





doi 10.18699/vjgb-26-60

## Дифференциация субгеномов среди StY-геномных видов рода *Elymus* (Triticeae, Poaceae) с территории России по данным секвенирования ядерного гена *GBSS1* (*waxy*)

А.В. Агафонов , Е.В. Шабанова (Кобозева) <sup>1</sup>, А.А. Бондарь <sup>2</sup>, О.В. Дорогина <sup>1</sup><sup>1</sup> Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия<sup>2</sup> Институт химической биологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия agalex@mail.ru

**Аннотация.** По последним данным, на территории России распространены 55 видов рода *Elymus*, которые являются носителями трех субгеномных комбинаций: StH, StY и StHY. Среди них StY-геномная группа насчитывает всего 10 видов с разной степенью изученности эволюционных связей. Предковые таксоны рода *Pseudoroegneria* были донорами субгенома St для всех современных видов рода *Elymus*. StY-геномная группа видов обладает дополнительным субгеномом Y с неизвестным происхождением, который по некоторым сведениям близок к субгеному St. Нами изучены филогенетические взаимоотношения между StY-геномными видами с территории России, пятью видами рода *Pseudoroegneria* и пятью видами рода *Hordeum* из Генбанка NCBI путем сравнения нуклеотидных последовательностей ядерного гена *GBSS1* с 9-го по 14-й экзон. Проведен анализ участков более консервативных экзонов в сравнении с интронами, которые не кодируют аминокислотные последовательности фермента. Все варианты гена из субгеномов St у изученных видов подразделяются на три кластера сообразно трем маркерным группам нуклеотидных последовательностей клонов рода *Pseudoroegneria*: центральноазиатской (St<sub>1</sub>) с реперным видом *P. strigosa*, североамериканской (St<sub>2</sub>) с маркирующим видом *P. spicata* и ближневосточной (St<sub>3</sub>) с двумя видами – *P. tauri* и *P. libanotica*, к которым тяготеет восточноевропейский вид *P. stipifolia*. Ни у одного из изученных видов субгеном H, имеющий происхождение от предковых таксонов рода *Hordeum* (*Critesion*), не обнаружен. Что касается Y-субгенома в варианте «интроны», то в целом этот кластер менее дифференцирован, чем в варианте «экзоны». Данный факт противоречит сложившимся представлениям о большей консервативности геновых участков, ответственных за синтез ферментных молекул. Среди наиболее примечательных характеристик в сравнении нуклеотидных последовательностей следует отметить наличие особой дальневосточной расы *E. gmelinii* с последовательностями St<sub>3</sub> вместо St<sub>1</sub> и расположение последовательностей всех клонов северо-казахстанского образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935 в кластере St<sub>2</sub> вместо St<sub>3</sub>.

**Ключевые слова:** молекулярные маркеры; филогения; субгеном; таксономия; *Elymus*; *Pseudoroegneria*

**Для цитирования:** Агафонов А.В., Шабанова (Кобозева) Е.В., Бондарь А.А., Дорогина О.В. Дифференциация субгеномов среди StY-геномных видов рода *Elymus* (Triticeae, Poaceae) с территории России по данным секвенирования ядерного гена *GBSS1* (*waxy*). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(4):581-592. doi 10.18699/vjgb-26-60

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН № 126021617423-1 «Разработка научных основ и технологий оценки, сохранения и восстановления природного и культурного биоразнообразия, в том числе редких видов растений, и их рационального использования». Использованы материалы биоресурсных научных коллекций ЦСБС СО РАН УНУ № 440534 и УНУ № 440537 (Гербарии NS, NSK). Секвенирование ДНК выполнено в ЦКП «Геномика» (FWGN-2025-0017, ИХБФМ СО РАН, Новосибирск).

## Differentiation of subgenomes in StY-genomic species of the genus *Elymus* (Triticeae, Poaceae) from the territory of Russia according to sequencing data of the nuclear gene *GBSS1* (*waxy*)

A.V. Agafonov , E.V. Shabanova (Kobozeva) <sup>1</sup>, A.A. Bondar <sup>2</sup>, O.V. Dorogina <sup>1</sup><sup>1</sup> Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup> Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia agalex@mail.ru

**Abstract.** According to the latest data, 55 species of the genus *Elymus* are distributed in Russia, carrying three subgenomic combinations (StH, StY, and StHY). Among them, the StY-genomic group comprises only 10 species, with varying degrees of understanding of their evolutionary relationships. Ancestral taxa of the genus *Pseudoroegneria* donated the St subgenome to all modern species of the genus *Elymus*. The StY-genomic group of species possesses an additional Y subgenome of unknown origin, which, according to some data, is close to the St subgenome. We studied the phylogenetic relationships between StY-genomic species from Russia, five species of the genus *Pseudoroegneria*, and five species of the genus *Hordeum* from the NCBI GenBank by comparing the nucleotide sequences of the nuclear gene *GBSS1*

from exons 9 to 14. One of the main objectives was a comparative analysis of phylogenetic patterns based on (i) more conservative exons and (ii) introns that do not encode the amino acid sequences of the enzyme. All gene variants from the **St** subgenomes of the studied species are divided into three clusters according to three marker groups of nucleotide sequence of clones in the genus *Pseudoroegneria*: Central Asian (**St<sub>1</sub>**) with the reference species *P. strigosa*, North American (**St<sub>2</sub>**) with the marker species *P. spicata*, and Middle Eastern (**St<sub>3</sub>**) with two species, *P. tauri* and *P. libanotica*, to which the Eastern European species *P. stipifolia* gravitates. The **H** subgenome, originating from ancestral taxa of the genus *Hordeum* (*Critesion*), was not detected in any of the studied species. The cluster of **Y** subgenome in the "introns" variant is generally visually less differentiated than in the "exons" variant. This fact contradicts the established notion that gene regions responsible for the synthesis of enzymatic molecules are more conserved. Among the most notable characteristics in the comparison of nucleotide sequences is the presence of a special Far Eastern race of *E. gmelinii* with **St<sub>3</sub>** sequences instead of **St<sub>1</sub>** and the location of the sequences of all clones of the North Kazakhstan accession *E. fedtschenkoi* KSA-0935 in the **St<sub>2</sub>** cluster instead of **St<sub>3</sub>**.

**Key words:** molecular markers; phylogeny; subgenome; taxonomy; *Elymus*; *Pseudoroegneria*

**For citation:** Agafonov A.V., Shabanova (Kobozeva) E.V., Bondar A.A., Dorogina O.V. Differentiation of subgenomes in **StY**-genomic species of the genus *Elymus* (Triticeae, Poaceae) from the territory of Russia according to sequencing data of the nuclear gene *GBSS1* (*waxy*). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):581-592. doi 10.18699/vjgb-26-60

## Введение

Род многолетних аллополиплоидных трав *Elymus* L. является крупнейшим в трибе Triticeae Dumort. (Poaceae Barnh.). В мире насчитывается от 150 до 200 видов с различной геномной конституцией, для которых объединяющим считают субгеном **St**. По обобщенным данным, этот субгеном присутствует у разных таксонов как минимум в восьми комбинациях с шестью другими субгеномами предковых таксонов трибы: **H**, **Y**, **P**, **W**, **Ns** и **Xm** (Tan et al., 2024). К настоящему времени обозначилась тенденция к разделению рода *Elymus* s. l. на восемь самостоятельных родов, в том числе *Elymus* s. str. (**StH**), *Roegneria* C. Koch (**StY**), *Douglasdeweya* C. Yen, J.L. Yang & B.R. Baum (**StP**), *Campeiostrachys* Drobow (**StYH**), *Kengyilia* C. Yen & J.L. Yang (**StYP**), *Anthosachne* Steudel (**StYW**), *Pascopyrum* Á. Löve (**StHNSxm**) и *Connorochloa* Barkworth, S.W.L. Jacobs & H.Q. Zhang (**StYWH**).

Поскольку род относится к третичному генпулу (**GP-3**) основных хлебных культур, его представители часто включались в детальные цитогенетические исследования (Dewey, 1984). В последние десятилетия цитогенетический метод определения геномной конституции видов стал дополняться и даже вытесняться более технологичными методами секвенирования последовательностей ДНК (Mason-Gamer, 2001; Baum et al., 2003). Внимание исследователей смещается в сторону анализа происхождения и филогенетических отношений между базисными субгеномами с использованием молекулярно-генетических методов.

Основное разнообразие видов **StY**-геномной группы приходится на территории Китая, Кореи и Японии. Опубликован ряд данных о филогенетических связях между **St**- и **Y**-субгеномами, имеющих достаточно противоречивый характер. В частности, в поисках донора субгенома **Y** была проведена гибридизация между диплоидными видами *Hordeum* L. (носитель субгенома **H**) и **StY**-геномными азиатскими видами *Elymus*. Триплоидные гибриды характеризовались сравнительно невысоким уровнем спаривания хромосом в метафазе I, что является доказательством крайне низкой гомологии между гапломами **H**, **St** и **Y** и, соответственно, отсутствия гаплома **H** у этих видов *Elymus*

(Lu, von Bothmer, 1990). Кроме того, на основании анализа хромосомного спаривания у гибридов было показано низкое родство субгеномов **St** и **Y** (Sakamoto, 1964; Lu, von Bothmer, 1989).

Были проанализированы ядерный рибосомный внутренний транскрибируемый спейсер (ITS) и последовательности межгенного спейсера *trnL-F* хлоропластов у 457 образцов *Elymus*, содержащих различные геномы. Результаты подтвердили, что субгеномы **St**, **H**, **P** и **W** полиплоидных *Elymus* были привнесены из родов *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve, *Hordeum*, *Agropyron* Gaertn. и *Australopyrum* (Tzvelev) Á. Löve соответственно, но при этом субгеномы **St** и **Y** филогенетически восходят к общему предку (Liu et al., 2006).

В другом исследовании один из маркеров RAPD, специфичный для **Y**-субгенома, был преобразован в маркер сайта с маркированной последовательностью (sequence tagged site, STS). Этот модифицированный маркер STS подтвердил наличие **Y**-субгенома у 42 образцов **StY**-геномных видов *Elymus* (Okito et al., 2009). Для выявления возможных доноров субгенома **Y** с помощью STS-маркера были проанализированы 43 образца диплоидного вида *Pseudoroegneria*, имеющие субгеном **St**. По выводу авторов, у некоторых **StY**-геномных видов *Elymus* обнаружен именно такой вариант субгенома **Y**, общий с геномом **St** *Pseudoroegneria*, т. е. субгеном-предшественник, обозначенный как **St<sup>Y</sup>**.

Позднее был проанализирован однокопийный ядерный ген, кодирующий фактор элонгации G (*EF-G*) среди 28 образцов полиплоидных видов *Elymus* и 45 образцов диплоидных видов трибы Triticeae (Sun, Komatsuda, 2009). Данные подтвердили гипотезу о том, что субгеном **Y** возник у диплоидного вида, но имеет другое происхождение в сравнении с субгеномом **St**. Этот вывод был поддержан на примере однокопийного ядерного гена РНК-полимеразы II (*RPB2*) из 58 образцов видов *Pseudoroegneria* и *Elymus* (Yan et al., 2011).

Далее, основываясь на топологии филогенетического дерева при использовании некодирующих последовательностей ДНК хлоропластов из 56 образцов девяти полиплоидных видов *Elymus*, авторы показали, что **St**- и **Y**-суб-

геномы не были получены от одного и того же донора, а **Y**-субгеном, вероятно, произошел от **H**-генома видов *Hordeum* (Song et al., 2015).

В последнем по времени сообщении были сделаны следующие важные выводы на основе анализа данных о последовательностях трех участков ядерной ДНК (*Acc1*, *DMC1* и *Pgk1*) и трех участков хлоропластной ДНК (*nrITS*) (*matK*, *rbcL* и *trnL-trnF*) (Pan et al., 2025).

1. Полиплоидные виды Triticeae, состоящие из геномов разных типов, следует рассматривать как отдельные рода.
2. Некоторые полиплоидные виды с геномом **St** претерпели независимые события аллополиплоидизации в разных регионах распространения.
3. Геном **Y** произошел от неизвестного или вымершего диплоидного вида, близкородственного *Peridictyon sanctum* (Janka) Seberg, Fred. & Baden, который распространен на Балканском полуострове (геном **Xp**).

В этом ключе мы склоняемся к точке зрения, высказанной тремя годами ранее, в которой предложен вариант автотетраплоидного происхождения субгенома **Y** в процессе рекуррентной гибридизации (Liu et al., 2022). Согласно этим данным, сложные геномы **St** у предков рода *Pseudoroegneria* в полиплоидном состоянии могли получить больше возможностей для внутривидовой дифференциации в процессе повторной и возвратной гибридизации. В результате модифицированные варианты геномов **St** у некоторых линий эволюционировали в промежуточные геномы **St<sup>Y</sup>**.

Таким образом, одним из вероятных представляется происхождение современного **Y**-субгенома от таксонов рода *Pseudoroegneria*, несущих предковые варианты **St**-субгенома, а происхождение **Y**-субгенома от достаточно отдаленных геномов **H** и **Xp** видится маловероятным.

Как неоднократно показано в работах исследовательской группы R.J. Mason-Gamer с 1998 по 2024 г., одним из эффективных генетических маркеров макро- и микроэволюционных взаимоотношений между таксонами разных уровней может служить ядерный ген гранул-связанной синтазы крахмала 1 (*GBSS1*, *waxy*). Впервые схема гена была приведена на примере *Zea mays* (Mason-Gamer et al., 1998), но сведения о его специфичности среди североамериканских видов рода *Elymus* были опубликованы тремя годами позже (Mason-Gamer, 2001).

Нами была подтверждена целесообразность использования этого гена в качестве индикатора микроэволюционных процессов среди видов рода *Elymus* (Агафонов и др., 2019, 2024; Agafonov et al., 2024). Принято считать, что последовательности интронов не испытывают на себе жесткого эволюционного отбора, следовательно, в них может закрепляться множество промежуточных микроэволюционных событий (замен, вставок и др.), которые происходили в процессе эволюции субгеномов. При этом биологическая функция интронов, как одной из составных частей нуклеотидных последовательностей ряда функциональных генов, представляется достаточно важной в отношении регуляции экспрессии генов (Koonin, 2006).

По последним данным (Цвелёв, Пробатова, 2019), на территории России распространены 55 видов рода *Elymus*, которые являются аллотетра- и аллогексаплоидами с геномами **StStHH**, **StStYY** и **StStHHYY** (Агафонов и др., 2020). Среди них **StY**-геномная группа насчитывает всего 10 видов с разной степенью изученности эволюционных связей.

Ранее нами были предложены новые комбинации таксонов в этой группе в более широком понимании, в частности для *E. pendulinus* (Nevski) Tzvelev s. l. (Кобозева, Агафонов, 2015) и *E. ciliaris* (Trin.) Tzvelev s. l. (Агафонов et al., 2021; Shabanova (Kobozeva), Agafonov, 2023). Видовые границы при этом очерчены исходя из «принципа микроэволюционных комплексов», т. е. совокупности близкородственных таксонов, которая определяет филогенетическое единство вида и отвечает другим критериям. Базовый вид включает в себя внутривидовые таксоны согласно выявленному родству на основе репродуктивных и молекулярно-генетических критериев. Данный принцип может обеспечить методологическое взаимодействие фундаментальных основ традиционной систематики, с одной стороны, и экспериментальной биологии, включающей современные подходы и методы, – с другой. В результате общее число **StY**-геномных видов на территории России сократилось до семи.

В рамках настоящей работы поставлена цель проследить эволюционные связи между **St**-субгеномами, а также оценить местоположение **Y**-субгенома на эволюционном древе среди **StY**-геномных видов *Elymus* с территории России при сравнении нуклеотидных последовательностей фрагментов гена *GBSS1* с 9-го по 14-й экзон. В частности, ставилась задача выяснить различия в филогенетической картине на основе последовательностей более консервативных экзонов в сравнении с интронами, не участвующими в конечном синтезе молекул фермента.

## Материалы и методы

**Растительный материал.** В исследование включено 32 природных образца всех **StY**-геномных видов из списочного состава согласно Н.Н. Цвелёву и Н.С. Пробатовой (2019). Все эти образцы из нашей коллекции прошли морфологическое подтверждение таксономического ранга на экспериментальных делянках открытого грунта и в климатической камере на предмет соответствия современным описаниям таксонов (табл. S1 Приложения)<sup>1</sup>.

Два европейских вида *E. caucasicus* (C. Koch) Tzvelev и *E. panormitanus* (Parl.) Tzvelev отсутствуют в нашей живой коллекции. Центральноеазиатский вид *E. abolinii* (Drobow) Tzvelev дополнительно включен в сравнительный анализ, поскольку у нас есть предположение о его произрастании в пределах России, но доказательства в настоящее время отсутствуют.

В качестве реперных были взяты последовательности гена *GBSS1* пяти видов рода *Pseudoroegneria* и пяти видов рода *Hordeum* из Генбанка NCBI (URL: <http://www.ncbi>.

<sup>1</sup> Табл. S1 Приложения см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx33.pdf>

Образцы реперных видов и номера нуклеотидных последовательностей, взятых из GenBank NCBI

Вид	Образец, происхождение	Номер в NCBI
<i>Pseudoroegneria strigosa</i> (Schult.) Á. Löve	PI 499637 China	EU282323 St
	PI 531755 China	AY360823 St
<i>P. spicata</i> (Pursh) Á. Löve	PI 232117 USA	AF079281 St
	PI 610986 USA	AY010999 St
<i>P. libanotica</i> (Hack.) D.R. Dewey	PI 228391 Iran	EU282324 St
<i>P. tauri</i> (Boiss. & Balansa) Á. Löve	PI 380652 Iran	EU282326 St
<i>P. stipifolia</i> (Czern. ex Nevski) Á. Löve	PI 313960 Russia	JX259496 St
<i>Hordeum jubatum</i> L.	RJMG 106 USA	AY010963 H
<i>H. bogdanii</i> Wilensky	PI 531760 China	EU282317 H
<i>H. brevisubulatum</i> (Trin.) Link	PI 401387 Iran	AY010961 H
<i>H. pusillum</i> Natt.	Clho 15654 USA	EU282321 H
<i>H. californicum</i> Covas & Stebbins	MA-138-1-4 USA	AF079273 H
<i>Bromus tectorum</i> L.	–	AY362757

[nlm.nih.gov/nuccore](http://nlm.nih.gov/nuccore)) (см. таблицу). В отличие от коллекционных образцов, инвентарные номера клонов из NCBI приведены на дендрограммах впереди видовых названий.

Древние представители этих таксонов являлись донорами субгеномов **St** и **H** соответственно у современных видов рода *Elymus*. При этом виды рода *Pseudoroegneria*, приуроченные к разным ареалам в Северной Евразии, могли быть донорами субгенома **St** у разных видов относительно молодой **StY**-геномной группы рода *Elymus*.

Например, *Pseudoroegneria strigosa* изначально распространена в Центральной Азии, а также как аборигенная отмечена в Крыму и Греции (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:418876-1>. First published in Taxon, 1980. 29: 168).

*Pseudoroegneria spicata* имеет ареал в западной части североамериканского континента (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:1159330-2>. First published in Taxon, 1980. 29: 168).

*Pseudoroegneria libanotica* и следующий вид приурочены к территориям на Ближнем Востоке (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:942121-1>. First published in P. Gustafson (ed.), Gene Manipulat. in Pl. Improv.: 1984: 272).

*Pseudoroegneria tauri* (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:914501-1>. First published in Feddes Rept. 1984. 95: 445).

Пятый вид, *P. stipifolia*, имеет более продвинутый ареал на север по сравнению с двумя предыдущими (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:914500-1>. First published in Feddes Rept. 1984. 95: 445).

В отношении использования молекулярных маркеров в изучении рода *Elymus* существенные результаты получены R. Mason-Gamer с сотрудниками (Helfgott, Mason-Gamer, 2004; Mason-Gamer, 2013; Mason-Gamer et al., 1998, 2010a, b). В частности, проведенные ими исследования показали, что сведения о нуклеотидных последовательностях низкокопийного гена *waxy* (гранул-связанная синта-

за крахмала 1, *GBSSI*) согласуются с цитогенетическими данными в отношении геномной конституции и эволюционного происхождения североамериканских (Mason-Gamer, 2001) и азиатских (Mason-Gamer, 2010a) видов рода *Elymus*.

Сравнительно небольшое число **StY**-геномных видов на территории России дает возможность проследить филогенетическое происхождение субгенома **St** в этой этой группе от предковых таксонов рода *Pseudoroegneria* с привлечением данных о последовательностях гена *GBSSI* в числе 6–8 клонов на видовой образец.

**Выделение суммарной ДНК, ПЦР амплификация, клонирование в плазмидном векторе, установление нуклеотидных последовательностей и построение филогенетических деревьев.** Тотальную ДНК выделяли из 20 мг сухой зеленой массы с использованием набора “NucleoSpin Plant II Kit” (Macherey-Nagel, Германия) по стандартному протоколу производителя. Исследуемый фрагмент гена *GBSSI*, перекрывающий область от 9 до 14 экзонов, получали в ПЦР, используя прямой праймер F-for (TGCGAGCTCGACAACATCATGCG, Mason-Gamer et al., 1998) и модифицированный нами обратный праймер M-bac-Alter1 (GGCGAGCGGYGCRATCTCSTSGCC).

Амплификацию фрагмента *GBSSI* проводили при условиях: 1X Q5 Reaction Buffer, 0.2 mM каждого dNTP, 2.0 mM свободного Mg<sup>2+</sup>, по 0.3 мкМ прямого и обратного праймеров, около 0.4 нг/мкл геномной ДНК, 8 ед/мл Q5 Hot Start II DNA Polymerase, с добавлением бетаина до 1M и Q5-High GC Enhancer до однократного. Температурный профиль составил 1 стадию плавления при 98 °C в течение 30 с, далее 38 циклов из трех ступеней (денатурация 98 °C – 5 с; отжиг 69 °C – 10 с; элонгация 72 °C – 1 мин), затем достройка 72 °C – 2 мин и хранение на 4 °C. Полученные фрагменты клонировали лигированием по тупым концам в суицидальный вектор pJET2.1 с помощью набора CloneJET PCR Cloning Kit (Thermo Scientific, США). Далее с помощью ПЦР амплификации полученных колоний

*E. coli* (NEB stable), используя в реакции праймеры из области вектора (Jet\_F и Jet\_R), получали фиксированные варианты клонированного гена *GBSS1*. Очищали ДНК фрагменты от компонентов ПЦР сорбцией на магнитных частицах AMPure XP (Beckton Coulter, США) и секвенировали по Сэнгеру с двух сторон для формирования контига и последующего анализа. В секвенирование брали амплификаты расчетного размера, содержащие вставку гена *GBSS1*, не менее чем от 6–8 клонов для каждого образца геномной ДНК. В качестве образца outgroup при построении дендрограмм взята НПК AY362757 *Bromus tectorum* L.

Множественное выравнивание последовательностей исследуемых фрагментов *GBSS1* проводили с помощью алгоритма MUSCLE в программе Unipro UGENE ver. 31.0 (Okonechnikov et al., 2012). Выравненные последовательности использовали для построения филогенетических деревьев методом максимального правдоподобия (ML) (Felsenstein, 1981). Серия дендрограмм была построена в программе MEGA ver. 11.0.13 (Tamura et al., 2021) с использованием двухпараметрической (2-параметрическое расстояние, K2P) эволюционной модели М. Кимуры (Kimura, 1980) для фрагментов *GBSS1* на основе: отдельно экзонов; отдельно интронов, как предположительно более мобильных последовательностей в микроэволюционном плане. В узлах указаны значения бутстреп-поддержки. Нуклеотидные последовательности секвенированных нами клонов исследуемых участков гена *GBSS1* депонированы в базу данных GenBank (National Center for Biotechnology Information, NCBI). Для их обозначения нами используется аббревиатура НПК (нуклеотидная последовательность клона).

## Результаты

Дендрограмма, построенная по данным экзонов без интронов, представлена на рис. 1. На основе ее анализа сделаны следующие выводы.

1. Все варианты гена субгенома **St** у изученных видов подразделяются на три кластера сообразно трем маркерным группам нуклеотидных последовательностей клонов рода *Pseudoroegneria*: центральноазиатской (**St**<sub>1</sub>) с реперным видом *P. strigosa*, североамериканской (**St**<sub>2</sub>) с маркирующим видом *P. spicata* и ближневосточной (**St**<sub>3</sub>) с двумя видами – *P. tauri* и *P. libanotica*. К третьему кластеру тяготеет восточноевропейский вид *P. stipifolia*.
2. Условно первый кластер **St**<sub>1</sub>, помимо маркирующих последовательностей *P. strigosa*, содержит шесть НПК трех разновидностей *E. pendulinus* и четыре идентичные НПК *E. gmelinii*, из которых три сибирские и одна дальневосточная, а также НПК широко распространенного за пределами России центральноазиатского вида *E. abolinii*.
3. Североамериканский кластер (**St**<sub>2</sub>) включает компактную группу разновидностей *E. ciliaris* и отдельно ветвь с двумя последовательностями *P. spicata* вместе с НПК северо-казахстанского образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935\_3 (выделена темно-сиреневым цветом). Следует отметить,

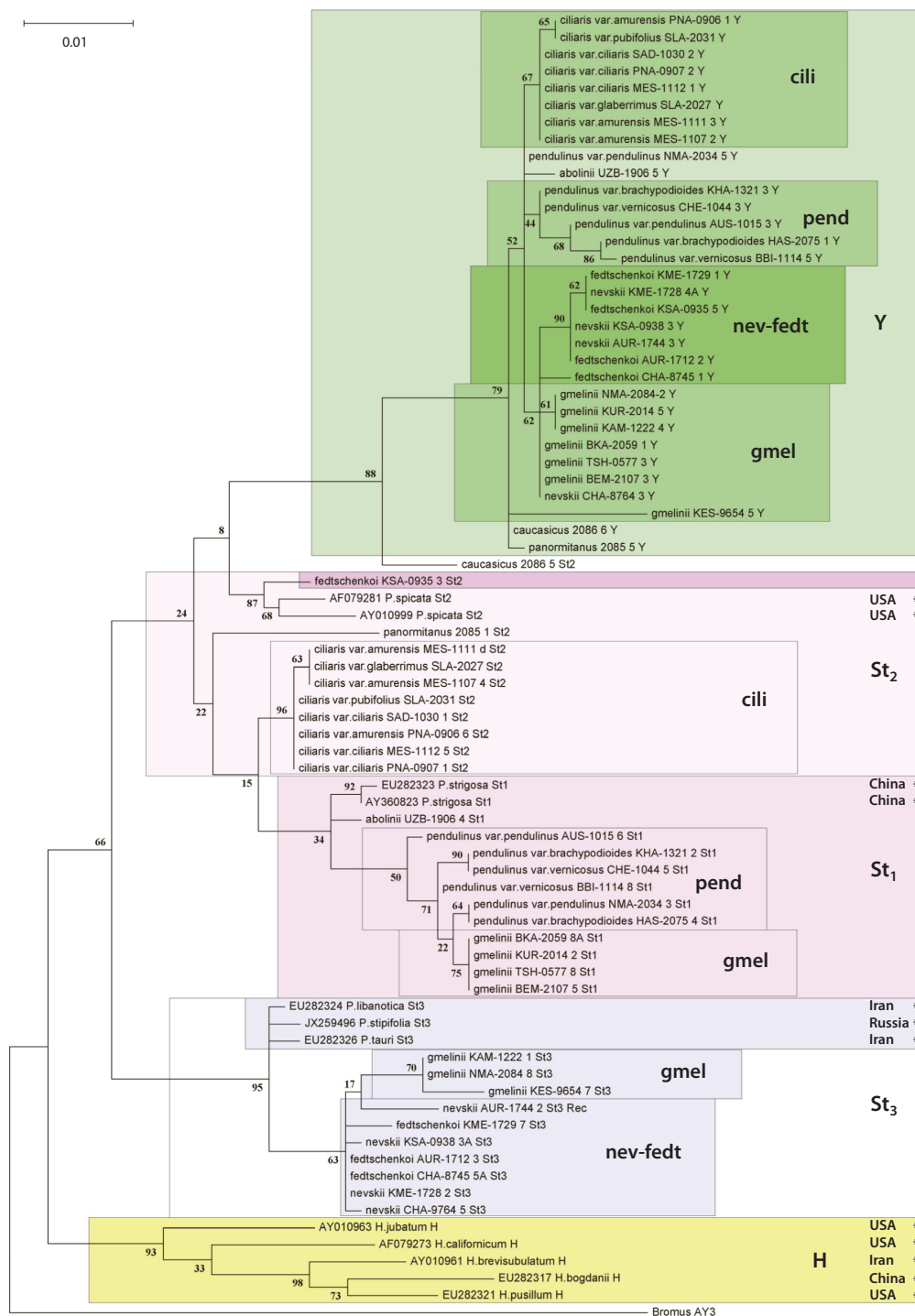
что у этого типичного для вида образца были выявлены только шесть НПК **St**<sub>2</sub>. Геномная специфичность образца будет описана ниже. Последовательность крымского вида *E. panormitanus* заняла позицию между двумя ветвями этого кластера со значением бутстрепа 22.

4. Несколько неожиданно оказался дифференцирован третий кластер **St**<sub>3</sub>, образовавший две основные ветви. Одна ветвь представлена тремя маркерными видами – *P. tauri*, *P. libanotica* и *P. stipifolia*, другая ветвь объединила семь НПК *E. nevskii*–*E. fedtschenkoi* и три дальневосточных НПК *E. gmelinii*, из которых две принадлежат камчатским образцам. Расценивать такое разделение последовательностей *E. gmelinii* между кластерами **St**<sub>1</sub> и **St**<sub>3</sub> как случайное вряд ли целесообразно. Внутри данного кластера более всех отделилась НПК AUR-1744\_2\_Rec. Тем не менее мы присвоили всем образцам кластера геномную формулу **St**<sub>3</sub>.
5. Отдельным кластером компактно расположились последовательности субгенома **Y**, преимущественно сохраняя при этом видовую специфичность крупных базовых таксонов *E. ciliaris*, *E. pendulinus*, *E. gmelinii* и комплекса *E. nevskii*–*E. fedtschenkoi*. При этом единую крупную кладу сформировали НПК комплекса *E. nevskii*–*E. fedtschenkoi* вместе с группой шести НПК *E. gmelinii*, в которую попала также последовательность *E. nevskii* СНА-8764\_3. Наиболее обособленными, как и в предыдущем варианте, оказались **Y**-последовательности европейских видов *E. caucasicus* и *E. panormitanus*, а также НПК камчатского образца *E. gmelinii* KES-9654\_5.
6. В качестве дополнительного пункта следует отметить расположение НПК кавказского образца *E. caucasicus* H 2086, который по предварительным опытам мы отнесли к **St**<sub>2</sub>. Последовательность занимает позицию между кластерами **Y** и комплексом **St**. К сожалению, этот образец прошел несколько этапов обмена между генбанками и коллекциями генотипов, поэтому считать его происхождение достоверным нет оснований.

Относительно близкое расположение кластера субгенома **Y** с кластером североамериканского субгенома **St**<sub>2</sub> требует отдельного исторического анализа, поскольку по данным ряда авторов субгеномы **St** и **Y** ведут происхождение от разных предков (Sun, Komatsuda, 2009; Yan et al., 2011; Song et al., 2015). Но в целом виды **StY**-геномной группы с территории России имеют три вектора эволюции, что согласуется с нашими представлениями о микроэволюционных комплексах внутри рода *Elymus*.

При сравнении результатов, полученных отдельно по последовательностям экзонов (см. рис. 1) и интронов (рис. 2), сделаны следующие выводы.

1. На дендрограмме «интроны» все НПК *E. pendulinus* и четыре НПК *E. gmelinii* из центральноазиатской группы **St**<sub>1</sub> расположились в единой ветви рядом с ветвью двух маркерных последовательностей *P. strigosa* и узбекского образца *E. abolinii*. Отличия от варианта «экзоны» проявились не только в величинах бутстрепа. Все НПК *E. pendulinus* и *E. gmelinii* на дендрограмме **St**<sub>1</sub> не различались между собой.



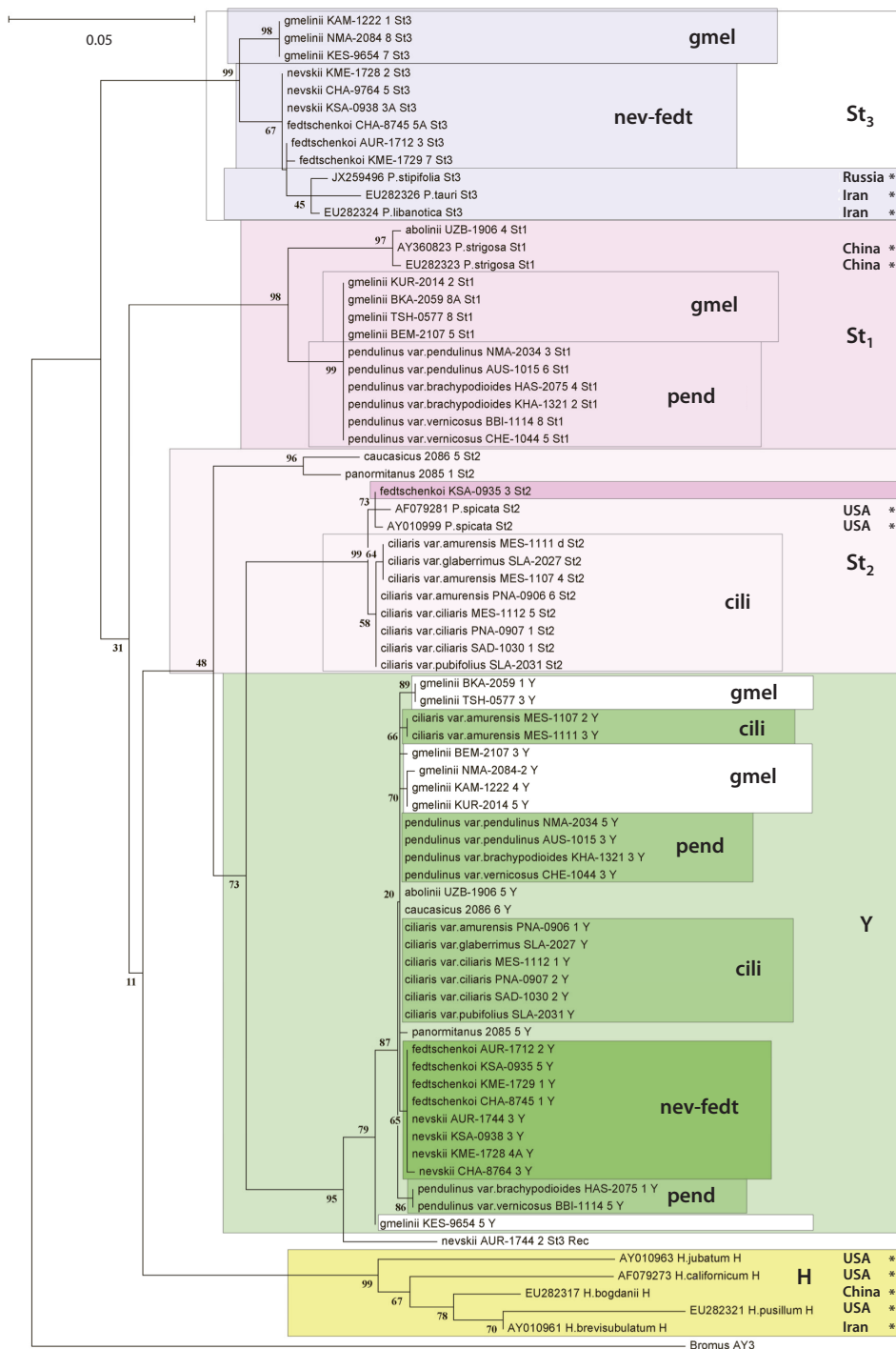
**Рис. 1.** Дендрограмма ML, построенная по результатам анализа последовательностей гена *GBSS1* (только экзоны 9–14) у *StY*-геномной группы видов с территории России в сравнении с реперными видами.

Звездочками отмечены моногеномные носители субгеномов *St* и *H*, а также их происхождение. В узлах показаны значения бутстреп-поддержки.

2. Схожий характер различий проявился и в кластере *St*<sub>2</sub>, где НПК европейских *E. caucasicus* и *E. panormitanus* образовали отдельную ветвь. Внутри ветви *E. ciliaris* незначительно отделились от пяти идентичных разновидностей две южно-приморские НПК *E. ciliaris* var. *amurensis* и единственная НПК *E. ciliaris* var. *glaberrimus*. Последовательность северо-казахстан-

ского образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935\_3 сохранила близкую связь с маркерными последовательностями *P. spicata*.

3. Группа НПК *St*<sub>3</sub>, так же как в варианте «экзоны», разделилась на три ветви. Одна из них включила ближневосточные маркерные виды *Pseudoroegneria*, другая объединила образцы комплекса *E. nevskii*–*E. fedtschen-*



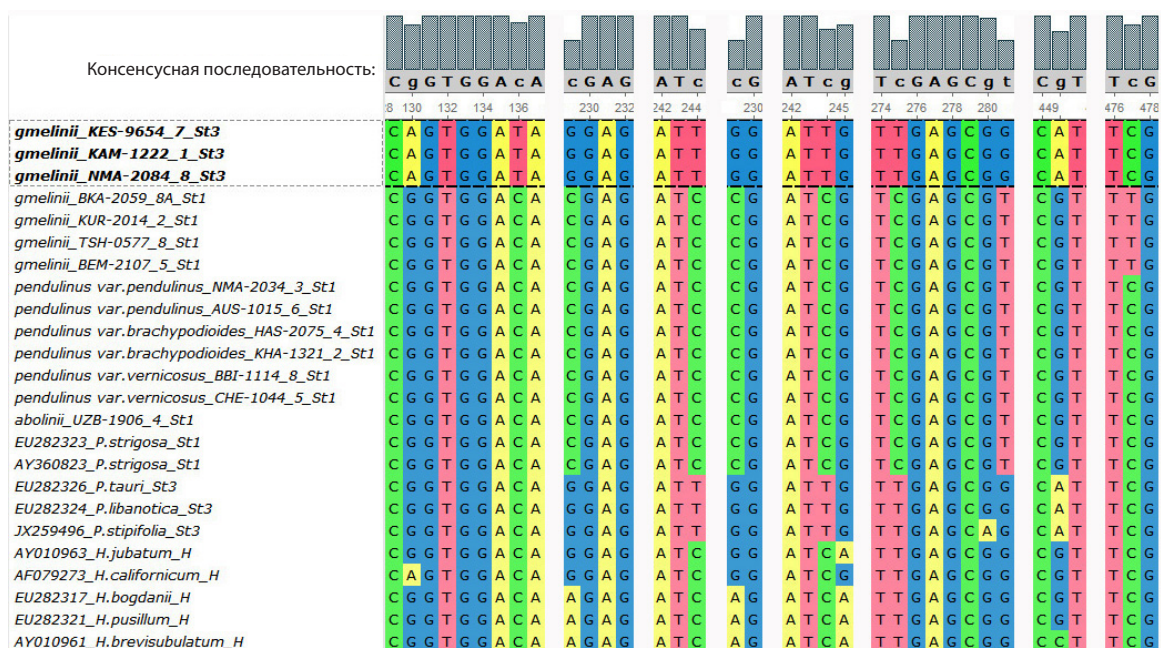
**Рис. 2.** Дендрограмма ML, построенная по результатам анализа последовательностей гена *GBSS1* (только интроны 9–13) у  $StY$ -геномной группы видов с территории России в сравнении с реперными видами.

Звездочками отмечены моногеномные носители субгеномов  $St$  и  $H$ , а также их происхождение. В узлах показаны значения бутстреп-поддержки.

*koi* (за исключением KSA-0935), а третья состояла из двух камчатских и одной приморской НПК *E. gmelinii*. В целом в кластерах  $St$ -последовательностей наиболее неожиданным можно считать принадлежность трех образцов *E. gmelinii* к особой дальневосточной расе этого вида с вариантом субгенома  $St_3$  вместо характерных для Сибири вариантов  $St_1$ . Тем не менее одна из приморских

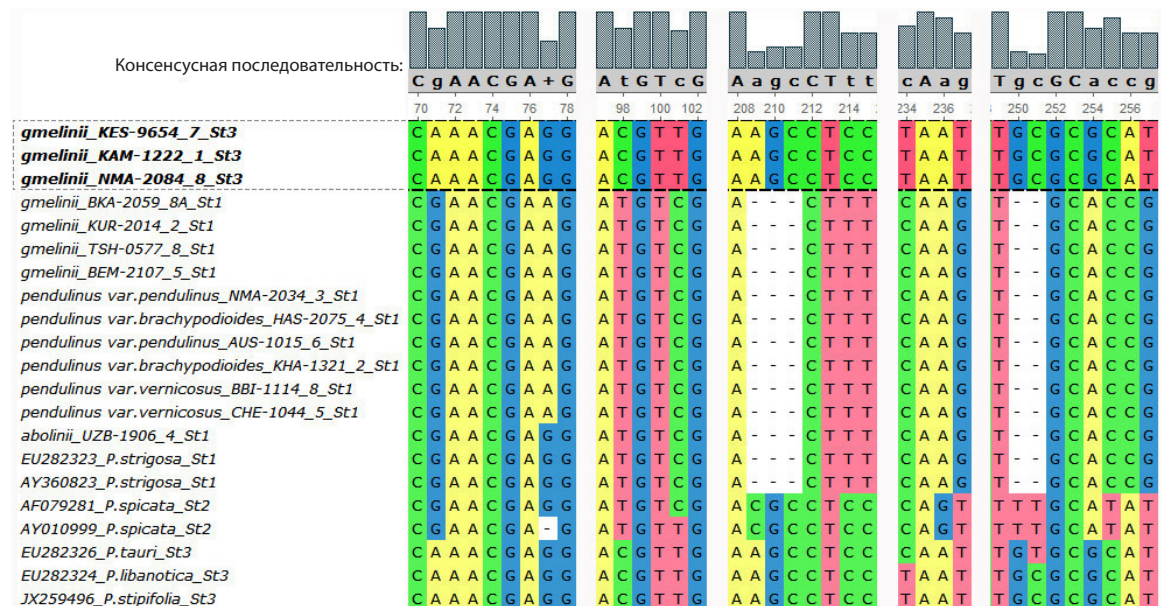
НПК *E. gmelinii* ВКА-2059 попала в кластер  $St_1$  вместе с тремя сибирскими образцами. Кроме того, выявилась принадлежность всех шести изученных НПК образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935 (не показаны на дендрограммах) к группе  $St_2$  вместо  $St_3$  в обоих вариантах сравнения.

Изучение нуклеотидного состава интронов изучаемых видов показало, что на фоне низкой вариабельности по-



**Рис. 3.** Различия в последовательностях экзонов 9–14 у трех клонов дальневосточных образцов *E. gmelinii*, несущих субгеномы *St*<sub>3</sub>, и клонов *E. gmelinii*, *E. pendulinus*, *E. abolinii*, несущих субгеномы *St*<sub>1</sub>.

Здесь и на рис. 4 для сравнения приведены фрагменты последовательностей маркерных клонов *Pseudoroegneria*. Числами вверху указаны положения нуклеотидов в выравненных последовательностях.



**Рис. 4.** Различия в последовательностях интронов 9–13 у трех клонов дальневосточных образцов *E. gmelinii*, несущих субгеномы *St*<sub>3</sub>, и клонов *E. gmelinii*, *E. pendulinus*, *E. abolinii*, несущих субгеномы *St*<sub>1</sub>.

следовательностей Y-субгенома одной нуклеотидной замены и одной микроделеции у НПК *E. gmelinii* KES-9654\_5 оказалось достаточно, чтобы она отчетливо отделилась на дендрограмме от всех остальных.

Среди рассматриваемых образцов во всех вариантах построения дендрограмм H-субгеномные последовательности не выявлены, что подтверждает *StY*-геномную конституцию видов.

Как отмечалось выше, среди наиболее заметных характеристик в топологии деревьев надо отметить наличие особой дальневосточной расы *E. gmelinii* с НПК *St*<sub>3</sub> вместо *St*<sub>1</sub>. Для прояснения возможных причин мы проанализировали совокупности выравненных последовательностей в критических участках экзонов и интронов. На рис. 3 и 4 горизонтальной рамкой выделены фрагменты трех НПК *E. gmelinii*, расположенных в *St*<sub>3</sub>-кластерах

на дендрограммах экзонов и интронов соответственно, в сравнении с последовательностями **St<sub>1</sub>** других видов и **St<sub>3</sub>** у реперных образцов *Pseudoroegneria*. Так, в результате анализа в общей сложности отмечено не менее семи позиций с нуклеотидами, идентичными маркерным клонам **St<sub>3</sub>** в последовательностях экзонов, и не менее двенадцати позиций – в последовательностях интронов, при полных отличиях от НПК **St<sub>1</sub>**-субгенома. В микроэволюционном плане это означает, что, сформировавшись у предковых генотипов, данный аллель закрепился в некоторых дальневосточных популяциях *E. gmelinii* и передавался из поколения в поколение практически в неизменном виде. Вместе с тем для констатации существования единой дальневосточной расы необходимо установить наличие других отличительных характеристик, в том числе признаков репродуктивной изоляции.

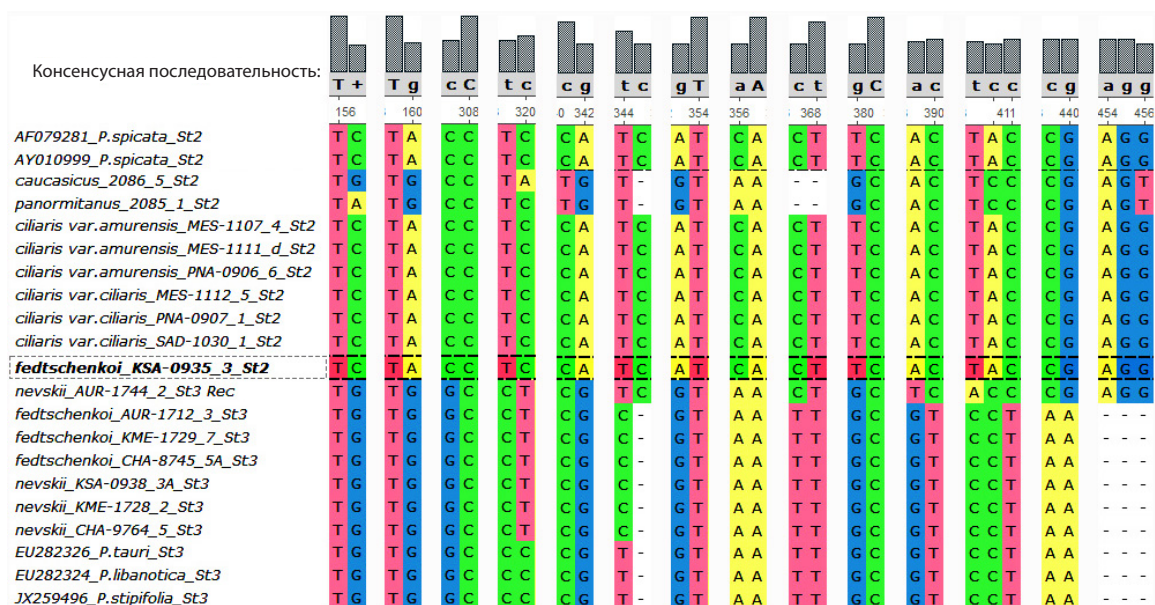
### Обсуждение

Таким образом, расположение внутривидовых таксонов (разновидностей) в двух вариантах кластеризации имело смешанный характер, без выраженной специфичности. Этот факт подтверждает целесообразность укрупнения видовых единиц в **StY**-геномной группе в соответствии с их филогенетическими отношениями на основе ранее сформулированных принципов (Кобозева и др., 2011, 2017; Кобозева, Агафонов, 2015; Agafonov et al., 2021). При этом субгеном **Y** показал низкий уровень вариабельности, как исторически молодой и не накопивший эволюционно значимых преобразований по сравнению с более древними субгеномами **St<sub>1</sub>–St<sub>3</sub>**. Тем не менее можно заметить внутри кластера **Y** признаки обособления ряда микроэволюционных комплексов, как, например, группа

таксонов кластера **St<sub>2</sub>** *E. ciliaris* и группа кластера **St<sub>3</sub>** *E. nevskii–E. fedtschenkoi* (см. рис. 1, выделена затемненным зеленым).

Примечательно, что кластер субгенома **Y** в варианте «интроны» менее изменчив, чем в варианте «экзоны». Этот факт противоречит сложившимся представлениям о большей консервативности генных участков, ответственных за синтез ферментных молекул. Вне главной ветви, от которой берет начало большинство образцов, находится НПК *E. gmelinii* KES-9654\_5\_Y. Следующие по степени отдаленности от этой ветви – две НПК *E. pendulinus*: HAS-2075 и VBI-1114. Все остальные видовые совокупности расположены компактно и близко друг от друга, включая *E. abolinii*, *E. caucasicus* и *E. panormitanus*. Дальше всех на дендрограмме расположилась НПК *E. nevskii* AUR-1744\_2\_St3\_Rec – в качестве промежуточной между кластерами **Y** и **St<sub>2</sub>**, возможно, будучи рекомбинантной. Последовательность этого клона имела не менее 11 одиночных замен, идентичных нуклеотидам в НПК с субгеномами **St<sub>1</sub>**, **St<sub>2</sub>** и **H**, а свое обозначение Rec получил из-за местоположения на дендрограмме «интроны» (см. рис. 2).

Одним из примечательных результатов исследования стало расположение всех НПК северо-казахстанского образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935 в кластере **St<sub>2</sub>** вместо **St<sub>3</sub>**. Для уточнения субгеномной принадлежности НПК *E. fedtschenkoi* KSA-0935\_3\_St2 были изучены выравненные последовательности интронов у данной НПК в сравнении с остальными **St<sub>3</sub>**-последовательностями комплекса *E. nevskii–E. fedtschenkoi* и реперными видами *Pseudoroegneria* (рис. 5). Анализ последовательностей показал, что НПК *E. fedtschenkoi* KSA-0935\_3\_St2 на всем протяжении периодически несет замены, идентичные та-



**Рис. 5.** Отличия в последовательностях интронов 9–14 у НПК *E. fedtschenkoi* KSA-0935\_3\_St2 в сравнении с таксоновыми у **St<sub>3</sub>**-геномных образцов комплекса *E. nevskii–E. fedtschenkoi* и маркерными последовательностями *Pseudoroegneria* (показаны в горизонтальной рамке).

Числами вверху указаны положения нуклеотидов в выравненных последовательностях.

ковым у НПК *St<sub>2</sub>* *P. spicata* в позициях, отличительных от НПК *St<sub>3</sub>*. Остается только предполагать возможное происхождение субгенома *St<sub>2</sub>* у *E. fedtschenkoi*, учитывая североамериканский ареал *St<sub>2</sub>*-геномного вида *P. spicata* и восточноазиатский ареал *St<sub>2</sub>*-геномных видов *E. ciliaris* s. l.

Таким образом, группа *StY*-геномных видов остается одной из наименее исследованных среди многочисленных видов рода *Elymus* s. l. Виды с формулой *StH* изучены лучше других по двум главным причинам: 1) исторически в поле зрения исследователей в первую очередь попали виды Северной Америки и Европы; 2) накопление знаний о видовом и структурном многообразии Центральной и Восточной Азии проходило медленнее в связи с обширными территориями и многочисленными горными хребтами, создающими большое число изолированных экологических ниш и, как следствие, множество локальных рас и обособленных видов.

При этом считается, что на территории Северной Америки *StY*-геномные виды встречаются только в качестве заносных. Достоверные находки редки, документально подтверждены гербарные образцы трех видов, содержащих субгеном *Y*. Это *E. ciliaris* и *E. semicostatus* (Nees ex Steud.) Melderis, а также *E. tsukushiensis* Honda с геномной формулой *StYH* (Barkworth et al., 2007).

В настоящее время число экспериментальных и систематических работ по исследованию филогении азиатских видов рода резко увеличилось в связи с ростом технологических возможностей Китайской Народной Республики (Hu et al., 2013; Dong et al., 2015; Song et al., 2015; Lei et al., 2018; Liu et al., 2022; Pan et al., 2025), а также благодаря достижениям классических европейских и американских научных школ (Mason-Gamer, 2001; Leo et al., 2022, 2025; Mason-Gamer, White, 2024). В частности, анализ ядерной и хлоропластной ДНК показал, что многие виды *Elymus* имеют множественное происхождение. Данные свидетельствуют о том, что гибридизация и полиплоидизация были основными движущими силами эволюции по увеличению биоразнообразия рода *Elymus* (Liu et al., 2006). Это создает трудности в разрешении эволюционных взаимоотношений даже при использовании высокопроизводительных методов с большим количеством генетических маркеров.

Кроме того, фенотипическая пластичность, малое число надежных морфологических диагностических признаков и большое количество таксонов, имеющих в генотипах субгеном *St*, затрудняют таксономическую обработку на практике (Leo et al., 2025). Тем не менее все больше новых видов описывается с привлечением данных молекулярной генетики (Sha et al., 2024; Zhang et al., 2024; Alieva et al., 2025). Вот и в наших результатах обнаружены признаки внутренней генетической дивергенции в *E. gmelinii* – самом распространенном из всех *StY*-геномных видов на территории России.

По полученным данным проявилась взаимосвязь между условной номенклатурой *St*-субгенома (*St<sub>1</sub>*, *St<sub>2</sub>* и *St<sub>3</sub>*) и определенной группой видов – носителей конкретного субгенома. Кроме того, отмечено сходство во фрагментах последовательностей субгеномов *St<sub>2</sub>* и *Y*, что поддерживает мнение ряда исследователей о едином происхождении

этих субгеномов, в частности по механизму рекуррентной гибридизации (Liu et al., 2022).

Достаточно неожиданной можно считать меньшую вариабельность и одновременно высокую видовую специфичность среди последовательностей интронов изучаемого гена по сравнению с экзонами. Это означает, что детальная филогения родов, несущих общих и относительно древний, но при этом географически и генетически дифференцированный субгеном *St*, еще принесет множество сюрпризов.

## Заключение

Собранная нами живая коллекция всех представителей *StY*-геномной группы с территории России позволила выявить в первом приближении особенности филогенетических отношений между таксонами. Сведения об отношениях скрещиваемости, наследуемости диагностических признаков, а также микроэволюционных связей стали основой для поэтапной ревизии принятой в настоящее время таксономической модели рода *Elymus* (Цвелёв, Пробатова, 2019). Для построения обновленной модели, основанной на биосистематическом подходе, мы предлагаем более широкое понимание вида. При этом учитываются фундаментальные свойства таксонов всех рангов: 1) геномная конституция видов как основа для выделения и идентификации самостоятельных родов; 2) репродуктивные свойства гибридов как показатель генетически детерминированных отношений скрещиваемости; 3) филогенетические связи, выявляемые при использовании современных молекулярных и цитогенетических технологий. Целостность вида рассматривается нами в объеме единого микроэволюционного комплекса с учетом взаимоотношений с близкородственными таксонами, способными к обмену генетического материала с последующей стабилизацией полового размножения.

## Список литературы / References

- Агафонов А.В., Асбаганов С.В., Шабанова (Кобозева) Е.В., Морозов И.В., Бондарь А.А. Геномная конституция и дифференциация субгеномов эндемичных сибирских и дальневосточных видов рода *Elymus* (Poaceae) по данным секвенирования ядерного гена *waxy*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019; 23(7):817-826. doi 10.18699/VJ19.555  
[Agafonov A.V., Asbaganov S.V., Shabanova (Kobozeva) E.V., Morozov I.V., Bondar A.A. Genome constitution and differentiation of subgenomes in Siberian and Far Eastern endemic species of the genus *Elymus* (Poaceae) according to the sequencing of the nuclear gene *waxy*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2019;23(7):817-826. doi 10.18699/VJ19.555]
- Агафонов А.В., Шабанова (Кобозева) Е.В., Асбаганов С.В., Мглинец А.В., Богданова В.С. Выявление геномного состава аллополиплоидных видов рода *Elymus* (Poaceae: Triticeae) Азиатской России с помощью CAPS-анализа. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(2):115-122. doi 10.18699/VJ20.606  
[Agafonov A.V., Shabanova (Kobozeva) E.V., Asbaganov S.V., Mglinets A.V., Bogdanova V.S. Identification of genome compositions in allopolyploid species of the genus *Elymus* (Poaceae: Triticeae) in the Asian part of Russia by CAPS analysis. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2020;24(2):115-122. doi 10.18699/VJ20.606]
- Агафонов А.В., Шабанова (Кобозева) Е.В., Асбаганов С.В. Микроэволюционные отношения между сибирскими видами *Elymus*

- margaritae*, *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* (Poaceae) по данным секвенирования ядерного гена *GBSSI* (*waxy*) и гибридизации. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 2024;17(3):248-263
- [Agafonov A.V., Shabanova (Kobozeva) E.V., Asbaganov S.V. Microevolutionary relationships between the Siberian species *Elymus margaritae*, *E. komarovii*, and *E. transbaicalensis* (Poaceae) based on sequencing of the nuclear gene *GBSSI* (*waxy*) and hybridization. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2024; 17(3):248-263 (in Russian)]
- Кобозева Е.В., Агафонов А.В. Ревизия подсекции *Pendulini* (Nevski) Tzvelev рода *Elymus* L. (Poaceae). *Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета*. 2015;112:22-31. doi 10.17223/20764103.112.3
- [Kobozeva E.V., Agafonov A.V. Revision of the subsection *Pendulini* (Nevski) Tzvelev of the genus *Elymus* L. (Poaceae). *Systematic Notes on the Materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2015;112:22-31. doi 10.17223/20764103.112.3 (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; 14(3):35-44
- [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;14(3):35-44 (in Russian)]
- Кобозева Е.В., Асбаганов С.В., Дорогина О.В., Агафонов А.В. Изменчивость ISSR-маркеров и оценка наследования диагностических признаков среди **StY**-геномных видов *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Poaceae: Triticeae). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):135-145. doi 10.18699/VJ17.232
- [Kobozeva E.V., Asbaganov S.V., Dorogina O.V., Agafonov A.V. Variability of ISSR markers and estimation of inheritance of diagnostic characters among **StY**-genome species of *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* (Poaceae: Triticeae). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov J Genet Breed*. 2017;21(1):135-145. doi 10.18699/VJ17.232 (in Russian)]
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М., 2019
- [Tzvelev N.N., Probatova N.S. Grasses of Russia. Moscow, 2019 (in Russian)]
- Agafonov A.V., Shabanova (Kobozeva) E.V., Emtseva M.V., Asbaganov S.V., Dorogina O.V. Phylogenetic relationships among different morphotypes of **StY**-genomic species *Elymus ciliaris* and *E. amurensis* (Poaceae) as a unified microevolutional complex. *Botanica Pacifica*. 2021;10(1):19-28. doi 10.17581/bp.2021.10101
- Agafonov A.V., Shabanova E.V., Emtseva M.V., Asbaganov S.V., Morozov I.V., Bondar A.A., Dorogina O.V. Phylogenetic and taxonomic relationships between morphotypes related to *Elymus caninus* (Poaceae) based on sequence of a nuclear gene *GBSSI* (*waxy*) and sexual hybridization. *J Syst Evol*. 2024;62(3):520-533. doi 10.1111/jse.13006
- Alieva K.B., Peng Y., Usupbaev A., Tojibaev K.Sh., Yusupov Z., Ergashov I., Azimova D., Jiang Z. Synopsis of the genus *Elymus* (Poaceae) in Uzbekistan (Middle Asia) with a description of *Elymus uzbekistanicus* a new species from Turkestan Mts. *PhytoKeys*. 2025; 257:9-50. doi 10.3897/phytokeys.257.142950
- Barkworth M.E., Cambell J.J.N., Salomon B. *Elymus* L. In: Flora of North America. Vol. 24. New York & Oxford: Oxford University Press, 2007;288-343
- 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** haplotypes. *Can J Bot*. 2003;81(11):1091-1103. doi 10.1139/b03-102
- 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. Stadler Genetics Symposia Series. Springer, 1984;209-279. doi 10.1007/978-1-4613-2429-4\_9
- Dong Z.Z., Fan X., Sha L.N., Wang Y., Zeng J., Kang H.Y., Zhang H.Q., Wang X.L., Zhang L., Ding C.B., Yang R.W., Zhou Y.H. Phylogeny and differentiation of the **St** genome in *Elymus* L. sensu lato (Triticeae; Poaceae) based on one nuclear DNA and two chloroplast genes. *BMC Plant Biol*. 2015;15:179. doi 10.1186/s12870-015-0517-2
- Felsenstein J. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *J Mol Evol*. 1981;17(6):368-376. doi 10.1007/bf01734359
- Helfgott D.M., Mason-Gamer R.J. The evolution of North American *Elymus* (Triticeae, Poaceae) allotetraploids: evidence from phosphoenolpyruvate carboxylase gene sequences. *Syst Botany*. 2004;29(4): 850-861
- Hu Q., Yan C., Sun G. Phylogenetic analysis revealed reticulate evolution of allotetraploid *Elymus ciliaris*. *Mol Phylogenet Evol*. 2013; 69(3):805-813. doi 10.1016/j.ympev.2013.06.023
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol*. 1980;16(2):111-120. doi 10.1007/bf01731581
- Koonin E.V. The origin of introns and their role in eukaryogenesis: a compromise solution to the introns-early versus introns-late debate? *Biol Direct*. 2006;1:1-22. doi 10.1186/1745-6150-1-22
- Lei Y.-X., Liu J., Fan X., Sha L.-N., Wang Y., Kang H.-Y., Zhou Y.-H., Zhang H.-Q. Phylogeny and molecular evolution of the *DMCI* gene in the polyploid genus *Roegneria* and its affinitive genera (Poaceae: Triticeae). *Bot J Linnean Society*. 2018;186:129-142. doi 10.1093/botlinnean/box081
- Leo J., Bengtsson T., Carlsson A.S., Brassac J., von Bothmer R. Population structure and phylogeography of *Elymus mutabilis* and its genetic relationships with *E. transbaicalensis* (Poaceae). *Nord J Bot*. 2022;4:e03520. doi 10.1111/njb.03520
- Leo J., Bengtsson T., Morales A., Carlsson A.S., von Bothmer R. Genetic structure analyses reveal multiple origins of *Elymus* sensu stricto (Poaceae). *Genet Resour Crop Evol*. 2025;72:167-185. doi 10.1007/s10722-024-01944-1
- 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;170(2):411-420. doi 10.1111/j.1469-8137.2006.01665.x
- Liu Q.L., Liu L., Ge S., Fu L.P., Bai S.Q., Lu X., Wang Q.K., Chen W., Wang F.Y., Wang L.H., Yan X.B., Lu B.R. Endo-allopolyploidy of autopolyploids and recurrent hybridization – a possible mechanism to explain the unresolved **Y**-genome donor in polyploid *Elymus* species (Triticeae: Poaceae). *J Syst Evol*. 2022;60(2):344-360. doi 10.1111/jse.12659
- Lu B.-R., von Bothmer R. Cytological studied of dihaploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum*. *Hereditas*. 1989;111(3):231-238. doi 10.1111/j.1601-5223.1990.tb00401.x
- Lu B.-R., von Bothmer R. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus*. *Hereditas*. 1990;112(2):109-116. doi 10.1111/j.1601-5223.1990.tb00048.x
- Mason-Gamer R.J. Origin of North American *Elymus* (Poaceae: Triticeae) allotetraploids based on granule-bound starch synthase gene sequences. *Syst Bot*. 2001;26(4):757-768. doi 10.1043/0363-6445-26.4.757
- Mason-Gamer R.J. Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (Poaceae) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation. *PLoS One*. 2013;8(11):e78449. doi 10.1371/journal.pone.0078449
- Mason-Gamer R.J., White D.M. The phylogeny of the Triticeae: resolution and phylogenetic conflict based on genome-wide nuclear loci. *Am J Bot*. 2024;111(10):e16404. doi 10.1002/ajb2.16404

- Mason-Gamer R.J., Weil C., Kellogg E.A. Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility. *Mol Biol Evol.* 1998;15(12):1658-1673. doi 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025893
- Mason-Gamer R.J., Burns M.M., Naum M. Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* (Poaceae) allotetraploids: analyses of three nuclear gene trees. *Mol Phylogenet Evol.* 2010a; 54(1):10-22. doi 10.1016/j.ympev.2009.10.002
- 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.* 2010b;5(6): e10989. doi 10.1371/journal.pone.0010989
- Okito P., Mott I.W., Wu Y., Wang R.R. A Y genome specific STS marker in *Pseudoroegneria* and *Elymus* species (Triticeae: Gramineae). *Genome.* 2009;52(4):391-400. doi 10.1139/g09-015
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.; the UGENE team. Uni-pro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics.* 2012; 28(8):1166-1167. doi 10.1093/bioinformatics/bts091
- Pan X., Zheng T., Zhao Y., Bao J., Fan X., Sha L., Li Y., ... Cheng Y., Zhang H., Kang H., Zhou Y., Wu D. Phylogeny and taxonomy of the polyploid species that contain St genome (Triticeae; Poaceae) based on four nuclear DNA and three chloroplast genes. *BMC Plant Biol.* 2025;25:183. doi 10.1186/s12870-025-06179-5
- Sakamoto S. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. A polyhaploid plant of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* Ohwi found in a state of nature. *Jpn J Genet.* 1964;39(6):393-400. doi 10.1266/jjg.39.393
- Sha L.-N., Liang X., Zhang X.-Y., Gao S., Zhang Y., Zhou Y.-H., Fan X. *Roegneria yenchiana*: a new species in the Triticeae (Poaceae) from the Hengduan Mountain region. *Ecol Evol.* 2024;14:e11171. doi 10.1002/ece3.11171
- Shabanova (Kobozeva) E.V., Agafonov A.V. New varieties of *Elymus ciliaris* (Poaceae: Triticeae) from the Russian Far East. *Botan Pacifica.* 2023;12(1):147-149. doi 10.17581/bp.2023.12102
- Song H., Nan Z.B., Tian P. Phylogenetic analysis of *Elymus* (Poaceae) in western China. *Genet Mol Res.* 2015;14(4):12228-12239. doi 10.4238/2015.October.9.11
- Sun G., Komatsuda T. Origin of the Y genome in *Elymus* and its relationship to other genomes in Triticeae based on evidence from elongation factor G (*EF-G*) gene sequences. *Mol Phylogenet Evol.* 2009;56(2):727-733. doi 10.1016/j.ympev.2010.03.037
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Mol Biol Evol.* 2021;38(7):3022-3027. doi 10.1093/molbev/msab120
- Tan L., Wu D.D., Zhang C.B., Cheng Y.R., Sha L.N., Fan X., Kang H.Y., Wang Y., Zhang H.Q., Escudero M., Zhou Y.H. Genome constitution and evolution of *Elymus atratus* (Poaceae: Triticeae) inferred from cytogenetic and phylogenetic analysis. *Genes Genomics.* 2024;46: 589-599. doi 10.1007/s13258-024-01496-9
- 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;6(10):e26853. doi 10.1371/journal.pone.0026853
- Zhang Y.-C., Wei X.-X., Qin Y., Liu Y., Zhang S.-Z., Jia Z.-F., Liu W.-H. *Elymus multiramosus* (Poaceae), a new species from the north-western Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PhytoKeys.* 2024;249:51-73. doi 10.3897/phytokeys.249.127632

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.09.2025. После доработки 27.01.2026. Принята к публикации 30.01.2026.