

*На правах рукописи*

ЛИПИН Александр Сергеевич

**РОД *LEYMUS* (POACEAE) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ:  
СИСТЕМАТИКА, ХОРОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ**

03.00.05 – «Ботаника»

03.00.15 — «Генетика»



**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Новосибирск – 2008

Работа выполнена в Новосибирском государственном университете.

Научные руководители — доктор биологических наук, с.н.с.

Байков Константин Станиславович;

доктор биологических наук, с.н.с.

Агафонов Александр Викторович.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, с.н.с.  
Высочина Галина Ивановна;  
доктор с/х наук, с.н.с.  
Железнов Анатолий Валентинович.

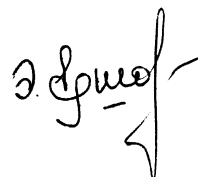
Ведущая организация — Ботанический институт РАН, г. Санкт-Петербург.

Защита состоится 18 июня 2008 г. в 12<sup>30</sup> часов на заседании совета Д 003.058.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.  
Факс: (383)3301–986.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан 12 мая 2008 г.

Ученый секретарь совета  
доктор биологических наук



Ершова Э.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Многолетние злаки трибы *Triticeae* Dum. (Poaceae) привлекают внимание многих исследователей как источник для улучшения и обогащения культурных злаков ценными качествами дикорастущих трав. Род *Leymus* Hochst. (Колосняк) включает около 50 видов, которые распространены преимущественно во внутритропических районах Северного полушария. Половина из них встречается на территории Азиатской России. Многие виды *Leymus* представляют интерес как кормовые интродуценты (Макарова, 1965; Asay, 1992; Wang, 2001) и потенциальные доноры полезных признаков для улучшения хлебных культур.

Значительная морфологическая изменчивость и межвидовая гибридизация существенно затрудняют построение системы рода (Цвелев, 1991), а определение видовой принадлежности природных образцов часто сопряжено с большими трудностями вследствие недостатка диагностических признаков.

**Цель и задачи исследований.** Цель работы – комплексное исследование систематики, хорологии и филогении рода *Leymus* во флоре Азиатской России.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Критически проанализировать историю открытия и описания таксонов рода *Leymus*, уточнить состав видов во флоре Азиатской России, приоритетные названия и списки синонимов, выверить типификацию названий.

2. Изучить материалы по роду *Leymus*, хранящиеся в крупнейших гербариях России, собрать новый материал из различных районов Сибири и Дальнего Востока России, провести наблюдения за видами в природной обстановке.

3. Уточнить диагностическое значение морфологических признаков, традиционно используемых в систематике рода *Leymus*, выявить новые диагностические признаки для различения близкородственных видов с помощью экспериментальных методов исследования, включая электрофорез запасных белков эндосперма и гистона H1. Составить ключ для определения таксонов разного ранга. Внести необходимые изменения в систему рода, описать новые таксоны.

4. Провести хорологический анализ видов, определить центры современного многообразия рода на территории Азиатской России.

5. Выполнить моделирование филогенетических связей внутри секций и между секциями, уточнить существующую гипотезу генезиса рода *Leymus*.

**Защищаемое положение.** Генезис рода *Leymus* тесно связан с территорией Азиатской России и включает несколько параллельных линий развития, отраженных в его делении на секции: типовая секция *Leymus* и выделенная из нее новая секция *Villosissimus* объединяют более древние, литоральные виды; относительно молодые секции *Anisopyrum* и *Aphanoneuron* включают многочисленные молодые виды, слабо разграниченные морфологически и географически.

**Научная новизна работы.** Проведена таксономическая ревизия рода *Leymus*, включая номенклатуру, типификацию названий, морфологические описания, особенности мест обитания и распространение видов. Описаны новые таксоны (два подрода, одна секция, две подсекции, четыре ряда). Впервые для исследования межвидовых различий применены методы электрофореза запасных белков эндосперма и гистона H1. Создан оригинальный ключ для определения таксонов. Впервые выполнено моделирование филогении рода *Leymus* по методу SYNAP и получена общая картина филогенетических связей между видами.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Метод идентификации генотипов у многолетних злаков трибы *Triticeae*, успешно апробированный на модельных

объектах рода *Leymus*, рекомендуется для регистрации идентичности коллекционных образцов в семенных банках, определения диапазона изменчивости, процессов гибридизации и интрогрессии в природных и интродукционных популяциях, установления форм опыления и др. Полученная по методу SYNAP модель филогенетических связей секций и видов рода *Leymus* флоры Азиатской России имеет важное значение для построения системы рода, а также для расшифровки разномасштабных флорогенетических процессов на территории Сибири и Дальнего Востока России.

**Апробация работы.** Результаты исследований доложены на Международной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири», посвященной 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова (Томск, 2005), Всероссийской конференции «Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири, методы изучения и охраны» (Новосибирск, 2005), Международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006), Международной конференции по систематике и морфологии растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 2007), Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников (Новосибирск, 2007).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 1 – в журнале, рекомендованном ВАК.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 292 страницах, проиллюстрирована 110 рисунками и 11 таблицами. Состоит из введения, 5 глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 123 наименования, в том числе 40 – на иностранных языках.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА *LEYMUS*

Изначально многие виды рода *Leymus* были описаны в составе рода *Elymus* L. Род *Leymus* был описан К.Ф. Хохстеттером (Hochstetter, 1848). Самостоятельность рода *Leymus* долгое время не признавалась многими систематиками. С территории Азиатской России одним из первых видов этого рода был описан *Triticum secalinum* Georgi. Он был найден на побережье озера Байкал и изображен во «Flora Sibirica» И.Г. Гмелина (Gmelin, 1747). В ходе экспедиций в Сибирь Г.В. Стеллера, К.Ф. Ледебур, К.А. Мейера и А. Бунге были обнаружены и описаны новые виды рода. Из Южного Алтая К. Триниус (Trinius, 1829) описал *Elymus dasystachys* и *E. ovatus*. Далее в хронологическом порядке рассмотрено описание других видов рода, вопросы соотношения рода *Leymus* и близких родов *Aneurolepidium* Nevski, *Clinelymus* Nevski (Невский, 1932), их типификация.

Существенный вклад в систематику рода *Leymus* внес Н.Н. Цвелев (1960). Он свел род *Clinelymus* в синонимы рода *Elymus* s. str. (с типом *Elymus sibiricus* L.), включил роды *Aneurolepidium* и *Elymus* sensu Nevski, non L. в род *Leymus* Hochst. (с типом *L. arenarius* (L.) Hochst.). В «Арктической флоре СССР» (Цвелев, 1964), указал на морфологические различия между видами родов *Elymus* и *Leymus*, состоящие в строении генеративных органов (иное количество жилок на колосковых и цветковых чешуях, разница в длине и морфологии остей), способе роста и вегетативного размножения (виды рода *Elymus* не имеют длинных корневищ, которые имеются у рода *Leymus*). Были выявлены кариологические отличия родов путем гибридизации с многолетними ячменями (род *Hordeum* L.). Виды рода *Elymus* часто образуют фертильные гибриды с *Hordeum*, гибриды *Leymus* и *Hordeum* всегда бесплодны. В монографии «Злаки СССР» Н.Н. Цвелев (1972) предложил деление рода *Leymus* на четыре секции: *Leymus* (типовая), *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvelev, *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvelev и *Malacurus* (Nevski) Tzvelev.

Г.А. Пешкова (1985, 1990) уточнила видовой состав рода *Leymus* во флоре Сибири, описала новые виды *L. buriaticus*, *L. chakassicus*, *L. ordensis*, *L. sphacelatus* и *L. turvinicus*. В последние годы начато исследование филогенетических отношений некоторых видов рода *Leymus* с помощью молекулярно-генетических методов (Kishii et al., 1999; Kishii, Wang, Tsujimoto, 2003; Ananthawat-Jonsson, 2005). В главе рассмотрены также частные вопросы изменения ранга отдельных таксонов. В результате обзора имеющихся данных по систематике и филогении сделано заключение о необходимости их отражения при разработке новой системы рода *Leymus*.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование выполнено на основе гербарных материалов, хранящихся в Ботаническом институте РАН (Санкт-Петербург, LE), Московском государственном университете (MW), Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск, NS, NSK), Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток, VLA), Томском государственном университете (ТК), а также собственных сборов автора и наблюдений за растениями в природной обстановке во время экспедиционных работ в различных регионах Сибири и Дальнего Востока России: Курганской обл., Республике Алтай, Республике Тыва, Республике Саха (Якутия), Приморском крае. Общий объем изученных гербарных образцов превысил 3800 листов. Существенная часть экспериментальной работы связана с изучением коллекционного материала ЦСБС СО РАН, выращенного из семян и живых растений, собранных лично автором, а также А.В. Агафоновым, К.С. Байковым и Н.К. Бадмаевой. Методические приемы работы с коллекционным материалом подробно описаны в диссертации.

Электрофорез белков эндосперма и гистона H1 в SDS-системе проводили по специальным методикам (Агафонов, Агафонова, 1992; Костина, Агафонов, 2002). Сходство образцов по субфракционному составу гистона H1 обработано в программе STATISTICA for Windows кластерным анализом по методам Уорда (Ward's method) и "полной связи" (complete linkage), с использованием коэффициента «сити-блок» (Manhattan distance).

Моделирование филогении рода *Leymus* выполнено по методу SYNAP (Байков, 1996, 1997, 2004) с использованием компьютерной программы (Baikov, Zverev, 2000).

## ГЛАВА 3. ИЗУЧЕНИЕ КРИТИЧЕСКИХ ТАКСОНОВ РОДА *LEYMUS*

Рассмотрены сходства и различия близких видов по морфологическим признакам и данным электрофореза запасных белков эндосперма и гистона H1. Экспериментальной базой послужили коллекционные образцы и растения, выращенные из собранных в природе семян.

**1. Изучение комплекса *L. ramosus* – *L. chinensis*.** Были исследованы выборки из 39 сибирских популяций *L. ramosus* и *L. chinensis*. Выявлено отсутствие выраженного разрыва между видами по длине колоса (Бадмаева и др., 2006) и числу колосков на уступе. Обнаружена значительная изменчивость по опушению листовых пластинок, форме колосковых чешуй, степени выраженности жилок.

Выявлена значительная изменчивость полипептидных спектров как между отдельными растениями в каждой выборке из популяции, так и среди сестринских зерновок, в пределах одного колоса. Установлена закономерность, что сходство образцов тем выше, чем ближе географически располагаются исходные популяции. Наличие у разных видов совпадающих компонентов и их групп (на рис. 1 они отмечены стрелками) свидетельствует о значительном сходстве этих популяций.

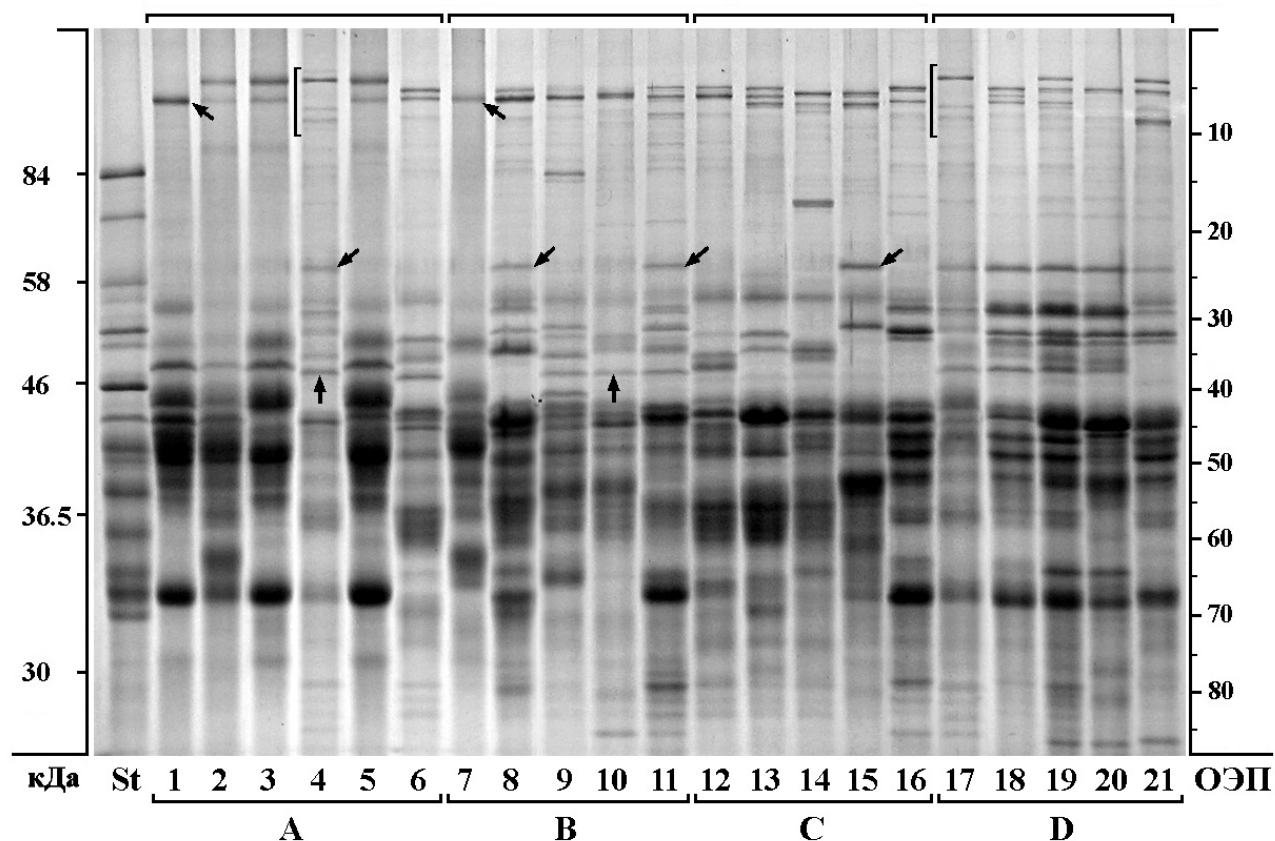


Рис. 1. SDS-электрофореграммы белков эндосперма *L. chinensis* (A) и *L. ramosus* (B, C, D) из различных районов Республики Тыва. Приведены полипептидные спектры зерновок с разных растений из четырех популяций. Вариант +Me. Стрелками отмечены идентичные по ОЭП группы компонентов. St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401; кДа – ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП – шкала относительной электрофоретической подвижности

Морфологические и биохимические различия *L. ramosus* и *L. chinensis* характеризуют их как близкие виды. В рамках политипической концепции они могут рассматриваться как подвиды одного вида.

**2. Изучение комплекса *L. dasystachys* – *L. ovatus*.** Н.Н. Цвелев (1976) и Г.А. Пешкова (1990) считают *L. ovatus* близким *L. dasystachys*. Их ареалы в Южной Сибири очень схожи: только восточный фрагмент ареала *L. dasystachys* относительно обособлен от области распространения *L. ovatus*. Различия видов основаны на форме колоса (удлинненно цилиндрические, не утолщенные в средней части у *L. dasystachys*; продолговато-яйцевидные, нередко сильно расширенные в средней части у *L. ovatus*), окраске колоса (обычно буроватые, с фиолетовым оттенком у *L. dasystachys*; зеленые или желтовато-зеленые у *L. ovatus*), опушении и жилковании нижних цветковых чешуй (б. м. волосистые, со слабо выступающими жилками у *L. dasystachys*; негустоволосистые или голые, с хорошо заметными, особенно в верхней части, 5–7 жилками у *L. ovatus*).

В ходе экспедиционных работ в Республике Тыва и Республике Алтай были проведены наблюдения за изменчивостью некоторых диагностических признаков, приведенных выше. Были найдены популяции с растениями, совмещающими признаки двух видов (рис. 2).

Сделано заключение, что комбинации двух диагностических признаков (общая форма колоса и его окраска) недостаточно для определения видовой принадлежности промежуточных растений из данной популяции.

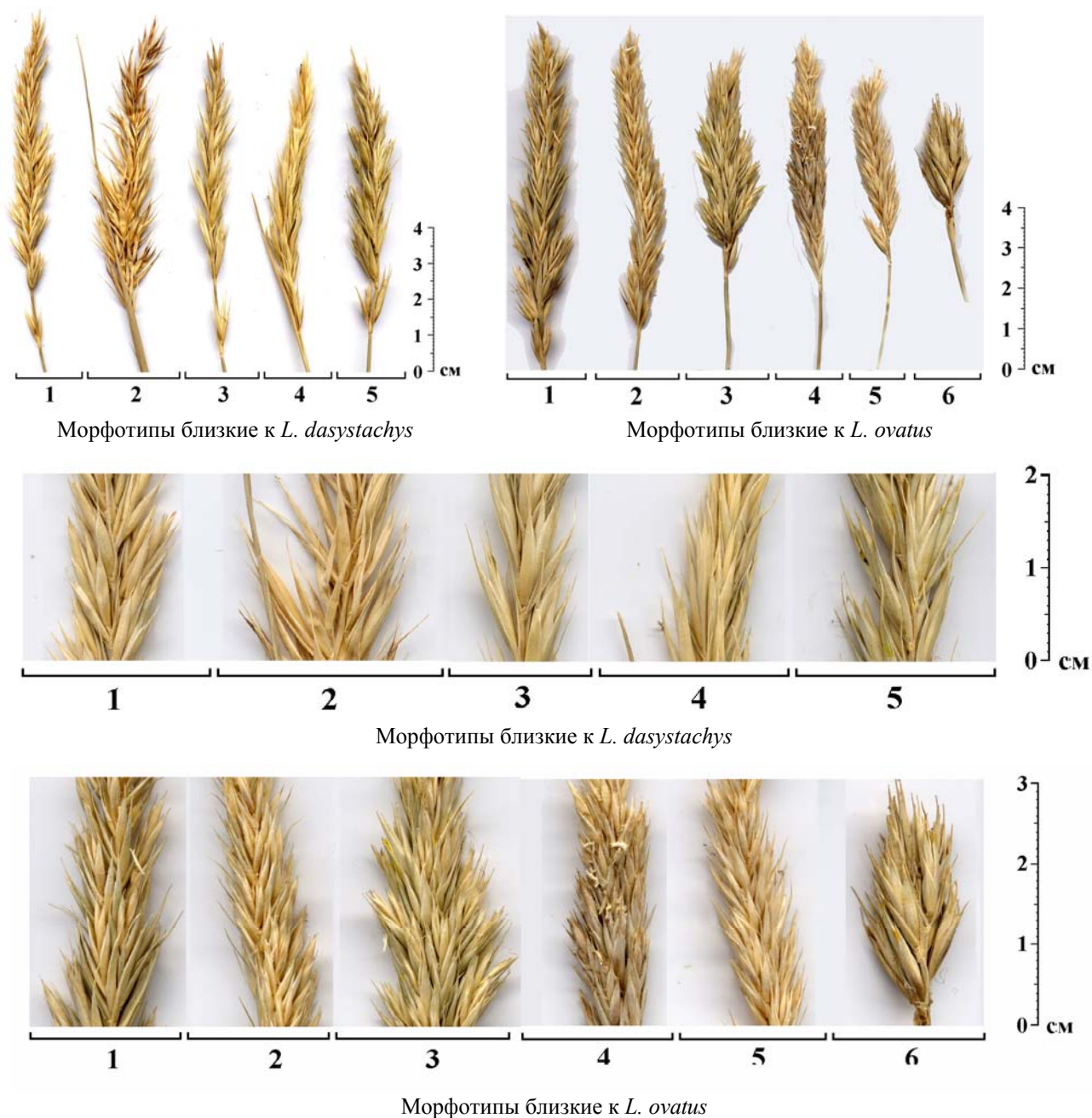


Рис. 2. Разные по строению колосья и их фрагменты популяции из окрестностей озера Торе-Холь

Изученные выборки из популяций *L. dasystachys* и *L. ovatus* показали значительную изменчивость полипептидных спектров внутри выборки и в пределах одного колоса. Это явление обусловлено перекрестным типом опыления и существенно затрудняет выполнение кластерного анализа.

На рис. 3 показана изменчивость полипептидных спектров зерновок смешанной популяции из растений, определяемых как *L. ovatus* (TORL-0553) и *L. dasystachys* (TORL-0557) из окрестностей озера Торе-Холь в электрофоретическом варианте +Me. Общие компоненты отмечены стрелками. Обнаружено значительное совпадение отдельных фракций и групп полипептидов (высокомолекулярных субъединиц 5–8 ед. ОЭП).

На экспериментальном участке из семян *L. dasystachys* популяции AKUL-0410 выращены единичные растения с признаками колосьев *L. ovatus*.

Полученные результаты в целом подтверждают мнение Н.Н. Цвелева (1976) и Г.А. Пешковой (1990) о филогенетической близости *L. dasystachys* и *L. ovatus*.

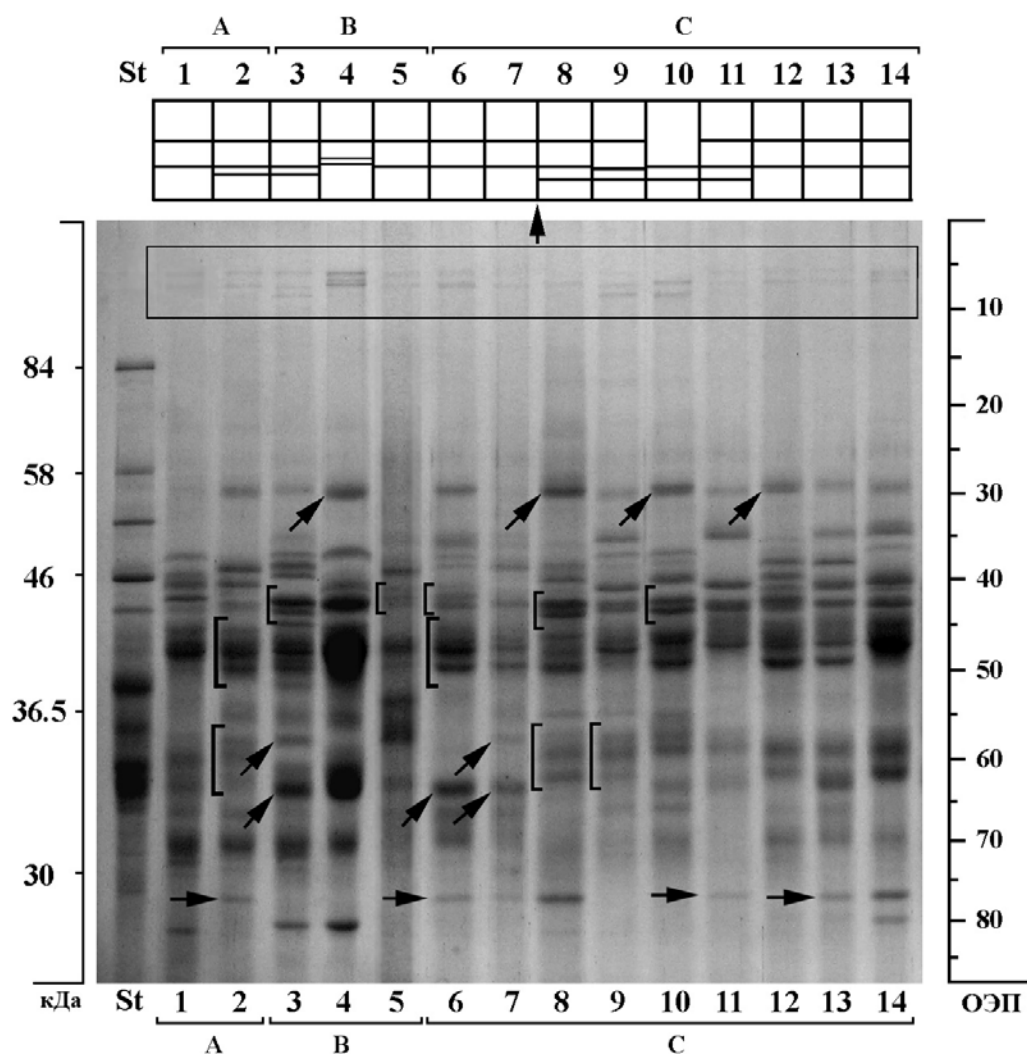


Рис. 3. SDS-электрофореграммы белков эндосперма смешанной популяции с растений определяемых как *L. ovatus* TORL-0553 (А, В) в сравнении с определяемыми как *L. dasystachys* TORL-0557 (С). Полипептидные спектры отдельных зерновок с разных растений в варианте +Ме. А – TORL-0553, растения морфологически промежуточные между *L. dasystachys* и *L. ovatus*; В – TORL-0553, растения определяемые как *L. ovatus*; С – TORL-0557, растения определяемые как *L. dasystachys*. St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401; кДа – ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП – шкала относительной электрофоретической подвижности

**3. Изучение критического таксона *L. ordensis*.** *L. ordensis* по признаку опушения оси колоска занимает промежуточное положение между двумя секциями *Aphanoneuron* и *Anisopyrum*. В протологе отмечено, что растения *L. ordensis* плотнодерновинные (Пешкова, 1985). Наблюдения в природной обстановке и на экспериментальном участке показали, что у *L. ordensis* могут развиваться длинные горизонтальные корневища. Другие диагностические признаки *L. ordensis* не позволяют четко отличить его от *L. akmolinensis*, *L. chinensis* и *L. paboanus*. Наиболее значимо соотношение колосковых чешуй между собой и по отношению к цветковым чешуям. Признак неравной длины колосковых чешуй, столь характерный для *L. ordensis*, выявлен также в популяциях *L. chinensis* и *L. paboanus*.

Сравнительно-морфологический анализ признаков вегетативных и генеративных органов растений из природных популяций *L. ordensis* и *L. chinensis* показал значительную изменчивость в обеих выборках, в том числе по соотношению длины колосковых чешуй (рис. 4).





*L. ordensis*, популяция ORDL-0430



*L. chinensis*, популяция OLHL-0409

Рис. 4. Фрагменты разных по строению колосьев и их осей с колосковыми чешуями. Представлены контрастные варианты строения

Изотипы *L. ordensis* и некоторые образцы *L. akmolinensis* морфологически близки. Выборка из популяции, расположенной в классическом местонахождении *L. ordensis*, сходна с *L. chinensis* и отличается от изотипов *L. ordensis*. В природной популяции нами было выявлено около 20 % стерильных колосьев, что свидетельствует о возможности гибридного происхождения *L. ordensis*.

Изучена изменчивость полипептидных спектров зерновок разных растений из одной популяции *L. ordensis* и из четырех популяций *L. chinensis*. Как и в предыдущих случаях, выявлена значительная изменчивость полипептидных спектров как между отдельными растениями в выборке, так и в пределах одного колоса. Дополнительно проведено изучение субфракционного состава гистона H1, установлена высокая неоднородность в спектрах гистона, которые содержали большое число неповторяющихся субфракций (рис. 5). Построена схема распределения субфракций гистона H1 и дендрограмма сходства изученных образцов (рис. 6), выявлено отсутствие строгой корреляции между видовой принадлежностью образцов и их субфракционным составом гистона H1.

В Республике Алтай собраны гербарные экземпляры с признаками *L. ordensis* и близких видов *L. paboanus* и *L. akmolinensis*. В этой связи необходимо уточнить комплекс диагностических признаков, характерный для *L. ordensis*. С учетом морфологи-

ческой специфики выдвинута гипотеза происхождения *L. ordensis* в результате гибридизации *L. chinensis* и вида, сходного с *L. akmolinsensis*. Видовая самостоятельность *L. ordensis*, описанного по нескольким гербарным образцам, требует дополнительного обоснования.

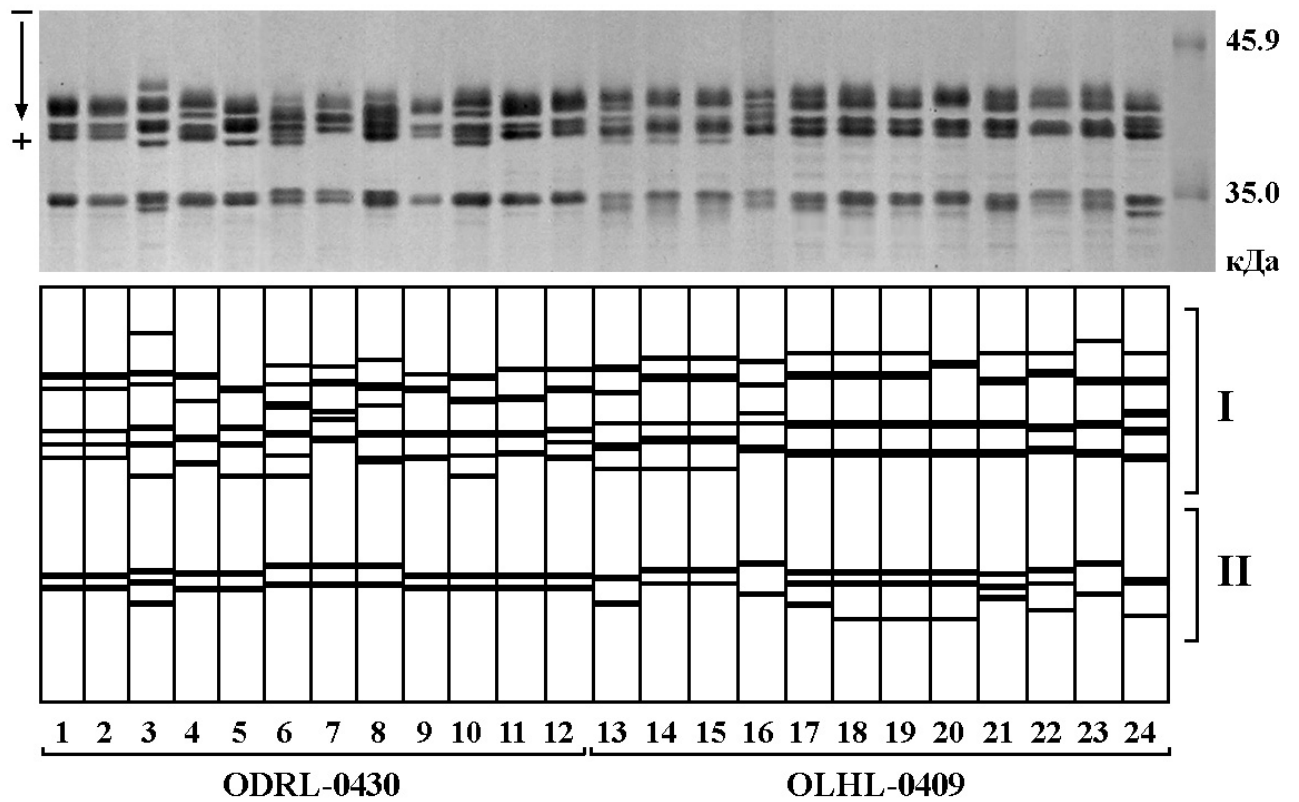


Рис. 5. Изменчивость гистона Н1 у растений из популяций *L. ordensis* ORDL-0430 (1–12) и *L. chinensis* OLHL-0409 (13–24)

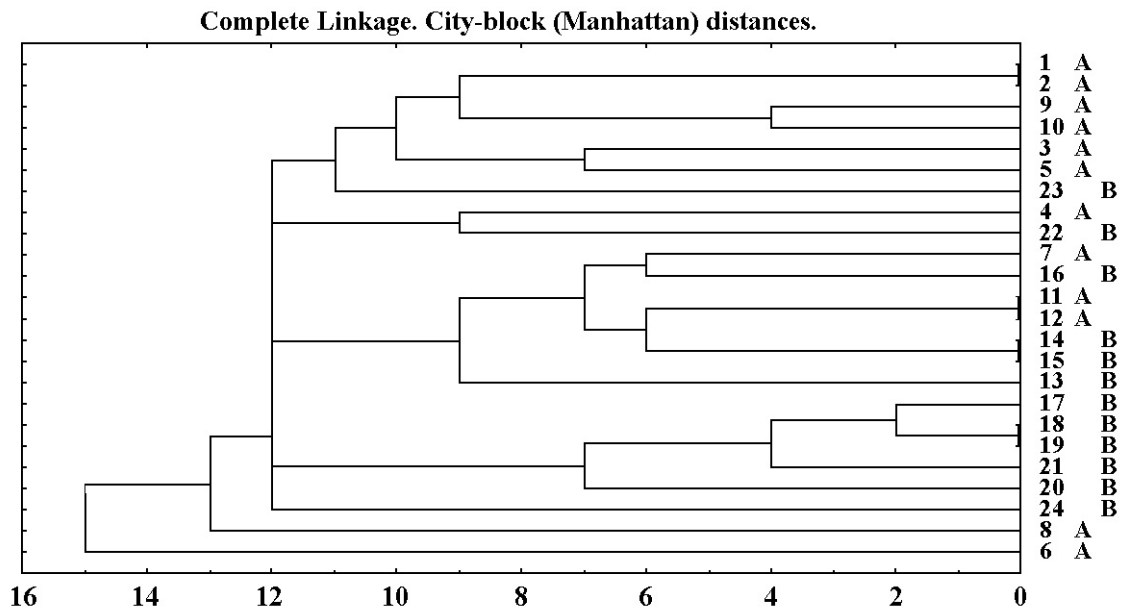


Рис. 6. Дендрограмма различий растений из популяций ORDL-0430 (A) и OLHL-0409 (B) по субфракционному составу гистона Н1. Построена по методу полной связи с использованием коэффициента сити-блок. Шкала показывает уровень различий

## ГЛАВА 4. КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *LEYMUS* АЗИАТСКОЙ РОССИИ

На основе имеющихся литературных данных, ревизии диагностического значения признаков по гербарным материалам, наблюдениям за видами в природной обстановке, построен ключ для поэтапного определения секций, рядов и видов. Подготовленный конспект отражает положение видов в современной системе рода *Leymus*. При ревизии видового состава выявлены новые для флоры Азиатской России *L. karelinii* и *L. pubescens*, подтверждена видовая самостоятельность *L. ajanensis*. Впервые выделены два подрода: *Leymus* (типовой) и *Ramosus*. Из состава типовой секции *Leymus* выделена новая секция *Villosissimus*. Наиболее крупная секция *Aphanoneuron* разделена на две подсекции, четыре ряда. С учетом выявленной изменчивости многих морфологических признаков уточнены диагнозы секций.

**Род Колосняк** – *Leymus* Hochst., 1848, Flora, 7: 118, in adnot.; Цвелев, 1968, Раст. Центр. Аз., 4: 203; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 176.

Тип: *L. arenarius* (L.) Hochst.

**Подрод 1. *Leymus*.** Колосковые чешуи ланцетные или узколанцетные, с 3–5 жилками. Тип: тип рода.

**Секция 1. *Leymus*.** Колоски расположены по 2–4(6). Колосковые чешуи узколанцетные, с 3 жилками, голые, нижние цветковые чешуи снизу волосистые, кверху голые, безостые или с короткой остью. Листовая пластинка сверху с довольно сильно выступающими жилками. Тип: тип рода.

**1. *L. crassinervius*** (Kar. et Kir.) Baikov et Lipin, comb. et stat. nov. – *L. racemosus* (Lam.) Tzvelev subsp. *crassinervius* (Kar. et Kir.) Tzvelev. **2. *L. klokovii*** (Tzvelev) Baikov et Lipin, comb. et stat. nov. – *L. racemosus* (Lam.) Tzvelev subsp. *klokovii* Tzvelev.

**Секция 2. *Villosissimus*** Baikov et Lipin – sect. *Leymus*; цит. соч., pro max. parte, excl. typus (*L. arenarius* (L.) Hochst.).

Колоски расположены по 1–2. Колосковые чешуи ланцетные, с 3–5 жилками, опушенные, цветковые чешуи опушенные, верхние цветковые чешуи на верхушке с двумя длинными зубчиками. Листовая пластинка с относительно тонкими жилками. Стебли толстые.

**3. *L. villosissimus*** (Scribner) Tzvelev (тип секции). **4. *L. interior*** (Hulten) Tzvelev.

**5. *L. ajanensis*** (V. Vassil.) Tzvelev **6. *L. mollis*** (Trin.) Hara.

**Подрод 2. *Ramosus*** Baikov et Lipin. Колосковые чешуи ланцетно-линейные или шиловидные, с одной жилкой. Тип: *L. ramosus* (Trin.) Tzvelev.

**Секция 3. *Anisopyrum*** (Griseb.) Tzvelev *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvelev, 1972, цит. соч.: 63. – *Triticum* sect. *Anisopyrum* Griseb. 1852, in Ledeb. Fl. Ross., 4: 343. – *Aneurolepidium* Nevski, 1934, цит. соч.: 697, p. min. p.

Колоски расположены по 1–2(3) на уступе. Колосковые чешуи от основания линейно-шиловидные, с одной жилкой, или шиловидные, с 1(2) намечающимися жилками, голые, гладкие. Ось колоска опушена короткими шипиками или голая. Нижние цветковые чешуи от редковолосистых до голых, с короткой остью или безостые. Листовая пластинка сверху со слабыми жилками или без них.

**7. *L. ramosus*** (Trin.) Tzvelev (тип секции). **8. *L. multicaulis*** (Kar. et Kir.) Tzvelev.

**9. *L. tuvunicus*** Peschkova. **10. *L. chinensis*** (Trin.) Tzvelev.

**11. *L. buriaticus*** Peschkova.

**Секция 4. *Aphanoneuron*** (Nevski) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 62. – *Aneurolepidium* sect. *Aphanoneuron* Nevski, 1934, во Фл. СССР, 2: 699; Невский, 1936, в Тр. Ботан. инст. АН СССР, 2: 69.

Колоски расположены по 2–3. Колосковые чешуи линейно-шиловидные с одной жилкой или из ланцетного основания сужаются в шиловидные с 1–3 намечающимися жилками, по спинке сверху с шипиками или ресничками. Ось колоска густо опушена длинными волосками. Нижние цветковые чешуи от волосистых до голых, с короткой или длинной остью. Листовая пластинка сверху с сильно выступающими ребрами.

Тип: *L. kopetdaghensis* (Roshev. ex Nevski) Tzvelev

**Подсекция 1. *Dasystachys*** Baikov et Lipin

Колосковые чешуи в основании расширенные, с обособленным острием.

Тип: *L. dasystachys* (Trin.) Pilger

**Ряд 1. *Angustus*** Baikov et Lipin

Колосковые чешуи при основании заметно налегают друг на друга и прикрывают основание нижней цветковой чешуи. Колосковые чешуи обычно несколько неравной длины и превышают нижний цветок, часто не только по средней жилке, но и по спинке шероховатые или коротковолосистые. Нижние цветковые чешуи усажены короткими прижатыми волосками, верхние по всей длине с очень короткими частыми шипиками. Колос длинный и относительно узкий, более 10 см дл. и менее 1 см толщ. Ости не более 2 мм дл.

**12. *L. angustus*** (Trin.) Pilger (тип ряда). **13. *L. karelinii*** (Turcz.) Tzvelev.

**Ряд 2. *Dasystachys*** Baikov et Lipin

Колосковые чешуи не налегают друг на друга или налегают слабо, между их основаниями обычно видно основание нижней цветковой чешуи. Колосковые чешуи равной длины, примерно равные нижнему цветку. Нижние цветковые чешуи длинноволосистые, реже голые. Колос менее 10 см дл. и более 1 см толщ. Ости 1–4 мм дл.

**14. *L. dasystachys*** (Trin.) Pilger (тип ряда). **15. *L. ovatus*** (Trin.) Tzvelev. **16. *L. pubescens*** (O. Fedtsch.) Ikonn. **17. *L. sphacelatus*** Peschkova **18. *L. secalinus*** (Georgi) Tzvelev **19. *L. jensseiensis*** (Turcz.) Tzvelev.

**Подсекция 1. *Paboanus*** Baikov et Lipin

Колосковые чешуи в основании не расширенные, без обособленного острия.

Тип: *L. paboanus* (Claus) Pilger

**Ряд 3. *Littoralis*** Baikov et Lipin

Нижние цветковые чешуи ланцетные или узколанцетные, длинно заостренные, б.м. длинноволосистые, постепенно суженные в ость 0,5–4 мм дл. (лишь самые верхние в колоске часто безостые). Колосковые чешуи из линейного или узколанцетного основания шиловидные, равные прилегающим нижним цветкам.

**20. *L. littoralis*** (Griseb.) Peschkova (тип ряда). **21. *L. chakassicus*** Peschkova.

**Ряд 4. *Paboanus*** Baikov et Lipin

Нижние цветковые чешуи широколанцетные, безостые или только у самых нижних цветков в колоске с остью не более 1–2 мм дл., почти закрывают верхние цветковые чешуи, отчего колоски приобретают овальную форму. Колосковые чешуи узкие, линейно-шиловидные, обычно длиннее прилегающих нижних цветков, но часто редуцируются.

**22. *L. paboanus*** (Claus) Pilger (тип ряда). **23. *L. ordensis*** Peschkova. **24. *L. akmolinensis*** (Drobov) Tzvelev.

## ГЛАВА 5. СТРУКТУРА РОДА *LEYMUS* В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

### 5.1. Модель структуры популяций рода

Рассмотрены четыре варианта популяций изученных видов: 1) гетерогенные с преимущественно перекрестным опылением (пример: *L. chinensis*); 2) вегетативно размножающийся клон, сохраняющий способность к перекрестному опылению; 3) вегетативно размножающийся клон, не способный к перекрестному опылению (пример: *L. secalinus*); 4) смешанные популяции, состоящие из двух и более видов, перекрестно опыляемые, с межвидовыми гибридами; 5) клон, восстановивший способность к перекрестному опылению в результате полиплоидии.

В процессе образования гибридных клонов, интенсивно размножающихся вегетативно, принимают участие виды с высокой семенной продуктивностью: *L. chinensis*, *L. paboanus*, *L. angustus*, возможно, *L. dasystachys* и *L. littoralis*.

### 5.2. Моделирование филогенетических связей видов рода

Анализ филогенетических связей видов рода *Leymus* во флоре Азиатской России выполнен с использованием 29 вектор-признаков по методу SYNAP (Байков, 1996а, 1996б; 1997б; 1999б, 1999в). Моделирование филогении выполнено общим массивом данных, без деления видов по традиционно принятым в системе рода *Leymus* секциям. Ниже приведен список вектор-признаков, которые характеризуют элементарные эволюционные преобразования в исследуемой группе видов (Байков, 2004).

**1. Другая комбинация диагностических признаков → комплекс диагностических признаков рода *Leymus*.** Данный вектор позволяет объединить вместе все исследованные виды в род *Leymus* и рассматривать его как монофилетическую группу.

**2. Дерновинные и короткокорневищные растения → длиннокорневищные растения.** Данный вектор определяет эволюционную продвинутость более специализированных длиннокорневищных волоснецов по сравнению с исходными для них короткокорневищными и дерновинными колосняками.

**3. Корневище до 4 мм диам. → более 4 мм диам.** Утолщенное корневище встречается только у *L. mollis* и представляет собой уникальный диагностический признак в исследованной группе видов.

**4. Стебли по всей длине голые, гладкие → стебли под колосом покрыты шипиками или волосками.** У многих видов наблюдается полиморфизм по данному вектору, т.е. у разных растений одного и того же вида стебли могут быть как голыми и гладкими по всей длине, так и под колосом покрытые шипиками или волосками. Направление вектора задано с учетом общей тенденции усиления опушения частей растения в условиях повышенной инсоляции и сухости мест обитания.

**5. Колосья (15)20–30 см дл. → 10–20 см дл.** Данный вектор характеризует первый этап сокращения длины колоса, которое рассматривается как проявление редукции генеративной сферы.

**6. Колосья 10–20 см дл. → 5–10 см дл.** Данный вектор описывает второй этап сокращения длины колоса.

**7. Колосья довольно широкие → узкие.** Направление вектора обусловлено процессами ксеро- и криофитизации.

**8. Ось колоса голая, только по ребрам с шипиками и волосками → коротко- и густоволосистая.** Направление данного вектора соответствует общей тенденции развития опушения разных частей растения при освоении видами мест с интенсивной инсоляцией и повышенной сухостью воздуха.

**9. Колоски плотно расположенные → расставленные.** Плотно расположенные колоски характерны для видов секций *Leymus* и *Villosissimus*; у представителей секций *Anisopyrum* и *Aphanoneuron* наблюдается полиморфизм по данному вектору.

**10. Колоски по 3–5 на уступе → по 2–3 на уступе.** В пределах изученной группы видов наблюдается тенденция к уменьшению числа колосков на уступе с 5 до 1.

**11. Колоски по 2–3 на уступе → одиночные.** Сокращение числа колосков на уступе до одного затронуло многие виды из секций *Anisopyrum* и *Aphanoneuron*, но в полной мере проявилось только у *L. ramosus*.

**12. Ось колоска голая → покрыта редкими шипиками.** Голая ось колоска выявлена только у трех исследованных видов: *L. crassinervius*, *L. klokovii* и *L. ramosus*.

**13. Ось колоска покрыта редкими шипиками → густо опушена длинными волосками.** Появление густого опушения оси колоска характерно для большинства видов секций *Anisopyrum* и *Aphanoneuron*.

**14. Колосковые чешуи ланцетные → линейно-шиловидные.** Данный вектор отражает процесс ксерофитизации более мезоморфного предкового типа, к которому близки представители секций *Leymus* и *Villosissimus*. Секции *Anisopyrum* и *Aphanoneuron* характеризуются линейно-шиловидными колосковыми чешуями.

**15. Колосковые чешуи 1,5–3 мм шир. → менее 1,5 мм шир.** Данный вектор тесно скоррелирован с предыдущим и отражает количественные параметры колосковых чешуй исследованных видов.

**16. Колосковые чешуи с 3–5 жилками → с одной жилкой.** Уменьшение числа жилок до 1 происходит параллельно сужению колосковых чешуй.

**17. Колосковые чешуи голые, гладкие → шероховатые, по спинке волосистые.** Появление шипиков и волосков принято здесь за новый, эволюционно продвинутый признак, по сравнению с голой гладкой поверхностью (как и в случаях с другими участками растений исследованных видов).

**18. Колосковые чешуи более 12 мм дл. → короче 12 мм.** Редукция колосковых чешуй характерна в целом для исследованной группы видов и происходит в несколько этапов. Они описаны вектор-признаками 18, 19 и 20.

**19. Колосковые чешуи 9–12 мм дл. → короче 9 мм.** Укорочение колосковых чешуй происходит параллельно и независимо во всех секциях.

**20. Колосковые чешуи 4–9 мм дл. → редуцированы до 2–3 мм дл.** Наиболее редуцированные колосковые чешуи выявлены у *L. ramosus* (секция *Anisopyron*) и *L. ordensis* (секция *Aphanoneuron*).

**21. Колосковые чешуи длиннее нижней цветковой чешуи → примерно равны нижней цветковой чешуе.** Относительно длинные колосковые чешуи более характерны для секций *Leymus* и *Villosissimus*. В секции *Anisopyrum* они не отмечены, в секции *Aphanoneuron* выявлены у немногих видов (*L. angustus*, *L. karelinii*, *L. dasystachis* и *L. littoralis*). У большинства исследованных видов колосковые чешуи примерно равны по длине нижним цветковым чешуям.

**22. Колосковые чешуи примерно равны нижней цветковой чешуе → заметно короче нижней цветковой чешуи.** Короткие колосковые чешуи выявлены в секции *Anisopyron* у *L. chinensis* и *L. ramosus*, в секции *Aphanoneuron* – у *L. ordensis*.

**23. Колосковые чешуи безостые → с короткой остью до 2 мм дл.** Данный вектор-признак описывает первый этап появления ости на колосковых чешуях у исследуемых видов. Безостые колосковые чешуи характерны для видов секций *Leymus* и *Villosissimus*, а также для *L. chinensis* и *L. multicaulis* из секции *Anisopyrum*.

**24. Колосковые чешуи с короткой остью до 2 мм дл. → остью 2–4 мм дл.** Формирование ости колосковой чешуи длиннее 2 мм происходило в секции *Aphanoneuron* и не выявлено в секции *Anisopyrum*.

**25. Цветковые чешуи безостые → с короткой остью до 1 мм дл.** Появление ости на цветковых чешуях рассматривается как эволюционно продвинутый признак, аналогично колосковым чешуям.

**26. Цветковые чешуи с короткой остью до 1 мм дл. → с остью свыше 1 мм дл.** Формирование остей цветковых чешуй свыше 1 мм дл. происходило преимущественно в секции *Aphanoneuron* (кроме *L. angustus* и *L. karelinii*), в секции *Anisopyrum* – только у *L. multicaulis*.

**27. Нижние цветковые чешуи негусто опушены → густо опушены.** Формирование индументума на цветковых чешуях отражает общую для эволюции рода *Leymus* адаптивную тенденцию опушения разных частей растений.

**28. Нижние цветковые чешуи опушены б.м. жесткими волосками → мягкими волосками.** Опушение нижних цветковых чешуй мягкими волосками характерно для секций *Leymus* и *Villosissimus* (за исключением *L. mollis*). В других секциях рода оно встречается редко: у *L. buriaticus* (секция *Anisopyrum*), *L. akmolinensis*, *L. raboanus*, *L. sphacelatus* и *L. ordensis* (секция *Aphanoneuron*).

**29. Нижние цветковые чешуи без сизого налета → с сизым налетом.** Сизый налет на нижних цветковых чешуях выявлен у видов из разных секций, часто как полиморфный признак (у представителей одного и того же вида имеется или отсутствует).

С учетом активного видообразования и относительно молодого возраста многих видов рода *Leymus*, для моделирования филогении по алгоритму SYNAP был выбран эволюционный сценарий, в котором приоритет отдан возникновению новых признаков, в сочетании с политомией, которая лучше, чем дихотомия, моделирует адаптивную радиацию в эволюции группы.

Согласно полученной модели филогении, выделяются следующие группы близкородственных видов рода *Leymus* во флоре Азиатской России (рис. 7). В базальной части сгруппированы виды типовой секции *Leymus* и новой секции *Villosissimus*. Наиболее обособленное положение в базальной группе занимает *L. mollis*. Он более других исследованных видов соответствует архетипу рода *Leymus*. Его отличают толстые (более 4 мм диам.) корневища, сизый налет и негустое опушение из б.м. жестких волосков на нижних цветковых чешуях. После выделения новой секции *Vilosissimus* типовая секция *Leymus* стала монофилетической группой. Качественный переход от секций *Leymus* и *Vilosissimus* к секциям *Anisopyrum* и *Aphanoneuron* характеризуется возникновением комплекса новых признаков, ключевой из них – формирование более узких, до 1,5 мм шириной, линейно-шиловидных колосковых чешуй.

Виды секции *Anisopyrum* группируются в средней части филогенетического древа и не образуют монофилетической группы. Они чередуются с видами секции *Aphanoneuron*: относительно более примитивные *L. chinensis* и *L. multicaulis* берут начало от общей предковой формы этих двух секций, а более специализированные *L. buriaticus*, *L. ramosus* и *L. tuvnicus* группируются с *L. pubescens*, *L. akmolinensis* и *L. raboanus* из секции *Aphanoneuron*. Их сближают две реверсии: возврат к колосьям средней длины и к голым гладким стеблям.

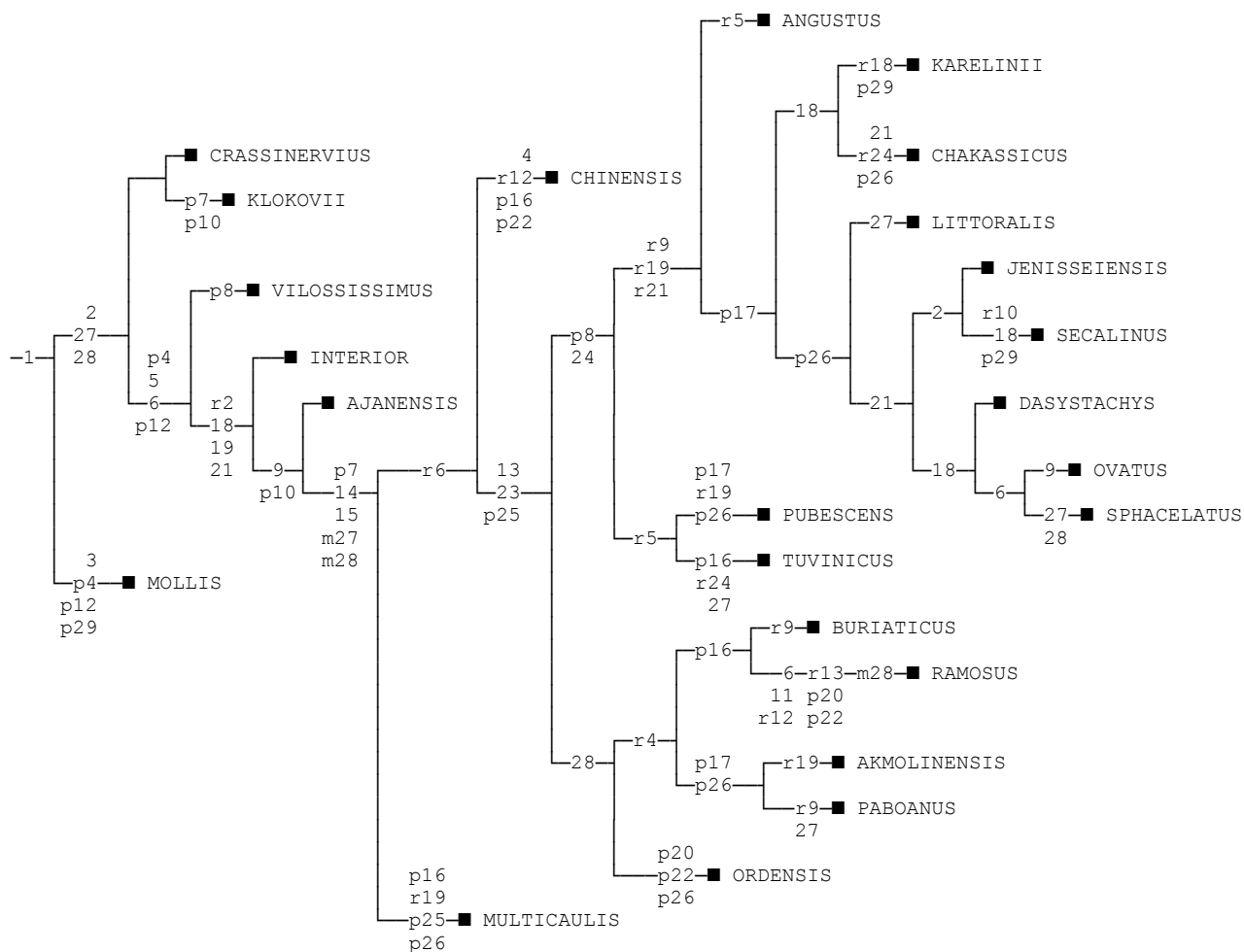


Рис. 7. Модель филогении рода *Leymus*. Возникновение новых признаков нанесено на фрагменты схемы, номера соответствуют векторам, описанным выше. Буквой «р» отмечены параллелизмы, «r» – реверсии, «m» – отсутствие вектора

Все виды секции *Aphanoneuron* происходят от общего предка, часть потомков которого отнесена к секции *Anisopyrum*. Крупная апикальная группа из девяти видов, наиболее продвинутых по выбранному набору вектор-признаков, целиком принадлежит секции *Aphanoneuron*. Их общий предок характеризуется уникальной комбинацией из трех реверсий. Можно предполагать, что плотно расположенные колоски формируются в данной секции повторно, на основе рыхло расположенных. Возврат к более длинным колосковым чешуям, возможно, обусловлен необходимостью защиты цветков с более узкими колосковыми чешуями (в случае более широких колосковых чешуй, характерных для секций *Leymus* и *Vilosissimus*, это было не актуально). В отмеченной группе проходила дифференциация видов, согласно такой последовательности: появление шипиков и волосков на колосковых чешуях, формирование ости свыше 1 мм дл. на цветковых чешуях, укорочение колосковых чешуй, укорочение колосьев до 5–10 см дл., формирование густого опушения на нижних цветковых чешуях. Описанная последовательность соответствует диагностической значимости признаков в порядке ее убывания.



### 5.3. Хорологическая структура рода

Основное видовое разнообразие рода *Leymus* во флоре Азиатской России сосредоточено в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции (13 видов, 54 % от общего числа видов рода *Leymus* Азиатской России). Среди них имеются четыре эндемичных вида: *L. chakassicus*, *L. jennisseiensis*, *L. sphacelatus*, *L. tuvunicus*. Другой центр современного видового разнообразия расположен в Байкальской гемибореальной провинции: семь видов (29 %), в том числе два эндемика – *L. secalinus* и *L. buriaticus*. В Западносибирской гемибореальной провинции встречаются шесть видов (25 %), эндемичных среди них нет. В Тунгусско-Ленской бореальной провинции распространены два вида – *L. littoralis*, гемиэндемичный для Азиатской России, с центром распространения в Байкальской гемибореальной провинции, и *L. akmolinensis*. В Сибирской арктико-гипарктической, Чукотской арктической и Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинциях зарегистрированы два вида: *L. villosissimus* и *L. interior*. В Камчатской океанической провинции распространены три вида: *L. interior*, *L. villosissimus*, *L. mollis*. Три вида выявлены в Охотской горно-гипарктической провинции: *L. interior*, *L. ajanensis* (эндемичный) и *L. mollis*. В Маньчжурской континентальной провинции произрастают *L. mollis* и *L. chinensis*. Для Сахалинской океанической провинции характерен только *L. mollis*.

Виды секции *Villosissimus* тяготеют к арктическим и субарктическим районам Восточной Сибири, а также к Западной Пацифике. Представители других трех секций преобладают в Южной Сибири. Для секции *Aphanoneuron* характерно наибольшее число эндемичных видов. Виды рода Колосняк встречаются в основном в степях, по руслам рек, галечникам, на лугах, солонцах, солодах и песках, в борах, тополевых рощах, а также на залежах и по морским побережьям (*L. villosissimus* и *L. mollis*).

### ВЫВОДЫ

1. Род *Leymus* во флоре Азиатской России представлен 24 видами из четырех секций. Его состав дополнен двумя новыми для данной территории видами: *L. karelinii* и *L. pubescens*. По результатам оценки диагностического значения морфологических признаков описана новая для науки секция *Villosissima*, наиболее близкая к типовой секции *Leymus*. Крупная секция *Aphanoneuron* разделена на четыре серии: *Angustus*, *Dasystachys*, *Littoralis* и *Paboanus*.

2. Диагностическое значение имеют следующие морфологические признаки: на уровне подрода – форма и ширина колосковых чешуй, число жилок на них; на уровне секции – форма, консистенция, число жилок, наличие ости у колосковых чешуй, число колосков на уступе, характер опушения оси колоска; на уровне подсекции – форма основания колосковых чешуй; на уровне ряда – общий габитус растения, форма и опушение, наличие ости у цветковых чешуй.

3. Детально изучены межвидовые отношения таксономически сложных групп видов (комплексов): *L. ramosus* – *L. chinensis*, *L. dasystachys* – *L. ovatus*, *L. ordensis* – *L. akmolinensis* – *L. paboanus*. Методом электрофореза запасных белков эндосперма выявлена сложная внутривидовая и внутривидовая изменчивость состава белковых фракций. Результаты электрофореза запасных белков эндосперма семян и гистона H1 из вегетативной части растений в таксономически сложных комплексах *L. dasystachys* – *L. ovatus* и *L. ordensis* – *L. paboanus* – *L. akmolinensis* подтверждают естественность границ выделенных рядов в секции *Aphanoneuron*.

4. Хорологический анализ рода *Leymus* во флоре Азиатской России подтверждает положение об автохтонном характере его генезиса на данной территории: основное видовое

разнообразии рода *Leymus* сосредоточено в Алтае-Енисейской горно-гемиборальной провинции (17 видов, из них 4 эндемичных: *L. chakassicus*, *L. jensseiensis*, *L. sphacelatus* и *L. tuvinicus*) и Байкальской гемибореальной провинции (9 видов, в том числе 2 эндемика – *L. secalinus* и *L. buriaticus*).

5. Согласно полученной модели филогении рода *Leymus*, более примитивны по комплексу филогенетически значимых признаков типовая секция *Leymus* и новая секция *Villosissimus*. Виды секции *Anisopyrum* группируются в средней части филогенетической схемы, они не образуют монофилетической группы и чередуются с видами секции *Aphanoneuron*, которая включает наиболее молодые виды, слабо отграниченные друг от друга.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Липин А.С. Таксономическое и пространственное разнообразие рода *Leymus* Hochst. в Азиатской России // Материалы III Международной научной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, г. Томск, 16–18 ноября 2005 г. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2005. С. 26–27.

2. Липин А.С. Таксономическое разнообразие рода *Leymus* Hochst. (*Poaceae*) в Сибири // Материалы Всероссийской конференции, г. Новосибирск, 25–27 октября 2005 г. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2005. С. 90–92.

3. Липин А.С. Род Колосняк (*Leymus*: *Poaceae*) в Азиатской России // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2006. Т. 1, вып. 1. С. 75–85. <http://journal.csbg.ru>

4. Байков К.С., Ковтонюк Н.К., Липин А.С., Хан И.В., Штенгауэр Р.В. Таксономические базы данных «Полиморфные родовые комплексы Северной Азии» // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 133–136.

5. Липин А.С. Отражение модификационной изменчивости в таксономии *L. dasystachys* (Trin.) Pilger и *L. ovatus* (Trin.) Tzvel. // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея, г. Москва, 16–19 мая 2007 г. М.: Товарищество научных изысканий КМК, 2007. С. 117–119.

6. Липин А.С., Агафонов А.В. Отражение модификационной изменчивости в таксономии рода *Leymus* на примере *L. dasystachys* (Trin.) Pilger и *L. ovatus* (Trin.) Tzvel. // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 27–34. <http://journal.csbg.ru>

7. Яблонская Е.С., Липин А.С., Герус Д.Е. Необходимость смены приоритетов исследования внутривидовой организации и филогенетических взаимоотношений сибирских видов рода *Leymus* (*Poaceae*) // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге, г. Санкт-Петербург, 21–26 мая 2006 г. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ “ЛЭТИ”, 2006. С. 38–39.

8. Липин А.С. Статус *Leymus ordensis* (*Poaceae*) по результатам комплексного исследования // Материалы I(III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске, г. Новосибирск, 17–21 октября 2007 г. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2007. С. 268–271.

9. Байков К.С., Липин А.С. Направления эволюции морфологических признаков видов рода *Leymus* (*Poaceae*) во флоре Азиатской России // Вестник Томск. гос. ун-та. 2008. № 308. С. 169–172. (Реценз.)