

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *ELYMUS GMELINII* (TRITICEAE, POACEAE) В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Е.В. Кобозева, А.В. Агафонов, С.В. Овчинникова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

Изучена изменчивость морфологических признаков *Elymus gmelinii* в сравнении с изменчивостью внутри видов *E. ciliaris* s. l. и *E. pendulinus* s. l. Как и другие виды StY-геномной группы, *E. gmelinii* включает в себя множество различающихся морфотипов, но в отличие от *E. ciliaris* и *E. pendulinus* остается таксономически однородным. Анализ серии морфологических признаков показал, что различия между популяциями вида из разных точек ареала недостаточны для выделения самостоятельных видов. Данные подтверждают, что для определения границ между таксонами рода *Elymus* необходимо использовать комплекс разных методов.

**Ключевые слова:** *Elymus*, *E. gmelinii*, *E. ciliaris*, *E. amurensis*, *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus*, StY-геномные виды, диагностические признаки, таксономия.

## MORPHOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF *ELYMUS GMELINII* (TRITICEAE, POACEAE) IN THE NORTHERN ASIA

E.V. Kobozeva, A.V. Agafonov, S.V. Ovchinnikova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

Variation of morphological characters in *Elymus gmelinii* in comparison with variability in *E. ciliaris* s. l. and *E. pendulinus* s. l. was studied. As well as other species of the StY-genome group *E. gmelinii* includes set of differing morphotypes, but unlike *E. ciliaris* and *E. pendulinus* remains homogeneous taxonomically, without recognition intraspecific taxa and separate species. The analyses of a series morphological characters has shown, that distinctions between populations of *E. gmelinii* from different place of the area cannot be used as basis for recognition of independent species. More adequate approach for systematisation of the genus *Elymus* provides a complex of methods for delimitation between independent species.

**Key words:** *Elymus*, *E. gmelinii*, *E. ciliaris*, *E. amurensis*, *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus*, StY-genome species, diagnostic characters, taxonomy.

### ВВЕДЕНИЕ

Основу современной системы рода *Elymus* L. составляют виды, отвечающие всем современным требованиям, так называемые “хорошие, или истинные виды”. Такие виды всегда обладают большей или меньшей изменчивостью по многим морфологическим и генетическим характеристикам. Среди морфологически изменчивых видов, широко распространенных на территории азиатской части России, следует назвать *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. В таксономическом отношении *E. gmelinii* до настоящего времени признается как единый полиморфный вид. Вместе с тем в коллекционных сборах часто обнаруживаются природные образцы, которые могут быть идентифицированы как морфологически отклоняющиеся (МОФ) или промежуточные формы. Анализ гербарных образцов изучаемых нами видов рода *Elymus* и популяционных выборок из разных мест произрастания

показал, что по большинству признаков существует широкая изменчивость – дискретная или непрерывная. Именно поэтому некоторые формально признанные виды рода *Elymus* представляют собой всего лишь природные биотипы, отличающиеся от типовых гербарных экземпляров и протологов исходных видов в силу модификационной и наследственной изменчивости, которая может рассматриваться как внутривидовая, т. е. экотипическая или популяционная.

В результате цитогенетических исследований видов трибы *Triticeae* Dum. выявлено, что род *Elymus* образован видами с различной геномной конституцией. Хромосомная основа рода представлена пятью гапломами – “St”, “H”, “Y”, “P”, “W”, различные комбинации которых обуславливают геномный состав каждого вида (Wang et al., 1994). В связи с этим была создана геномная система классификации в трибе *Triti-*

ceae (Dewey, 1984; Löve, 1984). При таком построении таксономической системы рода стало возможным проследить геномные и филогенетические взаимоотношения между видами. В России распространены виды только трех гаплотипных комбинаций: “StH”, “StY” и “StHY”. Наименее изученной является StY-геномная группа видов, в которую входят: *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel. и близкородственный ему *E. amurensis* (Drob.) Czer., *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel. и близкородственные ему *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova и *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvel., а также центрально-азиатские виды *E. fedtschenkoi* Tzvel. и *E. nevskii* Tzvel.

При решении таксономических проблем StY-геномной группы видов рода *Elymus* Азиатской России мы сталкиваемся с “дроблением” крупных видов, имеющих большие ареалы, зачастую в большей части расположенные на территории сопредельных с Россией стран. Признание самостоятельности некоторых близкородственных видов, таких как *E. ciliaris* – *E. amurensis*, *E. pendulinus* – *E. brachypodioides* – *E. vernicosus*, основано на эколого-географических и варьирующих морфологических критериях (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). Но при комплексном изучении изменчивости данных видов показано, что диагностические различия следует рассматривать, как соответствующие внутривидовым таксонам (Кобозева и др., 2011б; Кобозева и др., 2012).

Одна из основных задач систематики – выявить иерархические связи между таксонами на основе сложившихся филогенетических отношений. При этом ранг каждого конкретного таксона должен определяться уровнем интеграции в общую иерархическую систему таксонов. Наибольшую информацию о родстве таксонов на уровне вида и рода дает сравнительно-морфологический метод, который имеет наибольшую ценность для диагностики или определения растений. Но существует ряд факторов, которые затрудняют понимание таксономических взаимоотно-

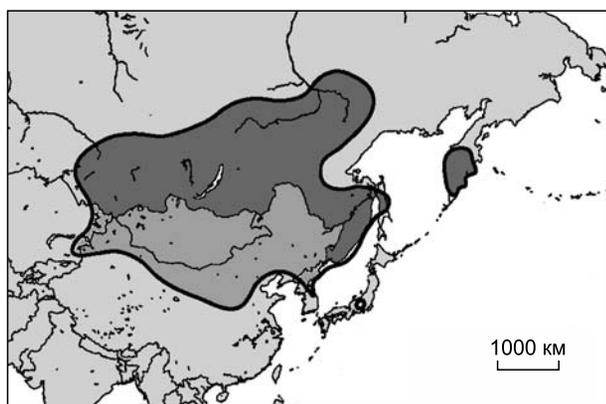


Рис. 1. Ареал *Elymus gmelinii* согласно R. von Bothmer et al. (2005).

шений, это в первую очередь естественная генотипическая и модификационная изменчивость, проявляющиеся в фенотипе растений, а также гибридационные и интрогрессивные процессы. Соответственно, в ряде случаев, разграничение близких видов основывается на диагностических признаках с широкой амплитудой естественной изменчивости. Поскольку некоторые виды рода *Elymus* описаны на основе морфологических признаков, выявляемых только с помощью оптической техники, для доказательства их видовой самостоятельности необходимы детальные исследования уровней варибельности по таким диагностическим признакам.

*E. gmelinii* – наиболее распространенный вид StY-геномной группы рода *Elymus* L., который достаточно легко определяется в природе. Основная часть его ареала в России расположена на территории Южной Сибири и Дальнего Востока, где этот вид заходит до центральной части п-ова Камчатка (рис. 1). Несмотря на то что *E. gmelinii* имеет широкий ареал, диапазон его морфологической и генетической изменчивости практически не изучен.

Первоначально вид был описан К. Ледебуром в 1829 г. как *Triticum caninum* var. *gmelinii* Ledeb. Ф.Л. Скрибнер и Д.Г. Смит в 1897 г. узаконили комбинацию *Agropyron gmelinii* (Ledeb.) Scribn. et J.G. Smith. Этот вид был указан П.Н. Крыловым (1914) для окрестностей Томска, Барнаула и Горного Алтая. Одновременно с выходом этой публикации В.П. Дробов (1914) описал вид *A. turczaninowii* Drob., соответствующий характеристике вида *A. gmelinii*. Он внутри *A. turczaninowii* выделил две разновидности, основываясь на признаке опушения колосковых (КЧ) и нижних цветковых (НЦЧ) чешуй: шероховатые по жилкам – var. *typicum* и гладкие по жилкам – var. *glabrum*. При этом автор указывал обширный ареал для *A. turczaninowii* var. *typicum*, тогда как var. *glabrum* была известна только для одного места в современном Приморском крае. С.А. Невский (1934) перевел *A. turczaninowii* в род *Roegneria* C. Koch., а в 1939 г. М. Китагава перенес *A. gmelinii* в род *Roegneria* и, таким образом, одному природному таксону стали соответствовать два названия: *R. turczaninowii* (Drob.) Nevski и *R. gmelinii* (Ledeb.) Kitag. Далее В.Н. Ворошилов (1966) вернул вид *R. turczaninowii* в род *Agropyron* Gaertn., тогда как Н.Н. Цвелев (1968) включил *R. gmelinii* в род *Elymus* как *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., а вид *A. turczaninowii* был отнесен в его синонимы.

Позднее для произрастающего в Сибири (Пешкова, 1990) и на Дальнем Востоке (Пробатова, 1985) *E. gmelinii* были даны несколько различающиеся характеристики (табл. 1).

На территории Китая выделены две разновидности *E. gmelinii* на основании признаков высоты и диаметра стеблей, а также величины КЧ (Chen, Zhu,

Характеристика основных признаков растений *E. gmelinii* с Дальнего Востока России (Пробатова, 1985) и из Сибири (Пешкова, 1990)

Признак	<i>E. gmelinii</i> на Дальнем Востоке России	<i>E. gmelinii</i> в Сибири
Растение, стебель	60–100 (120) см выс., <b>дерновин обычно не образуют*</b>	Грубые <b>рыхлодерновинные</b> многолетники с крепкими стеблями
Узлы стебля	<b>Очень коротковолосистые</b>	–
Влагалища нижнего листа	<b>Коротко- и густоволосистые</b>	–
Листовые пластинки (ЛП)	4–9 мм шир., свернутые или б.м. плоские, сверху или с обеих сторон длинно- и негустоволосистые, реже голые, шероховатые	Свернутые или плоские (4–10 мм шир.), сверху (иногда с обеих сторон) оттопыренно длинноволосистые, реже голые
Колосья	7–17 (20) см дл., прямостоячие, узкие (до 8 мм шир.)	Прямостоячие, узкие, фиолетово-окрашенные
Колоски	15–20 мм дл., с <b>4–5 цв.</b> , обычно буроватые	–
Колосковые чешуи	6–12 мм дл. с 5–7 шероховатыми жилками, постепенно заостренные, почти <b>равные или немного короче</b> прилежащих нижн. цв. чеш.	С 5–7 грубыми и жесткошероховатыми жилками, постепенно заостренные, но без ости, <b>заметно короче (иногда почти в 1.5 раза)</b> нижнего цветка
Членики колосковой оси (ЧКО)	<b>Густоволосистые</b>	Покрываются <b>густыми, но короткими шипиками</b>
Нижние цветковые чешуи (НЦЧ)	9–12 мм дл., ланцетные, по жилкам или по всей поверхности с крупными шипиками, ости (20) 25–40 (45) мм дл., вначале прямые, позднее резко отгибающиеся в стороны	По бокам, а часто и по спинке с жесткими крепкими шипиками, на верхушке с длинной (2–4 см), при плодах круто отогнутой жестко шероховатой остью
Верхние цветковые чешуи (ВЦЧ)	К верхушке сужающиеся, почти равные, между киялями тонкошиповатые или в верхней части коротковолосистые	По киялям с крепкими и длинными, равномерно расположенными шипиками, между киялями грубошероховатые, особенно близ верхушки
Пыльники	1.5–2.7 мм дл.	2–3 мм дл., желтые

\* Жирным курсивом выделены различия.

2006). Растения типовой разновидности (*var. gmelinii*) характеризуются стеблями 60–80 см высотой, 1.5–2 мм в диаметре у основания; неравными КЧ (нижняя 6–11 мм, верхняя 9–12 мм), тогда как *var. macratherus* (Ohwi) S.L. Chen and G. Zhu имеет стебли 75–100 см высотой, до 3 мм в диаметре у основания; колосковые чешуи почти равные – 10–15 мм. Правильность именно такого подхода вызывает сомнение, поскольку здесь задействованы признаки, зависимые от условий среды. Характеристика вида, предложенная Н.Н. Цветлевым и Н.С. Пробатовой (2010), в настоящее время выглядит более убедительной.

Цель настоящей работы – провести анализ микроскопических морфологических признаков полиморфного вида *E. gmelinii* на основании изучения гер-

барного и живого (интродукционного) материала из различных точек ареала в сравнении с другими видами StY-геномной группы рода *Elymus*.

#### Задачи

– изучить изменчивость морфологических признаков *E. gmelinii*, важных и для других видов этой группы (строение колосьев, относительная длина КЧ, характер трихом НЦЧ и листовых пластинок (ЛП)) и уточнить различия между образцами из географически отдаленных районов;

– сопоставить морфологическую изменчивость *E. gmelinii* с комплексами близкородственных видов: *E. pendulinus*–*E. brachypodioides*–*E. vernicosus* и *E. ciliaris*–*E. amurensis*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами был изучен гербарный материал *E. gmelinii*, хранящийся в гербарных фондах Ботанического института им. В.Л. Комарова, г. Санкт-Петербург (LE), Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток (VLA), Центрального сибирского ботанического сада, г. Новосибирск (NS, NSK), Алтайского государственного университета, г. Барнаул (ALTB), Института общей и экспериментальной биологии и Бурятского государственного университета, г. Улан-Удэ (UUN, UUDE). Исследованы отдельные образцы из различных местообитаний При-

морского края, Горного Алтая, Красноярского края, Южной Бурятии, Забайкальского края и Восточного Казахстана. Точки сбора природного материала приведены в табл. 1. Живые образцы изучались в условиях климокамеры и открытого грунта экспериментального участка ЦСБС СО РАН. Морфологические признаки НЦЧ, ВЦЧ и ЧКО исследованы с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 (с программой Axio Vision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений). Фотографии НЦЧ и ВЦЧ

## Местонахождение образцов из природных популяций

Код образца	Местонахождение и автор сбора
ART-0903	Вост. Казахстан, дол. р. Бухтарма, alt. 1521 м; N 49°12.617' E 86°50.876' (И. Артемов)
ART-0951	Там же, alt. 1543 м; N 49°12.750' E 86°50.953' (И. Артемов)
KBU-0931	Вост. Казахстан, дол. р. Бухтарма, окр. пос. Чингистай, alt. 942 м; N 49°10.788' E 86°00.531' (Д. Герус)
KSA-0954	Вост. Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1719 м; N 49°04.864' E 86°04.334' (Д. Герус)
ABE-0675	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Беш-Озек, 41-й км автотрассы Черга–Усть-Кан, высокотравный луг, alt. 1151 м; N 51°05.395' E 85°12.303' (А. Агафонов)
AUS-1013	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, тропа вдоль прав. бер. Катунь, перед мостом, alt. 345 м; N 51°38.371' E 85°45.384' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
GAC-8924	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, галечник в пойме р. Катунь, лев. берег, alt. 341 м; N 51°37.616' E 85°45.915' (А. Агафонов)
AKA-0311	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Камлак, пойма р. Сема, alt. 390 м; N 51°37.80' E 85°41.09' (А. Агафонов)
MAI-0564	Красноярский кр., Шушенский р-н, лесная поляна у Майнского водохранилища, alt. 355 м; N 52°55.873' E 91°28.547' (А. Агафонов, Д. Герус)
SAU-9503	Красноярский кр., Ермаковский р-н, окр. пос. Иджим, бер. р. Ус, alt. 823 м; N 52°29.11' E 93°26.22' (А. Агафонов)
TUU-0776	Тыва, окр. пос. Хадын, Уюкский хр., сев. макросклон, дол. р. Арзан, злаково-разнотравная луговая степь, alt. 992 м; N 51°54.255' E 93°41.752' (М. Полякова)
TSH-0577	Тыва, Тес-Хемский р-н, дол. р. Шуурмак, луг, речная терраса, alt. 1040 м; N 50°44.310' E 095°18.821' (А. Агафонов, Д. Герус)
KUL-1002	Иркутская обл., Слюдянский р-н, пос. Култук, побережье оз. Байкал, южный склон к трассе, alt. 517 м; N 51°43.886' E 103°42.775' (Е. Кобозева)
SLU-1001	Иркутская обл., Слюдянский р-н, на въезде в Слюдянку, 96-й км трассы, побережье оз. Байкал, склон к трассе, alt. 456 м; N 51°41.300' E 103°41.636' (Е. Кобозева)
BUD-0774	Бурятия, Джиргинский р-н, дол. р. Торейка, опушка лиственничного леса, alt. 1063 м; N 50°35.016' E 104°53.171' (Н. Бадмаева)
BUD-0775	
GAR-0572	Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, правый приток р. Гарган, галечник у моста, alt. 1610 м; N 52°05.966' E 100°22.950' (А. Агафонов, Д. Герус)
BUK-1108	Бурятия, окр. пос. Малый Куналей, из лесной популяции, alt. 750 м; N 50°32.762' E 107°47.435' (А. Агафонов)
CHI-0920	Забайкальский край, Ононский р-н, 5 км юго-восточнее пос. Лаха, окр. Цаган-Обо, Адун-Чолонский горный массив, пологий склон, разнотравно-тонконогое сообщество, alt. 800 м; N 50°26.698' E 115°59.597' (А. Королук)
HAB-9013	Хабаровский кр., окр. г. Хабаровск (О. Потемкин)
BKA-8610	Приморский кр., окр. г. Большой Камень, южный склон сопки, подножие каменистых осыпей, alt. 38 м; N 43°7.653' E 132°24.961'; alt. 41 м, N 43°7.513' E 132°25.133' (А. Агафонов)
BKA-0901	
BKA-0961	
BKA-0962	
KEL-9632	Дальний Восток, п-ов Камчатка, Елизовский р-н, северо-западнее п-ова Камчатский, Елизово, сопка вверх от р. Половинка, alt. 30–70 м (B. Salomon, А. Агафонов)
H 10440	
H 10446	Дальний Восток, п-ов Камчатка, Милковский р-н, юго-западнее пос. Пушино, вдоль моста через р. Правая Камчатская, alt. 450 м (B. Salomon, А. Агафонов)
KES-9650	Дальний Восток, п-ов Камчатка, Быстринский р-н, северо-восточнее пос. Эссо, вдоль р. Быстрая, alt. 530 м (B. Salomon, А. Агафонов)
H 10454	
H 10457	Дальний Восток, п-ов Камчатка, Быстринский р-н, северо-западнее пос. Эссо, крутой горный склон, alt. 650–700 м (B. Salomon, А. Агафонов)
H 10462	Дальний Восток, п-ов Камчатка, Быстринский р-н, 14 км юго-восточнее пос. Анавгай, опушка смешанного леса у смотровой площадки гидростанции (B. Salomon, А. Агафонов)

выполнены при увеличении  $\times 20$ , ЧКО – при  $\times 40$ . Для визуального анализа признаков и предварительной подготовки образцов использовали бинокулярные лупы MC, МСП, Stemi-2000C. Опушение листа оценивали как визуально, так и с помощью сканирующего

электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Япония) при увеличении от  $\times 80$  до  $\times 250$ , для публикации выбранные снимки, полученные при увеличении  $\times 150$ . Плотность расположения трихом (ресничек) на органах растения оценивали по шестибалльной шкале, со-

ставленной согласно методу Г.Н. Зайцева (1973): 0 – отсутствие волосков на исследуемой площади органа; 1 – единично присутствуют (отдельно стоящие трихомы); 2 – редко опушенные (трихомы рассеяны по по-

верхности); 3 – среднеопушенные (трихомы покрывают около 50 % поверхности); 4 – часто опушенные (трихомы покрывают более 50 % поверхности); 5 – очень густо опушенные (трихомы покрывают 100 %).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*E. gmelinii* характеризуется прямостоячими колосьями с 9–11 цветками в колоске, зачастую имеющими антоциановую окраску. С помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 получены изображения НЦЧ у 42 образцов из 20 популяций биотипов *E. gmelinii* из разных географических точек.

Ранее нами была выявлена тенденция в повышении частоты встречаемости гладких НЦЧ в восточной части ареала вида, в то время как для юга Сибири характерны жесткошиповатые НЦЧ (Кобозева и др., 2011а). Тем не менее популяционный анализ показал наличие в южной части Сибири редких особей с гладкими НЦЧ, или покрытыми редкими, средней густоты и частыми щетинками НЦЧ. Приморский край также характеризуется наличием образцов с единичными или редкими шипиками и средней густоты щетинками на НЦЧ (рис. 2).

Нижние и верхние цветковые чешуи спелых зерновок *E. gmelinii* могут иметь желтовато-коричневую (см. рис. 2, 1, 4), серую от сизого налета (3) и в разной степени антоциановую окраску (2, 6, 7) вне зависимости от их географического места произрастания. Последний признак в значительной степени зависит от экологических условий и проявляется при сильной

инсоляции и(или) при незначительных заморозках в период созревания колосьев. Как известно, его проявление – это адаптивная реакция растений на абиотические факторы. К стадии полного созревания антоциановая окраска может исчезать под воздействием яркого света.

Морфология ВЦЧ у видов рода *Elymus* является одним из важнейших таксономических критериев. Ранее была изучена изменчивость формы ВЦЧ у видов рода *Elymus* с разной геномной конституцией (StY, StH, StHY), произрастающих на территории Азиатской России (Кобозева, 2012). В частности, для StY-геномных видов наиболее характерны широкоокруглая и округлая формы верхушки ВЦЧ, реже встречаются широковыемчатая и вильчатая формы. Отмечен внутривидовой полиморфизм формы ВЦЧ у каждого из видов. Показано, что образцы видов *Elymus* с различной геномной конституцией имеют разную форму верхушки ВЦЧ.

У *E. gmelinii* ВЦЧ к верхушке сужающиеся, почти равные НЦЧ, по киям с крепкими и длинными, равномерно расставленными шипиками (ресничками ВЦЧ), между киями грубошероховатые, тонкошиповатые или в верхней части коротковолосистые (Про-

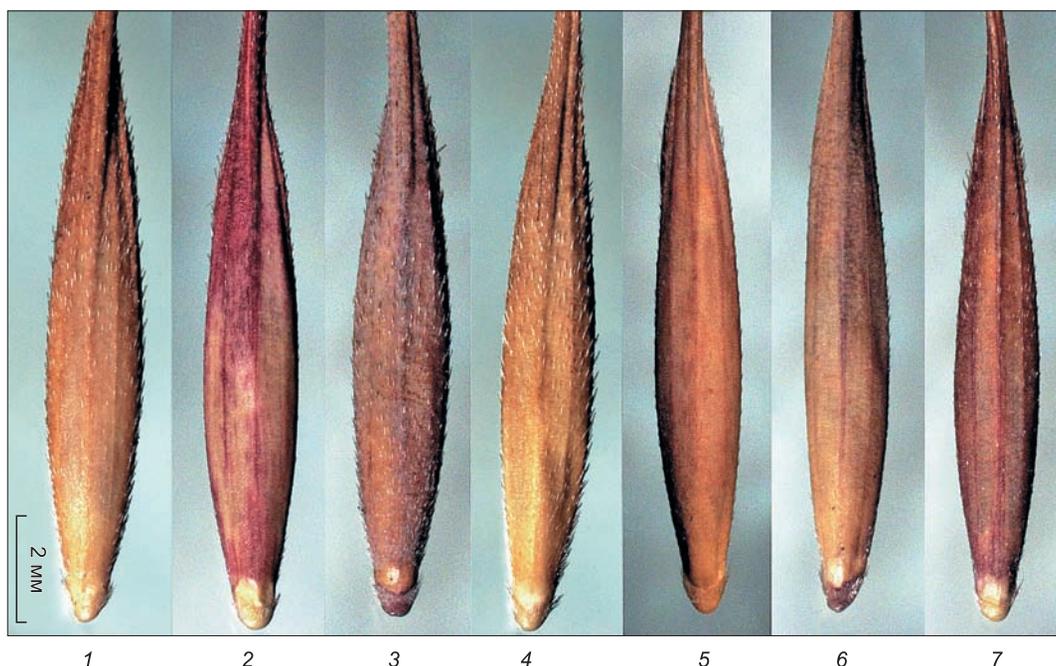


Рис. 2. Типы трихом на нижних цветковых чешуях у образцов *E. gmelinii* из разных точек ареала:

1 – GAC-8924 – Респ. Алтай; 2 – TUU-0776 – Респ. Тыва; 3 – SLU-1001 – Иркутская обл.; 4 – BUD-0774 – Респ. Бурятия; 5 – HAV-9013 – Хабаровский кр.; 6 – ВКА-0901 – Приморский кр.; 7 – KES-9650 – п-ов Камчатка.

1, 3, 4 – частые короткие щетинки по всей поверхности НЦЧ; 2, 5, 6 – голые гладкие НЦЧ; 7 – редкие шипики по жилкам НЦЧ.

батова, 1985; Пешкова, 1990). Форма ВЦЧ у *E. gmelinii* заметно варьирует (рис. 3). Наиболее часто встречается округлая (см. рис. 3, 1), вильчатая (2), реже округло-скошенная форма ВЦЧ (3), иногда широкоусеченная (4), узковыемчатая и широковыемчатая (5), заостренная (6), суженно-скошенная и широкоокруглая (7).

Также нами был изучен признак наличия ресничек на НЦЧ и ВЦЧ. Реснички на НЦЧ в основном отсутствовали, за исключением одного образца из Бурятии – BUD-0774 (см. рис. 3, 3), у которого были обнаружены единичные средней длины реснички НЦЧ. Реснички представлены разными трихомами (см. рис. 3) – от щетинок средней плотности до частых волосков средней длины, за исключением одного образца из Бурятии, у которого реснички ВЦЧ отсутствовали. Вместе с тем самыми длинными ресничками ВЦЧ обладал также образец из Бурятии – BUD-0775 (см. табл. 2).

Опушение КЧ – малоизменчивый признак, характеризующийся прижатыми мелкими шипиками или щетинками по жилкам, в основном средней или частой густоты; редкими шипиками обладают образ-

цы с п-ова Камчатка. Отмечены существенные различия между отдельными природными образцами *E. gmelinii* по относительной длине КЧ. В целом коэффициент соотношения КЧ и НЦЧ ( $k = l_{\text{КЧ}}/l_{\text{НЦЧ}}$ ) у *E. gmelinii* варьирует от 0.6–0.7 до 0.9–1.0. Причем эти различия могут существовать как между географически отдаленными биотипами, так и внутри некоторых локальных популяций, например, в южно-бурятской популяции BUD-07. Также по этому признаку изменялись образцы с п-ова Камчатка ( $k$  варьирует от 0.6–0.7 до 0.8–0.9). Самые длинные КЧ ( $k = 0.9–1.0$ ) имели образцы из Бурятии, Приморского края и Китая.

Признак опушения ЧКО указывается в диагнозах видов StY-геномной группы, но не используется при разграничении видов. Тогда как среди StH-геномной группы рода этот признак в совокупности с другими играет существенную роль для различения некоторых видов, в частности: *E. trachycaulus* (Link) Gold et Shiners и *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel., *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvel. и *E. charkeviczii* Probat.

В диагнозах *E. gmelinii* ЧКО густоволосистые у растений с Дальнего Востока (Пробатова, 1985), а у

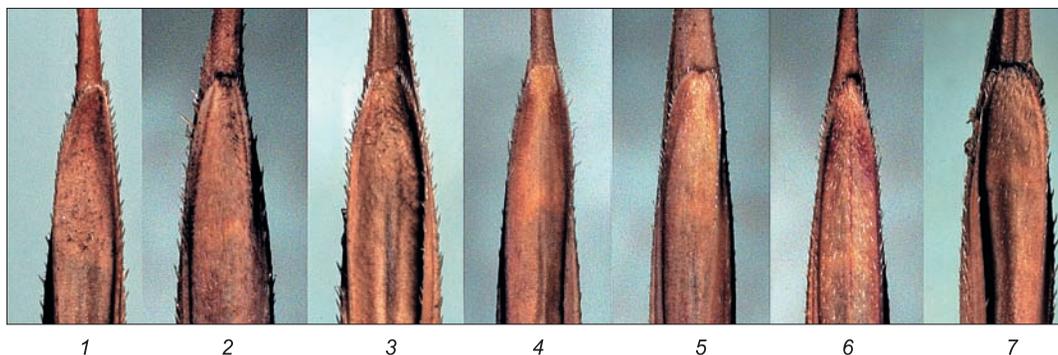


Рис. 3. Форма верхушки ВЦЧ у образцов из разных точек ареала:

1 – АКА-0311 – Респ. Алтай; 2 – SLU-1001 – Иркутская обл.; 3 – BUD-0774 – Респ. Бурятия; 4 – НАВ-9013 – Хабаровский кр.; 5 – ВКА-0901 – Приморский кр.; 6 – KES-9650 – п-ов Камчатка; 7 – GAR-0572 – Респ. Бурятия.



Рис. 4. Опушение ЧКО *Elymus gmelinii* из разных точек ареала:

1 – TSH-0577 – Респ. Тыва; 2 – BUD-0775 – Респ. Бурятия; 3 – SLU-1001 – Иркутская обл.; 4 – НАВ-9013 – Хабаровский кр.; 5 – ВКА-8610 – Приморский кр.; 6 – KES-9650 – п-ов Камчатка.

сибирских образцов они покрыты густыми, но короткими шипиками (Пешкова, 1990). Проанализировав растения по данному признаку, мы пришли к выводу, что нет значительного разграничения опушения ЧКО у сибирских и дальневосточных образцов *E. gmelinii*. Сибирские образцы в основном представлены с ЧКО, опушенными разными трихомами, тогда как среди дальневосточных (в Хабаровском и Приморском краях) образцов встречались как опушенные (щетинистые), так и практически голые (с единичными щетинками) ЧКО (рис. 4).

Опушение узлов стебля (УС) *E. gmelinii* характеризовалось очень короткими волосками для растений с Дальнего Востока России (Пробатова, 1985), но этот признак не указывался в качестве диагностического для растений из Сибири (Пешкова, 1990). Наши исследования опушения УС из разных точек ареала показали, что растения с волосистыми в разной степени УС произрастают на Дальнем Востоке, в том числе на п-ове Камчатка. Тогда как в Горном Алтае, Красноярском крае, Респ. Тыва, Забайкальском крае, частично в Бурятии и Казахстане произрастают образцы с голыми гладкими УС.

Влагалища верхних листьев перед колосом у всех образцов были голыми, гладкими и безреснитчатыми, за исключением образца из Забайкальского края (СНІ-0920), у которого обнаружены реснички по краю влагалища в виде средней плотности коротких волосков. По цвету влагалища могли быть зеленые и сизые, тогда как листовые пластинки в зависимости от цвета влагалищ не различались и имели зеленый или серо-зеленый цвет. Ширина ЛП варьирует от 6 до 14 мм. Более узкими ЛП отличаются образцы с п-ова Камчатка – 6–8 (10) мм. Наиболее широкими ЛП характеризуются казахстанские образцы (12–14 мм). Влагалища нижних листьев были изучены у меньшего числа образцов (табл. 3) и были обнаружены только коротко- и длинноволосистые с разной степенью плотности опушения.

Большинство природных особей вида во всех местообитаниях имеют длинно- или коротковолосистые верхние поверхности листовых пластинок (в.п. ЛП) (рис. 5), тогда как образец из Забайкальского края был с очень мелкошиповатыми в.п. ЛП (см. рис. 5, 4). Наиболее изменчивыми оказались образцы бурятского происхождения, среди которых встречались особи с редкими шипиками. Также среди бурятских, тувинских и приморских образцов обнаружены особи со средней плотностью щетинистыми в.п. ЛП.

Нижние поверхности ЛП (н.п. ЛП) у большинства образцов голые и шероховатые от мелких шипиков по жилкам (см. рис. 5, 5), а иногда и между жилками (BUD-0775). Они также обладают существенным полиморфизмом по опушению. В разной степени опушенными были образцы из Иркутской обл., среди которых были растения с абсолютно голыми, в средней степени шиповатыми и волосистыми н.п. ЛП. С опу-

шенными н.п. ЛП обнаружены образцы из различных точек ареала: Красноярского края, Респ. Тыва, Бурятии, Казахстана.

Одновременно найдены формы, у которых отмечена изменчивость плотности колоса внутри одного растения. Изменение этого признака существует как в сторону уплотнения колосьев, так и в сторону более рыхлого расположения колосков в колосе (рис. 6).

Внешне такие уплотненные колосья *E. gmelinii* могут быть очень похожи на StHY-геномный вид *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb., имеющий более плотный колос с расположением двух колосков на уступе, в отличие от одноколоскового *E. gmelinii*, у которого только в редких случаях по два колоска и только в нижней части колоса. Надежным критерием их филогенетической отдаленности является различный набор хромосом (геномная конституция). *E. dahuricus* – гексаплоидный вид (геномная формула StHY,  $2n = 42$ ), тогда как *E. gmelinii* имеет тетраплоидный набор хромосом (StY,  $2n = 28$ ) (Соколовская, Пробатова, 1976; Jensen, Hatch, 1989).

При сравнении *E. gmelinii* с тетраплоидами StY-геномной группы особи с аномально плотными колосьями имеют сходство и могут быть приняты за другой вид *E. fedtschenkoi* Tzvel., поскольку диагностический признак отклоняющихся остей НЦЧ проявляется только на стадии созревания колосьев. Хотя типичные образцы *E. fedtschenkoi* отличаются от *E. gmelinii* более крупными пыльниками (2.7–4 мм дл.), НЦЧ, довольно густо и равномерно покрытыми более тонкими шипиками, переходящими в волоски, и более широкими КЧ (обычно 2.2–3.2 мм шир.) (Цвелев, Пробатова, 2010).

Также выявлено, что особи *E. gmelinii* с типично расположенными колосками в колосе могут иметь внешнее сходство с *E. pendulinus*. Во влажных условиях лесов Южной Бурятии нами найдены образцы *E. gmelinii*, при созревании колосьев которых ости НЦЧ не отклоняются в стороны, что является редким случаем для *E. gmelinii*, но типичным для *E. pendulinus*. При этом отмечены образцы *E. pendulinus* из Приморского края, имеющие отогнутые ости и морфологически сходные с *E. gmelinii*.

Сходство некоторых форм *E. gmelinii*, *E. fedtschenkoi* и *E. pendulinus* на одинаковых стадиях онтогенеза, возможно, объясняется широким диапазоном генотипической изменчивости и влиянием условий произрастания. При этом нельзя исключить последствия межвидовых интрогрессивных процессов, но для подтверждения этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

Таким образом, при описании или выделении самостоятельного вида недостаточно какого-либо одного критерия, поскольку ни один из них, в том числе основополагающий морфологический, не является исчерпывающим. Эколого-географический критерий вида применить довольно сложно из-за необходимос-

Типичные и отклоняющиеся формы *E. gmelinii* из разных точек ареала

Район сбора	№ п/п	Код образца	$k = l_{КЧ}/l_{НЦЧ}$	Опушение КЧ	Опушение НЦЧ	Реснитчатость ВЦЧ	Опушение ЧКО	Опушение нижних листовых влагалищ	Реснитчатость; цвет листовых влагалищ	Ширина ЛП перед колосом, мм	Опушение в.п. ЛП	Опушение н.п. ЛП	Опушение УС
I	1	ART-0903	0.9–1.0	4++	4++	4++	3++	?	0; зел.	12–13	5++++	0	0
	2	ART-0951	0.9–1.0	3+	3+	3+++	3++	?	0; зел.	12–13	5++++	Гол., шерох.	0
	3	KBU-0931	0.8–0.9	3++	4++	3+++	3++	?	0; зел.	13–14	5++++	То же	0
	4	KSA-0954	0.7–0.8	2+	4++	3++	3++	?	0; зел.	13–14	5++++	3+	0
II	5	ABE-0675	0.8–0.9	4+	4+	3+++	3++	?	0; сиз.	10–11	5++++	Гол., шерох.	0
	6	AUS-1013	0.8–0.9	3+	4++	3+++	3+++	2++++	0; зел.	8–9	5++++	То же	0
III	7	MAI-0564	0.8–0.9	3++	4++	4+++	3++	?	0; зел.	10–11	5++++	3++	0
IV	8	TUU-0776	0.8–0.9	4++	3+	4+++	3++	?	0; зел.	10–11	5++++	Гол., шерох.	0
	9	TSH-0577-1	0.8–0.9	3+	4++	4+++	3++	?	0; зел.	12–13	3++	То же	0
	10	TSH-0577-2	0.8–0.9	3+	4++	4+++	3++	?	0; зел.	9–10	5++++	3+++	0
V	11	KUL-1002	0.9–1.0	3++	4+	2+++	3++	3+++	0; зел.	12–13	5++++	3++++	0
	12	SLU-10-1	0.7–0.8	3+	3+	2+++	3++	3+++	0; сиз.	11–12	2+	0	0
	13	SLU-10-2	0.7–0.8	3+	3++	2+++	3++	3+++	0; сиз.	11–12	3++	3+	0
VI	14	BUD-0774-1	0.7–0.8	3+	4++	0	4++	?	0; зел.	11–12	2+	Гол., шерох.	0
	15	BUD-0774-2	0.8–0.9	4+	4+	4++	4++	?	0; зел.	11–12	2+	То же	0
	16	BUD-0775-1	0.8–0.9	3+	2+	3++++	2++	?	0; зел.	11–12	5++++	»	2+++
	17	BUD-0775-2	0.9–1.0	4+	2+	4+++	2++	?	0; зел.	11–12	5++++	»	2+++
VII	18	CHI-0920	0.8–0.9	3++	3++	3+++	3++	?	3+++; зел.	10–11	0	0	0
VIII	19	BKA-0961	0.7–0.8	3++	1+	3+++	0	?	0; зел.	10–11	5++++	Гол., шерох.	2+++
	20	BKA-0962	0.7–0.8	3+	0	3+++	3++	?	0; зел.	11–12	4+++	0	2+++
IX	21	H 10440	0.7–0.8	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	6–7	5++++	0	4+++
	22	H 10446	0.7–0.8	3+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	9–10	5++++	Гол., шерох.	4+++
	23	H 10454	0.7–0.8	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	6–7	5++++	0	4+++
	24	H 10457	0.6–0.7	2++	3++	3++	4++	5++++	0; зел.	7–8	5++++	Гол., шерох.	4+++
	25	H 10462	0.8–0.9	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	7–8	5++++	То же	2+++

Примечание. Районы сбора образцов: I – Респ. Казахстан; II – Горный Алтай; III – Красноярский кр.; IV – Респ. Тыва; V – Иркутская обл.; VI – Респ. Бурятия; VII – Забайкальский край; VIII – Дальний Восток; IX – п-ов Камчатка.

Оценка плотности трихом в баллах: 0 – отсутствуют; 1 – единично присутствуют; 2 – редкие; 3 – средние; 4 – частые; 5 – очень густые.

Обозначения трихом (используемые в кратких сравнительных таблицах): + – шипики; ++ – щетинки; +++ – волоски (короткой или средней длины); ++++ – очень длинные волоски; ? – не оценивалось.

ти выделения особенностей экологических связей биоценозов и расплывчатости границ экотопов. Поэтому для МОФ необходимо проводить дополнительные исследования с целью установления их происхождения, прежде чем описывать на их основе новый вид. При этом необходимо использовать все доступные критерии вида, которые бы позволили более или менее обоснованно судить о ранге таких МОФ.

В сравнение с широкой морфологической изменчивостью *E. gmelinii* хотелось бы привести другие уже

изученные виды StY-геномной группы. К примеру, близкородственные виды *E. ciliaris* и *E. amurensis* были разграничены на основании различного опушения НЦЧ (Пробатова, 1985), а позднее – опушения ЛП (Цвелев, Пробатова, 2010). Из результатов морфологического и электрофоретического анализа этих видов следует, что все ключевые признаки *E. ciliaris* и *E. amurensis* обладают широким вариационным рядом и, вероятнее всего, не сцеплены между собой, т. е. встречаются в разных комбинациях. Поэтому мы

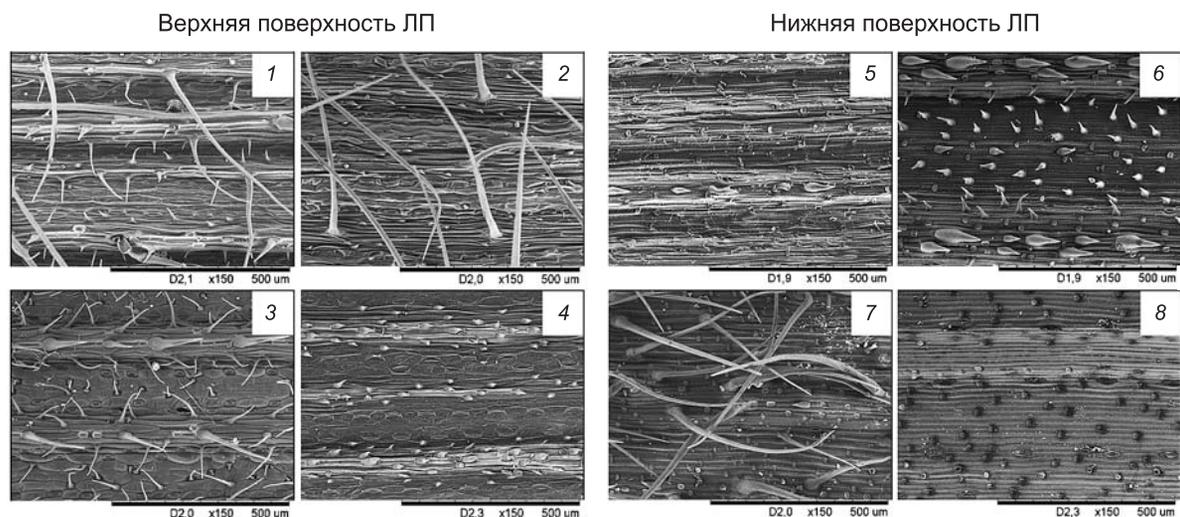


Рис. 5. Опушение верхней и нижней поверхности ЛП *E. gmelinii*:

1 – МАИ-0564 – Красноярский кр.; 2 – SAU-9503 – Красноярский кр.; 3 – ВКА-0962 – Приморский кр.; 4, 8 – СНИ-0920 – Забайкальский край; 5 – ART-0951 – Восточный Казахстан; 6 – BUD-0775 – Респ. Бурятия; 7 – SLU-1001 – Иркутская обл.

предложили рассматривать эти таксоны в качестве одного вида *E. ciliaris* s. l. (Кобозева и др., 2011б).

Виды близкого родства *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus* диагностически различаются только разным опушением НЦЧ и УС. Но помимо других варьирующих признаков, диагностические видовые признаки имеют достаточно широкую вариабельность, из-за которой данные виды не имеют четких границ. Ранее на основании изучения морфологических (включая микроскопические признаки), биохимических (электрофорез запасных белков эндосперма и гистона Н1), генетических (межвидовая

гибридизация), молекулярно-генетических (ISSR-анализ) признаков эти виды предлагалось объединить (Кобозева, Агафонов, 2011; Асбаганов, Кобозева, 2012; Кобозева и др., 2012).

Таким образом, изменчивость, которая в ряде случаев становится почти непрерывной, указывает на целостность вида согласно эволюционному критерию. Таксономические комплексы *E. ciliaris* s. l. и *E. pendulinus* s. l. подобно *E. gmelinii* являются крупными, сложно организованными единицами – видами, с совокупностью морфотипов, которые следует характеризовать на внутривидовом уровне.



Рис. 6. Различные по плотности колосья одного растения ART-0903.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения морфологической изменчивости *E. gmelinii* не было выявлено существенных отличий между образцами из Сибири и с Дальнего Востока России. По признакам опушения НЦЧ, опушения ВЦЧ, по коэффициенту соотношения КЧ и НЦЧ, а также опушению верхней и нижней сторон ЛП наиболее изменчивыми были образцы из Бурятии. Растения с волосистыми в разной степени УС произрастают на Дальнем Востоке, в том числе на п-ове Камчатка. Тогда как в Респ. Алтай, Красноярском крае, Респ. Тыва, Забайкальском крае, частично в Бурятии и Казахстане произрастают образцы с голыми гладкими УС. Сибирские растения *E. gmelinii* представлены в основном образцами с опушенными в разной степени ЧКО, тогда как среди дальневосточных встречались растения как с опушенными, так и с практически голыми ЧКО. Влагалища верхних листьев перед колосом у всех образцов были голыми, гладкими и безреснитчатыми, за исключением образца из Забайкальского края (СН1-0920), у которого обнаружены реснички по краю влагалища. В целом выделились *E. gmelinii* с п-ова Камчатка, отличающиеся от остальных по ряду признаков. МОФ *E. gmelinii*

могут быть сходны с *E. fedtschenkoi* и *E. pendulinus* на одинаковых стадиях онтогенеза, что, вероятно, показывает участие этих видов в интрогрессивном образовании МОФ.

Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам из ЦСБС СО РАН, ИОЭБ СО РАН и других учреждений, любезно предоставившим материал для изучения, с.н.с. ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за техническое обеспечение, а также сотрудникам Горно-Алтайского ботанического сада (пос. Камлак, Респ. Алтай) за помощь в проведении экспедиционных исследований.

Морфологические исследования проведены на оптическом оборудовании Carl Zeiss в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках проектов № 08-04-00747, № 11-04-00861 и гранта поддержки молодых ученых ведущих высших учебных заведений и научных исследовательских центров компании ОПТЭК, 2012 г. (Carl Zeiss AG, Германия).

## ЛИТЕРАТУРА

- Асбаганов С.В., Кобозева Е.В.** Полиморфизм ISSR-маркеров у *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) как один из критериев генетической дифференциации видов // Материалы II (X) Междунар. бот. конф. молодых ученых (11–16 нояб. 2012 г., Санкт-Петербург). СПб., 2012. С. 15.
- Ворошилов В.Н.** Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.
- Дробов В.П.** *Agropyron strigosum* (МВ.) Boiss., его систематика и распространение в Сибири // Тр. Бот. музея. 1914. Вып. 12. С. 40–61.
- Зайцев Г.Н.** Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с.
- Кобозева Е.В.** Взаимосвязь формы верхних цветковых чешуй и геномной конституции у видов рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) и их применение для целей таксономии // Материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии” (28–31 авг. 2012 г., Барнаул). Барнаул, 2012. С. 105–109.
- Кобозева Е.В., Агафонов А.В.** Изменчивость и филогенетические отношения между *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae), выявляемые методами биосистематики // Материалы Пятой Всерос. конф. с междунар. участием “Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока” (23–26 мая 2011 г., Красноярск). Красноярск, 2011. Т. 1. С. 216–222.
- Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Агафонов А.В.** Внутривидовой полиморфизм по морфологическим признакам и спектрам белков эндосперма StY-геномного вида *Elymus gmelinii* (Triticeae: Poaceae) // Материалы X Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии”. Барнаул, 2011а. С. 57–59.
- 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. 2011б. 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) // Раст. мир Азиатской России: Вестн. Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2012. Вып. 2 (10). С. 87–93.
- Крылов П.Н.** *Agropyrum* Gaerth. – Пырей // Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1914. Т. 7. С. 1689–1700.
- Невский С.А.** Ячmeneвые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 590–728.
- Пешкова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Пробатова Н.С.** Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С.** Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 384–393.
- Цвелев Н.Н.** *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. С. 210–223.

- 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, 2010. Вып. 57. С. 5–102.
- Bothmer R. von, Salomon B., Enomoto T., Watanabe O.** Distribution, habitat and status for perennial *Triticeae* species in Japan // Bot. Jahrb. Syst. 2005. V. 126. P. 317–346.
- Chen S.L., Zhu G.H.** *Elymus* L. // Flora of China (*Poaceae*). Beijing; St. Louis, 2006. V. 22. P. 400–429.
- Dewey D.R.** The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // Gene manipulation in plant improvement / Ed. J.P. Gustafson: Plenum Publ. Corp. N.Y., 1984. P. 209–279.
- Jensen K.B., Hatch S.L.** Genome analysis, morphology, and taxonomy of *Elymus gmelinii* and *E. strictus* // Bot. Gaz. 1989. V. 150, No. 1. P. 84–92.
- Löve A.** Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repert. 1984. V. 95. P. 425–521.
- Wang R.R.-C., von Bothmer R., Dvorak J. et al.** Genome symbols in the *Triticeae* (*Poaceae*) // Proc. 2<sup>nd</sup> Int. *Triticeae* Symp. / Eds R.R.-C. Wang, K.B. Jensen, C. Jauss. Logan, Utah, USA. 1994. P. 29–34.