

УДК [581.15 : 582.542] : 582.001.4

Е.В. Кобозева

E.V. Kobozeva

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ФОРМЫ ВЕРХНИХ ЦВЕТКОВЫХ ЧЕШУЙ И ГЕНОМНОЙ КОНСТИТУЦИИ
У ВИДОВ РОДА *ELYMUS* (*TRITICEAE*: *POACEAE*) И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ
ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ТАКСОНОМИИ**

**CORRELATION BETWEEN MORPHOLOGY OF PALEAS AND GENOME CONSTITUTION
IN *ELYMUS* SPECIES (*TRITICEAE*: *POACEAE*) AND THEIR APPLICATION FOR TAXONOMY**

Показано, что виды рода *Elymus* с различной геномной конституцией имеют изменчивость формы ВЦЧ, причем определенные формы (округло-скошенная и округлая) присутствуют во всех трех геномных группах в пределах Азиатской части России. Отмечен внутривидовой полиморфизм формы ВЦЧ у каждого из видов. Предлагается сохранить целостность рода, но состав секций должен быть представлен в соответствии с геномной конституцией видов.

Род *Elymus* L. является самым крупным в трибе *Triticeae* Dum. семейства *Poaceae* Barnh. и насчитывает по разным оценкам от 150 до 200 видов (Цвелев, 1991; Barkwors et al., 2007). В его состав входят исключительно амфилоидные многолетние травы с преимущественным самоопылением. В пределах России род подразделен на четыре секции: *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel., *Goulardia* (Husn.) Tzvel., *Cline-lymopsis* (Nevski) Tzvel. и *Elymus*, а также ряд подсекций (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010). Для данного разграничения таксонов был применен классический подход с использованием морфологического и эколого-географического критериев. Со времени создания и принятия в качестве общепризнанной геномной системы классификации в трибе *Triticeae* (Dewey, 1984; Löve, 1984) подразделение на секции потеряло свою актуальность и в ряде родов было фактически упразднено. Ряд вопросов, связанных с генетической дифференциацией рода в пределах Азиатской России, был рассмотрен А.В. Агафоновым (2007).

По современной номенклатуре хромосомная основа рода *Elymus* представлена пятью гаплотипами “St”, “H”, “Y”, “P”, “W” в различных комбинациях (Wang et al., 1994), поэтому появилась тенденция к выделению самостоятельных родов в соответствии с геномной конституцией видов. В частности, было предложено выделить StY-геномные виды в самостоятельный род *Roegneria* C. Koch (Baum et al., 1991; Jensen, Chen, 1992), а группу StYP-геномных видов – в род *Kengyilia* Yen & Yang (Yen, Yang, 1990). С другой стороны, ряд авторов высказывает точку зрения о необходимости включения *Elytrigia repens* (L.) (Nevski) в род *Elymus* на том основании, что геномная конституция этого широко распространенного вида соответствует гаплотипным символам St₁St₂H (Assadi, 1994; Assadi, Runemark, 1995).

В последнее время стали активно развиваться молекулярно-генетические исследования, подтверждающие генетические различия между группами видов с разной геномной конституцией (гаплотипной формулой). Кроме самостоятельного рода *Kengyilia* было предложено восстановить независимый род *Campeiostrachys* Drobov, с включением в него видов рода *Elymus* с геномной формулой StHY (Baum et al., 2011). По мнению авторов, представители восстановленного рода обладают характеристиками верхних цветковых чешуй (ВЦЧ), позволяющими отличить их от StY-геномных видов *Roegneria*. Данный тезис представляется нам довольно сомнительным. Признак формы ВЦЧ изначально был положен в основу разделения родов *Elymus* и *Roegneria* (Baum et al., 1991). В род *Roegneria* были включены виды, имеющие ВЦЧ, короче или равные нижним цветковым чешуям (НЦЧ), и округлую или широко-выемчатую на верхушке форму. Тогда род *Elymus* должен содержать виды с ВЦЧ, равной по длине НЦЧ, со слегка удлинённой и острой, или усечённой формой. В качестве примера авторами были приведены рисунки ВЦЧ, характерные для трех видов *Roegneria* (*R. caucasica* C. Koch, *R. turczaninovii* (Drob.) Nevski и *R. ciliaris* (Trin.) Nevski) и трех видов *Elymus* (*E. sibiricus* L., *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., *E. caninus* (L.) L.).

Позднее было подтверждено существование корреляции между геномной конституцией и формой и размерами НЦЧ и ВЦЧ, в частности, показано, что для StY-геномных видов характерна округлая форма ВЦЧ (Salomon, Lu, 1992). В качестве примера для каждой формы ВЦЧ приводилось по одному виду, но без учета природного внутривидового полиморфизма. Для StH-геномных видов была указана усечённая форма ВЦЧ (*E. sibiricus*) и острая (*E. caninus*), а для StY-геномных видов – округло-скошенная (*E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.), округлая (*E. parviglume* (Keng) A. Löve) и вильчатая форма ВЦЧ (*E. caucasicus* (C. Koch) Tzvel.).

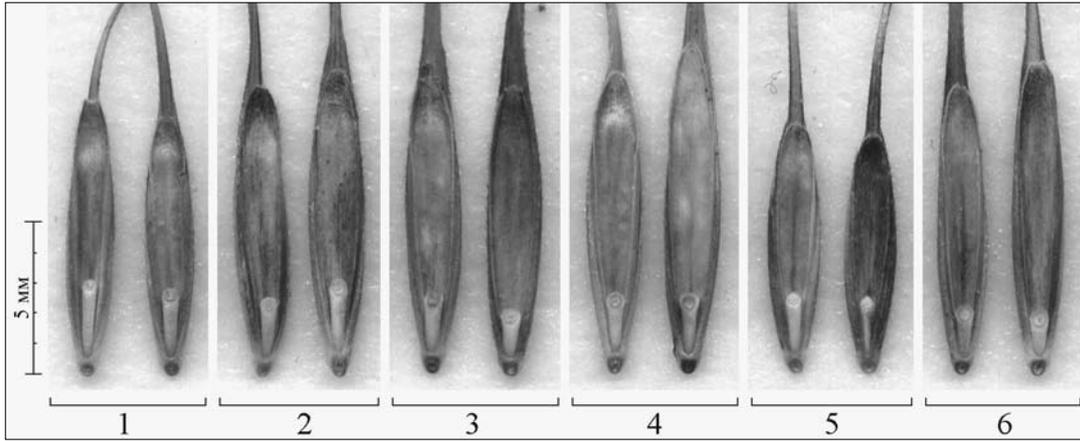


Рис. 1. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. gmelinii* из географически отдаленных популяций: 1. МАI-0564 (Респ. Хакасия); 2. SAU-9504 (Красноярский кр.); 3. TUU-0776 (Респ. Тува); TSH-0577 (Респ. Тува); MON-9512 (Сев. Монголия); BUM-0571 (Респ. Бурятия).

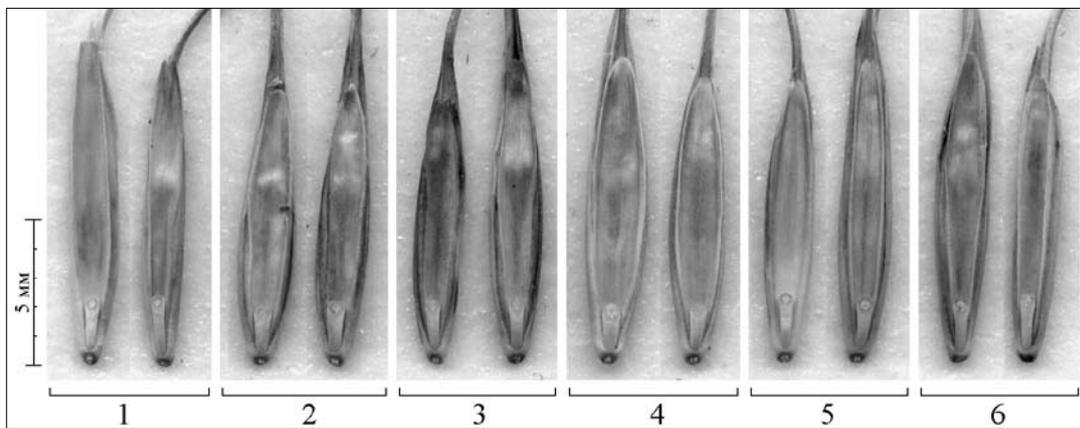


Рис. 2. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. confusus* из географически отдаленных популяций: 1. BUM-0505 (Респ. Бурятия); 2. BUR-0557 (Респ. Бурятия); 3. GAR-0540 (Респ. Бурятия); 4. TAR-0730 (Респ. Тува); 5. СНI-9303 (Читинская обл.); 6. КАВ-9602 (п-ов Камчатка).

Нами была поставлена задача на примере популяционных выборок изучить изменчивость формы ВЦЧ у видов рода *Elymus* с разной геномной конституцией и оценить возможность использования данного признака в таксономии рода. Для анализа признака были взяты растения (от 6 до 36 особей для разных видов), относящиеся к различным видам StY-, StH-и StHY- геномных групп, произрастающие на территории Азиатской России. Для получения изображений было отобрано по 6 типичных форм каждого вида, различающихся по эколого-географическим характеристикам, а также некоторые морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), имеющие признаки межвидовой интрогрессии. В России распространены виды только трех гаплонных комбинаций: StH, StY, StHY. По нашим данным, морфология ВЦЧ у большинства видов соответствует вышеупомянутой классификации (Salomon, Lu, 1992). Для StY-геномных видов наиболее характерна широко-округлая и округлая форма ВЦЧ, реже встречается широко-выемчатая и вильчатая форма (рис. 1). Для StH-геномных видов – заостренная, узко-выемчатая, усеченная, а также широко-усеченная и округлая, реже суженно-скошенная и округло-скошенная (рис. 2). Для StHY-геномных, как и для StY-геномных видов, характерна округлая форма ВЦЧ (рис. 3).

Тем не менее при подробном изучении было обнаружено перекрывание некоторых видов по форме ВЦЧ, относящихся к разным группам по геномной конституции. На основе ранее опубликованных рисунков (Baum et al., 1991; Salomon, Lu, 1992) нами была разработана более полная классификация форм ВЦЧ (табл. 1). Так, наиболее характерная для StY-геномных видов (*E. pendulinus*, *E. nevskii* Tzvel., *E. gmelinii*) округлая форма ВЦЧ, также отмечена у *E. caninus* (StH) и *E. dahuricus* Turcz. ex Grizeb. (StHY). Для видов *E. gmelinii* (StY) и *E. mutabilis* (StH) преимущественно характерна округло-скошенная форма ВЦЧ. Соответственно, приурочить определенную форму ВЦЧ к какому-либо виду не представляется возможным в силу внутривидовой изменчивости, проявляющейся под воздействием тех или иных факторов.

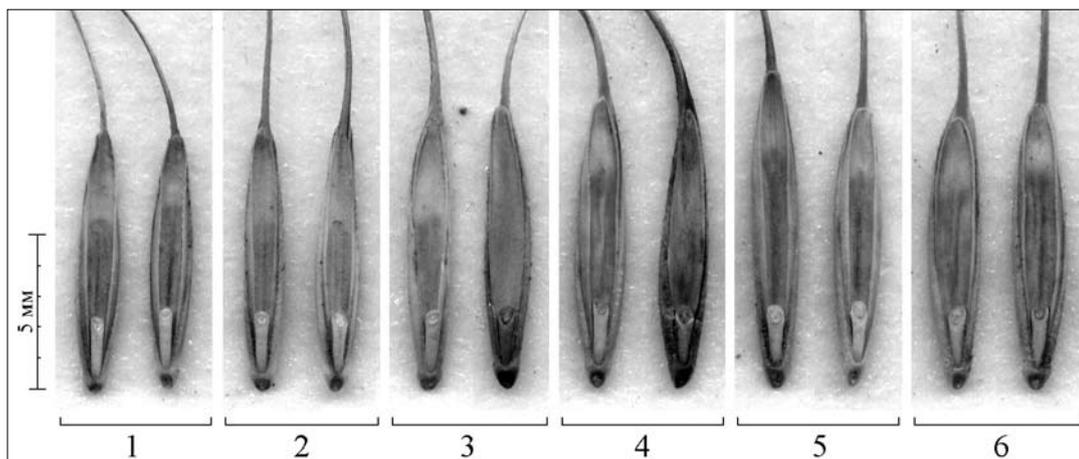


Рис. 3. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. dahuricus* из географически отдаленных популяций: 1. GAC-8914 (Респ. Алтай); 2. SAJ-9901 (Респ. Хакасия); 3. TUV-9910 (Респ. Тува); 4. ANU-8625 (Приморский кр., окр. г. Партизанск); 5. VLA-8642 (Приморский кр., окр. г. Владивосток); 6. POP-8403 (Приморский кр., о. Попова).

В качестве искусственной модели для изучения интрогрессивных процессов, происходящих в природе, нами был получен гибрид между StH-геномными видами *E. sibiricus* и *E. confusus*. Расщепление гибрида в F₂ показало наличие как родительских, так и промежуточных форм ВЦЧ (рис. 4). Данная модель иллюстрирует гибридационные и интрогрессивные процессы внутри рода, как источник изменчивости многих морфологических признаков. Здесь необходимо отметить, что систематика рода *Elymus* осложняется рядом причин, среди которых в первую очередь следует назвать относительно малое число диагностических признаков и их дискретных состояний. Многие признаки обладают непрерывной изменчивостью и

Таблица 1

Изменчивость формы ВЦЧ у видов разных геномных групп

Вид	Геномная конституция	Наиболее часто встречающаяся форма ВЦЧ	Единично встречающаяся форма ВЦЧ
Секция <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvel.			
<i>E. dahuricus</i> *Turcz. ex Griseb.	StStHHYY	округлая	округло-скошенная
Секция <i>Goulardia</i> (Husn.) Tzvel.			
<i>E. nevskii</i> Tzvel.	StStYY	округлая	широко-усеченная, широко-округлая, суженно-скошенная
<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	StStYY	округлая, вильчатая, реже округло-скошенная	широко-усеченная, узко-выемчатая, заостренная, суженно-скошенная
<i>E. mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.	StStHH	широко-усеченная, округло-скошенная, заостренная	узко-выемчатая, округлая, суженно-скошенная, острая
<i>E. komarovii</i> (Nevski) Tzvel.	StStHH	округлая, заостренная, широко-усеченная	острая
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvel.	StStYY	округлая, реже вильчатая	округло-скошенная, широко-выемчатая, узко-выемчатая, широко-усеченная
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvel.	StStYY	широко-округлая	округло-скошенная, широко-выемчатая, широко-усеченная, округло-скошенная
<i>E. caninus</i> (L.) L.	StStHH	заостренная, округлая	узко-выемчатая, острая
Секция <i>Elymus</i>			
<i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel.	StStHH	узко-выемчатая, усеченная	округло-скошенная, суженно-скошенная, округлая
<i>E. sibiricus</i> L.	StStHH	усеченная	острая
<i>E. sibiricus</i> L. × <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvel.	StStHH	широко-усеченная, округлая	усеченная, острая

Примечание: * *E. dahuricus* s. l. (включая *E. excelsus* Turcz. ex Griseb. и *E. woroschilowii* Probat.).

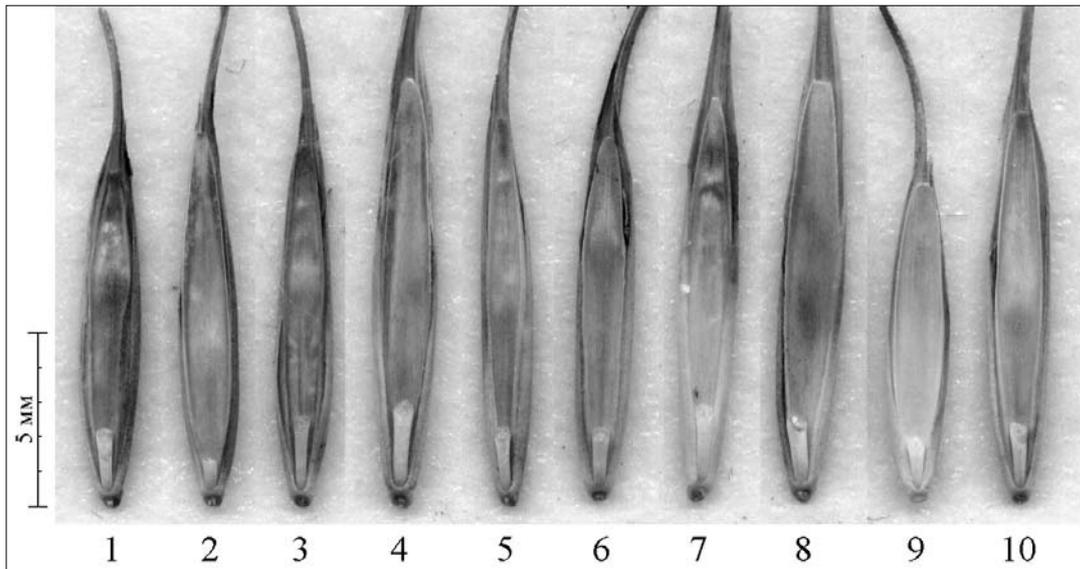


Рис. 4. Расщепление формы ВЦЧ гибрида *E. sibiricus* × *E. confusus* в поколении F_2 1–10 – порядковый номер образца.

в значительной мере подвержены модификации под воздействием внешних условий. Тем не менее форма ВЦЧ является одним из наиболее адекватным морфологическим признаком для целей таксономии рода.

Нам представляется целесообразным сохранить единый род *Elymus* с разделением на секции и подсекции, отражающие основные филогенетические ветви эволюции и современной его дифференциации. Но в основу разделения на секции должна быть положена геномная конституция видов, а подсекции должны объединять виды, между которыми сохранилась возможность к ограниченной рекомбинации наследственного материала при смене поколений. При таком построении таксономической системы рода преодолевается основное противоречие, закрепленное в новейшей обработке (Цвелев, 2008; Цвелёв, Пробатова, 2010), так как секции *Goulardia* и *Elymus* содержат виды с разной геномной конституцией. Предлагается подразделить таксоны рода *Elymus*, существующие в пределах Азиатской части России, на 4 секции. В секцию *Elymus* должны быть перенесены все StH-геномные виды из секции *Goulardia*, а StY-геномные виды из последней будут образовывать самостоятельную секцию *Clinelymopsis* (= *Roegneria*). При этом секция *Goulardia* может быть упразднена, как изначально гетерогенная. Секция *Turczaninovia*, образованная StHY-геномными видами, остается неизменной. Вид *Elytrigia repens*, имеющий геном St₁St₂H, может быть включен в состав рода в качестве четвертой секции. При такой классификации все виды рода имеют общий гаплотип St, объединяющий все таксоны в единую взаимосвязанную систему.

Автор выражает благодарность в.н.с. ЦСБС СО РАН Агафонову А.В. за неоценимую помощь в исследованиях. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 11-04-00861) и ООО «ОПТЭК». Морфологические исследования проведены на оптическом оборудовании Carl Zeiss.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В.** Дифференциация рода *Elymus* L. (*Triticeae*: Poaceae) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сиб. бот. вестн.: электрон. журн., 2007. – Т. 2, вып. 1. – С. 5–15. <http://journal.csbg.ru>
- 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.
- Assadi M.** Experimental hybridization and genome analysis in *Elymus* L. sect. *Caespitosae* and sect. *Elytrigia* (Poaceae: Triticeae) // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Eds R.R.-C. Wang, K.B. Jensen and C. Jaussi). – Logan, Utah, USA, 1994. – P. 23–28.
- Assadi M., Runemark H.** Hybridisation, genomic constitution and genetic delimitation in *Elymus* s. l. (Poaceae: Triticeae) // Pl. Syst. Evol., 1995. – Vol. 194. – P. 189–205.
- Baum B.R., Yen C., Yang J.L.** *Roegneria*: its generic limits and justification for recognition // Can. J. Bot., 1991. – Vol. 69. – P. 282–294.

Baum B.R., Yang J.-L., Yen C., Agafonov A.V. A taxonomic revision of the genus *Campeiosachys* Drobov // J. Syst. Evol., 2011. – Vol. 49, № 2. – P. 146–159.

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. – N.Y.: Plenum Publ. Corp., 1984. – P. 209–279.

Jensen K.B., Chen S.-L. An overview: Systematic relationships of *Elymus* and *Roegneria* // Hereditas (Proc. 1st Int. Triticeae Symp., Helsingborg, Sweden), 1992. – Offprint vol. 116. – P. 127–132.

Löve A. Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repert., 1984. – Vol. 95. – P. 425–521.

Salomon B., Lu B.-R. Genomic groups, morphology, and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae, *Triticeae*) // Plant Syst. Evol., 1992. – Vol. 180. – P. 1–13.

Wang R.R.-C., von Bothmer R., Dvorak J., Fedak G., Linde-Laursen I., Muramatsu M. Genome symbols in the *Triticeae* (Poaceae) // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Eds. R.R.-C. Wang, K.B. Jensen and C. Jaussi). – Logan, Utah, USA. 1994. – P. 29–34.

Yen C., Yang J.-L. *Kengyia gobicola*, a new taxon from west China // Can. J. Bot., 1990. – Vol. 68. – P. 1894–1897.

SUMMARY

It was shown that species of the genus *Elymus* having different genome constitution possess variation of palea forms, and some forms (skew-rounded and rounded) are present in all genome groups in the range of Asiatic part of Russia. Intraspecific polymorphism of palea forms in each species was noted. It is suggested to keep integrity of the genus but the composition of sections should be presented according to the general genome constitution of species.