



УДК 581.961

Ревизия подсекции *Pendulini* (Nevski) Tzvelev рода *Elymus* L. (Poaceae)

© Е.В. Кобозева¹, А.В. Агафонов²

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия;
¹ekobozeva87@mail.ru, ²agalex@mail.ru

В результате ревизии подсекции *Pendulini* (Nevski) Tzvelev секции *Gouardia* (Husn.) Tzvelev рода *Elymus* L. предлагается рассматривать *E. vernicosus* (Nevski ex Grubov) Tzvelev и *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova в качестве внутривидовых таксонов *E. pendulinus* s.l. в ранге разновидностей. Восстановлена разновидность *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvelev var. *brachypodioides* (Nevski) Probat., предложена новая комбинация *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvelev var. *vernicosus* (Nevski ex Grubov) Agafonov et Kobozeva.

К л ю ч е в ы е с л о в а : таксономия, диагностические признаки, ISSR-маркеры, гибридизация, семенная фертильность, новые комбинации.

На территории России в составе рода *Elymus* L. секции *Gouardia* (Husn.) Tzvelev, подсекции *Pendulini* (Nevski) Tzvelev предлагалось различать 3 близкородственных, но самостоятельных вида: *E. pendulinus* (Nevski) Tzvelev s.str., *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova и *E. vernicosus* (Nevski ex Grubov) Tzvelev (Цвелёв, 2008; Цвелёв, Пробатова, 2010).

По мнению Н.Н. Цвелёва (2008), *E. pendulinus* представляет собой главным образом лесное растение, распространённое в Приморском крае и в бассейне Среднего Амура, а *E. brachypodioides*, произрастающий в Южной части Сибири от Алтая до Читинской области и заходящий в Амурскую область, низовье Амура и в Ханкайский район Приморского края, приурочен к открытым каменистым местообитаниям. При этом наиболее ксерофильный *E. vernicosus* распространён главным образом в полупустынных районах Центральной Азии, откуда на территорию России он заходит лишь в пограничные районы Русского Алтая, Забайкальского края и Республики Бурятия. Морфологически виды различаются лишь по типу трихом на нижних цветковых чешуях (НЦЧ) и узлах стеблей (УС).

Необходимо отметить, что в большинстве зарубежных источников *E. pendulinus* представлен в широком понимании и включает 3 подвида (Bothmer et al., 2005; Chen, Zhu, 2006). По мнению цитированных авторов, ареал *E. pendulinus* s.l. охватывает в основном Китай и Монголию, а также небольшую

часть Японии и Северной Кореи. На территории России вид распространён только в южной части Алтая, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Нами был изучен гербарный материал названных видов (свыше 300 образцов), хранящийся в фондах БИН РАН им. В.Л. Комарова (LE, Санкт-Петербург), Гербария им. П.Н. Крылова ТГУ (ТК, Томск), БПИ ДВО РАН (VLA, Владивосток), ЦСБС СО РАН (NS, NSK, Новосибирск), Алтайского госуниверситета (ALTB, Барнаул), ИОЭБ СО РАН (UUN, Улан-Удэ). Кроме того, в исследовании был включён популяционный материал, собранный авторами из различных местообитаний Приморского края, Республики Алтай и Республики Бурятия. Было обнаружено, что в пределах некоторых дальневосточных популяций имеются особи формально 3 видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, а в популяциях из Республики Алтай – *E. pendulinus* и *E. vernicosus* (Кобозева и др., 2012). По признаку опушения НЦЧ в популяциях Южного Приморья и Республики Алтай были обнаружены как голые и гладкие безреснитчатые, так и длиннощетинистые с ресничками, а также ряд промежуточных типов.

Относительно экологической приуроченности каждого из видов мы наблюдали следующее: микропопуляции и отдельные особи, соответствующие по морфотипам *E. pendulinus* и *E. brachypodioides* в южном Приморье, чаще всего занимали пограничные экологические ниши или нарушенные антропогенные местообитания: границы лесов и кустарников, обочины дорог и прочие урбанизированные территории. Среди горно-алтайских популяций большинство особей, обитающих во влажных местах, формально следует отнести не к *E. brachypodioides*, а к *E. vernicosus* (гладкие НЦЧ и УС). Образцы *E. vernicosus* из южной Бурятии и Внутренней Монголии КНР были также обнаружены в лесном поясе. Такой же характер местообитаний отмечен для образцов *E. brachypodioides* (гладкие НЦЧ и опушенные УС) из Забайкальского края. Таким образом, каждый из 3 названных видов может занимать различные экологические ниши в пределах их ареалов. Это приводит нас к предположению о том, что филогенетически виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* могут быть морфотипами одного крупного полиморфного таксона видового ранга без выраженной экологической приуроченности.

Для ясного понимания таксономической значимости морфологической изменчивости необходимо изучение генетического сходства между морфотипами с учётом экологических особенностей и репродуктивных свойств изучаемых таксонов. Если посмотреть на распространение *E. pendulinus* s.l. через призму «мозаичности фитоценозов» (Работнов, 1972; Миркин, Розенберг, 1978), то можно обнаружить отчётливую экологическую приуроченность всех 3 видов по правилам эпизодической и антропогенной мозаичности. Будучи относительно короткоживущими многолетниками (2–3 года) с исключительно семенным размножением путем факультативной автогамии, растения не нуждаются в опылителях и проявляют высокую

вариативность в численности микропопуляций и местонахождении отдельных адвентивных особей. Как правило, случаи высокой численности популяций не часты, носят временный характер на нарушенных местообитаниях, а отдельные особи можно встретить практически в любом месте в пределах общего ареала видов. При этом крупные популяции могут быть как монотипными, так и образованными множеством морфотипов. В морфологически неоднородных популяциях почти всегда обнаруживаются гибридные особи, семенные потомки которых при самоопылении по законам генетического расщепления будут иметь разную степень гетерозиготности.

Ранее на примере StH-геномных видов рода *Elymus* было показано, что дифференциация таксонов по уровням скрещиваемости особей является важным показателем микроэволюционных событий, и этот принцип может быть использован для выяснения филогенетических отношений близкородственных таксонов (Агафонов, 1997, 2007). С этой целью нами была создана серия гибридов между особями видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*. В гибридизацию были включены особи, выращенные из семян природных образцов, собранных авторами в Приморском крае и Республике Алтай (табл. 1). Основные характеристики родительских и гибридных особей в поколениях F_1 и F_2 приведены в табл. 2. В комбинациях скрещиваний первыми указаны материнские биотипы.

Результаты гибридизации в 6 комбинациях скрещивания показали высокую репродуктивную совместимость этих видов. Все гибридные растения F_1 обладали нормально развитыми пыльниками и высоким значением семенной фертильности (СФ). При этом у 2 гибридных растений в комбинации скрещивания *E. pendulinus* AUS-1015 \times *E. brachypodioides* VBG-0722 с участием родителей из отдалённых популяций Приморья и Республики Алтай обнаружены более низкие значения СФ, чем у гибридов, образованных приморскими биотипами, независимо от формальной видовой принадлежности. Это означает, что виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* образуют единый рекомбинационный генпул, в котором присутствует определённый набор аллельных генов, контролирующей разные морфологические типы. Но частотное распределение аллелей в отдельных частях ареала может существенно различаться.

Анализ расщепления альтернативных признаков у гибридов в поколениях F_2 показал, что по моногенному типу наследуются следующие признаки: наличие ресничек НЦЧ, опушение наружной поверхности влагалищ нижних листьев, опушение УС, опушение верхней стороны ЛП перед колосом (флаговый лист). Но признак опушения НЦЧ наследуется как по моногенному, так и дигенному типу, в зависимости от комбинации скрещивания. Расщепление признаков в результате успешной межвидовой гибридизации на родительские и рекомбинантные фенотипы свидетельствует об отсутствии генетической изоляции между биотипами, формально относящимися к разным видам.

Таблица 1

**Происхождение образцов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus*,
включённых в гибридизацию**

№ п/п	Код образца	Вид по Н.Н. Цвелёву, Н.С. Пробатовой (2010)	Местонахождения и авторы сборов
1	ZAR-0746	<i>E. brachypodioides</i>	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, прибрежный луг, alt. 8 м; N 42°38.375', E 131°04.523'. 27.08.2007. А. Агафонов, Д. Герус
2	MES-0721	<i>E. brachypodioides</i>	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, тропа в широколиственном лесу, alt. 38 м; N 42°37.306', E 131°08.353'. 27.08.2007. А. Агафонов, Д. Герус
3	VLA-0719	<i>E. brachypodioides</i>	Приморский край, окр. г. Владивосток, граница смешанного леса у автотрассы Владивосток – Артем, alt. 17 м; N 43°13.686', E 132°00.035'. 15.08.2007. А. Агафонов
4	VOK-0738	<i>E. pendulinus</i>	Приморский край, окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения у ж/д ст. Океанская, alt. 7 м; N 43°14.10', E 132°0.19'. 15.08.2007. А. Агафонов
5	VBG-0722	<i>E. brachypodioides</i>	Приморский край, окр. г. Владивосток, тропа в смешанном лесу на вершине сопки, alt. 169 м; N 43°13.137', E 132°59.359'. 29.08.2007. А. Агафонов, Д. Герус
6	SAD-0842	<i>E. pendulinus</i>	Приморский край, окр. г. Владивосток, фрагмент широколиственного леса у ж/д ст. Садгород, alt. 6 м; N 43°15.943', E 132°1.103'. 10.08.2008. А. Агафонов
7	BKA-0921	<i>E. brachypodioides</i>	Приморский край, окр. г. Большой Камень, граница смешанного леса, alt. 41 м; N 43°7.301', E 132°25.083'. 08.08.2009. А. Агафонов
8	USS-0720	<i>E. pendulinus</i>	Приморский край, Уссурийский р-н, окр. пос. Тимирязевский, смешанный лес у подножья сопки, alt. 49 м; N 43°51.23', E 131°57.60'. 13.08.2007. А. Агафонов, М. Агафонова
9	CHE-1044	<i>E. vernicosus</i>	Респ. Алтай, Чемальский р-н, окр. пос. Чемал, лев. бер. р. Чемал, alt. 457 м; N 51°23.481', E 86°00.116'. 06.08.2010. А. Агафонов, Е. Кобозева
10	AUS-1015	<i>E. pendulinus</i>	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, тропа вдоль прав. бер. Катунь, alt. 345 м; N 51°38.371'. E 85°45.384'. 07.08.2010. А. Агафонов, Е. Кобозева

Морфологическая характеристика родительских образцов, составляющих комбинации скрещиваний и наивысшие значения семенной фертильности (СФ) гибридов и уровни репродуктивной совместимости (Cs) биотипов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* в поколениях F₁ и F₂

№	Опушение НЦЧ	Опушение узлов стебля	Наивысшие значения СФ в поколениях, %				Уровень Cs
			F ₁	N _{F1}	F ₂	N _{F2}	
<i>E. brachypodioides</i> MES-0721 (1) × <i>E. pendulinus</i> USS-0720 (2)							
1	Голые, по бокам короткие единичные щетинки	Волосистые	78.8	3	92.4	80	α1
2	По бокам длинно-щетинистые	Волосистые					
<i>E. brachypodioides</i> ZAR-0746 (3) × <i>E. pendulinus</i> SAD-0842 (4)							
3	Голые, бесреснитчатые	Волосистые	43.0	1	75.0	43	α1
4	Длинноволосистые, длиннореснитчатые	Голые					
<i>E. brachypodioides</i> ВКА-0921 (5) × <i>E. pendulinus</i> SAD-0842 (6)							
5	Голые, по бокам единичные щетинки, бесреснитчатые	Полу-опушенные, волосистые в верхней части	18/5 (#)	2	73.6	14	α2
6	Длинноволосистые, длиннореснитчатые	Голые					
<i>E. brachypodioides</i> VLA-0719 (7) × <i>E. pendulinus</i> VOK-0738 (8)							
7	Редко шиповатые по жилкам, по бокам коротко-щетинистые, с редкими ресничками	Волосистые	75.9	1	84.2	72	α1
8	Редко длинноволосистые, длиннореснитчатые	Голые					
<i>E. pendulinus</i> AUS-1015 (9) × <i>E. brachypodioides</i> VBG-0722 (10)							
9	Длинноволосистые, длиннореснитчатые	Голые	98/18 (#)	2	72.2	21	α2
10	Голые, по бокам единичные щетинки, бесреснитчатые	Волосистые					
<i>E. vernicosus</i> CHE-1044 (11) × <i>E. pendulinus</i> AUS-1015 (9)							
11	Голые, бесреснитчатые	Голые	89.0	2	89.8	78	α1
12	Длинноволосистые, длиннореснитчатые	Голые					

Примечание. N_{F1} и N_{F2} – число растений, проанализированных в поколениях F₁ и F₂ соответственно; (#) – дробью обозначено число зерновок всего (в числителе), собранное с числа колосьев (в знаменателе). Уровни репродуктивной совместимости генотипов (Cs) определяли согласно А.В. Агафонову (1997), A.V. Agafonov, B. Salomon (2002).

Для оценки генетического полиморфизма и видовой специфичности среди 3 видов из разных географических точек нами был применён анализ изменчивости межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR). В сравнение было включено 43 образца из разных мест произрастания, в том числе: Приморский край (23 обр.), Республика Алтай (17 обр.), Забайкальский край (1 обр.), Республика Бурятия (1 обр.), провинция Китая Внутренняя Монголия (1 обр.). Анализ проведён по стандартной методике с применением 6 праймеров (Кобозева и др., 2015). Подробные результаты гибридизации и данные молекулярно-генетического анализа будут опубликованы в других изданиях, поэтому материалы и ссылки на них не приводятся. Но в рамках этой статьи необходимо подчеркнуть, что дендрограммы, построенные по ISSR-профилям, подтвердили наши предположения о взаимоотношениях данных видов. Наибольшее генетическое сходство обнаружено у образцов из общих или близко расположенных популяций, особенно с одинаковыми морфологическими признаками. Вместе с тем попарно группировались образцы *E. pendulinus* и *E. vernicosus* из Республики Алтай, а также образцы *E. vernicosus* из Забайкальского края и Китая. В Приморском крае значительное генетическое сходство обнаружено у образцов, относящихся к разным видам: *E. vernicosus* группируется с *E. brachypodioides*, *E. pendulinus* – с *E. brachypodioides*.

Генетический полиморфизм у видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* увеличивается по мере расширения территории сбора материала. В целом при использовании ISSR-анализа выявлена высокая дифференциация образцов из Приморского края и значительно меньшие различия среди горно-алтайских образцов. Вероятно, это связано с тем, что данные таксоны распространены в Приморском крае значительно шире и представлены в природных сообществах гораздо бóльшим числом микропопуляций, чем в Республике Алтай. Это проявляется и в большем диапазоне изменчивости всех морфологических характеристик.

Наряду с отмеченным полиморфизмом приморских и горно-алтайских выборок выявлены признаки специфичности, обусловленные географической изоляцией в течение многих поколений. При этом на дендрограммах не обнаружено сколько-нибудь заметной корреляции между диагностическими признаками и генетическим расстоянием между образцами *E. pendulinus*. Это особенно проявилось среди приморских образцов разных видов. Такое распределение образцов, безусловно, свидетельствует о том, что виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* не просто близкородственны, но и являются частью одного репродуктивного комплекса, сохранившего генетический радикал вида.

Что касается экологической приуроченности, то в силу мозаичности не только луговых фитоценозов (Работнов, 1972), но и не в меньшей степени обширных лесных сообществ, все 3 таксона распространены в целом в пределах лесного пояса. Экологический критерий не может быть положен в

основу обособленности видов, поскольку рассматриваемые таксоны часто встречаются в общих экотопах. Большую роль в микроэволюционных процессах, видимо, играет географическая изоляция и дистанция между популяциями.

Таким образом, по результатам морфологического, экологического, гибридологического и молекулярно-генетического анализов следует сделать вывод, что на территории России генотипы разных видов представляют собой единый рекомбинационный пул генов независимо от формальной видовой принадлежности. Это означает, что ранг таксонов *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* необходимо рассматривать в качестве разновидностей *E. pendulinus* s.l. Ранее уже были описаны 2 разновидности *E. pendulinus*, различающиеся по признаку опушения листовых пластинок: *E. pendulinus* var. *pendulinus* с голыми и *E. pendulinus* var. *yessoensis* (Honda) Tzvelev – с волосистыми сверху листовыми пластинками (Цвелёв, 2008; Цвелёв, Пробатова, 2010). Комбинацию *E. pendulinus* var. *brachypodioides* (Nevski) Probat., предложенную ранее Н.С.Пробатовой (1984), рекомендуем восстановить. Для *E. vernicosus* предлагаем новую комбинацию и статус разновидности:

Elymus pendulinus (Nevski) Tzvelev var. ***vernicosus*** (Nevski ex Grubov) Agafonov et Kobozeva, **comb. et stat. nov.** – *Agropyron vernicosum* Nevski ex Grub. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17: 6. – *Elymus vernicosus* (Nevski ex Grubov) Tzvelev, 1968, Раст. Центр. Азии, 4: 219; Цвелёв, 2008, Бот. журн. 93(10): 1591. – *E. pendulinus* subsp. *brachypodioides* (Nevski ex Grubov) Tzvelev: Цвелёв, 1976, Злаки СССР: 117, p.p. – Пырейник повислый глянцецветый.

Растёт в лесах, по опушкам, среди кустарников, в долинах рек и на галечниках: Алт.-Енис., Байк., Амур., Маньч., Сах. – Общ. распр.: Монголия, Маньчжурия, Восточная Азия. Описан из Монголии, тип: «Центр. Монголия, Гобийский Алтай, хр. Баин-Цаган, по склону горы в пади Цубумор. 5 VIII 1931. № 3892, Н. и В. Иконниковы-Галицкие» в Санкт-Петербурге (LE!).

Elymus pendulinus var. *brachypodioides* характеризуется наличием редких шипиков на нижних цветковых чешуях (без жёстких щетинок) и коротких волосков на узлах стебля. *E. pendulinus* var. *vernicosus* отличается от *E. pendulinus* var. *brachypodioides* отсутствием волосков на узлах стебля (голыми, гладкими узлами стебля).

Приводим ключ для определения разновидностей *Elymus pendulinus* s.l.:

1. Нижние цветковые чешуи с жесткими щетинками или волосками 2
+ Нижние цветковые чешуи только с шипиками, без жестких щетинок 3
2. Листовые пластинки сверху голые var. **pendulinus**
+ Листовые пластинки сверху волосистые var. **yessoensis**
3. Узлы стебля коротковолосистые var. **brachypodioides**
+ Узлы стебля голые var. **vernicosus**

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук С.В. Овчинниковой за ценные консультации. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 11-04-00861, 13-04-01715, 15-34-50719).

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В.* Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 1997. Т. 4, № 1. С. 81–89.
- Агафонов А.В.* Дифференциация рода *Elymus* L. (*Triticeae*: Poaceae) в азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5–15. URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>.
- 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. Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 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* (*Triticeae*, Poaceae) на территории азиатской части России // Растительный мир Азиатской России. Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2015. № 2(18). С. 45–55.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Пробатова Н.С.* Новые таксоны сем. Poaceae с Дальнего Востока СССР // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 2. С. 251–259.
- Работнов Т.А.* Мозаичность луговых фитоценозов // Бюл. МОИП, отд. Биол., 1972. Т. 77, № 4. С. 104–117.
- Цвелёв Н.Н.* О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 10. С. 1587–1596.
- 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.
- Agafonov A.V., Salomon B.* Gene pools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia. In: *Triticeae* IV (Ed. Hernández P. et al.). Sevilla: Consejería de Agricultura y Pesca, 2002. P. 37–41.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O.* Distribution, habitat and status for perennial *Triticeae* species in Japan // Bot. Jahrb. Syst. 2005. Vol. 126. P. 317–346.
- Chen S.L., Zhu G.H.* *Elymus* L. // Flora of China (Poaceae). Beijing, St. Louis. 2006. Vol. 22. P. 400–429.

Поступила 14.09.2015; принята 16.11.2015



Revision of the subsection *Pendulini* (Nevski) Tzvelev of the genus *Elymus* L. (Poaceae)

E.V. Kobozeva, A.V. Agafonov

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia; ¹*ekobozeva87@mail.ru*;
²*agalex@mail.ru*

Abstract

As a result of revision of taxa in the subsection *Pendulini* (Nevski) Tzvelev section *Goulardia* (Husn.) Tzvelev genus *Elymus* L. is proposed to consider *E. vernicosus* (Nevski ex Grubov) Tzvelev and *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova as intraspecific taxa of *E. pendulinus* s.l. by the varietas rank. The genus *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvelev var. *brachypodioides* (Nevski) Probat. is restored and the new combination *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvelev var. *vernicosus* (Nevski ex Grubov) Agafonov et Kobozeva is proposed.

Key words: taxonomy, diagnostic features, ISSR-markers, hybridization, seed fertility, new combinations.

Funding

Supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects 11-04-00861, 13-04-01715, 15-34-50719).

REFERENCES

- Agafonov A.V. 1997. The principle of recombination gene pools (RGP) and introgression Gene Pools (IGP) in the Biosystematics of the genus *Elymus* L. in Northern Eurasia. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Siberian Ecological Journal]*, 4(1): 81–89 [in Russian].
- Agafonov A.V. 2007. Differentiation of the genus *Elymus* L. (*Triticeae*: Poaceae) in the Asiatic part of Russia in the view of taxonomical genetics. *Sibirskij botanicheskij vestnik: ehlektronnyj zhurnal [Siberian Botanical Reporter: Electronic Journal]*, 2(1): 5–15. URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i2.pdf>. [in Russian].
- Agafonov A.V., Salomon B. 2002. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia. In: *Triticeae* IV (Ed. Hernández P. et al.). Sevilla: Consejería de Agricultura y Pesca. P. 37–41.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O. 2005. Distribution, habitat and status for perennial *Triticeae* species in Japan. *Bot. Jahrb. Syst.* 126: 317–346.
- Chen S.L., Zhu G.H. 2006. *Elymus* L. In: *Flora of China* (Poaceae). Beijing, St. Louis, 22: 400–429.
- Kobozeva E.V., Ovchinnikova S.V., Agafonov A.V. 2012. Variation and taxonomic relationships between StY-genome species *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* (*Triticeae*: Poaceae). *Rastitelnyj mir Aziatskoj Rossii [The Plant World of Asiatic Russia]*, 2(10): 87–93. [in Russian].

- Kobozeva E.V., Olova M.V., Asbaganov S.V., Agafonov A.V. 2015. Polymorphism and specificity of StY-genome species *Elymus gmelinii* and *E. pendulinus* (Triticeae, Poaceae) in the territory of Asian part of Russia. *Rastitelnyj mir Aziatskoj Rossii* [The Plant World of Asiatic Russia], 2(18): 45–55. [in Russian].
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S. 1978. Fitotsenologiya. Printsipy i metody [Phytocenology. Principles and methods]. Moscow: Nauka Publ. 212 p. [in Russian].
- Probatova N.S. 1984. New taxa of the Poaceae from the Far East of the USSR. *Botanicheskiy Zhurnal* [Botanical Journal], 69(2): 251–259. [in Russian].
- Rabotnov T.A. 1972. Patchiness of the meadow phytocenoses. *Bulleten MOIP. Otd. boil.* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biology], 77(4): 104–117. [in Russian].
- Tzvelev N.N. 2007. On the genus *Elymus* (Poaceae) in Russia. *Botanicheskiy Zhurnal* [Botanical Journal], 93(10): 1587–1596. [in Russian].
- Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2010. The genera *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski, and *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) in the flora of Russia. In: V.L. Komarov Memorial Lectures. Vladivostok: Dalnauka Publ., 57: 5–102. [in Russian].

Received 14 September 2015, accepted 16 November 2015