

Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (Poaceae)*

Н.С. Пробатова, Э.Г. Рудыка, С.Л. Громик
Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Злаки, одно из крупнейших семейств мировой флоры, занимают важное место во флористических работах В.Л. Комарова. Они также являлись предметом его особого внимания, как, например, некоторые представители трибы Poeae (Комаров, 1924). Многие виды злаков были открыты В.Л. Комаровым, другие носят имя замечательного учёного (*Asperella komarovii* Roshev., *Poa komarovii* Roshev., и др.).

Во флоре умеренной Голарктики (и на Дальнем Востоке России) в таксономическом составе семейства Poaceae центральное место занимают представители двух близких триб злаков: овсовых Aveneae и мятликовых Poeae, в последнее время иногда объединяемых в одну трибу (Цвелёв, 1987).

Различные аспекты эволюции этих триб давно привлекают внимание исследователей. Именно здесь были выявлены уникальные 4-хромосомные виды: *Zingeria biebersteiniana* (Цвелёв, Жукова, 1974) и *Colpodium versicolor* (Соколовская, Пробатова, 1977), которыми, вместе с двумя представителями семейства Asteraceae (*Haplorappus gracilis*, *Brachycome dichromosomatica*), исчерпываются примеры известных в мире растений с наименьшим числом хромосом $2n = 4$.

К трибе Aveneae причисляется небольшой, но чрезвычайно интересный род *Milium* L. – бор, или просяник, иллюстрирующий различные этапы эволюционного преобразования кариотипа у злаков.

Род *MILIUM* L.

1. Таксономический состав рода и его положение в системе злаков

Около 6–7 видов этого рода распространены в умеренных и субтропических странах северного полушария. В роде выделяются две секции: типовая секция

* Статья подготовлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 98-04-49455).

Milium, к которой принадлежат многолетние виды лесов и лугов, и древнесредиземноморская секция *Miliellum* Tzvel., содержащая однолетние виды – эфемеры (Цвелёв, 1976).

Род *Milium* L. был установлен в 1753 г. Линнеем в “*Species Plantarum*”, где были приведены два вида, в их числе – *M. effusum* L. С этого времени началось пополнение рода новыми видами. В разное время были описаны: *M. vernale* Bieb., *M. scabrum* Rich., *M. montianum* Parl., *M. verticillatum* Boiss. et Bal., *M. schmidtianum* Tzvel., *M. transcaucasicum* Tzvel. и др. Со временем в пределах *M. vernale* s.l. стали выделяться внутривидовые таксоны: разновидность *var. alexeenkoi* Tzvel. и подвиды – *subsp. tzelevii* Probat., *subsp. intermedium* Probat. При этом предлагались номенклатурные комбинации: *M. vernale* *subsp. montianum* (Parl.) Trabut, *subsp. scabrum* (Rich.) Paunero, *subsp. alexeenkoi* (Tzvel.) Probat.

В результате таксономической ревизии рода *Milium* L., проведённой Н.С. Пробатовой (1977), на базе *M. verticillatum* Boiss. et Bal. был обоснован новый монотипный род *Zingeriopsis* Probat., признанный в мировой системе семейства Poaceae (Цвелёв, 1987; Tzelev, 1989).

Положение рода *Milium* в системе семейства Poaceae неоднократно пересматривалось. Его помещали попеременно в разные фестукоидные (и даже паникоидные) трибы злаков с одноцветковыми колосками (Tutin, 1950) – Agrostideae, Stipeae, Paniceae. Род *Milium* действительно имеет сходные черты с некоторыми представителями ковылёвых Stipeae, например, с родом *Piptatherum* Beauv. (твёрдые блестящие цветковые чешуи и неправильно зубчатые лодикулы), но он хорошо отличается от них отсутствием ости, наличием двух (а не трех) лодикул и основными числами хромосом (x) – 4, 5, 7 и 9, которые совершенно не характерны для трибы Stipeae. Наличие зубчатых лодикул и твёрдых цветковых чешуй отличают его от полевицевых Agrostideae. Сходство с просовыми Paniceae выражается в сплюснутых со спинки колосках и кожисто-хрящеватых цветковых чешуях, но по всем другим признакам (строению колоска, фестукоидной анатомии листовой пластинки, хромосомам и т.п.) имеются очень существенные различия.

Н.Н. Цвелёв (1976) рассматривает род *Milium* в монотипной подтрибе *Miliinae* Dumort. трибы овсовых Aveneae (подсем. Pooideae). Наконец, заслуживает внимания предложение рассматривать этот род в особой, монотипной трибе *Milieae* Endl., которое разделяет и Т.Г. Тутин (1950).

В системе трибы Aveneae у Н.Н. Цвелёва (1976) рядом с *Milium* помещён род *Holcus* L., относящийся к подтрибе *Holcinae* Dumort. На основании сопоставления морфологии их колосков автор считает, что колосок типа *Milium* можно “вывести” из колоска типа *Holcus* с его также кожистыми блестящими, хотя и остистыми, цветковыми чешуями.

Относительно близким к роду *Milium* считается и род цингерия *Zingeria* P. Smirn.: один из видов его, *Z. kochii* (Mez) Tzvel. был первоначально описан как *Milium kochii* Mez. Действительно, этот вид цингерии имеет большое внешнее сходство с *Milium vernale*, однако при детальном морфологическом сопоставлении обнаруживаются существенные различия между этими родами, которые выражаются в полном отсутствии у *Milium* опушения на твёрдых блестящих цветковых чешуях и наличии шипиков на веточках метёлок (Цвелёв, Болховских, 1965). *Milium verticillatum* Boiss. et Bal., описанный в 1859 г. из Малой Азии (историческая область Фригия), более чем через 100 лет был переведён в род *Zingeria* (Chrték, 1963). Впоследствии сравнительное изучение морфологии этих растений показало, что их нельзя отнести ни к *Milium*, ни к *Zingeria*; и бывший *Milium verticillatum* был выделен (Пробатова, 1977) в особый, монотипный род *Zingeriopsis* Probat.

2. Морфология и систематика рода *Milium* L.

Для рода *Milium* характерны следующие признаки. Общие соцветия – более или менее раскидистые метёлки 5–30 см длиной (дл.). Колоски 2,2–4 мм дл., с одним обоеполым цветком. Колосковые чешуи равны по длине колоску, кожисто-перепончатые, ланцетно-яйцевидные, острые или туповатые, с 3 заметными жилками и без киля, по всей наружной поверхности шероховатые из-за очень коротких шипиков. Цветковые чешуи почти равны колоску (не более чем на 1/5 короче), твёрдые, ланцетно-яйцевидные, голые, блестящие, плотно сомкнутые между собой; нижняя с 5 слабыми жилками и без киля, тупая или островатая, верхняя с 2 слабыми жилками; каллус (утолщенное основание нижней цветковой чешуи) короткий, голый. Лодикул 2, часто неправильно зубчатые. Тычинок 3. Пестик с короткими свободными столбиками и коротковолосистыми рыльцами. Зерновки при созревании опадают вместе с цветковыми чешуями (позднее опадают и колосковые чешуи). Крахмальные зёрна сложные. Многолетние и однолетние растения, 20–150 см высотой (выс.).

Типовая секция *Milium* объединяет растения с относительно примитивными признаками. Это многолетники 40–150 см выс., с ползучими подземными побегами. Нижние цветковые чешуи почти равны по длине колосковым чешуям. Лодикулы клиновидные, косо обрубленные и неправильно зубчатые. Зерновки свободно расположены в цветковых чешуях. Основное число хромосом $x = 7$. В секции – 3 вида: почти гюларктический лесной вид *M. effusum* L. (описан из Европы), кавказско-малоазиатский *M. schmidtianum* C. Koch (описан из Грузии) и южно-закавказский *M. transcaucasicum* Tzvel. (описан из бывшей Нахичеванской АССР). Отличаются они друг от друга по

подземным побегам, шероховатости стебля и влагалищ листьев, общими размерами растений, ширине листовых пластинок, форме метёлок и расположению колосков. Существует мнение (Цвелёв, 1976), что *M. schmidtianum* более правильно присоединять к *M. effusum* в качестве подвида, однако оно не получило единодушного признания, хотя мы считаем, что *M. effusum*, скорее всего, действительно является политипическим видом.

Представители второй секции – *Miliellum* Tzvel. – однолетники 20-70 см выс., образующие небольшие дерновинки. Цветковые чешуи их на 1/5-1/4 короче колосковых. Лодикулы широколанцетные, на верхушке островатые. Зерновки плотно прилегают к цветковым чешуям (почти слипаются с ними). Основные числа хромосом $x = 4, 5, 7$ и 9 . В секции – два вида. Это прежде всего очень полиморфный древнесредиземноморский вид *M. vernale* Bieb. s.l., подразделяющийся на 6 подвидов (Пробатова, 1977, 1978). Другой вид этой секции переднеазиатский *M. pedicellare* (Bornm.) Roshev. et Meld. отличается от *M. vernale* s.l. крупными метёлками с широко расставленными при цветении веточками (ширина метёлки равна её длине), а также очень длинными (до 20 мм) ножками колосков.

Ключ для определения таксонов рода *Milium*

1. Многолетники с ползучими подземными побегами 2
 - Однолетники, без подземных побегов (легко вырывающиеся с корнями) 4
2. Пластины листьев 2,5-5 мм шириной (шир.), метёлки 6-12 см дл.; стебли тонкие, под узлами слабошероховатые
 - M. transcaucasicum* – Б. закавказский
 - Пластины листьев 5-18 мм шир., метёлки 10-30 см дл.; стебли более толстые, под узлами гладкие 3
3. Метёлки с косо вверх направленными укороченными веточками, несущими густо расположенные колоски. Корневище короткое, толстое
 - M. schmidtianum* – Б. Шмидта
 - Метёлки раскидистые, широко- или овально-пирамидальные, с рыхло расположенными колосками. Корневище тонкое, столонобразное
 - M. effusum* – Б. развесистый
4. Ножки колосков до 20 мм дл., ширина метёлки равна её длине
 - M. pedicellare* – Б. расставленный
 - Ножки колосков до 5 мм дл., ширина метёлки значительно меньше её длины

- M. vernale* s.l. – Б. весенний 5
5. Цветковые чешуи 1,5-1,7 мм дл., колоски 1,8-2,4 (2,5) мм дл., многочисленные и густо расположенные на веточках метёлки
- M. vernale* subsp. *alexeeenki* – Б. Алексеенко
- Цветковые чешуи 1,8-2,8 мм дл., колоски 2,5-4,4 мм дл. 6
6. Веточки метёлок укороченные, самые длинные из них (в нижней мутовке) равны 1/4-1/3 длины метёлки; листовые пластинки укороченные (пластинка верхнего стеблевого листа 0,5-1,3 см дл.)
- M. vernale* subsp. *scabrum* – Б. шероховатый
- Самые длинные веточки метёлки (в нижней мутовке) достигают или превышают 1/2 её длины 7
7. Колоски 3,5-4,1 (4,4) мм дл. Веточки в нижних (мутовках) метелок по 1-2 (3)
- M. vernale* subsp. *montianum* – Б. Монти
- Колоски 2,5-3,5 (3,7) мм дл. Веточки в нижних узлах метелки обычно более многочисленные 8
8. Нижние цветковые чешуи 2,3-2,6 мм дл., колоски – (2,8) 3,2-3,5 (3,7) мм дл., самые длинные нижние веточки метёлки равны более 1/2 её длины
- M. vernale* subsp. *intermedium* – Б. средний
- Нижние цветковые чешуи 1,8-2,1 мм дл., колоски 2,5-3,2 мм дл. 9
9. Нижние цветковые чешуи 1,8-1,9 мм дл., веточки метёлки слабо отклоняются от оси соцветия. Растения Копетдага и Памиро-Алая.
- M. vernale* subsp. *tzvelevii* – Б. Цвелёва
- Нижние цветковые чешуи 1,9-2,1 мм дл., метёлки раскидистые, веточки их отклоняются почти под прямым углом к оси соцветия. Широко распространённые растения
- M. vernale* subsp. *vernale* – Б. весенний

3. Внутривидовая систематика *Milium vernale* s.l.

Впервые Е. Paunero (1953), изучая испанские злаки, пришла к выводу, что однолетние таксоны *M. scabrum* Rich. и *M. montianum* Parl. более правильно рассматривать в качестве подвигов *M. vernale* Bieb. s.l., считавшегося до тех пор монотипным видом. Надо отметить, что прежде эти три таксона нередко смешивались систематиками, по причине, очевидно, неполноты авторских описаний *M. vernale* s. str. и *M. scabrum*. Дальнейшее изучение *M. vernale* s.l. позволило различать в пределах этого вида ещё четыре подвида (Пробатова, 1977).

Подвиды *M. vernale* s.l. различаются главным образом по величине колосков и цветковых чешуй, а также – по форме метёлок. Ареалы большинства подвидов бора весеннего достаточно обособлены. Характерной особенностью почти всех исследованных к настоящему времени подвидов бора весеннего является наличие у них разных основных чисел хромосом (x), и при этом все они являются диплоидами ($2x$).

Единственный подвид-первичный диплоид ($c\ 2n = 14$, при $x = 7$) – *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* (Tzvel.) Probat. (описан из Азербайджана). Он легко отличается от всех других подвидов по самым мелким колоскам (1,8–2,4 мм дл.) и цветковым чешуям (1,5–1,7 мм дл.). Наименьшее в роде диплоидное число хромосом – у subsp. *scabrum* (Rich.) Paunero (описан из Франции): $2n = 8$ ($x = 4$). Этот подвид хорошо отличается от других по укороченным веточкам метёлок и укороченным листовым пластинкам (до 0,5–1,3 см дл.); также характерны для него небольшие общие размеры растений: известен случай, когда растения достигали всего 2 см выс. (Tutin, 1950). Самые крупные колоски (3,6–4,4 мм дл.) и цветковые чешуи (2,6–2,8 мм дл.) – у subsp. *montianum* (Parl.) Trabut (описан из Сицилии)*.

Типовой подвид subsp. *vernale* (описан с “Кавказа”) имеет более крупные колоски (2,7–3,2 мм дл.) и цветковые чешуи (1,9–2,1 мм дл.), по сравнению с бором Алексеенко, но по характеру метёлки и по количеству веточек в нижних её узлах он сходен с ним; число хромосом – $2n = 10$ ($x = 5$)**.

Очень полиморфным является позднейший по времени описания (и также диплоидный) подвид subsp. *intermedium* Probat. (описан из Алжира) с $2n = 18$ ($x = 9$): варьируют длина пластинки верхнего листа, форма верхушки колосковых чешуй (заостренные или туповатые), характер шипиков на колосковых чешуях и т.д. По величине колосков и цветковых чешуй этот подвид занимает промежуточное положение между subsp. *vernale* и subsp. *montianum*: если от первого он отличается более крупными колосками (3,2–3,5 мм дл.) и цветковыми чешуями (2,3–2,6 мм дл.), то от второго, наоборот, – более мелкими колосками и цветковыми чешуями, более длинными пластинками листьев и веточками метелок (1,5–4 см дл. против 1,2–2,8 см дл. у бора Монти).

* По некоторым данным (Devesa et al., 1991; Bennett, Thomas, 1991; Bennett et al., 1992 – цит. по: Goldblatt, Johnson, 1994, 1996), для этого подвида приводятся числа хромосом $n = ca. 28$ и $2n = 22$, вызывающие у нас большие сомнения (в особенности – первое из них, полученное на материале из Испании, где нахождение subsp. *montianum*, на наш взгляд, сомнительно), ввиду чего в настоящей статье эти указания нами не включаются в обсуждение.

** Точно так же сомнительно указание $2n = 14$ и 36 для “*M. vernale*” из Болгарии (Kozuharov, Petrova, 1991 – цит. по: Goldblatt, 1996). У исследованного нами образца subsp. *vernale* из Болгарии, семна которого были любезно присланы нам акад. С. Кожухаровым, мы выявили $2n = 10$, что совпадало с числом, полученным нами (Соколовская, Пробатова, 1976), а несколько ранее и О.А. Пстровой (1968, 1975), на образцах из Крыма.

У subsp. *tzvelevii* Probat. (описан из Туркмении), также довольно полиморфного, нами выявлено, как и у бора среднего, число хромосом $2n = 18$ ($x = 9$). Однако по внешней морфологии бор Цвелёва более близок к subsp. *vernale*, хотя имеет более мелкие колоски (2,5-2,8 мм дл.) и цветковые чешуи (1,8-1,9 мм дл.), более сжатые метёлки.

4. Географическое распространение, эколого-фитоценологические и биологические особенности представителей рода *Milium*

Представители рода распространены во внетропических областях Евразии, Северной Америки и северной Африки. При этом на американском континенте встречается только один вид – *M. effusum*. На территории бывшего СССР распространены 4 вида: *M. effusum*, *M. schmidtianum*, *M. transcausicum* и *M. vernale* s.l. Последний представлен на этой территории четырьмя подвидами.

Наибольшее таксономическое разнообразие в роде *Milium* наблюдается на Кавказе и в Передней Азии (5 видов, один из которых представлен 3 подвидами). Ареалы большинства таксонов рода сосредоточены в области Древнего Средиземья.

АРЕАЛЫ секции MILIUM:

M. effusum L. – субголарктический (с дизъюнкцией на западе Северной Америки);

M. schmidtianum C. Koch – кавказско-малоазиатский;

M. transcausicum Tzvel. – южнокавказский.

АРЕАЛЫ секции MILIELLUM:

M. vernale s.l.: от Пиренейского п-ова и Северной Африки до Тянь-Шаня и Памиро-Алая,

в том числе:

subsp. *scabrum* (Rich.) Paunero – приатлантический;

subsp. *montianum* (Parl.) Trabut – западносредиземноморский;

subsp. *intermedium* Probat. – североафриканско-центрально-европейско-малоазиатский;

subsp. *vernale* – южноевропейско-кавказско-переднеазиатский;

subsp. *alexeenkoi* (Tzvel.) Probat. – западноприкаспийский;

subsp. *tzvelevii* Probat. – восточно-средиземноморский;

M. pedicellare (Bornm.) Roshev. ex Meld. – переднеазиатский.

Из всех видов рода *M. effusum* обладает наиболее широким ареалом, который распространяется на четыре континента (вид встречается также в северной Африке). Он же – единственный представитель рода, выходящий на тихоокеанское побережье Азии. *M. effusum* – единственный вид этого рода во флоре Дальнего Востока России, спорадично встречается в большинстве его районов: к северу он ещё известен на левобережье р. Амгунь и на большей части п-ова Камчатка, но при этом отсутствует на северных Курильских и Командорских островах (Пробатова, 1985).

M. schmidtianum – другой многолетний вид, имеет небольшой ареал: Кавказ и Переднеазиатское нагорье. Третий многолетник, *M. transcausicum* (наименее изученный во всех отношениях) – эндемичный вид Южного Закавказья, встречается на территории Армении и бывшей Нахичеванской АССР.

Второй по величине ареал, после *M. effusum*, занимает однолетний вид *M. vernale* s.l.: приатлантическая Европа, от Великобритании, Бельгии и Португалии, центральная Европа, всё побережье Средиземного моря, Малая Азия, Иран, а на территории бывшего СССР – юг Молдавии, Причерноморье, Кавказ, Казахстан и Средняя Азия. Гораздо меньший ареал у *M. pedicellare*: Передняя Азия и о-в Кипр.

Из 6 подвидов *M. vernale* s.l. на территории бывшего СССР обитают: subsp. *alexeeenkoi*, subsp. *tzvelevii*, subsp. *intermedium* и subsp. *vernale*.

Бор Алексеенко распространён в Дагестане и в восточной части Азербайджана, а также в прикаспийской части северного Ирана.

Бор Цвелёва встречается в Казахстане, Таджикистане (Гиссарский хребет), Киргизии и Туркмении (Копетдаг).

Довольно обширный ареал у subsp. *vernale*: южные районы Молдавии и Украины, Кавказ и большая часть Средней Азии, а также западная и южная Европа (Бельгия, Германия, Югославия, Болгария, Греция), Передняя Азия (Сирия и северный Иран).

Несколько меньший по площади ареал у subsp. *intermedium*: центральная и южная Европа (Венгрия, Румыния, Испания, северная Италия), Малая Азия, северная Африка (Алжир).

Ареал subsp. *scabrum* занимает Атлантическое побережье Европы от Нидерландов до Португалии, встречается также на островах Гернси (Великобритания) и Сардиния (Италия); возможно его произрастание на франко-испанском побережье Средиземного моря.

Ареал subsp. *montianum* распространяется на южную часть Апеннинского полуострова и о-в Сицилию.

Однолетние виды рода *Milium* и многолетник *M. effusum* поднимаются в горы лишь до среднего горного пояса; *M. schmidtianum* и *M. transcausicum*,

более высокогорные виды, доходят до верхнего горного пояса. *M. effusum* – преимущественно неморальный вид, заходящий частично в таёжную зону. *M. schmidtianum* встречается на субальпийских лугах и лесных полянах. *M. pedicellare* произрастает на облесённых каменистых склонах. Условия обитания у *M. vernale* s.l. очень разнообразны: лесные опушки, послелесные луга и ксерофильное низколесье (subsp. *alexeeenkoi*), закреплённые песчаные приморские дюны (subsp. *scabrum*), редкостойные широколиственные леса (subsp. *intermedium*); subsp. *tzvelevii* встречается по ручьям в ущельях; subsp. *montianum* – среди кустарников и во влажных горных лесах.

Все представители этого рода встречаются спорадически, обычно в небольшом обилии. Фитоценотическая роль этих злаков в лесных формациях невелика. В большинстве случаев они – компоненты травяного покрова, играющие подчиненную роль в его сложении. В роде *Milium* есть умброфиты, довольно хорошо переносящие затенение (*M. effusum*).

Почвы, на которых произрастают бory, довольно разнообразны: типичные лесные почвы, серозёмы в горах, приморские пески. Растения этого рода в целом теплолюбивы: они распространены в основном в районах с мягким климатом, и только *M. effusum* обитает в широких пределах температурного градиента.

Период вегетации у однолетних представителей рода *Milium* сокращённый: в апреле они цветут, а в мае – плодоносят. Из многолетников наиболее короткий период развития – у *M. transcausicum*: зацветает он в июне, а плодоносит – в июле; в этом отношении он приближается к однолетникам. Более растянуты фазы цветения и плодоношения у *M. effusum* и *M. schmidtianum*, они занимают в цикле развития этих видов три месяца: первый зацветает в мае, а плодоносит в июле, второй начинает цвести в июне, а плодоносит в августе. Это, очевидно, находится в прямой связи с уровнем пloidности: чем он выше, тем цикл развития более растянут (Бреславец, 1963). При проращивании семян для кариологических исследований мы заметили, что прорастание недружное, всходы появляются через 7-9 дней после посева и выдерживания на холоде.

Сравнение ареалов различных видов бора позволяет предположить возникновение и становление рода *Milium* в области Древнего Средиземья. Таксономическое разнообразие у *Milium* на Кавказе и в Передней Азии может свидетельствовать о близости этих районов к центру происхождения и таксономической дифференциации. Нахождение в западноприкаспийской части общего ареала рода первично диплоидного (с $2n = 14$) и явно реликтового таксона *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* может служить указанием на то, что эта область – наиболее древняя часть ареала рода. Относительно молодыми можно считать районы распространения таксонов *Milium* у пределов или за пределами области Древнего Средиземья.

Вопрос о полиморфизме наиболее широко расселившегося, почти голарктического вида *M. effusum* ещё мало разработан; не способствует этому и стабильное в ареале вида тетраплоидное число хромосом $2n = 28$. Тем не менее для нас, как и для ряда других авторов (Цвелёв, 1976 и др.), несомненно, что в пределах этого вида имела место внутривидовая дифференциация, ещё не нашедшая достаточное выражение в таксономических решениях. Так, например, мы предполагаем, что у *M. effusum* имеются хеморасы: наш образец происхождения с Украины (окраина г. Киева, Пуща-Водица) имел резкий кумариновый запах (чего мы не наблюдали, например, у многочисленных исследованных образцов с Дальнего Востока России). В то же время характерный сладковатый запах корней мы обычно отмечали при работе в теплице у однолетников *M. vernale* s.l. Предложение Н.Н. Цвелёва (1976) – рассматривать *M. schmidtianum* в качестве подвида *M. effusum* – мы не принимаем, ввиду существования между этими таксонами различий достаточно высокого ранга (и прежде всего – по уровням плоидности). Однако мы имеем основания считать целесообразным выделение в качестве особого подвида кавказско-алтайско-казахстанской горной расы *M. effusum* с очень крупными продолговатыми метёлками и необычно широкими пластинками листьев, которая встречается в горных лесах на высотах от 2100 м и выше над ур. м.

5. Значение кариологических данных для систематики и история кариологического изучения рода *Milium*

Изучение чисел и морфологии хромосом, сопоставление хромосомных наборов весьма важны для систематики растений, поскольку эти данные помогают при анализе структуры вида, позволяют судить о филогенетических отношениях между видами и предлагать гипотезы происхождения и путей эволюции различных таксонов.

Интенсивное кариотаксономическое исследование злаков началось с конца 1920-х гг. с классических работ Н.П. Авдулова (1928, 1931). Однако до сих пор даже числа хромосом определены у немногим более 30% видов. Кариологическое изучение этого крупнейшего семейства снова и снова даёт неожиданные и весьма интересные результаты.

У злаков очень часто встречаются полиплоидные серии, у которых числа хромосом ($2n$) кратны одному числу x – основному, или базовому, числу, т.е. организм обладает характерным для него основным, элементарным, неделимым набором хромосом, состоящим из устойчивого числа составляющих его элементов. Основное число (x) остаётся постоянным в пределах

обширных групп, что является свидетельством генетического родства входящих в них таксонов. Считается, что основное число (x) не может быть продуктом адаптации, а механизмом его изменения могут быть хромосомные перестройки, обуславливающие эволюцию кариотипа. Таким образом, x – это сложный комплексный критерий, нередко используемый для установления родственных отношений таксонов, принадлежащих к одной группе (Навашин, Чуксанова, 1970).

В пределах семейства злаков имеется большое разнообразие основных чисел хромосом (x), однако при всём этом одно и то же основное число нередко характеризует крупные роды. К примеру, 7 – роды *Poa*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Puccinellia*, *Agrostis*, *Koeleria*, и даже целые трибы (*Triticeae*, *Bromeae*). Поэтому факты существования нескольких основных чисел хромосом в пределах одного рода злаков заслуживают особого изучения. В настоящее время таких родов у злаков известно уже немало, и часть из них рассматривается в настоящей статье. Тем более поразительны весьма редкие факты наличия двух и даже нескольких основных чисел хромосом в пределах одного вида, так что различия между внутривидовыми таксонами оказываются на уровне родов, притом даже не близких. Именно таким видом является *M. vernale* Bieb. s.l.

Первые данные о хромосомных числах у *Milium* содержатся уже в работах выдающегося отечественного кариосистематика Н.П. Авдулова (1928, 1931): он впервые определил у *M. effusum* $2n = 28$, а у *M. vernale* – $2n = 18$ (указывать происхождение исследованных образцов в то время не считалось обязательным). Последующие исследования *M. effusum* подтверждали и продолжают подтверждать, что число хромосом $2n = 28$ здесь, по-видимому, стабильно (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Агапова и др., 1993; Goldblatt, Johnson, 1994 и др.)***. Однолетние таксоны исследовали после Авдулова лишь немногие авторы. В 1950 г. стало известно число хромосом для *M. scabrum* с о-ва Гернси (Великобритания): $2n = 8$ (Tutin, 1950). О.А. Петрова (1968) на материале с Украины установила для *M. vernale* $2n = 10$.

Так, до наших исследований изученность этой группы растений была крайне слабой, сведения о числах хромосом в этом роде были скудными, противоречивыми, и их анализ отсутствовал. Наиболее изученным был широко распространённый вид *M. effusum*. Исследования по кариосистематике рода *Milium*, а также некоторых близких родов злаков (*Holcus*, *Zingeria*, *Trisetum*,

*** Единственное указание – $2n = 14$ для *M. effusum* с Кольского полуострова у А.П. Соколовской и О.С. Стрелковой (1960), вероятно, следствие ошибки при фиксации или на каком-то другом этапе обработки материала (соответствующий гербарный образец был, очевидно, утерян, хотя гербарий, документирующий карио- флористические исследования А.П. Соколовской на севере европейской части бывшего СССР, на Кавказе, Памире и Алтае, сохраняется в фондах Санкт-Петербургского госуниверситета – LECB).

Colpodium s. ampl. и др.) проводили с середины 1970-х гг. один из авторов этой статьи систематик-агростолог Н.С. Пробатова, ленинградский цитолог А.П. Соколовская, при участии Э.Г. Рудыки, на достоверном материале, который первый автор в большинстве случаев собирала и фиксировала в природной обстановке и лишь в некоторых случаях получала от коллег (природные семена).

В 1970-х гг. нам удалось получить числа хромосом для *M. vernale*: $2n = 14$ – из Дагестана и Азербайджана, $2n = 10$ – из Крыма и Болгарии, $2n = 18$ – с Черноморского побережья Кавказа, а также из Казахстана, Туркмении, Таджикистана и Киргизии. Наряду с *M. effusum* нами был впервые исследован другой многолетний вид – *M. schmidtianum*, оказавшийся гексаплоидом, с $2n = 42$ (Пробатова, 1977). Это наивысшее для рода *Milium* число хромосом, позднее оно было подтверждено (Давлианидзе, Мосулишвили, 1984). Нами были также получены многочисленные подтверждения $2n = 28$ для *M. effusum* в разных частях его ареала. Что касается более или менее близких к *Milium* родов, то нами было впервые получено наименьшее для рода *Trisetum* число хромосом $2n = 12$ для *T. flavescens* subsp. *parvispiculatum* Tzvel. (= *T. parvispiculatum*). Подтвержден полиморфизм по основному числу хромосом в сборном роде *Colpodium* и в пределах вида – у *Catabrosella humilis* s.l. При этом посчастливилось открыть второй (после *Zingeria biebersteiniana*) вид с наименьшим числом хромосом ($2n = 4$) в семействе злаков *Colpodium versicolor* впервые в мире для многолетника (Соколовская, Пробатова, 1977).

Затем при таксономической ревизии рода *Milium* (Пробатова, 1977, 1979) был принят ряд таксономических решений: описаны два подвида *M. vernale* subsp. *tzvelevii* из Туркмении и subsp. *intermedium* из Алжира, повышен до подвида ранг *var. alexeenkoi*; *M. verticillatum* выделен в самостоятельный монотипный род *Zingeriopsis*. При совместных исследованиях с А.П. Соколовской (Пробатова, Соколовская, 1978а; Соколовская, Пробатова, 1976) из полученных трёх чисел хромосом для *M. vernale* ($2n = 10, 14$ и 18) два подтверждали прежние данные, ранее казавшиеся как будто противоречивыми, а первичное диплоидное число хромосом $2n = 14$ было установлено у вида впервые и представляло наибольший интерес. Проанализировав гербарный материал (LE), мы пришли к выводу, что эти числа хромосом относятся к разным подвидам *M. vernale*: subsp. *vernale* ($2n = 10$), subsp. *alexeenkoi* ($2n = 14$) и subsp. *tzvelevii* ($2n = 18$). Вскоре у новоописанного подвида subsp. *intermedium* нами было также установлено $2n = 18$ (Пробатова, Соколовская, 1978). Для subsp. *montianum* недавние публикации Bennett, Thomas (1991), Bennett et al. (1992) – цит. по: Goldblatt, Johnson (1994, 1996) приводят совершенно неожиданное число хромосом – $2n = 22$, и снова, заметим, диплоидное (при $x = 11$). Последнее число, как и $x = 11$, никак не характерны ни для рода *Milium*, ни для близких к нему родов. Однако если учитывать

чрезвычайно своеобразную кариотаксономическую ситуацию в этом роде и полную достоверность существования у подвидов *M. vernale* s.l. разнообразных диплоидных чисел хромосом, то и такое число хромосом здесь нельзя полностью исключить. Интересно отметить, что $2n = 22$ (и $x = 11$) характерны для злаков трибы *Stipeae*, куда предлагалось относить род *Milium* (см. выше), но в трибе *Aveneae* такие числа хромосом никогда не отмечались. Хромосомные числа у однолетника *M. pedicellare* и многолетника *M. transcausicum* всё еще остаются не известными науке.

Итак, в настоящее время в роде *Milium* известно большое разнообразие чисел хромосом: от $2n = 8$ до $2n = 42$. Многолетники секции *Milium* характеризуются полиплоидией разных уровней ($4x$ и $6x$) при основном числе $x = 7$. В пределах однолетнего вида *M. vernale* s.l. наблюдаются различные основные числа хромосом: $x = 4, 5, 7$ и 9 (а также, возможно; 11), соответствующие, в нашей трактовке, разным подвидам.

Как видим, кариологическое изучение рода касалось установления чисел хромосом в разных частях ареалов видов, данные о морфологии хромосом в этом роде отсутствовали.

В настоящей работе мы представляем анализ данных по числам и морфологии хромосом в роде *Milium*, с целью показать наиболее вероятные направления эволюции в этом и близких к нему родах в контексте эволюции двух крупных групп фестукоидных злаков – триб *Aveneae* и *Poeae*.

6. Методика и материалы

Морфологические описания и сравнения кариотипов, приводимые в этой статье, выполнили студентки ДВГУ С.Л. Громик (5 таксонов рода *Milium*, а также *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor*) и Е.В. Латынина (*Trisetum parvispiculatum* и *T. sibiricum*), при подготовке ими курсовых и дипломной (С.Л. Громик) работ под руководством Н.С. Пробатовой и при методическом участии Э.Г. Рудыки в 1977-78 гг. Текст настоящей статьи подготовила Н.С. Пробатова.

Исследовались образцы растений, выращенные в теплице Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (г. Владивосток) из природных семян; гербарные образцы исследованных растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Изучение кариотипов осуществлялось на временных давленных препаратах. Кончики корешков взрослых растений предварительно выдерживали в дистиллированной воде в течение 1 часа, затем фиксировали в смеси (1:3) ледяной уксусной кислоты и 96%-го этилового спирта (в течение 1 часа), обрабатывали 4%-ными квасцами (15 мин.). Окрашивание проводили 2%-ным

ацетокармином (1 час), давили в хлоралгидрате. Изучение кариотипов и фотографирование метафазных пластинок производилось на микроскопе МБИ-6 (при одном и том же увеличении). Для идентификации хромосом использован хромосомный индекс, который определялся как отношение длины короткого плеча к общей длине хромосомы. В зависимости от его величины различались следующие типы хромосом: метацентрические ($F\% = 50-45$), субметацентрические ($F\% = 44-35$), акроцентрические ($F\% = 34-10$) и телоцентрические ($F\% =$ менее 10).

7. Характеристика и анализ кариотипов в роде *Milium*

M. vernale s.l.

1) subsp. *alexeeenkoi* (Tzvel.) Probat.

Происхождение исследованного материала:

№ 4161: Дагестанская АССР, окрестности г. Дербента, отроги Джалганского хребта, ущелье у западной стены крепости Нарын-Кала, среди кустарников, 14.VII.1975, Н.С. Пробатова;

№ 4174: Азербайджанская ССР, 12 км к северо-западу от г. Кусары, среди кустарников, 14.VIII.1975, Н.С. Пробатова.

$2n = 14$ ($x = 7$). Хромосомы бора Алексеенко средних размеров, незначительно различаются между собой по величине на протяжении всего кариограммного ряда. Формула кариотипа subsp. *alexeeenkoi* выражается так: $2\text{ sm} + 5\text{ m}$ (1 sat). (Здесь и далее: sm – субметацентрические пары хромосом, m – метацентрические пары хромосом, sat – пары хромосом со спутником) (Рис. 1, а).

В кариотипе преобладали метацентрические хромосомы: это 2, 3, 4, 5 и 7-я пары. При этом 2-я и 3-я пары почти одинаковой длины, и их поэтому довольно трудно дифференцировать; 4-я и 5-я пары также не имеют резких различий по величине, но хромосомы 4-й пары четко отличаются благодаря наличию крупного спутника. 7-я пара – это наименьшие в данной кариограмме метацентрические хромосомы, 2-я и 6-я пары – субметацентрические, явно отличающиеся друг от друга по величине (2-я гораздо крупнее 6-й). Образцы из Дагестана (№ 4161) и Азербайджана (№ 4174) не различались сколько-нибудь заметно по морфологии хромосом.

Бор Алексеенко с $2n = 14$ можно рассматривать как наиболее примитивный среди всех подвидов *M. vernale* s.l. уже по наличию у него первичного, по Н.Н. Цвелёву (1969, 1974), диплоидного числа хромосом. Более того, это даёт основание считать *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* наиболее примитивным членом рода *Milium*. Анализ кариотипа вполне подтверждает такое представление,



Рис. 1. Мстафазныс пластинки *Milium vernale* s.l.: а – *subsp. alexeenkoi*, N 4174 ($2n = 14$); б – *subsp. vernale*, N 4510 ($2n = 10$); в – *subsp. tzvelevii*, N 3981 ($2n = 18$); г – *subsp. tzvelevii*, N 3942

поскольку преобладание метацентрических хромосом в наборе (5 пар из 7), близкие морфометрические характеристики членов кариограммного ряда свойственны более древним, малопродвинутым таксонам (Левитский, 1976; Stebbins, 1960 – цит. по: Baum, Rajhathy, 1976; и др.).

2) *subsp. vernale*

Происхождение исследованного материала:

№ 3953: Украинская ССР, Крымская обл., окрестности пос. Судак, дубово-грабинниковый лес близ пос. Каменка, 23.IX.1974, В. Виноградова, В. Гладкова;

№ 4510: Болгария, 10.VII.1976 г., С. Кожухаров.

$2n = 10$ ($x = 5$). В кариотипе преобладали субметацентрические хромосомы: 1, 2 и 4-я пары. Хромосомы 1-й пары (самые крупные) имеют небольшие спутники, которые, однако же, не на всех пластинках были ясно видны. 2-я пара несколько крупнее 4-й и не имеет расчленений. Хромосомы 4-й пары имеют вторичную перетяжку. 3-я и 5-я пары – метацентрические: 3-я пара – средних размеров и без вторичной перетяжки, 5-я пара хромосом – со спутником (наименьшая в наборе). Формула кариотипа у *subsp. vernale*: $3sm(2sat) + 2m(1sat)$ (рис. 1, б).

Образцы из Крыма (№ 3953) и Болгарии (№ 4510) имели морфологически сходный кариотип. Рисунок 10-хромосомной митотической пластинки у О.А. Петровой в коллективной монографии “Злаки Украины” (1977) показывает некоторые отличия от наших образцов: субметацентрических хромосом там на одну пару больше, а метацентрических, соответственно, – на одну пару меньше, у хромосом отсутствуют спутники. Это, возможно, объясняется несовершенством методики постоянных микротомных препаратов.

Основное число хромосом 5 (как и 9) является производным, но здесь мы, скорее всего, наблюдаем результат редукции первичного основного числа 7. Наблюдаемая морфология кариотипа *subsp. vernale* как будто не противоречит такому представлению. В хромосомном наборе *subsp. vernale* преобладают субметацентрические хромосомы (три пары из пяти), придающие асимметричность кариотипу. К тому же у этого подвида из пяти пар хромосом три со спутниками, а в таких случаях подверженность их возможным структурным перестройкам особенно велика. Можно предполагать, что со временем будет происходить дальнейшее углубление процесса асимметризации кариотипа.

3) *subsp. tzvelevii* Probat.

Происхождение исследованного материала:

№ 3942: Туркменская ССР, хр. Копетдаг, склон горы Арваз, 10.VII.1976, С.С. Иконников;

№ 3981: Таджикская ССР, Гиссарский хребет, заповедник “Рамит”, 8-10.V. 1974, В. Соловьёв;

$2n = 18$ ($x = 9$). У бора Цвелёва относительно крупные хромосомы, кариограмма характеризуется незначительной вариабельностью хромосом по величине. В кариотипе – явное преобладание субметацентрических хромосом (2-я, 3-я, 4-я, 5-я, 6-я и 7-я пары), остальные три пары – метацентрические. Вторичных расчленений у хромосом практически не обнаружено, за исключением 7-й, субметацентрической пары, имеющей вторичную перетяжку, которая к тому же не на всех пластинках ясно различима. 2-я и 3-я пары

хромосом по величине почти не отличаются друг от друга, но хромосомы 3-ей пары более неравноплечие. Довольно трудно дифференцировать 4, 5 и 6-ю пары, так как они имеют почти одинаковые размеры и сходную морфологию. Среди метацентрических хромосом 1-я пара самая крупная, и поэтому легко выделяется в этой группе. 9-я пара несколько меньше 8-й. Формула кариотипа у *subsp. tzvelevii* выражается так: $6\text{ sm } (1\text{ sat}) + 3\text{ m}$ (рис. 1, в, г).

Уже по числу хромосом у *M. vernale subsp. tzvelevii* ($2n = 18, x = 9$) можно предположить, что этот таксон (как и *subsp. intermedium*) является наиболее молодым среди подвидов *M. vernale s.l.*, поскольку для возникновения и стабилизации хромосомного набора с более высоким основным числом (x) необходимы определённые условия и длительное время. Кариологический анализ показывает, что у бора Цвелёва в наборе преобладают субметацентрические хромосомы (6 пар из 9); это также свидетельствует об относительной продвинутости кариотипа (Левитский, 1976). Основное число хромосом 9 является вторичным по отношению к 7, так что вполне вероятно гибридное происхождение таксона с таким необычным для фестукоидных злаков основным числом хромосом (Цвелёв, 1972). Однако предположение О.А. Петровой (1975) о возникновении 18-хромосомной расы при участии *subsp. vernale* ($x = 5$) и *subsp. scabrum* ($x = 4$) представляется нам маловероятным, да и современные ареалы этих таксонов, а особенно последнего, далеки от ареала *subsp. tzvelevii*. Нельзя полностью исключить и гипотезу сочетания 10-хромосомного *subsp. vernale* и *Zingeria trichopoda* ($2n = 8, x = 2$). Наконец, не исключается (Соколовская, Пробатова, 1976) возможное возникновение данного подвида при участии *subsp. alexeenkoi* ($x = 7$) и *Zingeria biebersteiniana* ($x = 2$). Бор Цвелёва, очевидно, нельзя считать аутополиплоидным производным 10-хромосомного подвида, возникшего при последующей редукции пары хромосом, так как при аутополиплоидии обычно происходит увеличение размеров генеративных органов (Стеббинс, 1956), в частности колосков и цветковых чешуй; у *subsp. tzvelevii*, напротив, наблюдаются в среднем более мелкие, чем у *subsp. vernale*, чешуи и колоски.

M. effusum L.

Происхождение исследованного материала:

№ 4233: Северо-Осетинская АССР, окрестности сел. Верхний Цей, Северо-Осетинский заповедник, опушка сосняка, 4.VIII.1975, Н.С. Пробатова;

№ 4627: Украинская ССР, Закарпатская обл., окрестности г. Мукачево, дубовый лес, 4.VIII.1976, Г. Конечная, А. Бородина;

№ 4652: Приморский край, п-ов Муравьёва-Амурского, г. Владивосток, природный лесопарк Вторая Речка, склон сопки, опушка леса, 23.IV.1977, Н.С. Пробатова;

№ 4749: Приморский край, залив Петра Великого, о-в Русский, окрестности пос. Экипажная, дубняк, 17.VIII.1977, Н.С. Пробатова.

$2n = 28$ ($x = 7$). Хромосомы средних размеров. 1, 4, 7, 9 и 14-я пары – субметацентрические; 1-я пара довольно легко дифференцируется благодаря наиболее крупным размерам, 4-я пара также хорошо идентифицируется, так как она явно меньше 1-й, но в то же время она крупнее других хромосом с субмедианной центромерой. Выделение же 7-й и 9-й пар затруднено ввиду того, что величина их почти одинакова. Последняя пара субметацентрических хромосом легко обнаруживается среди хромосом вариационного ряда, поскольку она – наименьшая. Среди метацентрических хромосом легко можно узнать 6-ю пару по присутствию относительно крупного спутника; 2-я и 3-я пары хорошо различимы среди других по величине, кроме того, у 2-й пары наблюдается спутник, хотя и не на всех пластинках. Более мелкие хромосомы 11, 12 и 13-й пар также сравнительно легко выделяются, но распознавание парных элементов набора внутри этих групп затруднено. 5-я и 10-я пары неплохо отличаются друг от друга и других метацентрических хромосом. Формула кариотипа *M. effusum*: $5\text{ sm} (1\text{ sat}) + 9\text{ m} (1\text{ sat})$ (рис. 2, а, б, в).

Морфологию хромосом на наших кариограммах мы сравнили с рисунком митотической пластинки в работе польских исследователей Frey et al. (1977): результаты совпали, за исключением пары хромосом со спутниками, которые на рисунке не найдены. Хромосомные наборы у образцов из разных географических районов (Кавказ, № 4233; Закарпатье, № 4627; Южное Приморье, №№ 4652, 4749) полностью совпадали по морфологии составляющих их хромосом.

Сравнивая хромосомные наборы 14-хромосомного таксона *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* и 28-хромосомного *M. effusum*, можно допустить, что *M. effusum* является ауотетраплоидным производным анцестральной первично диплоидной расы. Так, формула кариотипа у subsp. *alexeeenkoi* – $2\text{ sm} + 5\text{ m} (1\text{ sat})$, у *M. effusum* – $5\text{ sm} (1\text{ sat}) + 9\text{ m} (1\text{ sat})$. Гипотетический тетраплоид при удвоении диплоидного набора типа subsp. *alexeeenkoi* имел бы следующую формулу: $4\text{ sm} + 10\text{ m} (2\text{ sat})$. Однако *M. effusum* – весьма древний полиплоид, распространившийся на огромных территориях уже к моменту разъединения Евразии и Северной Америки (почти голарктический ареал). В процессе становления и расселения вида неизбежно происходили структурные изменения анцестрального кариотипа. Так, в результате утери спутников одной парой метацентрических хромосом они могли преобразоваться в субметацентрические. У *M. effusum* ещё сохранилась одна пара спутничных метацентрических хромосом; при этом могла иметь место частичная фрагментация спутника, и он сократился в размерах, так что даже не при всякой спирализации хромосом его удаётся обнаружить. В то же время это уменьшение не настолько далеко зашло, чтобы привести к существенным изменениям кариотипа (в том числе

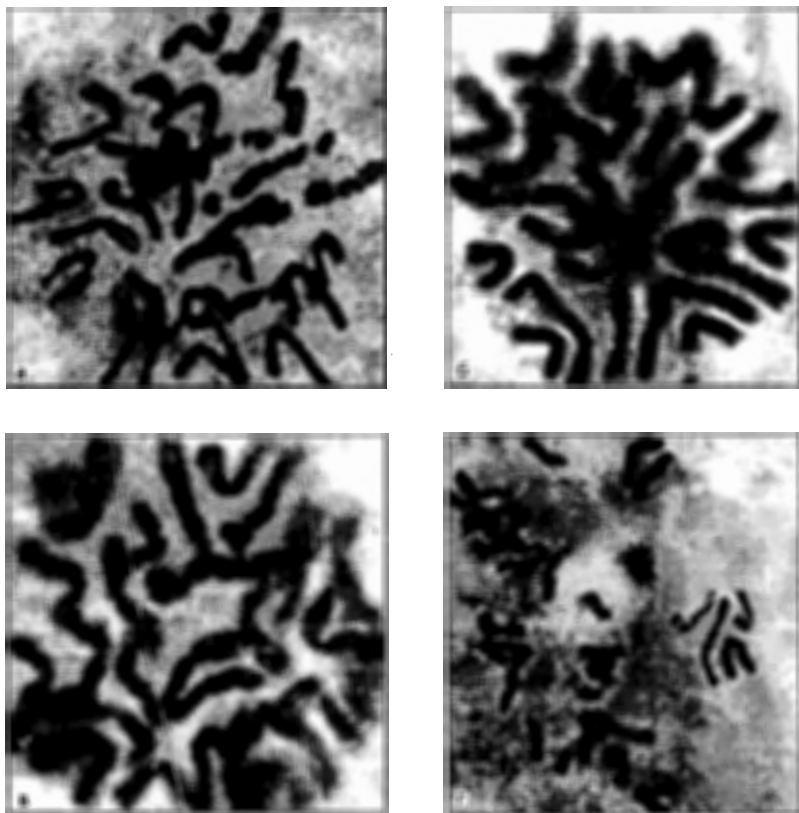


Рис. 2. Метафазные пластинки полиплоидных видов рода *Milium*: а – *M. effusum*, N 4233 ($2n = 28$); б – *M. effusum*, N 4652; в – *M. effusum*, N 4627; г – фрагмент пластинки *M. schmidtianum*, N 4175 ($2n = 42$)

к изменению типа хромосом). С течением времени одна из пар субметацентрических хромосом, возможно, приобрела расчленение в виде вторичной перетяжки, чего не наблюдается в кариотипе современного первичного диплоида subsp. *alexeeenkoi*. Однако существует также предположение (Цвелёв, 1975), что *M. effusum* имеет гибридное происхождение. В настоящее время в роде *Milium* не известны другие первичные диплоиды (кроме *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi*); и остаётся предположить, что они вымерли (если когда-либо существовали). Если же допустить, что в этом процессе принимали участие subsp. *vernale* ($2n = 10 = 3 \text{ sm} (2 \text{ sat}) + 2 \text{ m} (1 \text{ sat})$) и subsp. *tzvelevii* ($2n = 18 = 6 \text{ sm} (1 \text{ sat}) + 3 \text{ m}$), тогда получается, что реальная хромосомная формула *M. effusum* ($5 \text{ sm} (1 \text{ sat}) + 9 \text{ m} (1 \text{ sat})$) как будто не подтверждает этого, а тем

более – не согласуются их ареалы. К тому же основные числа хромосом 5 и 9 являются производными по отношению к 7, а, следовательно, данные таксоны – более продвинутые во многих отношениях, чем *M. effusum*.

M. schmidtianum C. Koch

Происхождение исследованного материала:

№ 4175: Армянская ССР, Аракатский р-н, Хосровский заповедник, Мангюк, в лесу, 17.VIII.1972, М. Григорян.

$2n = 42$ ($x = 7$). В этом кариотипе – шесть пар субметацентрических хромосом: 1-я, 2-я, 9-я, 15-я, 16-я и 19-я. Первые две пары различаются по наличию у хромосом 2-й пары небольших спутников. 9-я пара едва крупнее 15-й. Следует отметить, что изменение величины средних хромосом набора (от 6-й до 16-й пары) происходит очень плавно. 15-я и 16-я пары неравноплечих хромосом различаются слабо. В то же время 19-ю пару всегда можно обнаружить по наличию спутника и по относительно малым размерам хромосом. Идентифицирование метацентрических хромосом с 3-й по 8-ю пары представляет значительные трудности; при этом наиболее чётко выделялась 4-я пара, где хромосомы имели спутник. То же можно сказать о 10-14-й парах, где наиболее ясно выделялась 10-я пара спутничных хромосом. Две последние пары – 20-я и 21-я – по причине своих очень небольших размеров хорошо отграничивались от 17-й и 18-й пар. Формула кариотипа *M. schmidtianum* следующая: $6\ sm\ (2\ sat) + 15\ m\ (2\ sat)$ (рис. 2, г).

При реконструкции происхождения *M. schmidtianum* можно было бы представить возникновение этого вида одним из двух путей: аутополиплоидией или амфиплоидией (следствие гибридизационных процессов). Дж. Стеббинс (1956) утверждает, что гексаплоидный уровень полиплоидии ($6x$) является прямым следствием гибридного происхождения таксонов. Если предположить, что в процессе гибридизации принимали участие *M. effusum* ($2n = 28$) и *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* ($2n = 14$), то хромосомный набор *M. schmidtianum* гипотетически должен был бы иметь формулу $7\ sm\ (2\ sat) + 14\ m\ (2\ sat)$. Реальная же формула кариотипа бора Шмидта – $6\ sm\ (2\ sat) + 15\ m\ (2\ sat)$, т.е. одна пара субметацентрических хромосом должна была бы в процессе эволюции превратиться в метацентрическую, что маловероятно. К тому же гибридизация однолетников с многолетниками всегда менее результативна, поскольку специализация жизненной формы у однолетника-эфемера (subsp. *alexeeenkoi*) гораздо более высокая (Цвелёв, 1972). Конечно, нельзя исключить и возможность участия в становлении многолетника бора Шмидта ещё одного кавказского высокогорного многолетнего вида – *M. transcaucasicum* Tzvel., географически близкого к *M. schmidtianum*. Однако его число хромосом науке пока не известно.

Наконец, рассмотрим возможность возникновения гексаплоида бора Шмидта как аутоотриплоида на основе 14-хромосомного кариотипа, подобного единственно известному сейчас первично диплоидному кариотипу *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi*. Гипотетическая формула кариотипа в этом случае – $6 sm + 15 m (3 sat)$, в действительности же у *M. schmidtianum* имеем $6 sm (2 sat) + 15 m (2 sat)$. Как видим, отличие здесь состоит лишь в отсутствии спутников в том или в другом случае. Однако спутники – это структуры, которые легко “исчезают” при изменении спирализации хромосом. Итак, аутоотриплоидный путь возникновения *M. schmidtianum*, по-видимому, также не исключается.

8. Сравнение кариотипов в роде *Milium*: предварительные выводы

Итак, в целом для исследованных таксонов рода *Milium* характерно преобладание метацентрических хромосом и большое количество вторичных расчленений. Отсутствуют в кариотипах акроцентрические хромосомы. В-хромосомы не обнаружены. Резких различий по величине между 1-й парой хромосом и последней нет, члены кариограммы составляют плавно убывающий ряд. Самый симметричный кариотип – у *M. effusum* ($2n = 28$) и *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* ($2n = 14$), где наблюдается преобладание метацентрических хромосом; наиболее асимметричный кариотип – у subsp. *vernale* ($2n=10$) и subsp. *tzvelevii* ($2n=18$). Роду *Milium*, очевидно, не свойственна географическая изменчивость по морфологии хромосом, насколько мы могли судить об этом при сравнении образцов различного географического происхождения.

Преобладание метацентрических хромосом, первичное диплоидное число хромосом $2n = 14$ и основное число $x = 7$ – всё это позволяет считать, что *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* наиболее близок к исходному для рода типу.

Сопоставление хромосомных наборов у диплоида *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* и тетраплоида *M. effusum* всё же даёт некоторые основания предполагать, что *M. effusum* по происхождению аутотетраплоид. Гипотетический тетраплоид, который можно представить при удвоении диплоидного набора типа subsp. *alexeeenkoi*, имел бы формулу $4 sm + 10 m (2 sat)$. Принимая во внимание большую древность *M. effusum* (почти гомарктический ареал!), можно допустить, что в результате утери спутников одной парой метацентрических хромосом они могли преобразоваться в субметацентрические; с течением времени одна пара субметацентрических хромосом могла приобрести вторичную перетяжку, которой не наблюдается в кариотипе единственного первичного диплоида – бора Алексеенко, сохранившегося до настоящего времени.

Возникновение *M. schmidtianum*, с гексаплоидным числом хромосом $2n = 42$, вероятно, можно было бы представить как результат гибридизации *M. effusum* с *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi*, с последующим удвоением триплоидного набора, т.е. амфиплоидии.

Основное число хромосом $x = 9$ для фестукоидных злаков практически единодушно признаётся вторичным по отношению к 7. Оно могло возникнуть вследствие амфиплоидии, поэтому вероятно гибридное происхождение таксонов с $2n = 18$, имея в виду весьма необычное для фестукоидных злаков основное число 9. Мы не исключаем гибридного происхождения 18-хромосомного среднеазиатского подвида subsp. *tzvelevii* от 14-хромосомного западно-прикаспийского subsp. *alexeeenkoi* и 4-хромосомного представителя рода *Zingeria* – *Z. biebersteiniana*, ныне обитающего в низовьях Волги. Однако если сравнивать гипотетическую формулу кариотипа при этой версии [$2sm + 7m$ (2 sat)] с реальной, то пришлось бы признать, что кариотип бора Цвелёва претерпел в процессе дальнейшей эволюции существенные конструктивные изменения.

Основное число хромосом 5 также является производным, но здесь очевидно имела место редукция анцестрального основного числа 7. Надо сказать, что кариотип subsp. *vernale* ($2n = 10$) – самый асимметричный и относительно более продвинутый в эволюционном отношении.

9. Эволюционные отношения в роде *Milium*

Кариологическое исследование рода *Milium* оказало весьма существенную помощь при воссоздании картины филогенетической структуры рода, в познании путей эволюции составляющих его таксонов и установлении связей его с филогенетически близкими родами. На основании наших данных по кариотипам, а также с учётом сведений о внешней морфологии растений и современных ареалов различных таксонов, эволюционные отношения в роде *Milium* можно графически представить следующим образом (рис. 3).

Ввиду древности многолетнего представителя рода *M. effusum* мы не считаем возможным выводить его от современного однолетнего таксона – однолетника-эфемера *M. vernale* subsp. *alexeeenkoi* (более продвинутого во многих отношениях), хотя этот последний является единственным в роде первичным диплоидом. И всё же у бора Алексеенко мы наблюдаем кариотип, несомненно, очень близкий к кариотипу предковой для обоих таксонов формы. Этот предковый вид был, несомненно, многолетником, а по внешнему облику он, скорее всего, напоминал *M. transcausicum*, являясь как бы “переходным” от крупных многолетников с подземными побегами (*M. effusum*, *M. schmidtianum*) к небольшим однолетникам, образующим дерновинки (*M. vernale* s.l.).

**КАРИОСИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА MILIUM L.
(POACEAE : AVENEAE : MILIINAE)**

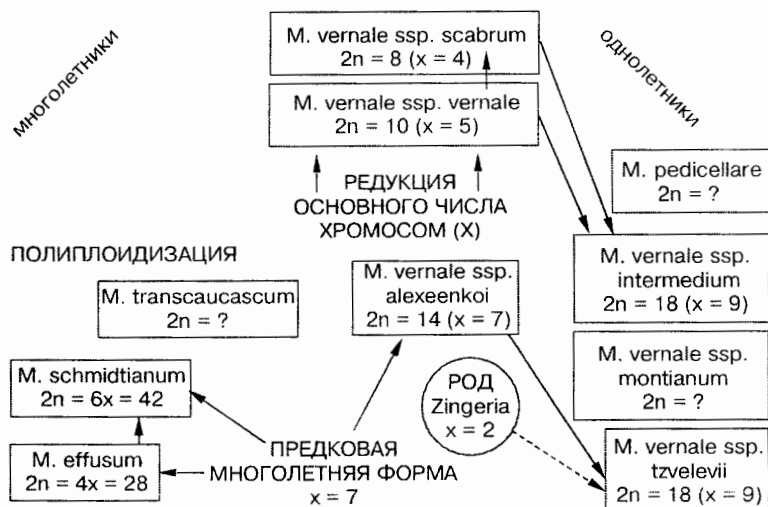


Рис. 3. Схема филогенетических отношений в роде *Milium* L.

Отсюда можно предположить, что у *M. transcaucasicum* будет обнаружено также первичное диплоидное число хромосом $2n = 14$. Черты этого примитивного (анцестрального) кариотипа мы наблюдаем не только у *M. effusum* (по-видимому, аутотетраплоида), но также у более позднего по времени возникновения гексаплоида *M. schmidtianum*. Предположительное гибридное происхождение последнего вида пока что не дало ему больших эволюционных преимуществ (судя по небольшому его ареалу), если только его возникновение не является событием совсем недавнего (в геологическом смысле) прошлого. Возможно также, что именно тетраплоидный уровень (*M. effusum*), подобно многим другим таксонам злаков, является для рода *Milium* эволюционно оптимальным (Стеббинс, 1956). Всё же более высокий уровень пloidности у *M. schmidtianum* (наивысший в роде!), очевидно, позволяет этому виду занимать наиболее высокогорные (для этого рода) и более открытые местообитания.

Однолетний вид *M. vernale* s.l. дифференцирован на целый ряд подвидов-кариогеографических рас, большинство из которых эволюционировало на базе своего особого основного числа хромосом. По совокупности признаков можно считать, что *M. vernale* s.l. находится в состоянии биологического прогресса: на это указывают полиморфизм, довольно широкая экологическая амплитуда и географическое распространение в пределах всей области Древнего

Средиземья и за её пределами. Уникальной особенностью является то, что у внутривидовых таксонов *M. vernale* s.l. наблюдаются неполиплоидные отношения, и в этом он является практически единственным известным в настоящее время таким примером среди злаков.

Тенденция к редукции первичного основного числа хромосом 7 в роде *Milium*, очевидно, проявилась довольно рано. Об этом можно судить по характеру ареалов у типового подвида *subsp. vernale* ($x = 5$) и у *subsp. scabrum* ($x = 4$). Современный ареал у типового подвида – наиболее обширный среди всех однолетних таксонов рода, но ареал у *subsp. scabrum* – небольшой, и находится он близ западного предела общего ареала вида. Напротив, *subsp. tzvelevii* имеет наименьший по площади ареал, расположенный в крайней восточной части общего ареала вида. Вполне вероятно, что бор Цвелёва возник и стабилизировался (как гибридогенный таксон) позднее всех остальных подвидов (в том числе и позднее *subsp. intermedium* с его довольно обширным ареалом).

Ареал *subsp. alexeenkoi* сравнительно невелик: этот подвид, сохранивший анцестральное основное число хромосом 7, приурочен к среднегорному поясу в западноприкаспийской части общего ареала вида, что указывает на реликтовый характер таксона. Поскольку это первичный диплоид, то можно допустить его автохтонное происхождение. Местом возникновения многих злаков в последнее время считаются относительные высокогорья (Цвелёв, 1974).

Однолетники, в отличие от многолетних таксонов, нередко имеют малые числа хромосом. Это приводит в конце концов к тому, что существование их в гетерогенных условиях среды становится менее возможным, утрачивается экологическая пластичность, увеличивается степень специализации. Различные хромосомные aberrации, “безболезненно” протекающие в многохромосомных наборах, менее безопасны при малом числе хромосом (Навашин, Чуксанова, 1970). Напротив, увеличение количества генетического материала (у *M. effusum* и *M. schmidtianum*) открывает перед ними широкую перспективу рекомбинации генов, служит предпосылкой большой эволюционной мобильности этих таксонов.

Прогрессивное развитие какого-либо таксона всегда сопровождается эволюционной инерцией, которая проявляется в неоднократных утратах и появлениях признака (под “утратой” подразумевается переход признака в скрытое состояние) (Красилов, 1977). Благодаря этому эволюция всегда мозаична, а организмы характеризуются гетеробатмией: прогрессивностью одних признаков и архаичностью других. Проявление этого общего правила можно наблюдать и на примере таксономических категорий рода *Milium*. Относительно продвинутая жизненная форма у *M. vernale subsp. alexeenkoi* сочетается с примитивностью его кариотипа (основное число набора, уровень плоидности, морфология хромосом), но при этом наблюдается и прогрессивная черта – относительно небольшие размеры хромосом.

Итак, в пределах очень небольшого рода *Milium* выявляются разнообразие направлений и способы эволюции. Среди них – наиболее характерный для злаков путь полиплоидизации (ауто- и амфилоидия). Кроме того, здесь прослеживается путь, менее распространённый у злаков в целом, но, всё же, свойственный двум близкородственным трибам *Aveneae* и *Poeae* – путь преобразования основного числа хромосом (x).

Роды *ZINGERIA* P. Smirn. и *COLPODIUM* Trin.

1. Под Zingeria (Aveneae): первое наименьшее число хромосом $2n = 4$ у злаков

Небольшой, как и *Milium*, род *Zingeria* насчитывает 5 видов однолетних эфемеров. Род *Zingeria* филогенетически близок к роду *Milium*, а некоторые его виды внешне очень напоминают *M. vernale*. Из видов цингерии наибольший интерес в цитогенетическом отношении представляет *Z. biebersteiniana* (Claus) P. Smirn., характеризующийся наименьшим числом хромосом $2n = 4$ (и основным числом $x = 2$).

Наименьшее (минимальное) основное число хромосом (the minimal base number) $x = 2$ у злаков было выявлено лишь в середине 1970-х гг. у двух родов из различных, хотя и близких филогенетически, триб – *Aveneae* (*Zingeria*) и *Poeae* (*Colpodium*).

В 1974 г. стал известен первый представитель семейства *Poaceae* с наименьшим диплоидным числом хромосом $2n = 4$ – *Zingeria biebersteiniana* (Цвелёв, Жукова, 1974). Спустя три года А.П. Соколовская и Н.С. Пробатова (1977) опубликовали данные с таким же числом хромосом, выявленным у второго вида злаков – *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmahl. по сборам Н.С. Пробатовой 1975 г. в Закавказье (Нагорный Карабах).

Этими видами, вместе с двумя представителями семейства *Asteraceae* – североамериканским *Harporhappus gracilis* (Nutt.) A. Gray и австралийским *Brachycome lineariloba* (DC.) Druce (ныне 4-хромосомное растение признаётся особым видом из этого цикла – *B. dichromosomatica*), исчерпываются 4-хромосомные виды цветковых растений.

Несколько позже были выявлены (Соколовская, Пробатова, 1979) два числа хромосом: $2n = 4$ и 8 в популяциях другого вида цингерии *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. в Южном Закавказье (Армения).

Zingeria biebersteiniana – эндемичный вид флоры России, распространенный преимущественно в Нижнем Поволжье (указывается также для Предкавказья), древнесредиземноморский однолетник-эфемер. Встречается

на лугах и различного типа эрозионных местообитаниях в степной зоне. Два других вида рода *Zingeria* – тетра- и гексаплоиды с $2n = 8$ и 12 . Хромосомные числа для видов рода *Zingeria* анализируются у Н.Н. Цвелёва и П.Г. Жуковой (1974).

Число хромосом $2n = 4$ у цингерии Биберштейна было подтверждено С.Н. Сорокиным (1991). Вопрос об охране этого уникального вида был поставлен Г.Е. Сафоновым (1975, 1988), специально изучавшим динамику его популяций.

Интересно отметить, что почти все немногочисленные 8-хромосомные виды злаков являются древнесредиземноморскими эфемерами.

2. Род *Colpodium* (Poeae): и вновь $2n = 4$

Colpodium versicolor (Stev.) Schmalh. – кавказско-переднеазиатский многолетний высокогорный вид, обитающий на лужайках, каменистых склонах и галечниках. Это один из немногочисленных (4 вида) представителей рода *Colpodium* Trin. в его узком понимании (исключая прежде входившие в него роды *Paracolpodium*, *Hyalopoa* и *Catabrosella*). Два других вида рода *Colpodium* (= *Keniochloa* Meld.) – тетраплоиды ($4x$), с $2n = 8$ (Hedberg, 1952; Melderis, 1956). *C. violaceum* (Boiss.) Griseb., распространенный в горах Передней Азии, ещё не изучен в кариологическом отношении.

C. versicolor – единственное известное высокогорное многолетнее растение с наименьшим числом хромосом $2n = 4$. Позднее это число было подтверждено в исследованиях М.Т. Давлианидзе (1985) на четырёх образцах из Грузии, где в одном случае у вида были отмечены В-хромосомы ($2n = 4+1 \text{ В}$).

3. Сравнительная характеристика кариотипов у 4-хромосомных злаков

Первые сведения о кариотипе *Z. biebersteiniana* были получены Н.Н. Цвелёвым и П.Г. Жуковой (1974) при исследовании микротомных препаратов. Изучение хромосом *Z. biebersteiniana* методом дифференциальной окраски было проведено В.И. Семеновым и Е.В. Семеновой (1975), а Bennett et al. (1986) исследовали кариотип цингерии Биберштейна с использованием электронной микроскопии. У *C. versicolor*, насколько нам известно, морфология хромосом не изучалась. Ниже представляем результаты сравнительного изучения морфологии хромосом у *Colpodium versicolor* и *Zingeria biebersteiniana*.

Colpodium versicolor (Stev.) Schmalh.

Происхождение исследованного материала:

№ 4136: Азербайджан, Нагорный Карабах, окрестности сел. Лысогор, горный массив Турш-Су, выс. 2100 м над ур. м., каменистый склон, 21.VIII.1975, Н.С. Пробатова.

$2n = 4$ ($x = 2$). В кариотипе вида имеется одна (1-я) пара крупных субметацентрических спутничных хромосом ($F\% = 40$), спутник – округлой формы и такой же ширины, как и хромосома. 2-я пара представлена метацентрическими хромосомами ($F\% = 46$) без вторичных расчленений. Формула кариотипа у вида: $1\ sm\ (1\ sat) + 1\ m$ (рис. 4, а).

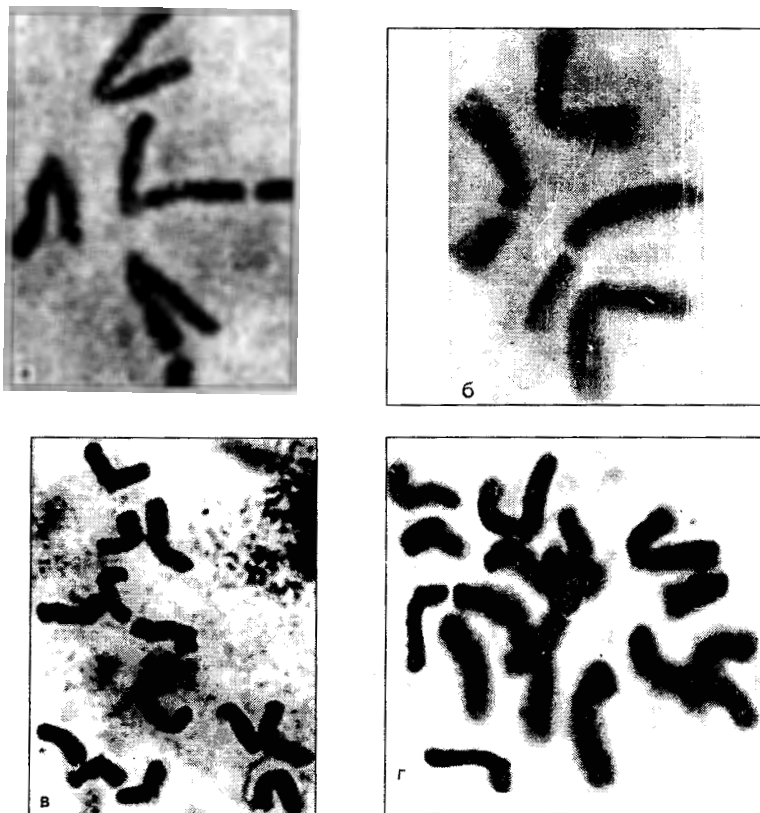


Рис. 4. Метафазные пластинки злаков из триб *Poeae* (а) и *Aveneae* (б-г): а – *Colpodium versicolor*, N 4136 ($2n = 4$); б – *Zingeria biebersteiniana*, N 3997 ($2n = 4$); в – *Holcus annuus*, N 3581 ($2n = 14$); г – *Trisetum sibiricum*, N 4285 ($2n = 14$)

Происхождение исследованного материала:

№ 3997: Астраханская обл., окрестности пос. Чёрный Яр, 10.VII.1972, Г. Е. Сафонов.

Первое краткое описание кариотипа у цингерии Биберштейна было выполнено П.Г. Жуковой (Цвелёв, Жукова, 1974). Исследование показало, что у этого вида – две пары метацентрических хромосом. Мы провели наше исследование кариотипа (на материале того же происхождения: семена были любезно переданы нам Н.Н. Цвелёвым).

$2n = 4$ ($x = 2$). В кариотипе вида – только метацентрические хромосомы: 1-я пара представлена несколько более крупными хромосомами ($F\% = 47$) со вторичной перетяжкой, расположенной ближе к области центромеры, чем к дистальному участку хромосомы. 2-я пара метацентрических хромосом – более равноплечая ($F\% = 49$) и не имеет вторичных расчленений. Хромосомы крупные. Формула кариотипа у этого вида: $2m(1sat)$ (рис. 4, б).

Наши данные по морфологии хромосомного набора этого вида совпадают с рисунком метафазной пластинки у Н.Н. Цвелёва и П.Г. Жуковой (1974).

Как видим, очень специализированный почти во всех отношениях древнесредиземноморский однолетник-эфемер *Z. biebersteiniana* имеет крупные метацентрические хромосомы, и это при самом продвинутом кариотипе семейства злаков с наименьшим числом хромосом $2n = 4$ при $x = 2$.

Итак, оба 4-хромосомных вида характеризуются довольно крупными, преимущественно метацентрическими хромосомами (несколько более крупными у *Z. biebersteiniana*, чем у *C. versicolor*). Обе пары хромосом у *C. versicolor* более неравноплечие, чем у *Z. biebersteiniana*. В целом кариотипы *Z. biebersteiniana* и *C. versicolor* следует признать довольно сходными: различия между ними заключаются главным образом в относительной величине хромосом и локализации вторичной перетяжки у 1-й пары хромосом. Кариотип *C. versicolor* несколько более асимметричный.

Если судить по числу хромосом, то эти виды – наиболее продвинутые в кариологическом отношении таксоны семейства злаков, однако морфология хромосом у них относительно примитивна, что является выражением принципа гетеробатмии (неравномерности темпов эволюции различных признаков).

Дальнейшее исследование кариотипов *C. versicolor* и *Z. biebersteiniana* в ареале видов может выявить хромосомный полиморфизм; не исключено существование различных цитодемов, различающихся по строению кариотипов (например, отсутствием спутников) и по географическому распространению, подобно тому, как это было установлено в Австралии у 4-хромосомных растений, относящихся к циклу *Brachycome lineariloba* (Watanabe et al., 1975).

Отчасти подтверждением этого может служить обнаружение у *C. versicolor* В-хромосом (Давлианидзе, 1985).

Основное число хромосом $x = 2$ свидетельствует о наибольшей продвинутости родов *Zingeria* и *Colpodium* в кариологическом отношении среди злаков (Цвелёв, Жукова, 1974). Однако морфология хромосом у изученных нами таксонов имеет примитивные черты: симметричное строение хромосом, их крупные размеры, незначительные различия в размерах первой и второй пар хромосом, небольшое количество спутничных хромосом. Всё это многими авторами рассматривается как признаки относительной примитивности кариотипа. С другой стороны, само наличие спутников и любых других расчленений хромосом указывает на специализацию кариотипа: хромосомы, имеющие спутники или вторичные перетяжки, потенциально более подвержены перестройкам. Однако возникновение различных рекомбинаций в кариотипе при малом числе хромосом менее вероятно, чем при большом (Навашин, Чуксанова, 1970). Малое число хромосом приводит к тому, что существование вида в разнообразных условиях среды становится менее возможным, утрачивается экологическая пластичность и усиливается изоляция. Редукция основного (базового) числа хромосом у злаков приводит ко всё большей общей специализации (Цвелёв, Жукова, 1974). В то же время некоторые авторы (Скворцов, 1974; и др.) придают важное эволюционное значение уменьшению количества хромосом у растений.

Род ZINGERIOPSIS Probat. и его место в системе семейства злаков

Сходство кариотипов у *C. versicolor* и *Z. biebersteiniana* нам представляется не только следствием параллелизма в эволюции двух крупных триб злаков, но также свидетельством их относительно близкого родства. Это подтверждает выделенный нами (Пробатова, 1977) род *Zingeriopsis* Probat., отнесённый к трибе Poeae.

Единственный вид его *Z. verticillata* (Boiss.) Probat. из Малой Азии в отношении морфологии колоска занимает положение, близкое к роду *Colpodium*, на основании чего род причисляется нами к трибе Poeae. Однако по общему габитусу и жизненной форме однолетника-эфемера он весьма сходен с видами р. *Zingeria* (*Z. trichopoda*). По ряду признаков (слипающиеся с зерновками цветковые чешуи, наличие бесплодных веточек в нижних мутовках соцветия и др.) род *Zingeriopsis* является ещё более специализированным. В биогеографическом отношении эти роды также близки: *Z. verticillata* распространён в пределах ареалов *Colpodium versicolor* и некоторых видов рода *Zingeria* (Цвелёв, 1976). Вполне вероятно, что у *Z. verticillata* будет также

установлено основное число хромосом $x = 2$. Открытием рода *Zingeriopsis* подтверждается очень слабая ограниченность друг от друга двух триб – *Aveneae* и *Poeae*.

Род *HOLCUS* L.

В небольшом роде *Holcus*, близком к роду *Milium*, однолетние виды с остистыми нижними цветковыми чешуями объединяются в секцию *Paraholcus* Tzvel. У одного из видов её, *H. gayanus* Boiss, было выявлено число хромосом $2n = 8$ (Litardiere, 1949; Fernandes, 1950), и существовало предположение (Цвелёв, 1970а), что основное число $x = 4$ характеризует все виды этой секции, в отличие от многолетних видов с $x = 7$. Однако оно не подтвердилось уже при исследовании типового вида секции *Paraholcus* – средиземноморского *H. annuus* Salzm. ex C.A. Mey. из Закавказья (район Талыша), где нами было выявлено число хромосом $2n = 14$ (Соколовская, Пробатова, 1976). Метафазная пластинка *H. annuus* представлена на рис. 4, в. Происхождение исследованного образца № 3581: Азербайджанская ССР, 20 км к югу от г. Ленкорань, суходольный луг, среди кустарников, 4.VI.1972, Н.С. Пробатова. При значительной близости однолетних видов рода *Holcus* друг к другу трудно было ожидать, чтобы *H. gayanus* и *H. annuus* имели разные основные числа хромосом; однако и для близкого вида из Португалии *H. setiglumis* Boiss. et Reut., также однолетника, было установлено $2n = 14$ (Queiros, 1973).

Заслуживает внимания редкий случай разных основных чисел хромосом у близкородственных видов злаков: очевидно, редукция основного числа хромосом наблюдается лишь у *H. gayanus*, а *H. annuus* в этом отношении более близок к многолетним видам рода (и к анцестральному для рода типу!); среди однолетников же (секция *Paraholcus*) он является более примитивным членом по сравнению с *H. gayanus*. И снова здесь можно провести параллель с однолетними таксонами *Milium vernale* s.l., где наиболее примитивный 14-хромосомный подвид *subsp. alexeenkoii* сохранился в западноприкаспийской части общего ареала вида, а более продвинутый 8-хромосомный *subsp. scabrum*, так же как и *H. gayanus*, распространён в Приатлантической Европе.

Таким образом, в пределах секции *Paraholcus* выявлены два основных числа хромосом – 4 и 7. Эволюция кариотипа в роде *Holcus*, подобно роду *Milium*, очевидно, шла как по пути редукции основного числа хромосом (от 7 до 4) у однолетних видов, так и путём полиплоидизации (при $x = 7$) и образования анеуплоидных серий у многолетних видов, примером чего служит *H. mollis* L. с $2n = 28, 35, 42, 49$ (Хромосомные числа ..., 1969).

1. О кариотаксономической ситуации в секции *Trisetum*

Речь пойдёт здесь о типовой секции рода *Trisetum*, где также наблюдаются и полиплоидизация, и преобразование основного числа хромосом x .

14-хромосомный *T. sibiricum* Rupr. и 28-хромосомный кавказско-переднеазиатский *T. turcicum* Chrtk принадлежат к одной группе близкородственных видов, богато представленных в Азии, но отсутствующих в Западной Европе (Цвелёв, 1970б). От *T. flavescens* (L.) Beauv. и других видов этого родства *T. sibiricum* и *T. turcicum* легко отличаются голым или почти голым каллусом нижних цветковых чешуй.

T. aggr. sibiricum – один из самых распространённых представителей типовой секции *Trisetum*. Отличительной особенностью всех подвидов *T. sibiricum* s.l., в понимании Н.Н. Цвелёва (1976), которые мы предпочитаем принимать в качестве самостоятельных видов, является то, что каллус нижних цветковых чешуй у них голый или с немногими очень короткими волосками. *T. aggr. sibiricum* встречается на лугах, окраинах болот, среди кустарников, в разреженных лесах, на лесных полянах, до верхнего горного пояса. Распространён в европейской части бывшего СССР, в Западной и Восточной Сибири, во всех районах Дальнего Востока, в средней Европе, Монголии, северном Китае и Японии, а также на Аляске.

В прошлом *T. sibiricum* s.l. и *T. flavescens* s.l. многими ботаниками не различались (Рожевиц, 1922), а принимались за один вид – *T. flavescens*, ввиду незначительных, как тогда казалось, различий между ними по морфологии колоска. Затем, в том числе и с помощью кариологических исследований, было подтверждено разделение видов *T. sibiricum* и *T. flavescens*, так как у первого вида было установлено число хромосом $2n = 14$, а у второго – $2n = 24$. Это разделение подтверждалось и их обособленными ареалами (Chrtk, 1973).

Уже Н.П. Авдулов (1931) рассматривал число хромосом $2n = 24$ у *T. flavescens* как производное тетраплоидной формы с 28 хромосомами, появившееся вследствие утраты двух пар хромосом. Он считал, что должна быть найдена также диплоидная форма, хотя и высказал сомнение в возможности её обнаружения, так как числа хромосом, кратные 6, у злаков встречаются редко.

T. parvispiculatum относится к кругу родства *T. flavescens*; он был выделен Н.Н. Цвелёвым (1970б, 1971) из *T. flavescens* в качестве подвида *T. flavescens* subsp. *parvispiculatum* Tzvel. с очень мелкими колосками и нижними цветковыми чешуями. Предположение Н.Н. Цвелёва (1976) о вероятном диплоидном уровне у мелкоколоскового таксона подтвердилось, однако А.П. Соколовская и Н.С. Пробатова (1975) установили у этого вида не $2n =$

14, как ожидал Н.Н. Цвелёв, а наименьшее для рода *Trisetum* диплоидное число хромосом $2n = 12$. Позднее оно было нами снова подтверждено (Пробатова, Соколовская, 1978а). Таксону был придан более высокий – видовой ранг.

Малоизвестный вид *T. parvispiculatum* (Tzvel.) Probat. (*T. flavescens* subsp. *parvispiculatum* Tzvel.) характеризуется следующими морфологическими признаками. Колоски 3,5–5 мм дл. Нижние цветковые чешуи (при нижнем цветке колоска) 3,0–4,5 мм дл. Каллус нижних цветковых чешуй с многочисленными волосками свыше 0,2 мм дл. Встречается на лесных полянах, среди кустарников, на лужайках и галечниках, до среднего горного пояса. Распространён на Кавказе и в Средней Азии (Копетдаг), а также в северном Иране.

В районах совместного произрастания *T. parvispiculatum* с близким видом *T. flavescens* первый по сравнению с *T. flavescens* является равнинной и низкогорной расой. Тетраплоид *T. flavescens* характеризуется значительно более широким распространением в сравнении с *T. parvispiculatum*, и его, по-видимому, вполне можно считать производным от анцестральной диплоидной расы, современным потомком которой ныне является *T. parvispiculatum*.

Подавляющее большинство видов рода *Trisetum* (и близкий к нему род *Koeleria* Pers.) имеют числа хромосом, кратные 7, так что это основное число (x) может считаться здесь исходным. Отсюда, $x = 6$ у *T. parvispiculatum*, как мы предполагали (Соколовская, Пробатова, 1975), могло возникнуть вследствие уменьшения первичного диплоидного набора $2n = 14$ на одну пару хромосом.

Таким образом, уже в пределах одной – типовой секции *Trisetum* прослеживаются два направления эволюции, связанные с различиями по основным числам хромосом, что дало нам дополнительное основание выделить (Пробатова, 1979а) в пределах этой группы две подсекции, разделяющие *T. aggr. sibirica* вместе с *T. turcicum* (подсекция *Sibirica*) и *T. aggr. flavescens* (подсекция *Trisetum*). Однако в последней имеется исключение: карпатский вид *T. alpestre* (Host) Beauv, с $2n = 14$ ($x = 7$). Использование чисел хромосом в систематике рода *Trisetum* (и трибы *Aveneae* в целом) неизменно привлекало внимание исследователей (Paunero, 1953; Morrison, 1959; Frey, 1980; и др.).

2. Сравнительный анализ кариотипов двух диплоидных видов рода *Trisetum* с различными основными числами хромосом (x)

***Trisetum sibiricum* Rupr.**

Происхождение исследованного материала:

№ 4285: Приморский край, залив Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о-в Фуругельма, 1975 г., Е. Н. Здоровьева.

$2n = 14$ ($x = 7$). Кариотип вида на этом образце может быть описан следующим образом. 1-я, самая крупная пара, и 2-я, несколько меньших размеров, представлены мета-субметацентрическими хромосомами. 3-я и 4-я пары – спутничные субметацентрические хромосомы со вторичной перетяжкой у короткого плеча. 5-я пара – метацентрические хромосомы. 6-я и меньших размеров 7-я пары представлены субметацентриками. Таким образом, кариотип *T. sibiricum* может быть выражен формулой: $2 m-sm + 2 m-sm (sat) + 1 m + 2 sm$ (рис. 4, г). Хромосомы данного вида являются довольно крупными для семейства злаков.

Trisetum parvispiculatum (Tzvel.) Probat.

Происхождение исследованного материала:

№ 4527: Дагестанская АССР, Табасаринский р-н, между селами Марага и Хагиш, 1972 г., Н.Н. Цвелёв.

$2n = 12$ ($x = 6$). Хромосомы кариотипа распределяются в 6 пар. 1-я пара, как и у *T. sibiricum*, представлена мета-субметацентрическими хромосомами. 2-я и 3-я пары образуют размерную группу спутничных субметацентриков. 4-ю и 5-ю пары также можно объединить в размерную группу метацентриков. 6-я пара (самые мелкие хромосомы) представлена мета-субметацентрическими хромосомами. Таким образом, кариотип можно описать формулой: $1 m-sm + 2 m-sm (sat) + 2 m + 1 m-sm$.

Первое, что привлекло внимание при сравнении кариотипов этих двух видов, это различия по величине хромосом. Хромосомы *T. parvispiculatum* в 1,9-2,2 раза мельче, чем хромосомы *T. sibiricum*. Кроме того, сравнение отдельных пар и кариотипов в целом показывает значительные различия и по морфологии хромосом. У *T. parvispiculatum* наблюдается более высокая степень симметрии кариотипа. К тому же у этого вида отсутствует одна пара (очевидно, 1-я или 2-я) крупных мета-субметацентрических хромосом, имеющаяся у *T. sibiricum*.

Эти существенные различия кариотипов показывают, что 12-хромосомный вид не мог возникнуть путём простой редукции одной пары хромосом 14-хромосомного набора, подобного набору *T. sibiricum*. Это свидетельствует в пользу того, что в роде *Trisetum* длительное время сосуществуют два самостоятельных направления эволюции. При относительно небольшой дивергенции по морфологическим признакам и экологической приуроченности в процессе видообразования произошла значительная дивергенция на уровне организации кариотипов.

Кариотаксономические аспекты эволюции в трибах *Aveneae* и *Poeae*

Трибы *Aveneae* Dumort. и *Poeae* – две очень обширные группы фестукоидных злаков; их представители широко распространены во внетропических странах обоих полушарий и в горных районах тропиков. К ним принадлежат крупные роды: *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Helictotrichon* s.l., *Koeleria*, *Trisetum*, *Poa*, *Festuca*, *Puccinellia*. По системе злаков Н.Н. Цвелёва (1976), во флоре бывшего СССР были представлены роды из 8 подтриб трибы *Aveneae* и 7 подтриб трибы *Poeae*. Впоследствии две эти крупные группы были объединены автором в одну трибу (Цвелёв, 1987; Tzvelev, 1989).

Н.С. Пробатовой, А.П. Соколовской при участии Э.Г. Рудыки последние 30 лет широко изучались числа хромосом у злаков флоры бывшего СССР: из 167 родов дикорастущих злаков, представленных на этой территории, числа определялись в 123 родах. В трибе *Aveneae* нами определялись числа хромосом в 72%, в трибе *Poeae* – в 83% родов флоры СССР. В этот период нам удалось установить наименьшие числа хромосом для родов *Trisetum* ($2n = 12$), *Catabrosella* и *Catabrosa* ($2n = 10$), наивысшее число хромосом для рода *Milium* ($2n = 42$), и, как уже было показано выше, у *M. vernale* s.l. мы обнаружили редчайший для злаков факт наличия нескольких основных чисел хромосом (x) в пределах ареала вида. Разнообразие основных чисел хромосом было установлено также в сборном роде *Colpodium* и даже в пределах одного рода *Catabrosella* Tzvel. (триба *Poeae*). Наименьшее число хромосом $2n = 4$ было установлено также в трибе *Poeae*, у *Colpodium versicolor*.

На основании обобщения накопленных данных по кариосистематике триб *Aveneae* и *Poeae* мы (Пробатова, 1978б, 1993) пришли к следующим выводам.

Однолетник *Milium vernale* s.l. предстаёт дифференцированным на целый ряд подвидов – кариологических рас, эволюция которых шла по двум путям. Во-первых, редукция основного числа хромосом от $x = 7$ до 4, а во-вторых, гибридизация с возникновением “амфиплоидного” основного числа 9. Эти подвиды, различающиеся между собою в большинстве уже основными числами хромосом, возможно, соответствуют “скрытым видам”, в понимании М.А. Розановой (1940).

Выявленные в роде *Milium* закономерности эволюционных преобразований кариотипа свойственны также некоторым другим родам трибы *Aveneae*. Так, два пути кариотипической эволюции – полиплоидизация при $x = 7$ и редукция первичного основного числа 7 до $x = 4$ свойственны роду *Holcus* L., где у приатлантического однолетника-эфемера *H. gayanus* Boiss. известно $2n = 8$, а у многолетнего вида *H. mollis* L. различные уровни полиплоидии при $x =$

7. В роде *Periballia* Trin., по данным Z. Afzal-Rafii, C. Zevaco (1974), также наблюдается преобразование первичного основного числа 7, причём как в сторону его снижения (до 4), так и увеличения (до 9), сходное с тем, что мы наблюдаем в роде *Milium*. Так что несмотря на значительную обособленность рода *Milium* положение его в трибе *Aveneae* можно считать оправданным с точки зрения кариосистематики.

Изучение чисел хромосом у злаков из триб *Aveneae* и *Poeae* позволило выявить в этих трибах два направления эволюции (Пробатова, Соколовская, 19786). Первый путь – полиплоидизация, осуществлявшаяся главным образом на первичном основном числе хромосом $x = 7$, от первичных диплоидов ($2n = 14$) до высокополиплоидных таксонов. Этот путь наиболее распространён в обеих трибах и является, очевидно, эволюционно оптимальным. Второй путь – редукция набора хромосом, с преобразованием первичного основного числа 7 в сторону его снижения ($7 - 6 - 5 - 4 - 2$) также наблюдается в пределах обеих триб злаков. Два рассмотренных нами рода (*Colpodium* и *Zingeria*) с основным числом 2 являются крайними членами этих обширных триб. Следует отметить, что полиплоидизация, которая выступает одним из важных механизмов эволюции в этих трибах, имела место также в родах *Colpodium* и *Zingeria*, где кроме диплоидных видов ($2n = 4$) представлены тетра- и гексаплоидные виды.

Эти два пути преобразования основного числа хромосом (x) прослеживаются, хотя и не столь ярко и полно, также в некоторых других родах трибы *Aveneae* (*Holcus*, *Trisetum*, *Trisetaria*, *Periballia*, *Molineriella*, *Rostraria*), а также и в близкой к ней трибе *Poeae* (*Catabrosella*), где тенденция к разнообразию основных чисел хромосом, наблюдаемая среди овсовых злаков у *M. vernale* s.l., среди мятликовых выявлена у *Catabrosella humilis* s.l. Во всяком случае, это отражает параллелизм в эволюции триб *Aveneae* и *Poeae*.

Редукция основного числа хромосом (иначе говоря, части хромосом набора), возможно, является одной из составляющих общей соматической редукции.

Магистральным же направлением эволюции в обеих трибах, по-видимому, следует признать путь, который был связан с полиплоидизацией при первичном основном числе хромосом 7, так как именно по этому пути развивались все крупные, прогрессирующие роды, как в трибе *Aveneae* (*Agrostis*, *Calamagrostis*, *Helictotrichon*, *Koeleria*), так и в трибе *Poeae* (*Poa*, *Festuca*).

В трибах *Aveneae* и *Poeae* безусловно преобладают полиплоидные виды с основным числом хромосом $x = 7$ (рис. 5). Сказанное особенно характерно для всех крупных родов: *Poa*, *Festuca*, *Puccinellia*, *Agrostis*, *Helictotrichon* s.l. и др. Наивысший уровень пloidности в этих трибах наблюдается в родах *Helictotrichon*, *Calamagrostis* ($2n=140$). У *Poa* известна самая высокая степень

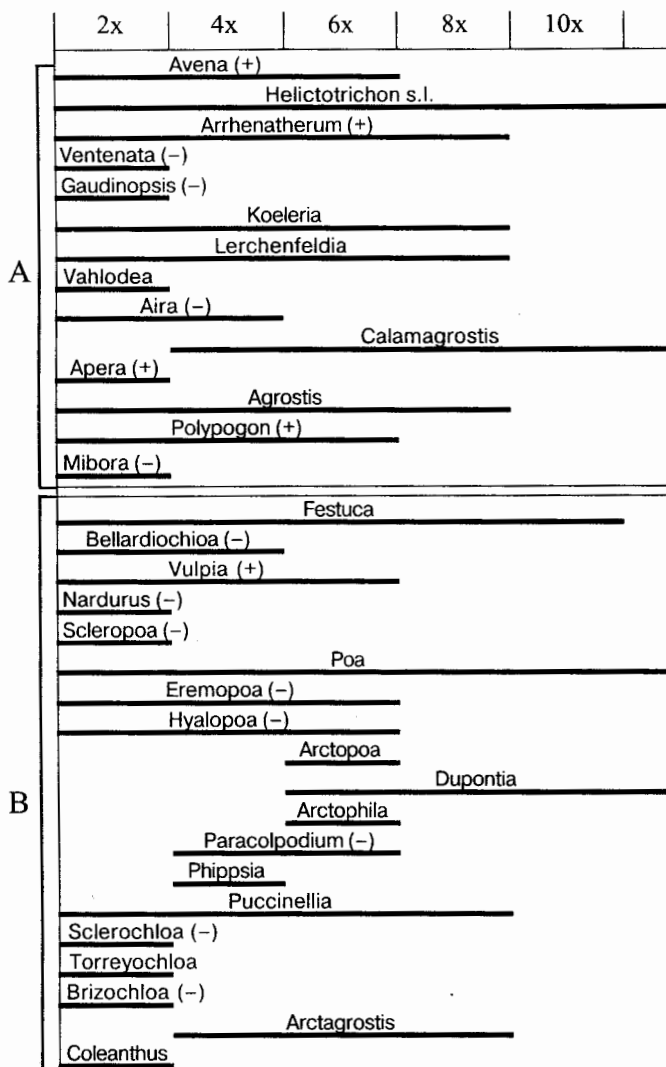


Рис. 5. Уровни плоидности в родах триб *Aveneae* (A) и *Poeae* (B) при основном числе хромосом $x = 7$. – род отсутствует во флоре российского Дальнего Востока; + род присутствует в качестве заносного

плоидности, обнаруженная у злаков, – 38-кратное повторение основного числа $x = 7$. В то же время преобладающими являются относительно невысокие уровни 4x, 6x и 8x ($2n = 28, 42, 56$), причём именно тетра- и гексаплоидный уровни, очевидно, являются здесь эволюционно оптимальными (Стеббинс,

1956). Во многих родах (рис. 5) имеются виды-первичные диплоиды (с $2n = 14$).

Проблема анцестрального основного числа хромосом (x) остаётся одной из наиболее важных не только для семейства злаков, но и для покрытосемянных в целом, так как даёт ключ к выяснению направлений и механизмов их эволюции (Raven, Kyhos, 1965).

Основное, или базовое (наименьшее гаплоидное), число хромосом $x = 7$ мы вслед за Н.Н. Цвелёвым (1969) принимаем первичным (анцестральным), во всяком случае, для фестукоидных злаков. Оно встречается во многих трибах фестукоидных злаков, которые вообще признаются относительно примитивными, а в таких крупных трибах, как Triticeae и Bromaeae, 7 – это единственное основное число хромосом. Некоторые роды двух рассматриваемых нами триб представлены только первичными диплоидами (с $2n = 14$): это обычно высоко-специализированные во многих отношениях древнесредиземноморские однолетники-эфимеры (*Gaudinopsis*, *Sclerochloa*, *Apera*) или же водные злаки (*Torreyochloa*).

Однако в трибах Aveneae и Poeae кроме полиплоидизации при основном числе хромосом $x = 7$ наблюдаются и другие направления эволюции, а именно связанные с преобразованием первичного основного числа 7. Один из путей такого преобразования основного числа – редукция части хромосом набора (в результате различных хромосомных перестроек) и, как следствие этого, – снижение основного числа хромосом. Последовательная редукция основного числа наиболее ярко выражена у злаков именно в трибах Aveneae и Poeae (рис. 6), более того, она достигает здесь своего крайнего выражения в родах *Zingeria* и *Colpodium*, где наблюдается наименьшее основное число 2. Этот процесс в какой-то мере компенсируется возникновением в пределах этих триб

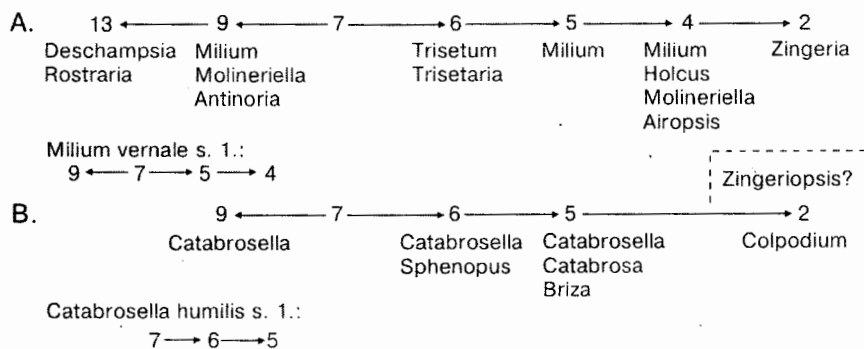


Рис. 6. Эволюционные преобразования основного числа хромосом (x) в трибах Aveneae (A) и Poeae (B). 7 – анцестральное основное число хромосом

новых, также производных, но уже более высоких, чем 7 и, по-видимому, амфилоидных основных чисел хромосом 9 и 13.

Преобразования кариотипа, связанные с изменением основного числа хромосом, особенно в сторону его редукции, очевидно, были малоперспективными для дальнейшей эволюции таксонов. Снижение основного числа хромосом наблюдается лишь у небольших родов или не захватывает всего рода в целом. Например, у *Briza*, *Holcus*, *Trisetum*, *Trisetaria*, *Milium*, *Catabrosella* наблюдаются два или несколько основных чисел хромосом внутри рода. Заметим, что при этом одно из этих чисел – 7. В каждой из двух триб имеется по одному примеру, когда различные основные числа наблюдаются в пределах одного и того же вида: *Milium vernale* s.l. (Aveneae), *Catabrosella humilis* s.l. (Poeae). Редукция основного числа всегда приводила ко всё более высокой общей специализации (Цвелёв, Жукова, 1974), что ограничивало возможности дальнейшей эволюции таксонов. По Н.А. Чуксановой (1974), это связано со снижением степени рекомбинации и большей устойчивостью видов, менее интенсивным процессом видообразования у растений с низкими числами хромосом.

Все рассмотренные направления эволюции, осуществлявшиеся с помощью различных генетических механизмов, можно, как в зеркале, наблюдать на примере маленького обособленного рода *Milium* из трибы Aveneae. Схема эволюционных отношений внутри рода (рис. 3) нами составлена на основании изучения чисел и морфологии хромосом. Здесь имеются полиплоидные виды с основным числом 7, первичный диплоид (с $2n = 14$), а также здесь можно наблюдать последовательную редукцию основного числа хромосом от 7 до 4 параллельно с возникновением амфилоидного основного числа 9, по-видимому, вследствие гибридизации с близким родом *Zingeria* или между таксонами рода *Milium* с различными основными числами хромосом. Примечательно, что наиболее широким ареалом обладает именно тетраплоидный многолетний таксон *M. effusum* – единственный из представителей рода, занимающий почти голарктический ареал.

Во всех крупных родах триб Aveneae и Poeae процветающими в современную эпоху оказываются именно полиплоидные виды, сложные видовые комплексы или группы видов (секции), как, например, *Poa*, *Festuca*, *Puccinellia*, *Calamagrostis*, *Agrostis*. Это несомненно результат совместного действия гибридизации и полиплоидии. Для многих родов (рис. 5) характерен гексаплоидный уровень полиплоидии, который считается прямым следствием гибридного происхождения таксонов. Полностью гибридогенными признаются роды *Calamagrostis*, *Deschampsia*, *Arctophila*, *Arctopoa*, *Dupontia*, *Phippsia* и др., в составе которых отсутствуют виды-первичные диплоиды. Гибридогенез представляется одним из основных механизмов эволюции в трибах Aveneae и Poeae.

Таким образом, эволюция в трибах Aveneae и Poeae проходила, как видим, в значительной степени параллельно и приводила к сходным результатам, поскольку осуществлялась на основе сходных преобразований кариотипа. С другой стороны, трибы эти считаются очень близкими в таксономическом отношении. Ранее уже было высказано предположение (Bjorkman, 1956; Цвелёв, Болховских, 1965) о близком родстве *Zingeria* и *Colpodium*, в свою очередь, довольно тесно связанных со многими родами своих триб. Это предположение впоследствии нашло подтверждение в наименьшем основном числе хромосом $x = 2$ у этих родов, крайних членов двух крупных триб. Открытие монотипного рода *Zingeriopsis*, на наш взгляд, наиболее интересно именно тем, что он занимает промежуточное положение между родами *Zingeria* и *Colpodium*, т.е., в сущности, между трибами Aveneae и Poeae в отношении строения метелок, морфологии колоска, зерновки, жизненной формы. Из этого однако не следует, что эти крупные трибы должны быть объединены в одну, но ясно, что все роды рассмотренного круга, безусловно, заслуживают дальнейшего углублённого изучения с привлечением современных методов, прежде чем будет принято обоснованное решение в отношении систематики триб Aveneae и Poeae.

Заключение

Понимая, что изложенные здесь результаты наших исследований носят во многом предварительный характер, мы всё же постарались показать на доступном (и главное – вполне достоверном) материале закономерности эволюционного преобразования кариотипа, как в пределах отдельно взятых родов, так и внутри двух крупных триб злаков. Приходится признать, что и сейчас во всём мире исследования этих уникальных родов злаков продвигаются необычайно медленно, отчасти, по-видимому, из-за трудностей получения материала для исследования; а для нас, российских исследователей, – ещё и по причине произошедших серьёзнейших геополитических изменений. Приходится признать тот факт, что за последние 20 лет во всём мире вышло всего 4 работы, содержащие сведения по кариологии однолетних таксонов рода *Milium* (которые к тому же удивительным образом запутывают и без того сложнейшую кариотаксономическую ситуацию в этом загадочном роде); и лишь в одной публикации (в 1985 г.) было подтверждено наименьшее число хромосом $2n = 4$ у *Colpodium versicolor*. До сих пор не известно науке число хромосом у эндемичного малоазиатского вида *Zingeriopsis verticillata*.

Проблема разграничения двух крупных триб Aveneae и Poeae была и остается сложной и далекой от разрешения (а объединение этих триб в одну не может рассматриваться как её решение), но нам представляется, что здесь у кариосистематики имеются большие возможности и перспективы.

Литература

- Авдулов Н.П. Систематическая кариология семейства Gramineae // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928. С. 65-67.
- Авдулов Н.П. Кариосистематическое исследование семейства злаков. Л., 1931. 428 с.
- Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства Moraceae-Zygophyllaceae. СПб.: Наука, 1993. 430 с.
- Бреславец Л.П. Полиплоидия в природе и опыте. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 364 с.
- Давлианидзе М.Т. Числа хромосом представителей семейств Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Liliaceae, Fabaceae, Racomitriaceae, Poaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae флоры Грузинской ССР // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 698-700.
- Давлианидзе М.Т., Мосулишвили М.И. Числа хромосом некоторых злаков флоры Грузии // Заметки по сист. и геогр. растений. Тбилиси, 1984. Вып. 40. С. 68-72.
- Злаки Украины / Под ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с.
- Комаров В.Л. Мятлики Камчатки // Ботан. материалы Гербария Гл. ботан. сада РСФСР. 1924. Т. 5, вып. 10. С. 145-150.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Левитский Г.А. Цитология растений: Избр. тр. М., 1976. 350 с.
- Навашин М.С., Чуксанова Н.А. Число хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. 6, № 4. С. 71-83.
- Петрова О.А. Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания – на материалах некоторых злаков флоры УССР: Автореф. дис... канд. биол. наук. Киев: Ин-т ботаники АН УССР, 1968. 33 с.
- Петрова О.А. Об основных числах хромосом в роде *Milium* L. // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 3. С. 393-394.
- Пробатова Н.С. К систематике рода *Milium* L. (Poaceae) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 6-14.
- Пробатова Н.С. Внутривидовая систематика *Milium vernale* Bieb. // Тез. докл. VI Делсгатского съезда Всесоюз. бот. о-ва (Кишинев, 12-17 сент. 1978 г.). Л., 1978. С. 309-310.
- Пробатова Н.С. К систематике кавказских видов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. // Новости сист. высш. раст. 1978. Л.: Наука, 1979а. Т. 15. С. 17-22.
- Пробатова Н.С. О некоторых злаках Кавказа // Новости сист. высш. раст. 1979б. Л.: Наука, 1979б. Т. 16. С. 35-37.
- Пробатова Н.С. Семейство мятликовые, или злаки – Poaceae Barnh // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89-382.
- Пробатова Н.С. Злаки Российского Дальнего Востока. Дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: ДВО РАН, 1993. 74 с.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа // Ботан. журн. 1978а. Т. 63, № 8. С. 1121-1131.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Кариотаксономические аспекты эволюции злаков в трибах Aveneae и Roseae // XIV Междунар. генет. конгр. (Москва, 1978 г.) // Тез. докл.: Ч. 1, секц. 1-12. М., 1978б. С. 299.
- Рожевец Р.Ю. О “забытом” виде *Trisetum sibiricum* Rupr. // Изв. Гл. бот. сада. 1922. Т. 21, № 2. С. 88-91.
- Розанова М.А. О биологической изоляции и “скрытых” видах // Ботан. журн. 1940. Т. 25, № 4-5. С. 304-309.
- Сафонов Г.Е. Охрана уникального растения – цингерии Биберштейна на Нижней Волге // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1975. Вып. 98. С. 63-64.
- Сафонов Г.Е. Исследование *Zingiber biebersteiniana* (Poaceae) с Нижней Волги // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1267-1275.

Семенов В.И., Семенова Е.В. Дифференциальная окраска хромосом *Zingeria bicbersteiniana* (Claus) P. Smirg. в митозе и мейозе // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1975. Вып. 3, № 15. С. 80-83.

Скворцов А.К. Избыточность генетической информации и эволюционный прогресс // Природа. 1974. № 8. С. 26-29.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Хромосомные числа некоторых злаков (Роассас) флоры СССР. I // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 5. С. 667-678.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (Роассас) // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 969-973.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. О наименьшем числе хромосом ($2n = 4$) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (Роассас) // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 241-245.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Хромосомные числа некоторых злаков (Роассас) флоры СССР. II // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1247-1257.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Хромосомные числа некоторых злаков (Роассас) флоры СССР. III // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1245-1258.

Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразийской Арктике // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 3. С. 369-381.

Сорокин С.Н. Числа хромосом представителей семейства Роассас европейской части СССР // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 9. С. 1331-1332.

Стеббинс Дж.Л. Распространение и природа полиплоидных типов // Полиплоидия. М.: Изд-во ИЛ, 1956. С. 25-55.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с.

Цвелёв Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (Роассас) // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 3. С. 361-373.

Цвелёв Н.Н. Новые секции злаков (Роассас) флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1969. Л.: Наука, 1970а. Т. 6. С. 19-21.

Цвелёв Н.Н. *Trisetum sibiricum* Rupr. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука, 1970б. Вып. 18. С. 6.

Цвелёв Н.Н. К систематике родов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. в СССР // Новости сист. высш. раст. 1970. Л.: Наука, 1971. Т. 7. С. 59-73.

Цвелёв Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (Роассас) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 5-16.

Цвелёв Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков Роассас // Проблемы эволюции / Под ред. Н.Н. Воронцова. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 4. С. 105-117.

Цвелёв Н.Н. Злаки (Роассас) СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Бот. ин-т АН СССР им. В.Л. Комарова, 1975. 36 с.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с.

Цвелёв Н.Н. Система злаков (Роассас) и их эволюция // Комаровские чтения Л.: Наука, 1987. Вып. 37. 75 с.

Цвелёв Н.Н., Болховских З.В. О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirg.) и близких к нему родах семейства злаков (Gramineae): (Кариосистематическое исследование) // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1317-1320.

Цвелёв Н.Н., Жукова П.Г. О наименьшем основном числе хромосом в сем. Роассас // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 265-269.

Чуксанова Н.А. Полиплоидия и видообразование у растений // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М.: Наука, 1974. С. 64-80.

Afzal-Rafii Z., Zevaco C. Contribution a l'etude cytotaxinomique de quelques Airac de Corse et de Sardaigne // Bul. Soc. bot. France. 1974. Vol. 121, N 7-8.

Baum B.R., Rajhathy T. A study of *Avena macrostachya* // Canad. Journ. Bot. 1976. Vol. 54, N 21. P. 2434-2439.

- Bennett M.D., Smith J.B., Seal A.G. The caryotype of the grass *Zingeria bicbersteiniana* ($2n = 4$) by light and electron microscopy // *Canad. Journ. Genet.* 1986. Vol. 28, N 4. P. 554-562.
- Bennett S.T., Thomas S.M. Karyological analysis and genome size in *Milium* (Gramineae) with special reference to polyploidy and chromosomal evolution // *Genome*. 1991. Vol. 34. P. 868-878.
- Bjorkman S.O. *Zingeria bicbersteiniana* (Claus) P. Smirn. – one more grass species with the chromosome number $2n=8$ // *Svensk Bot. Tidskr.* 1956. Vol. 50, N 3. P. 513-515.
- Chrtek J. Bemerkungen zur Gattung *Zingeria* P. Smirn. // *Novit. Bot. Prag.* 1963.
- Chrtek J. Bemerkungen zum *Trisetum flavescens* Komplex im Pindus Gebirge // *Acta Univ. carol. Biol.* 1971 (1973). 1973. N 4. P. 227-230.
- Devesa J.A., Ruiz T., Viera M.C., Tormo R., Vazquez F., Carrasco J.P., Ortega A., Pastor J. Contribucion al conocimiento cariologico de las Poaceae en Extremadura (Espana) // *III Bol. Soc. Broter., Ser. 2*. 1991. Vol. 64. P. 35-74.
- Fernandes A. Sobre a cariologia de algumas plantas da Serra do Gerês // *Agron. Lusitana*. 1950. Vol. 12, N 4. P. 551-600.
- Frey L. Liczby chromosomow rodzajow i gatunkow plemienia *Avencae* Nees w Polsce // *Wiadomosci botaniczne*. 1980. Vol. 24, N 2. P. 147-152.
- Frey L., Mirek Z., Miziany M. Contribution to the chromosome numbers of Polish vascular plants // *Fragmenta Florist. Geobot.* 1977. Vol. 23, N 3-4. P. 317-325.
- Hedberg O. Cytological studies in East African mountain grasses // *Hereditas*. 1952. Vol. 38, N 3. P. 256-266.
- Goldblatt P., Johnson D.E. Index to plant chromosome numbers 1990-1991 // *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 1994. Vol. 51. 267 p.
- Goldblatt P., Johnson D.E. Index to plant chromosome numbers 1992-1993 // *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 1996. Vol. 58. 276 p.
- Litardiere R. de. Nombres chromosomiques dans le genre *Holcus* L. // *Compt. rend. Acad. Sci. Paris*, 1949. Vol. 228, N 23. P. 1786-1787.
- Melderis A. New taxa of afroalpine grasses // *Svensk Bot. Tidskr.* 1956. Vol. 50, N 4. P. 535-547.
- Morrison M.S. Cytotaxonomy of the genus *Trisetum* // *Proc. IX Intern. Bot. Congr.* 1959. Vol. 2. P. 270.
- Paunero E. Las Agrostidaceas espanolas // *Anales del Instituto Botanico A.J. Cavanilles*. Madrid, 1953. Vol. 11, N 1. P. 319-418.
- Queiros M. Contribuicao para o conhecimento citotaxonomico das Spermatophyta de Portugal, I. Gramineae, Supl. 1 // *Bolctin Sociedade Broteriana*. 1973. Vol. 47.
- Raven P.H., Kyhos D.W. New evidence concerning the original basic chromosome number of angiosperms // *Evolution*. 1965. Vol. 19, N 2. P. 244-248.
- Tutin, T.G. *Milium scabrum* Merlet // *Watsonia*. 1950. Vol. 1, pt. 6. P. 345-348.
- Tzevelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // *Bot. Review*. 1989. Vol. 55, N 3. P. 141-204.
- Watanabe K., Carter C.R., Smith-White S. The cytology of *Brachycome lineariloba* S. Chromosome relationships and phylogeny of the race A cytodemes ($n = 2$) // *Chromosoma*. Berlin, 1975. Vol. 52, N 4. P. 383-397.