

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-127-134

УДК 575.22.+577.2+582.542.1

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

**К. С. Добрякова**

Ботанический институт имени  
В. Л. Комарова РАН, Россия,  
197376, Санкт-Петербург, ул. Про-  
фессора Попова, д. 2,  
e-mail: [kdobryakova@mail.ru](mailto:kdobryakova@mail.ru)

**АЛЛОПОЛИПЛОИДИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГЕНОМОВ  
ВИДОВ ELYMUS L. (ОБЗОР)****Ключевые слова:**

*Elymus*, молекулярная филогения, гибридизация

**Поступление:**

12.07.2017

**Принято:**

17.11.2017

Ботаники-систематики, широко понимающие границы рода *Elymus* L. (Пырейник) из трибы Пшеницевые, насчитывают 22 вида этого рода в Европе и 53 вида во флоре России. Все эти виды – аллополиплоиды с субгеномами St, Y, H и кариотипами StStYY ( $2n = 28$ ), StStHH ( $2n = 28$ ) и StStYYHH ( $2n = 42$ ). Сразу отметим, что St-геном – неперенный элемент кариотипов всех видов рода *Elymus*, получен ими от предка из рода *Pseudoroegneria*. H-геном получен *Elymus* от предков из рода *Hordeum* L. Донор субгенома Y, который присутствует в кариотипе большинства азиатских видов рода *Elymus*, до сих пор однозначно не определен. В соответствии с геномной концепцией рода в трибе Triticeae, согласно которой в один род объединяют виды с одинаковым по номенклатуре набором гапломов в кариотипе, предлагается сохранить название рода *Elymus* только за видами с кариотипами StStHH/StStHHHH/StStStHH. В этом случае, виды с кариотипами StSt получают родовое имя *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve, а виды с кариотипами StStYY – *Roegneria* C. Koch. И, наконец, к роду *Campeiostrachys* Drobov в этом случае относят аллогексаплоиды с кариотипами StStYYHH. Отметим при этом, что привлекательное с генетической точки зрения разделение видов по родам на основании состава геномов/кариотипов не всегда согласуется с дискретностью природных рас/популяций Пшеницевых по морфологическим признакам.

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-127-134

ORIGINAL ARTICLE

**K. S. Dobryakova**

V. L. Komarov Botanical Institute of the RAS, 2 Professora Popova St., St. Petersburg, 197376, Russia, e-mail: [kdobryakova@mail.ru](mailto:kdobryakova@mail.ru)

## ALLOPOLYPLOIDY AND ORIGIN OF GENOMES IN THE ELYMUS L. SPECIES (A REVIEW)

**Key words:**

*Elymus*, molecular phylogeny, hybridization

**Received:**

12.07.2017

**Accepted:**

17.11.2017

Botanical taxonomists, who understand the borders of the genus *Elymus* L. from the Triticeae tribe rather broadly, account for 22 species of this genus in Europe, and 53 species in the Russian vegetation. All these species are allopolyploids, with the subgenomes St, Y, H and karyotypes StStYY ( $2n = 28$ ), StStHH ( $2n = 28$ ) and StStYYHH ( $2n = 42$ ). It should be mentioned here that the St genome, being an irreplaceable element of all *Elymus* species' karyotypes, was inherited from the ancestor of the genus *Pseudoroegneria*. *Elymus* received the H genome from the ancestors of the genus *Hordeum* L. The donor of the Y subgenome, present in the karyotype of most Asian species of *Elymus*, has not yet been unequivocally identified. In compliance with the genomic concept of the genus in the Triticeae tribe, when the types with a set of haplomes in the karyotype similar in their nomenclature, are combined to one genus, we propose to retain the name of the genus *Elymus* only for the species with the StStHH / StStHHHH / StStStStHH karyotypes. In this case, the species with the StSt karyotypes would receive the generic name *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve, and those with the StStYY the name *Roegneria* C. Koch. And finally, allohexaploids with the StStYYHH karyotypes should be attributed to the genus *Campeioestachys* Drobov. It needs to be noted that the division of species into genera based on their genome/karyotype composition, however attractive in the context of genetics it may seem, doesn't always correlate with the discreteness of natural Triticeae races/populations in their morphological traits.

## История изучения систематики рода *Elymus* L.

Род *Elymus* L. (Пырейник) является одним из крупнейших родов трибы Triticeae семейства Злаки (Poaceae) 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 (Tsvelev, 1976; Sun, Salomon, 2009; Kole, 2011; Sun, Zhang, 2011). Все виды *Elymus* являются аллополиплоидами (Tsvelev, 2008; Sun, Zhang, 2011; Mason-Gamer, 2013), в составе рода нет первичных диплоидов ( $2n = 14$ ,  $x = 7$ ) (Probatova, 2007; Mason-Gamer, 2013). В России в основном распространены виды с геномными формулами: StH, StY и StHY (Agafonov, 2004), по современным данным (Tsvelev, Probatova, 2010) на территории РФ произрастает 53 вида *Elymus* с геномными конституциями: StH, StY ( $2n = 4x = 28$ ) и StHY ( $2n = 6x = 42$ ) (Gerus, Agafonov, 2011), согласно системе номенклатуры геномов Triticeae (Wang et al., 1994).

В своих работах выдающийся агро-столог Н. Н. Цвелев подробно и четко описал морфологические особенности представителей рода *Elymus* s. str. (Tsvelev, 1976; 2008; Tsvelev, Probatova, 2010). После критической ревизии коллекций гербарного материала видов *Elymus*, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE), а также с учетом последних флористических сводок Н. Н. Цвелев (Tsvelev, 2008) и Цвелев и Пробатова (Tsvelev, Probatova, 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: Agafonov, 2004, 2008, Agafonov et al., 2015).

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

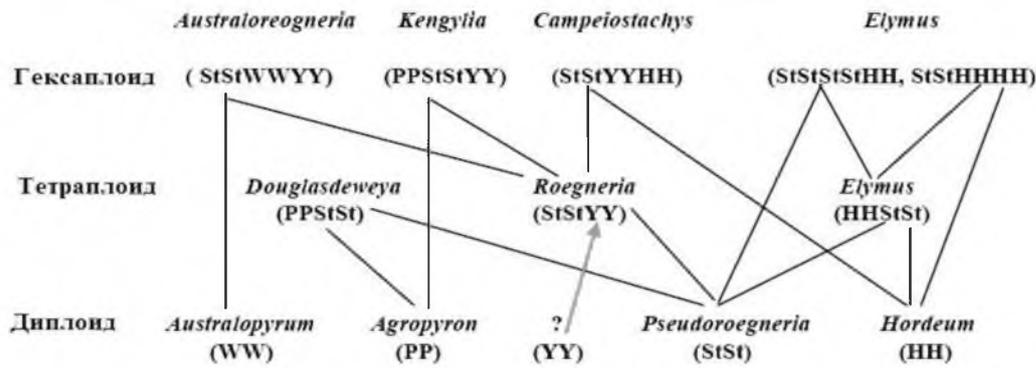
Определение границ родов и их отношений с другими видами Triticeae является одной из наиболее сложных проблем классификации трибы (Tsvelev, Probatova, 2010; Mason-Gamer, 2013). Триба Triticeae включает в себя множество автополиплоидных и аллополиплоидных таксонов (Tsvelev, 1976). Полиплоидия, появляющаяся 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; Rodionov, 2013). Полиплоидия обеспечивает естественным гибридам устойчивость к повышению и понижению температуры, засухе, полиплоиды легче адаптируются к неблагоприятным факторам среды, чем их диплоидные предки. Растения, относимые к роду *Elymus*, могут давать гибриды и при опылении пыльцой других родов. Так, в природе Дальнего Востока встречается гибрид  $\times Elyhordeum = Elymus \times Hordeum$  (Probatova, 2007). Можно получить межродовые гибриды между *Elymus* и *Triticum* L., *Secale* L., *Pseudoroegneria Nevski* Á. Löve, *Agropyron Gaertn.* (Torabinejad, Mueller, 1993; Kim et al., 2008; Okito, 2008). 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). Н-геном произошел от рода *Hordeum* (Dewey, 1971), Р и W геномы получены *Elymus* от гипотетических предков из родов *Agropyron* и *Australopyrum* (Tsvelev, Löve (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 1990-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). 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; Tsvelev, Probatova, 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), 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), *Roegneria* (StStYY), *Anthosachne* Steudel (StStWWYY), *Kengyilia* (PPStStYY), *Campeiostrachys* Drob. (HHStStYY) и *Elymus* (StStHH, StStStHH). Этот подход привлекателен, однако, пока еще не используется последовательно в последних обработках рода *Elymus* (см. Tsvelev, 2008; Tsvelev, Probatova, 2010). Отметим, что на данный момент в России известно 53 вида пырейников (Tsvelev, Probatova, 2010), которые подразделены на 4 секции: *Turczaninovia*, *Goulardia* (8 подсекций), *Clinelymopsis* и *Elymus* (рисунок).

### Геносистематика (молекулярная филогения) в истории изучения рода *Elymus* L.

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» (Mayr, 1971). В конце XX 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» (Antonov, 2006). Термин «геносистематика» (систематика генотипов) был предложен биохимиком, молекулярным биологом А. С. Антоновым в 1973 году (Antonov, 1973; 1974). Согласно мнению А. С. Антонова (Antonov, 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» (Antonov, 2006).



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

**Figure. Phylogenetic relationships between the genera: Agropyron, Australopyrum, Australoreogneria, Elymus, Hordeum, Kengyilia, Campeioestachys, Douglasdeweya, Pseudoroegneria and Roegneria, according to Yen et al. (2005)**

Следует отметить, что А. Н. Белозерский и А. С. Спирин (Belozersky, Spirin, 1960) опубликовали одними из первых обзор, посвященный сравнительной биохимии нуклеиновых кислот, дисциплине, которая предшествовала геносистематике (Antonov, 2006). Зарубежные работы по данной тематике появились только спустя десятилетия (например, Diamond, 1983). Число публикаций в области геносистематики увеличивается с каждым годом (Pagel, 1999; Antonov, 2006). 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 (Savchкова и др., 2003) успешно применили метод Полиморфизма Длины Амплифицированных Фрагментов (AFLP) для выяснения молекулярно-филогенетических отношений внутри комплекса видов (согласно Н. Н. Цвелеву и Н. С. Пробатовой (2010)) *E. dahuricus* aggr. (Kobozeva, 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). Для установления геносистематических отношений между видами *Elymus* применяли SRAP и ISSR маркеры (Zhou et al., 2013; Kobozeva, 2014). Современной популярной тенденцией в молекулярной филогении является использование нескольких маркеров (методов) при проведении исследования. Например, StHY-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 H и Y евроазиатских, североамериканских и южноамериканских видов рода *Elymus* R. J. Mason-Gamer (2001) использовала последовательности ядерных низкокопийных генов PERC (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 groA генома хлоропластов и трех низкокопийный ядерных генов (PERC, бета-амилазы) для реконструкции молекулярно-филогенетических взаимоотношений видов *Elymus*.

## Заключение

А. В. Агафонов (Agafonov, 2004) и его сотрудники (Sachkova и др., 2003; Gerus, Agafonov, 2011; Kobozeva и др., 2011; 2012) рассматривают систему видов рода *Elymus* как сложный интрогрессивно-рекомбинационный комплекс в разной степени изолированных друг от друга природных рас. Если следовать терминологии, предложенной Р. В. Камелиным (Kamelin, 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). Такого рода исследование тем более актуально, потому что после происходящих в природе процессов межвидовой гибридизации в геномах растений происходит определенный цикл сложных преобразований геномов (Adams, Wendel, 2005; Comai, 2005). 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.

## References/Литература

- Adams K. L., Wendel J. F. Polyploidy and genome evolution in plants // *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, vol. 8, no. 2, pp. 135–141.
- Agafonov A. V. Intraspecific structure and reproductive relationships between *Elymus mutabilis* and *E. transbaicalensis* (Poaceae) in Southern Siberia from the viewpoint of taxonomical genetics // *Russian Journal of Genetics*, 2004, vol. 40, no. 11, pp. 1490–1501 [in Russian] (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).
- Agafonov A. V. Biosystematic study of complex *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* and the critical taxon *E. ircuitensis* (Triticeae: Poaceae) // *Plant Life of Asian Russia*, 2008, no. 2, pp. 20–32 [in Russian] (Агафонов А. В. Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* и критического таксона *E. ircuitensis* (Triticeae: Poaceae) // *Растительный мир Азиатской России*. 2008. № 2. С. 20–32).
- Agafonov A. V., Kobozeva E. V., Asbaganov S. V., Shmakov N. A. Current achievements and perspective view for construction of a phylogenetically oriented system of taxa in the genus *Elymus* (Poaceae: Triticeae) // *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia* (25–29 may 2015, Barnaul) Barnaul: Altai State University, 2015, pp. 314–322 [in Russian] (Агафонов А. В., Кобозева Е. В., Асбаганов С. В., Шмаков Н. А. 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).
- Antonov A. S. Experimental substantiation of some concepts of genosystematics: Dis. Dr. Biol. Sciences. Moscow: MSU, 1973, 297 p. [in Russian] (Антонов А. С. Экспериментальное обоснование некоторых концепций геносистематики: Дисс. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1973. 297 с.).
- Antonov A. S. Genosystematics: achievements, problems and outlook // *Biology Bulletin Reviews*, 1974, vol. 77, no. 2, pp. 31–47 [in Russian] (Антонов А. С. Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы // *Успехи современ. биологии*. 1974. Т. 77. № 2. С. 31–47).
- Antonov A. S. Plant genotypes systematics. Moscow: ИКС «Academkniga», 2006. 293 p. [in Russian] (Антонов А. С. Геносистематика растений. М.: Академкнига, 2006. 293 с.).
- Barkworth M. E. Taxonomy of the Triticeae: a historical perspective // *Hereditas*, 1992, vol. 116, suppl. 1, pp. 1–14.
- Baum B. R., Yen C., Yang J. L. Roegneria: its generic limits and justification for its recognition // *Can. J. Bot.*, 1991, vol. 69, pp. 282–294.
- Belozersky A. N., Spirin A. S. Nucleic acid composition and systematics. *Izvestiya Akad.*

- Nauk SSSR, Ser. Biol. – Bulletin of the USSR Academy of Sciences, Biol. Ser., 1960, no. 1. pp. 64–72 [in Russian] (Белозерский А. Н., Спириин А. С. Состав нуклеиновых кислот и систематика // Изв. АН СССР Сер. биол. 1960. №1. С. 64–72).
- 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.
- Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploid // Nature Reviews Genetics, 2005, vol. 6, no. 11, pp. 836–846.
- Dewey D. R. Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* × *Elymus juncea* // Bull. Torrey Club, 1967, vol. 94, pp. 388–395.
- Dewey D. R. Synthetic hybrids of *Hordeum bogdanii* with *Elymus canadensis* and *Sitanion hystrix* // Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, pp. 902–908.
- 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, pp. 209–279.
- Diamond J. M. Taxonomy by nucleotides // Nature, 1983, vol. 305, pp. 17–18.
- Gerus D. E., Agafonov A. V. Genetic diversity in natural *Elymus fibrosus* (Triticeae: Poaceae) populations assessed from endosperm storage proteins // Russian Journal of Genetics: Applied Research, 2011, vol. 15, no. 3, pp. 531–539 [in Russian] (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).
- Jensen K. B. Cytology and taxonomy of *Elymus kengii*, *E. grandiglumis*, *E. alatavicus* and *E. batalinii* (Triticeae: Poaceae) // Genome, 1990, vol. 33, pp. 668–673.
- Jensen K. B., Chen S. L. An overview: Systematic relationships of *Elymus* and *Roegneria* (Poaceae) // Hereditas, 1992, pp. 127–132.
- Kamelin R. V. The peculiarities in flowering plants speciation // Trudy Zoologicheskogo instituta RAN – Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 2009, suppl. 1, pp. 141–149 [in Russian] (Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. Зоологического института РАН. Приложение 1. 2009. С. 141–149).
- Kim N. S., Fedak G., Han F., Cao W. Cytogenetic analyses of intergeneric hybrids between barley and nine species of *Elymus* // Genome, 2008, vol. 51, no. 11, pp. 897–904.
- Kobozeva E. V. Species specificity and taxonomic relationships of StY-genomic group species of the genus *Elymus* L. of Asian Russia // Cand. biol. sci. diss. thesis. Novosibirsk: Central-Siberian Botanical Garden, 2014, 227 p. [in Russian] (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.).
- Kobozeva E. V., Gerus D. E., Ovchinnikova S. V., Agafonov A. V. Taxonomic relationships between StY-genome species *Elymus ciliaris* and *E. amurensis* (Poaceae) // Turczaninowia, 2011, vol. 14, no. 3, pp. 35–44. [in Russian] (Кобозева Е. В., Герус Д. Е., Овчинникова С. В., Агафонов А. В. Таксономические взаимоотношения между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. amurensis* (Poaceae) // Turczaninowia. 2011. Т. 14. № 3. С. 35–44).
- Kobozeva E. V., Ovchinnikova S. V., Agafonov A. V. Variation and taxonomic relationships between StY-genome species *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) // Plant Life of Asian Russia, 2012, vol. 10, no. 2, pp. 87–93 [in Russian] (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. Т. 10. № 2. С. 87–93).
- Kole C. (ed.). Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Legume Crops and Forages // Springer. Berlin, 2011, 321 p.
- 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, pp. 411–420.
- Löve A. Conspectus of the Triticeae // Feddes Rep, 1984, vol. 95, pp. 425–521.
- 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, pp. 757–768.
- Mason-Gamer R. J. Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (Poaceae) al-

- lopolyploids reveals multiple levels of reticulation // *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 11, e78449.
- Mayr E. Principles of Systematic Zoology. Moscow: «Mir», 1971, 454 p. [in Russian] (Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.).
- 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, pp. 391–400.
- Pagel M. Irifening the historical patterns of biological evolution // *Nature*, 1999, vol. 401, pp. 877–884.
- Probatova N. S. Chromosome numbers in Poaceae and their significance for taxonomy, phylogeny and phytogeography (on the example of the Russian Far East). *Komarovskie Chteniya – Readings Komarovsky, Vladivostok*, 2007, vol. 55, pp. 9–103 [in Russian] (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).
- Rodionov A. V. Polyploidy and interspecies hybridization in the evolution of the flowering plants // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2013, vol. 17, no. 4/2, pp. 916–929 [in Russian] (Родионов А. В. Межвидовая гибридизация и полиплоидия в эволюции растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, №4/2. С. 916–929).
- Savchukova E. P., Bailey L. G., Baum B. R., Agafonov A. V. Differentiation of the StHY-genomic *Elymus dahuricus* complex (Triticeae: Poaceae), revealed with the use of SDS-electrophoresis of storage seed proteins and the AFLP analysis // *Contemporary problems of ecology*, 2003, no 1, pp. 33–42 [in Russian] (Савчукова Е. П., Бэйли Л. Г., Баум Б. Р., Агафонов А. В. Дифференциация StHY-геномного комплекса видов, близких к *Elymus dahuricus* Turcz. ex Grizeb. (Triticeae: Poaceae), выявляемая с помощью SDS-электрофореза запасных белков семян и AFLP-анализа // Сибирский экологический журнал. 2003. №1. С. 33–42).
- Sun G. L., Salomon B. Molecular evolution and origin of the tetraploid *Elymus* species // *Breed. Sci.*, 2009, vol. 59, no. 5, pp. 487–491.
- 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, no. 8, pp. 655–665.
- Svitashev 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, no. 1, pp. 120–128.
- 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, vol. 86, no. 2–3, pp. 288–294.
- Tsvelev N. N. Zlaki SSSR – Grasses of the USSR. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 788 p. [in Russian] (Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.).
- Tsvelev N. N. On the genus *Elymus* L. (Poaceae) in Russia. *Bot. zhurn. – Journ. Bot.*, 2008, vol. 93, no. 10, pp. 1587–1596 [in Russian] (Цвелев Н. Н. О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 10. С. 1587–1596).
- Tsvelev N. N., Probatova N. S. The genera *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski and *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) in the flora of Russia / V. L. Komarov Memorial Lectures. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010, iss. 57, pp. 5–102 [in Russian]. (Цвелёв 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: Дальнаука, 2010. Вып. 57. С. 5–102).
- 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, pp. 29–34.
- Yang C. R., Zhang H. Q., Zhao F. Q., Liu X. Y., Fan X., Sha L. N., Kang H. Y., Yen C., Yang J. L. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China // *Canadian Journal of Botany*, 1990, vol. 68, pp. 1894–1897.
- Yen C., Yang J. L., Yen Y. et al. Modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae) // *Acta Phytotaxon. Sin.*, 2005, vol. 43, pp. 82–93.
- Zhou K. et al. Genome constitutions and genetic relationship of *Elymus* species from China // 7 International Triticeae Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013): book of abstr. [S.l.], 2013, pp. 50.