

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ
МЕЖДУ STY-ГЕНОМНЫМИ ВИДАМИ *ELYMUS PENDULINUS*, *E. BRACHYPODIOIDES*
И *E. VERNICOSUS* (TRITICEAE: POACEAE)**

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

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

По результатам изучения гербарного и живого материала *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* и анализа эколого-географических связей их видовая самостоятельность ставится под сомнение. На основании выявленной изменчивости основных диагностических признаков показано, что разделение комплекса *E. pendulinus* s.l. на обособленные виды в настоящее время нельзя считать доказанным.

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

**VARIATION AND TAXONOMIC RELATIONSHIPS BETWEEN
STY-GENOME SPECIES *ELYMUS PENDULINUS*, *E. BRACHYPODIOIDES*
AND *E. VERNICOSUS* (TRITICEAE: POACEAE)**

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

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

Isolation of species *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* is prejudiced by results of analyses of herbaria and a live material in connection with their ecological and geographical specificity. On the basis of the revealed variation of the basic diagnostic characters the conclusion has been drawn that splitting of the complex *E. pendulinus* s.l. on independent species is not to be proved.

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

ВВЕДЕНИЕ

Вид *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. был описан С.А. Невским (1934) как *Roegneria pendulina* Nevski (окр. д. Союзной по р. Амур, Хабаровский край) вместе с новым видом *Roegneria brachypodioides* Nevski (о. Нижний на р. Енисей близ д. Потрошилово, Минусинский р-н, Красноярский край). *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvel. первоначально был описан В.И. Грубовым (1955) как *Agropyron vernicosum* Nevski ex Grub. по сборам Н.П. Иконникова-Галицкого из Гобийского Алтая в Монголии. Н.Н. Цвелев (1968) признал видовую самостоятельность этих видов, но перенес их в род *Elymus* L. Позднее он (Цвелев, 1973) объединил самостоятельные ранее виды и представил в качестве подвидов *E. pendulinus* s.l.: а) subsp. *pendulinus* и б) subsp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvel. При этом *E. vernicosus* был отнесен к подвиду *E. pendulinus* subsp. *brachypodioides*. Далее Г.А. Пешкова (1979) восстановила вид *E. brachypodioides*, но позднее включила его в синонимы к *E. pendulinus* (Пешкова, 1990).

Вид *Agropyron yezoense* Honda был описан из Японии с о. Хоккайдо (Honda, 1929). Он морфологически близок *E. pendulinus* и характеризуется жесткими волосками по бокам нижних цветковых чешуй. При переводе этого вида в род *Elymus* V. Jaaska (1974) предложил новое название *E. nipponicus* Jaaska, поскольку комбинация *Elymus yezoense* Honda уже существовала. Н.С. Пробатова (1985) на основе этого же базиса (А. *yezoense*) описала его как *E. kurilensis* Probat. для растений из Южно-Сахалинского (о. Монерон) и Южно-Курильского (о-ва Кунашир и Шикотан) флористических районов. Этот вид, по мнению автора, морфологически отличается от *E. pendulinus* более узкими, вдоль свернутыми листьями и более мелкими пыльниками. Таким образом, А. *yezoense* был переведен в род *Elymus* дважды под разными названиями. При обсуждении *E. pendulinus* Н.Н. Цвелев (2008) японскую расу перевел в ранг разновидности *E. pendulinus* var. *yezoense* (Honda) Tzvel., отличающуюся

юся от типовых растений *E. pendulinus* волосистыми сверху листовыми пластинками. Даже если образцы *E. kurilensis* из российского Дальнего Востока окажутся новыми, еще не описанными, это название уже не может быть к нему применено. Позднее в синонимы *E. pendulinus* var. *yezoense* был переведен *E. nipponicus*, при этом особи с голыми листовыми пластинками были отнесены к типовой разновидности *E. pendulinus* var. *pendulinus* (Цвелев, Пробатова, 2010).

Н.Н. Цвелев (2008) выделил виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* как самостоятельные на основании различной географической и экологической приуроченности. По мнению автора, “более ксерофильный *E. vernicosus* распространен главным образом в полупустынных районах Центральной Азии, откуда он заходит лишь в пограничные районы Сибири... Отличающийся от *E. vernicosum* лишь густо, но очень коротко волосистыми (а не голыми) узлами стеблей *E. brachypodioides* распространен в Южной Сибири от Алтая до Читинской обл., заметно севернее вышеуказанных пунктов в менее аридных условиях и заходит в Амурскую обл., низовья Амура и в Ханкайский р-н Приморского края на Дальнем Востоке. Этот вид преимущественно открытых каменистых местообитаний. Третий вид – *E. pendulinus* – главным образом лесное растение, распространенное в Приморском крае и в бассейне Среднего Амура. Он отличается нижними цветковыми чешуями, не только в верхней части, но и по бокам более или менее волосистыми. Узлы стеблей у него обычно слабоволосистые, но могут быть также голыми или более обильно волосистыми” (Цвелев, 2008, с. 1592).

Впоследствии точка зрения на видовую обособленность трех таксонов была поддержана, но не подтверждена детальными исследованиями (Цвелев, Пробатова, 2010, с. 21). При этом ключи определителя выглядят следующим образом:

- “39. Нижние цветковые чешуи по бокам и в верхней части с жесткими щетинками; узлы стеблей обычно голые, реже коротковолосистые **18. *E. pendulinus***
 + Нижние цветковые чешуи только с шипиками, в верхней части без жестких щетинок. **40**
 40. Узлы стебля коротковолосистые
 **19. *E. brachypodioides***
 + Узлы стебля голые **20. *E. vernicosus*”**

На наш взгляд, данную позицию нельзя считать доказанной, поскольку разграничение видов основывалось как на эколого-географическом критерии, так и на морфологических признаках, которые могут представлять собой проявления популяционной изменчивости. Названные виды филогенетически могут быть географическими расами или морфотипами одного крупного полиморфного таксона видового ранга. Здесь необходимо отметить, что группа видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* в большинстве зарубежных источников рассматривается как единый вид *E. pendulinus* s.l. (Bothmer et al., 2005).

По их мнению, основная часть ареала вида находится в Китае и Монголии и незначительная часть – в Японии и Северной Корее. На территорию России вид заходит только по югу Алтая, Восточной Сибири и Дальнего Востока. Для Японии авторами приводится только одна дополнительная разновидность *E. nipponicus* var. *koryoënsis* (Honda) Osada, отличающаяся маленьким выступом на верхушке верхней цветковой чешуи (ВЦЧ). На основании морфологического сходства авторы предполагают принадлежность *E. nipponicus* к комплексу *E. pendulinus* s.l. Следует добавить, что по данным Интернет-ресурса Tropicos.org (2012), *E. nipponicus* считается нелегитимным в связи с избыточностью, но вместо него для Японии признается *Elymus yezoensis* (Honda) T. Osada с базиономимом вышеупомянутого *A. yezoense* Honda.

Китайские ботаники *E. pendulinus* понимают в широком смысле и разделяют его на три подвида (Chen, Zhu, 2006), которые, судя по приведенным диагнозам, больше могли бы соответствовать рангу разновидностей, поскольку охватывают широко варьирующие признаки – опушение стеблей, опушение листовых влагалищ и число цветков в колосках без привязки к определенной части ареала. При этом авторами совершенно не рассматривался признак опушения нижних цветковых чешуй (НЦЧ) в отличие от принципа российских систематиков. Согласно “Flora of China...” (Chen, Zhu, 2006), подвидовая структура *E. pendulinus* выглядит следующим образом (в переводе):

- 1а. Стебли гладкие по всей длине (редко волосистые в узлах) **86a. subsp. *pendulinus***
 1б. Стебли слабо- или густоволосистые, по крайней мере в узлах
 2а. Стебли волосистые в узлах; листовые влагалища гладкие; колоски с 6–9 маленькими цветками
 **86b. subsp. *multiculmis***
 2б. Стебли плотноволосистые в верхней части (выступающие из листовых влагалищ) и в узлах; листовые влагалища волосистые, особенно проксимальные; колоски с 4 или 5 маленькими цветками
 **86c. subsp. *pubicaulis***

Поскольку для *E. pendulinus* s.l. не характерно опушение соломины, не совсем понятно, что именно авторы понимают под “стеблем” (culm). По нашим наблюдениям, опушение узлов может в большей или меньшей степени быть распространено за пределы непосредственно узлов, т. е. незначительно переходить на нижнюю часть листовых влагалищ и на часть соломины под узлом. Но это опушение нельзя считать отдельным признаком. Из определительных ключей видно, что при изучении комплекса *E. pendulinus* s.l. российскими и китайскими учеными использовались совершенно разные признаки.

Таким образом, по мнению российских ботаников (Цвелев, Пробатова, 2010), диагностическими признаками трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*

des и *E. vernicosus* – являются опушение НЦЧ и узлов стебля (УС). К сожалению, на данный момент не выявлено комплекса диагностических признаков для объективного разграничения таксонов в пределах всего ареала *E. pendulinus* s.l., включая Китай, Монголию, Японию и Северную Корею. Это говорит о том, что таксономия *E. pendulinus* s.l. еще до конца не разработана.

Цель настоящего исследования – оценить полиморфизм и специфичность диагностических признаков *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (опушение НЦЧ и узлов стебля), а также выявить измен-

чивость других признаков, используемых в таксономии рода *Elymus*. Для этого необходимо исследовать:

1) изменчивость признака выраженности трихом НЦЧ у образцов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* как одного из главных диагностических признаков;

2) особенности (на интродуцированном материале) опушения узлов стебля у трех видов из различных местообитаний;

3) полиморфизм признаков листа и колоса для выявления наиболее стабильных характеристик и оценки их таксономической значимости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами был изучен гербарный материал *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комара

рова (ЛЕ) (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) и Гербария им. Крылова Томского госуниверситета, г. Томск (ТК), Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Влади-

Местонахождение образцов из природных популяций *E. pendulinus* s.l.

Код образца	Местонахождение и автор сбора
<i>Отдельные образцы</i>	
VBI-1101	Респ. Бурятия, Бичурский р-н, окр. пос. Бичура, редкий березово-сосновый лес на зап. склоне горы в дол. р. Бичурка; alt. 710 м, N 50°32.458', E 107°37.216' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
CHI-0803	Забайкальский край, окр. г. Нерчинск, 2 км на юго-запад, березово-злаковый лес; alt. 668 м, N 51°56.609', E 116°33.688' (О. Аненхонов)
AND-0713	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, граница широколиственного леса; alt. 4 м, N 42°38.083', E 131°08.177' (А. Агафонов, Д. Герус)
SHA-0723	Приморский край, окр. г. Владивосток, пос. Емар, кустарник у каменистого берега Уссурийского залива; alt. 5 м, N 43°12.125', E 132°09.184' (А. Агафонов, Д. Герус)
SHA-0843	Приморский край, окр. г. Владивосток, пос. Емар, дубовая роща; alt. 71 м, N 43°12.276', E 132°09.047' (А. Агафонов, М. Агафонова)
MES-0721	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, тропа в широколиственном лесу; alt. 38 м, N 42°37.306', E 131°08.353' (А. Агафонов, Д. Герус)
VLA-0718	г. Владивосток, мыс Чуркина, кустарник в полосе отчуждения жел.-дор. линии; alt. 25 м, N 43°6.29', E 131°54.07' (А. Агафонов)
VLA-0947	Приморский край, окр. г. Владивосток, кустарник у ж/д ст. Чайка; alt. 15 м, N 43°11.859', E 131°55.287' (А. Агафонов)
USS-0720	Приморский край, Уссурийский р-н, окр. пос. Тимирязевский, смешанный лес у подножия сопки; alt. 49 м, N 43°51.23', E 131°57.60' (А. Агафонов, М. Агафонова)
BKA-0921	Приморский край, окр. г. Большой Камень, граница смешанного леса; alt. 41 м, N 43°7.301', E 132°25.083' (А. Агафонов)
SIM-1133	КНР, пров. Внутренняя Монголия, кленовый редкотравный лес; alt. 1589 м, N 42°25.991', E 115°42.971' (О. Аненхонов)
<i>Популяционные выборки</i>	
CHE-10	Респ. Алтай, окр. пос. Чемал, район слияния рек Катунь и Чемал, от р. Катунь до р. Чемал; от alt. 438 м, N 51°23.919', E 86°00.112' до alt. 434 м, N 51°23.533', E 86°00.197' (Д. Герус)
AUS-10	Респ. Алтай, с. Усть-Сема, прав. бер. р. Катунь по обе стороны от моста, каменистый берег; alt. 366 м, N 51°38.331', E 85°45.362' (Д. Герус)
ZAR-07	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, пустырь рядом с автостанцией; alt. 8 м, N 42°38.375', E 131°04.523' (А. Агафонов, Д. Герус)
SLA-11	Приморский край, Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения жел.-дор. линии; alt. 6 м, N 42°51.93', E 131°23.09' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
RUS-07	Приморский край, о. Русский, окр. пос. Парис, граница широколиственного леса; alt. 26 м, N 43°00.894', E 131°53.415' (А. Агафонов, Д. Герус)
VLA-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, граница смешанного леса у автотрассы Владивосток–Артем; от alt. 8 м, N 43°13.686', E 132°00.035' до alt. 28 м, N 43°13.838', E 132°0.623' (А. Агафонов)
VOK-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Океанская и Санаторная; от alt. 7 м, N 43°14.10', E 132°0.19' до alt. 6 м, N 43°13.89', E 131°58.97' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
VBG-07	Приморский край, окр. г. Владивосток, смешанный лес на вершине сопки; от alt. 169 м, N 43°13.137', E 131°59.359' до alt. 189 м, N 43°13.091', E 131°59.052' (А. Агафонов, Д. Герус, Е. Кобозева)
SAD-08	Приморский край, окр. г. Владивосток, окр ж/д ст. Садгород; alt. 25 м, N 43°15.73', E 132°2.48' до побережья Амурского залива; alt. 2 м, N 43°16.00', E 132°0.97' (А. Агафонов, М. Агафонова)

восток (VLAD), а также исследованы гетерогенные популяции из различных местообитаний Приморского края, Горного Алтая и отдельные образцы из Южной Бурятии, Забайкальского края и Китайской Народной Республики. Точки сбора природного материала приведены в таблице. Живые образцы, собранные в Приморском крае и Горном Алтае, изучались в условиях климокамеры и открытого грунта экспериментального участка ЦСБС СО РАН. Нами проанализировано семь популяций из Приморского края и две из Горного Алтая. Каждая популяция состояла из одной или нескольких микропопуляций, насчитывающих

20–30 растений. Морфологические признаки НЦЧ и узлов стебля были изучены с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 (с программой Axio Vision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений). Фотографии НЦЧ выполнены при увеличении $\times 20$, узлов стебля при увеличении $\times 18$. Опушение листа оценивалось как визуально, так и при помощи снимков, выполненных с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Япония) при увеличении от $\times 80$ до $\times 250$, для публикации были выбраны снимки, полученные при увеличении $\times 150$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типовые образцы *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, хранящиеся в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова, четко различаются по диагностическим признакам – особенностям опушения НЦЧ и узлов стебля. Но поскольку гербарный материал не охватывает в полной мере всего природного полиморфизма видов, можно предположить, что типовые образцы отражают только незначительную часть морфотипов широкого вариационного ряда *E. pendulinus* s.l. При изучении популяционных выборок *E. pendulinus* из разных точек ареала нами обнаружена гетерогенность многих популяций по всем диагностическим признакам. Так, с помощью стереомикроскопа получены изображения НЦЧ у 90 растений комплекса *E. pendulinus* s.l. из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. В географически удаленных районах найдены как гладкие, так и длиннощетинистые чешуи со всеми переходными состояниями. Причем по этому признаку были гетерогенны даже некоторые локальные популяции. Например, собранные нами образцы из популяции в окр. пос. Садгород (Приморский край), как и в окр. пос. Чемал (Горный Алтай), показали широкую из-

менчивость по опушению НЦЧ от гладких и безреснитчатых до длиннощетинистых и длиннореснитчатых (рис. 1, 2).

Нами установлено, что изменчивость опушения НЦЧ проявляется по-разному. Чешуи могут различаться не только по наличию или отсутствию опушения, но и по выраженности (шипика, щетинки, волоски), структуре (длине и толщине), плотности (единично присутствуют, редкие, средние, частые, густые) и по расположению трихом (по всей поверхности НЦЧ, по бокам, по жилкам, в верхней или нижней части чешуи и т. д.). Эти же качества проявляют и реснички, расположенные по краям НЦЧ. Для наиболее полного представления об изменчивости опушения НЦЧ нами были взяты в сравнение семена с растений обширных популяций, локальных микропопуляций, а также семена с одного колоса. Анализ индивидуальных растений из Приморского края и Республики Алтай показал, что существуют как однородные, мало изменчивые, так и гетерогенные микропопуляции, содержащие в себе морфологически различающиеся, контрастные формы (от голой НЦЧ с единичными шипиками или щетинками до длинно-

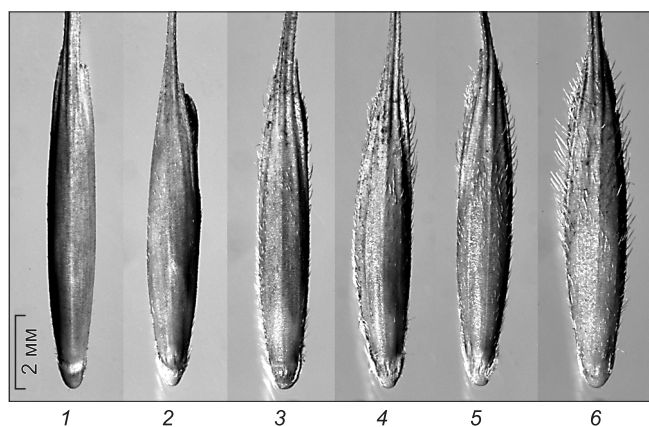


Рис. 1. Вариабельность опушения НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* (1–6) из популяции SAD-07 (Приморский край) по степени выраженности признака.

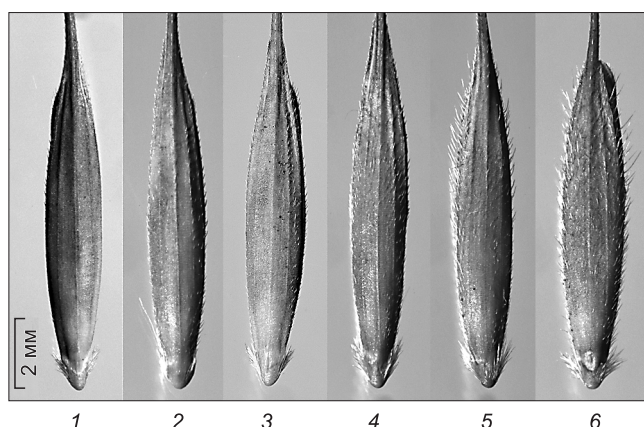


Рис. 2. Вариабельность опушения НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* (1–6) из популяции СНЕ-10 (Горный Алтай) по степени выраженности признака.

густошерстистой НЦЧ с длинными ресничками). При рассмотрении изменчивости опушения НЦЧ с одного колоса обнаружена тенденция в увеличении плотности трихом в верхней части колоса. Подобная тенденция в незначительной степени отмечена даже у семян или цветков внутри одного колоска.

Получены изображения УС как одного из ярких диагностических признаков комплекса *E. pendulinus* у растений из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. На снимках можно отчетливо проследить их опушение. Обнаружено, что в пределах микропопуляций иногда встречаются особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени, в том числе с полуопушенными УС (рис. 3). С учетом комбинативной изменчивости по опушению НЦЧ можно сделать вывод, что некоторые микропопуляции Приморского края формально состоят из трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*. Однако в пределах Горного Алтая особи с опушенными УС не найдены. Кроме двух вышеназванных признаков, предлагаемых для разграничения трех видов комплекса *E. pendulinus*, нами рассматривались еще некоторые признаки, используемые в таксономии рода *Elymus*. Ранее исследовался признак опушения листовых пластинок, который традиционно используется для определения *E. amurensis* (Drob.) Czer. и *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel. (Кобозева и др., 2011). Результаты показали нецелесообразность его применения

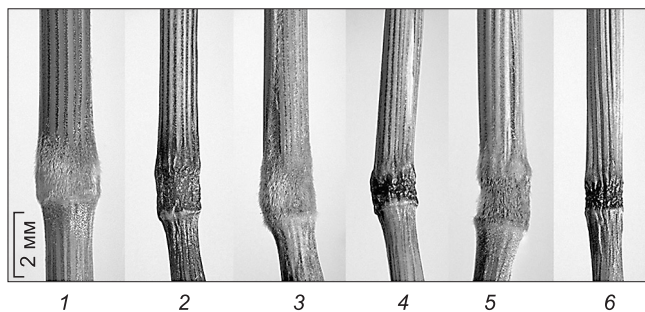


Рис. 3. Узлы стеблей особей *E. pendulinus* s.l. из популяций SAD-08 (1, 2), VLA-07 (3, 4) и VOK-07 (5, 6) из Приморского края.

как видоспецифичного. Тем не менее этот признак изначально был заложен в диагноз упомянутого выше *E. kurilensis*. Кроме того, он используется для различения разновидностей внутри ряда видов, таких как *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel., *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. и некоторых других.

Нами исследованы особенности опушения флаговых листьев у *E. pendulinus* из Южного Приморья и Горного Алтая. По краям листовых пластинок наблюдается наличие либо отсутствие реснитчатости. Кроме того, внутри некоторых приморских популяций встречались особи с голыми, короткошерстистыми и длинноволосистыми по всей поверхности листовыми пластинками (рис. 4). В выборке природных и выра-

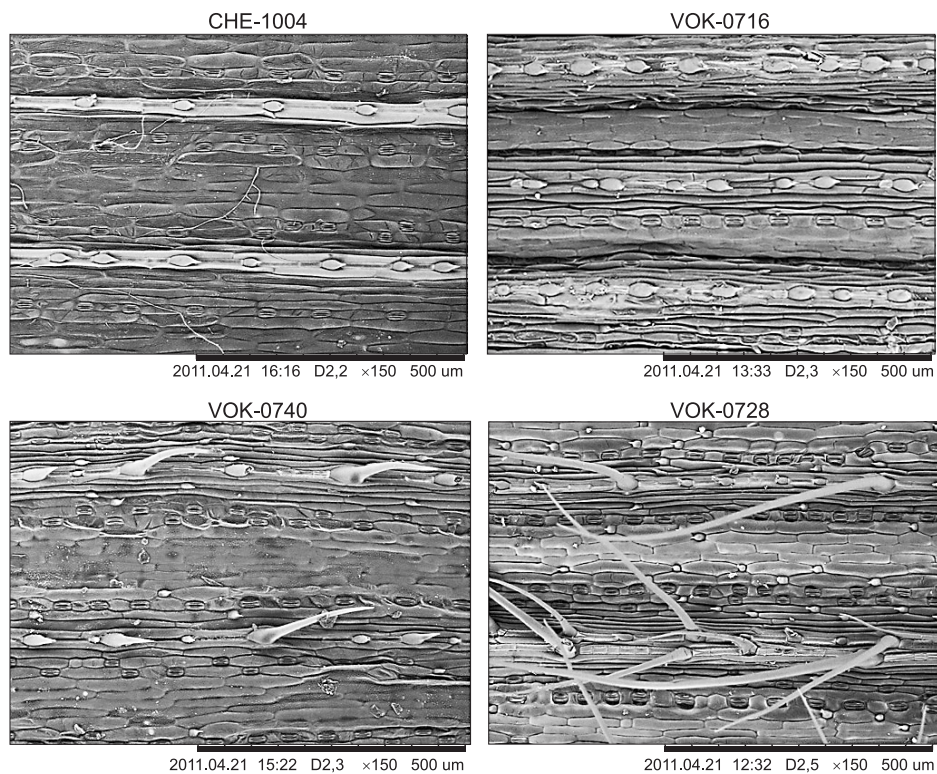


Рис. 4. Верхняя поверхность листовых пластинок у растений трех образцов *E. pendulinus* из популяции VOK-07 (Приморский край) и образца CHE-1004 (Горный Алтай).



Рис. 5. Разное соотношение длин КЧ и НЦЧ у особей *E. pendulinus* (а, б) в популяции СНЕ-10 (Горный Алтай). Стрелками указаны КЧ.

щенных растений из горно-алтайских популяций СНЕ-10 и АУС-10 особей с волосистыми листовыми пластинками не найдено. При выращивании растений из Приморского края в условиях климокамеры мы наблюдали различные по опушению влагалища нижних листьев растений ювенильного периода вегетации. Среди растений отмечены особи как с гладкими, так и густо опушенными влагалищами нижних листьев в пределах популяции SAD-08.

Признак абсолютной и относительной длины колосковых чешуй (КЧ) традиционно используется в диагнозах многих видов рода *Elymus*. У *E. pendulinus* по этому признаку как в Приморском крае, так в Горном Алтае наблюдалась значительная вариабельность. Соотношение между длинами КЧ и НЦЧ ($k = L_{\text{КЧ}}/L_{\text{НЦЧ}}$) изменялось в пределах каждой популяции. Фрагменты колосьев наиболее контрастных особей из горно-алтайской популяции СНЕ-10 показаны на рис. 5. Среди 80 растений *E. pendulinus* s.l. с определенной погрешностью измерений у 20 % особей было отмечено соотношение $k = 0.6-0.7$; у 60 % – $k = 0.7-0.8$; у 20 % общего числа особей – $k = 0.8-0.9$. По нашему мнению, этот признак не может быть использован для выделения стабильных разновидностей у *E. pendulinus* в связи с его непрерывной фенотипической изменчивостью, несмотря на то, что контрастные природные морфотипы могут значительно различаться. Следует обратить внимание на существование изменчивости у *E. pendulinus* s.l. по наличию и качеству трихом и ресничек на верхних цветковых чешуях. Особи различаются по наличию либо отсутствию опушения ВЦЧ, по выраженности трихом (шипики, щетинки), по структуре трихом (длине и толщине), плотности трихом на ВЦЧ (единично при-

сутствуют, редкие, средние, частые, густые), по расположению трихом (по всей поверхности ВЦЧ, по краям ВЦЧ, в верхней части чешуи и т. д.). Эти же проявления касаются и ресничек, расположенных по краю ВЦЧ, которые также различаются по длине, структуре, плотности и расположению. У некоторых особей реснички расположены только в верхней части ВЦЧ, также встречаются особи с зазубренной по всему краю ВЦЧ.

В заключение отметим, что разграничение видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* на основании экологической приуроченности, предложенное Н.Н. Цвелевым (2008), представляется сомнительным. По нашим наблюдениям в природе (во время экспедиций) каждый из трех вышеназванных видов может занимать совершенно различные экологические ниши в пределах ареалов обитания. 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 урбанизированные зоны отчуждения. Среди горно-алтайских популяций большинство особей, обитающих во влажных местах, формально следует отнести не к *E. brachypodioides*, а к *E. vernicosus* (гладкие НЦЧ и узлы стеблей). Образцы *E. vernicosus* из Южной Бурятии и Внутренней Монголии КНР были обнаружены в лесном поясе. Такой же характер местообитаний отмечен для образцов *E. brachypodioides* (гладкие НЦЧ и опушенные узлы стеблей) из Читинской области.

Поскольку все морфологические признаки так или иначе варьируют, в том числе частично под влиянием факторов среды, необходимо провести более глубокие комплексные исследования для понимания их таксономической значимости. Ранее на примере StН-геномных видов рода *Elymus* 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, 2007). Для этого нами была создана серия гибридов между особями комплекса *E. pendulinus* s.l., несущих разные морфологические признаки, в том числе диагностические. Первые полученные результаты анализа семенной продуктивности гибридов F₁ показали высокую половую совместимость биотипов, морфологически соответствующих разным видам. В настоящее время изучаются популяционные выборки F₂ для установления характера наследования различительных признаков и определения их таксономической значимости.

ВЫВОДЫ

1. По признаку опушения НЦЧ в популяциях *E. pendulinus* s.l. Южного Приморья и Горного Алтая обнаружены как голые и гладкие, безреснитчатые, так и длиннощетиновые, реснитчатые НЦЧ со всеми переходными состояниями.

2. По признаку опушения узлов стеблей в некоторых популяциях Южного Приморья найдены особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени узлами, в том числе с полуопушенными, т. е. ряд популяций формально состоит из трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*.

3. Отмечена изменчивость по признакам листа (опушению листовой пластинки, наличию либо отсутствию реснитчатости по краям листовых пластинок, опушению влагалищ нижних листьев) и относительной длине колосковых чешуй.

4. В целом *E. pendulinus* s.l. имеет обширный азиатский ареал, северная граница которого проходит по югу Сибири и Дальнего Востока. Такие виды всегда обладают широким диапазоном генотипической изменчивости, которая на уровне фенотипов проявляется в дискретном или непрерывном характере варибельности. Это может означать, что деление

комплекса на самостоятельные виды в настоящее время нельзя считать доказанным. Для филогенетического обоснования разделения *E. pendulinus* s.l. на внутривидовые таксоны необходимы более глубокие комплексные исследования с применением современных методов биосистематики и молекулярной генетики.

Авторы выражают благодарность сотруднику ЦСБС СО РАН А.А. Красникову за техническое обеспечение, а также сотрудникам Горно-Алтайского ботанического сада (пос. Камлак, Республика 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 Российского фонда фундаментальных исследований, проекты № 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

- Агафонов А.В.** Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сиб. ботан. вестн. Электрон. журн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5–15. URL: http://journal.csbg.ru/?user_current_article_id=22&user_action=show_article (Дата обращения: 12.07.2012).
- Грубов В.И.** Новые виды флоры Монголии // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1955. Т. 17. С. 3–25.
- Кобозева Е.В., Герус Д.Е., Овчинникова С.В., Агафонов А.В.** Таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. aturensis* (Poaceae) // Turczaninowia. 2011. Т. 14, вып. 3. С. 35–44.
- Невский С.А.** Ячменевоые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 590–728.
- Пешкова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 130–135.
- Пешкова Г.А.** *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Пробатова Н.С.** Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Цвелев Н.Н.** *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. С. 210–223.
- Цвелев Н.Н.** Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР // Новости сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 19–59.
- 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.
- Honda M.** Nuntia ad floram Japoniae III. // Bot. Mag. Tokyo. 1929. V. 43. P. 291–294.
- Jaaska V.** Enzyme variability and phylogenetic relationships in the grass genera *Agropyron* Gaerth. and *Elymus* L. II. The genus *Elymus* L. // Eesti NVS Tead. Akad. Toim. 1974. Biol. 23. P. 3–18.
- Tropicos.** URL: <http://www.tropicos.org> (Дата обращения 25.04.2012).