

УДК 582.52(571.151)

Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, Ю.А. Мякошина, А.А. Гнутиков, А.И. Шмаков, М.В. Олонова, А.В. Родионов
E.O. Punina, N.N. Nosov, Yu.A. Myakoshina, A.A. Gnutikov, A.I. Shmakov, M.V. Oloнова, A.V. Rodionov

О РОДЕ *CATABROSA* НА АЛТАЕ

ABOUT *CATABROSA* GENUS IN THE ALTAI

Исследование собственных сборов и гербарного материала по роду поручейница (*Catabrosa* P. Beauv.) в Сибири показало, что вид *C. aquatica* (L.) P. Beauv. встречается только в Тюменской и Новосибирской областях, в то время как в Горном Алтае, Туве, Хакасии и Красноярском крае произрастает другой, ранее неописанный вид *Catabrosa ledebourii* Punina et Nosov sp. nova. Этот вид встречается также на территории Бурятии, а за пределами России – в Монголии и Китае. Из Горного Алтая описан также новый эндемичный вид *Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov sp. nova. Оба новых вида оказались октоплоидами с $2n = 40$; это число впервые установлено для представителей рода *Catabrosa*.

В ходе работы над проектом «Злаки Алтая» нами был исследован род Поручейница (*Catabrosa* P. Beauv.). Этот род долгое время считался монотипным, представленным единственным описанным из Европы видом *C. aquatica* (L.) P. Beauv. 1812, Ess. Agrostogr.: 97, pl. 19, fi g. 8. – *Aira aquatica* L. 1753, Sp. Pl.: 64. Некоторые авторы признавали видовую самостоятельность среднеазиатской *C. capusii* Franch. 1884, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6, 18: 272, Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 446; Bor, 1970, in Rech. f. Fl. Iran. 70: 60. Н.Н. Цвелев (1976) рассматривал *C. capusii* в ранге подвида *C. aquatica*, а также в ранге подвида указывал *C. aquatica* subsp. *pseudoairoides* (Herrm.) Tzvel., описанную из дельты Волги. Р.К.Ф. Пильгер описал южноамериканский высокогорный вид *Phippsia werdermanii* Pilg., затем перенесенный в род *Catabrosa* (Nicora, Agrasar, 1981), а последнее время в род *Catabrosa* был перенесен и южноафриканский вид *Colpodium drakensbergense* Hedberg et Hedberg, рассматриваемый сейчас как *Catabrosa drakensbergense* (Hedberg et Hedberg) Soreng et Fish (Soreng, Fish, 2011). Новейшая обработка рода, сделанная Н.Н. Цвелевым в 2013 г., уже включает 12 видов поручейниц для Евразии, из которых 8 видов встречаются на территории бывшего СССР. В этой же работе Н.Н. Цвелевым описаны 3 новых вида, а также в ранг вида переведены *C. pseudoairoides* (Herrm.) Tzvelev, *C. minor* (Bab.) Tzvelev, *C. atrata* (Tzvelev) Tzvelev, *C. angusta* (Stapf) L. Liu, принимавшиеся ранее как подвиды, разновидности или формы. Н.Н. Цвелев (2013) предположил, что при более детальном исследовании рода в пределах всего ареала могут быть установлены и другие новые виды.

Для Сибири до настоящего момента всеми без исключения авторами указывалась только *C. aquatica*, без подвидов или разновидностей (Griseb. in Ldb, Fl. Ross. IV, 387, Невский, 1934, во Фл. СССР, 2: 446; Крылов, 1914, во Фл. Алтай и Томск. губ., V–VII: 1637; он же, 1928, во Фл. Зап. Сибири, II: 270; Ломоносова, 1984, в Опр. раст. Тувинской АССР: 309; Никифорова, 1990, во Фл. Сибири, 2: 189; Власова, 2005, в Консп. Фл. Сибири: 294, Красноборов, Герасимович, Федоткина, 2012, в Опр. раст. респ. Алтай: 582). Однако все образцы поручейниц, собранные нами во время экспедиций 2006–2013 гг. в нескольких точках Шебалинского и Кош-Агачского р-нов респ. Алтай, отличались по совокупности морфологических признаков (см. ниже) как от *C. aquatica*, так и других ранее известных видов. Сравнение их с образцами, имеющимися в гербариях LE, NS, NSK, ALTB и ТК показало, что именно такие и только такие растения представлены на территории Алтая, Тувы, Хакасии и Красноярского края. Кроме того, в LE имеются подобные сборы из Монголии и Китая. Во всех случаях эти гербарные образцы ранее были определены как *C. aquatica*. Среди всего достаточно обильного материала из Западной Сибири, по нашему мнению, только один экземпляр из Тюменской обл. (LE) и один экземпляр из западной части Новосибирской области (ТК), могут быть с уверенностью отнесены к *C. aquatica*; это единственные имеющиеся в изученных гербариях образцы *Catabrosa* из вышеуказанных областей.

Кроме того, на хр. Чихачева в районе Богутинских озер нами в 2011 г. была найдена уникальная популяция поручейницы, миниатюрные экземпляры которой не имели ползучих вегетативных побегов; подобных образцов в просмотренном гербарном материале мы не обнаружили.

Широко распространенный в части Западной Сибири, но, как оказалось, до сих пор не описанный вид мы назвали *Catabrosa ledebourii* (поручейница Ледебур) в честь Карла Христиана Фридриха фон Ледебур, одного из пионеров изучения флоры Алтая. Поручейницу же с Богутинских озер (возможно, эндемич-

ный вид) мы называем по месту ее произрастания – *Catabrosa bogutensis* (поручейница богутинская). Эффективное обнародование этих видовых названий будет сделано в журнале *Kew Bulletin* (публикация проходит рецензию), здесь же мы ограничиваемся описанием на русском языке.

***Catabrosa ledebourii* Punina et Nosov, sp. nov.**

Многолетние растения (11) 20–45 (60) см высотой, со стелющимися или плавающими побегами. Листья 2–7 мм шир., плоские. Язычки 4–5 мм. Метелки 3–18 см длиной, цилиндрические или пирамидальные, но слабораскидистые, веточки метелки в зрелом состоянии отходят перпендикулярно оси метелки, нередко извилистые, 1–4,5 см длиной. Колоски преимущественно одноцветковые, на концах веточек редко двухцветковые, довольно густо сидящие на веточках метелки, округло- или продолговато-эллиптические. Колосковые чешуи неравные, нижние – 0,8–1 мм, верхние – 1,6–3 мм длиной, выемчатые на конце, фиолетовые, реже розоватые или светло-зеленые. Нижние и верхние цветковые чешуи почти равные, около 2,5 мм длиной, голые, бурые с узким пленчатым краем. Пыльники 1,5 мм длиной. $2n = 40$.

Голотип: Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский район. Чуйская степь, ур. Актал, берег протоки р. Юстыд. На урезе воды и в воде. 49°55' с. ш. 88°55' в. д. 1838 м над ур. м. 17.08.2010. Собр. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр. Е.О. Пунина, Н.Н. Носов. № Alt 10-113.

Паратипы: Алтай, Чуйский тракт, топкий берег Теньгинского озера. 24 VII 1908. В.И. Верещагин. LE! ТК! Алтай, Усть-Канский аймак, окр. с. Усть-Кан, берег озера. 15 VII 1948. А. Куминова, Г. Павлова. LE! NS! Юго-Восточный Алтай, Кош-Агачский р-н, 50°15' с. ш. 89°10' в. д., окр. п. Кокоря, 3 км на запад от поселка. Долина р. Кокоря. Пойма. Галечники. 20 VII 1981. Д. Шауло. NS! ALTB! Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1258 м, 3 км вниз по р. Нарын. № 3536. Берег ключа. 13.7.1972. И. Красноборов, Л. Косинец. LE!

Родство: От *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. s. str. отличается преимущественно одноцветковыми, а не двухцветковыми колосками, узкой метелкой, более короткими и извилистыми веточками, перпендикулярно отходящими от оси метелки, фиолетовыми цветковыми чешуями.

Распространение: республика Алтай, р-ны: Усть-Канский, Онгудайский, Усть-Коксинский, Улаганский, Шебалинский, Кош-Агачский. Тува, кожууны: Тандинский, Эрзинский, Овюрский, Тес-Хемский. Хакасия, р-ны: Усть-Абаканский, Ширинский, Богградский. Красноярский край, р-ны: Шарыповский, Минусинский. Бурятия, р-ны: Закаменский, Селенгинский, Кяхтинский, Джидинский. Монголия, аймаки: Сэлэнгэ, Уверхангай, Умнеговь, Туве, Архангай, Увс, Хэнтий. Китай: среди прочих сборов *Catabrosa* только один образец мы определяем как *C. ledebourii*: «Китайская Народная Республика, Синьцзян-Уйгурская автономная область. В.Тянь-Шань, межгорная котловина Б. Юлдус в 30–35 км ЮЗ пос. Баин-Булак. Болотистое днище котловины. В воде, вместе с осокой. №527. 10 VIII 1958. А.А. Юнатов, Юань И-фэнь.» LE!

Образцы поручейниц из других регионов Бурятии, Монголии и Китая мы не можем с уверенностью отнести ни к *C. ledebourii*, ни к иным ранее описанным видам. Эти образцы, так же, как и образцы из Казахстана, требуют дополнительного изучения.

Вид *C. aquatica* приводится также для Чарышского р-на Алтайского края (Ломоносова, 2003 в Опр. раст. Алтайского края: 572), однако никаких образцов поручейниц оттуда в просмотренных гербариях мы не обнаружили. Наши поиски в этом районе каких-либо видов *Catabrosa* в ходе экспедиции 2014 г. также не увенчались успехом. Однако мы не исключаем в будущем нахождение там именно нового вида *C. ledebourii*.

***Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov, sp. nov.**

Многолетние растения 6–21 см высотой, побеги одиночные или собраны в очень рыхлые дерновинки, почти без стелющихся побегов (там, где есть стелющиеся побеги, они быстро отмирают). Листья 1–2 мм шириной, вдоль сложенные или плоские. Язычки 2 мм длиной. Метелки 1,5–8,5 см длиной, пирамидальные, слабораскидистые, веточки (0,9) 1–3 см длиной, перпендикулярные или слегка восходящие от оси метелки, нередко извилистые. Колоски 2–4 мм длиной, округло или продолговато-эллиптические, преимущественно одноцветковые, изредка двухцветковые. Колосковые чешуи неравные, нижние 0,5–1 мм длиной, верхние 1,5–2 мм длиной, фиолетовые. Цветковые чешуи почти равные, 2–2,5 мм длиной, голые, бурые, с пленчатым краем. Пыльники 2–2,5 мм длиной. $2n = 40$.

Голотип: Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачёва, оз. Малые Богуты. На заболоченном берегу озера. 49°45' с. ш. 89°27' в. д. h = 2402 м над ур. м. 16 VIII 2011. Alt10-73. Собр. А.В. Родионов, Е.О. Пунина, Н.Н. Носов, А.А. Гнутиков. Опр. Е.О. Пунина, Н.Н. Носов.

Родство: от предыдущего вида отличается более мелкими размерами, почти полным отсутствием ползучих побегов, рыхлодерновинной или одиночной формой роста, нередко вдоль сложенными листьями. От арктического вида *Catabrosa minor* (Bab.) Tzvelev отличается также почти полным отсутствием стелющихся вегетативных побегов, преимущественно одноцветковыми колосками, побегами одиночными или в рыхлых дерновинках, иным соотношением длин колосковых чешуй.

Распространение: пока вид известен только из классического местонахождения на озере Малые Богуты (респ. Алтай, Кош-Агачский р-н), где представлен одной популяцией из нескольких сотен экземпляров в высокогорном болоте (рис. 1).

При кариологическом исследовании у обоих видов нами впервые установлено октоплоидное число $2n = 40$. Представители рода *Catabrosa* образуют полиплоидный ряд с $x = 5$ и ранее известными $2n = 10, 20, 30$. Так, $2n = 10$ установлено для *C. pseudoairioides* (Соколовская, Пробатова, 1975) и для *C. aquatica* f. *atrata* Kharadze (= *C. atrata* (Tzvelev) Tzvelev) (Давлианидзе, 1985). Исследованные разными авторами во многих географических точках образцы *C. aquatica* всегда тетраплоиды с $2n = 20$ (Соколовская, Пробатова, 1975, 1978; Engelskjon, 1979; Lövkvist, Hultgård, 1999; Saeidi, Rahmati, 2012; Sawicka, 1991 и др.). Это же число показано и для *C. capucii* на Памире (Соколовская, Стрелкова, 1939) и в Иране (Saeidi, Rahmati 2012; Sheidal et al, 2009). Э.А. Назарова и А.Г. Гукасян (Nazarova, Goukasian, 1995) установили $2n = 30$ для образцов *Catabrosa* из Иджеванского флористического р-на Армении, и Н.Н. Цвелев (2013) полагает, что это число относится к выделенному им новому виду *C. longissima* Tzvelev. Интересно, что единственное определение хромосомного числа у *C. aquatica* с Алтая ($2n = 42$) было сделано А.П. Соколовской и О.С. Стрелковой (1948), и мы полагаем, что авторы исследовали как раз *C. ledebourii*, допустив ошибку в подсчете, а на самом деле у алтайского образца было $2n = 40$.

Метафазная пластинка и кариограмма хромосом *C. ledebourii* приведены на рисунке 2. В целом, данные о кариотипах рода *Catabrosa* весьма скудны, и только работа Н. Saeidi и F. Rahmati (2012) дает некото-

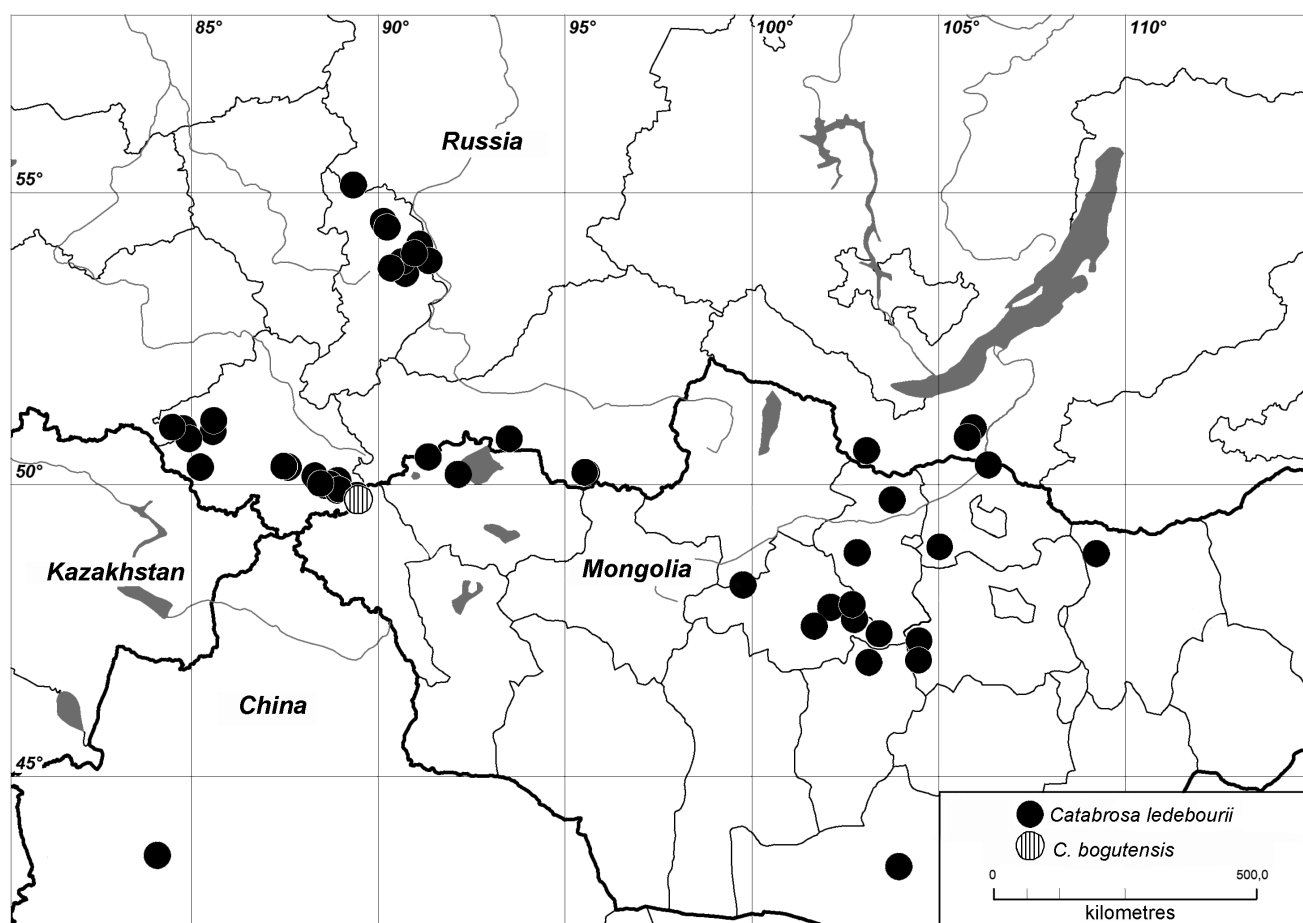


Рис. 1. Карта распространения *C. ledebourii* и *C. bogutensis*.

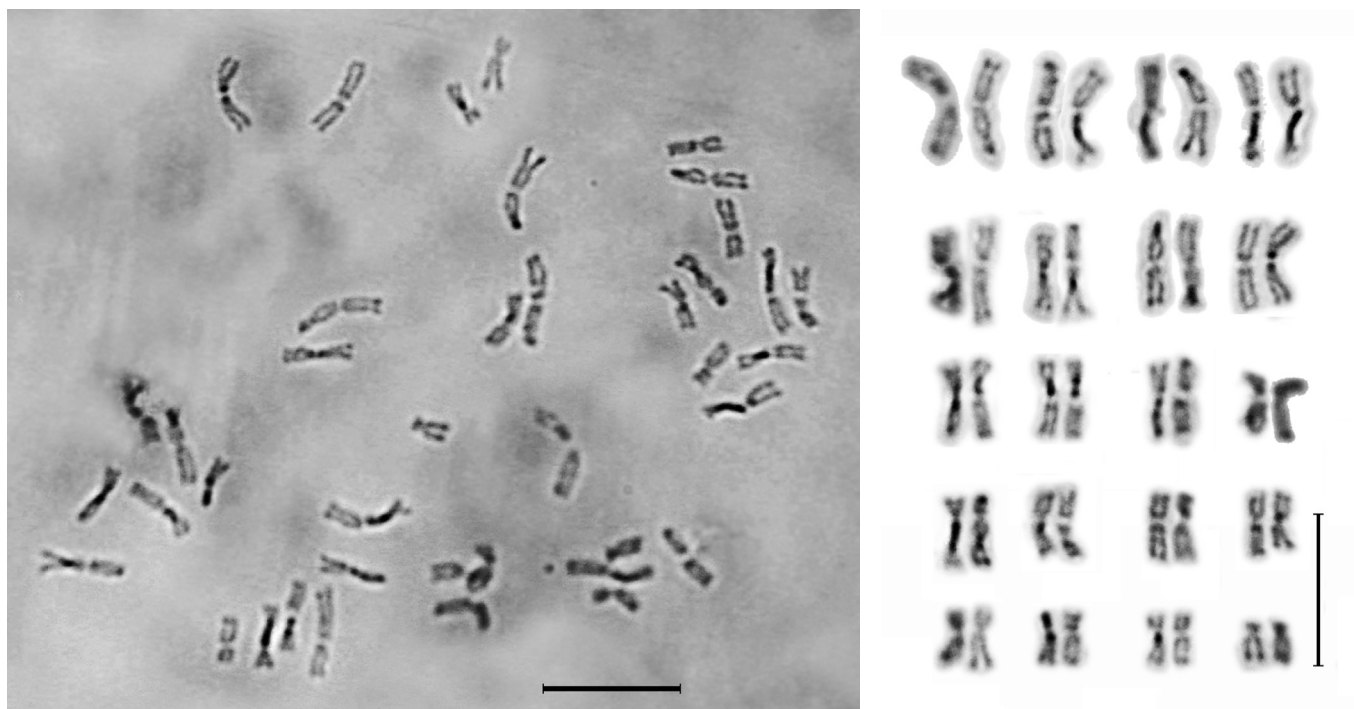


Рис. 2. Метафазная пластинка (слева) и кариограмма (справа) *C. ledebourii*. Масштабная линейка – 10 мкм.

рое представление о строении кариотипов тетраплоидных *C. aquatica* и *C. capusii*. Кариотипы этих тетраплоидных видов сходны; также сходны, но не тождественны входящие в их состав диплоидные субгеномы, что свидетельствует об аллотетраплоидном происхождении этих видов. В мейозе хромосомы *C. aquatica* и *C. capusii* обычно формируют 10 бивалентов (Sheidal et al., 2009). Хромосомы этих видов мета- и субметацентрические, от 3 до 7 мкм длиной. В нашем же случае, исходя из строения кариотипа *C. ledebourii*, мы можем предположить, что в его формировании принимали участие четыре субгенома: три сходных с таковыми у *C. aquatica* и *C. capusii*, и один несходный, т.к. обращает на себя внимание по крайней мере одна пара маленьких (около 2,5 мкм) субacroцентрических хромосом.

Для *C. bogutensis* мы также определили $2n = 40$, но получить приемлемые для изучения морфологии хромосом изображения нам пока не удалось.

На основании некоторого морфологического сходства и общего основного хромосомного числа $x = 5$ принято считать ближайшим родственным к *Catabrosa* род *Catabrosella* (Цвелев, 2013); о сходстве хлоропластных геномов этих родов говорят и данные молекулярно-филогенетического анализа^{1*} (Носов и др., 2014) но у исследованного нами ранее диплоидного вида *Catabrosella variegata* строение кариотипа принципиально иное – в его состав входят только acроцентрические хромосомы (Ким и др., 2009; Родионов и др., 2006). Мы полагаем, что у родов *Catabrosa* и *Catabrosella* редукция основного хромосомного числа от $x = 7$ до $x = 5$ произошла независимо, что в принципе, как оказалось, характерно для эволюции кариотипов злаков (Родионов и др., 2013; Цвелев, 1976). Тем не менее, нельзя исключать, что у *Catabrosella* $x = 5$, а у *Catabrosa* $x = 10$, и это разные этапы редукции числа хромосом, подобно тому, как это наблюдается у представителей рода Коротконожка, у *Brachypodium dystachyon* ($2n = 10$, $x = 5$), *B. stacei* ($2n = 20$, $x = 10$) и амфидиплоида *B. hybridum* ($2n = 30$) (Catalan et al., 2012; Idziak et al., 2014).

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Н.Н. Цвелеву и И. Татанову за консультации, а С.А. Дьяченко, А.П. Шалимову и В.В. Линкину за помощь в полевых работах. Исследование поддержано грантами РФФИ 14-04-01416 и 15-04-06438, а также Программой «Динамика генофондов».

¹ * Нами секвенированы и депонированы в GeneBank ДНК-последовательности ITS1-5.8S рPHK-ITS2 и trnT-trnL / trnL-trnF обоих видов (FJ196299, KJ539178, KJ434110, KJ539169) <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/>. Предварительный анализ последовательностей ДНК этих видов подтверждает их видовую самостоятельность.

ЛИТЕРАТУРА

- Давлианидзе М.Т.** Числа хромосом представителей семейств Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Liliaceae, Fabaceae, Raeaniaceae, Poaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae флоры Грузинской ССР // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 5. – С. 698–700.
- Ким Е.С., Большева Н.Л., Саматадзе Т.Е. и др.** Уникальный геном двуххромосомных злаков *Zingeria* и *Colpodium*, его происхождение и эволюция // Генетика, 2009. – Т. 45, №11. – С. 1506–1515.
- Носов Н.Н., Пунина Е.О., Мачс Э.М., Родионов А.В.** Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa* sensu lato // Успехи современной биологии, 2015. – Т. 135, № 1. – С. 21–39.
- Родионов А.В., Пунина Е.О., Доброрадова М.А. и др.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleaeae*, *Bromeae*, *Triticeae*// Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 4. – С. 615–627.
- Родионов А.В., Коцеруба В.В., Ким Е.С. и др.** Эволюция геномов и хромосомных наборов злаков // Цитология, 2013. – Т. 55, № 4. – С. 225–229.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae) флоры СССР // Бот. журн., 1975. – Т. 60, № 5. – С. 667–678.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С.** Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae) флоры СССР // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 9. – С. 1247–1257.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С.** Географическое распространение полиплоидов: Исследование растительности Памира // Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол., 1939. – № 35, вып. 9. – С. 42–63.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С.** Географическое распространение полиплоидов: Исследование растительности Алтая // Учен. зап. Пед. ин-та им. А.И. Герцена, 1948. – № 66. – С. 179–193.
- Цвелев Н.Н.** Злаки СССР. – Л., 1976. – 788 с.
- Цвелёв Н.Н.** Заметки о некоторых родах семейства злаков (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 2013. – Т. 44. – С. 26–38.
- Catalán P., Muller J., Hasterok R. et al.** Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*// Ann. Bot., 2012. – Vol. 109. – P. 385–405.
- Engelskjøn T.** Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard // Opera Bot., 1979. – Vol. 52. – P. 1–38.
- Idziak D., Hazuka I., Poliwczak B. et al.** Insight into the karyotype evolution of *Brachypodium* species using comparative chromosome barcoding // PLoS ONE, 2014. – 9(3). – P. e93503. doi:10.1371/journal.pone.0093503
- Lövkvist B., Hultgård U.M.** Chromosome numbers in south Swedish vascular plants // Opera Bot., 1999. – Vol. 137. – P. 1–42.
- Nazarova, E.A., Goukasian. A.G.** Chromosome numbers in some grasses (Poaceae) in Armenian flora // Mediterranean chromosome number reports 5 (528–542). Fl. Medit. 1995. – Vol. 5. – P. 340–345.
- Nicora E.G., Agrasar Z.R.** *Catabrosa* P. Beauv. y *Phippsia* R. Brown (Gramineae) en America del Sur. // Darwiniana, 1981. – Vol. 23, No. 1. – P. 179–188.
- Saeidi H., Rahmati F.** A cytotoxic study of *Catabrosa* P. Beauv. (Poaceae) in Iran // Taxonomy and Biosystematics, 2012. – Vol. 4, No. 12. – P. 37–42.
- Sawicka Z.** In Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms, part 24. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot., 1991. – Vol. 33. – P. 37–38.
- Sheidai M., Jafari S., Taleban P., Keshavarzi M.** Cytomixis and Unreduced Pollen Grain Formation in *Alopecurus* L. and *Catabrosa* Beauv. (Poaceae) // Cytologia, 2009. – Vol. 74, No. 1. – P. 31–41.
- Soreng R.J., Fish L.** *Catabrosa* versus *Colpodium* (Poaceae: Poeae) in southern Africa, with a key to these genera and their species in Africa // Kew. Bull., 2011. – Vol. 66, No. 1. – P. 101–110.

SUMMARY

A study of own and herbarium material of the genus *Catabrosa* P. Beauv. from Siberia has shown that the *C. aquatica* (L.) P. Beauv. grows only in the Tyumen and Novosibirsk regions, while in the Altai Mountains, Tuva, Khakassia and Krasnoyarsk krai another previously undescribed species of *Catabrosa* – *C. ledebourii* Punina et Nosov sp. nova – grows. This species is also found on the territory of Buryatia, and outside Russia in Mongolia and China. A new endemic species *Catabrosa bogutensis* Punina et Nosov sp. nova is described from the Altai Mountains. Both new species have $2n = 40$; and this is a first demonstration of octoploid chromosome number in the *Catabrosa* genus.