

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ
ELYMUS KAMCZADALORUM, *E. CHARKEVICZII* S. L. И *E. KRONOKENSIS*,
ВЫЯВЛЯЕМАЯ С ПОМОЩЬЮ ISSR-МАРКЕРОВ**

Е.В. Кобозева^{1,2}, М.В. Емцева¹, С.В. Асбаганов¹, А.В. Агафонов¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

²Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
“Национальный исследовательский Томский государственный университет”,
634050, Томск, просп. Ленина, 36, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

Изучены микроэволюционные взаимоотношения между морфологически близкими дальневосточными видами *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, *E. charkeviczii* Probat. и *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev методом ISSR-маркирования. Полученными данными подтверждено, что эндемичный камчатский вид *E. kamczadalarum* менее полиморфен и генетически обособлен от комплекса *E. charkeviczii* s. l. Последний широко распространен не только на п-ове Камчатка, но и в континентальных районах Магаданской области и, возможно, в Республике Саха (Якутия). В связи с изменчивостью диагностических признаков *E. charkeviczii* s. l. – опушения члеников колосковой оси и нижних цветковых чешуй, необходимо создать уточненный диагноз для *E. charkeviczii* в широком понимании в отличие от близких по морфологии континентальных видов *E. mutabilis* (Drobov) Tzvelev и *E. subfibrosus* (Tzvelev) Tzvelev. Близкий по морфологии к *E. charkeviczii* s. str. вид *E. kronokensis* отчетливо обособлен от всех морфотипов *E. charkeviczii* по профилям ISSR-маркеров.

Ключевые слова: *Elymus*, *E. kamczadalarum*, *E. charkeviczii*, *E. kronokensis*, ISSR-маркер.

**TAXONOMICAL SPECIFICITY AMONG SPECIES FROM THE RUSSIAN FAR EAST
ELYMUS KAMCZADALORUM, *E. CHARKEVICZII* S. L. AND *E. KRONOKENSIS* REVEALED
BY ISSR-MARKERS**

E.V. Kobozeva^{1,2}, M.V. Emtseva¹, S.V. Asbaganov¹, A.V. Agafonov¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

²National Research Tomsk State University, 634050, Tomsk, Lenina pr., 36, e-mail: ekobozeva87@mail.ru

The study of microevolution relationships between morphologically close species *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, *E. charkeviczii* Probat., and *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev from Russian Far East was carried out by ISSR-method. The results confirmed the previously obtained data that Kamchatic endemic species *E. kamczadalarum* is genetically isolated from the complex *E. charkeviczii* s. l. The latter includes morphotypes with different degrees of expression in diagnostic characters (rachilla's and lemma's trichomes). It is widely distributed not only on the Kamchatka Peninsula, but also in continental areas of the Magadan region and, probably, the Republic Sakha (Yakutia). The species *E. kronokensis* which is similar in morphology to *E. charkeviczii* s. str., but distinctly separated from the latter on ISSR-markers.

Key words: *Elymus*, *E. kamczadalarum*, *E. charkeviczii*, *E. kronokensis*, ISSR-marker.

ВВЕДЕНИЕ

Виды *Elymus mutabilis* (Drobov) Tzvelev, *E. subfibrosus* (Tzvelev) Tzvelev и *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev широко распространены на территории Сибири и Дальнего Востока России (Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Обширные видовые ареалы обуславливают значительную вариабельность многих морфологических признаков, что в ряде случаев затрудняет определение видов, создание диагностических ключей для разграничения новых видов и способствует построению многочис-

ленных филогенетических ветвей, все сильнее запутывающих представление об эволюционировании видов.

Согласно первоначальному описанию, *E. charkeviczii* Probat., произрастающий в северной части п-ова Камчатка, морфологически близок более широко распространенному на полуострове виду *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev, отличаясь от него очень короткошиповатыми, а не волосистыми члениками колосковой оси (ЧКО), гладкими

стеблями под соцветиями и более крупными пыльниками (Пробатова, 1984). Кроме того, важным признаком для двух видов является наличие голых и гладких нижних цветковых чешуй (НЦЧ).

Ранее по результатам электрофоретического анализа запасных белков эндосперма, выборочной гибридизации морфологически различающихся биотипов и генетического анализа диагностических признаков был сделан вывод, что на п-ове Камчатка особи и популяции, морфологически относящиеся к *E. charkeviczii*, *E. mutabilis* и *E. subfibrosus*, представляют собой единый полиморфный таксон, который предложено рассматривать как *E. charkeviczii* s. l. (Агафонов, Герус, 2008). *Elymus kamczadalarum* представляет собой морфологически и репродуктивно обособленный вид, но в смешанных популяциях с определенной частотой могут протекать интрогрессивные процессы между *E. kamczadalarum* и *E. charkeviczii*.

Тем не менее необходимо продолжить изучение таксонов *E. charkeviczii* s. l. из гетерогенных

дальневосточных популяций при помощи молекулярно-генетических методов с целью подтверждения сделанных ранее выводов и получения дополнительной информации о генетике таксонов. Кроме расширения географии мест сбора растительного материала целесообразно привлечь в сравнительные исследования не только биотипы эндемичного *E. kamczadalarum*, но и морфологически близкого вида *E. kronokensis*, также описанного с п-ова Камчатка.

Для выяснения микроэволюционных отношений в роде *Elymus* зарубежными авторами применен анализ изменчивости межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR) (Ma et al., 2008, 2012; Zhou et al., 2013; и др.). Этот метод используется нами для выявления признаков специфичности и генетического полиморфизма у многих видов рода *Elymus*, произрастающих на территории Азиатской России (Агафонов и др., 2010, 2015; Кобозева и др., 2015, 2017; Kobozeva et al., 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Популяционные выборки и отдельные образцы были собраны большей частью авторами публикации и исполнителями экспедиционных проектов РФФИ (руководитель проектов А.В. Агафонов): 1) камчатские экспедиции А.В. Агафопова, 1996 г. и С.В. Асбаганова, 2012 г.; 2) магаданские экспедиции Д.Е. Герус (Никоновой), 2007 г.; Д.С. Лысенко, 2009–2011 гг. и Н.К. Бадмаевой, 2012 г.

Для сравнительных исследований нами подобраны образцы типичных форм *E. kamczadalarum*, *E. charkeviczii* s. str., *E. kronokensis*, *E. subfibrosus*, а также морфотипы *E. charkeviczii* s. l. Совокупность

морфотипов, отклоняющихся от *E. charkeviczii* s. str. наличием трихом на ЧКО (камчатский морфотип условно "*subfibrosus*") и на НЦЧ (камчатский морфотип условно "*mutabilis*"), обозначена в опытах под общим названием *E. charkeviczii* s. l. Карта образцов показана на рис. 1, координаты местонахождений приведены в табл. 1.

Анализ полиморфизма таксонов по ISSR-маркерам. Для отбора проб ДНК использовали высушенную зеленую массу молодых особей, выращенных из семян природных растений. Образцы, коды которых состоят из цифр с буквенным индексом Н (сборы А. Агафопова и В. Salomon,

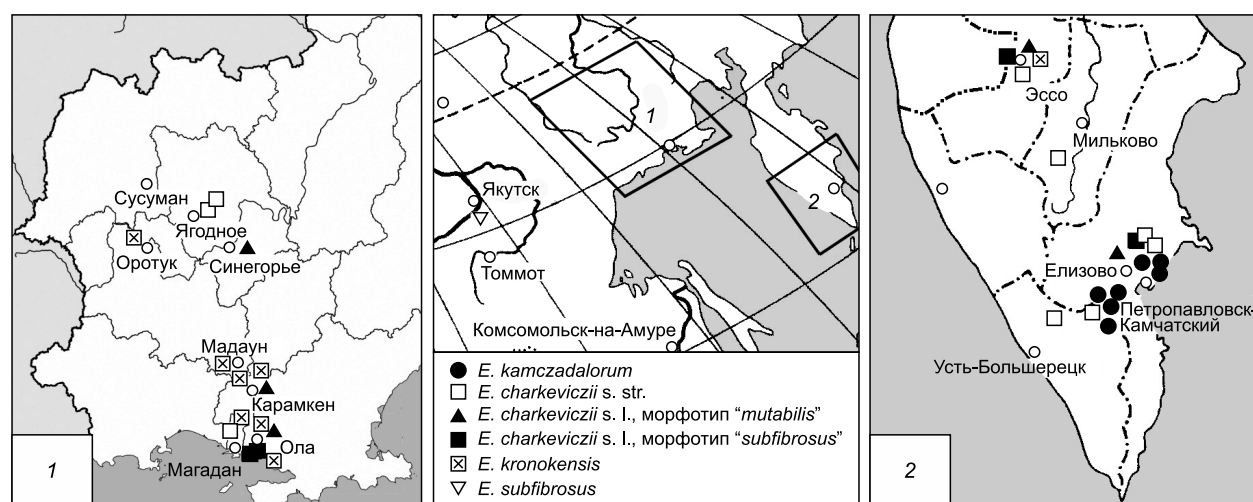


Рис. 1. Карта местонахождений популяционных выборок, типичных и морфологически отклоняющихся образцов: 1 – Магаданская обл.; 2 – п-ов Камчатка.

Местонахождения образцов дальневосточных таксонов (типичных и морфологически отклоняющихся форм). Порядковые номера соответствуют нумерации образцов в ISSR-опытах

№ п/п	Код образца	Местонахождение образцов и авторы сборов
1	2	3
<i>E. kamczadalarum</i>, п-ов Камчатка		
1	H10432	Елизовский р-н, окр. пос. Сосновка, alt. 247 м N 53°5.046' E 158°17.918' (А. Агафонов, В. Salomon)
2	H10436	Окр. г. Петропавловск-Камчатский, бер. Тихого океана, вулканические пески, alt. 5 м N 52°59.990' E 158°51.725' (А. Агафонов, В. Salomon)
3	H10441	г. Елизово, бер. р. Половинка, alt. 24 м N 53°11.032' E 158°22.881' (А. Агафонов, В. Salomon)
4	KKA-1201	Елизовский р-н, луг в пойме р. Паратунка, alt. 150 м N 52°48.680' E 158°05.571' (С. Асбаганов)
5	KNA-1242	Елизовский р-н, окр. пос. Начики, луг у автотрассы, alt. 338 м N 53°06.191' E 157°45.922' (С. Асбаганов)
6	KPK-1291	г. Петропавловск-Камчатский, alt. 16 м N 53°00.716' E 158°38.563' (С. Асбаганов)
7	KEL-1244	Окр. г. Елизово, alt. 60 м N 53°11.835' E 158°22.163' (С. Асбаганов)
8	KEL-1211	Окр. г. Елизово, кустарник у дороги к вулканам, alt. 131 м N 53°12.307' E 158°32.388' (С. Асбаганов)
9	KTE-1013	Елизовский р-н, окр. пос. Термальный, лесозащитная полоса у грунтовой дороги, alt. 60 м N 52°57.182' E 158°13.773' (Ю. Овчинников)
10	KBB-1014	Елизовский р-н, Большебанные горячие источники, alt. 417 м N 52°51.869' E 157°50.192' (Ю. Овчинников)
11	KKA-1202	Елизовский р-н, луг в пойме р. Карымшина, alt. 150 м N 52°48.680' E 158°05.571' (С. Асбаганов)
<i>E. charkeviczii</i> s. str., п-ов Камчатка		
12	H10444	Елизовский р-н, у моста р. Поперечка, alt. 247 м N 53°25.792' E 157°32.393' (А. Агафонов, В. Salomon)
13	H10456	Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, луг в дол. р. Быстрая, alt. 247 м N 55°56.099' E 158°43.695' (А. Агафонов, В. Salomon)
14	H10470	Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, обочина грунтовой дороги, alt. 484 м N 55°55.014' E 158°42.116' (А. Агафонов, В. Salomon)
15	KAP-1209	Усть-Большеречный р-н, окр. пос. Апача, alt. 99 м N 52°54.971' E 157°02.743' (С. Асбаганов)
16	KAV-1213	Елизовский р-н, луг в пойме р. Авача, alt. 16 м N 53°12.243' E 158°23.506' (С. Асбаганов)
22	KEL-1223	Сев.-вост. окраина г. Елизово, обочина лесной дороги, alt. 60 м N 53°11.835' E 158°22.163' (С. Асбаганов)
<i>E. charkeviczii</i> s. l., п-ов Камчатка, морфотип “<i>subfibrosus</i>”		
17	H10433	Елизовский р-н, окр. пос. Сосновка, alt. 247 м N 53°5.046' E 158°17.918' (А. Агафонов, В. Salomon)
18	H10455	Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, луг в дол. р. Быстрая, alt. 472 м N 55°55.713' E 158°43.479' (А. Агафонов, В. Salomon)
19	H10451a	Быстринский р-н, пос. Эссо, луг в дол. р. Уксичан, alt. 489 м N 55°55.632' E 158°41.249' (А. Агафонов, В. Salomon)
<i>E. charkeviczii</i> s. l., п-ов Камчатка, морфотип “<i>mutabilis</i>”		
20	KES-9625	Быстринский р-н, пос. Эссо, луг в дол. р. Уксичан, alt. 489 м N 55°55.632' E 158°41.249' (А. Агафонов, В. Salomon)
21	H10464	Быстринский р-н, пос. Эссо, alt. 664 м N 55°54.815' E 158°43.851'
<i>E. charkeviczii</i> s. str., Магаданская обл.		
23	MSN-1202	Городской округ Магадан, пос. Снежный, тропа у границы леса, alt. 145 м N 59°43.466' E 150°52.677' (Н. Бадмаева)
31	MJA-0911	Ягоднинский р-н, окр. пос. Ягодное, сев.-зап. склон сопки, alt. 671 м N 62°31.929' E 149°38.798' (Д. Лысенко)
32	MSE-0909	Ягоднинский р-н, окр. пос. Сенокосный, вост. луговой склон сопки, alt. 563 м N 62°33.661' E 149°40.798' (Д. Лысенко)
<i>E. charkeviczii</i> s. l., Магаданская обл., морфотип “<i>subfibrosus</i>”		
26	MAG-1210	Городской округ Магадан, луг у бухты Гертнера, alt. 12 м N 59°34.308' E 151°13.409' (Н. Бадмаева)
27	MOL-1220	Ольский р-н, пос. Ола, трансекта от точки alt. 8 м N 59°34.963' E 151°16.677' до точки alt. 1 м N 59°33.983' E 151°16.099' (Н. Бадмаева)
28	MOL-1221	Ольский р-н, пос. Ола, трансекта от точки alt. 8 м N 59°34.963' E 151°16.677' до точки alt. 1 м N 59°33.983' E 151°16.099' (Н. Бадмаева)
<i>E. charkeviczii</i> s. l., Магаданская обл., морфотип “<i>mutabilis</i>”		
24	MOL-1212	Ольский р-н, пос. Ола, трансекта от точки alt. 8 м N 59°34.963' E 151°16.677' до точки alt. 1 м N 59°33.983' E 151°16.099' (Н. Бадмаева)
25	MKA-0738	Хасынский р-н, окр. пос. Карамкен, обочина дороги в направлении р. Хасын, alt. 489 м N 60°12.856' E 151°05.305' (Д. Герус)
29	MOL-1223	Ольский р-н, пос. Ола, трансекта от точки alt. 8 м N 59°34.963' E 151°16.677' до точки alt. 1 м N 59°33.983' E 151°16.099' (Н. Бадмаева)
30	MSI-0910	Ягоднинский р-н, окр. пос. Синегорье, луг в пойме реки, alt. 403 м N 62°5.679' E 150°31.366' (Д. Лысенко)
<i>E. subfibrosus</i>		
33	MSH-1014	Респ. Саха (Якутия), Нижнеколымский р-н, низовья р. Колыма, окр. с. Шалаурово, бер. термокарстового озера, alt. 49 м N 69°22.785' E 161°40.852' (Н. Лацинский)

1	2	3
34	ANA-1181	Чукотский автономный округ, окр. г. Анадырь (Д. Лысенко)
35	LEN-1524	Респ. Саха (Якутия), Хангаласский улус, зап. Ленские Столбы, alt. 156 м N 61°6.370' E 127°21.593' (Е. Кобозева, С. Асбаганов)
<i>E. kronokensis</i>		
36	MAG-1206	Городской округ Магадан, луг у бухты Гертнера, alt. 1 м N 59°34.165' E 151°14.096' (Н. Бадмаева)
37	MOL-1240	Магаданская обл., Ольский р-н, пос. Ола, трансекта от точки alt. 8 м N 59°34.963' E 151°16.677' до точки alt. 1 м N 59°33.983' E 151°16.099' (Н. Бадмаева)
38	MKA-0730	Хасынский р-н, окр. пос. Карамкен, галечник на р. Хасын, alt. 490 м N 60°12.938' E 151°05.258' (Д. Герус)
39	MPA-0732	Хасынский р-н, окр. пос. Палатка, галечник на р. Хасын, alt. 320 м N 60°6.451' E 150°55.754' (Д. Герус)
40	MPA-0731	Хасынский р-н, окр. пос. Палатка, галечник на р. Хасын, alt. 320 м N 60°6.451' E 150°55.754' (Д. Герус)
41	KES-9603	П-ов Камчатка, Быстринский р-н, южн. склон горы 600 м на сев. пос. Эссо, alt. 627 м N 55°55.945' E 158°41.275' (А. Агафонов, В. Salomon)
42	MMA-1103	Тенькинский р-н, окр. пос. Мадаун, горенник в пойме р. Армань, alt. 627 м N 60°35.861' E 150°40.862' (Д. Лысенко)
43	MJA-1104	Граница Хасынского и Тенькинского р-нов, пер. Яблоневый, alt. 627 м N 60°19.137' E 151°11.552' (Д. Лысенко)
44	MTE-1209	Тенькинский р-н, обочина автотрассы, alt. 970 м N 60°26.034' E 150°58.558' (Н. Бадмаева)
45	MOR-0905	Тенькинский р-н, окр. пос. Оротук, alt. 477 м N 62°02.200' E 148°37.158' (Н. Синельникова)
46	MGA-0716	Ольский р-н, окр. пос. Гадля, луг в пойме р. Ола, alt. 29 м N 59°40.158' E 151°18.759' (Д. Герус)
47	BER-0804	Респ. Бурятия, Еравненский р-н, юго-вост. вахтового пос. Озерный, лиственничник, alt. 1154 м N 52°58.625' E 111°38.166' (О. Аненхонов)
48	<i>Histrix</i> sp.	Респ. Саха (Якутия), Алданский р-н, прав. бер. р. Алдан ниже устья р. Тимптон, alt. 260 м N 58°46.180' E 127°13.893' (Е. Кобозева, С. Асбаганов)

1996 г.), воспроизводились в условиях климокамеры или открытого грунта (интродукционный участок ЦСБС СО РАН). Ранее SDS-PAGE-тестирование белковых спектров семян показало, что у самоопыляющихся видов рода *Elymus* высокая степень гомозиготности и, следовательно, почти полное отсутствие расщепления обеспечивает константность изначального генотипа при смене поколений (Агафонов и др., 2008).

ISSR-анализ проведен с применением праймеров, успешно использованных ранее для маркирования видов рода *Elymus* (табл. 2). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили на амплификаторе C-1000 (Bio-Rad, USA) в объеме 15 мкл. Смесь содержала: 1.5 ед. Taq ДНК-полимеразы (Медиген,

Россия, 5 ед./мкл); 1 × Taq-буфер без Mg²⁺ (Медиген, Россия); 2.3 mM MgCl₂; 0.8 mM dNTPs (Медиген, Россия); 1.2 мкМ ISSR-праймер (Медиген, Россия); раствор ДНК – 2 мкл, вода mQH₂O – до 15 мкл. Амплификацию осуществляли по следующей программе: первичная денатурация при 95 °C – 3 мин, 95 °C – 30 с; 39 циклов – денатурация 95 °C – 30 с, отжиг праймеров – 30 с (Та – температуры отжига и нуклеотидные последовательности указаны в табл. 2), элонгация (72 °C) – 2.36 мин; конечная элонгация – 10 мин. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили в 1.5%-м агарозном геле в 1 × ТБЕ-буфере при напряжении 4 В/см.

Для количественной оценки полиморфизма ISSR-маркеров и уровня дивергенции между изученными генотипами полученные электрофореграммы были представлены в виде матриц состояний бинарных признаков. Наличие или отсутствие ПЦР-фрагментов одинакового размера рассматривалось как состояние 1 и 0 соответственно. В качестве образца из внешней группы (outgroup) в исследование был привлечен образец *Histrix sibirica* (Trautv.) Kuntze. Для статистической обработки использовали пакет программ TREECON (version 1.3b) (Peer Van De, Wachter, 1994). Генетические дистанции рассчитывали согласно М. Nei и W.-H. Li (1979). Для построения дендрограмм применяли метод Neighbor-Joining (NJ) (Nei, 1987), расчет бутстреп-индексов проводили по 100 псевдо-репликациям.

Таблица 2

Характеристика праймеров, примененных для изучения ДНК-полиморфизма

Праймер	Нуклеотидная последовательность 5'–3'	Та, °C	Общее число амплифицируемых фрагментов	Размер фрагментов ДНК, п. н.
17899В	(CA) ₆ GG	47	50	350–1700
814	(CT) ₈ TG	56	63	250–2500
M1	(AC) ₈ CG	51	52	750–2500
M2	(AC) ₈ YG*	56	70	250–1500
M11	(CA) ₆ R**	51	72	250–2000
HB12	(CAC) ₃ GC	51	73	750–2000
HB14	(CTC) ₃ GC	51	49	500–2500

* Y = C или T.

** R = G или A.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты сравнения ISSR-профилей, полученных с помощью семи эффективных праймеров ((CA)₆GG, (CT)₈TG, (AC)₈CG, (AC)₈YG, (CA)₆R, (CAC)₃GC, (CTC)₃GC), показали высокий полиморфизм межмикросателлитных последовательностей ДНК у исследованных видов. Амплифицируемые фрагменты (429) с длинами, варьирующими в диапазоне от 250 до 2500 п. н., были полиморфны.

На рис. 2 показана вариабельность ISSR-маркеров среди изученных таксонов при использовании праймера 814, где отчетливо видна специфичность эндемичного камчатского *E. kamczadalarum* и дальневосточных биотипов *E. kronokensis*. В этом варианте ПЦР камчатский образец 11 (ККА-1202) с укороченными колосковыми чешуями и первоначально определенный как одна из форм *E. charkeviczii* по спектру ампликонов полностью идентичен образцу 9 (КТЕ-1013). Однако в варианте ПЦР с праймером HB12 отчетливо проявилось гибридное происхождение ККА-1202 (рис. 3). Биотипы таксона *E. charkeviczii* s. l. по специфичности ISSR-профилей разделились на две группы (I) и (II), что

наблюдалось со всеми примененными праймерами. При этом обе группы содержали все три идентифицированных морфотипа. Этот факт был подтвержден ранее высказанным мнением, что генетическая структура комплекса не соответствует морфологической дифференциации с позиций монотипической концепции вида (Агафонов, Герус, 2008).

По данным полиморфизма ISSR-маркеров с использованием семи праймеров построена консенсусная NJ-дендрограмма (рис. 4).

Результаты статистического анализа полиморфизма по ISSR-маркерам подтвердили вывод о том, что *E. kamczadalarum* имеет относительно небольшой внутривидовой полиморфизм и существенно отличается от видов *E. charkeviczii*, *E. subfibrosus* и *E. kronokensis*, образовавших крупную кладу.

Общую кладу составили образцы *E. charkeviczii* s. l. с п-ова Камчатка и Магаданской области, при этом образцы разделились по географическому принципу, вне зависимости от морфотипа. В один кластер (I) объединились образцы *E. charkeviczii*

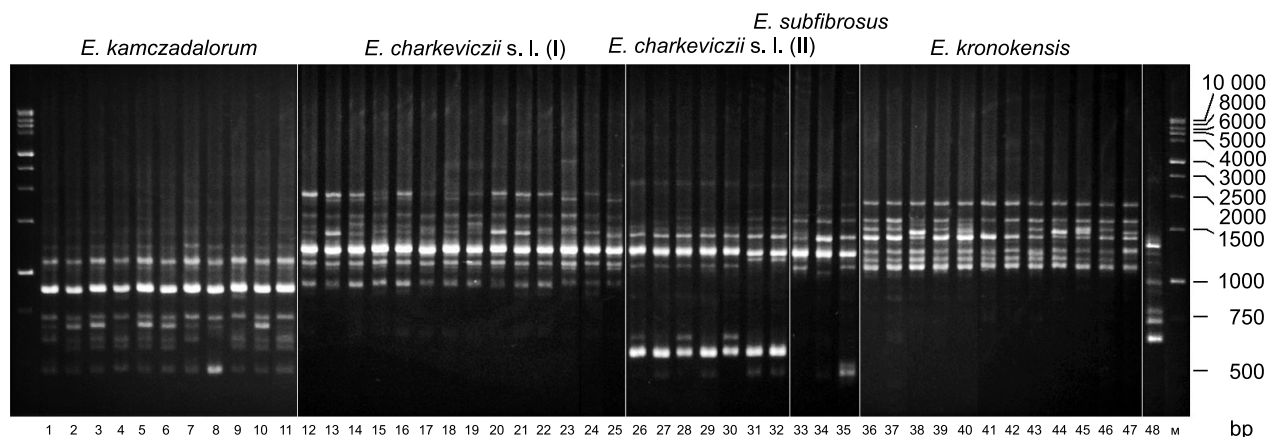


Рис. 2. ISSR-вариабельность при использовании праймера 814 у дальневосточных таксонов рода *Elymus*. Нумерация образцов приведена согласно табл. 1.

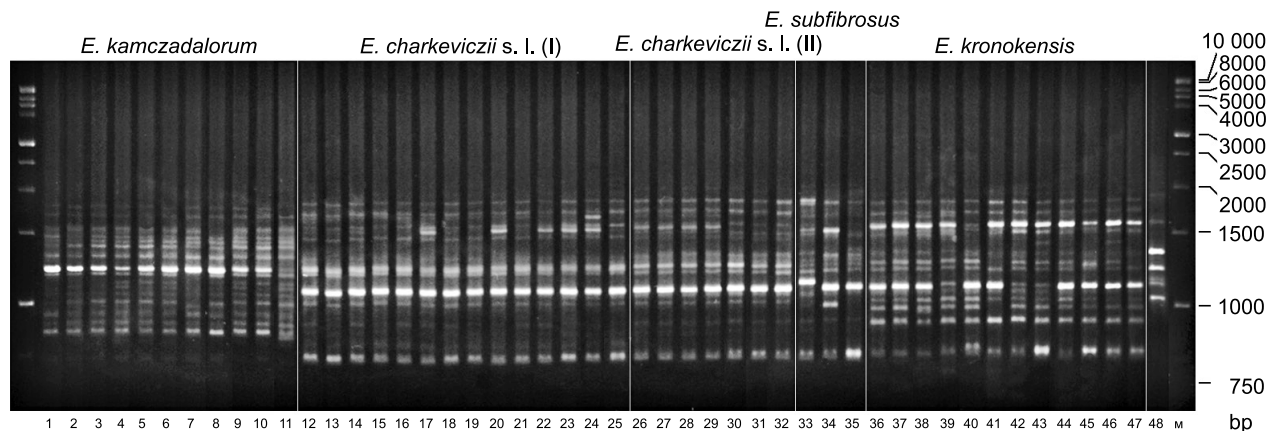
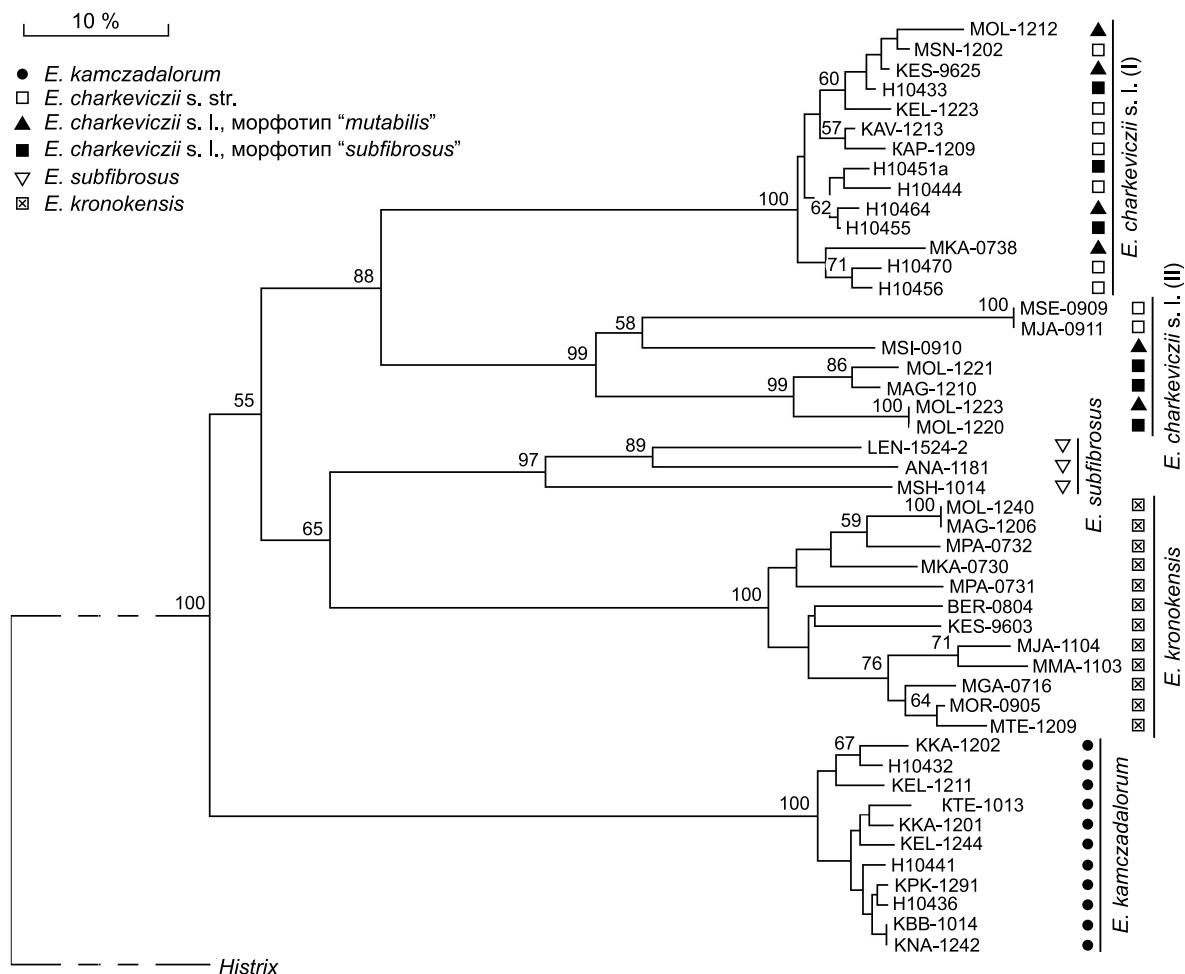


Рис. 3. ISSR-вариабельность при использовании праймера HB12 у дальневосточных таксонов рода *Elymus*. Нумерация образцов приведена согласно табл. 1.

Группа биотипов *E. kronokensis* из Магаданской области (MOL-1240, MAG-1206, МКА-0730, МРА-0732, МРА-0731), образовавшая общий кластер, морфологически уклоняется от типичных образцов в сторону *E. charkeviczii* s. str., отличаясь от других биотипов несколько меньшей компактностью колосьев, т. е. большими значениями морфометрических параметров – длиной колосьев и колосков, а также длиной остей НЦЧ до 4–5 мм.

Три образца, идентифицированные нами как *E. subfibrosus* из разных точек ареала и взятые в качестве реперных, показали более высокое сходство с группой, содержащей биотипы *E. kronokensis*. Клада образцов этого вида показала четкую видовую обособленность от других таксонов, несмотря на различное происхождение привлеченных в опыт образцов. Необходимо дальнейшее комплексное изучение *E. subfibrosus* как континентального вида с широким ареалом в пределах Сибири и Дальнего Востока.

1. *Elymus karczadalarum* – достаточно обособленный вид, не имеющий близкого родства с другими исследуемыми видами. Тем не менее не исключены события межвидовой гибридизации с



48

участием *E. kamczadalorum*, что в каждом конкретном случае требует дополнительных подтверждений относительно явлений интрогрессии в последующих поколениях.

2. Единый вид *E. charkeviczii* s. l., по всей видимости, имеет более широкий ареал на севере Дальнего Востока и значительную внутривидовую изменчивость морфологических признаков. Это позволяет ошибочно относить разные формы *E. charkeviczii* к другим видам рода, близким по морфологии колоса. Так, можно выделить три морфотипа, соответствующих уже известным и признанным видам *E. charkeviczii* s. str., *E. mutabilis* и *E. subfibrosus*. Эти морфотипы распространены не только на Камчатке, но и по другую сторону от Охотского моря – в Магаданской области. В связи с изменчивостью диагностических признаков *E. charkeviczii* s. l. необходимо создать уточненный диагноз для *E. charkeviczii* в широком понимании, отличающий его от близких по морфологии континентальных видов *E. mutabilis* и *E. subfibrosus*. Трудность с таксономическими позициями будет заключаться в поиске и выделении морфологического признака (признаков), маркирующего все особи данного комплекса как единого вида. Вероятно, с этой целью необходимо провести серию опытов по искусственной гибридизации образцов из разных мест произрастания с последующей оценкой наследования различительных признаков.

3. Считается, что *E. kronokensis*, описанный с Камчатки, широко распространен в Сибири и на Дальнем Востоке России. В разных природных популяциях часто отмечается его совместное произрастание с другими видами рода, что не могло не отразиться на генотипической структуре локальных популяций *E. kronokensis*. По нашим оценкам, значительные отличия по морфологии имеют северные и южные расы этого вида. Наиболее сложным для идентификации представляется признак побегообразования в первые годы жизни. В настоящее время нет определенности в соотношении роли генотипа и среды в формировании типа побегообразования у биотипов из разных природных популяций. Именно по этим причинам особенности внутривидовой дифференциации *E. kronokensis* представляют особый интерес для понимания механизмов микроэволюционных процессов и, следовательно, нуждаются в более подробном изучении с привлечением комплекса методов экспериментальной ботаники.

В статье использовались материалы “Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН”, УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU_440534.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках проектов № 16-34-00505, 16-04-01605.

ЛИТЕРАТУРА

- Агафонов А.В., Герус Д.Е. Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Probat. s. l. (Triticeae: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики // Раст. мир Азиатской России. 2008. № 1. С. 58–70.
- Агафонов А.В., Герус Д.Е., Дорогина О.В. Самоопыление видов рода *Elymus* (Triticeae: Poaceae) и его отражение на полипептидных спектрах белков эндосперма // Сиб. ботан. вестник: электрон. журн. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 21–26. URL: <http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i4.pdf> (дата обращения: 12.01.2009).
- Агафонов А.В., Герус Д.Е., Кобозева Е.В. Дифференциация StY-геномных видов рода *Elymus* (Poaceae) в Азиатской России по данным морфологии, изменчивости запасных белков эндосперма, гистона H1 и ДНК маркеров // Материалы IV Междунар. конф. “Проблемы изучения растительного покрова Сибири”. Томск, 2010. С. 7–9.
- Агафонов А.В., Кобозева Е.В., Salomon B. Новый вид рода *Elymus* L. (Poaceae) из Горного Алтая // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 4 (20). С. 36–40.
- Кобозева Е.В., Олонова М.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В. Полиморфизм и специфичность StY-геномных видов *Elymus gmelinii* и *E. pendulinus* (Triticeae, Poaceae) на территории азиатской части России // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 2 (18). С. 45–55.
- Кобозева Е.В., Асбаганов С.В., Агафонов А.В. Изменчивость ISSR-маркеров и оценка наследования диагностических признаков среди StY-геномных видов *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Poaceae: Triticeae) // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, вып. 1. С. 135–145 (doi: 10.18699/VJ17.232).
- Пешкова Г.А. *Elymus* L. – Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17–32.
- Пробатова Н.С. Новые таксоны сем. Poaceae с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 2. С. 251–259.
- Пробатова Н.С. Мятликовые, или злаки – Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Kobozeva E.V., Agafonov A.V., Salomon B. Morphological differentiation, endosperm protein variability, and ISSR marker variation in the Central Asian *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* and *E. praeruptus* (Poaceae) // Abstr. 7 Int. Triticeae Symp. (June 9–13, 2013, Chengdu, Sichuan, China): Book of abstr. 2013. P. 53.

- Ma X., Zhang X.Q., Zhou Y.H. et al.** Assessing genetic diversity of *Elymus sibiricus* (Poaceae: Triticeae) populations from Qinghai-Tibet Plateau by ISSR markers // Biochem. Syst. Ecol. 2008. V. 36. P. 514–522.
- Ma X., Chen S., Zhang X., Bai S., Zhang C.** Assessment of Worldwide Genetic Diversity of Siberian Wild Rye (*Elymus sibiricus* L.) Germplasm Based on Gliadin Analysis // Molecules. 2012. V. 17. P. 4424–4434 (doi: 10.3390/molecules17044424).
- Nei M.** Molecular evolutionary genetics. N.Y., 1987. 512 p.
- Nei M., Li W.-H.** Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1979. V. 76, No. 10. P. 5269–5273.
- Peer Van de Y., Wachter R.D.** TREECON for Windows: A software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Comput. Appl. Biosci. 1994. V. 10. P. 569–570.
- Zhou K., Zhang X., Ma X., Chen S.** Genome constitutions and genetic relationship of *Elymus* species from China // Abstr. 7 Int. Triticeae Symp. (June 9–13, 2013, Chengdu, Sichuan, China): Book of abstr. 2013. P. 50.

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ И ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ
СЕМЕЙСТВА BORAGINACEAE В РЕСПУБЛИКЕ КАЗАХСТАН

С.В. Овчинникова¹, А.Ю. Королук¹, А.Н. Куприянов², И.А. Хрусталёва²,
Н.Н. Лащинский¹, А.Л. Эбель³

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: sv-ovchin@yandex.ru; akorolyuk@rambler.ru; nml630090@gmail.com

²Кузбасский ботанический сад ИЭЧ ФИЦ УУХ СО РАН,
656065, Кемерово, просп. Ленинградский, 10, e-mail: kupr-42@yandex.ru; atriplex@rambler.ru

³Национальный исследовательский Томский государственный университет,
634050, Томск, просп. Ленина, 36, e-mail: alex-08@mail2000.ru

В результате ревизии гербарных материалов и опубликованных данных выявлены новый для флоры Казахстана вид *Myosotis austrosibirica* O.D. Nikif., новые местонахождения эндемичных видов *Lappula rupestris* (Schrenk) Guerke, *Lepechiniella saurica* (Bajt. et Kudabaeva) Ovczinnikova, *Rochelia leiosperma* Golosk. Местонахождения 18 редких видов из родов *Gastrocotyle* Bunge, *Heterocaryum* DC., *Lappula* Gilib., *Lepechiniella* Popov, *Myosotis* L. являются новыми для ботанико-флористических районов, принятых во “Флоре Казахстана”. Для каждого вида приведены ссылка на первоописание и основные публикации по флоре Казахстана, процитирована оригинальная этикетка новых местонахождений с указанием района и ссылкой на место хранения, в примечаниях даны сведения об общем распространении, рассмотрены диагностические признаки, при необходимости процитированы сведения о типовых образцах.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, эндемик, редкие виды, новые местонахождения, Республика Казахстан.

NEW LOCALITIES OF THE RARE AND ENDEMIC SPECIES
OF THE FAMILY BORAGINACEAE IN KAZAKHSTAN REPUBLIC

S.V. Ovchinnikova¹, A.Yu. Korolyuk¹, A.N. Kupriyanov², I.A. Khrustaleva²,
N.N. Lashchinskiy¹, A.L. Ebel³

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: sv-ovchin@yandex.ru; akorolyuk@rambler.ru; nml630090@gmail.com

²Kuzbass Botanical Garden at Federal Center of Coal and Coal Chemistry, SB RAS,
656065, Kemerovo, Leningradskiy pr., 10, e-mail: kupr-42@yandex.ru; atriplex@rambler.ru

³Tomsk State University,
634050, Tomsk, Lenina pr., 36, e-mail: alex-08@mail2000.ru

Results of the critical revision of Kazakhstani Boraginaceae collections from the herbaria LE, NS, NSK, TK, KUZ, ALTb (Russia), AA, KG (Kazakhstan), TASH (Uzbekistan) carried out in 1996–2016 are presented. The species *Myosotis austrosibirica* O.D. Nikif. new for the flora of Kazakhstan is recorded. New localities of 18 rare species from genera *Gastrocotyle* Bunge, *Heterocaryum* DC., *Lappula* Gilib., *Lepechiniella* Popov, *Myosotis* L. and endemic species *Lappula rupestris* (Schrenk) Guerke, *Lepechiniella saurica* (Bajt. et Kudabaeva) Ovczinnikova, *Rochelia leiosperma* Golosk., according to the botanical-geographical division of Kazakhstan are revealed. The reference to the publication of first description and main publications by flora of Kazakhstan are given. Text of original label of new localities with citation of region and place of storage are presented. Information about geographical distribution, diagnostic features and type specimens (if it is necessary) are given in comment.

Key words: *Boraginaceae*, endemic, rare species, new localities, Kazakhstan Republic.

Первая крупная сводка по семейству *Boraginaceae* Juss. для территории СССР принадлежит М.Г. Попову (1953). Выход “Флоры СССР” стимулировал изучение флоры союзных республик бывшего СССР. Седьмой том “Флоры Казахстана” с ревизией семейства *Boraginaceae* вышел в 1964 г. Семейство обрабатывали: ученик М.Г. Попова –

В.П. Голоскоков и А. Оразова (1964). За последние 50 лет вышли сводки и обзоры, посвященные ботаников Средней Азии, Китая и Сибири (Определитель растений Средней Азии, 1986; Камелин, 1990; Овчинникова и др., 1997; Овчинникова, 2009; Куприянов, Овчинникова, 2017; Zhu et al., 1995). Вышедшие “Флоры” и таксономические обзоры по

Boraginaceae сопредельных территорий существенно изменили представления об ареале многих видов (Овчинникова, 2008, 2011; Никифорова, 2009, 2010). В результате монографических исследований разных таксонов были описаны новые виды (Голоскоков, 1971, 1975, 1977; Кудабоева, 1979а,б, 1983; Байтенов, Кудабоева, 1985; Камелин, 1999; Овчинникова, 1999, 2003; Никифорова, 2003; Овчинникова и др., 2004; Kamelin, 1993; Aralbaev, 1995).

При изучении видов из семейства *Boraginaceae* флоры Республики Казахстан подвергнуты тщательной ревизии гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE, Санкт-Петербург), Института ботаники и фитоинтродукции (AA, Алматы, Казахстан), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK, Новосибирск), Кузбасского ботанического сада ФИЦ УУХ СО РАН (KUZ, Кемерово), Национального исследовательского Томского госуниверситета (ТК, Томск), Алтайского госуниверситета (ALTB, Барнаул), Научно-производственного объединения "Ботаника" (TASH, Ташкент, Узбекистан), Карагандинского ботанического сада (KG, АО Международный научно-производственный холдинг "Фитохимия", Караганда). Изучен типовый материал, проведены наблюдения за растениями в природе. В результате этих исследований выявлен новый для флоры Казахстана вид *Myosotis austrosibirica* Nikiforova, новые местонахождения эндемичных видов *Lappula rupestris* (Schrenk) Guerke, *Lepechiniella saurica* (Bajt. et Kudabaeva) Ovczinnikova, *Rochelia leiosperma* Golosk., местонахождения 18 редких видов из родов *Gastrocotyle* Bunge, *Heterocaryum* DC., *Lappula* Gilib., *Lepechiniella* Popov, *Myosotis* L., новые для ботанико-флористических районов, принятых во "Флоре Казахстана" (Павлов, 1956). Для каждого вида приводится ссылка на первоописание и основные публикации по флоре Казахстана, процитирована оригинальная этикетка новых местонахождений с указанием района и ссылкой на место хранения, в примечаниях даются сведения об общем распространении, обсуждаются диагностические признаки, при необходимости процитированы сведения о типовых образцах.

Новый для флоры Казахстана вид

Myosotis austrosibirica O.D. Nikif., 1997, во Фл. Сиб., 11: 129; Никифорова, 2009, Раст. мир Аз. Росс. 2, 4: 32. – *Myosotis asiatica* auct. non Vestergren, nec Schischk. et Serg.: Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2272, р. р.; Оразова, 1964, во Фл. Казахст. 7: 201; Абдуллаева, 1986, в Опр. раст. Сред. Азии, 8: 121.

Джунг. Алат.: Джунгарский Алатау (нац. парк), верховье р. Сарымсақты, каменистая тундра, А = 3004 м над у. м., 45°16' с.ш., 80°48' в.д., 25.08.2014, А.Н. Куприянов (KUZ).

Б.К. Шишкин и Л.П. Сергиевская (1937) впервые отмечали, что южно-сибирские, в частности алтайские, растения *M. asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. отличаются от арктических. О.Д. Никифоровой (1997, 2009) установлено, что растения гор Южной Сибири, описанные как *M. austrosibirica*, произрастающие в субальпийском и альпийском поясах, отличаются от типичной *M. asiatica* характером опушения листьев и чашечки, формой долей чашечки, а также формой эремов и ареолы (площадки прикрепления к карпобазису).

Новые местонахождения эндемичных видов флоры Казахстана

Lappula rupestris (Schrenk) Guerke, 1893, in Engler u. Prantl, Pflanzenfam. 4, 3a: 107; Голоск., 1964, во Фл. Казахст. 7: 239, р. р., табл. 28, 5, 6; Набиев, 1986, в Опр. раст. Средн. Азии 8: 137, р. min. р.; Овчинникова, 2009, Новости сист. высш. раст. 41: 246.

Тарб.: Восточно-Казахстанская обл., хр. Саур, дол. р. Кендерлик, окр. зим. Карашоқы, А = 969 м над у. м., 47°43' с.ш., 85°27' в.д., 03.07.2015, А.Н. Куприянов, И.А. Хрусталева (KUZ).

Ранее приводился только для Казахского мелкосопочника (Овчинникова, 2009; Куприянов, Овчинникова, 2017).

Lepechiniella saurica (Bajt. et Kudabaeva) Ovczinnikova, 2005, Бот. журн. 90, 8: 1170; Овчинникова, 2009, Новости сист. высш. раст. 41: 268. – *Lappula saurica* Bajt. et Kudabaeva, 1985, Бот. мат. (Алма-Ата), 14: 49.

Тарб.: Восточно-Казахстанская область: хр. Саур, ур. Чанке, юго-вост. щебнистый склон, 11.06.1981, Ю.А. Котухов (NSK); хр. Саур, ур. Ак-Сиир, юго-зап. скалистый склон, 03.07.1983, Г.М. Кудабоева (NSK); хр. Монырак, предгорные увалы, А = 1076 м над у. м., 47°49' с. ш., 81°07' в. д., 01.07.2015, А.Н. Куприянов, И.А. Хрусталева (KUZ).

Заил. Кунг. Алат.: восточные отроги Заилийского Алатау, южный склон хребта Большие Богуты, на мелкоземле по северным скалистым склонам, 16.06.1955, В.П. Голоскоков (LE, AA); Алмаатинская обл., Енбекшиказахский район, горы Торайгыр, щебнистый склон, 43°20' с.ш., 78°57' в.д., 20.05.2003, А.Ю. Королюк, И.А. Хрусталева (NSK, KUZ); там же, восточнее гор Торайгыр, Чарынский каньон, ущелье, глинистый склон, 43°20' с.ш., 79°04' в.д., 21.05.2003, А.Ю. Королюк, И.А. Хрусталева (KUZ, NSK) (рис. 1).

Описан из Казахстана (хр. Саур, перевал Сайкан, юго-восточный щебнистый (дресвянистый) склон, 12.08.1983, Г.М. Кудабоева (AA!)). Был известен только из типового местонахождения.



Рис. 1. *Lepechiniella saurica* (Bajt. et Kudabaeva) Ovczinnikova (NSK00083).



Рис. 2. Holotypus *Rochelia leiosperma* Golosk. (AA).

Г.М. Кудабеева (Байтенов, Кудабеева, 1985) сравнивала свой вид с *Lappula lipskyi* Роров, у которого также зремы в ценобии двух морфотипов: крыловидные и бескрылые, но на диске имеется

киль. Она считала свой вид однолетним, но в описании сказано, что розеточные листья остаются живыми при плодоношении, стеблей несколько. Работа с новыми сборами показала, что *Leprechini-*