

О РАЗНООБРАЗИИ КОМПЛЕКСА *FESTUCA VALESIACA* AGG. (POACEAE) В ПРИЧЕРНОМОРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

И. А. Беднарская¹, П. Шмарда²

¹Институт экологии Карпат НАН Украины
Львов, Украина, ibednarska@ukr.net

²Масариков университет
Брно, Чехия, smardap@sci.muni.cz,

В ходе изучения узколистных овсяниц юга Украины было выявлено ранее неизвестное разнообразие форм в пределах сборной группы *F. valesiaca* agg. Анализ хромосомных чисел показал, что в области Причерноморской низменности встречаются диплоидные (2x) и тетраплоидные (4x) формы родства *F. callieri*, которые образуют весь спектр переходных форм к *F. valesiaca* s.str. Было установлено, что *F. callieri* в Крыму имеет два цитотипа (4x и 6x), тогда как на территории Болгарии и Румынии популяции сходные с *F. callieri* имеют плоидность 2x и 4x. Анализ анатомии и морфологии образцов со всего вышеуказанного региона позволяет предположить, что гетерогенность популяций юга Украины имеет гибридогенное происхождение и связано в своем становлении с балканскими таксонами.

Ключевые слова: *Festuca valesiaca*; *F. callieri*; хромосомные числа; гибридизация

ABOUT THE DIVERSITY OF THE *FESTUCA VALESIACA* AGG. (POACEAE) IN THE BLACK SEA LOWLAND

I. Bednarska¹, P. Šmarda²

¹The Institute of Ecology of the Carpathians NASU,
Minsk, Belarus, petrov@gmail.com

²Masaryk University,
Brno, Czech Republic, E-mail: smardap@sci.muni.cz,

During the study of narrow-leaved fescues in the south of Ukraine, a previously unknown variety of forms within the group *F. valesiaca* agg. has been identified. The analysis of chromosome numbers showed that in the area of the Black Sea lowland there are diploid (2x) and tetraploid (4x) forms of relationship of *F. callieri*, which form the entire spectrum of transitional forms to *F. valesiaca* s.str. It was found that *F. callieri* in Crimea has two cytotypes (4x and 6x), while in Bulgaria and Romania populations of *F. callieri* have ploidy of 2x and 4x. The analysis of the anatomy and morphology of samples from the aforesaid region suggests that the heterogeneity of populations in southern Ukraine is of hybridogenous origin and associated in its formation with Balkan taxa.

Key words: *Festuca valesiaca*; *F. callieri*; chromosome numbers; hybridization

Виды сборной группы *Festuca* agg. *valesiaca*, или как их называют по старой традиции «сулькатные» виды, относятся к одной из самых сложных систематических групп среди узколистных овсяниц. Представители данного комплекса являются своего рода рекордсменами как по количеству описанных таксонов, так и по разногласиям в их трактовке и выделении критериев для их разграничения. [1-9]. Одной из причин такого положения является высокий уровень изменчивости микроскопических анатомо-морфологических признаков, которые традиционно используют в систематике рода и значительное их перекрытие.

Несмотря на наличие больших объемов литературы, где обсуждается *F. valesiaca* agg., работ, специально посвященных их изучению, очень мало.

Информация о видах во «Флорах» и «Определителях» весьма ограничена, поскольку основной целью таких изданий является ревизия сведений об имеющемся биоразнообразии в очень сжатом и формализованном виде, тогда как механизмы его возникновения не являются предметом обсуждения. Также малоинформативными являются работы «описательного» периода, который длился до 70-х годов прошлого века и базировался на очень малом в широтно-географическом аспекте материале. В результате мы имеем весьма фрагментарные исследования, проводившиеся: 1) по различным (несопоставимым) методикам, 2) с изучением только некоторых видов агрегата, 3) изучением лишь отдельных аспектов специализации видов, 4) на небольших территориях. В итоге до сих пор нет определенности относительно видового состава *F. valesiaca* agg. в разных частях Европы, распространения видов, определения факторов, влияющих на их дифференциацию, вопросов изменчивости, а также вклада в общий полиморфизм гибридизации, как, впрочем, и существование самой гибридизации.

Общепризнанно, что гибридизация в эволюционном аспекте является одним из ключевых способов становления таксонов среди злаков, в том числе и видов рода *Festuca* L. Наиболее последовательно гипотеза гибридогенного происхождения многих видов рода отстаивалась авторами российской школы и экстраполирована почти на треть таксонов типовой секции *Festuca*, которые приводились для СССР [10-13].

К общепризнанным таксонам гибридогенного происхождения флоры Восточной Европы относятся, к примеру, *F. macutrensis* Zapal., *F. arietina* Klok. [14], *F. brevipila* Tracey (syn. *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina), *F. callieri* (Hack.) Markgr., *F. galiciensis* Bednarska [15] и многие другие. Как правило, виды *F. valesiaca* agg. имеют в листьях 3-5 основных изолированных тяжа склеренхимы, тогда как главным основанием для утверждения их гибридогенного происхождения является склонность к слиянию отдельных тяжей склеренхимы до образования прерванного или сплошного кольца склеренхимы (последнее унаследовано от *F. ovina* L. s.l.). Поскольку далеко не все особи имеют такое свойство, для их выявления необходимо работать с многочисленными образцами (популяционными выборками), которые помогают объективно оценить полиморфизм вида, а также утверждать не случайность попадания такого специфического признака как слитые между собой тяжи.

Проведенные нами исследования (1995-2020 гг.) принципиально отличаются от подобных в области таксономии узколистных овсяниц тем, что нашим объектом изучения являются именно популяции, а не смесь различных по происхождению образцов в гербарных фондах. Только таким образом можно определить реальную норму реакции вида, его дискретность, различать модификационную изменчивость и экологическую или географическую дифференциацию, выяснить насколько популяции различных видов отделены друг от друга при совместном произрастании и многие другие вопросы. Вроде как абсолютной аксиомой является то, что популяция – это элементарная единица эволюции, тем не менее, известны лишь считанные работы, в которых виды *F. valesiaca* agg. изучались на уровне непосредственно популяций [5, 16-20].

По единой методике, с учетом 20 анатомо-морфологических признаков, нами было изучено около 12 видов агрегата на территории Украины, Беларуси, Литвы, Польши, Болгарии и Румынии. Всего, на сегодняшний день, в коллекции LWKS (г. Львов) хранится более 500 популяционных выборок по 15-30 образцов в каждой. Однако, имея даже столь обширный материал для сравнения, в ряде случаев мы

сталкиваемся с проблемой интерпретации /трактовки существующего в некоторых регионах разнообразия в пределах группы.

Исследования последних лет на юге Украины (Одесская, Николаевская и Херсонская области) выявили существование многочисленных форм, которые не могут быть отнесены ни к одному из известных на сегодняшний день видов агрегата. Ранее их определяли как *F. valesiaca*, однако анализ анатомии листьев показал, что в местных популяциях, наряду со срезами типичными для *F. valesiaca* (3-5 изолированных тяжей склеренхимы), регулярно также встречаются образцы со срезами весьма схожими с *F. callieri*, где центральный и боковые тяжи сливаются в полукольцо (реже в сплошное кольцо). Характерной особенностью последнего вида является также очень мощное утолщение склеренхимы против центральной жилки, тогда как краевые (угловые) тяжи остаются довольно таки тонкими. Ранее *F. callieri* была известна на территории Украины исключительно из горного Крыма. Изученные нами с полуострова популяции *F. callieri* показали, однако, что уровень изменчивости вида в Крыму на самом деле гораздо более высокий, чем ранее было описано. В частности, при неблагоприятных для вида условиях (или в затенении) до половины образцов в популяции могут иметь изолированные и далеко не столь мощно развитые, как это принято считать, тяжи склеренхимы. Последние факты склоняли к идее, что образцы с юга Украины имеют родство с крымской *F. callieri*. Однако, анализ хромосомных чисел показал, что все не так просто.

На базе лаборатории кафедры ботаники и зоологии Масарикова университета в г. Брно (Чехия), методом проточной цитометрии (Flow Cytometry (FCM) Analysis) было проанализировано несколько сотен образцов *F. agg. valesiaca* с юга Украины и Крымского полу острова, с причерноморской части Румынии и Болгарии. Также был проведен анализ параметров анатомии и морфологии у приблизительно 100 популяций из указанного региона.

Результаты показали, что в Крыму, в том числе и в *locus classicus*, *F. callieri* является тетраплоидом, очень редко – гексаплоидом. Тогда как на юге Украины популяции, где встречаются образцы похожие на *F. callieri*, были диплоидными и тетраплоидными. Особенностью причерноморских популяций является тот факт, что количество анатомических срезов с морфотипом *F. callieri* в них обычно не превышает 10-40% от общего числа, тогда как остальные срезы характерны для *F. valesiaca* s.str. С одной стороны, такие популяции «не дотягивают» до *F. callieri*, у которой 55-100% срезов в популяциях имеют диагностический для вида морфотип, к тому же среди них имеются диплоиды. С другой стороны – это уже и не *F. valesiaca*, поскольку игнорировать такое количество нехарактерных для вида срезов нельзя, как и факт наличия кроме диплоидов еще и тетраплоидов. Еще более запутанно выглядит картина, если учесть, что существуют, например, тетраплоидные популяции в которых нет ни единого образца со слитыми как у *F. callieri* тяжами склеренхимы. Возник вопрос: как тетраплоидная *F. callieri* «потеряла» в Причерноморье свои диагностические признаки с одной стороны, и как возникли диплоидные популяции хоть и с небольшой, но частью образцов с морфотипом *F. callieri*?

Ответ на данный вопрос, по нашему мнению, кроется не в крымских, а в балканских популяциях родства *F. callieri*. Так, в Болгарии и Румынии, недалеко от побережья Черного моря, были обнаружены многочисленные популяции (ранее их традиционно определяли как *F. callieri*), которые оказались то диплоидными, то тетраплоидными. Учитывая трансгрессию моря в недавнем геологическом прошлом (так называемую Теорию черноморского потопы), именно образцы

балканского происхождения, по нашему мнению, дали начало тому разнообразию форм, которое мы видим на юге Украины.

Наиболее вероятным путем формирования такого невероятного количества переходных форм между двумя видами является гибридизация, причем во всем разнообразии ее вариантов. То есть это могла быть прямая гибридизация диплоидной *F. callieri* с диплоидной *F. valesiaca*, обратная гибридизация (интрогрессия) гибридов с родительскими видами, амфиплоидия как способ становления гибридов с последующим удвоением количества хромосом, и, наконец, гибридизация аллотетраплоидов с тетраплоидной *F. callieri*. При этом все Причерноморье выглядит как огромный полигон гибридизации и становления эволюционно молодых, слабо дифференцированных видов. Пока что разделить всю существующую смесь на самостоятельные таксоны не представляется возможным, как и рассматривать их всех в качестве одного полиморфного вида.

Безусловно, данная теория требует в будущем своего подтверждения на молекулярно-генетическом уровне исследований. Однако, факт существования современных гибридов с 21 (3x) или 35 (5x) хромосомами в смешанных популяциях (2x+4x или 4x+6x) позволяет смело предполагать, что результаты гибридизации в пределах группы *F. valesiaca* agg. оказали существенное влияние на формирование современной гетерогенной смеси родства *F. callieri* на юге Украины.

Библиографические ссылки

1. Цвелев Н.Н. Род *Festuca* L. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. С. 382–417.
2. Тверетінова В.В. До вивчення костриць з ряду *Sulcatae* V.Krecz. et Bobr. флори України // Вісник Харків. Ун-ту. 1973. 89. № 5. С. 19–25.
3. Тверетінова В.В. Род *Festuca* L. Злаки Украины. К.: Наук. думка, 1977. С. 265–320.
4. Markgraf-Dannenbergh I. *Festuca* L. // Flora Europaea. Cambridge, Univ. Press. 1980. 5. P. 125–153.
5. Pils G. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytol. 1984. 24. № 1. P. 35–77.
6. Šmarda P. DNA ploidy levels and intraspecific DNA content variability in Romanian fescues (*Festuca*, *Poaceae*) measured in fresh and herbarium material. *Folia Geobot* 41, 417–432 (2006). <https://doi.org/10.1007/BF02806558>
7. Šmarda P., Danihelka J. & Foggi B. . Taxonomic and nomenclatural notes on *Festuca pannonica*, *F. valesiaca* and *F. pseudodalmatica* (*Poaceae*). *TAXON*. 2009. 58. P. 271–276. 10.1002/tax.581026.
8. Arndt S. Novelties in the *Festuca valesiaca* group (*Poaceae*) from the Central Alps. *Plant Systematics and Evolution* 2008. 271. P. 129–142.
9. Беднарська І.О. Рід *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі західних регіонів України. Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05-ботаніка. Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, Київ, 2007.
10. Алексеев Е.Б. *Festuca macutrensis* Zapal. – новый вид для Среднерусской флоры. (К вопросу о происхождении *F. macutrensis* и *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1972. 77. № 3. С. 142–147.
11. Алексеев Е.Б. О роли гибридизации в видообразовании и эволюции злаков рода *Festuca* L. Филогения высш. растений. М.: Наука, 1982. С. 6–8.
12. Цвелев Н.Н. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. 2 Эволюция подрода *Festuca* // Ботан. журн. 1972. 57. № 2. С. 161–172.

13. Цвелев Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (Poaceae). История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. 1972а. С. 5–16.
14. Bednarska I., Kostikov I., Tarieiev A., Stukonis V. Morphological, karyological and molecular characteristics of *Festuca arietina* Klok. – a neglected psammophilous species of the *Festuca valesiaca* agg. from Eastern Europe // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2017. 59(1). P. 35–53. DOI: <https://doi.org/10.1515/abcsb-2017-0004>
15. Bednarska I., Brazauskas G. *Festuca galiciensis*, a new species of the *F. valesiaca* group (Poaceae) from Ukraine // *Phytotaxa*. 2017a. 306(1). P. 21–36. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.306.1.2>
16. Májowský J. Adnotationes ad species gen. *Festuca* florum Slovaciae additamentum // *Acta Fac. Rerum natur. Univ. Comenianae. Bot.* 1962 (1963). 7. № 7. С. 317–335.
17. Bidault M. Étude biosystematique de quelques formes critiques de *Festuca ovina* L. subsp. *sulcata* Hack. // *Bull. Soc. Bot. France*. 1967. 114. № 1–2. С. 47–58.
18. Bidault M. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France // *Rev. Cytol. et Biol. Vég.* 1968. 31. P. 217–356.
19. Toman M. Populationsanalyse der Sammelart *Festuca valesiaca* agg. in Böhmen // *Feddes repert.* 1976. 87. № 7. S. 503–519.
20. Toman M. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Populationsstruktur und zur Taxonomie von *Festuca* Sect. *Festuca* in Böhmen (ČSSR) // *Feddes repert.* 1990. 101. № 1–2. S. 1–40.