На правах рукописи

Чусовлянов Дмитрий Витальевич

ОВСЯНИЦЫ (*FESTUCA* L., POACEAE) АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

03.00.05 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск – 2007

Работа выполнена в Институте экологии человека СО РАН в отделе экологии растительных ресурсов

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Куприянов Андрей Николаевич

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Олонова Марина Владимировна,
ГОУ ВПО «Томский государственный университет»,
Биологический институт, кафедра экологического менеджмента

кандидат биологических наук
Дьяченко Сергей Анатольевич,
Южно-Сибирский ботанический сад ГОУ ВПО «Алтайский государственный университет», отдел травянистых растений

Ведущая организация:
Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН

Защита диссертации состоится 29 ноября 2007 года в 14 часов на заседании диссертационного Совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан 29 октября 2007 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В.П. Середина

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. *Festuca* L. по праву считается трудным в систематическом отношении родом семейства Poaceae Barnh. Значительный объем группы (по разным оценкам от 400 до 700 видов), широкий ареал (внетропические области всех материков и горные районы тропиков), значительная экологическая амплитуда, способность к гибридизации, наличие всех возможных путей стабилизации гибридов (Алексеев, 1982), высокий полиморфизм определяют сложность ее изучения.

Овсяницы играют весомую роль в сложении растительного покрова, часто являясь доминантами, субдоминантами или эдификаторами многих растительных группировок. Таксономические результаты ревизии *Festuca* важны при анализе равнинных и горных флор, а также типов растительности, например, степных, тундровых, гольцовых (Алексеев, 1980).

Многие виды овсяниц ценны в хозяйственном отношении. Известно их сенокосное и пастбищное значение. Они хорошо поедаются скотом (в том числе и на зимних выпасах, сохраняя зеленые прикорневые листья даже под снегом), быстро возобновляются после стравливания, устойчивы к интенсивному выпасу. Являясь хорошими структурообразователями, овсяницы используются для залужения склонов (*F. rubra*, *F.* aggr. *valesiaca*), закрепления песчаных субстратов (*F. beckeri*, *F. polesica*), неизменно входят в состав газонных смесей. Формообразовательные процессы в роде представляют интерес для специалистов околоспортивного бизнеса (так, травяное покрытие элитных теннисных кортов состоит исключительно из овсяницы красной - трех сортовых культур этого вида в равных соотношениях).

Между тем, овсяницы Алтая изучены еще крайне недостаточно. Это относится к экологии, распространению, ценотической приуроченности видов. Многие вопросы «поведения», изоляции и генетической разобщенности вообще могут быть решены только в природной обстановке. Кроме того, проблемы таксономии и номенклатуры критических видов необходимо решать внутри «групп родства», преимущественно за пределами флоры (иногда - далеко), что не всегда возможно в территориальных обзорах. Критической сводки по овсяницам в принимаемых нами территориальных границах пока нет, что представляется весьма актуальным в связи с обострившимся в последнее время интересом к составу и генезису флоры Алтая (Камелин, 1998; Флора Алтая, 2005). А ведь, «при определении флористических границ значительно более, чем количественные, являются качественные различия в составе систематических единиц, поэтому наиболее важным является таксономическое и биогеографическое изучение состава систематических единиц. Отсюда то исключительно большое значение, которое приобретает монографическое изучение систематики и географии отдельных таксонов. Хориономия должна прежде всего базироваться на систематике» (Тахтаджян, 1978, с. 23).

Цель и задачи исследования. Целью нашей работы явилось проведение таксономической ревизии состава рода *Festuca* на территории Алтайской горной страны.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Выявить таксономический состав рода *Festuca* на территории Алтайской горной страны.

2. Дополнить данные о географическом распространении и экологической приуроченности видов на исследуемой территории.

3. Выявить достоверные таксономические признаки пригодные для идентификации алтайских видов овсяниц и оценить их диагностическую ценность.

4. Привлечь данные микроморфологии плодов для оценки родственных отношений или различий между группами разного ранга.

Защищаемые положения:

1. Род *Festuca* на территории Алтайской горной страны представлен 22 видами, относящимися к 2 подродам и 3 секциям.

2. Алтайская горная страна является одним из центров новейшего видообразования в роде *Festuca*.

Материал и методика. Материалом исследования послужили гербарные образцы овсяниц, хранящиеся в Гербариях Санкт-Петербурга (БИН РАН (LE)) Санкт-Петербургского университета), Новосибирска (NS, NSK); Томска (Гербария им. П.Н. Крылова (TK), кафедры ботаники Томского университета), Барнаула (SSBG), Лениногорска (Алтайский ботанический сад), Кемерова (Гербарий Кузбасского ботанического сада) а также собственных сборов во время экспедиций 1996 – 2002 г.г. в северо-западные предгорья Алтая, Западный, Северный, Центральный, Юго-Восточный Алтай и Зайсанскую котловину.

Основными методами работы являлись морфолого-географический и анатомический. Для изучения микроморфологических особенностей строения зерновок привлекались специальные методы исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Научная новизна. Впервые проведена критическая ревизия рода *Festuca* на территории Алтайской горной страны. Описано 2 новых для науки вида - *Festuca kuprijanovii* Chus. и *Festuca kemerovensis* Czus.. Уточнены объем и распространение видов входящих в состав флоры. Предложен фрагмент системы рода (на примере видов, обитающих на территории Алтайской горной страны) на основе монотипического морфолого-географического стандарта, с использованием надвидовой категории виды-агрегаты. Впервые проведено исследование микроморфологии перикарпия зерновок (при помощи СЭМ) 9 видов овсяниц.

Практическая значимость. Материалы диссертации могут использоваться при составлении «Флоры Алтая», при написании региональных Флор и Определителей, для инвентаризации биоразнообразия Алтае-Саянского экорегиона. Дополнительные сведения о распространении и экологии редких и

эндемичных видов овсяниц могут помочь проведению природоохранных мероприятий.

Апробация. Отдельные результаты диссертации представлены на заседании секции флоры и растительности Русского ботанического общества в Ботаническом Институте им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, 17 февраля 2000г.), Международной научной конференции по систематике высших растений, посвященной 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В.Н. Тихомирова (Москва, 2002), II Российской научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири», посвященной 150-летию со дня рождения П.Н. Крылова (Томск, 2000), VI Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (С.-Петербург, 1997), I Межрегиональной научно-практической конференции "Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири" (Кемерово, 1997), IV Российской конференции “Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока”, посвященной 100-летию профессора Л.М. Черепнина и 70-летию кафедры ботаники Красноярского педагогического университета (Красноярск, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из которых 5 статей (в том числе - 3 в рецензируемых журналах) и 5 - тезисы докладов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, списка литературы, включающего 167 наименование, в том числе 64 на иностранных языках, и одного приложения. Работа изложена на 165 страницах.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Систематика рода *Festuca*. Название «*Festuca*» (происходящее от лат. - «солома») применялось еще в глубокой древности по отношению к некоторым сорным злакам (Цвелев, 1976). В ботанической литературе это «имя» впервые упоминается в «Естественной истории» Плиния (новое издание: Plinius, 1866 – 1871, цит. по: Кречетович, Бобров (1934)). В конкретном смысле «*Festuca*» первым употребил Dodoen (1583) относительно растения, впоследствии ставшего известным (согласно Триниусу) как *Bromus secalinus* L. Dodoen (1583) называет его «*Festuca altera*». Долиннеевские авторы использовали *Festuca* в различных смыслах, по большей части к видам рода *Bromus* s.l. (Piper, 1906).

В законном виде родовое название *Festuca* оформилось в 1753 году в классической работе «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753). Сам C. Linnaeus понимал род широко. Дальнейшая практика заключалась в дроблении *Festuca* на роды (*Sieglingia* Bernh. (Bernhardi, 1800); *Vulpia* C.C. Gmel. (Gmelin, 1805); *Koeleria* Pers. (Persoon, 1805); *Glyceria* R.Br. (Brown, 1810); *Schedonorus* Beauv. (Beauvous, 1812), *Schysmus* Beauv. (Beauvous, 1812); *Nardurus* (Bluff, Nees et Schauer) Godr. (Godron, 1844); *Leucopoa* Griseb. (Grisebach, 1853); *Amphigenes* Jan. (Janka, 1859); *Drymochloa* Holub. (Holub, 1984); *Festucella* E. Alexeev (Алексеев, 1985), *Hookerochloa* E. Alexeev (Алексеев, 1985), *Parafestuca* E. Alexeev (Алексеев, 1985),

Разработкой внутриродовой систематики *Festuca* занимались многие авторы (Fries (1852), Grisebach (1853), Nyman (1855, 1878), Koch (1837), Grenier et Godron (1855), Hackel (1882), Bentham et Hooker (1883), Ascherson et Graebner (1900), Piper (1906), Saint-Yves (1927, 1928, 1932), Кречетович, Бобров (1934), Кривотуленко (1953; 1960), Цвелев (1971, 1976), Алексеев (1977, 1978, 1979, 1980а, 1980б, 1980в, 1981, 1982, 1983, 1985, 1986, 1987, 1988).

1.2. Изучение видов рода *Festuca* L. на территории Алтайской горной страны. Упоминания об алтайских видах овсяниц мы находим во «Flora sibirica» Gmelin (1747).

Первая критическая сводка по овсяницам Алтая принадлежит C. Trinius (1829), в ней указывалось шесть видов. В этой работе C. Trinius описал новый вид (*F. altaica*) с Южного Алтая. Два вида - *F. ovina* L. и *F. nigrescens* Lam. – являлись сборными. Внутривидовые подразделения сборных видов у C. Trinius не имели униноминальных названий, однако, он синонимизировал свои полиноминалы (разновидности) с уже известными видами. Его вид *F. ovina* содержал пять разновидностей, а *F. nigrescens* – две.

Во «Flora Rossica» (Ledebour, 1853) род *Festuca* обработал A. Grisebach. Для «Sibiria altaica» он привел 6 видов, четыре из которых – узколистные (*F. ovina*, *F. heterophylla* Lam., *F. rubra* L. и *F. altaica*). Расовый состав этих видов сложный. Если виды *F. altaica* и *F. rubra* включали по одной расе (при этом A. Grisebach описал новую разновидность *F. rubra* var. *baicalensis* с Байкала, которую привел для Алтая в качестве единственной расы из комплекса *F. rubra*), то *F. ovina* и *F. heterophylla* – виды сборные.

Значительным событием в систематике рода *Festuca* явилась работа E. Hackel «Monographia Festucarum Europaearum» (1882), которая хотя и не включала непосредственно алтайские виды, но дала совершенно новые основания для систематики азиатских овсяниц. Методические разработки E. Hackel были успешно применены В. Дробовым (1915) (он описал несколько новых видов из Якутии, два из которых - *Festuca lenensis* Drob. и *Festuca pseudosulcata* Drob. - найдены впоследствии в зарубежной части Алтайской горной страны), П.Н. Крыловым (1914, 1928) и В.В. Ревердатто (1927, 1928). Во «Флоре Алтая и Томской губернии» П.Н. Крылов (1914) привел для Русского Алтая 6 видов. Три из них – *F. pratensis*, *F. gigantea*, *F. sylvatica* - широколистные виды родов *Schedonorus* (*Sch. pratensis*, *Sch. giganteus*) и *Drymochloa* (*D. sylvatica*), а три (*F. altaica F. ovina* и *F. rubra*) принадлежат к роду *Festuca* в его современном объеме. *F. ovina* и *F. rubra* у П.Н. Крылова являлись сборными видами, внутривидовые подразделения приводились по системе E. Hackel. В общей сложности во «Флоре Алтая и Томской губернии» приводились 8 таксонов овсяниц. Расы *F. ovina* можно идентифицировать с современными видами, а формы *F. rubra* отражают лишь морфологическую изменчивость. В обработку рода во «Флоре Западной Сибири» П.Н. Крылов (1928) включил в полном объеме критические обзоры В.В. Ревердатто (1927, 1928) по сибирским овсяницам, а также описанные с Алтая за этот период новые виды (Ревердатто, 1927; Крылов, Иваницкая, 1928). Состав

широколистных видов приводился без изменений. Группа беломятликов (*F. altaica*) была дополнена недавно описанным видом *F. tristis* Kryl. et Ivanitzk., группа узколистных видов – мелкопыльниковой аркто-альпийской *F. brevifolia* R.Br., которая была впервые обнаружена на Алтае В.В. Ревердатто (1928). П.Н. Крылов придал видовой статус «мелким видам» *F. ovina* L. s.ampl., но продолжил дальнейшее дробление этих рас на формы, которые отражают модификационную изменчивость. Вид *F. rubra* был представлен как сборный с большим количеством разновидностей и форм. Многочисленные формы в составе сборных видов П.Н. Крылова неравнозначны. Некоторые из них имеют самостоятельный статус, другие являются вариантами изменчивости.

Во «Флоре СССР» род *Festuca* был обработан В.И. Кречетовичем и Е.Г. Бобровым (1934). По причине отказа от традиционных в систематике рода признаков, для Алтайского района Флоры СССР приводился обедненный видовой состав овсяниц из 8 видов.

Значительную ясность в вопросы систематики, номенклатуры, эволюции и географического распространения овсяниц Алтая внес Н.Н. Цвелев (1976). В его монографии «Злаки СССР» для Алтая приводилось 23 таксона (виды и подвиды).

Состав овсяниц зарубежного Алтая был критически изучен Н.Н. Цвелевым (1968) и В.И. Грубовым (1982).

Наиболее подробные сведения по овсяницам Алтая содержатся в обзорах Е.Б. Алексеева (1977, 1978, 1981, 1983, 1990). Им было описано два новых вида с Алтая (из Восточного Казахстана) - *F. saurica* и *F. kurtschumica* (Алексеев, 1976). Сводный список видов овсяниц Большого Алтая составленный по его обзорам включает 23 таксона.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА (МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВИДОВ РОДА *FESTUCA* L. В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ)

В главе приведено описание морфологических и анатомических особенностей овсяниц и методики их исследования. Также рассматривается степень значимости признаков и уровни их градации. Обсуждаются возможные направления эволюции признаков.

Тестирование традиционных признаков на алтайском материале показало, что их диагностическая ценность, в общем, укладывается в общепринятую схему классификации значимости признаков (Алексеев, 1980):

I. Признаки обычно постоянные у всех видов: способ возобновления побегов, степень замкнутости влагалищ листьев вегетативных побегов, признаки анатомического строения пластинок листьев вегетативных побегов (форма на поперечном срезе, диаметр, характер закладки механической ткани, количество проводящих пучков, индекс положения проводящего пучка второй величины, относительная величина верхних и нижних проводящих пучков третьей величины, длина и форма трихом, число ребер на верхней стороне

листа), число жилок и килеватость нижней цветковой чешуи, консистенция колосковых чешуй, длина ости нижней цветковой чешуи, длина пыльников, цвет колосков.

II. Признаки, постоянные у большинства видов, но у некоторых видов изменчивые: опушение пластинок листьев снаружи, опушение килей верхней цветковой чешуи, опушение веточек метелок, величина колосков, цветков, метелок, наличие или отсутствие сизого налета на листьях и колосках, опушение завязи, однодомность и двудомность.

III. Признаки, изменчивые у многих видов, не зависящие от внешних условий: опушение влагалищ, стеблей, нижней цветковой и колосковых чешуй.

IV. Признаки, зависящие от внешних условий: высота стеблей, длина листьев и соотношение этих показателей, наличие чехлов из влагалищ отмерших листьев в основании вегетативных побегов.

ГЛАВА 3. УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ПЕРИКАРПИЯ ЗЕРНОВОК АЛТАЙСКИХ ВИДОВ РОДА *FESTUCA* L.

Одной из задач являлось изучение микроморфологии поверхности зерновок алтайских овсяниц.

С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) было проведено исследование ультраструктуры наружной поверхности перикарпия зерновок у 9 видов рода *Festuca.* Исследовалась микроморфология основных эпидермальных клеток перикарпия в средней части спинки зерновок.

Для исследования были выбраны виды, представляющие основные (надвидовые) таксономические группы рода *Festuca*, обитающие в Алтайской горной стране: *F. sibirica* (подрод *Leucopoa* секция *Leucopoa*); *F. altaica* (подрод *Leucopoa* секция *Breviaristatae*); *F. rubra, F. brachyphylla, F. kryloviana, F. tschujensis, F. valesiaca, F. ovina, F. sphagnicola* (подрод *Festuca* секция *Festuca*)

Зерновки всех исследованных видов имеют клеточную структуру эпидермы перикарпия с крупными клетками удлиненной формы.

Незначительные отличия наблюдаются в строении антиклинальных стенок. По форме они слегка извилистые (большинство видов) или прямые (*F. sibirica*, *F. brachyphylla*), приподнятые или слегка приподнятые (*F. brachyphylla, F. ovina, F. sphagnicola*) над поверхностью зерновок. По толщине - средние (большинство видов) или - значительной толщины (*F. sibirica, F. altaica*), с неравномерной степенью утолщения. Исключение составляет вид *F. brachyphylla*, у которого наблюдаются тонкие, равномерно утолщенные антиклинальные стенки.

Основные различия в строении эпидермальных клеток перикарпия зерновок у исследованных нами видов проявляются в рельефе поверхности наружных периклинальных стенок. Здесь выделяются несколько типов: крупнобугорчатый (*F. sibirica*); бугорчатый (*F. altaica, F. rubra*); волнистый (*F. tschujensis, F. sphagnicola*); поперечноволнистый (*F. kryloviana, F. valesiaca*) и гладкий (*F. brachyphylla, F. ovina*).

Таким образом, основные различия между исследованными видами заключаются в рельефе поверхности наружных периклинальных стенок. Рельеф поверхности наружных периклинальных стенок *F. altaica* имеет промежуточный характер между видами секций *Leucopoa* и *Festuca.* Характер рельефа поверхности наружных периклинальных стенок зерновок видов секции *Festuca* относится к мелкобороздчатому типу с некоторыми модификациями. Выявить определенные закономерности и различия в рельефе поверхности наружных периклинальных стенок зерновок у видов, представляющих различные группы видов-агрегатов не удалось. Также не было обнаружено сходство в характере рельефа наружных периклинальных стенок зерновок у близкородственных видов, принадлежащих к одному комплексу видов-агрегатов, - *F. ovina* и *F. sphagnicola.*

ГЛАВА 4. ТРАДИЦИИ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *FESTUCA* L.

Обсуждаются основные стандарты вида (Завадский, 1961) использовавшиеся в систематике рода *Festuca*: морфологический монотипический (Schur, Linnaeus), морфологический политипический (Hackel, Saint-Yves), морфолого-географический строго монотипический (Кречетович, Бобров), морфолого-географический политипический (Цвелев, Алексеев, Markgraf-Dannenberg). Приводятся доводы в пользу морфолого-географического строго монотипического стандарта. Обосновываются преимущества применения надвидовой категории виды-агрегаты (aggr.) перед категорией ряд (series).

ГЛАВА 5. ОБЗОР ВИДОВ РОДА *FESTUCA* L. АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

Обзор включает 22 вида и 2 гибрида овсяниц, выявленных на территории Алтайской горной страны. Для каждого вида приводятся важнейшая синонимика, подробное морфологическое описание, сведения об экологической и высотной приуроченности, сроки цветения и данные по хромосомным числам, цитируются типовые образцы, указывается место их хранения. Для характеристики географического распространения овсяниц в пределах Алтайской горной страны используется районирование, предложенное во Флоре Алтая (2005), с некоторыми изменениями (Камелин, 1998). Общее распространение указывается согласно районированию, принятому Н.Н. Цвелевым (1976). Комментарии по таксономии, номенклатуре, распространению и полиморфизму критических видов содержатся в Примечаниях (соответственно: Примечание 1; Примечание 2 и т.д.). Для большинства видов приводятся изображения и прилагаются карты схемы с точечными местонахождениями на территории Алтайской горной страны.

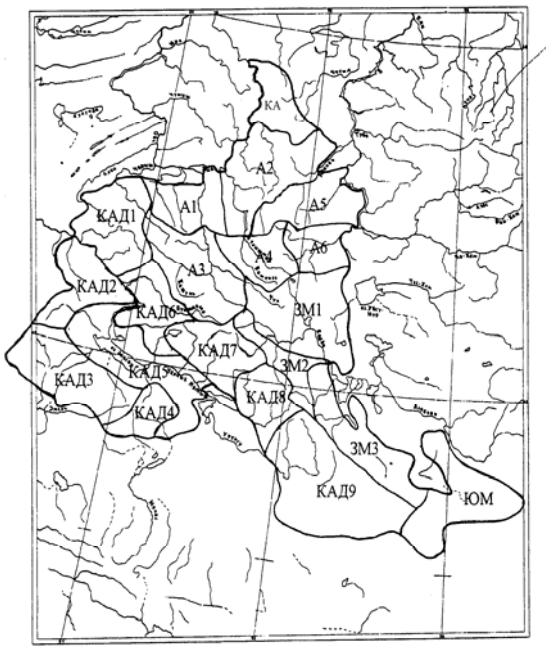

Схема ботанико-географического районирования Атайской горной страны (карта 1):
А – Алтае-Западносаянская провинция (районы: А1 - Северо-Алтайский; А2 - Северо-Восточно-Алтайский; А3 - Центрально-Алтайский; А4 - Чулышманский; А5 – Абакано-Джебашский; А6 – Хемчикский); КА – Кузнецкий Алатау; КАД - Алтае-Джунгарская провинция (районы: КАД1 – Северо-Западно-Алтайский; КАД2 – Калбинский; КАДЗ - Тарбагатайский; КАД4 - Саурский; КАД5 – Зайсанский; КАД6 - Бухтарминский; КАД7 - Маркаколь-Канасский; КАД8 - Черно-Иртышский; КАД9 - Алтае-Джунгарский); ЗМ, ЮМ – Тувинско-Монгольская (районы: ЗМ1 - Чуе-Кобдосский; ЗМ2 – Цаган-Гольский; ЗМЗ - Кобдосско-Тонхильский; ЮМ - Южно-Монгольский).

Система рода *Festuca* L. Алтайской горной страны

Genus *Festuca* L. 1753, Sp. pl.: 73, p.p.; Hack. 1882, Monogr. Festuc. Europ.: 71, p.p.; Креч. и Бобр. 1934, во Фл. СССР, 2: 497, p.p.; Цвел. 1976, Злаки СССР: 382, p.p.

Lectotypus: *F. ovina* L. (Piper, 1909)

Subgen. 1. *Leucopoa* (Griseb.) Hack.

Typus: *F. sibirica* Hack. ex Boiss.

Sect. 1. *Leucopoa* (Griseb.) Krivot.

Typus: *F. sibirica* Hack. ex Boiss.

1. *F. sibirica* Hack. ex Boiss.

Sect. 2. *Breviaristatae* Krivot.

Typus: *F. altaica* Trin.

2. *F. altaica* Trin.; 3. *F. tristis* Kryl. et Ivanitzk.

Subgen. 2. *Festuca*.

Typus: *F. ovina* L.

Sect. 3. *Festuca*

Festuca aggr. *rubra* L.: 4. *F. rubra* L.; 5. *F. richardsonii* Hook.;

F. aggr. *borissii* Reverd.: 6. *F. borissii* Reverd.; 7. *F. kurtschumica* E. Alexeev;

F. aggr. *brachyphylla* Schult. et Shult.: 8. *F. brachyphylla* Schult. et Shult. f.

F. aggr. *lenensis* Drob.: 9. *F. saurica* E. Alexeev; 10. *F. lenensis* Drob.; 11. *F. albifolia* Reverd.; 12. *F. tschujensis* Reverd.

F. aggr. *pseudosulcata* Drob.: 13. *F. pseudosulcata* Drob.; 14. *F. kemerovensis* Czus.

F. aggr. *kryloviana* Reverd.: 15. *F. kryloviana* Reverd.

F. aggr. *valesiaca* Gaud.: 16. *F. pseudovina* Hack ex Wiesb. 17. *F. valesiaca* Gaud.; 18. *F. oreophila* Markgr.-Dannenb.; 19. *F. rupicola* Heuff.

F. aggr. *ovina* L.: 20. *F. ovina* L.; 21. *F. sphagnicola* B. Keller

F. aggr. *olchonensis* E. Alexeev: 22. *F. kuprijanovii* Chus.

Гибриды: 1. *F. sphagnicola* B. Keller × *F. kryloviana* Reverd.; 2. *F. kurtschumica* E. Alexeev × *F. oreophila* Markgr.-Dannenb.

ГЛАВА 6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ АЛТАЙСКИХ ВИДОВ *FESTUCA*

Формирование рода *Festuca* L., по всей вероятности, происходило параллельно и автохтонно во всех горных системах. Наиболее вероятным следует признать политопное происхождение рода, учитывая отсутствие овсяниц на равнинах тропиков, где они, видимо, всегда отсутствовали из-за наличия здесь более специализированных злаков других триб (Цвелев, 1971).

По мнению Н.Н. Цвелева (1971) предковые типы овсяниц возникли в конце мела – начале палеогена из группы близкородственных, слабо специализированных видов, близких по строению колосков к современным бамбукам из трибы Arundinariae.

«Формирование видов подрода *Leucopoa* происходило, по-видимому, в палеогене и шло параллельно во внутриконтинентальных районах Азии, где в настоящее время сосредоточено наибольшее количество видов, в Южной Европе и Южной Африке (один вид – *F. scabra* Vahl) в результате приспособления к обитанию на скалах и осыпях в пределах более или менее разрушившихся гор ларамийского и более древнего орогенезов» (Цвелев, 1971, с. 1260). В Алтайской горной стране подрод *Leucopoa* представлен тремя видами из двух секций. Из видов типовой секции здесь обитает лишь один - *F. sibirica*. Распространение *F. sibirica* на равнинах Восточной Азии, очевидно, следует связывать с плиоцен-плейстоценовыми событиями, когда эволюционные возможности этого вида нашли себе применение в новых климатических условиях. Широкому распространению этого вида, очевидно, также способствовало отсутствие конкуренции со стороны близкородственных видов.

Виды секции *Breviaristatae* по анатомическому строению листовых пластинок, опушенной завязи, килеватым нижним цветковым чешуям, опушенным по килям по всей длине верхним цветковым чешуям и перепончатым колосковым чешуями очень тесно примыкают к азиатской группе видов секции *Leucopoa*. Однако такие признаки, как однодомность и вдвое вдоль сложенные листовые пластинки, сближают их с видами небольшой европейско-переднеазиатский секции *Variae* Hack. подрода *Festuca*. В то же время один из видов этой секции - *F. tristis* – по вегетативным признакам совершенно не отличается от некоторых примитивных видов секции *Festuca* (например, *F. ambloydes* и *F. jacutica*). Такая тесная связь: секция *Leucopoa* -

секция *Breviaristatae* – секция *Variae* подрода *Festuca* - секция *Festuca* (через группу *F. ambloydes* и *F. jacutica*), не позволяет выделять *Leucopoa* в самостоятельную группу родового ранга (Кривотуленко, 1953; 1960 Цвелев, 1968; Алексеев, 1980). «Очень вероятно, что принадлежащие к ней виды сформировались из палеогеновых предков во время роста гор альпийского орогенез в горах Центральной Азиии» (Цвелев, 1971, с. 1261). Проникновение некоторых видов этой секции на равнины Северной Азии и Северной Америки относится, вероятно, к концу плиоцена или к плейстоцену (Цвелев, 1971; Алексеев, 1977). В Алтайской горной стране произрастают два вида этой секции: *F. altaica* и *F. tristis*. *F. tristis* является наиболее продвинутым в эволюционном отношении видом этой секции по анатомическому строению пластинок листьев вегетативных побегов. Однако остистые нижние цветковые чешуи у этого вида по сравнению с безостыми у других видов этой секции есть примитивный, сохранившийся в результате мозаичной эволюции признак (Алексеев, 1977).

Подрод *Festuca* - является наиболее продвинутыми в эволюционном отношении. Это связано с тем, что основные направления эволюции подрода - ксероморфогенез и криоморфогенез - совпали с общей тенденцией изменения климата. Эта тенденция особенно активно проявилась в период альпийского орогенеза, а большинство видов этого подрода распространено в горах альпийской складчатости, равнинные же виды, как правило, имеют производные свойства. Формирование этого подрода связывают с рубежом палеоген - неогена (Цвелев, 1972а; Алексеев, 1980).

По мнению большинства авторов, первичными предками подрода *Festuca* были овсяницы руброидного типа с вдвое вдоль сложенными листовыми пластинками с большим числом ребер, проводящих пучков и расположенных по обе стороны от них склеренхимных тяжей, с опушенной завязью и низкой степенью замкнутости влагалищ. Эволюция по пути ксерофилизации и криофилизации приводила к уменьшению ширины листа, сокращению проводящих пучков, исчезновению склеренхимных тяжей под верхним эпидермисом и волосков на завязи. Таким образом, по-видимому, и сформировались овсяницы группы *F. rubra* по мере роста гор альпийского орогенеза. А на равнинах Евразии они, вероятно, распространилась в плейстоцене. Во время этого распространения *F. rubra*, вероятно и поглощала путем интрогрессивной гибридизации близкий вид *F. richardsonii*, сформировавшийся еще в плиоцене в горах внетропической Азии (Цвелев, 1972а).

Близкородственные виды *F. borissii* и *F. kurtschumica* сформировались, вероятно, в периода альпийского орогенеза от сходных с *F. rubra*, но еще более примитивных овсяниц секции *Festuca* (Алексеев, 1977). Учитывая современное распространение и остаточные местонахождения этих видов в современных условиях, следует предположить, что формирование их происходило в горах Южной Сибири. Очевидно, параллельно с ними и автохтонно формировались близкие к ним виды: ирано-среднеазиатская *F. alaica* Drob., североиранская *F.*

sabalanica E. Alexeev, кавказская *F. bushiana* (St.-Yves) Tzvel., а также западноевропейские высокогорные расы группы *F. ovina* subsp. *frigida* Hack. (Алексеев, 1977)

Вид *F. brachyphylla* родственен довольно обширной группе мелкопыльниковых видов (*F. baffinensis* Polun., *F. brevissima* Jurtz., *F. hyperborea* Holmen, *F. minutiflora* Rydb.), современное многообразие которой связано с арктическими широтами. Возникновение этой группы также связано с горами альпийской складчатости на северо-востоке Азии (Цвелев, 1972а). Гексаплоидная *F. brachyphylla*, по-видимому, оказалась более жизнеспособной и поэтому широко распространилась в горах Центральной Азии, а также на равнинах северной Азии по мере формирования тундровой зоны (Алексеев, 1977).

Следующая группа родства довольно хорошо представлена в Алтайской горной стране. В нее входят виды с 1 ребром на верхней стороне пластинки листа (редко присутствуют 2, почти не выступающих, боковых), что является признаком высокой специализации. В Алтайской горной стране обитают 6 видов этой группы: *F. albifolia*, *F. lenensis*, *F. tschujensis*, *F. saurica*, *F. pseudosulcata* и *F. kemerovensi*. В новейших системах они объединяются в агрегаты *F.* aggr. *auriculata* Drob. (Цвелев, 1976; Алексеев, 1983) и *F.* aggr. *kolymensis* Drob. (Алексеев, 1983). Расовое многообразие этой группы родства связано с Восточной Сибирью и Центральной Азией. Можно отметить две весьма примечательные особенности этой группы родства. Именно в Восточной Сибири происходит наложение ареалов видов со значительной областью распространения: *F. auriculata* Drob (циркумполярно), *F. lenensis* (Восточная Сибирь, Дальний Восток, Сев. Америка, Монголия, Китай), *F. kolymensis* Drob. (Восточная Сибирь (бассейны нижнего течения рек Лены, Колымы, Яны и Индигирки)), *F. pseudosulcata* (Восточная Сибирь (юг; верхн.и среднее течения р. Лены, Монголия). Далее, на южном и юго-западном пределе своего распространения (большей частью в Центральной Азии) эти виды, видимо, за счет избирательных экологических «пристрастий» и гибридизационных потенций, образуют веер хорошо обособленных, но узколокализованных, порой эндемичных, рас: *F. dahurica* (St.-Yves) Krecz. et Bobr. (Забайкалье, сев.-вост. Монг.), *F. potanii* Tzvel. et E. Alexeev (вост. Китай (пров. Шанси)), *F. litvinovii* (Tzvel.) E. Alexeev (Забайкалье, сев-вост. Монг.), *F. tschujensis* (Монг., Алтай (борт Чуйской котловины)), *F. saurica* (хр. Саур), *F. albifolia* (Средняя Сибирь (Хакассия), *F. jenessiensis* Reverd. (Средняя Сибирь (Минусинская котловина)), *F. kemerovensis* (отроги Кузнецкого Алатау). «Формирование этой группы видов от примитивных «руброидных» (сходных по анатомическому строению листовых пластинок с *F. rubra*) предков происходило, видимо, в период альпийского орогенеза в горах Центральной и Восточной Азии, а на равнины Восточной Сибири и МНР некоторые из них проникли не раньше конца плиоцена. Эта точка зрения подтверждается наличием в горах Центральной и Восточной Азии близких к *F. lenensis*, но более примитивных видов *F. saurica* и *F. potanii*, отличающимися сильно

выступающими боковыми ребрами и опушенными по килям по всей длине верхними цветковыми чешуями» (Алексеев, 1977, с. 32)

Несколько обособленно в системе алтайских овсяниц отстоит *F. kryloviana.* Очевидно, причиной этому является его гибридное происхождение. «Судя по крупным колосками и пластинкам листьев большого диаметра, он является полиплоидным. В таком случае можно предположить, что он представляет собой стабилизовавшийся путем амфиплоидии гибрид *F. borissii* с *F. valesiaca*, унаследовавший от первого родителя листовые пластинки с 7 проводящими пучками и буроватые колоски, а от второго – шероховатые веточки метелок и листовые пластинки снаружи. По степени замкнутости влагалищ он занимает промежуточное положение между *F. borissii*, у которой влагалища почти доверху замкнуты, и *F. valesiaca* с расщепленными почти до основания влагалищами. Гибридизация низкогорной *F. valesiaca* с высокогорной *F. borissii* могла произойти в один из аридных периодов в прошлом, когда степные виды, в том числе и *F. valesiaca*, могли (особенно по речным долинам) проникать на значительную высоту над уровнем моря» (Алексеев, 1977, с. 36).

Возникновение группы видов родства *Festuca* aggr. *valesiaca* связано с альпийским орогенезом, а на равнинах виды этой группы появились, вероятно, в конце миоцена и в плиоцене стали обычными растениями формировавшихся в то время равнинных степей (Цвелев, 1972а). Формирование предка этой группы происходило, вероятно, от примитивных «руброидных» овсяниц вследствие ксерофилизации по пути сокращения числа склеренхимных тяжей и увеличения килевого и краевых тяжей. В Алтайской горной стране обитает 4 вида этой группы: *F. pseudovina*, F. *valesiaca*, *F. oreophila* и *F. rupicola*, которые часто произрастают совместно. Это обусловлено дополнительными механизмами препятствующими скрещиванию (например, различными ритмами суточного цветения).

F. kuprijanovii по внутреннему строению листовых пластинок, в частности, по способу закладки механической ткани в виде сплошного кольца под нижним эпидермисом, утолщенным в области киля, занимает промежуточное положение между группами *F.* aggr. *valesiaca* и *F.* aggr. *ovina* и, несомненно, имеет гибридогенную природу. Стабилизация гибридов происходила, по всей вероятности, по пути освоения местообитаний отличных от родительских видов. Произрастает на скалах и осыпях и выступает как асоциальный элемент. Группа родства *F. kuprijanovii* представлена ольхонской *F. olchonensis* E. Alexeev, камчатской *F. kamtschatica* (St.-Yves) Tzvel. дальневосточной *F. kolesnikovii* Tzvel., североуральской *F. pohleana* E Alexeev, кавказской *F. elbrusica* E. Alexeev, иранской *F. glaucoidea* (Vetter) E. Alexeev. Набор примитивных или продвинутых в эволюционном отношении признаков у видов этой группы, прежде всего, зависит от свойств родительских видов.

«Формирование видов группы *F.* aggr. *ovina* от примитивных «руброидных » овсяниц происходило, по-видимому, на территории бывшей Ангариды в миоцене. В плиоцене по мере вымирания теплолюбивых и

влаголюбивых видов «тургайской» флоры *F. ovina* вместе с другими таежными элементами быстро расселялась в западном направлении (Цвелев, 1972а). В Алтайской горной стране распространена, преимущественно, высокогорная раса этой группы *F. sphagnicola* .

Таким образом, можно сделать вывод, что формирование новых таксонов овсяниц чаще всего происходит автохтонно под воздействием направленных определенным образом климатических изменений, особенно при орогенезах и аридизации климата (Алексеев 1980). Гибридизация играет, по-видимому, исключительную роль в видообразовании и эволюции овсяниц (Левитский, Кузьмина, 1927; Majowski, 1962; Nyarady E., Nyarady A., 1964; Цвелев, 1971, 1972а; Алексеев, 1980).

Это обстоятельство, как и наличие у овсяниц современных гибридов, говорит о возможности частой гибридизации между видами овсяниц. Однако эволюционное значение гибридизации определяется не столько этой возможностью, сколько возможностью стабилизации гибридных форм. У овсяниц стабилизация достигается, по-видимому, всеми возможными путями: амфиплоидией, интрогрессией, сегрегацией гибридов без амфиплоидии и интрогрессии, вивипарией (Алексеев, 1980). Кроме того, исключительные возможности к вегетативному возобновлению способствуют долговременному существованию гибридных форм, способных к возвратным скрещиваниям.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что на территории Алтайской горной страны встречается 22 вида и 2 гибрида овсяниц, принадлежащие к 2 подродам (*Leucopoa* (Griseb.) Hack. и *Festuca* L.) и 3 секциям (*Leucopoa* (Griseb.) Krivot., *Breviaristatae* Krivot., *Festuca* L.).

2. На территории Алтайской горной страны в составе рода *Festuca* L. выявлено 2 новых для науки вида (*Festuca kuprijanovii* Chus. и *Festuca kemerovensis* Czus.) и 2 гибрида (*F. sphagnicola* B. Keller × *F. kryloviana* Reverd. и *F. kurtschumica* E. Alexeev × *F. oreophila* Markgr.-Dannenb.). Один вид - *F. pseudosulcata* Drob. приводится впервые для данной территории. Вид *F. albifolia* Reverd. восстановлен из числа синонимов.

3. Виды *Festuca tschujensis* Reverd., *Festuca kryloviana* Reverd., *Festuca oreophila* Markgr.-Dannenb. и *Festuca rupicola* Heuff. неоднородны и, по-видимому, включают в своем составе дополнительные расы.

4. Уточнены категории морфологических и анатомических признаков, пригодных для идентификации алтайских видов овсяниц. Признаки обычно постоянные у всех видов: способ возобновления побегов, степень замкнутости влагалищ листьев вегетативных побегов, признаки анатомического строения пластинок листьев вегетативных побегов (форма на поперечном срезе, диаметр, характер закладки механической ткани, количество проводящих пучков, индекс проводящего пучка второй величины, относительная величина верхних и нижних проводящих пучков третьей величины, длина и форма трихом, число ребер на верхней стороне листа), число жилок и килеватость на нижней цветковой чешуе, консистенция колосковых чешуй, длина ости нижней цветковой чешуи, длина пыльников, наличие или отсутствие бурого оттенка колосков. Признаки, постоянные у большинства видов, но у некоторых видов изменчивые: опушение пластинок листьев снаружи, опушение килей верхней цветковой чешуи, опушение веточек метелок, величина колосков, цветков, метелок, наличие или отсутствие сизого налета на листьях и колосках, опушение завязи, однодомность и двудомность.

5. Характер поверхности перикарпия зерновок у алтайских видов секции *Festuca* относится к одному типу: эпидерма перикарпия имеет клеточную структуру с крупными клетками удлиненной формы. Основные различия между исследованными видами заключаются в рельефе поверхности наружных периклинальных стенок. Определенных закономерностей в строении рельефа поверхности наружных периклинальных стенок у видов, представляющих различные агрегаты не выявлено. Также не обнаружено сходство в характере рельефа наружных периклинальных стенок у близких видов - *F. ovina* и *F. sphagnicola.*.

6. Формирование видов *Festuca* происходило параллельно и автохтонно, поэтому современное распространение близкородственных алтайским овсяницам видов связано с различными горными системами Азии.

Список опубликованных работ

1. Чусовлянов Д.В. *Festuca irtyschensis* E. Alexeev - новый вид для флоры России // Тез. докл. VI Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. 12 – 16 мая 1997. - С.-П., 1997. - С. 17.

2. Чусовлянов Д.В. Овсяницы Алтайского края и вопросы их охраны // Тез. докл. I Межрегиональной научно-практической конференции "Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири" 19 - 22 мая 1997 г. Кемерово. - Кемерово, 1997. - С. 187.

3. Чусовлянов Д.В. Новый вид рода *Festuca* L. (Poaceae) с Алтая // Бот. журн. – 1998. - Т. 83, № 11. - С. 113 - 115.

4. Чусовлянов Д.В. Заметка об одном интересном растении адвентивной флоры г. Барнаула // Бот. исследования Сибири и Казахстана (Труды Гербария Алтайского госуниверситета им. В.В. Сапожникова). - Барнаул: Изд-во Алтайского госуниверситета, 1998. – Вып. 4. - С. 131 - 132.

5. Чусовлянов Д.В. Надвидовая структура рода *Festuca* L. (Poaceae) Алтайской горной страны // Тез. докл. II Российской научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири», посвященной 150-летию со дня рождения П.Н. Крылова (Томск, 24 - 26 апреля 2000 г.). - Томск, 2000. - С. 155 - 156.

6. Чусовлянов Д.В. О некоторых проблемах систематики овсяниц // Тез. докл. Международной конференции по систематике высших растений, посвященной 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В.Н. Тихомирова (Москва, 28 – 31 января 2002 г.). – М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. - С. 119 – 120.

7. Чусовлянов Д.В. Новый вид *Festuca* (Poaceae) с Кузнецкого Алатау // Бот. журн.- 2003. - Т. 88, № 7. - С. 92 – 94.

8. Буко Т.Е., Шереметова С.А., Куприянов А.Н., Чусовлянов Д.В., Кузьмина Е.А. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Кемеровской области // Бот. журн. – 2005. - Т. 90, № 12. - С. 1903 - 1907.

9. Чусовлянов Д.В. Барышева О.В. 2006. *Festuca kemerovensis* Czus. в классическом местообитании // Материалы IV Российской конференции “Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока”, чтения памяти Л.М. Черепнина. - Красноярск, 2006. – Т. I. - С. 287 – 289.

10. Чусовлянов Д.В., Котухов Ю.А. Род овсяница (*Festuca* L.) в Восточном Казахстане (Казахстанский Алтай, Зайсанская котловина и Приалтайские хребты) // Бот. исследования Сибири и Казахстана. - Барнаул-Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2006. - Вып. 12. - С. 29 - 38.

Подписано к печати 12.10.2007. Формат 60×90/16.
Усл. печ. л. 1,25. Тираж 100 экз.

Издательство «Вертоград»
650099, г. Кемерово, ул. Соборная, 24.