

На правах рукописи



ЕНУЩЕНКО Илья Валерьевич

Триба Овсовых злаков (*Poaceae: Aveneae*)

в Байкальской Сибири

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена на кафедре ботаники и генетики в ГОУ ВПО «Иркутский государственный университет»

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Чепинога Виктор Владимирович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Олонова Марина Владимировна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Ломоносова Мария Николаевна

Ведущая организация: Институт общей и экспериментальной биологии
СО РАН (г. Улан-Удэ).

Защита состоится «28» января 2010 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. Факс: (3822)529853, 529601.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан «__» декабря 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Злаки (*Poaceae* или *Gramineae*) – одно из наиболее крупных и полиморфных семейств высших растений (на Земном шаре – до 11 тыс. видов, около 900 родов (Цвелев, 1987)), по праву считающееся трудным в таксономическом отношении. Познание видового разнообразия и разработка естественной системы злаков осложняется процессами гибридизации, полиплоидии и апомиксиса представителей семейства. При работе с литературой по систематике злаков можно встретить различное понимание исследователями надродовых таксономических единиц. Примером может служить триба овсовых (*Aveneae* Dumortier).

Со времени выхода коллективной обработки семейства *Poaceae* территории Сибири (Флора Сибири, 1990) прошло уже почти двадцать лет. За это время накопилось большое количество новых данных по распространению, морфологическим и цитологическим особенностям злаков. Изменились представления об объеме некоторых критических таксонов; описаны новые виды, которые нуждаются в дополнительных сведениях о распространении, биологии, морфологии, цитологии и пр.

На территории Байкальской Сибири (БС), принимаемой в административных границах Иркутской области, Республики Бурятия и Забайкальского края триба *Aveneae* по количеству родов и видов уступает только трибе *Poeae*. Овсовые характеризуются большим числом родов, сложных в таксономическом отношении. Овсовые – одна из важных для человека групп растений: пищевые, кормовые, декоративные и пр. Потребности введения в культуру новых сортов требуют углубленного изучения генофонда овсовых злаков.

С момента описания трибы овсовых (Dumortier, 1823) по сегодняшний день нет единого мнения по поводу ее места в системе злаков. Овсовые либо рассматривают в ранге самостоятельной трибы, при этом список составляющих ее родов сильно различается у разных авторов (Цвелев, 1974; Wu et al., 2006), либо объединяют с наиболее крупной и полиморфной трибой *Poeae* (Цвелев, 1987).

Цель и задачи исследования. Целью исследования является инвентаризация и критическое изучение трибы *Aveneae* Dum. БС. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. провести критическое изучение видового состава овсовых БС на основе гербарных образцов и литературных источников;
2. уточнить морфологические характеристики представителей трибы;
3. провести критическую ревизию родов *Milium*, *Agrostis*, *Deschampsia*, *Trisetum*;
4. исследовать числа хромосом у видов овсовых БС.

Научная новизна. Составлен наиболее полный на сегодняшний день список овсовых БС. Описан новый для науки вид, для ряда видов указаны новые местонахождения. Для многих видов получены новые данные по числам хромосом.

Практическая значимость. Результаты исследования могут быть использованы при инвентаризации флоры различных регионов БС и сопредельных территорий. Список овсовых злаков, сведения о распространении видов и их хромосомных числах могут также быть полезны как ботаникам различного профиля, так и экологам, специалистам по охране природы, студентам биологических специальностей.

Защищаемые положения. Видовой состав, морфологические, географические, кариологические особенности трибы *Aveneae* в БС.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на конференциях: III Международной научной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (Томск, 16-18 ноября 2005 г.); Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 50-летию СО РАН (Улан-Удэ, 24-27 апреля 2007 г.); XII съезде Русского ботанического общества (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.).

Публикации. По теме исследования опубликовано 9 работ. Из них три статьи опубликованы в журналах из списка ВАК ("Бюллетень МОИП", "Ботанический журнал"), одна – в международном журнале "Тахон"; соавтор коллективной монографии "Конспект флоры Иркутской области" (2008).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и 2 приложений. Работа изложена на 185 страницах, содержит 11 таблиц и 11 рисунков. Список литературы включает 192 наименований, в том числе 24 на иностранных языках.

Благодарности. Искренне благодарен научному руководителю В.В. Чепиноге, а также другу и коллеге К.Е. Вершинину за советы и всестороннюю поддержку во время написания диссертации и за совместные работы в поле. Самые теплые слова благодарности выражаю Н.Н. Цвелеву и Н.С. Пробатовой за помощь и непосредственный вклад в мое увлечение агростофлорой. Сердечно благодарю кураторов Гербарных хранилищ Санкт-Петербурга, Новосибирска, Барнаула, Томска, Улан-Удэ, Владивостока, Магадана и сотрудников соответствующих учреждений. Отдельное спасибо А.А. Гнутикову за непосредственное участие в кариологических исследованиях злаков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

На рассматриваемой территории преобладает среднегорный рельеф, равнинные пространства относительно невелики, небольшую площадь занимают низменности. В пределах БС выделяют шесть геоструктурных единиц (Флоренсов, Олюнин, 1965): наиболее крупные – жесткая Сибирская платформа (ее южная часть) и Байкальская рифтовая зона, которая к юго-западу переходит в Алтае-Саянскую горную страну, а на северо-востоке смыкается с хребтами Станового нагорья. С севера к этим хребтам

примыкают Северо-Байкальско-Патомское нагорье. На юго-востоке от них лежат Забайкальские средние горы и плоскогорья. Климат БС умеренно-, местами резко-континентальный (Кайгородов, 1955). Среди почв БС господствующее положение занимают каштановые и черноземные; подзолистые, дерново-карбонатные, дерново-таежные, горные мерзлотно-таежные ожелезненные, серые лесные, мерзлотные лугово-лесные (Ногина, 1965).

Одними из самых распространенных лесных формаций в БС являются сосновые и лиственничные леса. Среди темнохвойных лесов главное место принадлежит кедровникам. Лиственные леса представлены главным образом березняками и осинниками. Степи занимают около 7,5% площади региона (Дылис, Решиков, Малышев, 1965). Они не образуют сплошного массива, а вкраплены по межгорным понижениям в виде небольших "островов" среди покрывающих возвышенности лесов.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Были обработаны коллекции, собранные в ходе полевых работ 2003 – 2009 гг. (более 3 тыс. листов гербария), а также изучены гербарии, хранящиеся в фондах Иркутска (IRKU), Новосибирска (NS, NSK), Барнаула (ALTB), Санкт-Петербурга (LE), Улан-Удэ (UUN), и частично Томска (ТК), Владивостока (VLA), Магадана (MAG). Личные сборы автора хранятся в фондах Гербария им. проф. В.И. Смирнова Иркутского госуниверситета (IRKU). Дубликаты гербария, документирующие цитологические исследования, переданы в фонды Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток).

В работе использован традиционный морфолого-географический метод (Комаров, 1910, 1934). Для анализа географического распространения и поясно-зональной приуроченности видов использована система хорологических групп, предложенная Л.И. Малышевым и Г.А. Пешковой (1984). При характеристике распространения видов овсовых злаков на территории Байкальской Сибири использовано районирование, принятое во "Флоре Центральной Сибири" (1979).

Роды и виды в Конспекте расположены по системе Н.Н. Цвелева (1987). Номенклатура приводится по "Флоре Сибири" (1990), с учетом последних изменений в понимании объема родов и видов, их таксономического ранга. В принятии ряда номенклатурных и таксономических решений мы следовали нормам действующего Международного кодекса ботанической номенклатуры, принятого в 1999 г. XVI Международным ботаническим конгрессом в Сент-Луисе (Международный кодекс..., 2001).

Принадлежность видов к той или иной экологической группе определялась путем экспертной оценки, с последующей верификацией по экологическим шкалам И. А. Цаценкина (Методические указания..., 1974) и А. Ю. Королюка (Королук и др., 2005).

Материал для определения хромосомных чисел (молодые корешки растений, семена для проращивания) фиксировался в уксусном спирте (фиксатор Кларка или упрощенный Карнуа). Всего зафиксировано более 100 образцов. Хромосомы окрашивались гематоксилином; определение числа производилось под микроскопом Биомед-2. Хромосомные числа установлены для 16 видов, для трех из них обнаружены кариологические расы.

Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТРИБЫ *AVENEAE* В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Место трибы в семействе злаков. Триба овсовых *Aveneae* (= *Avenaceae*) была выделена в 1823 г. Дюмортье (Dumortier, 1823) и включала шесть родов: *Deschampsia* Beauv., *Corynephorus* Beauv., *Aira* L., *Trisetum* Pers., *Avena* L. и *Arrhenatherum* Beauv. Другие роды злаков, которые сегодня рассматриваются в овсовых, распределены в работе Дюмортье по другим, в ряде случаев неродственным им, трибам: *Bromaceae*, *Arundinaceae*, *Agrostideae*, *Phleaceae*.

Для территории бывшего СССР Н.Н. Цвелевым приводятся 28 родов овсовых злаков, относящихся к 8 разным подтрибам (Цвелев, 1976). Монотипную подтрибу *Miliinae* Dum. представляет здесь род *Milium*. Имея своеобразный набор морфологических признаков и несколько базовых хромосомных чисел ($x=4, 5, 7$ и 9), род *Milium* должен состоять в отдельной монотипной трибе *Milieae* Endl., как это предлагает T.G. Tutin (1950).

История изучения трибы *Aveneae* в БС. Уже на видовом составе агростофлоры БС – в самом авторстве видов отражается существенная роль первого российского агростолога К.А. Триниуса, а также А. Гризебаха, первоисследователя флоры БС – Н. Турчанинова, позднее – В.Л. Комарова, Р.Ю. Рожевица, М.Г. Попова, Н.Н. Цвелева, Г.А. Пешковой и др. Наиболее важными и значимыми агростологическими исследованиями, касающимися территории БС, следует считать обработки коллектива авторов (Р.Ю. Рожевиц, В.Л. Комаров, С.А. Невский и др.) для "Флоры СССР" (1934), монографию Н.Н. Цвелева "Злаки СССР" (1976), а также обработку злаков Г.А. Пешковой для "Флоры Центральной Сибири" т. 1 (1979) и коллектива авторов (Г.А. Пешкова, М.Н. Ломоносова, О.Д. Никифорова и др.) для "Флоры Сибири" (1990).

Морфологические признаки. Среди основных признаков, которые отличают овсовые злаки (*Aveneae*) от мятликовых (*Poeae*) следует выделить четыре основных: остистость нижних цветковых чешуй, длина и перепончатость колосковых чешуй и наличие жестких прямых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. В отличие от овсовых злаков представители трибы *Poeae* в большинстве своем безостые или с верхушечной остью. Ости овсовых часто хорошо развитые, длинные, коленчато-изогнутые, самое нижнее их колено скрученное (*Avena fatua* L.,

Helictotrichon Bess. spp., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и др.). Признак безостости в трибе овсовых является вторичным по отношению к остистости. Во-первых, наибольшее число родов овсовых злаков представлено исключительно остистыми видами. Во-вторых, имеются данные о выщеплении остистых форм у некоторых безостых видов.

Эволюционные тенденции в трибе *Aveneae*. Внутри трибы овсовых четко прослеживается редукция цветка и усложнение морфологии соцветий, что согласуется с общей тенденцией эволюции злаков при переходе на ветроопыление. Так в последовательности родов овсовых, расположенных по системе Н.Н. Цвелева (1976), наблюдается закономерность уменьшения количества цветков в колосках, что влечет за собой уменьшение размера самих колосков, увеличение числа колосков в метелке и усложнение морфологии метелки. Вместе с этим уменьшается роль диплоидных видов в родах. Так, в роде *Helictotrichon*, характеризующемся многоцветковыми крупными колосками и небольшим их количеством в метелке, преобладают диплоидные виды. Наименьшее число диплоидов наблюдается в роде *Agrostis*, а у *Calamagrostis* таковые вообще неизвестны. Исключение составляет род *Avena*, характеризующийся небольшим числом крупных, двуцветковых колосков в метелке и тетра- ($2n=28$) и гексаплоидным ($2n=42$) наборами хромосом. Это можно рассматривать как результат искусственного отбора, который производил человек, культивируя виды этого рода в качестве пищевых растений. Следует отметить, что виды овсов, которые не были введены в культуру, имеют $2n=14$.

Числа хромосом как источник информации при изучении трибы *Aveneae*. Особенности кариотипа нередко весьма значимы при исследованиях по систематике, при анализе взаимоотношений видов или родов, путей их эволюции (Пробатова, 2003). Во многих случаях данные о числе хромосом в сочетании с особенностями географического распространения позволяют разграничивать близкие виды (Пробатова, 1993).

История кариологических исследований злаков в БС. История кариологического изучения овсовых БС неразрывно связана с историей цитологических исследований флоры и агростофлоры (злакового компонента флоры) этой территории. Этап наиболее интенсивных кариологических исследований начался с 70-х годов прошлого века и связан с именами В.А. Беляевой и В.Н. Сипливинского (Беляева, Сипливинский, 1975, 1976, 1977). Наибольший вклад в кариологическое изучение БС принадлежит Р.Е. Крогулевичу, который работал в этом направлении в течение 1970-1980 гг. (Крогулевич, 1971, 1972, 1976а, 1976б). На материале с территории БС числа хромосом определяли европейские и дальневосточные исследователи – Б.А. Юрцев, П.Г. Жукова, В.В. Петровский, Плиева, и др., позднее – А.П. Соколовская, Н.С. Пробатова, Э.Г. Рудыка. С 2005 года нами вместе с д.б.н., проф. Н.С. Пробатовой, начали проводиться специальные кариологические исследования флоры БС. Тем не менее, в кариологическом отношении флора (не говоря уже о ее злаковом компоненте) изучена слабо.

КОНСПЕКТ ТРИБЫ AVENEAE ТЕРРИТОРИИ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Триба **ОВСОВЫЕ** – *AVENEAE* Dumort.

Подтриба 1. **ОВСОВЫЕ** – *AVENINAE*

Род 1. **ОВЕС** – *AVENA* L.

1. *Avena fatua* L.
2. *A. sativa* L.

Род 2. **ОВЕЦ** – *HELICTOTRICHON* Bess.

Подрод 1. *PRATAVENASTRUM* (Vierh.) Holub. – *Avenastrum* subgen.
Euavenastrum sect. *Pratavenastrum* Vierh.

1. **Helictotrichon dahuricum** (Kom.) Kitag. – *Avena planiculmis* auct. non Schrad.: Turcz.
2. **H. hookeri** (Scribn.) Henr. – *Avenula hookeri* (Scribn.) Holub
3. **H. hookeri** subsp. **schellianum** (Hackel) Tzvel. – *Avenula hookeri* subsp. *schelliana* (Hackel) Lomonosova

Подрод 2. *PUBAVENASTRUM* (Vierh.) Holub. – *Avenastrum* subgen.
Euavenastrum sect. *Pratavenastrum* Vierh.

4. **H. pubescens** (Huds) Pilg. – *Avena pubescens* Huds.

Подрод 3. *HELICTOTRICHON*

5. **H. altaicum** Tzvel.
6. **H. mongolicum** (Roshev.) Henr. – *Avena mongolica* Roshev.
7. **H. lanatum** Enustschenko comb. et stat. nov. – *H. mongolicum* subsp. *sajanense* Lomonosova 1990, во Фл. Сиб., 2: 71, nom. invalid. [Art. 37.6: sine Herb. designat].

Примечание. Тип (Восточный Саян, Кито́йские Альпы, верховье р. Кито́й, в подгольцовом поясе, в травяно-лиственный редколесье на скале, 3 VII 1958, Л.И. Малышев, № 838) в Новосибирске (NSK!).

Подтриба 2. **ТОНКОНОГОВЫЕ** – *KOELERIINAE* Aschers. et Gaebn.

Род 3. **ТРИЩЕТИННИК** – *TRisetum* Pers.

Секция 1. **Trisetum**.

Подсекция 1. **Sibirica** (Chrtek) Probat.

1. **Trisetum sibiricum** Rupr.

Секция 2. **Trisetaera** (Aschers. et Graebn.) Honda. – *Trisetum* II.
Trisetaria Aschers. et Graebn.

Подсекция 1. **Agrostidea** Probat.

2. **Trisetum agrostideum** (Laest.) Fries. – *Avena subspicata* var. *agrostidea* Laest.
3. **T. altaicum** Roshev.

Подсекция 2. **Koeleriformea** Enustschenko subsect. nov., in lit.

4. **T. molle** (Michaux) Kunth. – *Avena mollis* Michaux
5. **T. mongolicum** (Hult.) Peschk. – *T. spicatum* subsp. *mongolicum* Hult.
6. **T. spicatum** (L.) K. Richter – *Aira spicata* L.

Род 4. **ТОХКОХОГ** – **KOELERIA** Pers.

1. **Koeleria atrovioleaceae** Domin.
2. **K. cristata** (L.) Pers. – *Aira cristata* L.
3. **K. cristata** subsp. **hirsutiflora** (Domin) Vlasova, nom. invalid. – *K. gracilis* var. *hirsutiflora* Domin.
4. **K. cristata** subsp. **mongolica** (Domin) Tzvel. – *K. tokiensis* subsp. *mongolica* Domin.
5. **K. cristata** subsp. **seminuda** (Trautv.) Tzvel. – *K. cristata* var. *seminuda* Trautv.
6. **K. glauca** (Spreng.) DC. – *Aira glauca* Spreng.
7. **K. thonii** Domin.
8. **K. tzvelevii** Vlassova

Подтриба 3. **АИРОВЫЕ** – **AIRINAE** Fries.

Род 5. **ЩУЧКА, ЛУГОВИК** – **DESCHAMPSIA** Beauv.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. s.l.

1. **D. caespitosa** subsp. **caespitosa** – *Aira caespitosa* L.
2. **D. caespitosa** subsp. **altaica** (Schischkin) Enustschenko comb. et stat. nov. – *Deschampsia caespitosa* var. *altaica* Schischkin.
3. **D. caespitosa** subsp. **koeleroides** (Regel) Tzvel. – *D. koeleroides* Regel.
D. sukatschewii (Popl.) Roshev. s.l.
4. **D. sukatschewii** subsp. **sukatschewii** (Popl.) Enustschenko, comb. et stat. nov. – *Aira sukatschewii* Popl.
5. **D. sukatschewii** subsp. **brevifolia** (R. Br.) Enustschenko, comb. et stat. nov. – *D. brevifolia* R. Br.
6. **D. turczaninowii** Litv.

Подтриба 4. **ПОЛЕВИЦЕВЫЕ** – **AGROSTIDINAE** Griseb.

Род 6. **ВЕЙНИК** – **CALAMAGROSTIS** Adans.

Секция 1. **Deyeúxia** (Clar.) Dum. – *Deyeúxia* Clar.

1. **Calamagrostis andrejewii** Litv.
2. **C. arctica** Vasey
3. **C. arundinacea** (L.) Roth. – *Agrostis arundinacea* L.
4. **C. brachytricha** Steud.
5. **C. korotkyi** Litv.
6. **C. kalarica** Tzvel.
7. **C. lapponica** (Wahlenb.) Hartm. – *Arundo lapponica* Wahlenb.
8. **C. macilenta** (Griseb.) Litv. – *C. varia* γ. *macilenta* Griseb.
9. **C. neglecta** (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. – *Arundo neglecta* Ehrh.
10. **C. obtusata** Trin.
11. **C. pavlovii** Roshev.
12. **C. purpurescens** R. Br.
13. **C. sajanensis** Malyshev
14. **C. salina** Tzvel.

Секция 2. **Calamagrostis**.

15. **C. barbata** V. Vassil.
16. **C. langsdorffii** (Link) Trin. – *Arundo langsdorffii* Link.
17. **C. purpurea** (Trin.) Trin. – *Arundo purpurea* Trin.
18. **C. tenuis** V. Vassil.

Секция 3. **Pseudophragmites** Tzvel.

19. **C. epigeios** (L.) Roth. – *Arundo epigeios* L.
20. **C. macrolepis** Litv.
21. **C. pseudophragmites** (Hall. fil.) Koel. – *Arundo pseudophragmites* Hall. fil.

Род 7. **МЕТЕЛИЦА – APERA** Adans.

1. **Apera spica-venti** (L.) Beauv. – *Agrostis spica-venti* L.

Род 8. **ПОЛЕВИЦА – AGROSTIS** L.

Секция 1. **Agrostis**.

1. **Agrostis breviramea** (Roshev. ex Tzvel.) Kurczenko. – *A. salsa* var. *breviramea* Roshev. ex Tzvel., nom. invalid.
2. **A. capillaris** L.
3. **A. capillaris** var. **korczaginii** (Senjan.-Korcz.) Enustschenko comb. et stat. nov. – *A. korczaginii* Senjan.-Korcz.
4. **A. divaricatissima** Mez
5. **A. gigantea** Roth.
6. **A. jacutica** Schischk.
7. **A. sibirica** V. Petrov
8. **A. sibirica** var. **bodaibensis** (Peschk.) Enustschenko comb. et stat. nov., in lit. – *A. bodaibensis* Peschk.
9. **A. stolonifera** L.
10. **A. stolonifera** var. **ussuriensis** (Probat.) Enustschenko, comb. et stat. nov., in lit. – *A. ussuriensis* Probat.

Секция 2. **Agraulus** (Beauv.) Tzvel. – *Agraulus* Beauv.

11. **A. trinii** Turcz.
12. **A. kudoii** Honda

Секция 3. **Trichodium** (Michx.) Dum. – *Trichodium* Michx.

13. **A. anadyrensis** Soczava
14. **A. clavata** Trin.
15. **Agrostis peschkovae** Enustschenko sp. nov., in lit. – *A. clavata* var. *putoranica* Peschkova

Глава 4. ЗЛАКИ ТРИБЫ *AVENEAE* В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Систематическая структура. В БС семейство злаков насчитывает 272 вида. Четвертую часть этого разнообразия (23,2 %) составляют овсовые злаки (63 вида и подвида), относящиеся к 8 родам и 4 подтрибам: *Agrostidinae*, *Koeleriinae*, *Aveninae* и *Airinae* (табл. 1). Последние имеют в своем составе наиболее крупные роды овсовых злаков.

Подтрибы *Koeleriinae* и *Aveninae* на территории БС насчитывают по два рода. Однако по общему количеству родов в мировом масштабе и по богатству видов на территории БС подтриба *Aveninae* немного уступает *Koeleriinae*.

Таблица 1

Соотношение богатства таксонов внутри трибы *Aveneae*
агростофлоры Байкальской Сибири

Подтриба	Род	Число родов в подтрибе*	%**	Число видов в роде	%	Число видов в подтрибе	%
<i>Agrostidinae</i>	<i>Calamagrostis</i>	3 (15–20)	37,5	21	33,3	34	54,0
	<i>Agrostis</i>			12	19,0		
	<i>Apera</i>			1	1,6		
<i>Koeleriinae</i>	<i>Trisetum</i>	2 (6–7)	25,0	6	9,5	14	22,2
	<i>Koeleria</i>			8	12,6		
<i>Aveninae</i>	<i>Avena</i>	2 (4)	25,0	2	3,2	9	14,3
	<i>Helictotrichon</i>			7	11,1		
<i>Airinae</i>	<i>Deschampsia</i>	1 (8–10)	12,5	6	9,5	6	9,5
Всего		8	100	63	100		100

Примечание: *Количество родов в подтрибах в мировом масштабе приведено по "Система злаков..." (Цвелев, 1987) и указано в круглых скобках. **Процент указан от общего числа видов/родов трибы в БС.

Из всех родов подтрибы *Airinae* только *Deschampsia* имеет очень широкое распространение и встречается на территории БС. Составляющие его виды или эколого-географические расы постепенно связываются друг с другом целым рядом промежуточных форм, поэтому по разным оценкам род *Deschampsia* насчитывает от 20 до 100 видов (Цвелев, 1964; Chiapella, Probatova, 2003). Оценивая общее количество родов подтрибы *Airinae*, правильнее будет расположить ее в таблице соотношения богатства таксонов внутри трибы *Aveneae* между *Agrostidinae* и *Koeleriinae*.

Расположение же рода *Deschampsia* в таблице ведущих родов трибы овсовых злаков БС (табл. 2) определяется отношением исследователя к морфолого-географическим расам этого рода, концепцией (политипической или монотипической), которой придерживается исследователь при работе с этим родом.

Богатство видами и их широкая изменчивость находит отражение в кариологических особенностях родов *Agrostis* и *Calamagrostis*. Среди них

наиболее широко представлены полиплоидные виды, некоторые из них имеют по несколько кариологических рас.

Таблица 2

Спектр ведущих родов овсовых злаков Байкальской Сибири

№	Род	число видов*	% от числа видов в БС
1	<i>Calamagrostis</i>	21 (~150)	33,3
2	<i>Agrostis</i>	12 (~150)	19,0
3	<i>Koeleria</i>	8 (~50)	12,6
4	<i>Helictotrichon</i>	7 (~55)	11,1
5-6	<i>Trisetum</i>	6 (~50)	9,5
5-6	<i>Deschampsia</i>	6 (~20)	9,5
7	<i>Avena</i>	2 (~25)	3,2
8	<i>Apera</i>	1 (~4)	1,6
	Всего	63	100

Примечание: * Общее число видов в родах приведено по "Система злаков..." (Цвелев, 1987) и указано в круглых скобках.

Географическая структура. Почти половина (27, или 42,9 %) видов имеют широкий ареал, охватывающий, как минимум, всю Евразию (табл. 3). Сюда относятся виды евразийской, циркумполярной и американо-азиатской хорологических групп (табл. 3). Связь агрофлоры овсовых БС и Северной Америки отражают две последние группы. Евросибирская группа представлена лишь четырьмя видами (6,3 %), тогда как восточноазиатская отсутствует совсем.

Большинство овсовых агрофлоры (32, или 50,8 %) не выходят за пределы Азии. Среди них виды хорологических групп: северо-восточно-азиатской и центрально-азиатской, насчитывающих по 5 видов, североазиатской и общеазиатской – по 2 вида и охотской – 1 вид. Южно-сибирская хорологическая группа насчитывает 17 видов, четыре из них – эндемики БС.

В поясно-зональном отношении агрофлора овсовых БС представлена видами всех комплексов: лесного, степного, высокогорного и аazonального (табл. 3). Наибольшее количество злаков (21 вид, 33,3 %) относится к аazonальному комплексу, в котором наиболее богата луговая группа, представленная 13 видами (20,6 %). Второе место по богатству занимает высокогорный комплекс, насчитывающий 19 видов (30,2 %). Это связано с активным видообразовательным процессом в трибе овсовых, проходившим и/или проходящим в горах. Тундрово-высокогорная, гипарктомонтанная и собственно монтанная поясно-зональные группы насчитывают 4, 3 и 2 вида, соответственно.

Довольно широкое распространение на территории БС степных ландшафтов обуславливает значительный процент присутствия здесь злаков степного комплекса. Наиболее распространенным типом растительности в БС является лесной, но несмотря на это, число видов овсовых лесного комплекса невелико. Это свидетельствует о бедности лесной агрофлоры овсовых региона.

Таблица 3

**Поясно-зональный и хорологический спектр
агростофлоры овсовых Байкальской Сибири**

		Поясно-зональные комплексы/группы												ВСЕГО
		лесной		степной			высокогорный				азональный			
		СХ**	ТХ	ЛС	ГС	СС	ГМ	ВВ	ТВ	ММ	ПР	ЛГ	Адв.	
Хорологические группы	ЮС*			3		2		7			3	2		17
	ЕА	3	1		1	1						4	1	11
	КЦ	1				1			3			3	2	10
	АА						2	1		2		1		6
	ЦА	1				2		2						5
	СВ	2					1				1	1		5
	ЕС	2		1								1		4
	СА			1					1					2
	ОА										1	1		2
	ОХ	1												1
ВСЕГО		10	1	5	1	6	3	10	4	2	5	13	3	63
		11		12			19				21			

Примечание. * Общий ареал (хорологическая группа) растений: ЮС – южно-сибирский и монгольский; ЕА – евразийский; КЦ – циркумполярный или бореальный голарктический; СВ – северо-восточно-азиатский; ЦА – центрально-азиатский; АА – американо-азиатский; ЕС – евросибирский; СА – североазиатский; ОА – общеазиатский; ОХ – охотский. ** Поясно-зональные группы: Лесной комплекс: СХ – светлехвойнолесная, ТХ – темнхвойнолесная; степной комплекс: ЛС – лесо-степная, ГС – горно-степная, СС – собственно степная; высокогорный комплекс: ГМ – гипаркто-мантанная, ВВ – альпийская или собственно высокогорная, ТВ – тундрово-высокогорная; ММ – монтанная; аazonальный комплекс: ЛГ – луговая, ПР – прирусловая, Адв. – адвентивная.

Экологическая структура. По отношению к воде в агростофлоре овсовых можно выделить 5 экологических групп растений: ксерофиты, мезофиты и группы, переходные между ними (мезоксерофиты, ксеромезофиты, гидромезофиты). Результаты приведены в Таблице 4.

Таблица 4

Экологический состав овсовых Байкальской Сибири

Ряды	Экологические группы	Число видов	Всего	% от общего числа	Всего
Ксерофиты	эуксерофиты (ЭК)	6	8	9,5	12,7
	мезоксерофиты (МК)	2		3,2	
Мезофиты	ксеромезофиты (КМ)	28	55	44,4	87,3
	эумезофиты (ЭМ)	23		36,5	
	гидромезофиты (ГМ)	4		6,4	
ВСЕГО		63		100	

Наибольшее число овсовых БС относится к мезофитному ряду. Одна только группа ксеромезофитов составляет более трети (28 видов) от всей

агростофлоры овсовых БС, и является ведущей по богатству видами. В основном это виды высокогорного комплекса. Эумезофиты в агростофлоре овсовых БС насчитывают 23 вида (36,5 %). В отличие от ксеромезофитов, большую часть (12 видов) здесь составляют злаки азонального комплекса.

Глава 5. КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТРИБЫ *AVENEAE* БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Кариологическая структура. В анализ был вовлечен 41 вид овсовых злаков с известными числами хромосом (табл. 5).

Цитологические расы рассматривались нами как счетные единицы наравне с видами. Расы обнаружены у *Agrostis stolonifera* ($2n=28, 35$), *Calamagrostis langsдорffii* ($2n=28, 42$), *C. purpurea* ($2n=28, 42$). На местном материале нами посчитаны числа хромосом для 16 видов; для 25 – приведены по литературным источникам. Заимствованные данные включают хромосомные числа посчитанные с территории БС; с других территорий учтены только виды не имеющие кариологических рас. Пloidность среди овсовых изменяется от $2n=14$ (*Trisetum sibiricum* Rupr.) до $2n\approx 120$ (*Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag.). Выявлено пять уровней пloidности: $2x, 4x, 5x, 6x, 8x$. Для *Calamagrostis lapponica* и *Helictotrichon dahuricum* уровень пloidности установить не удалось, поскольку данные виды имеют $2n>100$.

Диплоидные виды. Базовые числа. Большинство овсовых БС характеризуется базовым числом $x=7$. Лишь 5 видов (*Deschampsia*) имеют $x=13$. Это базовое число, очевидно, является производным от $x=7$ и виды *Deschampsia* с $2n=26$ следует считать вторичными диплоидами, к тому же, это наиболее обычное число в роде.

На долю первичных диплоидов в агростофлоре БС приходится 19,5 %. Низкий уровень пloidности ($2n=14$) вместе с приуроченностью к горным системам и степям демонстрируют достаточную древность этих видов.

Гибридизация. Полиплоидия. На долю полиплоидов в агростофлоре БС приходится 88,0 % от общего числа видов овсовых с известным хромосомным числом. Наибольшее количество полиплоидов (34,3 %) – это тетраплоиды (при $x=7$), который является у высших сосудистых растений эволюционно оптимальным.

Пентаплоидный уровень представлен расой $2n=35$ *Agrostis stolonifera*. Наиболее обычной для этого вида является тетраплоидная раса $2n=28$. Расу с $2n=35$ мы рассматриваем как редкий гибрид, получившийся в результате скрещивания *A. stolonifera* и *A. gigantea*.

Обнаружено лишь три октоплоидных ($8x$) вида с $2n=56$, что, возможно, связано с недостаточной кариологической изученностью флоры БС. С другой стороны, октоплоидные гибриды овсовых являются более редкими и высокоспециализированными.

Таблица 5

Кариологическая структура
представителей трибы *Aveneae* Байкальской Сибири

Вид	Уровень плоиднос- ти (nx)	Базовое число (x)	Число хромосом (2n)	Кол-во видов с 2n	% видов с x=n*	% видов с nx**	
<i>Deschampsia altaica</i>	2x	x=13	26	5	12,0	12,2	
+ <i>Deschampsia caespitosa</i>							
<i>Deschampsia koelerioides</i>							
+ <i>Deschampsia sukatschewii</i>							
<i>Deschampsia turczaninowii</i>							
+ <i>Helictotrichon pubescens</i>	2x	x=7	14	8	88,0	19,5	
+ <i>Helictotrichon schellianum</i>							
+ <i>Trisetum sibiricum</i>							
<i>Ttisetum altaicum</i>							
<i>Koeleria atrovioleaceae</i>							
<i>Koeleria cristata</i> subsp. <i>mongolica</i>							
<i>Apera spica-venti</i>							
+ <i>Agrostis divaricatissima</i>			4x	28		14	34,3
<i>Agrostis kudoii</i>							
<i>Agrostis sibirica</i>							
+ <i>Agrostis stolonifera</i>							
<i>Agrostis trinii</i>							
+ <i>Calamagrostis arundinaceae</i>							
+ <i>Calamagrostis epigeios</i>							
+ <i>Calamagrostis langsдорffii</i>							
<i>Calamagrostis macilenta</i>							
<i>Calamagrostis obtusata</i>							
+ <i>Calamagrostis purpurea</i>							
+ <i>Koeleria cristata</i> subsp. <i>cristata</i>							
<i>Trisetum agrostideum</i>							
<i>Trisetum mongolicum</i>							
<i>Trisetum spicatum</i>							
+ <i>Agrostis stolonifera</i>	5x						
<i>Avena fatua</i>	6x		42	8		19,5	
<i>Avena sativa</i>							
+ <i>Agrostis clavata</i>							
+ <i>Agrostis gigantea</i>							
<i>Calamagrostis korotkyi</i>							
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>							
+ <i>Calamagrostis purpurea</i>							
<i>Trisetum molle</i>							
<i>Agrostis anadyrensis</i>	8x		56	3		7,3	
<i>Calamagrostis arctica</i>							
<i>Calamagrostis barbata</i>							
<i>Calamagrostis lapponica</i>	x		ca. 100	2		4,8	
<i>Helictotrichon dahuricum</i>		ca. 120					
ВСЕГО				41	100	100	

Примечание. * – процент видов (от общего числа видов с известным числом хромосом) с соответствующим базовым числом; ** – процент видов с соответствующим уровнем плоидности; + – оригинальные данные.

К вопросу о гибридном происхождении некоторых видов рода *Agrostis* L.

В роде *Agrostis* встречаются как безостые, так и остистые виды. Так, например, представители номинальной секции *Agrostis* (*A. capillaris*, *A. divaricatissima*, *A. gigantea*, *A. stolonifera* и др.) имеют безостые нижние цветковые чешуи. Однако среди видов этой секции нередко обнаруживаются растения с относительно короткими, тонкими остями. Подобные формы рассматриваются разными авторами как гибриды видов секции *Agrostis* и *Agraulus*, которая характеризуется наличием остей на нижней цветковой чешуе. Некоторые из таких остистых форм были описаны в ранге самостоятельных видов: *A. bodaibensis* Peschk., *A. korczaginii* Senjan.-Korcz., *A. ussuriensis* Probat. и др. Однако основное отличие этих видов от предполагаемых родительских форм (*A. sibirica*, *A. capillaris*, *A. stolonifera*) заключается, по большому счету, только в наличии остей. При этом степень развитости остей различна (вплоть до полного отсутствия) в пределах одной метелки. Мы считаем, что ости в данном случае не более чем атавизм, поэтому рассматриваем виды *A. bodaibensis*, *A. korczaginii*, *A. ussuriensis* в ранге разновидностей *A. sibirica* var. *bodaibensis* (Peschk.) Enustschenko, *A. capillaris* var. *korczaginii* (Senjan.-Korcz.) Enustschenko, *A. stolonifera* var. *ussuriensis* (Probat.) Enustschenko.

Род *Trisetum* Pers. в Северной Азии. Наиболее крупной секцией рода *Trisetum* является номинальная секция (sect. *Trisetum*), представленная на территории БС двумя подсекциями: *Sibirica* (Chrtek) Probat. и *Agrostidea* Probat. Виды подсекции *Agrostidea* занимают промежуточное положение между видами секции *Trisetum* и *Trisetaera* (Aschers. et Graebn.) Honda. С последней их сближают довольно плотные дерновинки, густые метелки, мелкие (0,5-1,2 мм дл.) пыльники и наличие коротких волосков на каллусе. С представителями секции *Trisetum* эти виды объединяет главным образом отсутствие густого опушения на веточках метелок и стеблях под соцветиями.

Просмотрев обширный материал по роду трищетинник, мы пришли к выводу о необходимости перенесения подсекции *Agrostidea* в секцию *Trisetaera*. Другие виды этой секции включены в самостоятельную подсекцию *Koeleriformea* Enustschenko.

Эколого-морфологические группы рода *Deschampsia* (L.) Beauv. В роде *Deschampsia* прослеживаются две крупные линии эволюции. Первая представлена ксерофильными видами из родства *D. caespitosa* (*D. altaica*, *D. caespitosa*, *D. koelerioides*). Вторая – мезофильными, близкими *D. sukatschewii* (*D. brevifolia*, *D. obensis* и др.). Отдельное место в системе рода занимает *D. turzchaninowii*.

Эколого-морфологически виды рода *Deschampsia* можно подразделить на три группы: литоральную, в которую входит *D. turzchaninowii*, континентальную (*D. caespitosa*, *D. sukatschewii*) и гипаркто-монтанную (*D. altaica*, *D. brevifolia*, *D. koelerioides*, *D. obensis* и др.). Третья группа

объединяет виды как ксерофильной, так и мезофильной линий эволюции и разделена нами на две подгруппы. На основе изложенного предложен ряд номенклатурных изменений в понимании видов рода *Deschampsia* (см. конспект).

ВЫВОДЫ

1. Триба овсовых злаков (*Aveneae* Dumortier) на территории Байкальской Сибири представлена 55 видами, восемью подвидами и тремя разновидностями, относящимися к шести родам и объединяемым в четыре подтрибы.

2. Больше половины видов овсовых (50,8 %) не выходят в своем распространении за пределы Азии, четыре из них – эндемы Байкальской Сибири. Агростофлора овсовых преимущественно горная и азональная с преобладанием ксеромезофитов (28 видов) и эумезофитов (23 вида).

3. Для представителей трибы характерно наличие остей на спинке нижней цветковой чешуи, перепончатых колосковых чешуй, превышающих антеций колоска и наличие жестких прямых волосков на каллусе.

4. Род *Milium* следует рассматривать в рамках монотипной трибы *Milieae* Endl. Остистые формы полевиц секции *Agrostis* понижены до ранга разновидности. Подсекция *Agrostidea* Probat. рода *Trisetum* перенесена в секцию *Trisetioides*, в пределах последней описана новая подсекция *Koeleriformes* Enustschenko.

5. Для овсовых характерно два базовых числа ($x=7, 13$); число хромосом варьирует от $2n=14$ до $2n=120$. Наиболее часто встречаются тетраплоиды (14 видов) и диплоиды (13 видов). Для 3 видов отмечены кариологические расы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Чепинога В.В., Верховина А.В., Енущенко И.В., Прудникова А.Ю. Флористические находки в Южной Сибири // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т. 112, № 6. – с. 48-50.
2. Чепинога В.В., Гнутиков А.А., Енущенко И.В. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Байкальской Сибири // Бот. журн. – 2008. – Т. 93, № 8. – С. 1286-1295.
3. Чепинога В.В., Гнутиков А.А., Енущенко И.В. Числа хромосом видов растений из южной части Восточной Сибири – Бот. журн. – 2010 – Т. 95, № 1. – С. 129-139.

Публикации в зарубежных журналах:

1. Chepinoga V.V. Gnutikov A.A., Enushenko I.V., Chepinoga A.V. IAPT/IOPB chromosome data 6 // Taxon. – 2008. – Vol. 57, № 4. P. 1-2.

Публикации в периодических изданиях, сборниках и материалах конференций:

1. Енущенко И.В. Таксономические проблемы в роде *Deschampsia* (*Poaceae: Aveneae*) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы III Международной научной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (Томск, 16-18 ноября 2005г.). – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005. – С. 17-18.
2. Енущенко И.В. Род *Deschampsia* (L.) Beauv. в Байкальском регионе // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: Материалы Всероссийской конференции молодых ученых (Улан-Удэ, 24-27 апреля 2007г.) – Улан-Удэ: Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ, 2007. – С. 28-29.
3. Енущенко И.В. Опыт дробления рода *Deschampsia* (L.) Beauv. Сибири на группы видов по эколого-морфологическому признаку // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Часть 3– Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 94-95.

Публикации в других изданиях:

1. Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / [Чепинога В.В., Степанцова Н.В., Гребенюк А.В., Верховина А.В., Виньковская О.П., Гнутиков А.А., Дулепова Н.А., Енущенко И.В., Зарубин А.В., Казановский С.Г., Коновалов А.С., Коробков А.А., Луферов А.Н., Росбах С.А.]; под ред. Л.И. Малышева. – Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. – 327 с.
2. Енущенко И.В. Род трищетинник (*Trisetum* Pers.) в Северной Азии // Северо-восточный научный журнал. Отд. биол. науки – 2009. – № 1 (4). – С. 39-42.