

УДК 582.542.1(5)(235.222)

Исследование злаков Алтая: итоги, проблемы, перспективы

Study of Altai cereals: results, problems and prospects

Е. О. Пунина¹, А. А. Гнутиков², Н. Н. Носов¹, Ю. А. Мякошина¹, А. Р. Коцинян¹, К. С. Добрякова¹,
М. П. Райко¹, Э. М. Мачс¹, Е. Е. Крапивская¹, А. И. Шмаков³, А. В. Родионов¹

E. O. Punina, A. A. Gnutikov, N. N. Nosov, Yu. A. Myakoshina, A. R. Kotsinyan, K. S. Dobryakova,
M. P. Rayko, E. M. Machs, E. E. Krapivskaya, A. I. Shmakov, A. V. Rodionov

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
E-mail: elizaveta_punina@mail.ru

²ФИЦ ВИГРП им. Н.И. Вавилова (ВИР), ул. Большая Морская, 42 44, Санкт-Петербург, 190000, Россия
E-mail: alexandr2911@yandex.ru

³Алтайский государственный университет, южно-Сибирский ботанический сад, пр. Ленина, 61, Барнаул, 565049, Россия
E-mail: ssbgbot@mail.ru

Реферат. Рассмотрена степень изученности видового разнообразия сем. Poaceae на территории Алтайского края и республики Алтай. Обсуждается таксономический статус некоторых традиционно выделяемых родов, триб и подтриб.

Summary. The level of scrutiny of species diversity of Poaceae family in the territory of Altai Krai and Altai Republic is considered. The taxonomic status of some traditionally allocated genera, the tribes and subtribe is discussed.

Критическая ревизия родов многочисленного и широко распространенного семейства Poaceae на Алтае назрела давно. С изучением флоры Алтая и злаков в частности связаны такие выдающиеся имена, как П. С. Паллас, И. Гмелин, К. Ф. Ледебур, П. Н. Крылов, Б. К. Шишкин. В XX веке большой вклад в исследование алтайских злаков внесли также Н. С. Пробатова, Н. Н. Цвелёв, Г. А. Пешкова, М. В. Олонова и многие другие отечественные исследователи. Тем не менее, несмотря на существующие относительно недавние обработки большинства родов, полной сводки, отражающей все видовое разнообразие алтайских злаков, до сих пор нет; и «Флора Сибири», к сожалению, также не может считаться таковой.

Согласно «Флоре Сибири» (1990), сем. Poaceae представлено на Алтае¹ 227 видами, относящимися к 53 родам. Такие роды, как *Aeluropus*, *Avena*, *Catabrosa*, *Cinna*, *Digitaria*, *Eriochloa*, *Glyceria*, *Hystrix*, *Leersia*, *Milium*, *Panicum*, *Paracolpodium*, *Phalaris*, *Phalaroides*, *Phragmites*, *Pleuropogon*, *Schizachne*, *Scolochloa* представлены всего одним видом; от 2 до 5 представителей включают в себя роды *Anthoxanthum*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Cleistogenes*, *Dactylis*, *Echinochloa*, *Eragrostis*, *Eremopoa*, *Psathyrostachys*, *Ptilagrostis*, *Setaria*, *Achnatherum*, *Avenula*, *Bromopsis*, *Crypsis*, *Deschampsia*, *Helictotrichon*, *Melica*, *Phleum*, *Trisetum*, *Elytrigia*, *Alopecurus*, *Hierochloe*. От 6 до 15 видов насчитывают роды *Agropyron*, *Hordeum*, *Agrostis*, *Koeleria*, *Puccinellia*, *Calamagrostis*, *Leymus*, *Stipa*. И, наконец, роды *Elymus*, *Festuca* и *Poa* представлены на Алтае более чем 20 видами каждый.

Бурно развивающееся в настоящее время направление молекулярной систематики дает основания по-новому взглянуть на объемы и взаимосвязи таксонов Злаков Алтая. В 2014 г. коллектив авторов приступил к ревизии злаков Алтая. Сразу скажем, что злаки всегда считались «трудным» объектом для систематиков. Многие виды могут быть разделены на подвиды, разновидности, формы. При этом отдельные признаки могут варьировать, и четкой границы между подвидовыми категориями и даже видами может не быть. Принято считать, что это связано с широко распространенной у злаков отдаленной гибридизацией (Цвелёв, 1972, 1976, 2005 и др.), которая, на современный взгляд, является одним из мощных механизмов видообра-

¹ Строго говоря, название «Алтай» принято относить к понятию «Алтайская горная страна», которая включает в себя территории не только Алтайского края и республики Алтай, но также часть Казахстана, Хакасии, Тувы, Монголии и Китая (Камелин, 2005). Наша работа охватывает только первые два из перечисленных регионов, и в дальнейшем в тексте под названием «Алтай» мы будем подразумевать именно их.

зования (Soltis P. S., Soltis D. E., 2009; Родионов и др., 2013). Гибридизация может происходить между таксонами различных рангов, в том числе, представителями разных родов, и, сопровождаясь полиплоидией, дает не только новые виды, но и новые рода. Как отмечает Н. С. Пробатова (2007), многие рода злаков частично или полностью являются гибридогенными аллополиплоидами, а если учесть, что процессы гибридизации могли происходить неоднократно, то восстановить происхождение таких таксонов крайне трудно.

В данной статье представлены некоторые итоги этой работы и указаны еще нерешенные проблемы.

Мы проводим комплексное исследование, сочетающее три основных подхода: 1) классический сравнительно-морфологический, 2) методы молекулярно-филогенетического анализа, подразумевающий сравнение секвенированных последовательностей ДНК ядерного и хлоропластного генома, и 3) сравнительно-кариологический методы. Именно комплексные данные о каждом исследованном объекте позволяют принять взвешенное решение о его видовой обособленности и систематическом положении.

В 2004–2015 гг. авторы совершили 11 экспедиционных поездок по территории Алтайского края и республики Алтай, во время которых было собрано более 6000 образцов злаков. Среди этих сборов есть как виды, ранее не указанные для данных регионов, так и новые для науки. Часть новых видов нами уже описана, а часть – намечена к описанию.

До своей кончины в июле 2015 г. активное участие в работе принимал Н. Н. Цвелёв, агронолог с мировым именем, автор фундаментального труда «Злаки СССР» (1976). Согласно представлениям Н. Н. Цвелёва и Н. С. Пробатовой (2012), злаки Алтая представлены 11 трибами 4 подсемейств:

Подсем. *POOIDEAE* Benth.

Триба *BRACHYPODIEAE* Harz (1 род 2 вида)

Триба *HORDEEAE* Martinov. (7 родов 52 вида)

Триба *BROMEAE* Dumort. (2 рода 5 видов)

Триба *POEAE* R. Br. (26 родов 124 вида)

Триба *MELICEAE* Link ex Endl. (4 рода 6 видов)

Триба *STIPEAE* Dumort. (3 рода 20 видов)

Триба *ARUNDINEAE* Dumort. (1 род 1 вид)

Подсем. *ERHARTHOIDEAE* Jacq.-Fel. ex Caro

Триба *ORYZAEAE* Dumort. (1 род 1 вид)

Подсем. *CHLORIDOIDEAE* Kunth ex Beilschm.

Триба *AELUROPODEAE* Nevski ex Bor (1 род 1 вид)

Триба *ERAGROSTIDEAE* Stapf (3 рода 7 видов)

Подсем. *PANICOIDEAE* Link

Триба *PANICEAE* R. Br. (5 родов 7 видов).

В подсемействе *Pooideae* наибольшее количество видов (более половины из всех ныне известных) относится к трибе *Poeae* (*Avena* – 1 вид, *Avenula* – 3, *Helictotrichon* – 3, *Trisetum* – 3, *Koeleria* – 7, *Deschampsia* – 3, *Milium* – 1, *Hierochloë* – 5, *Anthoxanthum* 2, *Calamagrostis* – 13, *Agrostis* 7, *Scolochloa* – 1, *Festuca* – 19, *Poa* – 26, *Arctopoa* – 2, *Eremopoa* – 2, *Paracolpodium* 1, *Cinna* – 1, *Catabrosa* – 1, *Puccinellia* – 8, *Dactylis* – 2, *Phalaris* – 1, *Phalaroides* – 1, *Beckmannia* – 2, *Phleum* – 3 и *Alopecurus* – 5). Триба может быть разделена на несколько подтриб, границы которых требуют уточнения, так же как и границы и объемы некоторых родов.

При исследовании родов *Phalaris*, *Hierochloë* и *Anthoxanthum* мы показали, что подтриба *Phalarideae*, куда традиционно относят эти рода, не является монофилетической. На всех полученных филограммах *Phalarideae* четко разделяется на две удалённые группы, каждая из которых демонстрирует строгую монофилетичность. В одну из них входят представители рода *Phalaris*, а в другую – все *Hierochloë* и *Anthoxanthum* (Райко и др., 2011; Родионов и др., 2011).

Изучение гербарных коллекций и наших собственных сборов по роду *Hierochloë* показало, что в Алтайском крае и Республике Алтай встречаются следующие виды: *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.², *H. repens* (Host) Beauv., *H. odorata* (L.) Beauv., *H. ochotensis* Prob., *H. sibirica* (Tzvelev) Czer., *H. glabra* Trin.

2 Здесь и далее **жирным** шрифтом выделены виды, для которых мы подтверждаем произрастание на указанной территории и признаем их самостоятельность.

Ряд авторов выделяет подвиды *H. glabra* subsp. *bungeana* (Trin.) Peschk. и *H. glabra* subsp. *chakassica* Peschk.). В наших сборах есть также экземпляры, промежуточные между *H. sibirica* и *H. glabra* из Алтайского края, и нетипичные экземпляры *H. sibirica* с очень маленькими метелками с плоскогорья Уюк. Отметим, что зубровки – сложная для определения группа ввиду небольших морфологических различий между видами и низкой изменчивости ITS-последовательностей и обычно используемых хлоропластных маркеров. Так, в частности, все виды *Hierochloë* aggr. *odorata* имеют идентичные ITS. Для решения вопроса о их таксономическом статусе, также как таксономическом статусе подвидов *H. glabra*, равно как и статусе переходных и нетипичных образцов необходимо провести дополнительные исследования.

Род *Anthoxanthum* на Алтае представлен 2 видами: *A. odoratum* L. (2n=20) и *A. alpinum* A. Love & D. Love (2n=10). Нами показано, что район ITS1-5.8S-ITS2 не содержит замен, позволяющих чётко разделить *A. odoratum* и *A. alpinum*. При этом генетические расстояния (p-distance) между популяциями *A. odoratum* и *A. alpinum* из географически удаленных регионов (сравнивали ITS растений, собранных в Горном Алтае, Теберде, Хакасии и на Полярном Урале) оказались больше межвидовых расстояний между *A. alpinum* и *A. odoratum* (Родионов и др., 2011a).

Крупнейший для злаков Алтая род *Poa* по нашим данным включает 33 вида с одним подвидом и одной разновидностью, относящимися к 11 секциям, а также 3 нотовида – межсекционных гибрида:

Секция *Alpinae* (Hegetschw. ex Nyman) Soreng

1. *P. alpina* L.

Секция *Bolbophorum* Aschers. et Graebn.

2. *P. bulbosa* subsp. *vivipara* (Koeler) Arcang.

Секция *Ochlopoa* Aschers. et Graebn.

3. *P. supina* Schrad.

4. *P. annua* L.

Секция *Pandemos* Aschers. et Graebn.

5. *P. trivialis* L.

Секция *Nivicolae* (Roshev.) Prob.

6. *P. veresczaginii* Tzvelev

Секция *Homalopoa* Dumort.

7. *P. remota* Forsell.

Секция *Malacanthae* (Roshev.) Olon.

9. *P. smirnowii* Roshev.

9a. *Poa smirnowii* var. *vivipara* Malysch.

Секция *Macropoa* Fr. Herm. ex Tzvelev

10. *P. insignis* Litv. ex Roshev.

11. *P. sibirica* Roshev.

Секция *Poa*

12. *P. urjanchaica* Roshev.

13. *P. pratensis* L.

14. *P. angustifolia* L.

15. *P. alpigena* (Blytt) Lindm.

16. *P. sabulosa* (Roshev.) Turcz. ex Roshev.

17. *P. kuraica* Olon.

18. *P. tianschanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch.

Секция *Stenopoa* Dumort.

19. *P. nemoralis* L.
20. *P. palustris* L.
21. *P. urssulensis*
22. *P. krylovii* Reverd.
23. *P. transbaicalica* Roshev.
24. *P. altaica* Trin.
25. *P. relaxa* Ovcz.
26. *P. glauca* Vahl
27. *P. shapshalica*OLON.
28. *P. litvinoviana* Ovcz.
29. *P. reverdattoi* Roshev.
30. *P. botryooides* (Trin. ex Griseb.) Kom.
31. *P. actruensis* (OLON.) OLON.
32. *P. attenuata* Trin.
- 32a. *P. attenuata* subsp. *tshuensis* (Serg.) OLON.

Секция *Tichopoa* Asch. et Graebn.

33. *P. compressa* L.

Нотовиды:

34. *P.* × *levitskyi* Nosov
35. *P.* × *navashinii* Nosov
36. *Poa* × *arzhanensis* Nosov, sp. nova

Сравнительное исследование ITS-последовательностей генома ядра и некоторых хлоропластных последовательностей злаков из рода *Poa* позволило выявить несколько видов, возникших как результат межсекционной, а в некоторых случаях межродовой (между видами *Poa* и видами подтрибы Puccinelliinae) гибридизации. Установлено также филогенетическое положение для новых гибридов, найденных нами на Алтае, и для видов, неясных с точки зрения систематики (Носов и др., 2015; Nosov et al., 2015).

При молекулярно-филогенетическом исследовании однолетних рудеральных мятликов секции *Ochlopoa*, выделяемых некоторыми исследователями в самостоятельный род (Тихомиров, 2013), мы пришли к заключению, что оснований для такого выделения нет. И по хлоропластным, и по ядерным последовательностям эта секция группируется с кладой sect. Alpinae+sect. Volbophogum, образуя общую большую кладу «базальных *Poa*», сестринскую к остальным *Poa* s. str. Внутри же этой большой клады секция *Ochlopoa* s. str. монофилетична. Наши данные подтверждают происхождение тетраплоида *P. annua* ($2n = 28$) от гибридизации диплоидов *P. supina* ($2n = 14$) и *P. infirma* ($2n = 14$). Мы не нашли различий по изученным ядерным и хлоропластным генам между подвидами и разновидностями из комплекса *P. aggr. annua*. Все они не отличаются от *P. annua* s. str. При этом хлоропластный геном *P. annua* получен от *P. infirma*, а ядерный – от *P. supina*.

При исследовании гербарных образцов мы пришли к заключению, что наиболее распространенный на Алтае вид – это *P. supina*. *P. annua* же встречается относительно редко и преимущественно в западной части исследуемой территории. Кроме того, алтайские образцы *P. supina* несколько отличаются от «классических», и, по-видимому, алтайские популяции этого вида требуют дополнительного исследования.

Наши молекулярно-филогенетические исследования (Носов, Родионов, 2008; Родионов и др., 2010; Носов и др., 2015) подтверждают целесообразность выделения видов, ранее составлявших подрод *Arctopoa*, в самостоятельный род, как было предложено Н. С. Пробатовой (1974). Более того, мы и другие авторы (Soreng et al., 2010 и др.) показали, что этот род филогенетически довольно далеко отстоит от рода *Poa*. На Алтае он представлен 2 видами: *Arctopoa tibetica* (Munro ex Stapf) Prob. ($2n = 42$) и *A. schischkinii* (Tzvelev) Prob. ($2n = 70$). Род *Arctopoa* по нашим данным наиболее близок роду *Cinna*, представленный единственным видом *C. latifolia* (Trev.) Griseb., изредка встречающимся в лесах Западного Алтая.

В республике Алтай произрастает 2 вида рода *Eremopoa*, отличающиеся как морфологически, так и хромосомными числами: *E. songarica* (Schrenk) Roshev. ($2n = 28$) и *E. altaica* (Trin.) Roshev. ($2n = 42$). При исследовании хлоропластных генов и ITS этого рода мы показали, что виды рода *Eremopoa* на филогенети-

ческом древе во всех случаях группируются вместе с *Poa sensu stricto*, занимая промежуточное положение между видами секций *Alpinae*, *Paradiochloa*, *Ochlopoa* с одной стороны, и секциями *Poa*, *Malacanthae*, *Homalopoa*, *Acroleuca*, *Oreinos*, *Stenopoa*, *Pandemos*, *Secundae* с другой. Роберт Соренг и соавт. (Soreng et al., 2010) предлагают рассматривать *Eremopoa* как *Poa* секции *Pseudopoa*, и мы не видим причин не соглашаться с этим мнением.

При исследовании рода *Catabrosa* мы установили, что указанного во всех сводках тетраплоидного ($2n = 20$) вида *C. aquatica* (L.) P. Beauv. на Алтае нет. Все алтайские гербарные образцы, ранее относимые к этому виду, представляют новый, ранее неописанный вид, который мы назвали *C. ledebourii* Punina et Nosov sp. nov. Кроме того, на хр. Чихачева нами был найден еще один, по-видимому, эндемичный новый вид, названный *C. bogutensis* Punina et Nosov sp. nov. (Punina et al., in press). Мы также определили хромосомное число $2n = 40$ для обоих видов; это первая находка октоплоидов среди представителей данного рода.

Роду *Catabrosa* весьма близок род *Paracolpodium*, представленный на Алтае, как считалось ранее, единственным видом *P. altaicum* (Trin.) Tzvel, однако на Западном Алтае нами были найдены образцы, возможно, заслуживающие выделения в самостоятельный вид.

Род *Scolochloa* представлен на Алтае единственным видом *S. festucea* (Willd.) Link и занимает неопределенное положение на молекулярно-филогенетическом древе в составе трибы *Poeae* (Родионов и др., 2015).

Наши молекулярно-филогенетические исследования родов *Beckmannia*, *Phleum* и *Alopecurus* достоверно показали обособленное положение тимофеевки, лисохвоста и бекманнии. Мы полагаем, что значительные молекулярно-генетические различия позволяют вполне обосновано говорить о существовании трех разных подтриб трибы *Poeae* – *Beckmanniinae*, *Phleinae* и *Alopecurinae*.

Род *Beckmannia* представлен на Алтае двумя видами: *B. eruciformis* (L.) Host и *B. syzigachne* (Steud.) Fernald.

Алтайские представители рода *Phleum* относятся к двум под родам:

Подрод 1. *Chilochloa* (Beauv.) Peterm.

Секция *Chilochloa* (Beauv.) Dumort.

1. *P. phleoides* (L.) H. Karst.

В Алтайском крае нами была обнаружена вивипарная форма тимофеевки степной. Такие же экземпляры недавно были собраны Н.А.Усик (личное сообщение). Ранее мы находили вивипарные формы видов родства *P. aggr. phleoides* при работе с гербарием из Кавказского региона. Не исключено, что вивипарная форма тимофеевки встречается во всех ленточных борах края.

1a. *P. phleoides* var. *vivipara* (L.) H. Karst.

Подрод 2. *Phleum*.

1. *P. pratense* L.

2. *P. bertolonii* DC.

3. *P. alpinum* L.

При исследовании рода *Alopecurus* мы столкнулись с рядом систематических трудностей и необходимостью учета номенклатурных изменений в группе высокогорных видов секции *Alopecurus*. Название голарктического горно-тундрового скально-осыпного вида *A. alpinus* Sm. было общепринятым (J.-E. Smith, 1803), он был описан с гор восточной Шотландии. Однако некоторое время назад было обнаружено, что Доминик Вийяр (D. Villars) за 17 лет до Смита описал *A. alpinus* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1: 306. Вероятно, что эти образцы были описаны из Котских Альп с высотами до 4000 метров. Название Смита оказалось нелегитимным. По правилам Кодекса название *A. alpinus* Sm. можно было бы законсервировать, но этого сделано не было. Казалось бы, что законным становится название с авторством Вийяра – *A. alpinus* Vill. Хронологически, следующим названием является *A. borealis* Trin. K.A. (1820). Вид описан с гербарных образцов из Сибири и Сев. Америки. Позднее вид Триниуса был сведён в синонимы *A. alpinus* Sm.

Недавно Н. Н. Цвелёв предложил использовать для вида название – *A. borealis* Trin. (Цвелёв, 2012). Существует две разновидности *A. borealis* Trin. (= *A. alpinus* Sm.) – безостая var. *muticus* и типовая остистая var. *borealis* – они распространены по всему ареалу, но количество длинноостистых возрастает с запада на восток. *A. borealis* Trin. var. *muticus* (Sarfatti ex Lange) Tzvelev (= *A. alpinus* Sm. var. *muticus* Sarfatti ex Lange) – обычная разновидность в европейской Арктике, но ее ареал не всегда совпадает с ареалом остистой разно-

видности. Ранг этих разновидностей требует дополнительного исследования. *A. borealis* Trin. var. *borealis* – типовая разновидность, которую Б.А. Юрцев (1965) принимал за подвид *A. alpinus* subsp. *borealis* (Trin.) Jurtzev.

В 1964 г. Б.А. Юрцев (Аркт. фл. СССР, 2: 33) указал, что «экземпляры с Алтая и гор Восточной Сибири, подобно шотландским, отличаются довольно крупными размерами, но почти всегда имеют длинные хорошо развитые ости. По-видимому, они также образуют [...] эколого-географическую расу с приоритетным названием в ранге вида – *A. altaicus* (Griseb.) Petrov, базирующимся на *A. glaucus* var. *altaicus* Griseb.». О.Д. Никифорова (1988) описала этот вид под названием *A. turczaninowii* O.D. Nikif., не учитывая работы А. Гризебаха, В.Л. Крылова, В.А. Петрова и Б.А. Юрцева. Поэтому название *A. altaicus* для данной разновидности, предложенное Б.А. Юрцевым, является приоритетным. Но в 2012 году Н.Н. Цвелёв обнаружил ещё более раннее название вида, описанного по тем же сборам Н.С. Турчанинова с оз. Байкал, что и вид О.Д. Никифоровой – *A. vlassovii* Trin. Таким образом, из *A. agg. borealis* на Алтае встречаются *A. borealis* Trin. (указываются обе разновидности), и *A. vlassovii* Trin.

Из типовой секции *Alopesicgus* в Алтайской горной стране встречаются *A. pratensis* L. (некоторые авторы выделяют *A. songaricus* (часто как *A. soongo(a)ricus*) в качестве отдельного подвида *A. pratensis*), и мы разделяем мнение, что данная форма отчасти уклоняется в сторону родства арктического *A. alpestris* Czerep., который также входит в *A. agg. pratensis*. Самостоятельность этих двух таксонов нуждается в дополнительных исследованиях. Требуют дополнительных исследований также *A. arundinaceus* Poit., *A. brachystachyus* Vieb. (указан: Камелин и др., 2001) и обнаруженная нами на Алтае в пойме р. Юстыт особая форма, промежуточная между *A. vlassovii* и *A. borealis*. Эти исследования планируется осуществить в 2016 г.

Остальные роды трибы *Poeae* (*Avena*, *Avenula*, *Helictotrichon*, *Trisetum*, *Koeleria*, *Deschampsia*, *Milium*, *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Festuca*, *Puccinellia*, *Dactylis*) мы планируем исследовать в дальнейшем.

Небольшая триба *Meliceae* Link ex Endl. представлена на Алтае родами *Glyceria*, *Pleuropogon*, *Schizachne* и *Melica*. Нами установлено, что эти роды, традиционно относимые в трибу *Meliceae*, образуют единую монофилетическую кладу, что подтверждает данные классической систематики. Вместе с тем эта клада разделяется на 2 субклады, в одну из которых попадают роды *Schizachne* и *Melica*, а в другую – *Glyceria*, и *Pleuropogon*. При этом виды рода *Pleuropogon* на филогенетическом древе, несмотря на морфологическое своеобразие, занимают положение среди видов секции *Glyceria* в роде *Glyceria* (Родионов и др., 2011б; Коцинян и др., 2013).

На Алтае произрастают следующие представители трибы: *Glyceria plicata* (Fries) Fries, *G. lithuanica* (Gorski) Gorski, *G. triflora* (Korsh.) Kom., *Pleuropogon sabinii* R. Br., *Melica nutans* L., *M. transsilvanica* Schur, *M. altissima* L., *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi.

Триба *Hordeae* Martinov. – вторая по численности и включает в себя роды *Elymus* (около 20 видов), *Elytrigia* (4), *Agropyron* (6), *Leymus* (13), *Psathyrostachys* (2), *Hordeum* (6) и *Hystrix* (1).

В настоящее время мы проводим молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Elymus*. Это один из самых трудных в систематике родов, так как, во-первых, все его представители – аллополиплоиды (тетраплоиды и гексаплоиды), возникшие в результате серии независимых межвидовых гибридизаций и продолжающих существовать в состоянии постоянного потока генов между отдельными расами (видами). Р.В. Камелин (2005) называет такое состояние интрогрессивно-межвидовым комплексом гибридных форм. Это приводит к тому, что на филогенетическом древе не видно скольконибудь заметного соответствия принятым в классической таксономии рода *Elymus* (Цвелёв, Пробатова, 2010) секциям и подсекциям. Мы согласны с тем, что систематика данного рода обязательно должна учитывать геномную конституцию видов; и проблема заключается в том, что для ряда видов, произрастающих исключительно на территории России, эта геномная конституция пока неизвестна (Агафонов и др., 2015) Кроме того, для многих представителей рода характерна высокая внутривидовая изменчивость, что также затрудняет его систематику (Кобозева и др., 2012, Агафонов и др., 2015) Мы полагаем, что молекулярно-филогенетические исследования как ядерных, так и хлоропластных генов в совокупности с исследованием хромосомных чисел помогут решить вопрос о геномном составе алтайских пырейников.

Триба *Stipeae* Dumort. представлена на Алтае тремя родами: *Achnatherum* (3 вида), *Ptilagrostis* (2) и *Stipa* (около 15). В 2015 году мы начали исследование алтайских ковылей. Род *Stipa* также систематически весьма непростой. С одной стороны, регулярные находки морфологически промежуточных между различными близкими видами экземпляров наводит на мысль о межвидовой гибридизации у ковылей; но, с другой стороны, ни одного доказательства такой гибридизации до сих пор нет. Довольно высокое и постоянное чис-

ло хромосом ($2n = 44$) у подавляющего большинства исследованных видов (при том, что у видов близкого к *Stipa* рода *Ptilagrostis* $2n = 22$) заставляет предполагать участие в формировании рода как минимум двух разных геномов, но и гипотез о геномном составе разных видов ковылей пока нет. При этом имеются отдельные данные и о других хромосомных числах у видов рода – для *S. orientalis* Trin ($2n = 36, 44$) и *S. kirghisorum* P. Smirnov ($2n = 32$), поэтому определение хромосомных чисел у видов рода *Stipa* остается важной задачей.

Особенно интересным нам представляется также исследование редкого для Алтая вида *S. consanguinea* Trin. et Rupr., который, как нам представляется, занимает промежуточное положение между перистоостистыми и волосовидноостистыми ковылями и, возможно, имеет гибридогенное происхождение.

В будущем мы планируем также исследование остальных алтайских представителей подсем. Pooideae: триба Brachypodieae Harz (род *Brachypodium*, 2 вида), триба Bromoeae Dumort. (роды *Bromopsis*, 3 вида и *Bromus*, 2 вида) и, по-видимому, единственного представителя рода *Leersia* (Подсем. Erharthoideae Jacq.- Fel. ex Caro, триба Oryzeae Dumort.).

Отдельного внимания заслуживает и род *Phragmites*, который по современным представлениям, стоит относить не к трибе Arundineae Dumort. подсем. Pooideae, а к другой группе подсемейств, формирующих хорошо обособленную молекулярно-филогенетически кладу PACMAD (Soreng et al., 2015). Некоторые исследователи, в частности, Н.Н. Цвелёв (2011) полагают, что считавшийся ранее космополитным вид *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud на самом деле следует разделить на несколько видов.

К молекулярно-филогенетической кладе PACMAD относятся также несколько видов и родов алтайских злаков, часть из которых – это естественные элементы растительных сообществ, такие, как виды подсем. Chloridoideae Kunth ex Beilschm. (триба Aeluropodeae Nevski ex Bor, род *Aeluropus* (1 вид) и триба Eragrostideae Stapf – роды *Cleistogenes* (2 вида) и *Crypsis* (3 вида)).

Представители же подсем. Panicoideae Link из трибы Paniceae R. Br. (по 1-3 вида из родов *Panicum*, *Echinochloa*, *Eriochloa*, *Digitaria*, *Setaria*) – это сорные или адвентивные виды, расширяющие в настоящее время свой ареал. В частности, мы подтвердили недавние находки таких новых сорных растений для Алтайского края, как *Setaria faberi* Herrm. и *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth.

Благодарности

Работа выполнена по госзаданию, номер государственной регистрации 01201255614, при частичном финансировании из средств грантов РФФИ № №15-04-06438, 14-04-01416 и программы «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А. В., Кобозева Е. В., Асбаганов С. В., Шмаков Н. А. Современные достижения и перспективы в построении филогенетически ориентированной системы таксонов рода *Elymus* (Poaceae: Triticeae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 314–322.
- Камелин Р. В., Шмаков А. И., Смирнов С. В., Куцев М. Г., Чубаров И. Н. Дополнения к флоре Алтая // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 79–85.
- Камелин Р. В. Новая флора Алтая (Задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Т. 1 / Ред. Р. В. Камелин. – Барнаул: Азбука, 2005. – С. 7–22.
- Кобозева Е. В., Овчинникова С. В., Агафонов А. В. Изменчивость и таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2012. – Т. 1, № 2. – С. 87–93.
- Коцинян А. Р., Глутиков А. А., Родионов А. В. Молекулярная филогения трибы Meliceae Link ex Endl. (Poaceae) // Хромосомы и эволюция: Материалы VII конф. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II Школы-Симпозиума молодых ученых памяти Г. А. Левитского «Хромосомы и эволюция». – СПб., 2013. – С. 63–65.
- Никифорова О. Д. К систематике *Alopecurus glaucus* s. l. (Poaceae) в Сибири // Бот. журн., 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1600–1603.
- Носов Н. Н., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн, 2008. – Т. 93, № 12. – С. 1919–1936.
- Носов Н. Н., Пунина Е. О., Маче Э. М., Родионов А. В. Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa sensu lato* // Успехи современной биологии, 2015. – Т. 135, № 1. – С. 21–39.
- Пробатова Н. С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 1974. – Вып. 11. – С. 44–55.

Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения, 2007. – № 55. – С. 9–103.

Райко М. П., Гускер Г. М., Мачс Э. М., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое исследование трибы Phalarideae Kunth // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Сборник научных статей по материалам X международной научно-практической конференции (24–27 октября 2011 г., Барнаул). – Барнаул: АРТИКА, 2011. – С. 136–143.

Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С., Мачс Э. М., Пунина Е. О., Пробатова Н. С. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика, 2010. – Т. 46, № 12. – С. 1598–1608.

Родионов А. В., Райко М. П., Крапивская Е. Е., Пунина Е. О., Мачс Э. М. Сравнительное исследование высокоизменчивых последовательностей ядерного и хлоропластного геномов растений: сравнительное исследование мутаций в районах ITS и в гене trnL-межгенном спейсере trnL-trnF как индикаторах дивергенции таксонов у Пахучеколосниковых // Генофонды и генетическое разнообразие. – М., 2011а. – С. 132–135

Родионов А. В., Коцинян А. Р., Гнутиков А. А., Доброрадова М. А., Мачс Э. М. Изменчивость последовательности ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 в ходе дивергенции видов рода Манник (*Glyceria* R. Br.) // Экологическая генетика, 2011б. – Т. 9, №4. – С. 63–69.

Родионов А. В., Коцера В. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Носов Н. Н. Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.

Родионов А. В., Носов Н. Н., Коцинян А. Р., Коцера В. В., Пунина Е. О., Гнутиков А. А., Терентьева Л. А. Межвидовая гибридизация в эволюции Poaceae // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 359–374.

Тихомиров В. Н. Род *Ochlopoa* (Arsch. et Graebn.) N. Scholz (Poaceae) в Беларуси // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 13–19.

Флора Сибири. Т. 2: Poaceae (Gramineae) / Сост. Г. А. Пешкова, О. Д. Никифорова, М. Н. Ломоносова и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 361 с.

Цвелёв Н. Н. Новые таксоны злаков (Poaceae) флоры СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 55.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.

Цвелёв Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. Сб. избр. тр. / Н. Н. Цвелёв; под ред. Д. В. Гельтмана; Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М., 2005. – 407 с.

Цвелёв Н. Н. О родах тростник (*Phragmites adans.*) и змеевка (*Cleistogenes keng*) семейства злаков (Poaceae) в России // Новости сист. высш. раст., 2011. – Т. 43. – С. 30–44.

Цвелёв Н. Н. Заметки о злаках (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 2012. – Т. 43. – С. 45–56.

Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во флоре России // Комаровские чтения, 2010. – № 57. – С. 5–102.

Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Обзор видов *Deschampsia*, *Agrostis*, *Calamagrostis* (Poaceae – Poaeae) и система злаков флоры России // Комаровские чтения, 2012. – Т. 59. – С. 7–75.

Nosov N. N., Punina E. O., Rodionov A. V. Two new species of *Poa* (Poaceae) from the Altai Mountains, Southern Siberia // Ann. Bot. Fennici, 2015. – Vol. 52. – P. 19–26.

Soltis P. S., Soltis D. E. The role of hybridization in plant speciation // Annu Rev Plant Biol, 2009. – Vol. 60. – P. 561–88. DOI: 10.1146/annurev.arplant.043008.092039.

Punina E. O., Nosov N. N., Myakoshina Yu. A., Gnutikov A. A., Shmakov A. I., Oloнова M. V., Rodionov A. V. New octoploid *Catabrosa* species from Altai // Kew Bulletin. In press.

Soreng R. J., Bull R. D., Gillespie L. J. Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid trnF and nrITS sequences with attention to diploids // Diversity, Phylogeny and Evolution in the Monocotyledons / Eds Seberg O, Petersen G., Barfod A. S. and Davis J. I. – Denmark: Aarhus Univ. Press, 2010. – P. 619–643.

Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Davidse G., Zuloaga F. O., Judziewicz E. J., Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) // Journal of Systematics and Evolution, 2015. – Vol. 53, No. 2. – P. 117–137.