

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК: 581.169:582.542.1

А.В. Агафонов, Е.В. Кобозева, С.В. Асбаганов, Н.А. Шмаков
A.V. Agafonov, E.V. Kobozeva, S.V. Asbaganov, N.A. Shmakov

СОВРЕМЕННЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ В ПОСТРОЕНИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИ ОРИЕНТИРОВАННОЙ СИСТЕМЫ ТАКСОНОВ РОДА *ELYMUS* (POACEAE: TRITICEAE)

CURRENT ACHIEVEMENTS AND PERSPECTIVE VIEW FOR CONSTRUCTION OF A PHYLOGENETICALLY ORIENTED SYSTEM OF TAXA IN THE GENUS *ELYMUS* (POACEAE: TRITICEAE)

Род *Elymus* – самый крупный род трибы *Triticeae* (Poaceae) и содержит относительно короткоживущие, самоопыляющиеся и исключительно амфилоидные виды многолетних трав. Геномная конституция видов рода образована базисными гапломами (St, H, Y, P и W) в разных комбинациях, но объединяющим все виды является наличие гаплома St. В мировой литературе все большее распространение получает модель, в которой род *Elymus* подразделяют на совокупность самостоятельных родов с идентичной или близкой геномной конституцией: *Elymus* (StStHH-геном), *Roegneria* (StStYY-геном), *Campeiostrachys* (StStHHYY-геном), *Kengyia* (StStYYPP-геном), *Anthosachne* (StStYYWW-геном). В пределах Российской территории род подразделен на четыре секции: *Turczaninovia* (4 вида), *Goulardia* (42 вида), *Elymus* (6 видов) и *Clinelymopsis* (1 вид). Эта система сохраняет целостность рода, но состав двух секций построен без учета геномной конституции видов, которая составляет основу современной классификации трибы *Triticeae*. Становится очевидным, что предстоит глубокая ревизия рода, от общего видового состава до внутренней структуры внутривидовых таксонов. В работе показана необходимость идентификации геномной конституции при создании таксономической модели рода, а также с помощью молекулярных маркеров подтвержден видовой ранг камчатского эндемика *E. kameczadalarum*, имеющего гапломную формулу StH. Кроме того, для создания адекватной модели необходимо продолжить поиск живого материала видов, которые известны только по единичным гербарным образцам.

Род *Elymus* L. (Пырейник) – самый крупный род трибы *Triticeae* Dumort. семейства Poaceae Barnhart, объединяющий относительно короткоживущие, самоопыляющиеся и исключительно амфилоидные виды многолетних трав. По современным оценкам род *Elymus* насчитывает от 150 (Löve, 1984; Barkworth, 2007) до 200 (Цвелев, 1991) таксонов видового ранга, что в несколько раз больше, чем во втором по величине роде трибы *Hordeum* L. Виды рода *Elymus* широко распространены в мире, встречаясь в зонах от Арктики и умеренного пояса до субтропиков, но основным центром разнообразия является Центральная Азия, где произрастает не менее половины всех известных видов этого рода (Lu, 1994). Основной формой размножения является гамоспермия с преимущественным самоопылением (автогамия). Автогамия обеспечивается тремя основными факторами: большим количеством пыльцы, которая созревает одновременно с женскими гаметофитами, отсутствием генетических систем самонесовместимости и амфилоидной природой генома всех видов рода.

Геномная конституция видов рода образована базисными гагломами, привнесенными от предковых таксонов – St, H, Y, P и W в разных комбинациях, но объединяющим все виды является обязательное наличие гаглома St. Основы геномной системы классификации были заложены исключительно цитогенетическими методами (Dewey, 1984). За последние 20 лет были отработаны методы молекулярно-генетической идентификации геномной конституции видов, и в настоящее время формирование объема и состава родов в трибе *Triticeae* проходит с обязательным учетом их гагломного состава. Как следствие, все большее распространение в мировой литературе получает система, в которой род *Elymus* подразделяют на совокупность самостоятельных родов с идентичной или близкой геномной конституцией: *Elymus* L. (StStHH-геном), *Roegneria* C. Koch (StStYY-геном), *Campeiostrachys* Drobov (StStHHYY-геном), *Kengyia* C. Yen & J. L. Yang (StStYYPP-геном), *Anthosachne* Steud. (StStYYWW-геном) (<http://herbarium.usu.edu/Triticeae/genomes.htm>). Здесь необхо-

димо признать, что геномные исследования в РФ не проводились ни в цитогенетическом, ни в молекулярном аспектах. Поэтому данные о геномной конституции получены только для тех видов, ареалы которых выходят за территорию РФ.

В пределах Российской территории род *Elymus* подразделен на четыре секции: *Turczaninovia* (Nevski) Tzvelev (4 вида), *Goulardia* (Husn.) Tzvelev (42 вида), *Elymus* (6 видов), *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvelev (1 вид). Эта система сохраняет целостность рода, но секционный состав построен без учета геномной конституции видов, которая составляет основу всех современных обработок трибы *Triticeae*. Это касается секций *Goulardia* и *Elymus*, в которых смешаны виды с разными цитогенетически установленными геномными формулами. Таким образом, в России приоритет отдается традиционным принципам, в основе которых лежат интуитивно-морфологический и частично эколого-географический критерии (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). В таблице приведены данные о видах рода на территории РФ с указанием их уровней изученности. В списке отсутствует *E. panormitanus* (Parl.) Tzvelev, указываемый для п-ва Крым, возвращенного в состав РФ. Из приведенной таблицы отчетливо следует, что наименее изученными остаются бореальные StH-геномные виды – эндемики РФ. Но по данным ресурса The Plant List (A working list of all plant species, <http://www.theplantlist.org>) среди признанных видов присутствуют не только многократно подтвержденные, но и весьма проблемные, такие как *E. ircuitensis* Peschkova, *E. magadanensis* Khokhr., *E. versicolor* Khokhr., *E. woroschilowii* Prob. и *E. zejensis* Prob. В то же время, хорошо изученные обособленные виды *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev и *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev принимаются за синонимы других видов.

Таблица

Виды *Elymus*, предлагаемые к признанию на территории РФ и уровни их методической проработки.

Вид и нумерация согласно Н.Н. Цвелеву, Н.С. Пробатовой (2010)	Видовой материал и методы исследования					Примечание
	Гапломная формула*	Изучение в культуре	Генетические маркеры	Достоверный гербарный материал	Одиночные гербарные образцы	
Секция <i>Turczaninovia</i>						
1. <i>E. dahuricus</i>	StHY (цит., мол.)	+	+	+		
2. <i>E. franchetii</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
3. <i>E. woroschilowii</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
4. <i>E. excelsus</i>		+	+	+		syn. <i>E. dahuricus</i> s.l. [1]
Секция <i>Goulardia</i>						
5. <i>E. fedtschenkoi</i>	StY (цит.)	+	+	+		
6. <i>E. nevskii</i>	StY (цит.)	+	+	+		(#) ошибочно
7. <i>E. gmelinii</i>	StY (цит.)	+	+	+		
8. <i>E. mutabilis</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
9. <i>E. barbulatus</i>	–				+	(#) unresolved name
10. <i>E. transbaicalensis</i>	StH (морф.)	+	+	+		(#) ошибочно; [2,3]
11. <i>E. komarovii</i>	StH (морф.)	+		+		(#) ошибочно; [4]
12. <i>E. prokudinii</i>	–				+	Европейская часть РФ
13. <i>E. viridiglumis</i>	StH (морф.)	+			+	(#) ошибочно; syn. <i>E. mutabilis</i> [3]
14. <i>E. uralensis</i>	–				+	Неясный ранг
15. <i>E. karakabinicus</i>	–				+	Неясный ранг
16. <i>E. buschianus</i>	–				+	Европ. часть РФ
17. <i>E. troctolepis</i>	–				+	Европ. часть РФ

Окончание таблицы

18. <i>E. pendulinus</i>	StY (цит., мол.)	+	+	+		
19. <i>E. brachypodioides</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. pendulinus</i> ; [5]
20. <i>E. vernicosus</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. pendulinus</i> ; [5]
21. <i>E. ciliaris</i>	StY (цит., мол.)	+	+	+		
22. <i>E. amurensis</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. ciliaris</i> ; [6]
23. <i>E. kamoji</i>	StHY (цит.)				+	Редко-заносный
24. <i>E. tsukushiensis</i>	StHY (цит.)				+	Редко-заносный
25. <i>E. caninus</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
26. <i>E. trachycaulus</i>	StH (цит., мол.)	+	+	+		
27. <i>E. novae-angliae</i>		+	+	+		(#) syn. <i>E. trachycaulus</i> ; [7]
28. <i>E. kamezadalarum</i>	StH (морф., мол.)	+		+		(#) ошибочно; [8, 9]
29. <i>E. charkeviczii</i>	StH (морф.)	+				(#) ошибочно; [8]
30. <i>E. lenensis</i>	StH (морф.)				+	Неясный ранг
31. <i>E. versicolor</i>	–	–				Ошибочно [10]
32. <i>E. scandicus</i>	–	–	–	–	+	(#) unresolved name
33. <i>E. kronokensis</i>	StH (морф.)				+	(#) ошибочно;
34. <i>E. probatovae</i>	StH (морф.)	–			+	(#) unresolved name
35. <i>E. vassiljevii</i>	StH (морф.)	–			+	(#) syn. <i>E. sajanensis</i>
36. <i>E. hyperarcticus</i>	–				+	Неясный ранг
37. <i>E. sajanensis</i>	StH (морф.)	+		+		
38. <i>E. macrourus</i>	StH (морф.)	+		+		
39. <i>E. turuchanensis</i>	StH (морф.)	+			+	(#) syn. <i>E. macrourus</i> ; [11]
40. <i>E. jacutensis</i>	StH (морф.)	+		+		Неясный ранг [11]
41. <i>E. ircuitensis</i>	StH (морф.)	+		+		Сборный вид [11]
42. <i>E. zejensis</i>	–				+	Существование не подтверждено
43. <i>E. magadanensis</i>	–				+	Ошибочно [9]
44. <i>E. fibrosus</i>	StH (цит.)	+	+	+		
45. <i>E. subfibrosus</i>	StH (морф.)	+		+		(#) ошибочно
46. <i>E. amgensis</i>	–				+	(#) unresolved name
Секция 3. <i>Clinelymopsis</i>						
47. <i>E. caucasicus</i>	StY (цит., мол.)	–	+	–		Европ. часть РФ
Секция 4. <i>Elymus</i>						
48. <i>E. confusus</i>	StH (цит.)	+		+		
49. <i>E. peschkovae</i>	–				+	(#) unresolved name
50. <i>E. khokhrjakovii</i>	–				+	(#) unresolved name
51. <i>E. sibiricus</i>	StH (цит., мол.)	+	+			
52. <i>E. schrenkianus</i>	StHY (цит.)			+		
53. <i>E. pamiricus</i>	–				+	(#) syn. <i>E. schrenkianus</i>

[1] Agafonov et al., 2001; [2] Агафонов и др., 2002; [3] Агафонов, 2004; [4] Герус, Агафонов, 2007; [5] Кобозева и др., 2012; [6] Кобозева и др., 2011; [7] Агафонов, Агафопова, 1992; [8] Агафонов, Герус, 2008; [9] Шмаков и др., 2014; [10] Лысенко, 2010; [11] Агафонов, 2008.

*Гапломная формула (геномная конституция) определена цитогенетическим (цит.), молекулярно-генетическим (мол.) или морфологическим методом (морф.). Цитогенетический метод является исторически приоритетным. Молекулярно-генетический применяется в последние годы и также оценивается, как достоверный (Baum et al., 2003). Морфологический метод применен нами, носит ориентировочный характер и не является окончательным. (#) Данные электронного ресурса The Plant List <http://www.theplantlist.org>.

Закономерно, что на заре классификации систематикам хотелось создать некий «каталог растений» в основу которого положено древо диагностических ключей по принципу «теза-антитеза». Этот принцип до настоящего времени используется в систематике разных семейств с большим или меньшим успехом. Для рода *Elymus* этот подход оказался гораздо менее успешным. Известно, что у представителей рода крайне ограничен набор признаков, позволяющих различать отдельные виды. Можно назвать пять-семь основных и не более десяти более мелких признаков, которые в разных сочетаниях применяются для разграничения видов: длина остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ), разные типы трихом на НЦЧ и листовых пластинках (ЛП), форма колосковых чешуй (КЧ) и соотношение длин КЧ/НЦЧ, число колосков на уступе стержня колоса. Но главный парадокс заключается в том, что у большинства видов рода (т.е. среди совокупности близкородственных особей, которые образуют виды, отвечающие современным представлениям), обнаруживаются особи с разной длиной остей НЦЧ и разными типами трихом НЦЧ и ЛП. В действительности, это прямое следствие закона гомологических рядов, который был сформулирован Н.И. Вавиловым именно при анализе дикорастущих злаков. Этот закон ставит под сомнение успешность построения таксономической системы рода на основе ярких морфологических маркеров.

Другими словами, в современной системе рода не предусмотрена функция для поиска, учета и доказательства вариабельности, которая существует в популяциях самоопыляющихся видов с семенным размножением – моногенного или полигенного контроля диагностических признаков, множественного аллелизма, микроэволюционных процессов, связанных с такими случайными событиями, как спонтанный мутагенез и явления межвидовой интрогрессии. С учетом факторов внешней среды, которые не только обеспечивают устойчивость видов в разных частях ареала через естественный отбор, но и напрямую модифицируют многие количественные признаки, становится крайне затруднительным построение определителя видов на основе дихотомических ключей исключительно морфологических признаков. Тем не менее, других путей для создания определителей растений пока не отработано.

Если посмотреть на карты ареалов любого вида *Elymus* в пределах Евразии, то часто возникает закономерный вопрос: где кончается один вид и начинается другой? К примеру, может ли *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev, описанный из центра Камчатки, в том же неизменном виде появиться и существовать в Западной Сибири? С учетом эколого-географического критерия намного важнее понять, чем генетически отличается *E. macrourus* (Turcz.) Tzvelev из Магаданской области от одноименного с п-ва Таймыр? На наш взгляд, это более трудный, но правильный путь, чем признание *E. turuchanensis* (Reverd.) Czerep., как самостоятельного, только потому, что он имеет волосистые сверху ЛП в отличие от *E. macrourus* с голыми ЛП. Еще один пример. Известно, что в разных частях аралов общепризнанных видов *E. caninus* (L.) L. и *E. mutabilis* (Drobov) Tzvelev с определенной частотой обнаруживаются особи и микропопуляции с заметными отклонениями в морфологических характеристиках, в том числе по диагностическим признакам. Чтобы избежать ошибочного включения таких образцов в таксономическую модель, необходимо проводить доказательный поиск причин появления конкретных отклонений. Аналогичные вопросы, относящиеся к большинству видов рода, можно с большей или меньшей достоверностью решать только при комплексном методологическом подходе.

Ранее нами был высказан ряд критических замечаний и предложений в отношении принципов классификации в роде *Elymus* и его видового состава (Агафонов, 2009). Тем не менее, список вновь описанных сомнительных видов с того времени только увеличился. Для изучения видов *Elymus* наряду с традиционными нами применялся критерий скрещиваемости биотипов, который прояснил многие особенности репродуктивных барьеров внутри и между видами. Использование всех применяемых нами критериев в комплексе и идентификации генотипов с помощью полиморфных белковых и ISSR-маркеров позволило существенно расширить представления о пределах изменчивости многих видов. (Агафонов, 2011; Кобозева и др., 2015). В итоге ряд ранее описанных видов вполне обоснованно следует переводить в ранг подвидов или разновидностей.

Благодаря развитию цитогенетических и молекулярных технологий и репродуктивной биологии в настоящее время стала очевидной необходимость объединения современных достижений смежных направлений для формирования новых принципов для построения филогенетически ориентированной системы таксонов рода *Elymus*. Вместе с тем, использование данных, основанных на секвенировании выборочных генов (как моно-, так и поликопийных) далеко не всегда проясняет сложные микроэволюционные преобразования внутри видов или взаимоотношения между филогенетически близкими видами рода (Hu et al., 2013), а иногда приводит к противоречивым и даже к весьма сомнительным выводам (Yan et al., 2014). Даже

при использовании новейших методов секвенирования исследователи часто получают только уточнение макроэволюционных взаимоотношений между крупными эволюционными ветвями, связанных с эволюцией базисных геномов (Mason-Gamer, 2013; Mason-Gamer et al., 2010). То есть, метод секвенирования выборочных генов пока не в полной мере используется для решения вопросов филогении внутри близкородственных видовых групп. При этом, главной причиной противоречий чаще всего авторы называют «сетчатую эволюцию» в процессе видообразования, включающую периодическую гибридизацию и взаимную интрогрессию.

Как одну из первоочередных задач необходимо инициировать исследования геномной конституции и специфичности у видов рода с территории РФ. Результаты этих исследований будут существенно влиять на адекватность таксономической модели рода. Нами было проведено изучение геномной конституции эндемичного камчатского вида *E. kamczadalarum*. На основе адаптированного метода подготовки амплифицированных фрагментов ДНК путем клонирования в Т-вектор по методу Сэнгера были секвенированы последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1–5.8S–ITS2 ядерных генов рибосомной ДНК и участка с девятого по четырнадцатый экзоны последовательности гена *waxy* гранул-связанной синтазы крахмала I (GBSSI). Было выделено 6 копий фрагмента ITS1–ITS2 и 10 копий гена *waxy*.

Последовательности соответствующих фрагментов ДНК отдаленного вида *Secale cereale* и видов *Hordeum jubatum* (донор гаплота Н) и *Pseudoroegneria spicata* (донор гаплота St), аннотированные в базе данных NCBI Nucleotide (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>), использовались в качестве реперных. Для выравнивания анализируемых последовательностей ITS1–ITS2 использовали программу ClustAlW (<http://www.genome.jp/tools/clustalw>). После проведения выравнивания воспользовались онлайн-сервисом TestModel для установления наиболее достоверной модели нуклеотидных замен. Согласно результатам статистического теста Акаике для последовательностей ITS такой моделью оказалась General Time Reversible + Gamma, с параметром гамма-распределения $\alpha=0,59587$; для последовательностей гена *waxy* наиболее достоверной оказалась модель Хасегава-Кишино-Яно плюс Gamma с параметром гамма-распределения $\alpha = 0,35786$. С учётом выбранных моделей нуклеотидных замен построили филогенетические деревья анализируемых последовательностей в программе PhyML. При этом был использован bootstrap-тест с повторённостью 100. Полученное для последовательностей ITS дерево, визуализированное при помощи программы Archaeopteryx 0.970 (Han, Zmasek, 2009), представлено на рисунке 1.

Из приведенной дендрограммы следует, что выделенные копии последовательностей ITS1–ITS2 *E. kamczadalarum* с большой вероятностью принадлежат St гаплоту, что не является удивительным, поскольку все виды рода *Elymus* обладают этим гаплотом. Копий, соответствующих Н-гаплоту (верхняя ветвь дерева), идентифицировано не было.

Построенное по последовательностям гена *waxy* филогенетическое дерево представлено на рисунке 2. Среди копий гена *waxy*, поддавшихся адекватному выравниванию у *E. kamczadalarum* и уложившихся в дендрограмму, не было обнаружено маркеров гаплота St. Вместе с тем, с высокой вероятностью выявляются два маркера гаплота Н. Отсюда можно сделать вывод, что эндемичный вид *E. kamczadalarum* обладает геномной конституцией StStНН. К сожалению, в базе данных NCBI отсутствует информация о местах сбора образцов реперных видов. Тем не менее, попадание образцов *E. kamczadalarum* в кластер с североамериканскими видами *E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinnars и *E. canadensis* L. можно расценивать неслучайным, поскольку флора Камчатки филогенетически связана с континентальной североамериканской. В целом, ген GBSSI, имеющий значительно меньшее число копий в геноме злаков, является более адекватным для установления геномной конституции у видов рода *Elymus*.

Становится очевидным, что необходима глубокая ревизия рода, от общего видового состава до внутренней структуры подродовых таксонов. В новой системе должны быть отражены не только традиционные подходы (морфологический и эколого-географический), но и данные цитогенетики и молекулярных технологий. При построении системы нельзя не учитывать филогенетический аспект, который в первую очередь проявляется в различиях геномной конституции. Эти данные накоплены на основе применения цитогенетических и молекулярных методов и находят свое подтверждение в большом потоке публикаций. В настоящее время можно построить таксономическую модель рода *Elymus* на основе одной из трех концепций.

1) Признать разделение рода *Elymus* на самостоятельные рода в соответствии с гапломным составом – род *Campeiostrachys* с StHY-геномными (Baum et al., 2011), род *Roegneria* с StY-геномными (Baum et al., 1991) и род *Elymus* с StH-геномными таксонами; 2) Принять точку зрения шведских ботаников В. Salomon и R. von Bothmer (<http://www.slu.se/en/departments/plant-breeding/about/agriculture/biodiversity/elymus/taxonomy>) о необходимости выделения двух подродов – *Elymus* (StH-геномные виды) и *Roegneria* (StY-ге-

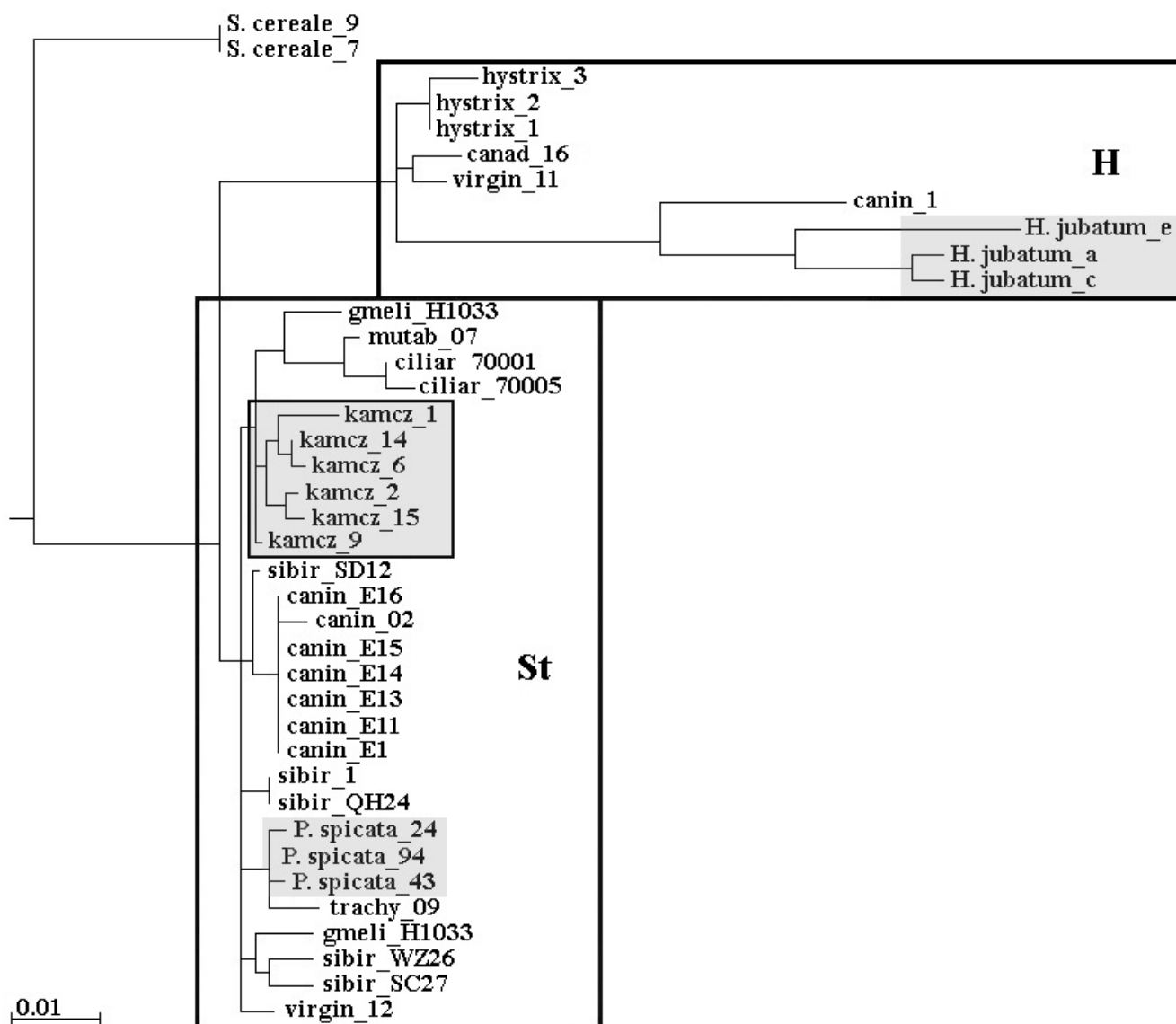


Рис 1. Филогенетическое дерево с включением *E. kamczadalarum*, установленное по последовательностям ITS1-5,8S-ITS2.

номные и StHY-геномные). Кроме геномного критерия, этот вариант учитывает морфологическое сходство между StY- и StHY-геномными видами и в первую очередь по признаку формы верхних цветковых чешуй (Salomon, Lu, 1992). В ряде случаев StHY-геномные виды трудно отличимы от некоторых StY-геномных, в то время как 11 видов предлагаемого StHY-геномного рода *Campeiostrachys* в значительной мере различаются между собой морфологически; 3) Разделить единый род *Elymus* на три подрода в соответствии с геномной конституцией, которая отражает основные этапы эволюционной дифференциации: *Elymus* subgenus *Elymus* (StStHH-геном), *Elymus* subgenus *Roegneria* (StStYY-геном, $2n = 4x = 28$) и *Elymus* subgenus *Campeiostrachys* (StStHHYY-геном). При этом сохраняется целостность рода, подкреплённая морфологическим критерием, и находит свое отражение геномная система классификации, а общим для всех представителей является St-геном, привнесённый дикими предками рода *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve. За пределами РФ отмечены гексаплоидные таксоны ($2n = 6x = 42$) с гаплотипными формулами StStH, StHH, StStY (<http://herbarium.usu.edu/Triticeae/genomes.htm>), которые также могут быть включены в состав подродов *Elymus* и *Roegneria*, соответственно.

Одной из главных задач при любой внутривидовой модели должна стать программа по определению геномной конституции тех эндемичных для России видов, для которых эти данные недостаточны или отсутствуют. Все необходимые методики уже отработаны. Состав секций тоже должен быть пересмотрен. Новые секции должны быть сформированы на основе комплексных данных о филогенетических отношениях, в том

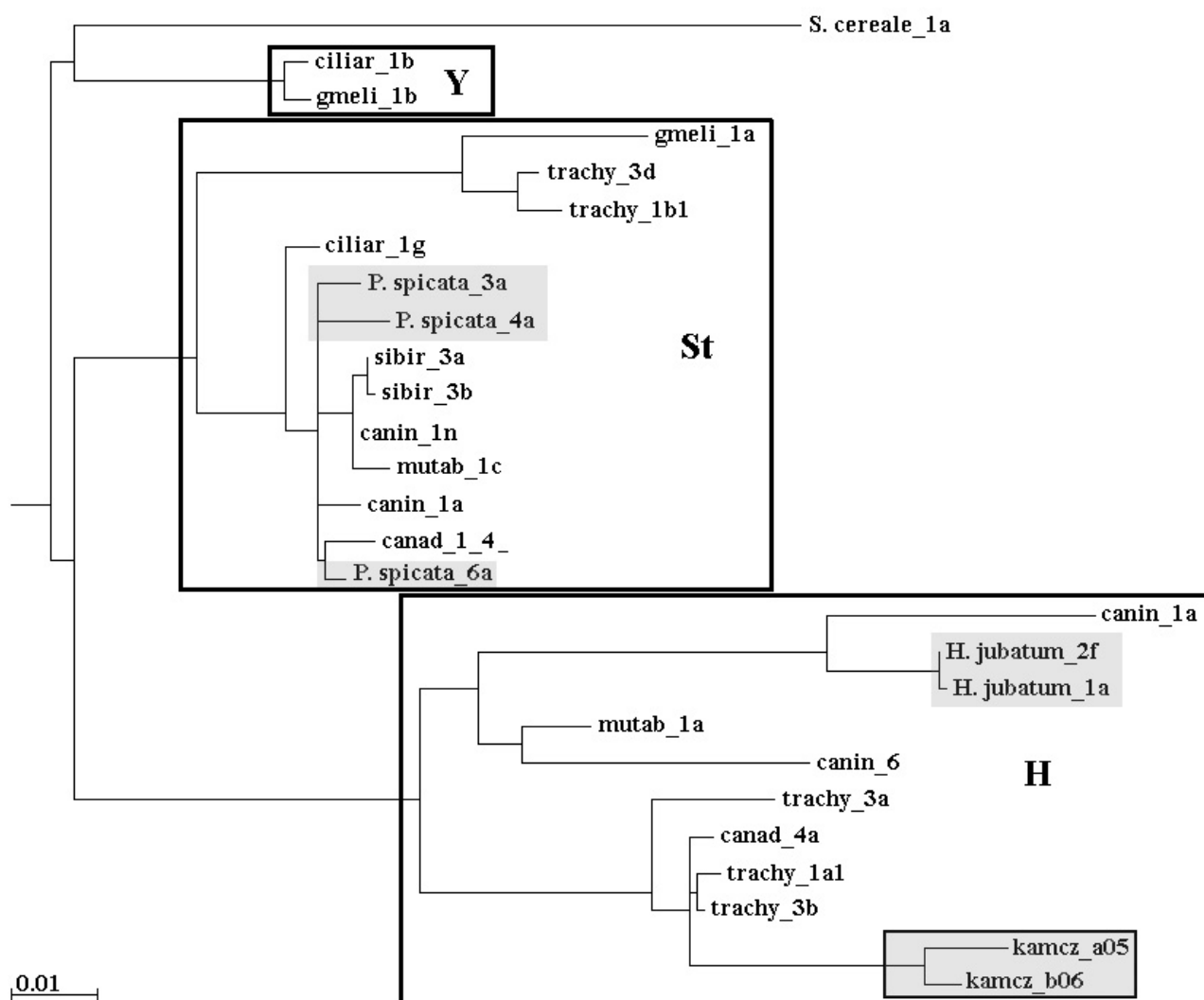


Рис. 2. Филогенетическое древо с включением *E. kamczadalarum*, установленное по последовательностям гена GBSSI *waхu*.

числе показателей скрещиваемости, т.е. на основе усовершенствованных моделей рекомбинационных и интрогрессивных генпулов РГП–ИГП (Agafonov, Salomon, 2002).

Одновременно необходимо продолжить поиск живого материала тех видов рода на территории России, которые известны только по отдельным гербарным образцам, т.е. существование которых подпадает под категории 0 или 1 статуса редких и исчезающих видов растений России и (или) охранных статусов Красной книги Международного союза охраны природы. Дальнейшие исследования таких видов должны проводиться в условиях культуры с использованием методов экспериментальной биосистематики и молекулярной генетики.

ЛИТЕРАТУРА

- 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.
- Агафонов А.В.** Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus* – *E. jacutensis* и критического таксона *E. irtutensis* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 2. – С. 20–32.
- Агафонов А.В.** Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus caninus* (Triticeae: Poaceae) по данным скрещиваемости и оценки наследования некоторых морфологических признаков, используемых в таксономии // Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН), 2011. – № 2 (8). – С. 61–70.

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 // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал, 2009. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 7–16. <http://journal.csbg.ru>

Агафонов А.В., Агафонова О.В. Моногенное наследование некоторых морфологических признаков у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachycaulus*), имеющих диагностическое значение в систематике // Сиб. биол. журн., 1992. – Вып. 3. – С. 3–6.

Агафонов А.В., Илюшко М.В., Саломон Б., Диас О., фон Ботмер Р. Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (Poaceae) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alakanus* s. l. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам I междунар. науч.-практ. конф. (26–28 ноября 2002 г., Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2002. – С. 83–95.

Агафонов А.В., Герус Д.Е. Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Prob. s.l. (*Triticeae*: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики // Растительный мир Азиатской России, 2008. – № 1. – С. 58–70.

Герус Д.Е., Агафонов А.В. Белки эндосперма — маркеры межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* (*Triticeae*: Poaceae) Восточного Саяна // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал, 2007. – Т. 2, вып. 2. – С. 33–42. <http://journal.csbg.ru>

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. Вып. 3. – С. 35–44.

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.

Кобозева Е.В., Олонова М.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В. Полиморфизм и специфичность StY-геномных видов *Elymus gmelinii* и *E. pendulinus* на территории Азиатской части России, выявляемые с помощью классических методов систематики и молекулярной генетики // Растительный мир Азиатской России, 2015. – № 2 (18) – С. 32–38.

Лысенко Д.С. О родах × *Elyleymus* и × *Elymotrigia* (Poaceae) в Магаданской области // Бот. журн., 2010. – Т. 95. № 12. – С. 1763–1764.

Цвелев Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн., 1991. – Т. 76. № 5. – С. 669–676.

Цвелев Н.Н. О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Бот. журн., 2008. – Т. 93. № 10. – С. 1587–1596.

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: Дальнаука, 2010. – Вып. 57. – С. 5–102.

Шмаков Н.А., Афонников Д.А., Белавин П.А., Агафонов А.В. Эффективность использования генов *VMY2*, *WAXU* 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.

Agafonov A.V., Salomon B. Gene pools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // *Triticeae* IV (Ed. Hernández P. et al.). Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain, 2002. – P. 37–41.

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.

Barkworth M.E., Cambell J.J.N., Salomon B. *Elymus* L. In: Flora of North America (Eds. Barkworth M.E. et al.). New York & Oxford: Oxford University Press, 2007. – Vol. 24. – P. 288–343.

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.

Baum B.R., Bailey G.L., 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 haplotypes // *Can. J. Bot.*, 2003. – Vol. 81. – P. 1091–1103.

Baum B.R., Yang J.-L., Yen C., Agafonov A.V. A taxonomic revision of the genus *Campeiostrachys* Drobov // *J. Syst. Evol.*, 2011. – Vol. 49. No. 2. – P. 146–159.

Dewey D.R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // Gene manipulation in plant improvement (Ed. Gustafson J. P.). N. Y., Plenum Publ. Corp., 1984. – P. 209–279.

Han M.V., Zmasek C.M. phyloXML: XML for evolutionary biology and comparative genomics // *BMC Bioinformatics*, 2009. – Vol. 10. – P. 356.

Hu Q., Yan C., Sun G. Phylogenetic analysis revealed reticulate evolution of allotetraploid *Elymus ciliaris* // *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2013. – V. 69, No. 3. – P. 805–813.

Löve Á. *Conspectus of the Triticeae* // *Feddes Repert.*, 1984. – Vol. 95. – P. 425–521.

Lu B.-R. The genus *Elymus* in Asia. Taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships // Proc. 2nd Int. *Triticeae* Symp. (Eds Wang R. R.-C., Jensen K.B. and Jaussi C.), Logan, Utah, USA, 1994. – P. 219–233.

Mason-Gamer R.J. Phylogeny of a Genomically Diverse Group of *Elymus* (Poaceae) Allopolyploids Reveals Multiple Levels of Reticulation, 2013. PLoS ONE8(11): e78449. doi: 10.1371/journal.pone.0078449.

Mason-Gamer R. J., Burns M. M., Naum M. Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* allotetraploids: analysis of three nuclear genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010. – Vol. 54. – P. 10–22.

Salomon B., Lu B.-R. Genomic groups, morphology and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae, Triticeae) // *Plant Systematics a. Evolution*. – 1992. – Vol. 180, No. 1. – P. 1–13.

Yan C., Hu Q., Sun G. Nuclear and chloroplast DNA phylogeny reveals complex evolutionary history of *Elymus pendulinus* // *Genome*, 2014. – Vol. 57, No. 2. – P. 97–109.

SUMMARY

The genus *Elymus* is the largest in the tribe *Triticeae* (Poaceae) and includes perennial allopolyploid species only. Genome constitution of species is formed by basic haplomes (St, H, Y, P and W) in different combinations. The St haplome was found in all species of *Elymus*. In the part of world data a model of the genus is recognized in which the genus *Elymus* subdivide into independent genera with identical or close genome constitution: *Elymus* (StStHH-genome), *Roegneria* (StStYY), *Campeiostrachys* (StStHHYY), *Kengyia* (StStYYPP), and *Anthosachne* (StStYYWW). Within the Russian territory the genus is subdivided into four sections: *Turczaninovia* (4 species), *Goulardia* (42 sp.), *Elymus* (6 sp.) and *Clinelymopsis* (1 sp.). This model saves integrity of the genus, but composition of two sections is drawn without taking into account genome constitution which makes a basis of modern classification in the tribe *Triticeae*. Becomes obvious, deep reform of the genus, from the general species composition to internal structure of intrageneric taxa, is coming. In this paper necessity of genome constitution identification in *Elymus* taxa is shown, and also the species rank of *E. kamezadalarum* having haplome formula StH is confirmed by means of molecular markers. It is needed to continue search living material of species which are known on singular herbaria specimens only for creation of appropriate taxonomic model in the genus.