Elymus* и *Pseudoroegneria* на молекулярных деревьях, реконструированные методами NJ и Байеса, позволяет предположить, что доминирующими (самыми массовыми в геноме) последовательностями в ЯОР *Elymus* являются последовательности рДНК St-генома, базового для *Elymus* и *Pseudoroegneria*. Наличие трех клад на молекулярно-филогенетических деревьях, включающих ITS-последовательности видов *Elymus*, может являться свидетельством того, что донорами St-генома были разные виды *Pseudoroegneria*.
5. Использование последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 для построения молекулярно-филогенетических деревьев методами NJ или Байеса не позволяет выявить на древе кладу, однозначно соответствующую секции *Turczaninovia*, принятой в последних таксономических обработках рода *Elymus*.
6. При анализе последовательностей и предполагаемых вторичных структур транскрипта гена 5.8S рРНК видов *Elymus* была обнаружена молекулярная синапоморфия одного из подтипов St-генома. У видов группы родства *E. dahuricus* aggr. из Южной Кореи и Китая в 136 позиции находится нуклеотид U, а у остальных видов *Elymus* в данном положении в хромотограмме прочитывается C.
7. Наличие полиморфных сайтов в исследованных нуклеотидных последовательностях ITS1-5.8S-ITS2 позволило подтвердить предположения, ранее сделанные агростологами, о гибридогенном происхождении отдельных представителей видов *Elymus*.
8. Характеристики коллекции гербарных образцов видов *Elymus*, сохраняемой в России (LE), были расширены сведениями об изученных последовательностях ITS1-5.8S-ITS2 и *trnL-trnF*; все секвенированные нуклеотидные последовательности были депонированы в международную базу данных NCBI GenBank.

Используемые сокращения

нуклеотид А	—	аденин (англ. Adenine)
нуклеотид С	—	цитозин (англ. Cytosine)
нуклеотид G	—	гуанин (англ. Guanine)
нуклеотид К	—	гуанин или тимин (англ. Keto)
нуклеотид М	—	аденин или цитозин (англ. aMino)
нуклеотид N	—	аденин, цитозин, гуанин или тимин (англ. Nucleotide)
нуклеотид R	—	аденин или гуанин (англ. puRine)
нуклеотид S	—	цитозин или гуанин (англ. Strong)
нуклеотид Т	—	тимин (англ. Thymine)
нуклеотид U	—	урацил (англ. Uracil)
нуклеотид W	—	аденин или тимин (англ. Weak)
нуклеотид Y	—	цитозин или тимин (англ. pYrimidine)
рРНК	—	рибосомная рибонуклеиновая кислота
BLAST	—	Basic Local Alignment Search Tool (англ.)
ETS	—	внешний транскрибируемый спейсер (англ. external transcribed spacer)
EDTA	—	Этилендиаминтетрауксусная кислота (англ. EthyleneDiamineTetraacetic Acid)
G	—	Гамма-распределение
GenBank	—	база данных нуклеотидных последовательностей NCBI (http://www.ncbi.nlm.nih.gov)
GTR	—	эволюционная модель Generalised Time Reversible (англ.)
I	—	инвариантные нуклеотиды в эволюционной модели
ITS	—	внутренний транскрибируемый спейсер (англ. internal transcribed spacer)
NCBI	—	национальный центр биотехнологической информации США
NJ	—	объединение соседей (англ. Neighbor Joining)
sensu lato (s.l.)	—	(в широком смысле) латинское выражение, добавляемое к названию таксона для уточнения его подразумеваемого объёма
sensu stricto (s. str.)	—	(в «узком» смысле) латинское выражение, добавляемое к названию таксона для уточнения его подразумеваемого объёма (например, <i>Elymus</i> s. str. согласно системе рода Цвелева (2008))

Благодарности

Искренне благодарю научного руководителя д.б.н., проф. А.В. Родионова за предоставленную возможность проведения данного исследования. Считаю своим долгом выразить благодарность коллективу лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН, а также К.Г. Петровой (+) за помощь в работе. Выражаю глубокую признательность члену-корреспонденту РАН, д.б.н. Н.Н. Цвелёву (+) за неоценимые консультации и помощь в определении образцов. Искренне благодарю сотрудников ВИР им. Н.И. Вавилова за бесценные советы и помощь в оформлении диссертации на завершающей стадии работы. Данное исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ 12-04-31524 мол_а, 14-04-01416, 15-04-06438 и программы «Динамика генофондов», работа частично проводилась в ЦКП ОБН БИН РАН.

Список литературы

1. Агафонов А.В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (*Poaceae*) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. – 2004. – Т. 40, № 11. – С. 1490-1501.
2. Агафонов А.В. Дифференциация рода *Elymus* L. (*Triticeae: Poaceae*) в азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сибирский ботанический журнал. – 2007. – Т. 2, вып. 1. – С. 5-15.
3. Агафонов А.В. Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* — *E. jacutensis* и критического таксона *E. ircuitensis* (*Triticeae: Poaceae*) // Растительный мир Азиатской России. – 2008а. – № 2. – С. 20-32.
4. Агафонов А.В. Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus sibiricus* взаимоотношения вида с морфологически близкими таксонами *E. pubiflorus*, *E. lineicus* и *E. yubaridakensis*. Сообщение II. Взаимоотношения скрещиваемости биотипов *E. sibiricus* и *E. pubiflorus* и генетический анализ некоторых диагностических признаков. // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. – 2008б. – Т. 3, вып. 1–2. – С. 11–20.
5. Агафонов А.В. Современное описание и признание новых видов растений: один из тупиковых путей в развитии отечественной систематики и его методологические истоки. Сообщение 1. Особенности некоторых “новых для науки” видов рода *Elymus* L. (*Poaceae*) на территории Азиатской России и Казахстана // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. – 2009. – Т. 4, вып. 1-2. – С. 7-16.
6. Агафонов А.В., Герус Д.Е. Взаимоотношения между *Elymus sibiricus*, *E. confusus* и *E. boreochochotensis* (*Poaceae*): морфологическая,

- электрофоретическая и репродуктивная дифференциация // Растительный мир Азиатской России. – 2009. – № 2(4). – С.11-21.
7. Агафонов А.В., Кобозева Е.В., Асбаганов С.В., Н.А. Шмаков. Современные достижения и перспективы в построении филогенетически ориентированной системы таксонов рода *Elymus* (*Poaceae: Triticeae*) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 314-322.
 8. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб // М.: Пищ. пром-сть, 1974.
 9. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях // 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Академкнига, 2003. – 245 с.
 10. Антонов А.С. Экспериментальное обоснование некоторых концепций геносистематики: Дис. д-ра биол. наук. М: МГУ. – 1973. – 297с.
 11. Антонов А.С. Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы // Успехи современ. биологии. – 1974. – Т. 77. – С. 31-47.
 12. Антонов А.С. Геносистематика растений. М.: Академкнига, 2006. – 293 с.
 13. Артемов И.А., Агафонов А.В. Что такое *Elytrigia kaachemica* (*Poaceae*)? // *Turczaninowia*. – 2005. – Т. 8, №3. – С. 13-15.
 14. Белозерский А.Н., Спирин А.С. Состав нуклеиновых кислот и систематика // Изв. АН СССР Сер. биол. – 1960. – №1. – С. 64-72.
 15. Боркин Л.Я., Тэрбиш Х., Цауне И.А. Тетраплоидная и диплоидная популяции жаб группы *Bufo viridis* из Монголии // ДАН СССР. – 1986. – Т. 287, №3. – С. 760-764.
 16. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.–Л.: Сельхозгиз, 1935. 56 с.

17. Герус Д.Е. Моделирование и регистрация интрогрессивных процессов между некоторыми видами рода *Elymus* (*Poaceae*) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Центрально-Сибирский ботанический сад СО РАН, 2008. – 17с.
18. Герус Д.Е., Агафонов А.В. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (*Triticeae: Poaceae*) и некоторых морфологически близких видах Горного Алтая // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. – 2007. – Т. 2, №1. – С. 17-25.
19. Герус Д.Е., Агафонов А.В. Генетическое разнообразие в природных популяциях *Elymus fibrosus* (*Triticeae: Poaceae*) по запасным белкам эндосперма // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 3. – С. 531- 539.
20. Добрякова К.С., Носов Н.Н. Изменчивость последовательностей ITS1- 5.8S рРНК-ITS2 и *trnL-trnF* в ходе дивергенции видов рода *Elymus* L. флоры Сибири и Дальнего Востока // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. – 2015. – Вып. 4. – С. 4-17.
21. Дробов В.П. Сем. XXII. Gramineae//Флора Узбекистана Т. 1. (ред. Р.Р. Шредер). 1941.Ташкент: Изд-во Узбекского филиала АН СССР. С. 150-315.
22. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во «Азбука», 2004. – 228 с.
23. Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. Зоологического института РАН. Приложение 1. – 2009. – С. 141-149.
24. Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Овчинникова С.В., Агафонов А.В. Таксономические взаимоотношения между StY геномными видами

- Elymus ciliaris* и *E. amurensis* // Turczaninowia. – 2011. – Т. 14, №3. – С. 35-44.
25. Кобозева Е.В., Овчинникова С.В., Агафонов А.В, Изменчивость и таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России. – 2012. – №2 (10). – С. 87-93.
 26. Кобозева Е.В. Видовая специфичность и таксономические взаимоотношения видов StY-геномной группы рода *Elymus* L. Азиатской России. Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Центрально-Сибирский ботанический сад, 2014. – 227 с.
 27. Комаров В.Л. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг. М. – Тип. П.П. Рябушинского – 1912.
 28. Куприянова Л.А. Некоторые цитогенетические закономерности сетчатого (гибридогенного) видообразования у однополых видов ящериц и других позвоночных животных // Цитология. – 1997. – Т.39, №12. – С. 1089-1109.
 29. Крогулевич Р.Е. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Л.И. Малышев (ред.). Флора Путорана. Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор. – Новосибирск: Наука. – 1976. – С. 217-235.
 30. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, – 1971. – 454 с.
 31. Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И. Демкович А.Е., Лутова, Л.А. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Экологическая генетика. – 2011. – Т. 9, № 1.– С. 32-43.
 32. Невский С.А. Род Колосняк – *Elymus* L.; Род Вострец — *Aneurolepidium* Nevski // Флора СССР. – Т. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1934. – С. 694-711.
 33. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВІЦ, 2004. – 405 с.

34. Некратова А.Н. Полезные растений лесной флоры Кузнецкого Алатау и перспективы их использования // Вестник Томского государственного университета. – 2007. – № 304. – С. 184-186.
35. 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.
36. Пешкова Г.А. *Elymus* L. – Пырейник // Флора Центральной Сибири. – Новосибирск, 1979. – Т. 1. – С. 130-135.
37. Пешкова Г.А. О некоторых сибирских видах рода *Elymus* L. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Л.: Наука. – 1985. – Т.22. – С. 39-43.
38. Пешкова Г. А. *Elymus* L. – пырейник // Флора Сибири. – Новосибирск, 1990. – Т. 2. – С. 17-32.
39. Попов М.Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды. Часть 1. Издательство «Наукова Думка», Киев. – 1983. – С. 1– 280.
40. Пробатова Н.С. Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985.– Т.1. – С. 89-382. Пробатова Н.С. Сем. *Poaceae* // Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1-8 (1985-1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 327-391.
41. Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. – Владивосток. – 2007 – В. 55. – С. 9 - 103.
42. Пробатова Н.С., Кожевникова З.В., Рудыка Э.Г., Кожевников А.Е., Нечаев В.А. Числа хромосом сосудистых растений с Дальнего Востока России // Бот. журн., 2010. – Т. 95, № 7. – С. 1008-1020.

43. Пунина Е.О., Мачс Э.М., Крапивская Е.Е., Ким Е., Мордак Е.В., Мякошина Ю.А., Родионов А.В. Межвидовая гибридизация в роде *Raeonia* (*Raeoniaceae*): полиморфные сайты в транскрибируемых спейсерах генов 45S рРНК как индикаторы происхождения природных и искусственных гибридов пионов // Генетика. – 2012. – Т. 48, №7. – С. 812-826.
44. Пунина Е.О., Мякошина Ю.А., Добрякова К.С., Носов Н.Н., Родионов А.В. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) Алтая и Алтайского края. Сообщение 1. // *Turczaninowia*. – 2013. – Т. 16, №2. – С. 127-133.
45. Пунина Е.О., Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Мякошина Ю.А., Коцинян А. Р., Добрякова, К.С. Райко М.П., Мачс Э.М., Крапивская Е.Е., Шмаков А.И., Родионов А.В. Исследование злаков Алтая: итоги, проблемы, перспективы «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» – XV Международная научно-практическая конференция 2016. С. 87-94
46. Пухальский В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. – М. Изд-во Колос, 2007. – 198 с.
47. Родионов А.В. Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17, №4/2. – С. 916-929.
Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С., Мачс Э.М., Лоскутов И.Г.
48. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генетика. – 2005. – Т. 41, №5. – С. 646-656. English version.
49. 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. 1598-1608.

50. Савчкова Е.Р. Исследование комплекса видов *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. (*Poaceae*): изменчивость, репродуктивная совместимость, таксономия. Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Центрально-Сибирский ботанический сад, 2004. 144 с.
51. Савчкова Е.Р., Бэйли Л.Г., Баум Б.Р., Агафонов А.В. Дифференциация StNY-геномного комплекса видов, близких к *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. (*Triticeae: Poaceae*), выявляемая с помощью SDS-электрофореза запасных белков семян и AFLP-анализа // Сибирский экологический журнал. – 2003. – №1. – С. 33-42.
52. Тахтаджян А. Л. Растения в системе организмов // Жизнь растений. – М., 1974. – Т. 1. – С. 49-57.
53. Хлесткина, Е. К. Молекулярные методы анализа структурно-функциональной организации генов и геномов высших растений // Вавил. журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 4. – С 757-768.
54. Цвелев Н.Н. *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Л., – 1968, вып. 4. – С. 210-223.
55. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.
56. Цвелев Н.Н. Семейство Злаки – *Poaceae* // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2006. – Т. 2. – С. 248-378.
57. Цвелев Н.Н. О роде *Elymus* L. (*Poaceae*) в России // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 10. – С. 1587–1596.
58. 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. – Выпуск 57. – С. 5-102.
59. Чупов В.С., Мачс Э.М., Родионов А.В. Динуклеотидные профили элементов рДНК (ITS1-5.8S-ITS2) как показатель уровня эволюционного развития и филогенетический маркер в ветвях Melanthiales – Liliales и Melanthiales – Asparagales (Monocotyledones,

- Angiospermae). Общее направление изменений динуклеотидного состава // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, №5. – С. 482-497.
60. Шмаков Н.А., Афонников Д.А., Белавин П.А., Агафонов А.В. Эффективность использования генов *Bmy2*, *Waxy* и внутренних транскрибируемых спейсеров генов рибосомных РНК в качестве маркеров для изучения генетического разнообразия видов рода *Elymus* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 4/2. С. 1022-1031.
61. Шнеер В.С. ДНК штрихкодирование – новое направление в сравнительной геномике растений // Генетика. – 2009. – Т.54, №11. – С.1436-1448.
62. Adams K.L., Wendel J.F. Polyploidy and genome evolution in plants // Current Opinion in Plant Biology. – 2005. – Vol. 8, Iss 2. – P.135-141.
63. Agafonov A.V., Salomon B., Kostina E.V., Diaz O. Biosystematic relationships between *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel. and related species // Triticeae III (Ed. Jaradat A.A.), Enfield, New Hampshire, Science Publishers. –1998. – P. 77-84.
64. Agafonov A. V., Baum B. R., Bailey L. G., Agafonova O. V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (*Poaceae*): evidence from grain proteins, DNA, and crossability // Hereditas. – 2001. – Vol. 135. – P. 277-289.
65. Agafonov A.V., Gerus D.E., Salomon B.A. Biosystematic study of *Elymus charkeviczii*, *E. mutabilis* and *E. subfibrosus* from the Peninsula Kamchatka Czech J. // Genet. Plant Breed. – 2005. – V. 41. Special Issue. – P. 79-85.
66. Alonso A., Bull R.D., Acedo C., Gillespie L.J. Design of plant-specific PCR primers for the ETS region with enhanced specificity for tribe *Bromeae* and their application to other grasses (*Poaceae*) // Botany. – 2014. – Vol. 92, №10. – P. 693-699.

67. Alvarez E., Wendel J.F. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2003. – Vol. 29. – P. 417-434.
68. Assadi M. Meiotic configurations and chromosome number in some Iranian species of *Elymus* L. and *Agropyron* Gaertner (*Poaceae: Triticeae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1995. – Vol. 117. – P. 159-168.
69. Barkworth M. E. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective // *Hereditas*. – 1992. – Vol. 116, suppl. 1. – P. 1-14.
70. Barkworth M.E., von Bothmer R. Scientific names in the *Triticeae* // Feuillet C., Muehlbauer G.J. (eds.) *Genetics and Genomics of the Triticeae*, *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 7, DOI 10.1007/978-0-387-77489-3_1. Springer Science +Business Media, LLC. – 2009. – P. 3-30.
71. Baum B. R., Yen C., Yang J.L. *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition // *Can. J. Bot.* – 1991. – Vol. 69. – P. 282-294.
72. Baum B.R., Bailey L.G., Johnson D.A., Agafonov A.V. Molecular diversity of the 5S rDNA units in the *Elymus dahuricus* complex (*Poaceae: Triticeae*) supports the genomic constitution of St, Y, and H haplomes // *Can. J. Bot.* – 2003. – V. 81. – P. 1091-1103.
73. Baum B.R., Yang J.-L., Yen C., Agafonov A.V. A taxonomic revision of the genus *Campeiostachys* Drobov // *J. Syst. Evol.*, 2011. – Vol. 49. №. 2. – P. 146-159.
74. Beçak W., Beçak M.L., Lavallo P., Schreiber G.S. Further studies of polyploid amphibians (Ceratophrydidae) // *Chromosoma*. – 1967. – Vol. 23. – P. 14-23.
75. Bender K., Ohno S. Duplication of the autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish // *Biochem. Genet.* – 1968. – Vol. 2. – P. 101-107.

76. Birky Jr. C.W. Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: mechanisms and evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – Vol. 92. – P. 11331-11338.
77. Botstein D., White R.L., Scolnick M., Davis R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // Am. J. Hum. Genet. – 1980. – Vol. 32. – P. 314-331.
78. Brown J.W., Shaw P.J. Small nucleolar RNAs and pre-rRNA processing in plants // Plant Cell. – 1998. – Vol. 10, №5. – P. 649-657.
79. Carlson, J.R. *Pseudoroegneria* // Barkworth M.E., Capels K.M., Long S., Anderton L.K., Piep M.B. (Eds.), Magnoliophyta: Commelidineae (in part): Poaceae (part 1). Flora of North America, vol. 24. Oxford University Press, New York. – 2007. – P. 279-282.
80. Chase M.W., Knapp S., Cox A.V., Clarkson J.J., Butsko Y., Joseph J., Savolainen V., Parokonny A.S. Molecular systematics, GISH and the origin of hybrid taxa in *Nicotiana* (Solanaceae) // Annals of botany – 2003. – Vol. 92, №1. – P. 107-127.
81. Chen S.L., Zhu G.H. *Elymus* L. // Wu Z.Y., Raven P.H. (Eds.) Flora of China (*Poaceae*). Beijing, St. Louis. – 2006. – Vol. 22. – P. 400-429.
82. Chen S.L. Molecular phylogeny of hexaploid species with St, H, Y genome in *Triticeae* / S. Chen [et al.] // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013): book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 52.
83. Coleman A.W. Pan-eukaryote ITS2 homologies revealed by RNA secondary structure // Nucleic Acids Res. – 2007. – Vol. 35, № 10. – P. 3322-3329.
84. Coleman A.W. Is there a molecular key to the level of «biological species» in eukaryotes? A DNA guide // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2009. – Vol. 50. – P. 197-203.
85. Comai. The advantages and disadvantages of being polyploid // Nature Reviews Genetics. – 2005. – Vol. 6., №11. – P. 836-846.
86. Dewey D.R. Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* × *Elymus juncea* // Bull. Torrey Club. – 1967. – Vol. 94. – P. 388-395.

87. Dewey D. R. Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids: III. *Elymus canadensis* × *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. Bot. – 1968. – Vol. 55. – P. 1133-01139.
88. Dewey D. R. Synthetic hybrids of *Hordeum bogdanii* with *Elymus canadensis* and *Sitanion hystrix* // Amer. J. Bot. – 1971. – Vol. 58. – P. 902-908.
89. Dewey D. R. Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis* and *Agropyron caninum* // Bot. Gaz. – 1974. – Vol. 135. – P. 80-87.
90. Dewey D.R. Historical and current taxonomic perspectives of *Agropyron*, *Elymus* and related genera // - Crop Sci. – 1983. – Vol. – P. 637-642.
91. Dewey D.R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // - In Gustafson, J.P. (Ed.): Gene manipulation in plant improvement. – 1984. – Plenum Publ. Corp. – New York. – P. 209-279.
92. Diamond J. M. Taxonomy by nucleotides // Nature. – 1983. – Vol. 305. – P. 17- 18.
93. Dizkirici A., Kaya Z., Cabi E., Dogan M. Phylogenetic relationships of *Elymus* L. and related genera (*Poaceae: Triticeae* Dumort.) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer sequences // Turkish Journal of Botany. – 2010. – Vol. 3, № 6. – P. 467-478.
94. Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochemical Bulletin. – 1987. – Vol. 19. – P. 11-15.
95. Edwards S.V. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? // Evolution. – 2009 – Vol. 63, №1 – P. 1-19.
96. Erixon P., Svennblad B., Britton T., Oxelman B. Reliability of Bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics // Syst. Biol. – 2003. – V. 52. – P. 665-673.

97. Fan X., Sha L.N., Dong Z.Z., Zhang H.Q. et al. Phylogenetic relationships and Y genome origin in *Elymus* L. sensu lato (*Triticeae*; *Poaceae*) based on single-copy nuclear *Acc1* and *Pgk1* gene sequences // Molecular phylogenetics and evolution. – 2013. – Vol. 69. – P. 919-928.
98. Fan X., Liu J., Sha L.N., Sun G.L., Hu Z.Q., Zeng J., Kang H.Y., Zhang H.Q., Wang Y., Wang X.L., Zhang L., Ding C.B., Yang R.W., Zheng Y.L. and Zhou Y.H. Evolutionary pattern of rDNA following polyploidy in *Leymus* (*Triticeae*: *Poaceae*) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2014. – Vol. 77. – P. 296-306.
99. Gao G., Deng J., Gou X., Wang Q., Ding C., Zhang L., Zhou Y., Yang R. Phylogenetic relationships among *Elymus* and related diploid genera (*Triticeae*: *Poaceae*) based on nuclear rDNA ITS sequences // Biologia. – 2015. – Vol. 70. – № 2. – P. 183-189.
100. Garsia-Sandoval R. Why some clades have low bootstrap frequencies and high Bayesian posterior probabilities // Israel J. of Ecology and Evolution. 2014. – V.60. – P. 41-44.
101. Gonzalez D., Carling D.E., Kuninaga S., Vilgalys R., Cubeta M.A. Ribosomal DNA systematics of *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* with *Rhizoctonia* anamorphs // Mycologia – 2001. – Vol. 93, №6. – P. 1138-1150.
102. Gould, F.W. Nomenclatural changes in *Elymus* with a key to the California species // Madroño – 1947. – Vol. 9. – P. 120-128.
103. Grisebach A. *Elymus* II // Ledebour C.F. Flora Rossica. – Stuttgartiae, 1852. – P. 332-334.
104. Guo G.-Y., Yang R.-W., Ding C.-B., Fan L., Zhou Y.-H. Phylogenetic relationships among *Leymus* and related diploid genera (*Triticeae*: *Poaceae*) based on chloroplast *trnQ-rps16* sequences // Nordic J. of Botany. – 2014. – Vol. 32. – P. 6758-666.

105. Hu Q., Yan C., Sun G. Phylogenetic analysis revealed reticulate evolution of allotetraploid *Elymus ciliaris* // Molecular phylogenetics and evolution. – 2013. – Vol. 69. – P. 805-813.
106. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. // Mol Biol Evol. – 2006. – Vol. 23. – P. 254-267.
107. Jaaska V. Enzyme variability and phylogenetic relationships in the grass genera *Agropyron* Gaerth. and *Elymus* L. II. The genus *Elymus* L. // Eesti NVS Tead. Akad. Toim. – 1974. – Biol. 23. – P. 3-18.
108. Jaaska V. Isoenzyme variation in the grass genus *Elymus* (*Poaceae*) // Hereditas. – 1992. – Vol. 117. – P. 11-22.
109. Jaccoud D., Peng K., Feinstein D., Kilian A. Diversity arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping // Nucl. Acids Res. – 2001. – Vol. 29. – P. e25.
110. Jeffreys A.J., Wilson V., Thein S.L. Hypervariable ‘minisatellite’ regions in human DNA // Nature. – 1985. – Vol. 314. – P. 67-73.
111. Jensen K.B., Hatch S. L. Genome analysis, morphology, and taxonomy of *Elymus gmelinii* and *E. strictus* (*Poaceae: Triticeae*) // Bot. Gaz. – 1989. – Vol. 150. – P. 84-92.
112. Jensen K. B. Cytology and taxonomy of *Elymus kengii*, *E. grandiglumis*, *E. alatavicus* and *E. batalinii* (*Triticeae: Poaceae*) // Genome. – 1990. – Vol. 33 – P. 668-673.
113. Jensen K.B., Chen S.-L. An overview: Systematic relationships of *Elymus* and *Roegneria* (*Poaceae*) // Hereditas. – 1992. – 127-132.
114. Kalendar R., Schulman A.H. IRAP and REMAP for retrotransposon-based genotyping and fingerprinting // Nat. Protoc. – 2006. – Vol. 1. – P. 2478-2484.
115. Khuat T. M. L., Divashuk, M. G., Krouin P., Nguen P. A., Kiseleva A., Karlov G. Differences in ploidy level and genome constitution

- revealed by cytogenetic analysis of *Pseudoroegneria* germplasm accessions: case study // *Izv. TSHA.* – 2015, №2. – С. 29-34.
116. Kim N. S., Fedak G., Han F., Cao W. Cytogenetic analyses of intergeneric hybrids between barley and nine species of *Elymus* // *Genome.* – 2008. – Vol. №11. – P. 897-904.
117. Kole C. (ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Legume Crops and Forages* // Springer. – Berlin, 2011. – 321 p.
118. Konieczny A., Ausubel F.M. A procedure for mapping *Arabidopsis* mutations using co-dominant ecotype-specific PCR-based markers // *Plant J.* – 1993. – Vol. 4. – P. 403-410.
119. Kovarik A, Pires J.C., Leitch A.R., Lim K.Y., Sherwood A.M., Matyasek R., et al. Rapid concerted evolution of nuclear ribosomal DNA in two *Tragopogon* allopolyploids of recent and recurrent origin // *Genetics.* – 2005. – Vol. 169. – P. 931-944.
120. Knüpffer H. Triticeae genetic resources in ex situ genbank collections // Feuillet C., Muehlbauer G.J. (eds.) *Genetics and Genomics of the Triticeae*, *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 7, DOI 10.1007/978-0-387-77489-3_1. Springer Science +Business Media, LLC 2009. P. 31-79.
121. Ledebour C.F. *Flora Altaica*. T. 1. – Berolini, 1829. – 440 p.
122. Linnaeus C. *Species Plantarum* // Vol. 1/2. – Holmiae: Impensis Laurentii Salvii. – 1753. – 1200 p.
123. Liu C. W., Dewey D. R. The genome constitution of *Elymus fedtschenkoi* // *Acta Genet Sinica.* – 1983. – Vol. 10. – P. 20-27.
124. Liu Q, Ge S., Tang H., Zhang X., Zhu G., Lu B.R. Phylogenetic relationships in *Elymus* (*Poaceae: Triticeae*) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences // *New Phytol.* – 2006. – Vol. 170. – P. 411-420.
125. Liu Z., Chen Z., Pan J., Li X., Su M., Wang L., Li H., Liu G. Phylogenetic relationships in *Leymus* (*Poaceae: Triticeae*) revealed by

- the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2008. – Vol. 46, №1. – P. 278-289.
126. Löve A. *Conspectus of the Triticeae* // *Feddes Rep.* – 1984. – Vol. 95. – P. 425-521.
127. Lu B. R.; Bothmer R. von Interspecific hybridization between *Elymus himalayanus* and *E.schrenkianus* and other *Elymus* species (*Triticeae: Poaceae*) // *Genome* – 1992. – Vol. 35. – P. 230-237.
128. Lu B.R., Yan J., Yang J., Flink J. Biosystematic studies among *Roegneria pendulina*, *R. ciliaris* and *R. kamoji* of the tribe *Triticeae*, *Gramineae* // *Acta Botanica Yunna* Lu B.R. Biosystematic investigations of asiatic wheat-grasses — *Elymus* L. (*Triticeae: Poaceae*) // *Alnarp.* – 1993. – P. 1-57.
129. Mahelka V., Kopecky D., Baum B.R. Contrasting patterns of evolution of 45S and 5S rDNA families uncover new aspects in the genome constitution of the agronomically important grass *Thinopyrum nintermedium* (*Triticeae*) // *Mol. Biol. Evol.* – 2013. – Vol. 30. – P. 2065-2086.
130. Mason-Gamer, R. J. Origin of North American *Elymus* (*Poaceae: Triticeae*) allotetraploids based on granule-bound starch synthase gene sequences // *Systematic Botany.* – 2001. – Vol. 26. – P. 757-768.
131. Mason-Gamer, R. J. Reticulate evolution, introgression, and intertribal gene capture in an allohexaploid grass // *Systematic Biology.* – 2004. – Vol. 53. – P. 25-37.
132. Mason-Gamer R.J. Allopolyploids of the genus *Elymus* (*Triticeae, Poaceae*): a phylogenetic perspective // *Aliso.* – 2007. – Vol. 23. – P. 372-379.
133. Mason-Gamer R.J. Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (*Poaceae*) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation // *PLoS One* – 2013. – Vol. 8, № 11. – e78449. doi: 10.1371/journal.pone.0078449.
134. Mason-Gamer R. J., Orme N. L., C. M. Anderson C. M. Phylogenetic analysis of North American *Elymus* and the monogenomic *Triticeae*

- (*Poaceae*) using three chloroplast DNA data sets // Genome. – 2002. – Vol. 45. – P. 991-1002.
135. Mason-Gamer R.J., Burns M.M., Naum M. Reticulate evolutionary history of a complex group of grasses: phylogeny of *Elymus* StStHH allotetraploids based on three nuclear genes // PLoS ONE. – 2010. – V. 5, №6. – e10989. doi:10.1371/journal.pone.0010989
136. Matsushima R., Yamashita J., Kariyama S., Enomoto T., Sakamoto W. Phylogenetic revaluation of morphological variations of starch grains among *Poaceae* species // J. Appl. Glycosci. – 2013. – Vol. 60. – P. 37-44.
137. McManus H.A., Lewis L.A. Molecular phylogenetic relationships in the freshwater family *Hydrodictyaceae* (*Sphaeropleales*, *Chlorophyceae*), with an emphasis on *Pediastrum duplex* // J. Phycol. – 2011. – Vol. 47 – P. 152-63.
138. Melderis A. 48. *Elymus* L. // Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A. et al. eds. Flora Europaea. Vol. 5. London e.a.: Cambridge University Press, – 1980. – P. 192-198.
139. Mogensen H.L., Rusche M.L. Occurrence of plastids in rye (*Poaceae*) sperm cells // American J. of Botany. – 2000. – Vol. 87. – P. 1189-1192.
140. Mullis K., Faloona F., Scharf S., Saiki R., Horn G., Erlich H. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. – 1986. – Vol. 51, №1. – P. 263-273.
141. Nazar R.N., Wildeman A.G. Altered features in the secondary structure of *Vicia faba* 5.8S rRNA // Nucleic acids res. – 1981. – Vol. 9, 20. – P. 5345- 5358.
142. Neaves W.B., Gerald P.S. Lactate dehydrogenase isozymes in parthenogenetic teiid lizards // Science. – 1968. – Vol. 160. – P. 1004-1005.

143. Okito P. Origins of the Y genome in *Elymus* // All Graduate Theses and Dissertations. – 2008. – Pap. 95. – URL: <http://digitalcommons.usu.edu/etd/95>.
144. Okito P, Mott I.W., Wu Y., Wang R.R.-C. A Y-genome specific STS marker in *Pseudoroegneria* and *Elymus* species (*Triticeae: Gramineae*) // Genome. – 2009. – Vol. 52. – P. 391-400.
145. Olmstead R.G., Palmer J.D. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis // American Journal of Botany. – 1994. – Vol. 81, №9. – P. 1205-1224.
146. Olson M., Hood L., Cantor C., Dotstein D. A common language for physical mapping of the human genome // Science. – 1989. – Vol. 245. – P. 1434-1435.
147. Orita M., Iwahana H., Kanazawa H. *et al.* Detection of polymorphism of human DNA by gel electrophoresis as single-strand conformation polymorphisms // Proc. Natl Acad. Sci. USA. – 1989. – Vol. 86. – P. 2766-2770.
148. Pagel M. Irifening the historical patterns of biological evolution // Nature. – 1999. – Vol. 401. – P. 877-884.
149. Paran I., Michelmore R.W. Development of reliable PCR-based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce // Theor. Appl. Genet. – 1993. – Vol. 85. – P. 985-993.
150. Peculis B.A., Greer C.L. The structure of the ITS2-proximal stem is required for pre-rRNA processing in yeast // RNA. – 1998. – Vol. 4. – P. 1610-1622.
151. Prehn L.M., Rash R.M. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces) 1. // Can. J. Genet. and Cytol. – 1969. – Vol. 2. – P. 880-895.
152. Probatova N.S., Seledets V.P., Rudyka E.G., Gnutikov A.A., Kozhevnikova Z.V., Barkalov V.Yu. IAPT/IOPB chromosome data 8 / ed. by Karol Marhold // Taxon. – 2009 a. – Vol. 58, n 4. – P. 1284-1288, E 11-E 20.

153. Probatova N.S., Barkalov V.Y., Rudyka E.G., Kozhevnikova Z.V. Additions to chromosome numbers for vascular plants from Sakhalin and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. – 2009 b. – V. 3. – P. 35-37.
154. Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G. Chromosome numbers for vascular plants from Sakhalin, Moneron and the Kuril Islands (North-East Asia) // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. – 2012 – Vol. 1. – №1 – P. 121-126.
155. Probatova N.S., Seledets V.P., Barkalov V.Y. Chromosome numbers in some species of *Poaceae* from Russia // Botanica Pacifica. – 2015. – V. 4, №1. – P. 1-7.
156. Pursh F.T. Flora America Septentrionalis: Or a Systematic Arrangement and Description of the Plants of North America; Containing, Besides What Have Been Described by Preceding Authors, Many New and Rare Species, Collected During Twelve Years Travels and Residence in That Country // White, Cochrane, London. – 1813.
157. Rabey H.E. Comparison of the internal transcribed spacer region (ITS) of the ribosomal RNA genes in wild and cultivated two and six-rowed barleys (*Hordeum vulgare* L.) // Mol. Biol. Rep. – 2014. – Vol. 41, №2. – P. 849-854.
158. Ridgway K.P., Duck J.M., Young J.P.W. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid *trnL* (UAA) intron // BMC Ecology. – 2003. – Vol. 3(8e).
159. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. – 2003. – V. 19. – P.1572-1574.
160. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space // Syst. Biol. – 2012. – V. 61. – P. 539-542.
161. Saarela J.M., Peterson P.M., Keane R.M., Cayouette J., Graham S.W. Molecular phylogenetics of the genus *Bromus* (*Poaceae*: Pooideae) based

- on nuclear and chloroplast DNA sequence data // *Aliso*. – 2007. – Vol. 23. – P. 450-467.
162. Sakamoto S. Cytogenetical studies on artificial hybrids among *Elymus sibiricus*, *E. dahuricus* and *Agropyron tsukushiense* in the tribe *Triticeae*, *Gramineae* // *Bot. Mag. Tokio*. – 1982. – Vol. 95. – P. 375—383.
163. Salomon B. Interspecific hybridizations in the *Elymus semicostatus* group (*Poaceae*) // *Genome*. – 1993. – Vol. 36, № 5. – P. 899-905.
164. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* – 1987. – Vol. 4, № 4. – P. 406-425.
165. Schulz-Schaeffer J., Juratsits P. Biosystematic investigations in the genus *Agropyron*. I. Cytological studies of species karyotypes // *American J. of Botany*. – 1962 – Vol. 49. – P. 940-953.
166. Scribner F.L., Smith J.G. Native and introduced species of the genera *Hordeum* and *Agropyron* // *Bull. Div. Agrostology, U.S.D.A.* – 1897 – Vol. 4, part 5 – P. 23-36.
167. Sha L., Fan X., Yang R., Kang H., Ding C., Zhang L., Zheng Y., Zhou Y. Phylogenetic relationships between *Histrix* and its closely related genera (*Triticeae*; *Poaceae*) based on nuclear *Acc1*, *DMC1* and chloroplast *trnL-F* sequences // *Molec. Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – Vol. 54. – P. 327-335.
168. Song H., Nan Z.B., Tian P. Phylogenetic analysis of *Elymus* (*Poaceae*) in western China // *Genet. Mol. Res.* – 2015. – №14 (4) – P. 12228-12239.
169. Stebbins G. L., F. T. Pun. Artificial and natural hybrids in the *Gramineae*, tribe *Hordeae*. V. Diploid hybrids of *Agropyron*. *Amer. J. Bot.* – 1953 – Vol. 40 – P. 444-449.
170. Stoneberg Holt S.D., Horová L., Bureš P. Indel patterns of the plastid DNA *trnL-trnF* region within the genus *Poa* (*Poaceae*) // *J. Plant. Res.* – 2004. – Vol.117. – P.393-407.

171. Sun G., Daley T., Ni Y. Molecular evolution and genome divergence at *RPB2* gene of the St and H genome in *Elymus species* // Plant Mol. Biol. – 2007. – V. 64. – P. 645-655.
172. Sun G.L., Salomon B. Molecular evolution and origin of the tetraploid *Elymus species* // Breed. Sci. – 2009. – Vol. 59, №5. – P. 487-491.
173. Sun G.L., Zhang X.D. Origin of H genome in StH-genome *Elymus species* based on single copy nuclear gene DMC1 // Genome. – 2011. – Vol. 58, №8. – P. 655-665.
174. Svitashv S., Bryngelsson T., Li X., Wang R.R. Genome-specific repetitive DNA and RAPD markers for genome identification in *Elymus* and *Hordelymus* // Genome. – 1998. – Vol. 41, № 1. – P. 120-128.
175. Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // Plant Molecular Biology. – 1991. – Vol. 17. – P. 1105-1109.
176. Takaiwa F., Oono K., Iida Y., Sugiura M. The complete nucleotide sequence of a rice 25S rRNA gene // Gene. – 1985. – Vol. 37. – P. 255-259.
177. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., and Kumar S. (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – Vol. 30. – P. 2725-2729.
178. Tautz D., Renz M. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes // Nucl. Acids Res. – 1984. – Vol. 12. – P. 4127-4138.
179. Thornhill D.J., Lord J.B. Secondary structure models for the Internal Transcribed Spacer (ITS) region 1 from symbiotic dinoflagellates // Protist. – 2010. – Vol. 161. – P. 434-451.
180. Torabinejad J., Mueller R. J. Genome analysis of intergeneric hybrids of apomictic and sexual Australian *Elymus species* with wheat, barley and rye: implication for the transfer of apomixis to cereals // Theoretical and Applied Genetics. – 1993. – T. 86, №. 2-3. – C. 288-294.

181. Tsigenopoulos C.S., Rab P., Naran D., Berrebi P. Multiple origins of polyploidy in the phylogeny of southern African barbs (*Cyprinidae*) as inferred from mtDNA markers // *Heredity*. – 2002. – Vol. 88. – P. 466-473.
182. Vanyushin B.F. DNA methylation in plants // *DNA methylation: basic mechanisms*. Springer Berlin Heidelberg. – 2006. – P. 67-122.
183. Varani G., McClain W.H. The G·U wobble base pair // *EMBO Reports*. – 2000. – Vol. 1. – P. 8-23.
184. Vaughn J.C., Sperbeck S.J., Ramsey W.J., Lawrence C.B. A universal model for the secondary structure of 58S ribosomal RNA molecules, their contact sites with 28S ribosomal RNAs, and their prokaryotic equivalent // *Nucleic Acids Research* – 1984. – Vol. 12. – P. 7479-7502.
185. Volobuev V., Pasteur G., Ineich I., Dutrillaux B. Chromosomal evidence for a hybrid origin of diploid parthenogenetic females from the unisexual-bisexual *Lepidodactylus lugubris* complex (Reptilia, Gekkonidae) // *Cytogenet. and Cell Genet.* – 1993. – Vol. 63 – P. 194-199.
186. Vos P., Hogers R., Reijans M. *et al.* AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // *Nucl. Acids Res.* – 1995. – Vol. 23. – P. 4407-4414.
187. Wang R.R.-C. *Agropyron* and *Psathyrostachys* // C. Kole (ed.) *Wild Crop Relatives: Genomics and Breeding Resources. Cereals*. DOI 10.1007/978-3-642-4_2. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. – 2011. – P. 77-108.
187. Wang R.R.-C., Dewey D.R., Hsiao C. Genome analysis of the tetraploid *Pseudoroegneria tauri* // *Crop Sci.* – 1986 – Vol. 26. – P. 723-727.
188. Wang R.R.-C., von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome symbols in the *Triticeae* (*Poaceae*) // *Proc. 2nd Int. Triticeae Symp.* - Eds R. R.-C. Wang, K. B. Jensen, C. Jaussi. – Logan. – 1994. – P. 29-34.

189. Wang D.G., Fan J.B., Siao C.J. *et al.* Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome // *Science*. – 1998. – Vol. 280. – P. 1077-1082.
190. Wang H., Sun D., Sun G. Molecular phylogeny of diploid *Hordeum* species and incongruence between chloroplast and nuclear data sets // *Genome*. – 2011. – Vol. 54. – P. 986-992.
191. Wang Y., Zhou, Y.-H. Genome constitution of *Elymus tangutorum* (*Poaceae: Triticeae*) inferred from meiotic pairing behavior and genomic in situ hybridization. // *J. of Systematics and Evolution*. – 2015. – Vol. 53. – P. 529-534.
192. Waugh R., McLean K., Flavell A.J. *et al.* Genetic distribution of Bare-1-like retrotransposable elements in the barley genome revealed by sequence-specific amplification polymorphisms (S-SAP) // *Mol. Gen. Genet.* – 1997. – Vol. 253. – P. 687-694.
193. Welsh J., Chada K., Dalal S.S. *et al.* Arbitrarily primed PCR fingerprinting of RNA // *Nucl. Acids Res.* – 1992. – V. 20. – P. 4965-4970.
194. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // In: Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J., editors. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. New York, N.Y: Academic Press, Inc. – 1990. – P. 315-322.
195. Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J. *et al.* DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // *Nucl. Acids Res.* – 1990. – Vol. 18. – P. 6531-6535.
196. Wu P.-P., Zuo H.-W., Sun G., Wu D.-X., Salomon B., Hu Q.-W., Dong Z.-R. Comparison of gene flow among species that occur within the same geographic locations versus gene flow among populations within species reveals introgression among several *Elymus* species // *J. of Systematics and Evolution*. – 2015. – Vol. 54. – P. 152-161.

197. Xia X., Xia Z. DAMBE: software package for data analysis in molecular biology and evolution // J. of Heredity – 2001. – V. 92 (4). – P. 371-373.
198. Yan C., Sun G., Sun D. Distinct origin of the Y and St genome in *Elymus* species: Evidence from the analysis of a large sample of St genome species using two nuclear genes // PLoS One. – 2011. – V. 6 (10). – P. e26853. doi:10.1371/journal.pone.0026853.
199. Yang Z., Yoder A.D. Estimation of the transition/transversion rate bias and species sampling // J. Mol. Evol. – 1999. – Vol. 48. – P. 274-283.
200. Yang C.-R., Zhang H.-Q., Zhao F.-Q., Liu X.-Y., Fan X., Sha L.-N., Kang H.-Y., Yen C, Yang JL. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China // Canadian Journal of Botany. – 1990. – Vol. 68. – P. 1894–1897.
201. Yang C.-R.; Zhang H.-Q.; Zhao F.-Q.; Liu X.-Y.; Fan X.; Sha L.-N.; Kang H.-Y.; Wang Y.; Zhou Y.-H. Genome constitution of *Elymus tangutorum* (*Poaceae: Triticeae*) inferred from meiotic pairing behavior and genomic in situ hybridization // Journal of Systematics and Evolution. – 2015. – Vol. 53. – P. 529-534.
202. Yen C, Yang JL, Yen Y. et all. Modern genetic concept of the genera in the tribe *Triticeae* (*Poaceae*) // Acta Phytotaxon. Sin. – 2005. – Vol. 43. – P. 82- 93.
203. Yu H.Q., Fan X., Zhang C., Ding C.B., Wang X.L., Zhou Y.H. Phylogenetic relationships of species in *Pseudoroegneria* (*Poaceae: Triticeae*) and related genera inferred from nuclear rDNA ITS (internal transcribed spacer) sequences // Biologia. – 2008a. – Vol. 63, №4. – P. 498- 505.
204. Yu H.Q., Wei X.-H., Zhang H.-Q., Zhou Y.-H. Phylogenetic relationships among *Roegneria amurensis*, *R. ciliaris* and *R. japonensis* (*Poaceae: Triticeae*) // Ann. Bot. Fennici. – 2008b. – V. 45. – P. 113-120.
205. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome finger printing by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. – 1994. – V. 20. – P. 176-183.

206. Zhou K. Genome constitutions and genetic relationship of *Elymus* species from China / K. Zhou [et al.] // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013): book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 50.
207. Zuker M., Mathews, D.H., Turner D.H. Algorithms and thermodynamics for RNA secondary structure prediction: a practical guide // Barciszewski J., Clark B.F.C.Eds.) RNA Biochemistry and Biotechnology. – 1999. – NATO ASI Series. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. – P. 11-43.
208. Zuo H., Wu P., Wu D., Sun G. Origin and reticulate evolutionary process of wheatgrass *Elymus trachycaulus* (*Triticeae: Poaceae*) // PLOS ONE. – 2015. DOI: 10.1371/journal.pone.01254

Приложение 1. Морфологическое описание и географическое распространение видов *Elymus*, нуклеотидные последовательности которых были нами секвенированы (по Дробов, 1914; Пешкова, 1990; Цвелев, 1976; Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010, с уточнениями).

Вид	Растение, стебель	Листья	Колос, колосок	Колосковые чешуи (КЧ)	Цветковые чешуи (НЦЧ и ВЦЧ)	Распространение
Sect. Turczaninovia (Nevski) Tzvel.						
<i>E. dahuricus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Дерновинные многол. с прямыми крепкими ст.	Плоские голые сверху л.	Колосья прямые, густые, зеленые или слегка фиолетовые. Колоски расположены группами по 2-3 (4).	Ланцетные, с 3-5 (7) шероховатыми жилками, на верхушке с остью 3-7(10) мм. дл.	НЦЧ по всей поверхности б. м. шероховатые с длинной (до 2.5 см), прямой шероховатой остью.	В России: Европ. часть, Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Иран, Азия.
<i>E. franchetii</i> (Цвелев, 2008)	то же	Плоские голые сверху л.	то же	то же	НЦЧ гладкие, ости сильно отогнуты в стороны (основное отличие от <i>E. dahuricus</i>).	В России: Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Азия, Китай.
<i>E. exselsus</i> (Цвелев, 2008)	то же	Сверху обычно с рассеянными длинными волосками, реже голые.	то же	то же	НЦЧ по всей поверхности покрытыми шипиками, ости слабо отогнуты (основное отличие от <i>E. dahuricus</i>).	В России: Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Вост. Азия.
Sect. Goulardia (Husnot) Tzvelev / Subsect. Curvati (Nevski) Tzvelev						
<i>E. fedtschenkoi</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Плотнoderновинные растения.	Свернутые или плоские, покрытые сверху или с обеих сторон густыми и короткими волосками.	Колосья прямые или слегка наклоненные, светло-зеленые колоски, расположенными по 1 двумя правильными продольными рядами	Широколанцетные, в верхней половине по краю широко-бело-пленчатые, на верхушке быстро суженные, почти равны нижнему цветку.	НЦЧ по спинке усажены недлинными шипиками-волосками, на верхушке с тонкой длинной (10-25 мм) шероховатой отогнутой остью.	В России: Зап. Сибирь. Вне России: Ср. и Центр. Азия. Описан с Северного Тянь-Шаня.
<i>E. nevskii</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Рыхлодерновинные растения с толстыми коленчато согнутыми в нижних узлах стеблями.	Плоские, с обеих сторон голые, гладкие или слегка шероховатые	то же	Немного короче НЦЧ, широко-ланцетные, с (5) 7-9 тонкими и тонко-шероховатыми жилками, по краю белоперепончатые, заканчиваются	НЦЧ шероховатые или коротко-волосистые, с короткой (2-7 мм) остью. ВЦЧ по киям с тонкими короткими частыми шипиками.	В России: Зап. Сибирь. Вне России: Средн. Азия. Описан с Зап. Тянь-Шаня.

				коротким острием или остью (1-2 мм), часто с зубчиками.		
<i>E. gmelinii</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Грубые рыхлодерновинные многолетник и с крепкими стеблями.	Свернутые или плоские (4-10 мм шир.), сверху оттопыренно длинноволосистые, реже голые.	Колосья прямые, узкие, фиолетово окрашенные. колоски расположены по 1 двумя правильными продольными рядами	С 5-7 грубо- и жесткошероховатыми жилками, постепенно заостренные, но без ости, заметно короче нижнего цветка.	НЦЧ по бокам с жесткими крепкими шипиками, на верхушке с длинной (2-4 см), отогнутой жесткошероховатой остью. ВЦЧ по киям с равномерно расставленными шипиками.	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Ср., Центр. и Вост. Азия.
Sect. <i>Goulardia</i> (Husnot) Tzvelev / Subsect. <i>Curvati</i> (Nevski) Tzvelev						
<i>E. mutabilis</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Дерновинные растения.	Плоские, довольно широкие, шероховатые, сверху с длинными отстоящими волосками.	Колосья прямые или слегка наклонные, густые, б.м. удлиненные, зеленые или иногда фиолетово окрашенные. Колоски расположены по 1 двумя правильными продольными рядами.	Немного короче прилегающей НЦЧ, с (3) 4-5 толстыми светлыми шероховатыми жилками, широколанцетные, постепенно суженные в короткое острие или ость.	НЦЧ шероховатые или коротко-волосистые, постепенно суженные в короткое острие или ость до 5-6 мм дл. ВЦЧ по киям с частыми короткими шипиками или реснитчатые.	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Ср., Центр. и Вост. Азия.
<i>E. transbaicalensis</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	то же	Листья плоские, шероховатые, сверху голые (отличие от <i>E. mutabilis</i>).	Колосья прямые или слегка наклонные, густые, б.м. удлиненные, зеленые или иногда фиолетово окрашенные.	От <i>E. mutabilis</i> отличается голыми с внутренней стороны КЧ (иногда покрытыми кратчайшими шипиками).	Опушение НЦЧ варьирует от обильного отстоящих до рассеянных прижатых шипиков только по жилкам; ВЦЧ по киям с шипиками или реснитчатые.	В России: Европ. часть, Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Центральная Азия.
<i>E. komarovii</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Короткокорневищные растения.	До 1 см шир., плоские, сверху по жилкам с длинными мягкими отстоящими волосками.	Колосья довольно густые, зеленые, почти односторонние, прямые или наклонные. Колоски довольно сильно расставлены на оси колоса.	По краю широкобелопленчатые, слегка неравнобокие, с 5-7 (9) шероховатыми жилками, на верхушке круто заостренные в короткое острие.	НЦЧ ланцетные, б.м. волоситые по спинке, с прямой остью, равной или длиннее чешуи.	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь. Вне России: Ср. и Центр. Азия.

<i>E. uralensis</i> (Цвелев, 1976)	Рыхлокустовой травянистый многолетник 75-150 см выс. Стебли прямостоячие	Плоские с обеих сторон бархатисто опушенные, мягкие.	Колосья густые, прямостоячие, почти однобокие, 8-17 см дл. Колоски 3-5, зеленоватые или с фиолетовым оттенком.	Колосковые чешуи ланцетные 0,8-1 см дл., с 5-7 жилками, шероховатые, длинноостис-тые (3-7 мм дл.).	НЦЧ ланцетные, 0,8-1,1 см дл., внизу почти голые, с прижатыми щетинками, вверху с более длинными волосками, продолженными в прямую ость 0,8-1,8 см дл.	В России: Европейская часть. Эндем.
<i>E. karakabinicus</i> (Цвелев, 2008)	Морф. близок к <i>E. czerepanovi</i>	Листья плоские, голые.	Колосья густые и немного однобокие. Больше 6 колосков.	5-7 мм дл., на верхушке очень постепенно суженные в острие.	НЦЧ 7-9 мм дл., по бокам и близ верхушки с рассеянными шипиками; от <i>E. czerepanovii</i> и <i>E. praecaespitosus</i> отличается более гладкими НЦЧ.	В России: Зап. Сибирь. Вне России: Ср. Азия.
Subject. Pendulini (Nevski) Tzvelev						
<i>E. pendulinus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 2008)	Лесные рыхлодерновинные. Узлы стеблей обычно слаболовистые или голые	Плоские голые, шероховатые по жилкам.	Колосья густые, прямостоячие, почти однобокие, 8-17 см дл. Колоски 3-5, зеленоватые или с фиолетовым оттенком.	С 3-5 шероховатыми жилками, короче прилегающего нижнего цветка, иногда в 1,5 раза.	НЦЧ не только в верхней части, но и по бокам волосистые (отличие от <i>E. vernicosus</i>), на верхушке с длинной прямой шероховатой остью. ВЦЧ покрыты по килям крупными, рассеянными шипиками на верхушке шир. закругленные.	В России: Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Вост. Азия.
<i>E. vernicosus</i> (Цвелев, 2008)	Узлы стебля голые (отличия от <i>E. pendulinus</i>).	то же	Колосья прямостоячие, реже слабо поникающие.	то же	НЦЧ в верхней части более или менее волосистые (отличие от <i>E. pendulinus</i>), на верхушке с довольно длинной шерох. остью.	В России: Сибирь. Вне России: Центр. Азия.
Subject. Ciliares (Nevski) Tzvelev						
<i>E. ciliaris</i> (Дробов, 1914; Цвелев, 2008).	Морфологически близкий вид – <i>E. amurensis</i> .	Снизу гладкие или почти гладкие, сверху б.м. шероховатые, но без волосков.	7-9 цветков в колосе (отличие от <i>E. amurensis</i>).	С (3) 5-7 (9) жилками.	НЦЧ 7-10 мм дл., шероховатые, близ краев часто еще с волосками или ресничками. ВЦЧ на 1.5-2 мм короче нижн. цв. чеш. (не считая остей), по килям лишь в верхн. 1/2-1/3 длины шероховатые, на верхушке широко закругленные.	В России: Дал. Восток. Вне России: Вост. Азия (Сев. Китай).

<i>E. amurensis</i> (Дробов, 1914; Цвелев, Пробатова, 2010).	Морфологи- чески близкий вид – <i>E. ciliaris</i> .	С обеих сторон или только с верхн. стороны коротковоло- систые (отличие от <i>E. ciliaris</i>).	5-7 цветков в колосе (отличие от <i>E. ciliaris</i>).	то же	НЦЧ 7-10 мм дл., шероховатые, близ краев часто еще с волосками или ресничками. ВЦЧ на 1.5-2 мм короче нижн. цв. чеш. (не считая остей), по килям лишь в верхн. 1/2-1/3 длины шероховатые, на верхушке широко закругленные.	В России: Дал. Восток. Вне России: Вост. Азия (Сев.-Вост. Китай).
Subsect. Canini (Nevski) Tzvel.						
<i>E. kamoji</i> (Цвелев, 2008)	50-120 см выс.	3-8 мм шир., голые.	Колосья прямостоячие, реже слабо поникающие. Все колоски расположены по одному.	КЧ более узкие чем у <i>E. tsukushiensis</i> на верхушке с небо- льшой остью (отличие от <i>E.</i> <i>tsukushiensis</i>).	НЦЧ на большей части поверхности спинки голые и гладкие; 9-11 мм дл., с остями 15-24 мм дл. (отличие от <i>E. tsukushiensis</i>).	В России: Дал. Восток. Вне России: Вост. Азия. Описан из Японии.
<i>E. caninus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976).	Короткокорн евищные растения.	До 1,5 шир., плоские, сверху с рассеянными длинными волосками, снизу голые, б.м. шероховатые	Колосья относительно длинные, слегка поникающие.	С 3(5) шероховатыми от шипиков жилками, на внутренней стороне с коротким пушком.	НЦЧ по спинке голые, крайне редко с одиночными шипиками в верхней части, с прямой остью, равной чешуе или длиннее.	В России: Европейская часть, Кавказ, Зап. Сибирь, Вост. Сибирь. Вне России: Европа, Азия, заносн. Сев. Америке
Subsect. Trachycauli Tzvel.						
<i>E. trachycaulus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Относительно высокие (50-100см) дерновинные растения.	С многочи- ленными узкими, серовато- зелеными, плоскими или завернутыми по краям листьями, сверху или с обеих сторон шерохова- тыми	Колосья узкие, длинные (до 20 см), рыхловатые, прямые или слегка наклоненные.	Равные нижнему цветку, с 4-7 шероховатыми жилками, заостренные или с коротким острием, изнутри голые.	НЦЧ в нижней части голые и гладкие, близ верхушки слегка шероховатые, заостренные или с короткой остью (до 1,5мм).	В России: Европ. часть, Зап. Сибирь, Дальний Восток. Вне России: Сев. Америка.

<i>E. charkeviczii</i> (Цвелев, 2008).	то же	Сверху б.м. волосистые.	Колосья широкие, часто немного неравнобокие.	Широколанцетные, с более выступающими жилками.	НЦЧ почти по всей поверхности спинки голые и гладкие, лишь близ верхушки часто б. м. шероховатые, а у основания иногда коротковолосистые.	В России: Вост. Сибирь, Дальний Восток. Эндем.
Subsect. Boreales (Nev.)						
<i>E. scandicus</i> (Цвелев, 2008)	Дерновинные, реже корневищные растения до 90 см выс.	var. <i>scandicum</i> , с голыми лист. пласт., и <i>var. borealis</i> (Turcz.) Tzvel. с волосистыми сверху л.	Колосья узкие, прямые, длинные	КЧ в 1,5-2 раза короче НЦЧ.	НЦЧ б.м. волосистые	В России: Евр. часть, Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Европа, Азия, Сев. Америка
<i>E. kronokensis</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Дерновинные растения	Узкие голые с обеих сторон (<i>var. scandica</i> (Nevski) Tzvelev), волосистыми только сверху (<i>var. borealis</i> (Turcz.) Tzvelev) или с обеих сторон (<i>var. kronokensis</i>).	Колосья со сближенными колосками, прямые или слегка наклоненные, вначале зеленые, позднее фиолетово окрашенные.	Короче цветковых иногда в 1,5 раза, голые, лишь по жилкам шероховатые, на верхушке круто суженные в короткое острие или ость 1-3 мм, по краям широкопленчатые, особенно под остью.	НЦЧ голые и гладкие, безостые или с остью 3-5 (до 10) мм дл.	В России: Европ. часть, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Сев. Америка (Арктика).
<i>E. hyperarcticus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Низкие (до 30 см выс.) дерновинные растения с коротковолосистыми в нижних узлах стеблями.	Узкие (1-2 мм), густо- и коротковолосистые с обеих сторон.	Колосья короткие, прямостоячие, зеленоватые или с розово-фиолетовым оттенком.	КЧ в 1,5-2 раза короче НЦЧ, с 3-5 жилками, в верхней части относительно широкие и круто заостренные	НЦЧ б. м. волосистые, с остью 1-5 мм дл.	В России: Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Сев. Америка.

<i>E. probatovae</i> (Цвелев, 2008)	10-30 (40) см; нижн. узлы ст. обычно коротковолос истые.	С обеих сторон коротко- волосистые кол. чеш. широколан- цетные, с 5-7 жилками.	Колосья прямостоячие, густые (самые нижн. членики оси колосьев до 7 мм дл.).	Широколанцетные, с 5-7 жилками; по жилкам шероховатые, б. м. волосистые или шероховатые; КЧ и НЦЧ более тусклые, с сизоватым налетом.	НЦЧ б. м. волосистые или шероховатые.	В России: Дал. Восток. Вне России: Сев. Америка (Кордильеры).
<i>E. vassiljevii</i> (Пешкова, 1990)	коротко- волосистые нижние узлы стеблей (отличие от <i>E. sajanensis</i>)	Голые слегка шероховатые в разной степени (отличие <i>E.</i> <i>hyperarcticus</i>)	Колосья 6-14 см дл.	Ланцетные, с 3-5 жилками.	то же	В России: Вост. Сибирь, Дальн. Восток. Эндем (?).
<i>E. sajanensis</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Некрупные дерновинные растения с почти доверху олиственным и стеблями.	Плоские голые с обеих сторон, иногда едва шероховатым и листьями.	Колосья короткие и довольно густые, б.м. фиолетово окрашенные.	Короче, иногда в 1,5-2 раза НЦЧ, с 3- 5 жилками и по ним б.м. волосистые, на верхушке с расширяющимся перепончатым краем, круто суженные в острие.	НЦЧ б.м. волосистые (причем по жилкам волоски более длинные), остистые (ость 1-3 до 5 мм дл.).	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь. Эндем.
Subsect. Pubescentes (Nevski) Tzvel.						
<i>E. macrourus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	Дерновин., реже корневищные растения до 90 см выс.	Узкие плоские, голые или сверху с длинными волосками.	Колосья узкие, прямые, длинные (до 30 см), с сильно расставленными нижними колосками.	КЧ в 1,5-2 раза короче НЦЧ, с 3-4 с жилками, и по ним б.м. шероховатые, заостренные или с короткой остью.	НЦЧ б.м. густоволосистые по спинке, особенно в нижней части, безостные или с короткой (до 2-3 мм) остью.	В России: Европ. часть, Запад. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Сев. Амер. (Аляска).
<i>E. turuchanensis</i> (Цвелев, 2008)	30-70 см выс., с более густыми и почти пря- мыми колосьями	Сверху рассеянно волосистые	Короткие и относительно густые колосья.	По жилкам б.м. волосистые, по краю широкопленчатые; на верхушке круто суженные в короткое острие.	НЦЧ б.м. волосистые	В России: Европ. часть, Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дальн. Восток. Эндем.

<i>E. jacutensis</i> (Пешкова,1990; Цвелев,1976)	Образует рыхлые дерновины; стебли (25) 40-80 см высотой, нередко с лежачими основаниями побегов.	Пластинки листа (2)3-6 мм шириной, плоские, голые, шероховатые.	Колосья (5) 6-12 см длиной, прямостоячие, довольно плотные, но с расставленными нижними колосками (членики оси соцветия 15-30 мм длиной), обычно зеленоватые	5-9 мм длиной, с 3-5 жилками, ланцетные, короткоостистые, голые или более или менее волосистые, по жилкам шероховатые.	НЦЧ 8-11(12) мм длиной, ланцетные, длинно- заостренные, с остью 2-8 (9) мм длиной, в нижней половине или почти по всей поверхности коротковолосистые.	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Сев. Америка (Аляска и северо- западная Канада).
<i>E. ircutensis</i> (Пешкова,1990)	Крупные (до 1 м выс. и более) растения.	Плоские голые листья 3-8 мм шир., или листья сверху покрыты длинными мягкими отстоящими волосками.	Колосья слегка наклоненные или слабо поникающие, негустые. Расставленные колоски на колосе.	КЧ в 1,5-2 раза короче нижнего цветка, с 3-5 шероховатыми жилками, на верхушке постепенно суженные в острие или ость, по краю с узкой перепончатой каймой.	НЦЧ по спинке волосистые, на верхушке с длинной, почти равной по длине чешуе, или короче остью.	В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Эндем.
Subsect. Fibrosi (Nevski) Tzvel.						
<i>E. fibrosus</i> (Пешкова,1990)	растения густодернист- ые	3-10 мм ширины и 7- 15 см длины, плоские, голые	Колосья 5-12 см длины, двусторонние, нередко с расставленными нижними колосками.	6-8 мм длины, 3-5 жилками, ланцетные, острые, короче прилежащих НЦЧ.	НЦЧ 8-11 мм длины, с 5 жилками, голые, шиловидно заостренные, без ости, реже с остью 1-1,5 мм длины.	В России: Европ. часть, Сибирь, Дал. Восток.
<i>E. subfibrosus</i> (Пешкова,1990; Цвелев,1976)	дерновины, стебли 25-80 см высотой, с 2-4 узлами, голые и гладкие.	Пластинки листа 2-7 мм шириной, плоские, обычно голые, реже сверху или с обеих сторон волосистые.	Колосья 6-20 (30) см длиной, иногда с колосками, сильно расставленными в нижней части колоса. Колоски с 2-4(7) цветками, членики оси колосков волосистые.	4-8 мм длиной, с 3-5 жилками, изнутри голые и гладкие, снаружи шероховатые, с широким пленчатым краем, на верхушке с остриями до 1 мм длиной.	НЦЧ 8-12 (18) мм длиной, безостые или с остью до 2 мм, у основания и по бокам обычно волосистые, реже голые.	В России: Европ. часть, Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Эндем.
Sect. Elymus						

<i>E. peschkovae</i> (Цвелев, 2008)	50-120 см выс.; возможно, что этот вид происходит от гибри- дизации <i>E.confusus</i> с <i>E. sibiricus</i> , к которому он не менее близок.	С волосистыми сверху лист. пласт.	Колосья 10–20 см дл., с извилистой осью и обычно с 8-15 кол. узколанцетные, с 3 жилками, на верхушке с остью до 5 мм дл. Обычно 8-15 кол. в колосе.	Узколанцетные, с 3 жилками, на верхушке с остью до 5 мм дл.	НЦЧ на спинке шероховатые от шипиков, нередко переходящих в короткие волоски.	В России: Восточная Сибирь, Дальний Восток. Вне России: Вост. Азия (Северо- Восточный Китай).
<i>E. sibiricus</i> (Пешкова, 1990; Цвелев, 1976)	то же	Листья 3-13 мм шир., плоские, реже свернутые, снизу шероховатые, сверху голые и усаженные длинными рассеянными волосками.	Колосья поникающие, рыхловатые, иногда довольно густые, со слабой извилистой осью.	Колосковые чешуи в 2-3 раза короче цветка, с 1-5 шероховатыми жилками, от линейных до ланцетных, на верхушке с остью 1- 10 мм длиной.	НЦЧ обычно шероховатые, реже с шипиками лишь по жилкам, верхние цветковые чешуи с короткими шипиками по киям.	В России: Европ. часть, Зап. Сибирь, Вост. Сибирь, Дал. Восток. Вне России: Азия.
<i>E. schrenkianus</i> (Цвелев, 2008)	Невысокие рыхлодернов инные растения.	С узкими (3-5 мм) снизу голыми или слегка шероховатым и, сверху по жилкам с рассеянными волосками.	Колосья относительно короткие, густые, наклоненные.			В России: Зап. Сибирь, Вост. Сибирь. Вне России: Средняя и Центральная Азия.

Приложение 2.

ITS-последовательности у исследованных представителей трибы *Triticeae* и других видов, которые были секвенированы нами, а также некоторые нуклеотидные последовательности базы данных GenBank (см. рис. 16, рис. 17).

	1	10	20	30	40	50	60																																														
	----	----	----	----	----	----	----																																														
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	T	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T	
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus repens</i> GQ373268	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus repens</i> KF713228	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T	C	C	G	T	C	G	G	C	A	C	G	G	-	C	A	C	C	G	T
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	T	C	G	T	G	A	C	C	T	G	A	C	C	C	C	A	A	A	A	C	A	C	C	G	C	G	C	A	T	C	C	A	A	T																			

```

70      80      90      100     110     120
--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
Elymus amurensis KM871828      CCGTCGCTCGGCCAAATCCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus caninus KJ561233      CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus caninus KJ561234      CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus caucasicus AY740808    CCATCGCTCGGCCAAAGTCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus ciliaris KM871829     CCGTCGCTCGGCCAAAGTCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus confusus FJ040160     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus dahuricus KJ540222    CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus dahuricus KJ540223    CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus dahuricus var. tangutorum KJ526351 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTAGGGGTA
Elymus dahuricus var. tangutorum KJ526352 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus fibrosus KM871830     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus fibrosus KM363383     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus franchetii KF905146   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus franchetii JN009805   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus gmelinii KM363384     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus gmelinii KJ540225     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus gmelinii KM363382     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus himalayanus AY740883  CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus probatovae KM871831   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus jacutensis KM363381   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus jacutensis KM575844   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus karakabinicus KM871826 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus komarovii KJ561236   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus kronokensis KJ561237 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus macrourus KM502299    CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus mutabilis KM871827   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus nevskii KJ540224     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus pendulinus KM871821   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus peschkovae KM871824   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus repens GQ373268      CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus repens KF713228      CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sajanensis KM502300   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sajanensis KM871825   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus schrenkianus KM502297 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus schrenkianus KM502301 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sibiricus EF396962   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sibiricus KJ540220   CCRTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sosnowskyi GQ365151   CCGTCGCTCGGCCAAAGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus subfibrosus KM975705  CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus transbaicalensis KM575845 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus transbaicalensis KM363385 CCRTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus transbaicalensis KJ561235 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus trachycaulus KM975706 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus macrourus KM379150    CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus uralensis KM871833   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus vernicosus KJ540221   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus ircutensis x Agropyron x Elytrigia KJ561238 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elymus sp. x KJ561239       CTGTGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Agropyron krylovianum KJ561240 CTGTGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Agropyron cristatum KJ561241 CTGTGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Agropyron cristatum GQ373309 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
xElyhordeum schmidii KJ755830 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elytrigia geniculata KJ561242 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Elytrigia geniculata EF014232 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Pseudoroegneria strigosa ET617134 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGGTGGGGGCTCGGGGTA
Hordeum brevisubulatum AY740877 CCGTCGCTCGGCCAAAGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Hordeum murinum KC193786    CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Hordeum europaeum GQ373320  CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCACCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Psathyrostachys desertorum KJ561243 CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCGCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Leymus salinus EF581970     CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCGCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Leymus secalinus EF581974   CCGTCGCTCGGCCAAATGCTCGA-CCGCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Bromus korotkiji AY367949   CCATCGGTGGCCAT--CCACGA-TGTCCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Bromus lanceolatus KM077302 CCATCGGTGGCCAT--CCACGA-TGTCCTCCCCCTCCTCGGAGTGGG----GGCTCGGGGTA
Poa pratensis subsp. alpigena JF786330 GTTCGT--TGCCAAAGTCT?GATAAACCCTCCTCCTCGGAGCGGG----GGCTCGGGGTA
          ****          *          *** *   **** *   ***          **** *

```

	130	140	150	160	170	180
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	---	---	---	---	---	---
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus repens</i> GQ373268	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus repens</i> KF713228	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elymus</i> sp. x KJ561239	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> ET617134	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Hordeum brevisubulatum</i> AY740877	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Hordeum murinum</i> KC193786	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Hordelymus europaeus</i> GQ373320	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Leymus salinus</i> EF581970	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Leymus salinus</i> EF581974	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Bromus secalinifolius</i> AY367949	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Bromus lanceolatus</i> KM077302	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i> JF786330	AAAGAACCAC	GGCGCCGAAGCGT	CAAGGAACACT	GTGCC	TAAACCGGGG	GCATGGCTAG
	*****	* ****	* *	*****	**	* * * * *

	190	200	210	220	230	240
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus kronkensis</i> KJ561237	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus repens</i> GQ373268	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus repens</i> KF713228	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elymus irtutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> ET617134	CTTGCTAGCCG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Hordeum brevisubulatum</i> AY740877	CTTGCTAGT	TCCCTCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Hordeum murinum</i> KC193786	CGTGCTATTC	TGCCCCGT	GTTGCAAA	GATATAAA	-ACACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Hordeum europaeum</i> GQ373320	CTTGCTAGT	TCCCTCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	CTTGCTAGT	TCCCTCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Leymus salinus</i> EF581970	CTTGCTAGT	TCCCTCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Leymus secalinus</i> EF581974	CTTGCTAGT	TCCCTCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Bromus korotkiji</i> AY367949	CTTGCTGGT	TCGTCGTT	GTCGATTT	TATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Bromus lanceolatus</i> KM077302	CTTGCTGGT	TCGTCGTT	GTCGATTT	TATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i> JF786330	CTTGCTGAG	TCCCCCGT	GTTGCAAA	GCTATTTAA	TCCACAGCA	CTCGGCAACGGATAT

* * * * *

	320	330	340	350	360	370
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus dahuricus var. tangutorum</i> KJ526351	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus dahuricus var. tangutorum</i> KJ526352	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus repens</i> GQ373268	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus repens</i> KF713228	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus irtutensis x Agropyron x Elytrigia</i> KJ561238	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elymus sp. x</i> KJ561239	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>xElyhordeum schmidii</i> KJ755830	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> ET617134	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Hordeum brevisubulatum</i> AY740877	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Hordeum murinum</i> KC193786	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Hordeum europaeus</i> GQ373320	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Leymus salinus</i> EF581970	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Leymus secalinus</i> EF581974	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Bromus korotkiji</i> AY367949	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Bromus lanceolatus</i> KM077302	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA
<i>Poa pratensis subsp. alpigena</i> JF786330	CCGC	GAA	CCAT	CGAG	TCTTT	GAA

*** * ***** ** * ***** ** * ***** ** * ***** ** * ***** ** *

	380	390	400	410	420	430
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCCATC
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus repens</i> GQ373268	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus repens</i> KF713228	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus irtutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elymus</i> sp. x KJ561239	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830	TGCC	TGGGSGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> ET617134	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Hordeum brevisubulatum</i> AY740877	CGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Hordeum murinum</i> KC193786	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Hordeum europaeum</i> GQ373320	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Leymus salinus</i> EF581970	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Leymus secalinus</i> EF581974	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Bromus korotkiji</i> AY367949	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Bromus lanceolatus</i> KM077302	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i> JF786330	TGCC	TGGCGT	CAGGCC	AAAAC	CGCT	CCC

*** **

440 450 460 470 480 490
 |-----|-----|-----|-----|-----|-----|
Elymus amurensis KM871828 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACYGAAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus caninus KJ561233 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus caninus KJ561234 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus caucasicus AY740808 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus ciliaris KM871829 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus confusus FJ040160 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus dahuricus KJ540222 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus dahuricus KJ540223 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus dahuricus var. tangutorum KJ526351 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus dahuricus var. tangutorum KJ526352 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus fibrosus KM871830 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus fibrosus KM363383 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus franchetii KF905146 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus franchetii JN009805 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus gmelinii KM363384 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus gmelinii KJ540225 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus gmelinii KM363382 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus himalayanus AY740883 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus probatovae KM871831 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sajankensis KM363381 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus jacutensis KM575844 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus karakabinicus KM871826 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus komarovii KJ561236 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus kronokensis KJ561237 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus macrourus KM502299 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus mutabilis KM871827 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus nevskii KJ540224 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus pendulinus KM871821 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus peschkovae KM871824 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus repens GQ373268 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus repens KF713228 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sajanensis KM502300 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sajanensis KM871825 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus schrenkianus KM502297 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus schrenkianus KM502301 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sibiricus EF396962 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sibiricus KJ540220 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sosnowskii GQ365151 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus subfibrosus KM975705 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus transbaicalensis KM575845 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus transbaicalensis KM363385 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus transbaicalensis KJ561235 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus trachycaulus KM975706 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus macrourus KM379150 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus uralensis KM871833 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus vernicosus KJ540221 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus ircutensis x Agropyron x Elytrigia KJ561238 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elymus sp. x KJ561239 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Agropyron krylovianum KJ561240 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Agropyron cristatum KJ561241 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Agropyron cristatum GQ373309 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
xElyhordeum schmidii KJ755830 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elytrigia geniculata KJ561242 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Elytrigia geniculata EF014232 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Pseudoroegneria strigosa ET617134 TCTGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Hordeum brevisubulatum AY740877 TATGGTCCC-TCGTCCCCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Hordeum murinum KC193786 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Hordelymus europaeus GQ373320 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Psathyrostachys desertorum KJ561243 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Leymus salinus EF581970 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Leymus secalinus EF581974 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Bromus korotkiji AY367949 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Bromus lanceolatus KM077302 TATGGTCCC-TCGTCTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
Poa pratensis subsp. alpigena JF786330 TGTGGCTCC-CGTCTTCGCAAGGGGCGGTGGACCAGAGATCGGGGTGCCGGCGTACCCGCTC
 * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * *

	560	570	580	590	600	610
<i>Elymus amurensis</i> KM871828	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus caninus</i> KJ561233	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus caninus</i> KJ561234	CAT-GATGGCC	-TCTGAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus caucasicus</i> AY740808	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus ciliaris</i> KM871829	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus confusus</i> FJ040160	CAT-GATGGCC	-TCTGAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540222	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCACACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus dahuricus</i> KJ540223	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCACACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526351	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCACACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus dahuricus</i> var. <i>tangutorum</i> KJ526352	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus fibrosus</i> KM871830	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus fibrosus</i> KM363383	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus franchetii</i> KF905146	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus franchetii</i> JN009805	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus gmelinii</i> KM363384	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus gmelinii</i> KJ540225	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus gmelinii</i> KM363382	CAT-GATGGCC	-TCTAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus himalayanus</i> AY740883	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGTCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus probatovae</i> KM871831	CAT-GATGGCC	-TCTTAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus jacutensis</i> KM363381	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus jacutensis</i> KM575844	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus karakabinicus</i> KM871826	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCACACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus komarovii</i> KJ561236	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus kronokensis</i> KJ561237	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus macrourus</i> KM502299	CAT-GATGGCC	-TC?A AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus mutabilis</i> KM871827	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus nevskii</i> KJ540224	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus pendulinus</i> KM871821	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus peschkovae</i> KM871824	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus repens</i> GQ373268	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus repens</i> KF713228	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sajanensis</i> KM502300	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sajanensis</i> KM871825	CAT-GATGGCC	-TC?A AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502297	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus schrenkianus</i> KM502301	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sibiricus</i> EF396962	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sibiricus</i> KJ540220	CAT-GATGGCC	-TCMA AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sosnowskyi</i> GQ365151	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus subfibrosus</i> KM975705	CAT-GATGGCC	-TCTGAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM575845	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus transbaicalensis</i> KM363385	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus transbaicalensis</i> KJ561235	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus trachycaulus</i> KM975706	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus macrourus</i> KM379150	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus uralensis</i> KM871833	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus vernicosus</i> KJ540221	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAARMGACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus ircutensis</i> x <i>Agropyron</i> x <i>Elytrigia</i> KJ561238	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elymus sp.</i> x KJ561239	CAT-GATGGCC	-TCWR AACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Agropyron krylovianum</i> KJ561240	CAT-GATGGCC?	-TCAAAACGACCCAGCGAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Agropyron cristatum</i> KJ561241	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCGAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Agropyron cristatum</i> GQ373309	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCGAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
x <i>Elyhordeum schmidii</i> KJ755830	CATTGATGGSC	-TCAAAACGACCCAGCTAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elytrigia geniculata</i> KJ561242	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Elytrigia geniculata</i> EF014232	CAT-TATGGCC	-TCAAAACGACCTAGCAAA CGAAGCGCGCTCGCTTCGACC				
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> ET617134	CAT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCGAACGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Hordeum brevisubulatum</i> AY740877	CGT-GATGGCC	-CCTAAAGGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGATC				
<i>Hordeum murinum</i> KC193786	CGT-GTGGCC	-TAAAAAGTACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Hordelymus europaeus</i> GQ373320	CGC-GATGGCCGCT	TGAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Psathyrostachys desertorum</i> KJ561243	CGT-GATGGCC	-TTAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTC?ACC				
<i>Leymus salinus</i> EF581970	CGT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Leymus secalinus</i> EF581974	CGT-GATGGCC	-TCAAAACGACCCAGCAAA CGAAGCGCACGTCGCTTCGACC				
<i>Bromus korotkiji</i> AY367949	CAT-GATGGCC	-TAAAAAGACCCAGCTAACCGAGCGGTGCTTCGAT?C				
<i>Bromus lanceolatus</i> KM077302	CAT-GATGGCC	-TAAAAAGACCCAGTAAACCGAGTGCCTTACGCTTCGAT?C				
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i> JF786330	CGT-GATGGC?	---TTAAGGACCCATGAACGGAGTGCATGACGCTCCGACC				

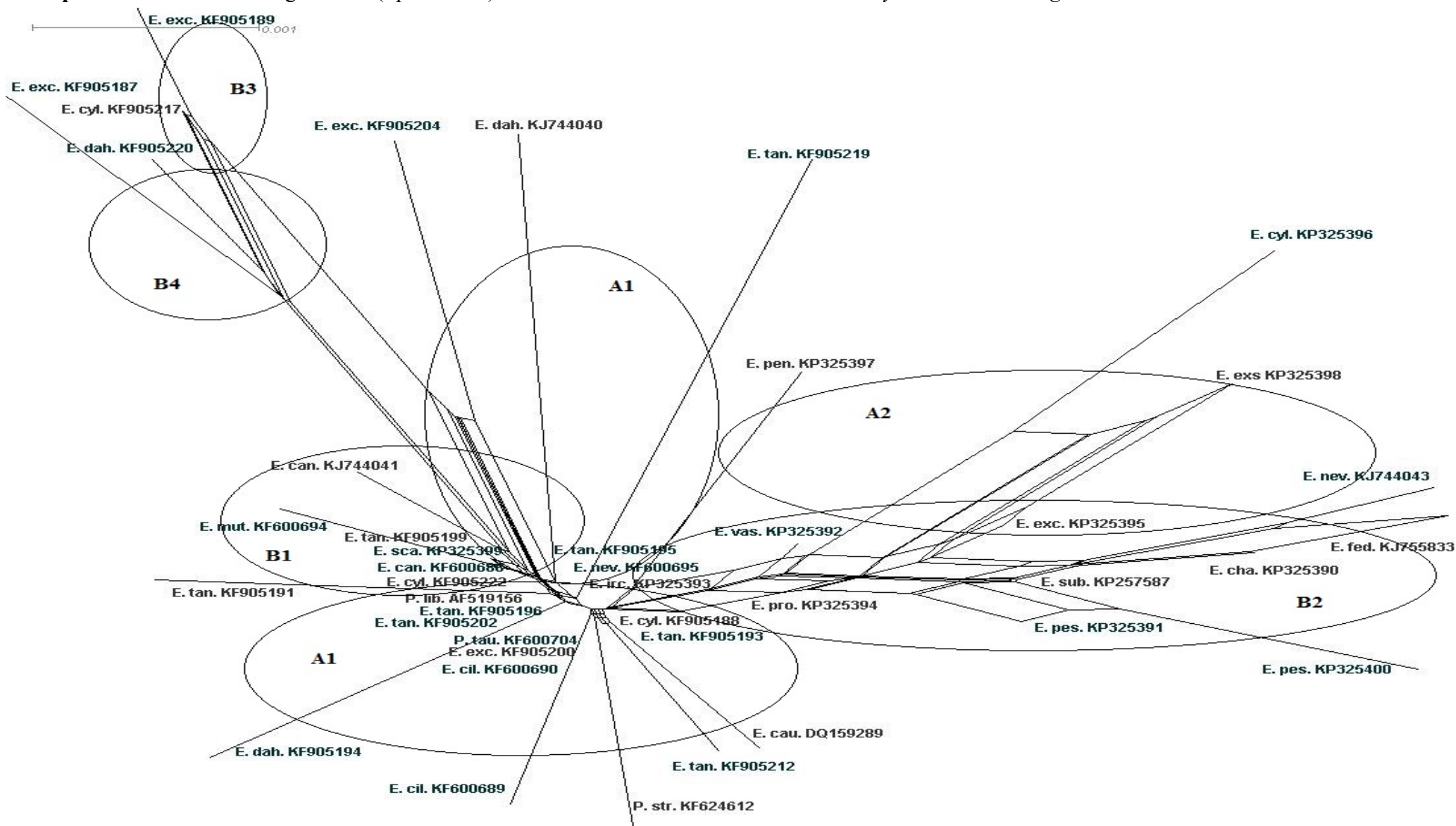

```

      1120      1130      1140      1150      1160      1170
----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
1 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCA?AGGACTGAAAATC
2 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
3 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
4 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAAAG?MAAARGAATRAAAWTC
5 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
6 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
7 TAG-ATGATGCACA-GAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAAGC
8 TAG-ATGATGCACA-GAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAAGC
9 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
10 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCARTTTGGWARAGMARAGGACTGAAAATC
11 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWAACGCAAAGGACTGAAAATC
12 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGA?AGCTCA?T?GG?AAA?AAA?ACTGAAAA?C
13 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWARAGMARAGGACTGAAAATC
14 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
15 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAKTTGGWARAGMARAGRACACTGAAAATC
16 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAAT-
17 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAAT-
18 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWAACGCAAAGGACTGAAAATC
19 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
20 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWARAGCAAAGGACTGAAAATC
21 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWAAAGCAAAGGACTGAAAATC
22 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWARAGCARAGGACTGAAAATC
23 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
24 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWARAGCARAGRACACTGAAAATC
25 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
26 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
27 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGG?AAAGCAAAGGACTGAAAATC
28 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAKTTGGWARAGMARAGRACACTGAAAATC
29 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
30 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
31 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTARAGCARAGGACTGAAAATC
32 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGWARAGCAAAGGACTGAAAATC
33 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
34 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
35 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTA?AGCA?AGGACTGAAAATC
36 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
37 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
38 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
39 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
40 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
41 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGG-----
42 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
43 TAGGATGATGCACAAGAAAAGGTCAGGATAGCTCAGTTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATC
*** ** * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * *

```

1. *Elymus caninus* KJ744041
2. *E. caninus* KF600688
3. *E. caucasicus* DQ159289
4. *E. charkevicii* KP325390
5. *E. dahuricus* AB732930
6. *E. dahuricus* KJ744040
7. *E. dahuricus* var. *tangutorum* KF905212
8. *E. dahuricus* var. *tangutorum* KF905219
9. *E. gmelinii* KF600692
10. *E. exselsus* KP325395
11. *E. exselsus* KP325398
12. *E. fedtschenkoi* KJ755833
13. *E. franchetii* KP325396
14. *E. franchetii* KF905222
15. *E. ircutensis* KP325393
16. *E. mutabilis* KF600694
17. *E. nevskii* KF600695
18. *E. nevskii* KJ744043
19. *E. pendulinus* KP325397
20. *E. peschkovae* KP325391
21. *E. peschkovae* KP325400
22. *E. probatovae* KP325394
23. *E. repens* AY362786
24. *E. scandicus* KP325399
25. *E. sibiricus* KF600698
26. *E. sibiricus* KF905225
27. *E. subfibrosus* KP257587
28. *E. vassiljevii* KP325392
29. *E. pendulinus* KF600696
30. *Agropyron cristatum* AF519116
31. *Agropyron cristatum* KJ744042
32. *Agropyron krylovianum* KJ755832
33. *Pseudoroegneria libanotica* AF519156
34. *Pseudoroegneria strigosa* KF624612
35. *Pseudoroegneria spicata* AF519159
36. *Pseudoroegneria tauri* KF600704
37. *Psathyrostachys fragilis* AF519169
38. *Psathyrostachys juncea* AF519170
39. *Hordeum brevisubulatum* AF519121
40. *Hordeum jubatum* AF519123
41. *Hordeum vulgare* KF600708
42. *Bromus tectorum* KF600709
43. *Poa khokhrjakovii* KJ539162

Приложение 4. Сеть NeighbourNet (SplitsTree4) последовательностей *trnL-trnF* видов *Elymus* и *Pseudoroegneria*.



Нуклеотидные последовательности видов *Elymus* и *Pseudoroegneria* указаны на рисунке с помощью сокращенного названия вида и номера последовательности в GenBank, расшифровка надписей: E. can. – *E. caninus*, E. cau. – *E. caucasicus*, E. cha. – *E. charkeviczii*, E. cil. – *E. ciliaris*, E. cyl. – *E. dahuricus* var. *cylindricus* (*E. franchetii*), E. dah. – *E. dahuricus*, E. exs. – *E. exselsus*, E. fed. – *E. fedtschenkoi*, E. mut. – *E. mutabilis*, E. nev. – *E. nevskii*, E. pen. – *E. pendulinus*, E. pes. – *E. peschkovae*, E. pro. – *E. probatovae*, E. sca. – *E. scandicus*, E. sub. – *E. subfibrosus*, E. tan. – *E. tangutorum* (*E. dahuricus* var. *tangutorum*), P. lib. – *Pseudoroegneria libanotica*, P. str. – *P. strigosa*, P. tau. – *P. tauri* (*E. tauri*).